© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

SMITHSONIAN
OCT 14 1981
LIBRARIES

Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes[1]

Von J. Aschoff

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Andechs

Eingang des Ms. 18. 11. 1980

Abstract

The 24-h rhythm of body temperature and oxygen uptake in mammals as a function of body weight

Reviews data on day-night-differences in oxygen consumption (Fig. 7), body temperature (Fig. 8 and 10), and minimal conductance (Fig. 9), and demonstrates that the range of oscillation of these rhythms depends on body weight. As an introduction, external conditions are mentioned which can influence the range of oscillation and hence complicate a comparative analysis of data obtained in different laboratories (Fig. 2 to 6). A final section discusses the interaction between the 24-h-rhythms of heat production, heat loss, conductance, and body temperature (Fig. 11).

Einleitung

An Säugetieren wurde der Tagesgang der Körpertemperatur erstmals von Galbraith und Simpson (1904) gemessen. Die Autoren stellten an Rhesus-Affen innerhalb von 24 h Schwankungen der Rektaltemperatur von rund 2,5 °C fest. Sie beobachteten auch bereits, daß der Rhythmus über mehrere Tage erhalten blieb, wenn die Tiere unter Bedingungen dauernder Dunkelheit gehalten wurden (Simpson and Galbraith 1905). Untersuchungen über den Tagesgang des Energieumsatzes, gemessen am Sauerstoffverbrauch, begannen 30 Jahre später (Horst et al. 1934; vgl. auch die Übersicht von Kayser und Heusner 1967). Inzwischen liegen die Ergebnisse von Messungen der Körpertemperatur zu Tag- und Nachtzeiten von über 50 Säugetierarten vor. An rund 40 Arten ist der Tagesgang der Sauerstoffaufnahme gemessen worden. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Schwankungen der Wärmebildung mit denen der Körpertemperatur in Beziehung zu setzen. Gegenstand dieser Übersicht ist die Schwingungsbreite des Tagesganges, gemessen als Differenz zwischen den täglichen Maximal- und Minimalwerten. Es wird gezeigt, daß die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme und der Körpertemperatur mit wachsendem Körpergewicht kleiner werden. Die Erörterung der Gründe für diese Abhängigkeit erfordert es, die Bedingungen zu berücksichtigen, die für den Transport der Wärme vom Körperkern zur Umgebung verantwortlich sind.

Anmerkungen zur Materialsammlung

Für das in dieser Übersicht aufgearbeitete Material gibt Abb. 1 eine Reihe von Beispielen. Sie zeigen Tagesgänge der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme von Säugetieren in vier Gewichtsklassen. Die Temperaturkurven sprechen für eine Abnahme der Schwin-

[1] Herrn Professor Dr. E. Bünning zum 75. Geburtstag gewidmet.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0201 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 201–216
© 1981 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gungsbreite mit steigendem Körpergewicht. Die in der Aktivitätszeit (α) gemessenen Werte liegen mehr oder minder auf gleicher Höhe (rund 38,3 °C), die in der Ruhezeit (ϱ) gemessenen Werte steigen von leichten zu schweren Arten hin an. Im Gegensatz zum linearen Ordinatenmaßstab der Temperaturen, sind die Werte der gewichtspezifischen Sauerstoffaufnahme gegen eine Ordinate mit logarithmischem Maßstab aufgetragen.

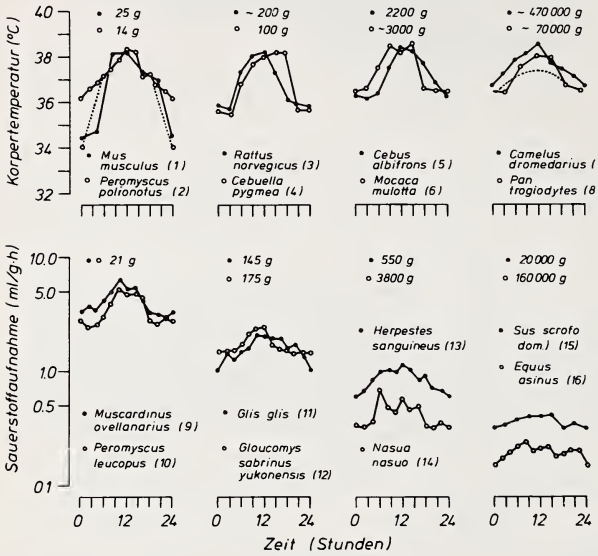
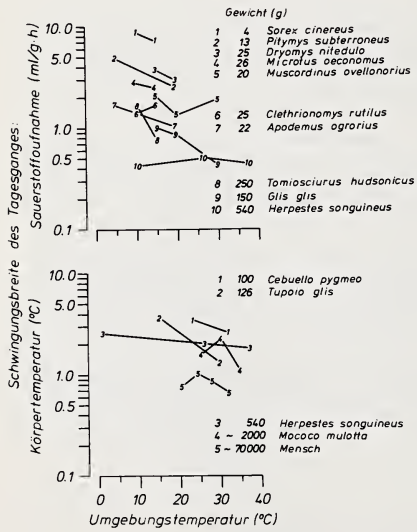


Abb. 1. Tagesgänge der Körpertemperatur (oben) und der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme (unten) bei Säugetieren in vier Gewichtsklassen. Punktierte Linien links oben: Messungen an Mäusen, die als Gruppe zusammen lebten. Quellen: (1) Yunis et al. 1974; (2) Smith and Criss 1967; (3) Miles 1962; (4) Morrison und Middleton 1967; (5) De Roshia et al. 1976; (6) Hammel et al. 1963; (7) Schmidt-Nielsen et al. 1957; (8) Morrison 1962b; (9) und (11) Gebczynski et al. 1972; (10) Pearson 1947; (12) Grodzinski 1971; (13) Kamau et al. 1979; (14) Chevillard-Hugot et al. 1980; (15) Holmes und Mount 1967 (umgerechnet aus der Wärmeabgabe); (16) Yousef und Dill 1969



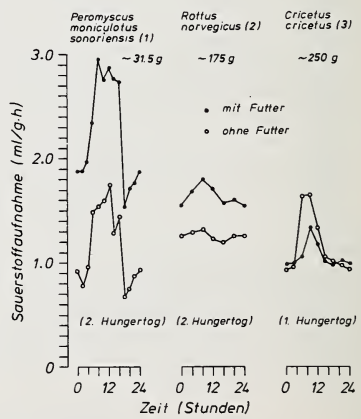


Abb. 2 (links). Abhängigkeit der Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme (oben) und der Körpertemperatur (unten) von der Umgebungstemperatur bei Säugetieren. Quellen: *Oben* = (1), (4), (6) und (8) Grodzinski 1971; (2) Gebczynski 1964; (3), (5) und (9) Gebczynski et al. 1972; (7) Tertil 1972; (10) Kamau et al. 1979; *unten* = (1) Morrison und Middleton 1967; (2) Bradley und Hudson 1974; (3) Kamau et al. 1979; (4) Hammel et al. 1963; (5) Aschoff und Heise 1972. – *Abb. 3 (rechts).* Tagesgänge der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren mit und ohne Futter. Quellen: *Links* = Heusner et al. 1971; *Mitte* = Cumming und Morrison 1960; *rechts* = Kayser und Hildwein 1970

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Gemäß dem Gesetz der Stoffwechselreduktion (Lehmann 1956) rücken die Mittelwerte der Kurven mit steigendem Gewicht im Koordinatennetz nach unten. Zugleich damit verringert sich die Schwingungsbreite von rund 3,0 ml O_2/g.h bei den leichtesten Arten auf etwa 0,1 beim Esel; bei Auftragung im linearen Maßstab wird diese Abnahme sinnfälliger (vgl. Abb. 3).

Die in Abb. 1 zusammengefaßten Beispiele sind aus einer großen Zahl nicht ohne Willkür so ausgewählt, daß sie die vermuteten Regelhaftigkeiten erkennen lassen. Etliche in der Literatur veröffentlichte Kurven passen nicht in dies Bild. Es entspricht jedoch einem statistischen Trend, der im folgenden Abschnitt belegt wird. Bei der hierfür notwendigen vergleichenden Betrachtung der Ergebnisse zahlreicher Autoren ergeben sich eine Reihe von Schwierigkeiten. Sie beginnen damit, daß die Daten oft kleinen Diagrammen entnommen werden mußten, wobei Ablesefehler unvermeidlich waren. Schwerer wiegt der Umstand, daß die Autoren mit unterschiedlichen Techniken und unter unterschiedlichen Bedingungen ihre Befunde erhoben haben. Dies erschwert einen Vergleich der Ergebnisse, da Unterschiede in der Meßweise und in den Begleitumständen das einzelne Meßergebnis und insbesondere das Ausmaß des Tagesganges beeinflussen können. Die hier zu berücksichtigenden Störeinflüsse betreffen insbesondere die Körpertemperatur, zum Teil aber auch die Sauerstoffaufnahme; sie sind im folgenden kurz erläutert.

1. Die Schwingungsbreite des Tagesganges ist sowohl bei der Körpertemperatur (Fuller et al. 1978) wie bei der Sauerstoffaufnahme (Spencer et al. 1976) im Licht-Dunkel-Wechsel (LD) meist größer als unter den Bedingungen dauernder Dunkelheit (DD) oder dauernder Belichtung (LL). Die hier zur Auswertung herangezogenen Temperaturwerte stammen ausschließlich von Untersuchungen im LD, die Werte der Sauerstoffaufnahme zum Teil von Untersuchungen im DD oder LL. Diesem Umstand muß Rechnung getragen werden, wenn die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme zu denen der Temperatur in Beziehung gesetzt werden sollen. Auch das Verhältnis der Licht- zur Dunkeldauer (die Photoperiode) kann die Schwingungsbreite beeinflussen (Gebczynski 1964). Hierdurch, und vermutlich durch langfristige Umstellungen im endokrinen System, kann es zu jahreszeitlichen Änderungen der Schwingungsbreite kommen (Gebczynski et al. 1972; Gorecki 1968, 1969).
2. Die Schwingungsbreite ist eine Funktion der Umgebungstemperatur. Wie Abb. 2 zeigt, sind die Unterschiede zwischen den bei verschiedenen Temperaturen gemessenen Schwingungsbreiten z. T. vernachlässigbar, sie können aber auch über 100 % betragen. Je kleiner die Art, desto mehr wirkt sich die Umgebungstemperatur (zumindest bei der Sauerstoffaufnahme) auf die Schwingungsbreite aus; gerade bei den kleineren Arten wird deshalb der Vergleich von Werten unterschiedlicher Gewichtsklassen fragwürdig, sofern die Messungen nicht bei gleichen Umgebungstemperaturen vorgenommen worden sind.
3. Der Ernährungszustand des Tieres hat einen Einfluß auf die Schwingungsbreite. Den Diagrammen der Abb. 3 läßt sich entnehmen, daß Nahrungsentzug die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme sowohl verringern wie auch vergrößern kann. Längeres Hungern führt immer zum Absinken der mittleren Sauerstoffaufnahme und zu einer Abnahme der Schwingungsbreite, im Gegensatz vermutlich zur Körpertemperatur, deren Schwingungsbreite zumindest bei Vögeln bei langfristigem Nahrungsentzug anwächst (Aschoff 1981a; Biebach 1977).
4. Tiere, die im Käfig in Gruppen zusammen gehalten werden, haben im Vergleich zu einzeln gehaltenen Tieren meist einen niedrigeren Energieumsatz. Nach Abb. 4 liegt der Gleichwert der Sauerstoffaufnahme, d. h. das Mittel aller in 24 h gemessenen Werte, bei Gruppen von drei Tieren um 12 % bis 34 % tiefer als der Gleichwert von Einzeltieren; andererseits sind die Schwingungsbreiten bei den in Gruppe gehaltenen Tieren um etwa die gleichen Beträge größer. Aus Abb. 4 ergibt sich ferner, daß Gleichwert und Schwingungsbreite kleiner werden können, wenn ein Nest im Käfig angeboten wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

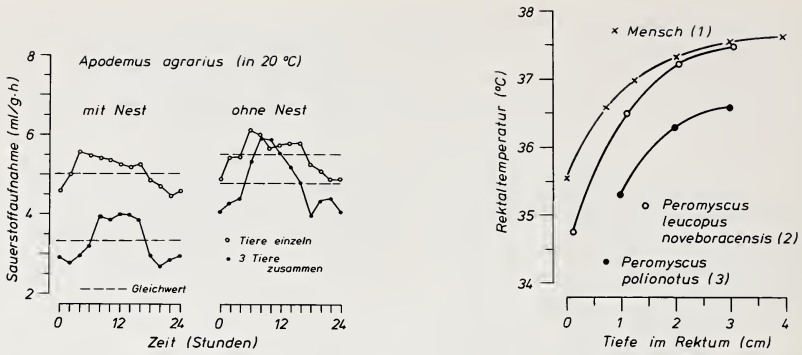


Abb. 4 (links). Tagesgänge der Sauerstoffaufnahme bei einzeln und in Gruppen gehaltenen Brandmäusen mit und ohne Nest im Käfig. Gleichwert: das 24-h-Mittel. (Nach Tertil 1972). – *Abb. 5 (rechts).* Das Temperaturprofil in der Körperschale, gemessen im Rektum. Quellen: (1) Karlberg 1949; (2) Morrison und Ryser 1959; (3) Smith und Criss 1967

Die Schwingungsbreite der Körpertemperatur ist nach Møller und Bojsen (1974) beim Goldhamster *Mesocricetus auratus* in der Gruppe größer als beim einzeln gehaltenen Tier. An Mäusen sind zur Zeit der täglichen Minima in der Gruppe bis zu 3,0 °C tiefere Temperaturen gemessen worden als an isolierten Tieren (Smith und Criss 1967; vgl. die punktierten Linien in Abb. 1, links oben).

5. Im Gegensatz zur Bestimmung der Sauerstoffaufnahme, die keine Eingriffe in das Tier erfordert und meist zu verläßlichen Werten führt, ergeben sich bei der Temperaturmessung eine Reihe zusätzlicher Schwierigkeiten. In der Körperschale des Warmblüterorganismus steigen die Temperaturen von außen nach innen an (Abb. 5). Man muß davon ausgehen, daß sich die an verschiedenen Stellen dieses Temperaturprofiles ermittelten Tagesgänge in der Schwingungsbreite voneinander unterscheiden (vgl. Abb. 8.6 in Aschoff et al. 1974). Es ist deshalb nicht unbedenklich, verschiedene Schwingungsbreiten zum Körpergewicht in Beziehung zu setzen, wenn die zugrunde liegenden Temperaturkurven an unterschiedlichen Stellen oder im Rektum in unterschiedlicher Tiefe gewonnen wurden.

Die Körpertemperatur wird ferner stark von der Aktivität des Tieres bestimmt. Morrison und Ryser (1959) haben an ruhig gehalten Weißfußmäusen *Peromyscus leucopus noveboracensis* je nach Ausmaß der vorher beobachteten Aktivität Rektaltemperaturen von knapp 36,0 °C (ruhiges Tier) bis zu 40,0 °C (sehr aktives Tier) festgestellt. Bei derartigen Messungen der Rektaltemperatur von Hand steigt die Temperatur während des Messens schnell an (McNab und Morrison 1963; Briese und De Quijada 1970). Mit Hilfe gleichzeitiger telemetrischer Registrierung der abdominalen Temperatur haben Poole und Stephenson (1977) nachgewiesen, daß bei der Ratte der durch das Einführen des Thermometers bedingte Anstieg der Kerntemperatur 0,07 °C/min betragen kann und erst nach über 30 min wieder ausgeglichen ist. Bei kleineren Säugetieren steigt die Rektaltemperatur während des Messens von Hand nach Morrison und Ryser (1959) um 0,37 °C/min, also beträchtlich schneller als bei der Ratte. Diese erregungsbedingten Temperaturanstiege sind in der Ruhezeit des Tieres, wenn die Temperatur niedrig ist, weit stärker als in der Aktivitätszeit bei dann ohnedies hoher Temperatur. Als Folge dieser Abhängigkeit der Störwirkungen vom Zeitpunkt der Messung innerhalb des Tagesganges (der circadianen Phase) wird die ungestörte, mit Sendern feststellbare Schwingungsbreite verringert; die Abnahme ist proportional zur Zahl zusätzlicher Messungen von Hand (Abb. 6). Je kleiner die Körpermasse ist, desto schneller und stärker wirken sich die Störeinflüsse aus. Die Annahme ist deshalb berechtigt, daß in etlichen Untersuchungen die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

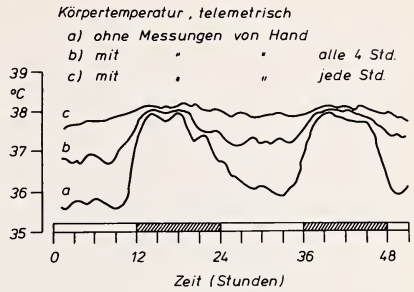


Abb. 6. Tagesgang der intraperitoneal registrierten Körpertemperatur bei Ratten ohne und mit zusätzlichen rektalen Messungen von Hand. (Nach MILES 1962)

Schwingungsbreite der Körpertemperatur mit abnehmendem Gewicht der untersuchten Arten zunehmend „falsch", d. h. zu klein gemessen worden ist.

Die große Zahl von Faktoren, die die Schwingungsbreite des Tagesganges physiologischer Faktoren beeinflussen können, erschwert die vergleichende Betrachtung von Meßwerten, die unter uneinheitlichen Bedingungen gewonnen wurden. Trotzdem ist es möglich, eine Abhängigkeit der Schwingungsbreite vom Körpergewicht sowohl für die Sauerstoffaufnahme wie für die Körpertemperatur nachzuweisen. Die Untersuchung beschränkt sich auf Messungen an voll homoiothermen Arten, unter Ausschluß insbesondere der Marsupialia und der Chiroptera.

Sauerstoffaufnahme und Körpertemperatur

Der auf die Einheit des Körpergewichtes bezogene Sauerstoffverbrauch ist mit dem Körpergewicht streng negativ korreliert. Im doppelt logarithmischen Koordinatennetz ergeben die an nüchternen Säugetieren gemessenen Werte des Ruheumsatzes nach KLEIBER (1947) eine Regressionsgerade der Gleichung

$$\log U/G = \log 3{,}166 - 0{,}244 \log G.$$

Hierin ist U die Sauerstoffaufnahme (ml/h) und G das Gewicht (g). Diese allgemeine Beschreibung nimmt keine Rücksicht darauf, daß der Sauerstoffverbrauch auch am ruhenden und nüchternden Tier tagesperiodisch schwankt (ASCHOFF und POHL 1970a). HILDWEIN (1972) hat die Sauerstoffaufnahme hungernder und ruhig gehaltener Tiere über 24 h im schwachen Dauerlicht registriert. Trägt man die von ihm in der Aktivitätszeit (α) und der Ruhezeit (ϱ) gemessenen Werte getrennt gegen das Körpergewicht auf, so erhält man zwei parallel verlaufende Regressionsgeraden (Abb. 7, Diagramm C links); sie folgen den Gleichungen

$$\alpha\text{: } \log U/G = \log 8.32 - 0.34 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log U/G = \log 7.38 - 0.40 \log G$$

die α-Werte liegen um rund 50 % höher als die ϱ-Werte. Die Beteiligung geringer motorischer Unruhe an den in den Aktivitätszeiten gemessenen Werten läßt sich nicht ausschließen, kann aber gering veranschlagt werden. Wie HEUSNER (1956) an der Ratte gezeigt hat, ist auch bei völliger Ruhe der α-Wert der Sauerstoffaufnahme um 30 % größer als der ϱ-Wert. Bei Vögeln beträgt der Unterschied zwischen den α- und ϱ-Werten rund 25 % (ASCHOFF und POHL 1970b).

Das Diagramm B in Abb. 7 (links) zeigt denselben Sachverhalt an Hand der Ergebnisse von Autoren, die ihre Versuchstiere während der Messung gefüttert und einem Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt haben. Die Werte stammen wie bei HILDWEIN (1972) sowohl von tagaktiven wie von nachtaktiven Arten, deren Sauerstoffaufnahme entweder fortlau-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

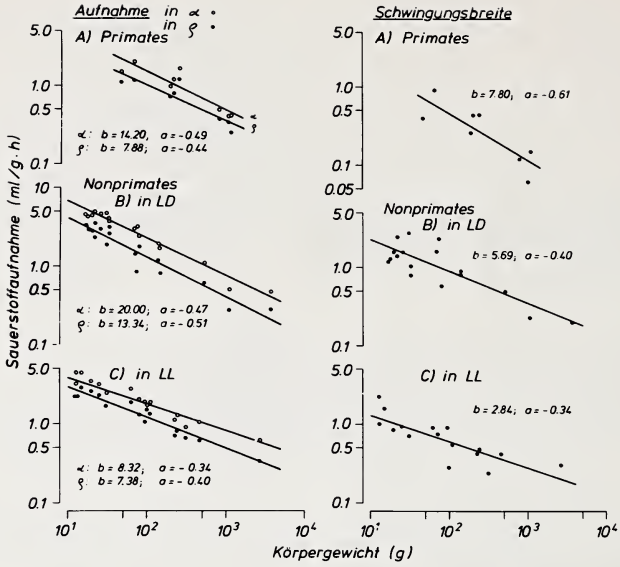


Abb. 7. Abhängigkeit der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme vom Körpergewicht bei Säugetieren. *Links:* Aufnahme gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ; *rechts:* Schwingungsbreite des Tagesganges. LD = Licht-Dunkel-Wechsel; LL = Dauerlicht. a und b: die Koeffizienten der Regressionsgleichung log y = log b – a log x. Quellen: (A) und (C) Hildwein 1972 (in A ein Wert von Müller 1979 im LD); (B) s. Tab. 2

fend über 24 h oder je einmal am Tage und in der Nacht gemessen worden ist. Die Gleichungen der beiden Regressionsgeraden lauten:

$$\alpha\text{: } \log U/G = \log 20.00 - 0.47 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log U/G = \log 13.34 - 0.51 \log G$$

Die α-Werte liegen um rund 80 % über den ϱ-Werten. Die Ursache hierfür liegt zum Teil in der unter diesen Bedingungen stärkeren Unruhe der Tiere (mit Futteraufnahme) in der Aktivitätszeit; bei den tagaktiven Arten wirkt sich vermutlich zusätzlich der Umstand aus, daß der in α- gemessene Ruheumsatz im Licht höher ist als im Dunkeln, wie Pohl (1970) an Vögeln nachgewiesen hat. Bei den Primaten (Abb. 7, Diagramm A), die mit einer Ausnahme im schwachen Dauerlicht gemessen worden sind, liegen die α-Werte im Mittel um 50 % höher als die ϱ-Werte.

Die Differenzen zwischen den α- und ϱ-Werten ergeben die Schwingungsbreiten (rechte Hälfte der Abb. 7). Die drei Meßwertreihen zeigen einheitlich eine Abnahme der Schwingungsbreite mit steigendem Körpergewicht.

Die Regressionsgleichungen lauten:

$$\text{Primates: } \log S_{U/G} = \log 7.80 - 0.61 \log G$$
$$\text{Nonprimates LD: } \log S_{U/G} = \log 5.69 - 0.40 \log G$$
$$\text{Nonprimates LL: } \log S_{U/G} = \log 2.84 - 0.34 \log G$$

mit S_U für die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme (ml/h) und G für das Gewicht (g). In der Reihe der Nonprimates beträgt die Schwingungsbreite bei einem 10 g schweren Tier im LL 1,30 und im LD 2,30 ml O_2/g h; beim 1000 g schweren Tier ergeben sich Werte von 0,28 (LL) bzw. 0,35 (LD) ml O_2/g h. Für höhere Gewichtsklassen liegen nur die Ergebnisse von Untersuchungen an Eseln *Equus asinus* vor. Die Schwingungsbreiten sind für Tiere von rund 56 kg Gewicht mit 0,07 bestimmt worden (Davis et al. 1978) und für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tiere von 182 kg Gewicht mit 0,048 ml O_2/g h (Yousef und Dill 1969); diese Werte stimmen gut mit denen überein, die sich aus der für die Nonprimates im LD gültigen Regressionsgleichung berechnen lassen: 0,072 für 56 kg und 0,045 für 182 kg.

Die Diagramme in der linken Hälfte der Abb. 7 machen deutlich, daß die gewichtspezifische Sauerstoffaufnahme in α wie in ϱ gleichermaßen dem Gesetz der Stoffwechselreduktion folgt. Daraus ergibt sich zwangsläufig die in Abb. 7 rechts dargestellt negative Korrelation zwischen Schwingungsbreite und Körpergewicht. Angewandt auf die Probleme des Wärmehaushaltes bedeutet dies, daß die gewichtsspezifische Wärmebildung bei kleinen Säugetieren tagesperiodisch um ein mehrfaches stärker schwankt als bei großen Säugetieren. Die Annahme liegt deshalb nahe, daß der Tagesgang der Körpertemperatur in ähnlicher Weise eine Funktion des Körpergewichtes ist. Dies wird durch die in Abb. 8 zusammengefaßten Ergebnisse nur zum Teil bestätigt. Bei den Primates wie bei den

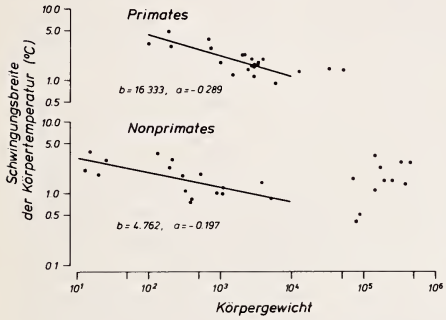


Abb. 8. Schwingungsbreite der Körpertemperatur bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes. a und b: wie Abb. 7. (Regression berechnet bis 10 kg). Quellen: s. Tab. 3

Nonprimates wird die Schwingungsbreite bis zu Gewichten von etwa 10 kg stetig kleiner, in den höheren Gewichtsklassen jedoch eher wieder größer. Die eingezeichneten Regressionsgeraden (gültig bis 10 kg) folgen den Gleichungen

$$\text{Primates:} \quad \log S_T = \log 16.333 - 0.289 \log G$$
$$\text{Nonprimates:} \quad \log S_T = \log 4.762 - 0.197 \log G.$$

Hierin ist S_T die Schwingungsbreite der Körpertemperatur (°C) und G das Gewicht (g). Alle Meßwerte stammen von Versuchen, die im LD gemacht worden sind. Die Temperaturwerte der Nonprimates lassen sich also mit denen der Sauerstoffaufnahme in Abb. 7B (rechts) vergleichen. Beim Übergang von 10 auf 1000 g Gewicht verringert sich die Schwingungsbreite der Sauerstoffaufnahme um 85 %, die der Körpertemperatur nur um 40 %. Dies spricht ebenso gegen einen einfachen Zusammenhang zwischen Tagesgängen der Wärmebildung und der Temperatur wie die Tatsache, daß die Schwingungsbreiten der Temperatur oberhalb 10 000 g gleichbleiben oder wieder anwachsen, während die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme stetig kleiner werden. Es ist also nicht möglich, Unterschiede im Tagesgang der Körpertemperatur ausschließlich auf Unterschiede im Gang der Sauerstoffaufnahme (d. h. der Wärmebildung) zurückzuführen. Vielmehr müssen tagesperiodische Schwankungen in den Bedingungen für die Wärmeabgabe mit in Betracht gezogen werden; sie sind im folgenden Abschnitt behandelt.

Tagesperiodik des Wärmetransportes

Die im Organismus gebildete Wärmemenge strömt entlang einem Temperaturgefälle nach außen ab. Dividiert man den Wärmestrom durch die Temperaturdifferenz „Körperkern – Umgebung", so erhält man als Maß für die jeweils herrschenden Wärmetransportbedingungen die Wärmedurchgangszahl mit der Dimension Watt/°C. Die so berechnete Wärme-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

durchgangszahl umfaßt die Wärmeabgabe über alle Kanäle, einschließlich der Atemwege und der Verdunstungswärmeverluste. Wird die Wärmeabgabe nicht direkt gemessen, so kann die Durchgangszahl auch in Werten des Sauerstoffverbrauches ausgedrückt werden; die Dimension ist dann ml O_2/h · °C, oder bezogen auf die Einheit des Körpergewichtes ml O_2/g · h · °C. Der Kehrwert der Durchgangszahl gibt Auskunft über das Ausmaß der Isolation gegen Wärmeverluste. Die Isolation hat Anteile, die nur langsam veränderlich sind, wie z. B. das Fettpolster und die Struktur des Pelzes. Zu den schnell veränderlichen Teilen der Isolation gehören u. a. Kreislauf und Körperhaltung. Mit deren Hilfe kann die Isolation wechselnden Bedingungen für den Wärmehaushalt angepaßt werden. Große Durchgangszahlen entsprechen geringer Isolation und erleichtern demnach die Wärmeabgabe nach außen. Wird der Organismus im Experiment schrittweise sinkenden Umgebungstemperaturen ausgesetzt, so wird die anfangs große Durchgangszahl (gute Wärmetransportbedingungen in warmer Umgebung) schnell kleiner und erreicht schließlich im Idealfall bei einer kritischen Umgebungstemperatur einen Minimalwert, der maximaler Isolation entspricht und der bei weiter fallender Umgebungstemperatur unverändert bleibt.

Die minimale Durchgangszahl, errechnet aus Messungen der Sauerstoffaufnahme bei der kritischen Umgebungstemperatur und darunter, ist an zahlreichen Säugetierarten bestimmt worden. (Zur Problematik der Berechnung vgl. McNab 1980). In einigen Fällen haben die Autoren Messungen in der Aktivitätszeit (α) und in der Ruhezeit (ϱ) an denselben Individuen durchgeführt. Autoren, die nur zu einer Tageszeit gemessen haben, machen meist ausreichend methodische Angaben, so daß die angegebenen Werte einer der beiden Hälften der Tagesperiodik zugeordnet werden können. Zur Klassifizierung als α- oder ϱ-Wert ist natürlich zu beachten, ob die untersuchte Art tagaktiv oder nachtaktiv ist. Die so aus der Literatur ermittelten α- und ϱ-Durchgangszahlen, ausgedrückt in Werten der gewichtspezifischen Sauerstoffaufnahme, sind in Abb. 9 als Funktion des Körpergewichtes aufgetragen. Die Regressionsgeraden folgen den Gleichungen:

$$\alpha\text{: } \log D/G = \log 1.539 - 0.517 \log G$$
$$\varrho\text{: } \log D/G = \log 1.022 - 0.519 \log G$$

Hierin ist D die Durchgangszahl (ml O_2/h °C) und G das Körpergewicht (g). Es ergibt sich, daß in allen Gewichtsklassen die Durchgangszahl in α um 52 % größer ist als in ϱ. Die

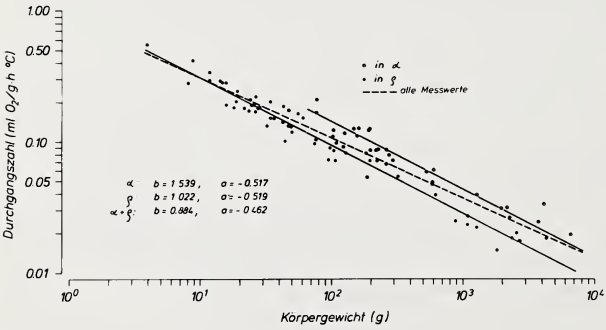


Abb. 9. Durchgangszahlen von Säugetieren, gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ (ausgedrückt in Einheiten der gewichtsspezifischen Sauerstoffaufnahme), als Funktion des Körpergewichtes. a und b: wie Abb. 7. Quellen: s. Aschoff 1981b

Differenz zwischen den α- und ϱ-Werten, d. h. die Schwingungsbreite der Durchgangszahl, beträgt beim 10 g schweren Säugetier 0,159, beim 1000 g schweren Tier 0,015. Die Schwingungsbreite der minimalen Durchgangszahl nimmt also mit wachsendem Gewicht stärker ab als die Schwingungsbreiten der Sauerstoffaufnahme (Abb. 7, B rechts) und der Körpertemperatur (Abb. 8).

Aus Abb. 9 ist der Schluß zu ziehen, daß die minimale Durchgangszahl beträchtlichen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

tagesperiodischen Schwankungen unterliegt. In Kälte unterstützen demnach die Wärmetransportbedingungen in der Körperschale die Einsparung von Wärme in der Ruhezeit und die Abgabe von Wärme in der Aktivitätszeit. Es erhebt sich die Frage, inwieweit dieses Verhalten der minimalen Durchgangszahl zu berücksichtigen ist bei der Erörterung der Ursachen für den Tagesgang der Körpertemperatur. Die Mehrzahl der herangezogenen Meßwerte stammt von Versuchen, die bei Raumtemperaturen von rund 24 °C durchgeführt worden sind. In diesem Temperaturbereich haben kleinere Arten von weniger als 200 g Gewicht bereits das Minimum ihrer Durchgangszahl erreicht, größere Arten jedoch noch nicht (McNab 1970, 1979). Man sollte also erwarten, daß die Durchgangszahlen der Tiere, deren Meßwerte hier verwandt sind, in den niedrigen Gewichtsklassen den aus Abb. 9 ablesbaren minimalen Durchganszahlen etwa entsprechen, in den höheren Gewichtsklassen jedoch darüber liegen. Wichtiger ist der Umstand, daß die Differenz zwischen den α- und ϱ-Werten der Durchgangszahl oberhalb der kritischen Umgebungstemperatur kleiner wird. Dieser Sachverhalt ist an Vögeln mehrfach nachgewiesen worden (vgl. Aschoff 1981a); es ist anzunehmen, daß für Säugetiere ähnliches gilt (Wunder 1970). In 24 °C Raumtemperatur spielt deshalb der Tagesgang der Durchgangszahl bei schweren Arten möglichenfalls eine geringere Rolle als bei leichten Arten.

Das vorgelegte Material ermöglicht es, Schätzwerte für die Durchgangszahlen der in rund 24 °C untersuchten Tiere zu ermitteln. Eine Grundlage hierfür bilden die Werte der Sauerstoffaufnahme in α und ϱ, die der Abb. 7 entnommen werden können (Diagramme A und B). Ferner müssen die für α und ϱ geltenden Körpertemperaturen aus den Zahlen abgeleitet werden, die der Abb. 8 zugrunde liegen. Diese Werte sind in Abb. 10 gegen das

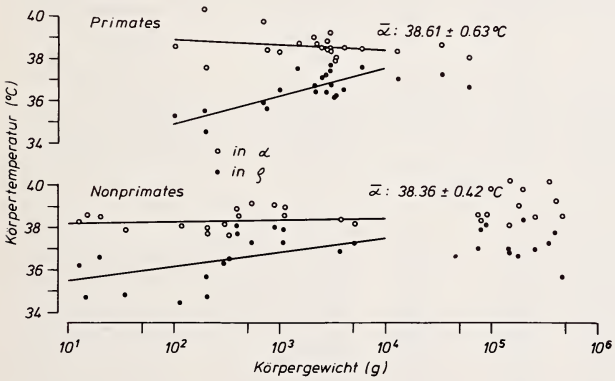


Abb. 10. Körpertemperatur von Säugetieren, gemessen in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ, als Funktion des Körpergewichtes. Quellen: s. Tab. 3

Körpergewicht aufgetragen. Beide Diagramme bestätigen die an Hand der Beispiele von Abb. 1 geäußerte Vermutung: Die α-Werte der Temperatur liegen in allen Gewichtsklassen auf etwa gleicher Höhe (38,61° für die Primates, 38,36° für die Nonprimates), die ϱ-Werte dagegen rücken mit abnehmendem Körpergewicht tiefer. Die negative Korrelation zwischen der Schwingungsbreite der Temperatur und dem Körpergewicht (Abb. 8) beruht also im wesentlichen auf einer positiven Korrelation zwischen den ϱ-Werten und dem Gewicht. Unter der Annahme einer mittleren Umgebungstemperatur von 24° lassen sich nunmehr für verschiedene Gewichtsklassen Durchgangszahlen berechnen, indem die Werte der Sauerstoffaufnahme durch die jeweils zugehörigen Temperaturdifferenzen „Kern-Umgebung" dividiert werden. Die in Tabelle 1 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß die für 24° rechnerisch ermittelten Durchgangszahlen kaum größer sind als die minimalen Durchgangszahlen; die Unterschiede betragen 3 % (10 g Tier in α) bis 18 % (1000 g Tier in ϱ). Wichtiger ist die Feststellung, daß nach diesen Überschlagsrechnungen die Durchgangszahl in 24° in allen Gewichtsklassen einen deutlichen Tagesgang hat. Bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tabelle 1

Durchgangszahlen von Nonprimaten in der Aktivitätszeit α und in der Ruhezeit ϱ

Vergleich der nach Abb. 7, 8 und 10 rechnerisch für 24° Raumtemperatur ermittelten Werte (a) mit den aus Abb. 9 abgelesenen minimalen Durchgangszahlen (b)

Körpergewicht, g		10	100	1000
Sauerstoffaufnahme (ml/g.h)	α:	6,80	2,25	0,75
	ϱ:	4,10	1,30	0,40
Körpertemperatur (°C)	α:	38,15	38,25	38,35
	ϱ:	35,50	36,15	36,80
Temperaturgefälle in 24 °C	α:	14,15	14,25	14,35
	ϱ:	11,50	12,15	12,80
Durchgangszahl (ml O_2/g.h. °C)				
a. in 24° (rechnerisch)	α:	0,480	0,148	0,052
	ϱ:	0,357	0,107	0,031
b. minimal (gemessen)	α:	0,468	0,142	0,043
	ϱ:	0,309	0,094	0,028

10 g und 100 g schweren Tieren sind die α-Werte im Mittel um 36 % größer als die ϱ-Werte. Das ist erwartungsgemäß weniger als im Fall der minimalen Durchgangszahlen, bei denen der Unterschied 52 % beträgt. Nur für Tiere von 1000 g Gewicht ergibt sich in 24° eine Differenz zwischen α und ϱ, die größer ist als bei den minimalen Durchgangszahlen. Das mag darin begründet sein, daß die Lage der ϱ-Geraden im Diagramm B der Abb. 7 wegen der schwach besetzten höheren Gewichtsklassen unsicher ist. (Die „wahre" Stei-

Tabelle 2

Gewichtsspezifische Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren im Tagesgang

Species	Gewicht g	Sauerstoffaufnahme ml/g h		Autor
		S	$\bar{x}$	
Mus musculus	17	1.20	3.90	Morrison 1948
Peromyscus leucopus noveboracensis	18	1.30	3.60	Morrison 1948
Clethrionomys g. gapperi	20	1.60	3.60	Pearson 1947
Microtus agrestis	22	1.40	4.20	Hansson und Grodzinsky 1970
Peromyscus leucopus noveboracensis	22	2.50	3.60	Pearson 1947
Clethrionomys gapperi rhodesi	26	1.60	3.80	Pearson 1947
Microtus p. pennsylvanicus	31	2.80	3.30	Pearson 1947
Microtus nivalis	33	0.80	3.60	Bienkowski und Marszalek 1974
Microtus p. pennsylvanicus	33	1.05	3.20	Morrison 1948
Glaucomys volans	70	1.60	2.20	Morrison 1948
Glaucomys volans	75	2.30	2.00	Pearson 1947
Arvicola terrestris	78	0.58	2.09	Drozdz et al. 1971
Funisciurus lemniscatus	143	0.78	1.57	Hildwein 1974
Glis glis	145	0.90	1.25	Gebczynski et al. 1972
Herpestes sanguineus	540	0.50	0.85	Kamau et al. 1979
Manis tricuspis	1 100	0.23	0.385	Hildwein 1974a
Nasua nasua	3 800	0.20	0.38	Chevillard-Hugot et al. 1980

S = Schwingungsbreite; $\bar{x}$ = Mittel über 24 h

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tabelle 3

Körpertemperatur von Säugetieren im Tagesgang

Species	Gewicht g	Körpertemperatur °C		Autor
Nonprimates		S	$\bar{x}$	
Peromyscus polionotus	13	2,10	37,25	Smith und Criss 1967
Mus musculus	15	3,80	36,65	Yunis et al. 1974
Zapus hudsonius	20	1,80	37,50	Morrison und Ryser 1960
Mus musculus	25	2,95	36,35	Yunis et al. 1974
Rattus alexandrinus	135	3,60	36,25	Maiselis und Ruttenburg 1954
Rattus norvegicus	200	2,30	36,85	Miles 1962
Rattus norvegicus	205	2,90	36,20	Maiselis und Ruttenburg 1954
Rattus norvegicus	300	1,80	37,20	Honma und Hiroshige 1978
Rattus norvegicus	330	1,05	37,05	Meinrath und D'Amato 1979
Spermophilus richardsonii	390	0,75	38,45	Wang 1972
Proechimys semispinosus	400	0,80	38,10	Morrison 1948
Herpestes sanguineus	540	1,75	38,20	Kamau et al. 1979
Ondatra zibethica	900	1,00	38,50	MacArthur 1979
Fennecus zerda	1 100	1,20	37,90	Noll-Banholzer 1979
Fennecus zerda	1 100	1,00	38,40	Avarguès und Goudeau 1962
Nasua nasua	3 800	1,40	37,60	Chevillard-Hugot et al. 1980
Marmota m. monax	5 200	0,85	37,70	Hayes 1976
Ursus americanus	75 000	1,60	37,80	Folk et al 1966
Lama „pacos"	80 000	0,40	38,10	Bligh et al. 1975
Lama „glama"	90 000	0,50	38,50	Bligh et al. 1975
Oryx beisa	150 000	3,40	38,50	Bligh and Harthoorn 1965
Equus „asinus"	150 000	1,10	37,60	Maloiy 1971
Equus „asinus"	180 000	2,30	37,85	Yousef und Dill 1969
Taurotragus oryx	200 000	1,50	39,05	Bligh and Harthoorn 1965
Camelus dromedarius	260 000	1,50	37,75	Schmidt-Nielsen et al. 1957
Syncerus caffer	350 000	2,85	38,70	Bligh und Harthoorn 1965
Giraffa camelopardalis	400 000	1,35	38,50	Bligh und Harthoorn 1965
Camelus dromedarius	470 000	2,80	37,10	Bligh und Harthoorn 1965
Primates		S	$\bar{x}$	
Cebuella pygmaea	100	3,30	36,85	Morrison und Middleton 1967
Tupaia belangeri	195	4,80	37,90	Weigold 1979
Tupaia glis	200	3,00	36,00	Bradley und Hudson 1974
Callithrix jacchus	700	3,80	37,80	Morrison 1962a
Saimiri sciureus	750	2,80	37,00	Moore-Ede et al. 1977
Saimiri sciureus	1 000	1,75	37,40	Fuller et al. 1979
Aotus trivirgatus	1 500	1,20	38,10	Morrison 1962a
Ateles geoffroyi	2 100	2,30	37,85	Morrison 1962a
Cebus albifrons	2 200	2,30	37,55	De Roshia et al. 1976
Macaca irus	2 500	1,45	37,80	Honjo et al. 1963
Macaca mulatta	2 800	1,60	38,00	Balin und Wass 1968
Macaca mulatta	2 800	2,00	37,40	Stscherbakowa 1954a
Macaca mulatta	3 000	1,55	38,40	Simpson und Galbraith 1908
Macaca mulatta	3 000	1,65	37,50	Crowley 1967
Macaca mulatta	3 000	1,15	37,95	Harbert et al. 1970
Macaca mulatta	3 300	1,70	37,00	Stscherbakowa 1954b
Macaca	3 400	1,80	37,10	Stscherbakowa 1954b
Papio hamadryas	4 000	2,00	37,50	Stscherbakowa 1954a
Macaca irus	6 000	0,90	38,00	Hawking und Lobban 1970
Papio doguera	13 000	1,30	37,65	Sundsten 1969
Papio	34 000	1,40	37,90	Morishima und Gale 1972
Pan troglodytes	62 000	1,40	37,30	Morrison 1962b

S = Schwingungsbreite; $\bar{x}$ = Mittel über 24 h

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gung der ϱ-Geraden sollte der der α-Geraden entsprechen.) Für die Primates läßt sich eine derartige Überschlagsrechnung nicht durchführen, da Sauerstoffaufnahme und Körpertemperatur unter zu unterschiedlichen Bedingungen gemessen worden sind.

Schlußbetrachtung

Die Temperatur im Körperkern ist eine Resultante aus Wärmebildung und den in der Wärmedurchgangszahl erfaßbaren Bedingungen für die Wärmeabgabe. Beide Faktoren können als Stellglieder eines Regelkreises angesehen werden, mit dessen Hilfe die Kerntemperatur auf einem bestimmten Wert gehalten wird. Um die Temperatur steigen oder fallen zu lassen, genügt es, eines der beiden Stellglieder zu ändern. Tagesperiodische Schwankungen der Körpertemperatur sind also auch dann zu erwarten, wenn die Wärmebildung über 24 h konstant bleibt und lediglich die Wärmedurchgangszahl einen Tagesgang hat, oder wenn umgekehrt die Wärmedurchgangszahl konstant bleibt und die Wärmebildung schwankt. Beide theoretisch denkbaren Fälle sind unrealistisch. Wie in den vorangehenden Abschnitten gezeigt, sind sowohl Wärmebildung wie Wärmeabtransport tagesperiodisch programmiert. Der Tagesgang der Körpertemperatur ergibt sich demnach aus der Wechselwirkung zwischen der Periodik der Wärmebildung und der Wärmeabgabe. Auf Grund der Wärmekapazität des Körpers und der für den Wärmetransport notwendigen Zeiten sind die beiden periodischen Vorgänge zeitlich gegeneinander verschoben: der Rhythmus der Wärmebildung eilt dem der Wärmeabgabe etwas voraus. Solange die Wärmebildung größer ist als die Wärmeabgabe, steigt die Kerntemperatur an; sie beginnt zu fallen, wenn die Wärmeabgabe die Wärmebildung übertrifft. Zur Untersuchung dieser Zusammenhänge ist es notwendig, Wärmebildung und Wärmeabgabe gleichzeitig und fortlaufend aufzuzeichnen. Mit Säugetieren sind derartige Experimente noch nicht gemacht worden. Es liegen jedoch Ergebnisse von Messungen am Menschen vor, die die oben gemachten Annahmen bestätigen. Schmidt (1972) hat die Tagesgänge der Wärmebildung, der Wärmeabgabe und der Rektaltemperatur an 8 nackten weiblichen Versuchspersonen ermittelt. Die über alle Personen in stündlichen Abständen gemittelten Werte lassen sich in erster Annäherung durch Sinusfunktionen beschreiben, die in Abb. 11 dargestellt sind. Es zeigt sich, daß der Tagesgang der Wärmeabgabe um – 1,4 h gegen den der Wärmebildung verschoben ist; die Körpertemperatur erreicht erwartungsgemäß ihr Maximum dann, wenn die Kurven von Wärmebildung und -abgabe sich schneiden. Aus den Tagesgängen der Rektaltemperatur und der Wärmeabgabe läßt sich, unter Einsetzen der in diesen Versuchen

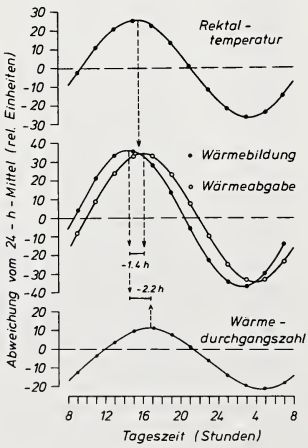


Abb. 11. Tagesgänge der Rektaltemperatur, der Wärmebildung und Wärmeabgabe, und der Wärmedurchgangszahl, gemessen an 8 weiblichen Versuchspersonen in der Klimakammer bei 28°. Dargestellt sind die an die Originalwerte angepaßten Sinusfunktionen. (Nach Aschoff et al. 1974)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

konstanten Raumtemperatur von 28 °C, der Tagesgang der Wärmedurchgangszahl berechnen (unterste Kurve der Abb. 11); er ist um – 2,2 h gegen den der Wärmebildung verschoben.

Die in Abb. 11 für den Menschen dargestellten Phasenbeziehungen zwischen den einzelnen periodischen Vorgängen stehen ihrer Richtung nach in Übereinstimmung mit Modellvorstellungen, die anderwärts näher erläutert sind (Aschoff 1981c). Es bleibt zu prüfen, ob sie sich auch an Säugetieren unter gleichzeitiger Anwendung von direkter und indirekter Calorimetrie nachweisen lassen. Dabei sollten recht unterschiedliche Gewichte gewählt werden, um die gewichtsabhängigen, sicher sehr komplexen Änderungen der Phasenunterschiede zwischen den periodischen Funktionen sicher erfassen zu können (vgl. die ausführliche Diskussion in Aschoff 1981a). Erst wenn derartige Messungen durchgeführt sind, läßt sich die Frage beantworten, in welchem Ausmaß die Tagesgänge der Wärmebildung einerseits und der Durchgangszahl andererseits zum Gang der Körpertemperatur beitragen, und wie sich das Verhältnis zwischen den beiden Faktoren mit dem Gewicht verändert.

Zusammenfassung

Eine Übersicht über die in der Literatur veröffentlichten Daten zeigt, daß der Tagesgang der Körpertemperatur bei Säugern gewichtsabhängig ist: die Schwingungsbreite, gemessen als Differenz zwischen den täglichen Maximal- und Minimalwerten, wird im Bereich von 10 g bis 2 kg mit wachsendem Körpergewicht kleiner (Abb. 1 und 8). Zwei Faktoren sind hieran wesentlich beteiligt:

1. Die gewichtspezifische Sauerstoffaufnahme (und somit auch Wärmebildung) hat einen Tagesgang. Die in der Aktivitätszeit α eines (ruhigen) Tieres gemessenen Werte liegen um 30 % bis 50 % über den in der Ruhezeit ϱ gemessenen Werten (Abb. 7). Sowohl die α- wie die ϱ-Werte sind negativ mit dem Körpergewicht korreliert; die sie beschreibenden Regressionsgeraden verlaufen parallel. Daraus ergibt sich eine negative Korrelation der Schwingungsbreite mit dem Gewicht (Abb. 7, rechts).
2. Die minimale Durchgangszahl, die die Bedingungen für den Wärmetransport unterhalb der Zone metabolischer Thermoneutralität beschreibt, hat einen Tagesgang. Die in α gemessenen Werte liegen um rund 50 % über den in ϱ gemessenen Werten (Abb. 9). Beide Wertegruppen sind negativ mit dem Körpergewicht korreliert, die Regressionsgeraden verlaufen parallel.

Der Tagesgang der Körpertemperatur ist eine Resultante der Tagesgänge der Wärmebildung und der Wärmeabgabe; diese haben etwa gleiche Schwingungsbreiten, sind aber gegeneinander phasenverschoben (Abb. 11). Die Abhängigkeit der Schwingungsbreite im Tagesgang der Körpertemperatur vom Körpergewicht läßt sich nicht einfach darauf zurückführen, daß für den Tagesgang der Wärmebildung eine ähnliche Abhängigkeit gilt. Es handelt sich vielmehr um ein kompliziertes Zusammenspiel zwischen den Tagesgängen der Wärmebildung und der Wärmedurchgangszahl und deren Abhängigkeit vom Gewicht.

Literatur

Aschoff, J. (1981a): Der Tagesgang der Körpertemperatur von Vögeln als Funktion des Körpergewichtes. J. Ornithol. (im Druck)

— (1981b): Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. Comp. Biochem. Physiol. (in press)

— (1981c): The circadian rhythm of body temperature as a function of body size. In: A Companion to animal physiology. Ed. by Taylor, C. R.; Johansen, K.; Bolis, L., Cambridge: University Press. (in press)

Aschoff, J.; Biebach, H.; Heise, A.; Schmidt, T. (1974): Day-night variation in heat balance. In: Heat loss from animals and man. Ed. by Monteith, J.; Mount, L. F., London: Butterworth. 147–172.

Aschoff, J.; Heise, A. (1972) Thermal conductance in man: Its dependence on time of day and on ambient temperature. In: Advances in climatic physiology. Ed. by Itoh, S.; Ogata, K.; Yoshimura, H. Tokio: Igaku Shoin Ltd. 334–348.

Aschoff, J.; Pohl, H. (1970a): Rhythmic variations in energy metabolism. Fed. Proc. **29**, 1541–1552.

— (1970b): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. J. Ornithol. **111**, 38–47.

Avargues, M.; Goudeau, H. (1962): Variations nycthémérales de la température chez le Fennec (*Fenecus zerda*, Zimm.). C. R. Société Biologie **154**, 290–292.

Balin, H.; Wass, L. S. (1968): The singificance of circadian rhythms in the search for the moment of ovulation in primates. Fertility and Sterility **19**, 228–243.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Bienkowski, P.; Marszalek, U. (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole. Acta theriol. 19, 55–67.

Bligh, J.; Baumann, I.; Sumar, J.; Poccot, F. (1975): Studies of body temperature patterns in South American *Camelidae*. Comp. Biochem. Physiol. 50, 701–708.

Bligh, J.; Harthoorn, A. M. (1965): Continuous radiotelemetric records of the deep body temperature of some unrestrained African mammals under near-natural conditions. J. Physiol. 176, 145–162.

Bradley, S. R.; Hudson, J. W. (1974): Temperature regulation in the three shrew *Tupaia glis*. Comp. Biochem. Physiol. 48A, 55–60.

Briese, E.; Dequijada, M. (1970): Colonic temperature of rats during handling. Acta physiol. Lat. Amer. 20, 97–102.

Chevillard-Hugot, M. C.; Müller, E. F.; Kulzer, E. (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the coati (*Nasua nasua*). Comp. Biochem. Physiol. 65A, 305–309.

Crowley, Th. J. (1967): Norepinephrine and serotonin effects on sleep, alertness and temperature regulation. AGARD Conference Proc. 25, Nr. 8.

Cumming, M.; Morrison, S. D. (1960): The total metabolism of rats during fasting and refeeding. J. Physiol. 154, 219–243.

Davis, T. P.; Yousef, M. K.; Johnson, H. D. (1978): Respiratory activity and metabolic rate of burros, *Equus asinus*: Effect of age. Comp. Biochem. Physiol. 60A, 203–205.

Deroshia, C. W.; Winget, C. M.; Bond, G. H. (1976): Two mechanisms of rephasal of circadian rhythms in response to a 180° phase shift (simulated 12–13 time zone change). J. Interdiscipl. Cycle Res. 7, 279–286.

Drozdz, A.; Gorecki, A.; Grodzinski, W.; Pelikan, J. (1971): Bioenergetics of water voles (*Arvicola terrestris* L.) from southern Moravia. Ann. Zool. Fennici 8, 97–103.

Folk, G. E.; Simmonds, R. C.; Folk, M. A. (1966): Physiological observations on subarctic bears under winter den conditions. Arctic Acromedical Laboratory Technical Report 65–15.

Fuller, C. A.; Sulzman, F. M.; Moore-Ede, M. C. (1978): Thermoregulation is impaired in an evironment without circadian time cues. Science 199, 794–796.

— (1979): Effective thermoregulation in primates depends upon internal circadian synchronization. Comp. Biochem. Physiol. 63, 207–212.

Galbraith, J. J.; Simpson, S. (1904): Temperature variation in nocturnal and other birds. J. Physiol. 30, Proc. XIX.

Gebczynski, M. (1964): Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sél Long). Acta theriol. 9, 125–137.

Gebczynski, M.; Gorecki, A.; Drozdz, A. (1972): Metaboslism, food assimilation and bioenergetics of three species of dormice (Gliridae). Acta theriol. 17, 271–294.

Gorecki, A. (1969): Metabolic rate and energy budget of the striped field mouse. Acta theriol. 14, 181–190.

Grodzinski, W. (1971): Energy flow through populations of small mammals in the Alaskan taiga forest. Acta theriol. 16, 231–275.

Hammel, H. T.; Jackson, D. C.; Stolwijk, J. A. J.; Hardy, J. D.; Stromme, S. B. (1963): Temperature regulation by hypothalamic proportional control with an adjustable set point. J. Appl. Physiol. 18, 1146–1154.

Hansson, L.; Grodzinsky, W. (1970): Bioenergetic parameters of the field vole *Microtus agrestis* L. Oikos 21, 76–82.

Harbert, G. M.; Cornell, G. W.; Thornton, W. N. (1970): Diurnal variation of spontaneous uterine activity in nonpregnant primates (*Macaca mulatta*). Science 170, 82–85.

Hawking, F.; Lobban, M. C. (1970): Circadian rhythms in "Macaca" monkeys (physical activity, temperature, urine and microfilarial levels). J. interdiscipl. Cycle Res. 1, 267–290.

Hayes, St. R. (1976): Daily activity and body temperature of the southern woodchuck, *Marmota monax monax*, in northwestern Arkansas. J. Mammalogy 57, 291–299.

Heusner, A. (1956): Mise en évidence d'une variation nycthémérale de la calorification indépendente du cycle de l'activité chez le rat. C. v. Soc. Biol. 150, 1246–1248.

Heusner, A. A.; Roberts, J. C.; Smith, R. E. (1971): Time as a factor in metabolic studies of *Peromyscus*. Acta Phys. Ac. Sci. Hungaricae 40, 1–11.

Hildwein, G. (1972): Métabolism énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la fôret èquatoriale. II. Résultats expérimentaux et discussion. Arch. Sci. Physiol. 26, 387–400.

— (1974): Resting metabolic rate in pangolins (pholidota) and squirrels of the equatorial rain forest. Arch. Sci. Physiol. 28, 183–195.

Holmes, C. W.; Mount, L. E. (1967): Heatloss from groups of growing pigs under various conditions of environmental temperature and air movement. Animal Production 9, 435–452.

Honjo, S.; Fujiava, T.; Takasaka, M.; Suzuki, Y.; Imaizumi, K. (1963): Observations on the diurnal temperature variation of cynomologus monkeys (*Macaca irus*) and on the effect of changes in the routine lighting upon this variation. Jap. J. Med. Sci. Biol. 16, 189–198.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Honma, K. I.; Hiroshige, T. (1978): Internal synchronization among several circadian rhythms in rats under constant light. Am. J. Physiol. **235**, R243–R249.

Horst, K.; Mendel, L. B.; Benedict, F. G. (1934): The effects of some external factors upon the metabolism of the rat. J. Nutrition 7, 277–303.

Karlberg, P. (1949): The significance of depth of insertion of the thermometer for recording rectal temperature. Acta paeditr. **38**, 359–366.

Kamau, J. M. Z.; Johansen, K.; Maloiy, G. M. O. (1979): Thermoregulation and standard metabolism of the slender mongoose (*Herpestes sanguineus*). Physiol. Zool. **52**, 594–602.

Kayser, Ch.; Heusner, A. (1967): Le rythme nycthéméral de la dépense d'énergie. J. de Physiol. **59**, 3–116.

Kayser, Ch.; Hildwein, G. (1970): Le rythme circadien de la thermogenèse du hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*) réveillé et actif à la fin de l'été. C. v. Soc. Biol. **164**, 644–647.

Kleiber, M. (1947): Body size and metabolic rate. Physiol. Rev. **27**, 511–541.

Lehmann, G. (1956): Das Gesetz der Stoffwechselreduktion und seine Bedeutung. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by Helmcke, J. G.; Lengerken, H. v.; Stark, D., Berlin: Walter de Gruyter & Co., Band **8**, 1–13.

Macarthur, R. A. (1979): Seasonal patterns of body temperature and activity in free-ranging muskrats (*Ondatra zibethicus*). Can. J. Zool. **57**, 25–33.

Mcnab, B. K. (1970): Body weight and the energetics of temperature regulation. J. Exp. Biol. **53**, 329–348.

— (1979): The influence of body size in the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. Ecology **60**, 1010–1021.

— (1980): On estimating thermal conductance in endotherms. Physiol. Zool. **53**, 145–156.

Mcnab, B. K.; Morrison, P. (1963): Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. Ecol. Monogr. **33**, 62–82.

Maiselis, M. R.; Ruttenburg, S. O. (1954): 24-Stunden-Rhythmus der Aktivität und der Körpertemperatur bei Ratten. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M. Berlin: Akademie Verlag. p. 129–141.

Maloiy, G. M. O. (1971): Temperature regulation in the Somali donkey (*Equus asinus*). Comp. Biochem. Physiol. **39A**, 403–412.

Meinrath, M.; D'amato, M. R. (1979): Interrelationships among heart rate, activity, and body temperature in the rat. Physiol. Beh. **22**, 491–498.

Miles, G. H. (1962): Telemetering techniques for periodicity studies. Ann. N. Y. Acad. Sci. **98**, 858–865.

Møller, U.; Bojsen, J. (1974): The circadian temperature rhythm in Syrian hamsters as a function of the number of animals per cage. J. interdiscipl. Cycle Res. **5**, 61–69.

Moore-Ede, M. C.; Kass, D. A.; Herd, J. A. (1977): Transient circadian internal desynchronization after light-dark phase shift in monkeys. Am. J. Physiol. **232**, R31–R37.

Morishima, M. S.; Gale, C. C. (1972): Relationship of blood pressure and heart rate to body temperature in baboons. Am. J. Physiol. **223**, 387–395.

Morrison, P. R. (1948): Oxygen consumption in several small wild mammals. J. Cell. Comp. Physiol. **31**, 69–96.

Morrison, P. (1962a): Thermoregulation in mammals from the tropics and from high altitudes. In: Comparative Physiology of Temperature Regulation. Ed. by Hannon, J. P.; Viereck, E., Fort Wainswright: Arctic Aeromedical Laboratory 389–414, part 3, 389–419.

Morrison, P. (1962b): An analysis of body temperature in the chimpanzee. J. Mammalogy **43**, 166–171

Morrison, P.; Middleton, E. H. (1967): Body temperature and metabolism in the pigmy marmoset. Folia primat. **6**, 70–82.

Morrison, P.; Ryser, F. A. (1959): Body temperature in the whitefood mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. **32**, 90–103.

— (1960): Metabolism and body temperature in a small hibernator, the meadow jumping mouse, *Zapus hudsonicus*. J. Cell. Comp. Physiol. **60**, 169–180.

Müller, E. F. (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). Comp. Biochem. Physiol. **64A**, 109–119.

Noll-Banholzer, U. (1979): Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. Comp. Biochem. Phys. **62**, 585–592.

Pearson, O. P. (1947): The rate of metabolism of some small mammals. Ecology **28**, 127–145.

Pohl, H. (1970): Zur Wirkung des Lichtes auf die circadiane Periodik des Stoffwechsels und der Aktivität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.). Z. vergl. Physiol. **66**, 141–163.

Poole, S.; Stephenson, J. D. (1977): Core temperature: Some shortcomings of rectal temperature measurements. Physiol. Behav. **18**, 203–205.

Schmidt, T. H. (1972): Thermoregulatorische Größen in Abhängigkeit von Tageszeit und Menstrualzyklus. Diss. med. Universität München.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Schmidt-Nielsen, K.; Schmidt-Nielsen, B.; Jarnum, S. A.; Haupt, T. R. (1957): Body temperature of the camel and its relation to water economy. Amer. J. Physiol. **188**, 103–112.
Simpson, S.; Galbraith, J. J. (1908): Observations on the normal temperature of the monkey and its diurnal variation, and on the effect of changes in the daily routine on this variation. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **45**, 65–104.
Smith, M. H.; Criss, W. E. (1967): Effect of social behavior, sex, and ambient temperature on the endogenous diel body temperature cycle of the old field mouse *Peromyscus polionotus*. Physiol. Zool. **40**, 31–39.
Spencer, F.; Shirer, H. W.; Yochim, J. M. (1976): Core temperature in the femals rat: effect of pinealectomy or altered lighting. Am. J. Physiol. **231**, 355–360.
Stscherbakowa, O. P. (1954a): 24-Stunden Periodik physiologischer Funktionen bei einigen Säugetierordnungen. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M., Berlin: Akademie Verlag. p. 13–39.
— (1954b): Experimentelle Untersuchungen über den 24-Stunden-Rhythmus physiologischer Funktionen bei Affen. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus. Ed. by Bykow, K. M., Berlin: Akademie Verlag. p. 40–61.
Sundsten, J. W. (1969): Alterations in water intake and core temperature in baboons during hypothalamic thermal stimulation. Annal. N. Y. Acad. Sci. **157**, 1018–1029.
Tertil, R. (1972): The effect of behavioural thermoregulation on the daily matabolism of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). Acta theriol. 17, 295–313.
Wang, L. C. H. (1972): Circadian body temperature of Richardson's ground squirrel under field and laboratory conditions: A comparative radio-telemetric study. Comp. Biochem. Physiol. **43A**, 503–510.
Weigold, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch mit Herzfrequenz bei *Tupaia belangeri* Wagner, 1841, im Tagesverlauf. Z. Säugetierkunde **44**, 343–353.
Wunder, B. A. (1970): Temperature regulation and the effects of water restriction on Merriam's chipmunk, *Eutamias merriami*. Comp. Biochem. Physiol. **33**, 385–403.
Yousef, M. K.; Dill, D. B. (1969): Resting metabolism and cardiorespiratory activity in the burro *Equus asinus*. J. Appl. Physiol. **27**, 229–232.
Yunis, E. J.; Fernandes, G.; Nelson, W.; Halberg, F. (1974): Circadian temperature rhythms and aging in rodents. In: Chronobiology. Ed. by. Scheving, L. E.; Halberg, F.; Pauly, J. E. Stuttgart: Georg Thieme Publ. 358–363.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Jürgen Aschoff, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8138 Andechs

Daten zur Mortalität des Igels *(Erinaceus europaeus)*, *verursacht durch den Straßenverkehr*

Von J. Reichholf und J. Esser

Zoologische Staatssammlung München

Eingang des Ms. 12. 10. 1980

Abstract

Road mortality of hedgehogs (Erinaceus europaeus)

Studied were the conditions of traffic-caused death in the hedgehog.

The results of a five-year's-count of hedgehogs killed on the road between Munich and Passau on a stretch of 150 km showed no significant decrease of numbers but a marked difference in the frequency of casualities in dependence of time, of season and type of adjacent habitat. The general average amounts to one hedgehog killed per km per year, but with 0,6 specimens/km/yr, figures are much lower along the stretches of open arable land (60,7 % of the total length) than within small villages (less than 1 km in diameter) or the outskirts of larger ones where 5.0 to 5.3 specimens/km/yr have been recorded. The central parts of the larger villages gave the lowest values with 0.4 hedgehogs/km/yr. Along 8.8 % of the total distance, therefore, as many as 86 % of the 729 hedgehogs found killed on the

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4604-0216 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 216–222
© 1981 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 46

Autor(en)/Author(s): Aschoff Jürgen

Artikel/Article: Der Tagesgang der Körpertemperatur und aer Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes 201-216