

Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz bei europäischen Spitzmäusen (Soricidae)

Von A. NAGEL^{1, 2}

Aus der AG Stoffwechselfysiologie am Zoologischen Institut der Universität Frankfurt

Eingang des Ms. 13. 3. 1985

Abstract

Oxygen consumption, temperature regulation and heart rate in European shrews (Soricidae)

Crocidura russula show (even in the range of normothermia 32–37 °C) a great variation of body temperature. The mean is 34.5 °C. Within the ambient temperature range of 10–25 °C (during food shortage) there often appears a lethargic state (torpor), with a decrease of body temperature even to 17.9 °C (*Crocidura russula*). Body temperature of the examined Soricinae is less variable; the mean value is 37.3 °C (*Neomys fodiens*) and 38.3 °C (*Sorex araneus*), respectively.

The thermal neutral zone of *Crocidura russula* is about 30 °C with a basal metabolic rate of 2.45 ml O₂/gh. This value lays 10 % above the expected mass specific level. During torpor metabolism is reduced by approximately 70–80 %. *Neomys fodiens* shows a wide thermal neutral zone between 35 and 20 °C, whereas that of *Sorex araneus* is about 20 °C. The basal metabolic rates are 69 % (3.22 ml O₂/gh) respectively 228 % (7.43 ml O₂/gh) above the predicted value.

In *Crocidura russula* the mean basal heart rate is 443 beats/min. This value is 5 % below the expected value. During torpor the heart rate drops to an average of 147 beats/min. The values of *Neomys fodiens* and *Sorex araneus* are 5 % (422/min.) respectively 25 % (627/min.) above the predicted value.

The low level of body temperature and metabolic rate, combined with the low heart rate and the ability for torpor were interpreted as an adaptation to relatively warm habitats. The high body temperature and the corresponding high metabolic rate and heart rate of Soricinae are considered as an adaptation to relatively cold environments.

Einleitung

Unter den Spitzmäusen findet man die kleinsten homoiothermen Tiere. Das Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpermasse ist bei ihnen so ungünstig, daß der größte Teil der Nahrung zur Aufrechterhaltung der konstanten Körpertemperatur benötigt wird. Dies äußert sich auch in dem großen Nahrungsbedarf, der pro Tag sogar die eigene Körpermasse übertreffen kann. Die Ansicht, wonach alle Spitzmäuse einen viel intensiveren Stoffwechsel als andere vergleichbar großen Säugetiere haben (PEARSON 1947; MORRISON 1948) wurde bis vor wenigen Jahren vertreten. Eine Revision dieser Ansicht wurde jedoch notwendig, als neben Vertretern der Rotzahnspitzmäuse (Soricinae) die ersten Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) untersucht wurden (BALAKRISHNAN und NAIR 1974; DRYDEN 1974; FONS und SICART 1976; VOGEL 1976; NAGEL 1977). Bei ihnen lagen die Stoffwechselraten unerwartet niedrig. Die europäischen Crocidurinae sind darüber hinaus noch in der Lage, in energiesparende Lethargie zu verfallen (WAHLSTRÖM 1929; KUSNETZOV 1972; VOGEL 1974; NAGEL 1977; FREY 1979).

¹Vormals Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, 74 Tübingen. – ²Diese Arbeit ist Teil einer Dissertation an der Universität Tübingen.

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, worauf die unterschiedlichen Stoffwechselreaktionen gegenüber der Umgebungstemperatur in den beiden Unterfamilien – Soricinae und Crocidurinae – beruhen und ob sie Anpassungen an die Lebensräume darstellen. Als Grundlage dafür diente ein Vergleich der Stoffwechselraten, der Körpertemperaturen und der Herzfrequenz von drei europäischen Spitzmausarten.

Material und Methode

Für die Untersuchungen standen 10 *Sorex araneus* aus dem Raum Tübingen, 14 *Neomys fodiens* aus der Umgebung von Weil der Stadt und 20 *Crocidura russula* aus Südfrankreich (Wildfänge) oder aus Tübingen (langjährige Zucht) zur Verfügung. Die kleineren Arten wurden in Kunststoffkäfigen (30 × 21 × 20 cm oder 19 × 34 × 20 cm), *Neomys fodiens* in Aqua-Terrarien (38 × 87 × 40 cm) mit einem 1,5 l Schwimmbekken gehalten. Als Einstreu diente ein Gemisch aus feuchtem Torf und Sand; als Unterschlupf Moospolster und Rindenstücke und als Nistmaterial Heu. *Crocidura russula* und *Neomys fodiens* wurden bei natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel und einer Umgebungstemperatur von $22 \pm 2^\circ\text{C}$ (rel. Feuchte $50 \pm 10\%$) gehalten. *Sorex araneus* wurde bei einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 h und einer Umgebungstemperatur von 15°C gehalten. Als Futter erhielten die Spitzmäuse abwechselnd Rinderherz und Mehlwürmer. Trinkwasser stand ad lib. zur Verfügung; einmal in der Woche wurde das Multivitaminpräparat „Protovita“ (La Roche) zugefügt. An *Neomys fodiens* wurden ausschließlich Eintagsküken verfüttert. Der O_2 -Verbrauch wurde in offenen Systemen gemessen (Hartmann und Braun Oxytest 5 und Beckman Oxygen Analyzer G₂, Meßbereich 2 % O_2 -Defizit). Die Registrierung erfolgte mit einem Punktdrucker (Wärmetechnik Stuttgart KG, Typ NSK) oder mit einem Circuitschreiber (Honeywell, Typ Electronic 15). In allen Versuchen betrug der Luftdurchsatz des Meßsystems 14,25 l/h STPD (DEPOCAS et al. 1957). Die Stoffwechselmeßkuvette befand sich in einem regelbaren Temperaturschrank (Ehret). Der O_2 -Verbrauch wurde jeweils über mindestens 1 h Dauer ermittelt. Bei Umgebungstemperaturen von 15 – 20°C betrug die Meßzeit bis zu 24 h. Die aufgeführten Werte stellen, wenn nicht besonders vermerkt, die Mittelwerte über mindestens 15 min dar. Die Tiere erhielten mehrere Stunden vor Versuchsbeginn kein Futter mehr. Zur gleichzeitigen Messung des O_2 -Verbrauchs und der Herzfrequenz (EKG) wurde eine spezielle Stoffwechselkuvette (NAGEL 1985) verwendet. Die Körpertemperatur wurde rektal jeweils am Versuchsende ermittelt. Dazu wurde der Temperaturfühler des elektronischen Thermometers (Thermophil, Ultrakust, Meßgenauigkeit $\pm 0,2^\circ\text{C}$) 18 mm weit in das Rektum eingeschoben. Alle Massebestimmungen der Tiere bzw. Organe wurden auf einer Mettler Waage (Genauigkeit ± 1 mg) vorgenommen. Die Regressionsgeraden wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Auf Besonderheiten der Methode wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Abkürzungen: Kt = Körpertemperatur (Rektaltemperatur); Ut = Umgebungstemperatur; KM = Körpermasse; Hf = Herzfrequenz; TNZ = Thermische Neutralzone

Ergebnisse

Körpertemperaturen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Homiotherme Tiere regulieren ihre Körpertemperaturen auch bei drastischen Veränderungen der Umgebungstemperatur relativ konstant. Die Spanne der dabei auftretenden Körpertemperaturen gibt Aufschluß über die Leistung der physiologischen und physikalischen Regulationsmechanismen. Aus diesem Grunde wurden die Rektaltemperaturen jeweils am Ende der Stoffwechselversuche (Dauer 1–24 h, Ut 2–38 $^\circ\text{C}$, Lichtphase) gemessen.

Crocidura russula: Die Mehrzahl der Werte (Abb. 1) liegt im Bereich von 32 – 37°C jedoch treten vor allem bei Umgebungstemperaturen von 15 – 25°C auch aus wesentlich niedrigere Körpertemperaturen auf. Die Fähigkeit zur Temperaturkontrolle steht aber außer Zweifel, da *Crocidura russula* selbst bei 2°C Umgebungstemperatur über mehrere Stunden hinweg die Körpertemperatur konstant zu halten vermag (Normothermie). Bei Umgebungstemperaturen von 15 – 25°C sinkt die Körpertemperatur häufig unter 30°C ab. Im Extremfall werden dabei Körpertemperaturen um 18°C erreicht. Die Tiere geraten in Schlaflethargie, aus der sie spontan oder nach einem Wecksignal wieder erwachen können. Eine genaue Grenze zwischen Wachzustand und Lethargie ist nicht erkennbar. Sie wird

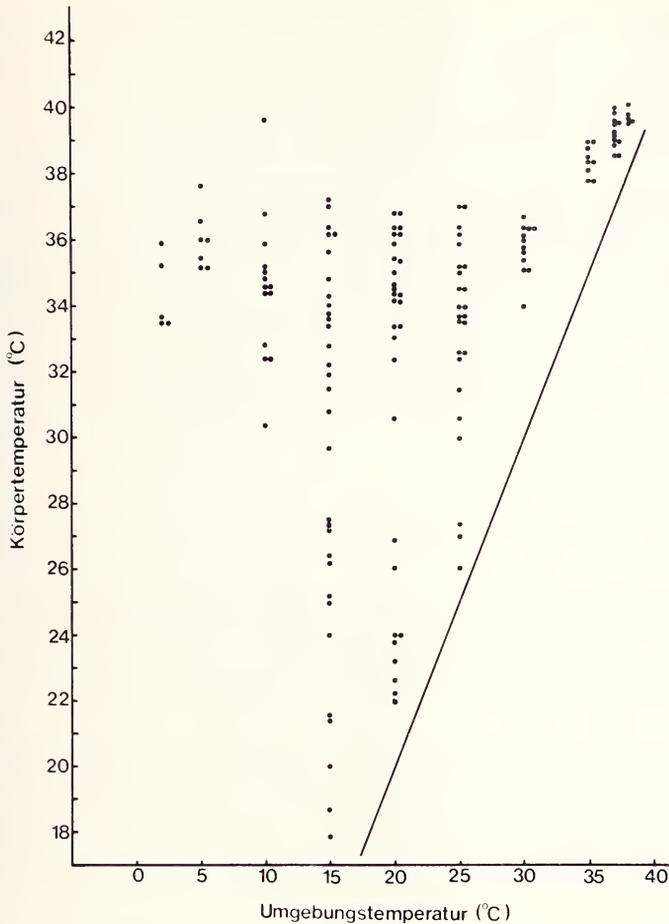


Abb. 1. Einzelwerte der Körpertemperatur von *Crocidura russula* bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (2–38 °C) nach jeweils 1–24 h Exposition

hier willkürlich bei 30 °C festgelegt. Steigt die Umgebungstemperatur über 30 °C, so steigt auch die Körpertemperatur über den normothermen Bereich an und nähert sich der Umgebungstemperatur. Die Grenze der Regulation ist hier erreicht. Aus den Mittelwerten (ausgenommen die extrem niedrigen Körpertemperaturen der lethargischen Versuchstiere, $KT < 30$ °C) geht die Leistungsfähigkeit des Regulationssystems noch anschaulicher hervor. Während in dem großen Bereich von 2–25 °C eine mittlere Körpertemperatur von $34,5 \pm 1,8$ °C auch nach mehrstündigen Belastungen eingehalten wird, erfolgt bereits bei 30 °C ein markanter Anstieg der Körpertemperatur ($Kt 35,8 \pm 0,8$ °C). Bei 38 °C treten die höchsten Körpertemperaturen auf ($39,8 \pm 0,2$ °C). In keinem Fall waren die Spitzmäuse in der Lage, ihre Körpertemperatur auf Werte unter der hohen Umgebungstemperatur zu regulieren. Ihre Toleranz gegenüber den hohen Umgebungstemperaturen ist jedoch erstaunlich groß.

Neomys fodiens: Im Vergleich zu *Crocidura russula* fällt die geringe Variation der Körpertemperatur auf (Abb. 2). Sie beträgt von 2–25 °C Umgebungstemperatur nur etwa 2 °C (36–38 °C). Erst bei Umgebungstemperaturen über 30 °C steigt die Körpertemperatur an und erreicht bei 35 °C bereits 40 °C. Der Anstieg der Körpertemperatur auf 42 °C führte

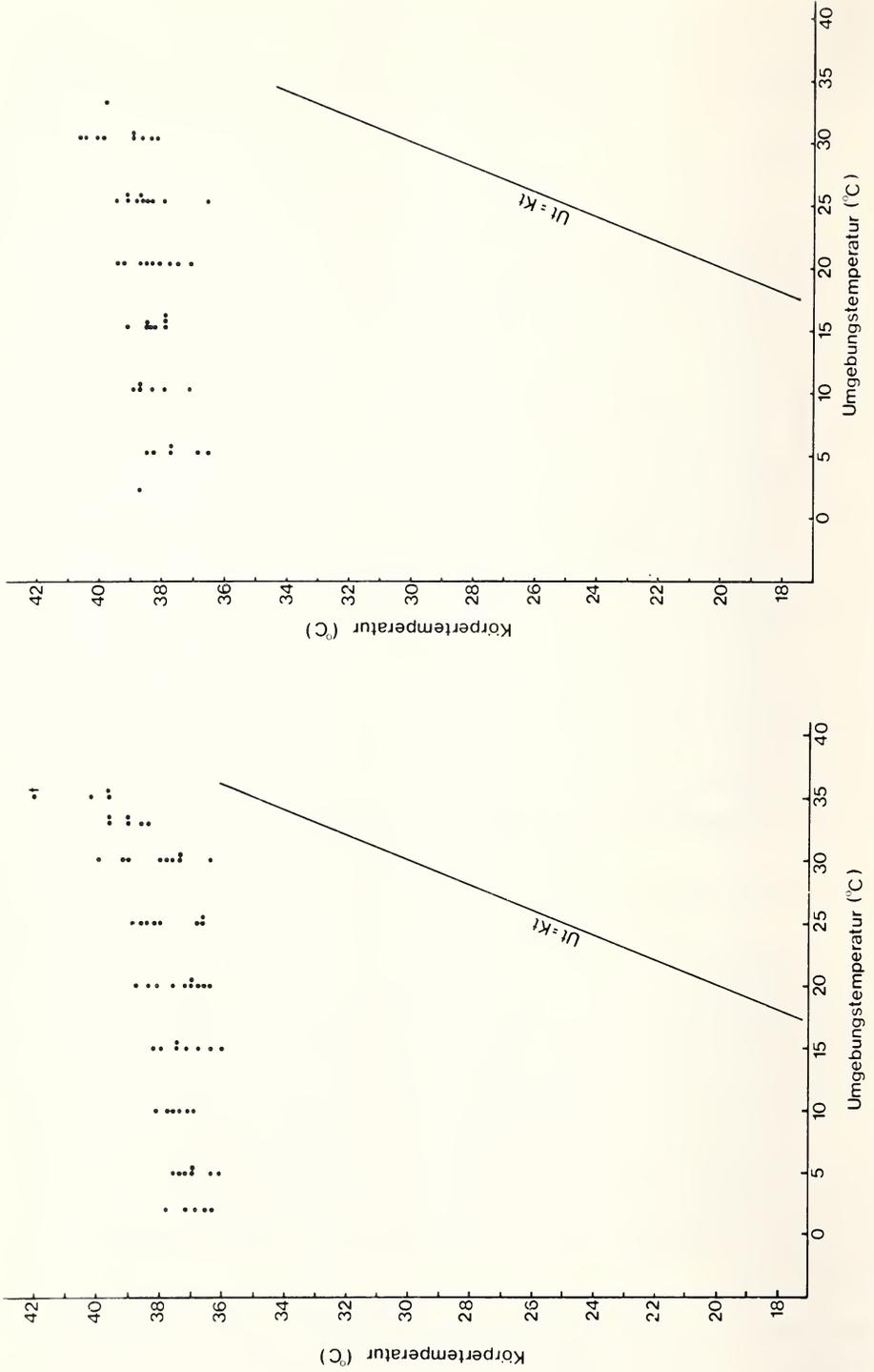


Abb. 2 (links) Einzelwerte der Körpertemperatur von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition. – Abb. 3 (rechts) Einzelwerte der Körpertemperatur von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 2–33 °C nach jeweils 1–4 h Exposition. Der Einzelwert bei 33 °C wurde nach einer Versuchsdauer von 15 min ermittelt

in diesem Fall zu einer irreversiblen Hitzeschädigung (Hitzetod) des Versuchstieres. Lethargische Zustände konnten bei *Neomys fodiens* niemals beobachtet werden. Die Mittelwerte ergeben im Bereich von 2–25 °C eine durchschnittliche Körpertemperatur von $37,3 \pm 0,7$ °C. Bei 35 °C steigt sie auf $39,8 \pm 0,3$ °C an. *Neomys fodiens* besitzt somit eine relativ konstante Körpertemperatur, die außerdem noch höher liegt als bei der schon besprochenen *Crocidurinae*.

Sorex araneus: Wie bei *Neomys fodiens* ist die Variationsbreite der Körpertemperatur bei *Sorex araneus* nur gering (Abb. 3). Sie reicht bei Umgebungstemperaturen von 5–25 °C von 37–39,5 °C und liegt damit um 1 °C höher als bei *Neomys fodiens*. Schon bei 30 °C Umgebungstemperatur steigt die Körpertemperatur deutlich an (teilweise über 40 °C). Lethargie mit tiefer Körpertemperatur wurde bei *Sorex araneus* nie beobachtet. Die Mittelwerte ergeben für *Sorex araneus* im Bereich von 2–25 °C eine durchschnittliche Körpertemperatur von $38,3 \pm 0,7$ °C. Bei 30 °C steigt sie auf $39,4 \pm 0,9$ °C an. Damit hat *Sorex araneus* von allen untersuchten Arten die höchste durchschnittliche Körpertemperatur; sie reagiert auch gegen Hitzebelastung am empfindlichsten.

O₂-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Der O₂-Verbrauch wurde bei verschiedenen Temperaturstufen ermittelt. Da ein Teil der Meßküvette gleichzeitig als Schlafplatz für die Tiere diente, war sichergestellt, daß der O₂-Verbrauch wirklich an ruhenden Tieren gemessen wurde. Die Registrierung erfolgte über mindestens 1 Stunde; bei Umgebungstemperaturen von 15–25 °C bis zu 24 Stunden. Die Berechnung des O₂-Verbrauchs erfolgte stets aus den Mittelwerten von mindestens 15 1-Minuten-Werten. Zur Berechnung des massespezifischen Erwartungswertes wurde als kalorische Äquivalent 4,485 cal/ml O₂ (Eiweißverbrennung, nach ASCHOFF 1971) herangezogen.

Crocidura russula: Die Mittelwerte des O₂-Verbrauchs (Abb. 4) für die einzelnen Temperaturstufen zeigen, daß bei den normothermen Spitzmäusen der Bereich der geringsten Stoffwechselintensität bei 30 °C Umgebungstemperatur liegt. Der O₂-Verbrauch beträgt hier nur 2,4 ml/gh. Er liegt etwa 10 % über dem massespezifischen Erwartungswert nach KLEIBER (1967). Die kritischen Umgebungstemperaturen liegen zwischen

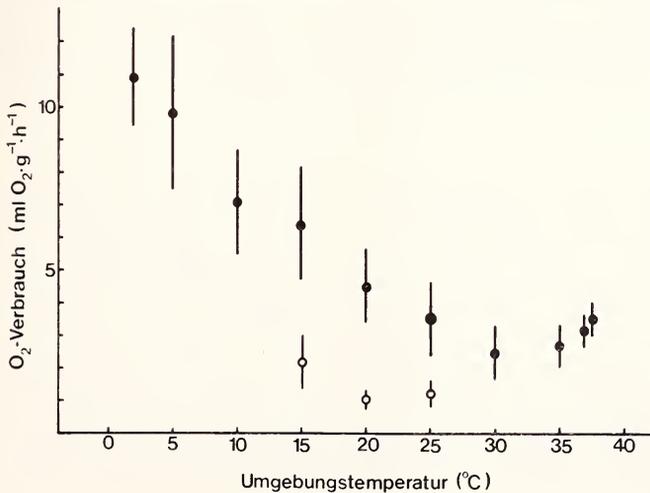


Abb. 4. Mittelwerte und Standardabweichungen des O₂-Verbrauchs von *Crocidura russula* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition. ● = normotherm, ○ = lethargisch

30–25 °C bzw. 30–35 °C. Unterhalb der unteren kritischen Temperatur können Wärmeverluste nicht mehr durch physikalische Regulation ausgeglichen, sondern müssen durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduktion wettgemacht werden. Der Anstieg des O₂-Verbrauchs ist deshalb auch ein Maß für die thermische Isolation des Körpers. Bei den normothermen *Crocidura russula* erfolgt dieser Anstieg nach der Gleichung: $y \text{ [ml O}_2\text{/gh]} = 10,58 \text{ [ml O}_2\text{/gh]} - 0,285 \text{ [ml O}_2\text{/gh } ^\circ\text{C]} \times U_t \text{ [}^\circ\text{C]} (r = 0,74)$. Der durchschnittliche O₂-Verbrauch bei 2 °C Umgebungstemperatur beträgt demnach 10,0 ml/gh; er liegt 4mal höher als der Basalstoffwechsel. Die Steigung der Regressionsgeraden bei konstanter Körpertemperatur entspricht der „minimal thermal conductance“. Sie beträgt 0,285 ml O₂/gh °C. Dies sind 14 % weniger als der massespezifische Erwartungswert nach HERREID und KESSEL (1967). Der Übergang zur Lethargie führt zu einer erheblichen Erniedrigung des O₂-Verbrauchs. Die geringsten Werte liegen stets bei 20 °C Umgebungstemperatur. Der durchschnittliche O₂-Verbrauch beträgt hier nur 0,9 ml/gh. Im Vergleich zu den normothermen Tieren entspricht dies bei gleicher Umgebungstemperatur (20 °C) einer Reduktion um 80 %. Bei 15 °C beträgt die Reduktion nur noch 67 % und bei 25 °C 65 %.

Die große Variationsbreite der Einzelwerte geht auf die große Spanne der Körpermasse wie auch auf die unterschiedlichen Körpertemperaturen zurück. Der O₂-Verbrauch von normothermen Tieren (Körpertemperatur 33,4–35,6 °C) läßt in Abb. 5 bei 15 °C Umgebungstemperatur eine Beziehung zur Körpermasse (g) erkennen nach der Gleichung: $y = 43,65 \times KM^{-0,894}$. Der O₂-Verbrauch steigt danach von 4,1 ml/gh (14,2 g) auf 6,7 ml O₂/gh (8,1 g), was einer Steigerung um 63 % entspricht. Die Abhängigkeit des O₂-Verbrauchs von der Körpertemperatur (Abb. 6) bei einer konstanten Umgebungstemperatur von 15 °C und ohne Berücksichtigung der Körpermasse, muß in 2 Bereichen dargestellt werden. Im normothermen Bereich (Körpertemperatur über 30 °C)

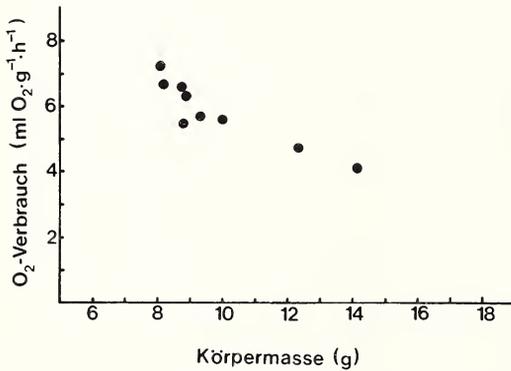


Abb. 5. O₂-Verbrauch von *Crocidura russula* (Einzelwerte) in Beziehung zur Körpermasse (Umgebungstemperatur 15 °C; Körpertemperatur 33,4–35,6 °C)

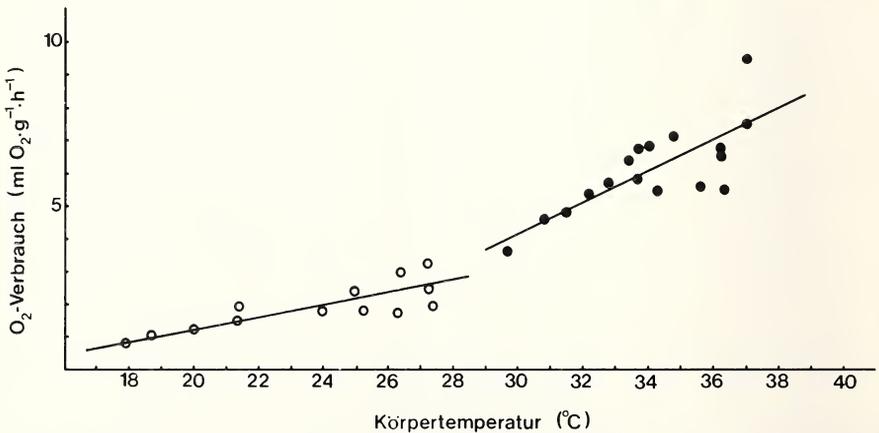


Abb. 6. O₂-Verbrauch von *Crocidura russula* (Einzelwerte) in Beziehung zur Körpertemperatur (Umgebungstemperatur 15 °C; Masse der Versuchstiere 8–11 g). ● = normotherm, ○ = lethargisch

ergibt sich eine Regressionsgerade mit der Gleichung: $y = -10,08 + 0,476 \times Kt$ ($r = 0,74$). Im Lethargiebereich lautet die Gleichung: $y = 2,62 + 0,193 \times Kt$ ($r = 0,85$). Der O₂-Verbrauch steigt demnach im Lethargiebereich viel langsamer als unter normothermen Bedingungen.

Neomys fodiens: Im Vergleich zu *Crocidura russula* ist die Variationsbreite der Einzelwerte (Abb. 7) geringer. Dies entspricht auch den geringeren Schwankungen der Körpertemperatur. Nicht auszuschließen ist eine Beziehung zur Körpergröße (Massen 12–21 g). Die Mittelwerte zeigen eine minimale Stoffwechselintensität bei 30 °C Umgebungstemperatur. Die geringen Unterschiede der Mittelwerte 35, 25 und 20 °C Umgebungstemperatur gegenüber dem Minimalwert lassen eine sehr breite thermische Neutralzone vermuten. Der Minimalstoffwechsel beträgt 3,2 ml O₂/gh; er liegt um 70 % über dem Erwartungswert (1,9 ml O₂/gh). Sinkt die Umgebungstemperatur

unter 20 °C, so steigt der O₂-Verbrauch bei 15 °C zunächst stark, dann aber nur noch geringfügig an. Bei 2 °C beträgt der O₂-Verbrauch nur das 2,2fache des Minimalwertes.

Die Gleichung der Regressionsgeraden unterhalb 30 °C lautet: $y = 7,72 - 0,165 \times Ut$ ($r = 0,72$). Die „minimal thermal conductance“ beträgt 0,165 ml O₂/gh °C. Dieser Wert liegt um 47 % unter dem massespezifischen Erwartungswert (0,243 ml O₂/gh °C). Die Neigung der Geraden ist somit wesentlich geringer als bei den Crocidurinae. Die Ursache hierfür könnte einerseits die größere Körpermasse, andererseits aber auch das dichtere und besser isolierende Fell sein. Eine teilweise Auskühlung der Körperperipherie ist ebenfalls möglich. Bei steigender Umgebungstemperatur (35 °C) ist der O₂-Verbrauch nur wenig erhöht. Er liegt knapp über dem Wert in der thermischen Neutralzone. Das Verhalten der Tiere deutet jedoch auf Hitzestress hin.

Sorex araneus: Auch hier (Abb. 8) fällt die große Variation der Meßwerte auf, die sich durch eine entsprechende Schwankungsbreite der Körpermasse erklären läßt (6–14 g). Nur 2 der Werte (1 Versuchstier) liegen bei 30 °C Umgebungstemperatur weit unter dem Durchschnitt. Diese Spitzmaus geriet zweimal in Hitzelethargie, die durch eine vollständige Erschlaffung der Skelettmuskulatur gekennzeichnet ist. Dabei lag auch die Körpertemperatur unter der Durchschnittstemperatur. Es ist möglich, daß hier eine Notreaktion zum Schutz vor Überhitzung vorliegt. Die Spitzmaus hat beide Versuche gut überstanden. Die Mittelwerte zeigen, daß sich der niedrigste O₂-Verbrauch bei 20 °C einstellt. Er beträgt 7,4 ml/gh und liegt somit um 228 % über dem massespezifischen Erwartungswert (2,3 ml O₂/gh). Die Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 25 °C führt bereits zu einem rapiden Anstieg. Sinkt die Umgebungstemperatur unter 20 °C, so steigt der O₂-Verbrauch an. Er erreicht bei 5 °C jedoch nur das 1,5fache des Minimalwertes. Die Regressionsgerade unterhalb von 20 °C läßt sich durch folgende Gleichung $y = 14,9 - 0,382 \times Kt$ ($r = 0,70$) ausdrücken. Die „minimal thermal conductance“ beträgt demnach 0,382 ml O₂/gh °C. Sie liegt um 12 % über dem Erwartungswert (0,342 ml O₂/gh °C).

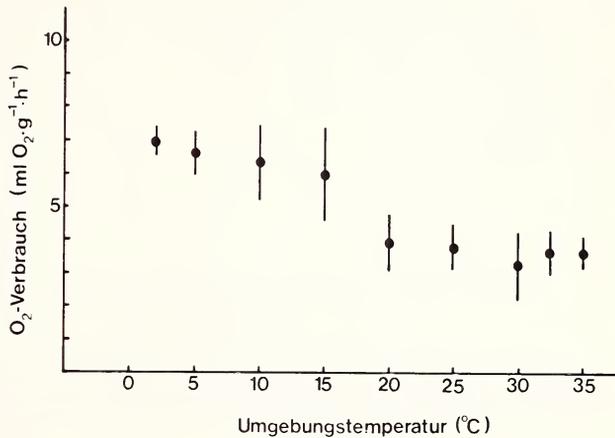


Abb. 7. Mittelwerte und Standardabweichungen des O₂-Verbrauchs von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition

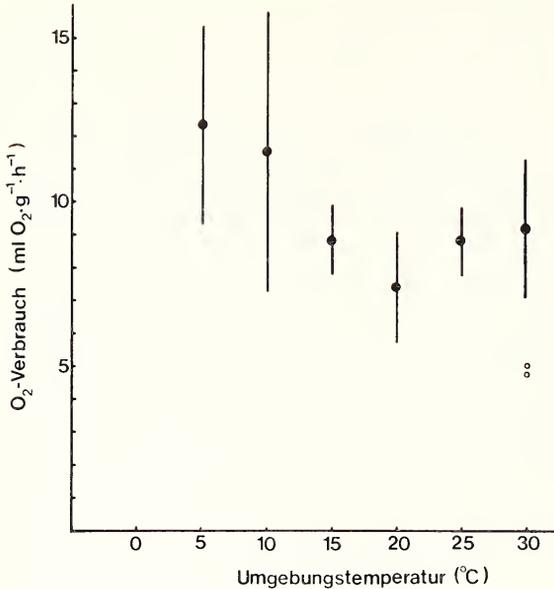


Abb. 8. Mittelwerte und Standardabweichungen des O₂-Verbrauchs von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 5–30 °C nach jeweils 1–4 h Exposition. ● = normotherm, ○ = hitzelethargisch

normothermen Spitzmäusen beträgt die tiefste durchschnittliche Herzfrequenz in der Thermischen Neutralzone 443/min; dieser Wert liegt um 5 % unter dem massespezifischen Erwartungswert (465/min). Bei höheren Umgebungstemperaturen steigt die Herzfrequenz nur langsam an. Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 2 °C führt dagegen zu einem Anstieg auf 828/min; dies bedeutet gegenüber dem Minimalwert fast eine Verdoppelung. Bei den lethargischen Spitzmäusen sind die Durchschnittswerte der Herzfrequenz sehr niedrig. Bei 20 °C (147/min), beträgt die Reduktion der Herzfrequenz gegenüber dem Durchschnittswert der normothermen Tiere sogar 76 %. In gleichem Ausmaß ist auch der O₂-Verbrauch erniedrigt. Die geringste Herzfrequenz während der Lethargie beträgt nur 78 Schläge/min (Ut 20 °C). Die Herzfrequenz zeigt bei gleichbleibender Umgebungstemperatur (15 °C) eine Beziehung zur Körpertemperatur (Abb. 10). Bei normothermen Tieren steigt sie nach der Gleichung: $y = 51,3 \times Kt - 1770$ ($r = 0,85$). Bei den lethargischen Spitzmäusen hat die Regressionsgerade die Gleichung: $y = 18,2 \times Kt - 230$ ($r = 0,83$). Ändert sich nur die Körpertemperatur, nicht dagegen die Umgebungstemperatur, so wird der O₂-Transport hauptsächlich über die Herzfrequenz geregelt.

Der O₂-Puls (Abb. 11) der lethargischen Tiere und der Tiere mit Körpertemperaturen oberhalb 30 °C unterscheidet sich in dem Temperaturbereich von 20–38 °C kaum. Dies steht im Zusammenhang mit der gleichzeitigen Abnahme des O₂-Verbrauchs und der Herzfrequenz während der Lethargie. Bei einem Rückgang der Umgebungstemperatur von 20 auf 10 °C verdoppelt sich der O₂-Puls annähernd. Bei noch tieferen Umgebungstemperaturen steigt er jedoch nicht mehr erheblich an. Der niedrigste durchschnittliche O₂-Puls liegt bei 30 °C; er beträgt 0,85 µl/Herzschlag. Der höchste durchschnittliche Wert liegt bei 2 °C und beträgt 2,07 µl/Herzschlag. Er steigt somit auf das 2,4fache des Minimalwertes an. Der Beitrag der Herzfrequenz an dem erhöhten O₂-Transport im Gewebe (berechnet nach der Methode von BARTHOLOMEW und TUCKER 1963) steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur ebenfalls an. Bei 2 °C beträgt der Anteil der

Herzfrequenz und O₂-Puls bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Die hohen Stoffwechselraten der Spitzmäuse müssen sich im Herz-Kreislauf-System niederschlagen. Deshalb wurde eine gleichzeitige Registrierung von O₂-Verbrauch und Herzfrequenz durchgeführt. Daraus wurde der O₂-Puls, der ein Maß für die pro Herzschlag transportierte O₂-Menge ist, berechnet. Die minimalen Herzfrequenzen wurden bestimmt und mit dem massespezifischen Erwartungswert nach WANG und HUDSON (1971) verglichen ($HR = 816 \times W^{-0,25}$; $HR = Hf$, $W = KM$).

Crocidura russula: Dem variablen O₂-Verbrauch entsprechend ist auch die Schwankungsbreite der Herzfrequenz sehr groß (Abb. 9). Bei den

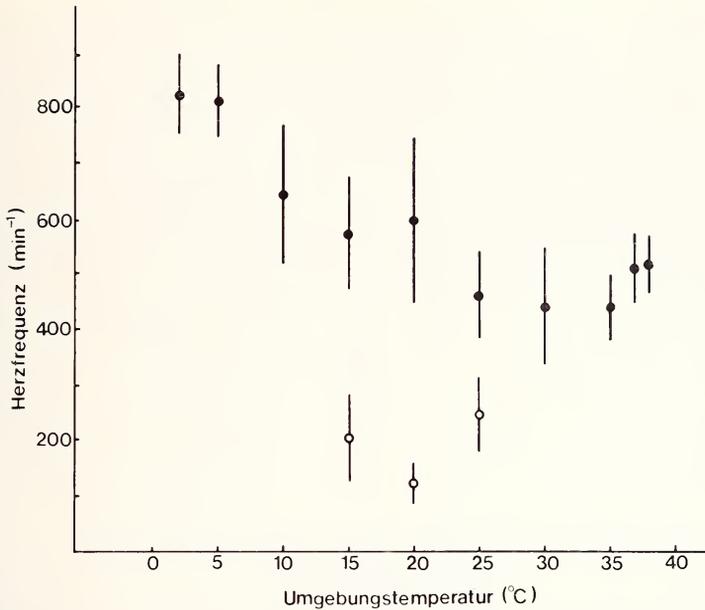


Abb. 9. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Crocidura russula* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition. ● = normotherm, ○ = lethargisch

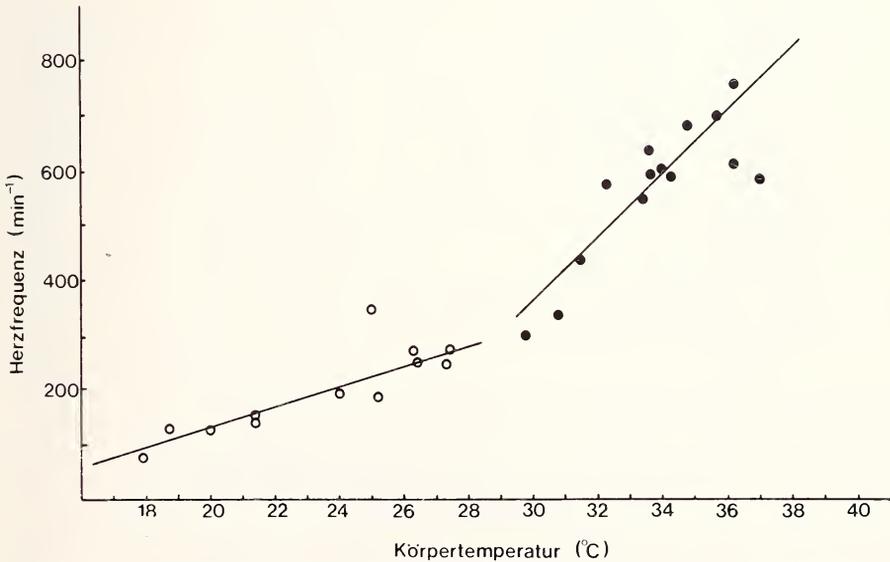


Abb. 10. Herzfrequenz von *Crocidura russula* bei verschiedenen Körpertemperaturen (17,9–37,0 °C). Die Umgebungstemperatur betrug bei allen Versuchen 15 °C. Masse der Tiere 8–11 g. ● = normotherm, ○ = lethargisch

Herzfrequenz an der Erhöhung des O₂-Transports 38 %; der Anteil des O₂-Pulses gegenüber dem niedrigen Wert in der Thermischen Neutralzone beträgt dagegen 62 %. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O₂-Puls ebenfalls an.

Neomys fodiens: Die Herzfrequenz (Abb. 12) zeigt im Vergleich zu *Crocidura russula*

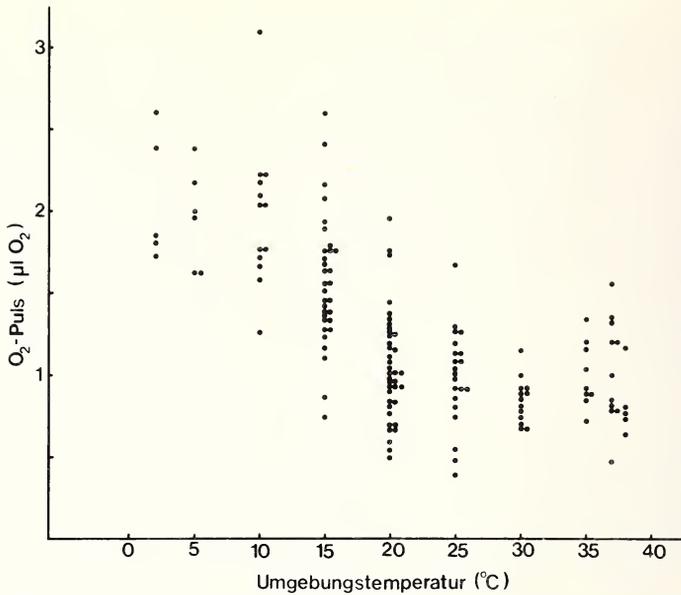


Abb. 11. O₂-Puls von *Crocidura russula* (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition

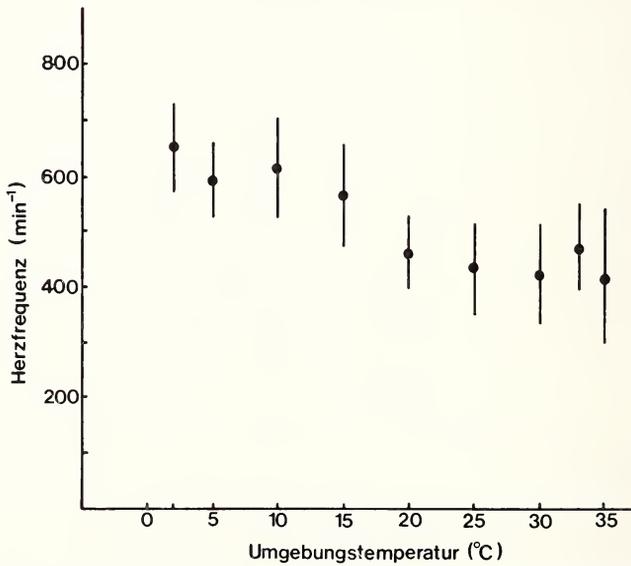


Abb. 12. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition

eine geringe Variationsbreite. Dies entspricht der weitgehend konstanten Körpertemperatur dieser Spitzmäuse. Der tiefste Einzelwert beträgt 312 Schläge/min (Ut 25 °C). Der tiefste Durchschnittswert (422 Schläge/min) liegt bei 30 °C und 35 °C. Er übertrifft damit den Erwartungswert (401 Schläge/min) um nur 5 %. Sinkt die Umgebungstemperatur auf 2 °C ab, so steigt die Herzfrequenz auf 636 Schläge/min oder das 1,5fache des Minimalwertes an. Die Steigerung der Herzfrequenz ist zwischen 25–10 °C am größten.

Der O₂-Puls beträgt während der minimalen Herzfrequenz (30 °C), 2,19 µl O₂/Herzschlag; er steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur an und erreicht bei 2 °C 3,38 µl O₂/Herzschlag, das 1,54fache des Minimalwertes (Ut 30 °C). Die Herzfrequenz beteiligt sich am erhöhten O₂-Transport bei 2 °C Umgebungstemperatur mit 50 %; die anderen 50 % gehen zu Lasten einer Steigerung des O₂-Pulses. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O₂-Puls stetig an. Die Herzfrequenz sinkt dagegen bei 35 °C nochmals ab; der Durchschnittswert liegt hier sogar unter dem Minimalwert (30 °C).

Sorex araneus: Im Gegensatz zu den vorausgehenden Arten zeigt *Sorex araneus* in allen Temperaturbereichen extrem hohe Herzfrequenzen (Abb. 13). Der niedrigste Wert beträgt noch 470 Schläge/min. Der niedrigste Durchschnittswert liegt bei 25 °C (außerhalb der Thermischen Neutralzone). Er beträgt 594 Schläge/min und übertrifft damit den Erwartungswert um 25 %. Die durchschnittliche Herzfrequenz steigt zwischen 10–30 °C nur sehr wenig. Erst unterhalb 10 °C Umgebungstemperatur beginnt ein abrupter Anstieg bis auf durchschnittlich 916 Schläge/min oder auf das 1,5fache des Minimalwertes.

Der errechnete O₂-Puls ist bei 20 °C am niedrigsten (1,42 µl O₂/Herzschlag). Bei tieferen Umgebungstemperaturen steigt er an und erreicht bei 10 °C das Maximum (2,57 µl O₂/Herzschlag). Bei Umgebungstemperaturen bis einschließlich 10 °C ist der Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O₂-Transport nur gering (5–10 %). Der O₂-Transport wird hier ausschließlich über den O₂-Puls geregelt. Nachdem bei 5 °C keine weitere Steigerung des O₂-Pulses erfolgt (der O₂-Puls erreicht bei 10 °C offenbar einen Maximalwert), erhöht sich der Beitrag der Herzfrequenz sprunghaft auf 52 % (gegenüber dem Wert in der Thermischen Neutralzone). Bei Umgebungstemperaturen oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O₂-Puls an; er sinkt bei 30 °C wiederum ab. Auch hier muß man annehmen, daß der Blutkreislauf in erhöhtem Maße dem Wärmetransport an die Oberfläche dient.

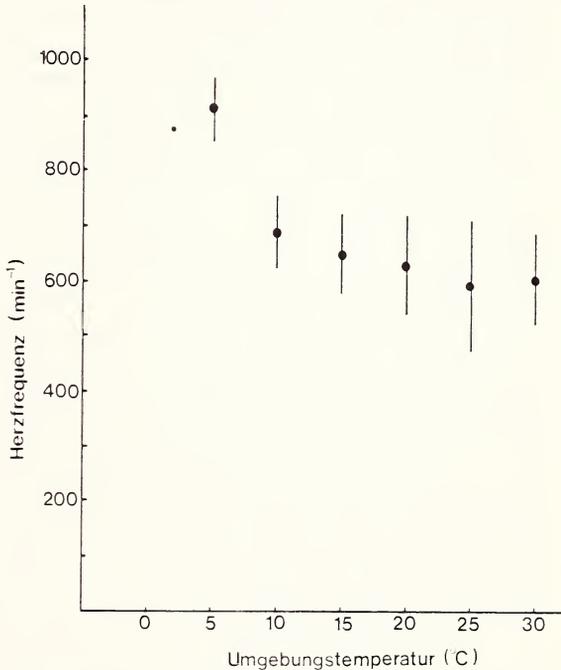


Abb. 13. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 5–30 °C nach jeweils 1–4 h Exposition

Diskussion

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß Crocidurinae nicht nur eine im Durchschnitt niedrigere Körpertemperatur, sondern auch eine größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur besitzen als die Soricinae. Die hier ermittelten Daten von *Neomys fodiens* (37,3 °C) und *Sorex araneus* (38,3 °C) decken sich mit den Werten von GEB CZYNSKI (1977). Für die nordamerikanische Art *Blarina brevicauda* wurden Körpertemperaturen von

38,5 °C (DOREMUS 1965) und 37,2 °C (PLATT 1974) und für *Sorex cinereus* 38,8 °C (MORRISON et al. 1959) ermittelt. Eine Ausnahme bildet *Cryptotis parva* mit nur 35 °C (LAYNE und REDMOND 1959). Für die hier untersuchten Crocidurinae liegt die mittlere Körpertemperatur im normothermen Zustand bei 34,5 °C; sie variiert von 32–37 °C. Die durchschnittlichen Körpertemperaturen von *Crocidura leucodon* (34,2 °C) und *Crocidura suaveolens* (34,8 °C) (NAGEL 1980) unterscheiden sich nur unwesentlich. Zu ähnlichen Werten gelangten FREY (1979) an *Crocidura russula* (36,0 °C), *Suncus murinus* (35,3 °C), *Suncus etruscus* (34,7 °C) und BALAKRISHNAN und NAIR (1974) an *Suncus murinus* (34,1–35,8 °C). Eine Ausnahme bildet die von HASLER und NALBANDOV (1974) an *Suncus murinus* gemessene sehr hohe Körpertemperatur (38,1–39,8 °C). Die Spitzmäuse sind je nach Höhe der durchschnittlichen Körpertemperatur unterschiedlich empfindlich gegen hohe Umgebungstemperaturen. Erreichen die Waldspitzmäuse bereits bei einer Umgebungstemperatur von 30 °C Körpertemperaturen von knapp 40 °C, so steigt die Körpertemperatur der Hausspitzmaus erst bei Umgebungstemperaturen von 38 °C so hoch.

Es besteht kein Zweifel: Die Weißzahnspezies besitzen eine flexiblere Temperaturregulation als die Rotzahnspezies. Dies zeigt sich besonders in ihrer Fähigkeit zur Lethargie, die bei *Crocidura leucodon* bereits von WAHLSTRÖM (1929) beschrieben, aber nur als Erkrankung bezeichnet wurde. Lethargie beobachteten KUSNETZOV (1972) bei *Crocidura suaveolens* (Kt bis 17 °C) und bei *Diplomesodon pulchellum* (Kt bis 15 °C) und VOGEL (1974) und FREY (1979) bei der kleinsten Spitzmaus *Suncus etruscus* (Kt bis 12 °C). In der vorliegenden Untersuchung konnte Lethargie bei *Crocidura russula* erneut nachgewiesen werden. Alle typischen Merkmale der Lethargie traten dabei auf: Die Körpertemperatur sank bei Umgebungstemperaturen von 10–25 °C in einen Bereich von 18–30 °C; die tiefste Körpertemperatur betrug bei *Crocidura russula* 17,9 °C. Die tiefste Körpertemperatur von *Crocidura leucodon* betrug 18,6 °C (NAGEL 1976 unveröffentlicht) und von *Crocidura suaveolens* 21,6 °C (NAGEL 1980). Im Gegensatz zu *Suncus etruscus* (FREY 1979) zeigte die Körpertemperatur keine unmittelbare Beziehung zur Umgebungstemperatur. Die Unterschreitung der minimalen Körpertemperatur führte bei den wenigen beobachteten Fällen zum Kältetod. Das Wiedererwachen aus der Lethargie erfolgte spontan oder nach einem Weckreiz, wobei die Körpertemperatur rasch anstieg (0,5–0,9 °C/min). Lethargie trat im allgemeinen nach längerem Nahrungsentzug auf. Im Gegensatz zu *Suncus etruscus* (FREY 1979) wurde spontaner Torpor nicht beobachtet.

Die beiden Soricinae *Neomys fodiens* und *Sorex araneus* übertreffen mit ihrem Basalstoffwechsel alle anderen Arten (Tab. 1). Er liegt um 70 % bzw. 230 % über dem massespezifischen Erwartungswert (KLEIBER 1967). Der intensive Stoffwechsel der Soricinae wurde bereits in früheren Untersuchungen festgestellt (MORRISON und PEARSON 1946; PEARSON 1947; MORRISON 1948; PEARSON 1948; MORRISON et al. 1952, 1953, 1959; HAWKINS et al. 1960; PFEIFFER und GASS 1962; BUCKNER 1964; GEB CZYNSKI 1965; GEB CZYNSKA und GEB CZYNSKI 1965; DOREMUS 1965; MARTINSEN 1969; GEB CZYNSKI 1971a, b; NEAL und LUSTICK 1974; PLATT 1974; VOGEL 1976; LINDSTEDT 1980a).

Der Basalstoffwechsel der Crocidurinae liegt dagegen nur zwischen 10 und 19 % über dem massespezifischen Erwartungswert. Bei *Suncus murinus* wurde eine Erhöhung um 11 % (DRYDEN 1974), bei *Crocidura occidentalis* 31 % (HILDWEIN 1972) ermittelt. VOGEL (1976) beschreibt für die Weißzahnspezies ein allgemein niedrigeres Stoffwechselniveau. Der unmittelbare Vergleich dieser Angaben wird durch unterschiedliche Meßmethoden und Temperaturbereiche sehr erschwert. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien deutlich. Sie zeigen sich auch im Bereich der Thermischen Neutralzone: Bei allen 3 Arten der Gattung *Crocidura* wurde der Basalstoffwechsel bei 30 °C Umgebungstemperatur gemessen; bei *Suncus etruscus* stellte sich der Minimalwert sogar erst bei 35 °C ein. Dem steht der niedrige Wert von *Sorex araneus* (20 °C) und die sehr breite Neutralzone von *Neomys fodiens* (20–35 °C) gegenüber. Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 5 °C führt bei Crocidurinae zu einer etwa 4- bis 5fachen

Tabelle 1

Vergleich von Körpermasse, Basalstoffwechsel, massespezifischem Erwartungswert nach Kleiber (1967), Thermischer Neutralzone von normothermen Spitzmäusen und Stoffwechselsteigerung bei 5°C Umgebungstemperatur gegenüber dem Basalstoffwechsel
Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Basalstoffwechsel (ml O ₂ × g ⁻¹ × h ⁻¹)	Erwartungswert des Basalstoffwechsels (ml O ₂ × g ⁻¹ × h ⁻¹)	Abweichung des Basalstoffwechsels vom Erwartungswert in % des Erwartungswertes	Thermische Neutralzone (°C)	Steigerung des O ₂ -Verbrauchs von der TNZ bis 5°C
<i>Crocidura russula</i>	9,6 (7)	2,45	2,22	+ 10	30	× 4,3
<i>Crocidura leucodon</i> *	11,7 (2)	2,55	2,15	+ 19	30	× 4,0
<i>Crocidura suaveolens</i> *	7,5 (4)	2,81	2,35	+ 20	30	× 4,2
<i>Suncus etruscus</i> **	2,5 (2)	3,6	3,2	+ 12	35	× 4,7
<i>Neomys fodiens</i>	17,1 (8)	3,22	1,9	+ 69	20–35	× 2,2
<i>Sorex araneus</i>	8,7 (9)	7,43	2,26	+228	20	× 1,5

* NAGEL (1980); ** NAGEL (1976) unveröffentlicht.

Stoffwechselsteigerung, bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* dagegen nur zu einer Erhöhung auf das 1,5- bzw. 2,2fache des Minimalwertes.

Welche Ursachen kommen für die Unterschiede zwischen Rotzahnspitzmäusen und Weißzahnspitzmäusen in Frage? Hierbei hilft ein genauer Vergleich der etwa gleichgroßen Haus- und Waldspitzmäuse (Abb. 14). Unterhalb der Thermischen Neutralzonen läßt sich der Unterschied im Stoffwechsel alleine auf unterschiedlich eingeregelt Körpertempera-

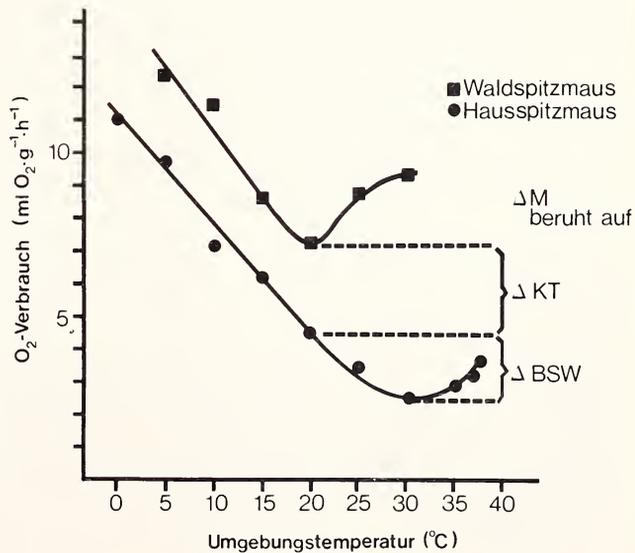


Abb. 14. Mittelwerte des Stoffwechsels von *Crocidura russula* und *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C. Beide Arten sind gleich groß. Der Unterschied im Stoffwechsel, der auf einer unterschiedlichen Körpertemperatur beruht, ist mit ΔKt bezeichnet. Der Unterschied im Basalstoffwechsel, der sich in einer Verschiebung der Thermischen Neutralzone ausdrückt, ist mit ΔBSW gekennzeichnet.

turen zurückführen; denn trägt man in Abb. 6 den durchschnittlichen Stoffwechsel für Waldspitzmäuse (8,8 ml O₂/gh) bei einer durchschnittlichen Körpertemperatur von 38 °C ein, so kommt dieser Punkt genau auf der Regressionsgeraden zu liegen, die aus den Einzelwerten der Hausspitzmäuse berechnet wurde. Eine weitere Ursache ist der tatsächlich unterschiedliche Basalstoffwechsel, der sich in einer Verschiebung der Thermischen Neutralzone ausdrückt. Der Effekt der Stoffwechselerhöhung durch Erhöhung der Körpertemperatur von 4 °C ist wesentlich größer als die Basalstoffwechselerhöhung, die eine Verschiebung der Thermischen Neutralzone von 30 °C auf 20 °C zur Folge hat.

Lethargie tritt bei Rotzahnspezimäusen selbst nach Futterentzug nicht auf (GEBZYNSKI 1971a; MARTINSEN 1969). Nur LINDSTEDT (1980b) berichtet von flacher Hypothermie bei der Wüstenspezimäus *Notiosorex crawfordi*.

Daß Spitzmäuse einen sehr hohen Stoffwechsel haben, ist seit PEARSON (1948) bekannt. Auch die Crocidurinae besitzen dieses höhere Stoffwechsellniveau; der niederen Körpertemperatur entsprechend ist der Basalstoffwechsel gegenüber dem massespezifischen Erwartungswert nur wenig erhöht. Über die Ursachen dieses hohen Stoffwechsellniveaus gibt es bis jetzt keine gesicherte Erklärung.

Der Vorteil der Ableitung des EKG über Tritt-Elektroden zeigte sich bei der Messung der Ruheherzfrequenz deutlich; denn nur an Spitzmäusen, die in keiner Weise erregt sind, stellt sich auch die tatsächliche Ruheherzfrequenz ein. Da die meisten bisher bekannten Messungen unter Narkose an erregten Tieren erfolgten, ist ein Vergleich nur mit Vorbehalt möglich. Bei *Suncus murinus* beträgt die Herzfrequenz 563–604/min (DRYDEN et al. 1971) bzw. durchschnittlich 550/min (BALAKRISHNAN und NAIR 1974). Bei der nordamerikanischen Art *Blarina brevicauda* liegt sie bei 750/min (DOREMUS 1965) und bei *Sorex cinereus* zwischen 500 und 1320/min (MORRISON et al. 1959). Nach WEIBEL et al. (1971) und BARTELS et al. (1979) erreicht die Herzfrequenz bei *Suncus etruscus* 1300/min bzw. variiert zwischen 700 und 1400/min. In Tabelle 2 sind die hier ermittelten Ruheherzfrequenzen sowie der errechnete O₂-Puls dargestellt. Der Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien ist deutlich: Während bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* die Herzfrequenz um

Tabelle 2

Vergleich von Körpermasse, basaler Herzfrequenz, massespezifischem Erwartungswert nach Wang und Hudson (1971), Steigerung der Herzfrequenz bei 5 °C Umgebungstemperatur gegenüber der basalen Herzfrequenz und Steigerung des O₂-Pulses bei 5 °C Umgebungstemperatur gegenüber den Werten in der Thermischen Neutralzone

Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Basale Herzfrequenz (min ⁻¹)	Erwartungswert der basalen Herzfrequenz (min ⁻¹)	Basale Herzfrequenz in % des Erwartungswertes	Steigerung der Herzfrequenz von der TNZ bis 5 °C	Steigerung des O ₂ -Pulses von der TNZ bis 5 °C
<i>Crocidura russula</i>	9,6 (7)	443	465	95	× 1,9	× 2,5
<i>Crocidura leucodon</i> *	11,7 (2)	302	452	67	–	–
<i>Crocidura suaveolens</i> *	7,5 (4)	371	493	75	× 2,1	× 2,4
<i>Neomys fodiens</i>	17,1 (8)	422	401	105	× 1,5	× 1,5
<i>Sorex araneus</i>	8,7 (6)	627	475	125	× 1,5	× 1,5

* NAGEL (1980).

25 bzw. 5 % über dem Erwartungswert liegt, erreicht keine der Weißzahnspitzmäuse diesen Wert. *Cocidura russula* kommt mit -5 % noch am nächsten, *Cocidura leucodon* und *Cocidura suaveolens* (NAGEL 1980) liegen dagegen um -33 bzw. -25 % niedriger. Dies gilt nur für die normothermen Tiere und ist um so überraschender, als alle untersuchten Arten einen gegenüber dem Erwartungswert erhöhten Stoffwechsel aufweisen. Eine mögliche Erklärung bietet die Beziehung der Herzgröße zur Körpergröße (Tab. 3). Bei allen untersuchten Arten übertrifft die Herzmasse den massespezifischen Erwartungswert um 70 bis 87 %. Bei *Suncus etruscus* fanden BARTELS et al. (1979) sogar ein um 100 % größeres Herz. Die Folge ist ein erheblich vergrößertes Schlagvolumen, das den gleichen O₂-Transport bei verminderter Schlagfrequenz ermöglicht.

Tabelle 3

Vergleich von Körpermasse, Herzmasse und massespezifischem Erwartungswert der Herzmasse nach Stahl (1965)

Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Herzmasse (mg)	Erwartungswert der Herzmasse (mg)	Herzmasse in % des Erwartungswertes
<i>Cocidura russula</i>	7,8 (6)	93,3 (6)	50	187
<i>Cocidura leucodon</i> *	12,0 (1)	130,0 (1)	76	171
<i>Cocidura suaveolens</i> *	5,7 (3)	77,6 (3)	37	210
<i>Neomys fodiens</i>	14,5 (5)	146,4 (5)	92	160
<i>Sorex araneus</i>	7,4 (5)	80,0 (5)	47	170

* NAGEL (1980).

Bei allen Crocidurinae sinkt die Herzfrequenz während der Lethargie stark ab. *Cocidura leucodon* erreicht dabei einen Minimalwert von nur 60 Schlägen/min. Umgebungstemperaturen unter 30 °C lösen bei normothermen Spitzmäusen eine Erhöhung der Herzfrequenz aus. Bei den Crocidurinae beträgt diese Steigerung bei 5 °C bereits das 1,9–2,1fache, bei Soricinae nur das 1,5fache des Minimalwertes. Im gleichen Temperaturbereich steigert sich der O₂-Puls bei den Crocidurinae auf das 2,4–2,5fache und bei den Soricinae auf das 1,5fache. Dies bedeutet, daß bei den Crocidurinae der erhöhte O₂-Transportbedarf hauptsächlich durch eine starke Erhöhung des O₂-Pulses erreicht wird. Bei den Soricinae steigen Herzfrequenz und O₂-Puls in gleicher Weise an.

Vergleicht man die Verbreitungsgebiete der beiden Unterfamilien, dann übertreffen die Soricinae in ihrer nördlichen Ausbreitung die Crocidurinae bei weitem. Sie besiedeln sogar subarktische und arktische Gebiete. Die Crocidurinae meiden dagegen die kühlen Zonen. Ihr Schwerpunkt liegt in den Tropen. Ihre im Vergleich zu den Soricinae niedrige Ruhetemperatur spricht für eine tropische Herkunft. Sie zeigen nicht nur eine erstaunliche Hitzetoleranz, ihre Thermische Neutralzone liegt bei 30 °C und ihr Basalstoffwechsel ist wesentlich niedriger als der der Soricinae. Die stabileren Klimabedingungen der warmen Gebiete – ganz besonders der Tropen – begünstigen diesen sparsamen Energiehaushalt. Eine Reihe kleiner bis mittelgroßer tropischer-subtropischer Säugetiere zeigt ähnliche thermoregulatorische Merkmale (HILDWEIN 1972; MÜLLER 1975, 1979; MÜLLER und KULZER 1977). Auch ihre Fähigkeiten zur Wärmebildung bei geringem Kältestress gleichen

sich. Die Crocidurinae steigern ihren Stoffwechsel bei 5 °C Umgebungstemperatur auf etwa das 4fache des Minimalwertes. Eine andere Strategie verfolgen die Spitzmäuse, wenn sie in Lethargie verfallen; ihre Körpertemperatur sinkt dabei bis 18 °C ab. Auch hier ist das Ziel die Einsparung von Energie, besonders bei Nahrungsknappheit. Lethargie ist jedoch nur im Bereich von 10–25 °C Umgebungstemperatur – also im gemäßigten Temperaturbereich – möglich und keinesfalls dem Winterschlaf gleichzusetzen. Die nördliche Verbreitungsgrenze der Crocidurinae zeigt, daß sie trotz der Fähigkeit zur Lethargie mit ihren thermoregulatorischen Möglichkeiten den Kältebedingungen der subarktischen und arktischen Gebiete nicht gewachsen sind.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß zwei Arten der europäischen Soricinae sehr hohe, stabile Körpertemperaturen besitzen, daß ihre Thermische Neutralzone sich in den niedrigen Temperaturbereich ausdehnt (bis 20 °C) und daß beide einen sehr hohen Basalstoffwechsel unterhalten (bis 228 % über dem Erwartungswert). Mit dieser thermoregulatorischen Strategie können sie offenbar auch sehr tiefe Temperaturbedingungen überleben. Sie stehen aber unter großer klimatischer Belastung, vergleichbar der von Lemmingen (HART 1955), Schneemäusen (BIENKOWSKI und MARSZALEK 1974) oder Wieseln (IVERSEN 1972; CASEY und CASEY 1979).

Danksagung

Herrn Prof. Dr. E. KULZER danke ich für die Überlassung des Themas, für seine Anregungen und die Möglichkeit, Geräte der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu benützen, sowie für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Herrn Dr. E. MÜLLER danke ich für rege Diskussion.

Zusammenfassung

Crocidura russula zeigt im normothermen Bereich eine große Variationsbreite der Körpertemperatur. Diese beträgt durchschnittlich 34,5 °C. Zwischen 10 und 25 °C Umgebungstemperatur tritt bei Nahrungsmangel Lethargie auf; dabei sinken die Körpertemperaturen bis auf 17,9 °C ab. Die Körpertemperatur der untersuchten Soricinae ist weniger variabel; sie beträgt durchschnittlich 37,3 °C (*Neomys fodiens*) und 38,3 °C (*Sorex araneus*).

Die Thermische Neutralzone von *Crocidura russula* liegt bei 30 °C. Der Minimalstoffwechsel beträgt 2,45 ml O₂/gh. Der Wert liegt 10 % über dem massspezifischen Erwartungswert. In der Lethargie ist der Stoffwechsel um 70–80 % reduziert. Die Thermische Neutralzone von *Sorex araneus* liegt bei 20 °C. *Neomys fodiens* besitzt eine breite Thermische Neutralzone (35–20 °C). Der Minimalstoffwechsel liegt um 228 % (7,43 ml O₂/gh) bzw. um 69 % (3,22 ml O₂/gh) über dem massspezifischen Erwartungswert.

Die durchschnittliche minimale Herzfrequenz für *Crocidura russula* beträgt 443/min. Dieser Wert liegt um 5 % unter dem massspezifischen Erwartungswert. In der Lethargie sinkt die Herzfrequenz bei *Crocidura russula* auf durchschnittlich 147/min ab. *Neomys fodiens* übertrifft den Erwartungswert mit 442/min um 5 % und *Sorex araneus* mit 627/min um 25 %.

Das tiefe Niveau der Körpertemperatur und des Stoffwechsels sowie die niedrige Herzfrequenz und die Fähigkeit zur Lethargie werden bei den Crocidurinae als Anpassung an relativ warme Habitate interpretiert. Die hohe Körpertemperatur, der intensive Stoffwechsel und die hohe Herzfrequenz der Soricinae werden dagegen als Anpassungen an relativ kalte Lebensräume gedeutet.

Literatur

- ASCHOFF, J.; GÜNTER, B.; KRAMER, K. (1975): Energiehaushalt und Temperaturregulation. München, Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg.
- BALAKRISHNAN, M.; AMBIKATMAJAN NAIR, G. N.; ALEXANDER, K. M. (1974): A study of some aspects of the physiology of the Indian musk shrew *Suncus murinus viridescens*. J. Anim. Morphol. Physiol. 21, 98–106.
- BARTELS, H.; BARTELS, R.; BAUMANN, R.; FONS, R.; JÜRGENS, K. D.; WRIGHT, P. (1979): Blood oxygen transport and organ weights of two shrew species. Amer. J. Physiol. 236, 221–224.
- BARTHLOMEW, G. A.; TUCKER, V. A. (1963): Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agonid lizard, *Amphibolurus barbatus*. Physiol. Zool. 36, 199–218.
- BIENKOWSKI, P.; MARSZALEK, U. (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole *Microtus nivialis*. Acta Theriol. 19, 55–67.

- BUCKNER, C. H. (1964): Metabolism, food capacity and feeding behaviour in four species of shrews. *Canad. J. Zool.* **42**, 259–279.
- CASEY, T. M.; CASEY, K. K. (1979): Thermoregulation of arctic weasels. *Physiol. Zool.* **52**, 153–164.
- DEPOCAS, F.; HART, J. S.; HEROUX, O. (1957): Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption in open circuit systems and in a short – lag, closed – circuit apparatus. *J. Appl. Physiol.* **10**, 388–392.
- DOREMUS, H. (1965): Heart rate, temperature and respiration rate of the short-tailed shrew in captivity. *J. Mamalogy* **46**, 424–425.
- DRYDEN, G. L.; GOSSRAU, R.; DALE, H. E. (1971): The electrocardiogram and impulse conduction system of the Asian musk shrew. *Pflügers Archiv* **323**, 173–181.
- DRYDEN, G. L.; GEB CZYNSKI, M.; DOUGLAS, E. L. (1974): Oxygen consumption by nursing and adult musk shrews. *Acta Theriol.* **19**, 453–461.
- FONS, R.; SICART, R. (1976): Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux *Crocidurinae*. *Mammalia* **40**, 299–311.
- FREY, H. (1979): La température corporelle de *Suncus etruscus* au cours de l'activité, du repos normothermique et de la torpeur. *Revue Suisse Zool.* **86**, 23–36.
- FREY, H.; VOGEL, P. (1979): Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* en captivité. *Revue Suisse Zool.* **86**, 23–36.
- GEB CZYNSKI, M. (1965): Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus*. *Acta Theriol.* **10**, 303–331.
- (1971a): Oxygen consumption in starving shrews. *Acta Theriol.* **16**, 288–292.
- (1971b): The rate of metabolism of the lesser shrew. *Acta Theriol.* **16**, 329–339.
- (1977): Body temperature in five species of shrews. *Acta Theriol.* **22**, 521–530.
- GEB CZYNSKA, Z.; GEB CZYNSKI, M. (1965): Oxygen consumption in two species of water shrews. *Acta Theriol.* **10**, 203–214.
- HART, J. S.; HEROUX, O. (1955): Exercise and temperature regulation in lemmings and rabbits. *Can. J. Biochem. Physiol.* **33**, 428–435.
- HASLER, M. J.; NALBANDOV, A. (1974): Body and peritesticular temperatures of the musk shrew. *J. Reprod. Fertility* **36**, 397–399.
- HAWKINS, A. E.; JEWELL, P. A.; TOMLISON, G. (1960): The metabolism of some British shrews. *Proceed. Zool. Soc. London* **135**, 99–103.
- HERREID, C. F.; KESSEL, B. (1967): The thermal conductance in birds and mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* **21**, 405–414.
- HILDWEIN, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. *Arch. Scie. physiol.* **26**, 397–400.
- IVERSON, G. (1972): Basal energy metabolism of mustelids. *J. Comp. Physiol.* **81**, 341–344.
- KLEIBER, M. (1967): *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier*. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
- KUSNETZOV, V. J. (1972): On ecology of *Crocidura suaveolens* Pallas and *Diplomesodon pulchellum* in the Karakum desert. *Theriology* **1**, 266–276.
- LAYNE, J. N.; REMOND, J. R. (1959): Body temperature of the least shrew. *Säugetierkundl. Mitt.* **7**, 169–172.
- LINDSTEDT, S. L. (1980a): Regulated hypothermia in the desert shrew. *J. Comp. Physiol.* **137**, 173–176.
- (1980b): Energetics and water economy of the smallest desert mammal. *Physiol. Zool.* **53**, 82–97.
- MARTINSEN, D. L. (1969): Energetics and activity patterns of short tailed shrews. (*Blarina*) on restricted diets. *Ecology* **50**, 505–510.
- MORRISON, P. R. (1948): Oxygen consumption in several small wild mammals. *J. Cell. Physiol.* **31**, 69–96.
- MORRISON, P. R.; PEARSON, O. P. (1946): The metabolism of a very small mammal. *Science* **104**, 287.
- MORRISON, P. R.; RYSER, F. A. (1952): Weight and body temperature in mammals. *Science* **116**, 231–232.
- MORRISON, P. R.; RYSER, F. A.; DAWE, A. R. (1953): Physiological observations on a small shrew. *Federations Proceedings* **12**, 100–101.
- — (1959): Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. *Physiol. Zool.* **32**, 256–271.
- MÜLLER, E. (1975): Temperature regulation in the slow loris (*Nycticebus coucang*). *Naturwissenschaften* **62**, 140–141.
- (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*). *Comp. Biochem. Physiol.* **64 A**, 109–119.
- MÜLLER, E.; KULZER, E. (1977): Body temperature and oxygen uptake in the Kinkajou (*Potos flavus*, Schreber), a nocturnal tropical carnivore. *Arch. Int. Physiol. Biochem.* **86**, 153–163.
- NAGEL, A. (1977): Torpor in the European white-toothed shrews. *Experientia* **33**, 1455–1456.
- (1980): Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia). Dissertation, Tübingen 1980.
- (1985): The electrocardiogram of European shrews. (In Vorbereitung.)

- NEAL, C. M.; LUSTICK, S. J. (1974): Energetics and evaporative water loss in the short-tailed shrew. *Physiol. Zool.* 47, 180–185.
- PEARSON, O. P. (1947): The rate of metabolism of some small mammals. *Ecology* 28, 127–145.
- (1948): Metabolism of small mammals. *Science* 108, 44.
- PFEIFFER, C. J.; GASS, G. H. (1962): Oxygen consumption in the small short-tailed shrew *Cryptotis parva*. *Trans. Illinois Acad. Sci.* 55, 130–132.
- PLATT, W. J. (1974): Metabolic rates of short-tailed shrews. *Physiol. Zool.* 47, 75–90.
- PUCEK, Z. (1970): Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process. *Symp. Zool. Soc. London* 26, 189–207.
- STAHL, W. R. (1965): Organ weights in Primates and other mammals. *Science* 150, 1039–1042.
- VOGEL, P. (1974): Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus *Suncus etruscus*. *Z. Säugetierkunde* 39, 78.
- (1976): Energy Consumption of European and African shrews. *Acta Theriol.* 21, 195–206.
- WAHLSTRÖM, A. (1929): Beiträge zur Biologie von *Crocidura leucodon*. *Z. Säugetierkunde* 4, 157–185.
- WANG, L. C.; HUDSON, J. W. (1971): Temperature regulation in normothermic and hibernating eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A, 59–90.
- WEIBEL, E. R.; BURI, P. H.; CLAASEN, H. (1971): The gas exchange apparatus of the smallest mammal *Suncus etruscus*. *Experientia* 27, 724.

Anschrift des Verfassers: Dr. ALFRED NAGEL, AG Stoffwechselfysiologie, Zoologisches Institut, Universität Frankfurt, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/Main 11

A new species of shrew, genus *Sylvisorex*, from Rwanda and Zaire (Insectivora: Soricidae)

By R. HUTTERER and W. VERHEYEN

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, and Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum, Antwerpen

Receipt of Ms. 30. 5. 1985

Abstract

Sylvisorex vulcanorum n. sp. is described from specimens collected recently by members of the University of Antwerpen in the Virunga Mountains National Park and the Nyungwe Forest, Rwanda. A museum record from the Zairese part off the Virunga Mountains is also included. In external appearance, *Sylvisorex vulcanorum* is a smaller version of *Sylvisorex granti*, whereas in cranial characters it resembles the smallest species in the genus, *Sylvisorex johnstoni*. The new species was only found in natural montane environments between 1900 and 3100 m above sea level.

Introduction

The mountains along the central African rift valley from Lake Albert in the north to Lake Tanganyika in the south house a rich vertebrate fauna that includes many endemic species of small mammals. Among the shrews there are about eleven species endemic to this region: *Myosorex blarina* Thomas, 1906, *Myosorex babaulti* Heim de Balsac and Lamotte, 1956, *Myosorex schalleri* Heim de Balsac, 1966, *Sylvisorex granti* Thomas, 1907, *Sylvisorex lunaris* Thomas, 1906, *Sylvisorex suncoides* Osgood, 1936, *Paracrocidura maxima* Heim de Balsac, 1959, *Crocidura niobe* Thomas, 1906, *Crocidura kivuana* Heim de Balsac, 1968, *Crocidura lanosa* Heim de Balsac, 1968 and *Crocidura stenocephala* Heim de Balsac, 1979. To this list we add a new species of *Sylvisorex*. Its description is mainly based on a series of

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Nagel Alfred

Artikel/Article: [Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz bei europäischen Spitzmäusen \(Soricidae\) 249-266](#)