

# TEMPERATUR UND LEBEN

VON

H. PRECHT

J. CHRISTOPHERSEN · H. HENSEL



SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG  
1955

# TEMPERATUR UND LEBEN

VON

H. PRECHT

J. CHRISTOPHERSEN · H. HENSEL

MIT 182 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1955

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG  
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN

OHNE AUSDRÜCKLICHE GENEHMIGUNG DES VERLAGES IST ES AUCH NICHT  
GESTATTET, DIESES BUCH ODER TEILE DARAUS AUF PHOTOMECHANISCHEM  
WEGE (PHOTOKOPIE, MIKROKOPIE) ZU VERVIELFÄLTIGEN

© BY SPRINGER-VERLAG OHG.

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG 1955

PRINTED IN GERMANY

BRÜHLSCHES UNIVERSITÄTSDRUCKEREI GIESSEN

## Vorwort.

Die Temperatur ist einer der wichtigsten Umweltfaktoren, die das Leben auf der Erde bestimmen. Wir haben versucht, ihren Einfluß auf die Lebewesen, auf einzelne Lebensprozesse und auf Stoffe, die für das Lebendige bedeutsam sind, zusammenfassend darzustellen. Die vielseitige Bedeutung der Temperatur machte es notwendig, die Mehrzahl der biologischen Disziplinen (Physiologie, Ökologie, Genetik usw.) zu berücksichtigen. Natürlich konnten nicht alle Teilgebiete gleich eingehend erörtert werden. So haben wir besonders vergleichend physiologische Gesichtspunkte (unter Einbeziehung des Menschen) in den Vordergrund gestellt. Es sind vor allem die Ergebnisse der Grundlagenforschung behandelt worden, doch werden auch die Probleme der Praxis berührt (Pasteurisierung, Züchtung resistenter Pflanzen, Keimstimmung, medizinische Nutzenwendungen usw.).

Im *ersten* Teil werden die physikalisch-chemischen Gesetzmäßigkeiten behandelt und dann die allgemeinen Gesichtspunkte des Temperatureinflusses auf wechselwarme Tiere und Pflanzen. Die Mikroorganismen sind hier nur insoweit berücksichtigt worden, als sie diese allgemeinen Fragen berühren. Ihre besonderen Probleme werden im *zweiten* Teil erörtert. Der *dritte* Teil behandelt die ganz andersartigen Verhältnisse bei den Warmblütern (Vögel, Säugetiere, Mensch).

Dem Verlag danken wir für die Bereitwilligkeit und Großzügigkeit, mit der er unseren Wünschen entgegenkam.

Kiel und Marburg, Frühjahr 1955.

Die Verfasser

# Inhaltsverzeichnis.

Erster Teil.

## Wechselwarme Tiere und Pflanzen.

Von Professor Dr. phil. HERBERT PRECHT, Zoologisches Institut der Universität Kiel.

Mit 44 Abbildungen.

Einleitung . . . . .	1
<b>Der Einfluß der Temperatur auf physikalisch-chemische Prozesse und auf biologisch bedeutsame Stoffe.</b>	
A. Die Beeinflussung der Reaktionsgeschwindigkeit ( <i>RG</i> ) . . . . .	2
B. Die Beeinflussung der Stoffe . . . . .	8
I. Wasser . . . . .	8
II. Eigenschaften der Proteine . . . . .	9
III. Hitzeeinwirkung auf Proteine . . . . .	10
IV. Kälteeinwirkung auf Proteine . . . . .	15
<b>Der Einfluß der Temperatur auf Lebensprozesse.</b>	
A. Sich nicht verändernde Reaktionssysteme . . . . .	16
I. Der normale Temperaturbereich . . . . .	16
1. Rasch verlaufende Temperaturänderungen . . . . .	16
a) Versuchsausführung . . . . .	16
b) Die Abhängigkeitskurven von der Temperatur und ihre Interpretierung . . . . .	21
2. Sehr langsam verlaufende Temperaturänderungen (Regulationen) . . . . .	26
a) Allgemeines über die möglichen Regulationen . . . . .	26
b) Typ 3 . . . . .	28
c) Die Typen 1 und 2 . . . . .	38
d) Typ 5 . . . . .	38
e) Typ 4 . . . . .	40
f) Inkonstante Vorbehandlung . . . . .	41
g) Die Geschwindigkeit der Anpassung . . . . .	41
3. Jahreszeitliche Unterschiede . . . . .	42
II. Der Einfluß extremer Temperaturen . . . . .	43
1. Die Resistenz verschiedener Lebensprozesse . . . . .	43
a) Die Wirkung hoher Temperaturen . . . . .	43
$\alpha$ ) Allgemeines über Umkehrpunkte und Letaltemperaturen . . . . .	43
$\beta$ ) Die Ursachenfrage . . . . .	47
b) Die Wirkung tiefer Temperaturen . . . . .	52
$\alpha$ ) Allgemeines über eine Kälteeinwirkung . . . . .	52
$\beta$ ) Über die Ursachen der Kälteschäden . . . . .	54
$\gamma$ ) Unterkühlungen . . . . .	56
$\delta$ ) Eisbildung . . . . .	59
$\epsilon$ ) Gefriertrocknung . . . . .	64
c) Hierarchische Systeme . . . . .	64
d) Allgemeine Resistenz . . . . .	66
2. Regulationen . . . . .	67
a) Hitzeadaptation . . . . .	68
b) Kälteadaptation . . . . .	70
c) Die Geschwindigkeit von Hitze- und Kälteadaptation . . . . .	77
d) Inkonstante Vorbehandlung . . . . .	78
e) Weitere Adaptationserscheinungen . . . . .	79
3. Jahreszeitliche Unterschiede von Hitze- und Kälteresistenz und -adaptation . . . . .	80
III. Gemeinsame Erklärungsmöglichkeiten von Leistungs- und Resistenzadaptation . . . . .	83

B. Sich ändernde Reaktionssysteme . . . . .	85
I. Der normale Temperaturbereich . . . . .	85
1. Die Geschwindigkeit der Änderung der Systeme . . . . .	85
a) Konstante Temperaturbedingungen . . . . .	85
$\alpha$ ) Der Verlauf der Abhängigkeitskurven . . . . .	85
$\beta$ ) Mathematische Interpretierung der Abhängigkeitskurven . . . . .	90
$\gamma$ ) Atmung und Nahrungsverbrauch . . . . .	93
$\delta$ ) Mehrere variable Faktoren . . . . .	95
b) Inkonstante Temperaturbedingungen . . . . .	95
c) Regulationen . . . . .	99
2. Jahreszeitliche Periodizität . . . . .	101
II. Extreme Temperaturen . . . . .	103
1. Die Temperaturgrenzen für die Änderung der Systeme . . . . .	103
a) Allgemeine Resistenz . . . . .	103
b) Der Entwicklungsnullpunkt . . . . .	104
c) Die obere Grenztemperatur . . . . .	105
d) Die Bedeutung der Grenzen für die Verbreitung der Organismen . . . . .	106
e) Weitere Faktoren . . . . .	107
f) Regulationen . . . . .	108
g) Jahreszeitliche Unterschiede . . . . .	108
2. Andersartige Wirkungen extremer Temperaturen . . . . .	108
a) Ruhezustände und ihre Induzierung bzw. Brechung durch Temperaturreize . . . . .	108
$\alpha$ ) Diapausen bei Insekten und ihre Beendigung durch Temperaturreize . . . . .	108
$\beta$ ) Imaginale Ruhestadien bei Insekten und ihre Beendigung durch Temperaturreize . . . . .	110
$\gamma$ ) Ruhestadien bei Pflanzen und ihre Beendigung durch Temperaturreize . . . . .	111
$\delta$ ) Die Bedeutung der Temperatur für die Induzierung von Ruhephasen . . . . .	113
b) Keimstimmung (Vernalisation, Jarowisation) . . . . .	115
c) Thermische Parthenogenese . . . . .	119
III. Formative Wirkungen durch normale und extreme Temperaturen . . . . .	119
1. Modifikationen . . . . .	119
2. Die sensible Periode . . . . .	128
3. Mutationen . . . . .	130
C. Körpertemperatur und Außentemperatur . . . . .	131
I. Wärmeproduktion und -abgabe . . . . .	131
II. Der Einfluß der Sonnenstrahlen . . . . .	135
D. Temperatur und Verhalten . . . . .	141
I. Die Temperaturabhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit und anderer Tätigkeiten . . . . .	141
II. Der Einfluß auf taktische Orientierungen . . . . .	142
III. Der Einfluß der Temperatur auf Lernen, Gedächtnis usw. . . . .	143
IV. Der Temperatursinn . . . . .	144
1. Rezeptoren und ihre Funktion . . . . .	144
2. Ungerichtete Reaktionen . . . . .	148
3. Taktische Orientierung in thermischen Reizfeldern . . . . .	148
4. Andersartige Verhaltensweisen . . . . .	158
E. Die Bedeutung des Temperaturfaktors für die Verbreitung der wechselwarmen Organismen . . . . .	162
I. Temperaturbedingungen verschiedener Lebensräume . . . . .	162
II. Temperaturbedingte Verbreitungsgrenzen . . . . .	164
III. Ursachen der Begrenzung . . . . .	167
IV. Eurytherme und stenotherme Arten . . . . .	169
V. Verschiedene Temperaturansprüche von verwandten Arten und Rassen . . . . .	170
VI. Erblich bedingte Anpassungserscheinungen . . . . .	172
VII. Chromosomenzahl . . . . .	176
VIII. Der Übergang Süßwasser — Meer . . . . .	177

## Zweiter Teil.

**Mikroorganismen.**

Von Dr. phil. JES CHRISTOPHERSEN, Kiel.

Bakteriologisches Institut der Bundes-Forschungsanstalt für Milchwirtschaft.

Mit 71 Abbildungen.

Einleitung . . . . .	178
A. Der Einfluß der Temperatur auf Wachstum und Vermehrung von Mikroorganismen	178
I. Der Einfluß der Temperatur auf das Wachstum von Zellen . . . . .	179
1. Exponentielles Wachstum . . . . .	179
2. Proportionales Wachstum . . . . .	179
3. Beziehungen zwischen Wachstumstemperatur und Zellgröße verschiedener Arten . . . . .	181
II. Der Einfluß der Temperatur auf die Vermehrung von Mikroorganismen . . . . .	181
1. Vermehrungsphasen und Vermehrungskurve . . . . .	181
2. Einflüsse auf die Vermehrungskurve . . . . .	183
a) Nährstoffkonzentration. . . . .	183
b) Stoffwechselprodukte . . . . .	184
c) Autolyse . . . . .	185
3. Die Vermehrungsgeschwindigkeit . . . . .	186
a) Generationsdauer . . . . .	186
b) Technik der Vermehrungsmessung . . . . .	187
4. Der Einfluß der Temperatur auf die Vermehrungsgeschwindigkeit . . . . .	188
a) Die Temperatur/Vermehrungskurve . . . . .	188
b) Temperaturgruppen . . . . .	189
c) Der Temperaturkoeffizient der Vermehrung . . . . .	190
d) Die ARRHENIUS-Konstante . . . . .	191
5. Äußere Einflüsse auf die Temperaturabhängigkeit der Vermehrung . . . . .	192
a) Das Substrat . . . . .	192
b) Beeinflussung der Kardinaltemperaturen . . . . .	195
6. Das Temperaturoptimum der Vermehrung . . . . .	196
a) Definition . . . . .	196
b) Kinetik des Vermehrungsoptimums . . . . .	196
7. Die Bedeutung der Vermehrungstemperatur für die Entwicklung von Bakterienpopulationen . . . . .	201
B. Der Einfluß der Temperatur auf physiologische Eigenschaften von Mikroorganismen	202
I. Stoffwechsel der Gesamtzellen . . . . .	203
1. Kardinaltemperaturen . . . . .	203
2. Die Temperaturabhängigkeit von Stoffwechselprozessen. . . . .	204
II. Anpassungserscheinungen . . . . .	206
1. Allgemeines . . . . .	206
2. Mutative Temperaturadaptation . . . . .	207
a) Auslösung durch die Temperatur . . . . .	207
b) Auslösung durch andere Faktoren . . . . .	209
3. Induktive Temperaturanpassungen . . . . .	211
a) Resistenzänderungen . . . . .	211
b) Anpassung der Vermehrung . . . . .	213
c) Änderung enzymatischer Leistungen . . . . .	214
d) Sonstige Beeinflussung physiologischer Eigenschaften . . . . .	216
e) Beeinflussung des Stoffwechselweges . . . . .	217
C. Die Hitzeabtötung von Mikroorganismen . . . . .	220
I. Die Absterbeordnung . . . . .	220
1. Der zeitliche Verlauf . . . . .	220
2. Abweichungen vom exponentiellen Verlauf . . . . .	223
a) Resistenzunterschiede . . . . .	223
b) Die nicht monomolekulare Absterbeordnung . . . . .	226

3. Einfluß der Temperatur . . . . .	228
a) Die Temperaturabhängigkeit der Absterbereaktion . . . . .	228
b) Beziehungen zwischen Temperatur- und Zeitabhängigkeit . . . . .	231
4. Die Pasteurisierung . . . . .	232
a) Allgemeines . . . . .	232
b) Erhitzungsverfahren . . . . .	234
c) Die Wirksamkeit der Pasteurisierung . . . . .	235
II. Die Hitzeresistenz von Mikroorganismen . . . . .	237
1. Die Abtötungstemperaturen . . . . .	237
2. Abhängigkeit der Hitzeresistenz von verschiedenen Faktoren . . . . .	237
a) Einfluß von Wasser . . . . .	237
b) Einfluß des $p_H$ -Wertes . . . . .	245
c) Einfluß von Salzen . . . . .	246
d) Einfluß von Proteinen . . . . .	246
e) Schutzwirkung von Ölen und Fetten . . . . .	247
f) Unbekannte Schutzstoffe . . . . .	248
g) Einfluß der Keimdichte . . . . .	249
h) Einfluß des Alters . . . . .	250
i) Einfluß der Züchtungstemperatur . . . . .	251
j) Weitere Beziehungen zur Hitzeresistenz . . . . .	252
3. Hitzeresistente Keime . . . . .	252
III. Die Hitzeresistenz von Enzymen . . . . .	253
1. Allgemeines . . . . .	253
2. Die Abhängigkeit von äußeren Faktoren . . . . .	254
a) Wassergehalt . . . . .	254
b) Art der Wasserbindung in Proteinen . . . . .	254
c) Einfluß von $p_H$ und Kationen . . . . .	256
d) Einfluß von Aminosäuren und Proteinen . . . . .	257
3. Inaktivierungsmechanismus . . . . .	257
IV. Beziehungen zwischen Protein- bzw. Enzyminaktivierungen und Hitzeabtötung von Mikroorganismen . . . . .	258
1. Inaktivierungsmechanismen . . . . .	258
2. Hitzeabtötung und Reaktivierung . . . . .	261
a) Wärme- und Lichtreaktivierung . . . . .	261
b) Chemische Reaktivierung . . . . .	262
c) Reaktivierungen durch hohe Drucke . . . . .	262
3. Temperaturmutanten . . . . .	264
D. Thermophile Organismen . . . . .	268
I. Allgemeines . . . . .	268
II. Die Biologie der thermophilen Mikroorganismen . . . . .	269
1. Vorkommen thermophiler Bakterien . . . . .	270
2. Chemische Leistungen . . . . .	272
3. Klassifizierung der thermophilen Bakterien . . . . .	274
III. Die Thermophilie als biologisches Problem . . . . .	275
1. Die Anpassungstheorien . . . . .	275
2. Die plasmatischen und enzymatischen Besonderheiten . . . . .	276
3. Die Hydratationstheorie . . . . .	279
4. Die Lipoidtheorie . . . . .	279
5. Die dynamische Theorie . . . . .	280
E. Die Wirkung tiefer Temperaturen auf Mikroorganismen . . . . .	282
I. Kälteresistenz . . . . .	283
1. Abtötungstemperaturen . . . . .	283

2. Äußere Einflüsse auf die Kälteresistenz . . . . .	284
a) Verschiedene Faktoren . . . . .	284
b) Einfluß von Ionen . . . . .	287
c) Einfluß von Kolloiden . . . . .	288
3. Kälteresistenz von Viren . . . . .	289
II. Die Vermehrung bei tiefen Temperaturen . . . . .	289
III. Der Stoffwechsel bei tiefen Temperaturen . . . . .	291
IV. Der Mechanismus der Kälteabtötung . . . . .	293
1. Allgemeines . . . . .	293
2. Eisbildung . . . . .	294
3. Strukturänderungen im Plasma . . . . .	294
4. Kristallisation und Vitrifikation . . . . .	296
V. Die Absterbeordnung . . . . .	298
VI. Die Anwendung tiefer Temperaturen zur Haltbarmachung von Lebensmitteln . . . . .	301
1. Allgemeines . . . . .	301
2. Die Kälteerzeugung . . . . .	302
3. Die Kühlung von Lebensmitteln . . . . .	302
4. Das Gefrieren von Lebensmitteln . . . . .	303
a) Mechanismus . . . . .	303
b) Gefrierverfahren . . . . .	304
F. Der Temperatureinfluß auf Bakteriensporen . . . . .	305
I. Die Eigenschaften der Sporen . . . . .	305
1. Chemische Zusammensetzung . . . . .	305
2. Enzymatische Aktivität . . . . .	306
3. Struktur . . . . .	307
II. Die Hitzeresistenz von Sporen . . . . .	308
1. Die Abhängigkeit von der Temperatur der Sporenbildung . . . . .	308
2. Beeinflussung der Hitzeresistenz von Sporen durch verschiedene Faktoren . . . . .	310
a) Wassergehalt . . . . .	310
b) Zucker . . . . .	311
c) Proteine . . . . .	312
d) Wasserstoffionenkonzentration . . . . .	312
e) Salze und Metallionen . . . . .	312
f) Fette . . . . .	313
g) Vorzüchtung . . . . .	314
h) Selektion . . . . .	315
i) Keimdichte . . . . .	315
j) Verschiedene Faktoren . . . . .	316
III. Die Temperaturabhängigkeit von Sporenkeimung und -bildung . . . . .	316
1. Die Ruhephase . . . . .	316
2. Hitzeaktivierung . . . . .	317
3. Ursachen der Keimungshemmung . . . . .	318
4. Lebensdauer von Sporen . . . . .	319
5. Einfluß der Temperatur auf die Sporenbildung . . . . .	319
6. Die Temperaturabhängigkeit der Keimungsgeschwindigkeit . . . . .	320
IV. Die Hitzeinaktivierung von Sporen . . . . .	322
G. Die Temperaturabhängigkeit von Giftwirkungen . . . . .	323
I. Temperaturkoeffizient . . . . .	323
II. Bakteriostatische Wirkungen . . . . .	325
III. Therapeutische Anwendung . . . . .	328

## Dritter Teil.

**Mensch und warmblütige Tiere.**

Von Professor Dr. HERBERT HENSEL, Marburg a. d. Lahn, Physiologisches Institut.

Mit 67 Abbildungen.

I. Homoiothermie und Poikilothermie . . . . .	329
II. Die Körpertemperaturen . . . . .	332
1. Das Temperaturfeld des Körpers . . . . .	332
a) Radialer und axialer Temperaturgradient . . . . .	332
b) Haut- und Unterhauttemperatur . . . . .	332
c) Temperaturen im Körperkern . . . . .	334
d) Rectaltemperaturen . . . . .	335
2. Körpertemperatur und Außentemperatur . . . . .	337
3. Periodische Schwankungen der Körpertemperatur . . . . .	338
a) Tagesschwankung . . . . .	338
b) Längere Temperaturperioden . . . . .	340
III. Homoiothermie als biologischer Regelungsvorgang . . . . .	340
1. Begriff der Regelung . . . . .	340
2. Biologische Temperaturregelung . . . . .	341
3. Wirkungsweise der einzelnen Glieder des Regelkreises . . . . .	343
4. Störungen der Regelung . . . . .	345
5. Hierarchie der Regelungen . . . . .	346
IV. Die Bildung der Körperwärme . . . . .	346
1. Grundumsatz . . . . .	346
2. Wärmebildung und Körpergröße . . . . .	347
3. Die sog. Oberflächenregel. . . . .	348
4. Wärmebildung und Außentemperatur . . . . .	349
5. Orte der Wärmebildung . . . . .	353
V. Der Abfluß der Körperwärme . . . . .	354
1. Wege des Wärmetransportes . . . . .	355
a) Wärmestrom vom Körperinnern an die Hautoberfläche . . . . .	355
b) Wärmestrom zwischen Körper und Umgebung . . . . .	356
2. Physiologische Steuerung des Wärmeflusses. . . . .	358
a) Körperhaltung . . . . .	358
b) Durchblutung der Haut und der Schleimhäute . . . . .	359
c) Haare, Federn und Luftsäcke . . . . .	361
d) Ventilationsgröße . . . . .	362
e) Sekretion der Speichel- und Nasendrüsen . . . . .	363
f) Wasserabgabe der Haut . . . . .	363
g) Gesamtverdunstung und Lufttemperatur . . . . .	365
h) Sonstige Reaktionen . . . . .	366
VI. Nervöse und hormonale Steuerungen . . . . .	367
1. Zentralnervöse Strukturen der Temperaturregelung . . . . .	367
a) Reiz- und Ausschaltungsversuche im Hypothalamusgebiet . . . . .	367
b) Integration zentraler und peripherer Temperaturwirkungen . . . . .	369
2. Peripher ausgelöste Vorgänge . . . . .	370
a) Lokale Vasomotorik . . . . .	370
b) Reflektorische Steuerungen . . . . .	371
3. Hormonale Vorgänge . . . . .	374

VII. Thermoreceptoren . . . . .	375
1. Zur Frage der anatomischen Strukturen . . . . .	375
2. Die Temperaturempfindungen des Menschen . . . . .	377
a) Warm- und Kaltempfindung . . . . .	377
b) Empfindungen in extremen Temperaturbereichen . . . . .	380
c) Behaglichkeit, Frieren und Schwüle . . . . .	380
3. Vorzugstemperaturen von Säugetieren . . . . .	381
4. Elektrophysiologie der Thermoreceptoren . . . . .	383
a) Temperatursinnesnerven und Receptorentiefe . . . . .	383
b) Quantitative Erregungsgesetze einzelner Kältefasern . . . . .	384
c) Wärmereceptoren . . . . .	388
d) Vergleichendes und Theoretisches . . . . .	388
VIII. Verstellungen der Temperaturregelung . . . . .	392
1. Periodische Schwankungen . . . . .	392
2. Körperarbeit . . . . .	392
3. Fieber . . . . .	393
4. Psychogene Einflüsse . . . . .	396
IX. Akklimatisation . . . . .	396
1. Akklimatisation beim Menschen . . . . .	397
a) Kälteakklimatisation . . . . .	397
b) Hitzeakklimatisation . . . . .	399
2. Akklimatisation bei Tieren . . . . .	402
a) Kälteakklimatisation . . . . .	402
b) Hitzeakklimatisation . . . . .	406
c) Hormonale Faktoren bei der Akklimatisation . . . . .	407
X. Temperaturgrenzen des Lebens . . . . .	410
1. Grenzen der Regelung in der Hitze . . . . .	410
a) Schwach schwitzende Tiere . . . . .	411
b) Mensch und stark schwitzende Säugetiere . . . . .	412
2. Hyperthermie . . . . .	413
a) Allgemeiner Hitzeschäden . . . . .	413
b) Allgemeiner Hitzetod . . . . .	415
c) Lokale Hitzewirkungen . . . . .	416
3. Grenzen der Regelung in der Kälte . . . . .	416
a) Regelungsgrenzen bei Tieren . . . . .	417
b) Regelungsgrenzen beim Menschen . . . . .	418
4. Hypothermie . . . . .	419
a) Verlauf der Hypothermie im Tierversuch . . . . .	420
b) Hypothermie beim Menschen . . . . .	423
c) Allgemeiner Kältetod . . . . .	425
d) Lokale Kältewirkungen . . . . .	427
XI. Temperatur und Entwicklung . . . . .	428
1. Spermatogenese . . . . .	428
2. Temperatureinflüsse auf das Wachstum . . . . .	430
3. Entwicklung der Homiothermie . . . . .	432
a) Entwicklung der Temperaturregelung bei Vögeln und Säugetieren . . . . .	432
b) Entwicklung der Temperaturregelung beim Menschen . . . . .	435
4. Temperaturabhängigkeit von Lebensvorgängen im Laufe der Ontogenie . . . . .	436
XII. Winterschlaf und verwandte Erscheinungen . . . . .	437
1. Vorkommen des Winterschlafes . . . . .	437
2. Torpidität bei Vögeln . . . . .	439
3. Tagesschlaflethargie und Winterschlaf der Fledermäuse . . . . .	441

4. Der echte Winterschlaf . . . . .	443
a) Temperaturregelung und Winterschlaf . . . . .	443
b) Energiestoffwechsel, Kreislauf und Atmung . . . . .	445
c) Hormonale Umstellungen . . . . .	447
d) Spezifische Eigenschaften des Nervensystems . . . . .	448
e) Chemische und physikalisch-chemische Veränderungen . . . . .	449
f) Versuche zur künstlichen Auslösung des Winterschlafes . . . . .	451
XIII. Temperatur und geographische Verbreitung der Homoiothermen . . . . .	452
1. Allgemeines . . . . .	452
2. Temperaturbedingungen verschiedener Lebensräume . . . . .	452
3. Temperatur und Migration . . . . .	454
4. Besonderheiten bei den Chiropteren . . . . .	454
5. Physiologische Ursachen der geographischen Temperaturgrenzen . . . . .	455
6. Klimaregeln . . . . .	457
7. Eurytherme und stenotherme Arten . . . . .	458
8. Anpassung an verschiedene Klimate . . . . .	459
a) Tropisches Klima . . . . .	459
b) Wüstenklima . . . . .	461
c) Polarklima . . . . .	463
9. Temperatur und Leistung landwirtschaftlicher Nutztiere . . . . .	465
Nachträge . . . . .	467
Namenverzeichnis . . . . .	468
Sachverzeichnis . . . . .	483
Zitierte Organismen . . . . .	507

Erster Teil.

## Wechselwarme Tiere und Pflanzen.

Von  
Herbert Precht.

### Einleitung.

Der Einfluß der Temperatur auf wechselwarme (poikilotherme) Organismen ist in theoretischer wie praktisch-angewandter Hinsicht eingehend untersucht worden. Die letzte große zusammenfassende Darstellung, die etwa 1300 Literaturangaben enthält, stammt von J. BĚLEHRÁDEK (1935)<sup>1</sup>. Seitdem sind kaum weniger Arbeiten erschienen. Es haben sich so viele neue Probleme ergeben, daß eine Neubearbeitung sehr notwendig erscheint. Teilgebiete sind auch späterhin des öfteren zusammenfassend dargestellt worden. Zwei wichtige amerikanische Bücher über den Einfluß tiefer Temperaturen von LUYET u. GEHENIO<sup>2</sup> u. LEVITT<sup>3</sup> sind in Deutschland leider nur über den ausländischen Leihverkehr zu erhalten.

Es ist nicht beabsichtigt, die ältere und neuere Literatur in einer ähnlichen Vollständigkeit zu bringen, wie es die genannten Autoren taten. Um eine möglichst umfassende Erörterung der grundlegenden Probleme habe ich mich bemüht. Zum Beleg werden aber nur einige, oft willkürlich gewählte Beispiele erwähnt. Man möge es mir nicht verübeln, wenn ich dabei solche aus eigenen Arbeiten sowie aus denen meiner Mitarbeiter und Schüler bevorzugt habe. Auf eine historische Behandlung der Probleme wurde gänzlich verzichtet. Die Darstellung ist möglichst knapp gehalten worden. Überall gegebene Literaturhinweise ermöglichen ein weiteres Eindringen in die angeschnittenen Probleme.

Zunächst werden die physikalisch-chemischen Gesetzmäßigkeiten behandelt, die für unsere Probleme Bedeutung haben. Der Biologe wird zu prüfen haben, ob sie auch auf Lebensprozesse anwendbar sind. Zu einer weiteren Klärung wird er aber wegen der Komplexität seiner Versuchsobjekte im allgemeinen kaum etwas beitragen können. Seine viel wichtigere Aufgabe ist es zu untersuchen, wie die Organismen sich durch mancherlei Regulationen den unmittelbaren Einflüssen einer nicht zusagenden Temperatur entziehen können. Auch wechselwarme Tiere verfügen über solche Regulationen, von denen ausführlich die Rede sein soll, wenn diese auch im allgemeinen nicht so wirkungsvoll sind wie die Wärmeregulation der Vögel und Säugetiere.

An eine so weite Darstellung, die auch die botanischen Objekte mitumfaßt, habe ich mich mit Bedenken herangewagt. Eine Trennung von botanischen und zoologischen Problemen wäre aber recht willkürlich gewesen. Wir haben uns von vornherein bemüht, zunächst möglichst einfache, niedere Organismen (Hefen) zu untersuchen, um erst anschließend die komplizierteren Verhältnisse bei den Tieren zu bearbeiten. Erleichtert wurde eine so weite Bearbeitung durch die

<sup>1</sup> BĚLEHRÁDEK, J.: *Temperature and living matter*. Berlin 1935.

<sup>2</sup> LUYET, B. J., u. P. M. GEHENIO: *Life and death at low temperatures*. *Biodynamica*, Missouri 1940.

<sup>3</sup> LEVITT, J.: *Frost killing and hardiness of plants*. Minneapolis 1941.

Zusendung vieler Sonderdrucke, besonders aus dem Ausland, für die ich herzlich danke. Herr Prof. LUYET, Saint Louis, überreichte mir sein wertvolles Buch. Weiterhin standen mir mehrere Kollegen aus anderen Fachgebieten mit stetem Rat zur Seite, vor allem die Herren Prof. C. HOFFMANN, Kiel, Prof. H. NETTER, Kiel, und Dr. G. REHAGE, T. H. Aachen. Zu großem Dank bin ich fernerhin der Deutschen Forschungsgemeinschaft für geldliche und apparative Unterstützungen verpflichtet, durch die viele Untersuchungen erst ermöglicht wurden.

Mein besonderer Dank gilt meinem verehrten Lehrer,

Herrn Prof. Dr. ADOLF REMANE.

Ihm möchte ich diese Zusammenfassung, die auch viele Ergebnisse meiner eigenen bisherigen Arbeiten enthält, widmen.

Abgeschlossen im Sommer 1954.

## Der Einfluß der Temperatur auf physikalisch-chemische Prozesse und auf biologisch bedeutsame Stoffe.

### A. Die Beeinflussung der Reaktionsgeschwindigkeit (*RG*).

**Reaktionsmolekularität und -ordnung.** Man unterscheidet chemische Reaktionen verschiedener *Reaktionsmolekularität*. Bei den *monomolekularen* Vorgängen handelt es sich um Zerfalls- oder Umlagerungsprozesse einer einzigen Molekülart (z. B. radioaktiver Zerfall, Zerfall einiger Gase, Umlagerung der cis- in eine trans-Form); bei den besonders häufigen *bimolekularen* Reaktionen kommt es zum *Zusammenstoß* zweier Moleküle (z. B.  $H_2 + J_2 \rightarrow 2 HJ$ ). Schon trimolekulare Reaktionen sind wegen der geringen Wahrscheinlichkeit eines Dreierstoßes selten; meist spielt sich der Vorgang dann in mehreren Schritten ab.

Auch wenn die Geschwindigkeit einer Reaktion (*RG*) proportional der Konzentration zweier Stoffe *A* und *B* ist ( $RG = k \cdot c_A \cdot c_B$ ,  $k = RG$ -Konstante), so braucht sie nicht unbedingt in Form einfacher Zweierstöße abzulaufen, da auf Umwegen weitere Stoffe beteiligt sein können, die im Gesetz nicht auftreten. Es verläuft die an sich bimolekulare Rohrzuckerinversion in wäßriger Lösung ( $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O \rightarrow 2 C_6H_{12}O_6$ ) scheinbar monomolekular, da die Wassermoleküle in so großem Überschuß vorkommen, daß ihre Konzentration sich praktisch nicht ändert. Man unterscheidet darum von der Reaktionsmolekularität die *Reaktionsordnung*. Die erstere gibt den tatsächlichen molekularen Vorgang wieder, die letztere nur den empirischen Ablauf. Die Rohrzuckerinversion ist also eine bimolekulare Reaktion 1. Ordnung.

**Reaktionsgeschwindigkeit (*RG*).** Alle monomolekularen Reaktionen sind auch Reaktionen 1. Ordnung. Zur *Charakterisierung der Geschwindigkeit* dieser Reaktionen gibt man meist die *Halbwertszeit* an, nach deren Ablauf sich die Ausgangsmenge um die Hälfte verkleinert hat. Ihr Wert ist unabhängig von der Größe der Ausgangskonzentration  $c_0$  (vgl. NETTER<sup>1</sup>, S. 245). Geht man nicht von  $c_0$ , sondern einer späteren Konzentration  $c$  aus, die bereits um die Menge  $x$  an entstandenem Reaktionsprodukt kleiner ist ( $c_0 - x = c$ ), so erhält man:

$$RG = - \frac{dc}{dt} = \frac{dx}{dt} = k(c_0 - x) \quad (t = \text{Zeit})$$

$$\frac{c_0 - x}{c_0} = e^{-kt}, \quad \ln \frac{c_0}{c} = kt \quad \text{oder} \quad \log \frac{c_0}{c} = \frac{k}{2,303} \cdot t.$$

<sup>1</sup> NETTER, H.: Biologische Physikochemie. Potsdam 1951.

Will man untersuchen, ob eine Reaktion 1. Ordnung vorliegt, so muß nach der letzten Gleichung bei graphischer Auftragung von  $\log \frac{c_0}{c}$  gegen  $t$  eine Gerade resultieren, die im Nullpunkt beginnt und deren Neigung  $k/2,303$  beträgt. Solche Abhängigkeiten hat man bei der *Hitzeabtötung von Mikroorganismen* erhalten (vgl. Teil II).

Bei den Reaktionen 2. Ordnung ist die Halbwertszeit umgekehrt proportional der Anfangskonzentration, bei den Reaktionen 3. Ordnung umgekehrt proportional deren Quadrat. Der Umsatz verlangsamt sich bei fortschreitender Reaktion um so mehr, je höher die Ordnung der Reaktion ist (vgl. ULICH<sup>1</sup>, S. 197).

**Gleichgewichte.** In den Organismen verlaufen viele Vorgänge nur in einer Richtung, da die Endprodukte sich nicht ansammeln und daher keine Gegenreaktion in nennenswertem Umfang erfolgt. Es besteht in den Organismen ein *dynamisches* (DU BOIS-REYMOND) oder *Fließgleichgewicht* (v. BERTALANFFY<sup>2</sup>), das unter *Energieaufwand* erhalten wird und natürlich bestrebt ist, unter Energieabgabe in ein Gleichgewicht überzugehen, wie es beim Tod der Fall ist. In dem angeführten Beispiel der Jodwasserstoffsynthese entsteht ein solches Gleichgewicht durch die gegenläufige Reaktion:  $H_2 + J_2 \leftarrow 2 HJ$ . Die Reaktionsgeschwindigkeiten beider Prozesse sind:

$$RG_1 = k_1 [H_2] [J_2], \quad RG_2 = k_2 [HJ]^2$$

(Massenwirkungsgesetz, in den eckigen Klammern: molare Konzentrationen).

Im Gleichgewicht ist  $RG_1 = RG_2$ ; daraus ergibt sich:

$$\frac{[H_2][J_2]}{[HJ]^2} = \frac{k_2}{k_1} = K \quad (\text{Gleichgewichtskonstante}).$$

Ein Ansteigen der Temperatur erhöht beide Reaktionsgeschwindigkeiten und läßt das Gleichgewicht schneller eintreten. In dem angeführten Beispiel steigt auch  $K$  mit der Temperatur an, da  $k_2$  etwas schneller wächst als  $k_1$ .

**End- und exergonische Reaktionen.** Da, wie erwähnt, sich bei den chemischen Reaktionen in den Organismen kaum Gleichgewichte einstellen, müssen Prozesse außerhalb des Gleichgewichtes betrachtet werden. In diesem Fall können sie *freiwillig ablaufen* (exergonische R.) oder *nicht* (endergonische R.). Ein freiwilliger Verlauf erfolgt in geschlossenen Systemen, wenn in der thermodynamischen Grundgleichung

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S, \quad \Delta G = \Delta F + pV$$

( $\Delta G$  = Änderung der freien Enthalpie,  $\Delta H$  = Enthalpieänderung,  $\Delta S$  = Entropieänderung,  $T$  = abs. Temperatur,  $\Delta F$  = Änderung der freien Energie,  $p$  = Druck,  $V$  = Volumen).

$\Delta G$  negativ wird, also entweder bei großem neg.  $\Delta H$ , d. h. bei stark exothermen Reaktionen, oder bei stark pos.  $\Delta S$ . Dann kann der Ausdruck  $T \Delta S$  so groß werden, daß trotz endothermer Reaktion ( $\Delta H = \text{pos.}$ )  $\Delta G$  negativ wird (vgl. HAUROWITZ<sup>3</sup>, S. 276).

Bei Wachstumsvorgängen, also der Umwandlung von Baumaterial in Körpersubstanz (z. B. Glucose +  $NH_3$  = Pilzkörper +  $CO_2$  +  $H_2O$ , vgl. BÜNNING<sup>4</sup>, S. 87 ff.), wird Energie frei; es liegt insgesamt betrachtet ein exergonischer Prozeß vor. Eine Temperaturerhöhung muß auch diesen Prozeß beschleunigen, da dies für alle chemischen Reaktionen gilt, für die endothermen allerdings mehr als für die exothermen (NETTER).

<sup>1</sup> ULICH, H.: Kurzes Lehrbuch der physikalischen Chemie. Dresden und Leipzig 1940.

<sup>2</sup> v. BERTALANFFY, L.: Theoretische Biologie, Bd.2. Bern 1951.

<sup>3</sup> HAUROWITZ, F.: Fortsch. der Biochemie 1938—1947. New York 1948.

<sup>4</sup> BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Heidelberg 1953.

**Aktivierungsenergie ( $\mu$ ).** Der Gesamtumsatz der hier diskutierten Reaktionen ist natürlich um so größer, je mehr Moleküle durch Zusammenstoß reagieren. Es nimmt aber stets nur ein Bruchteil der anwesenden Moleküle auf diese Weise an der Reaktion teil, und zwar sind es diejenigen, die sich in einem besonders *reaktionsfähigen Zustand* befinden. Es kommen nur die Moleküle in Frage, deren augenblicklicher Energiebetrag groß genug ist, um den „Energieberg“ einer Zwischenstufe zu überschreiten. Als *Aktivierungsenergie* ( $\mu$  cal/Mol)<sup>1</sup> bezeichnet man den Energiebetrag, um den die Moleküle die mittlere Energie der Ausgangsstoffe mindestens übertreffen müssen, um reagieren zu können. Der Bruchteil von Molekülen, deren Energiebetrag den Wert von  $\mu$  überschreitet und der so grundsätzlich zur Reaktion gelangen könnte, ist gleich  $e^{-\mu/RT}$  ( $e$  = Basis der natürl. Log.,  $R$  = Gaskonstante,  $T$  = abs. Temp.). In Wirklichkeit führen aus anderen Gründen weniger Zusammenstöße zum Erfolg. Wäre  $k_{\max}$  die *RG*-Konstante, die gelten würde, wenn alle diese Molekülzusammenstöße Erfolg hätten, so ist die *RG*-Konstante der Moleküle, die von diesen tatsächlich zur Reaktion gelangen:

$$k = k_{\max} \cdot e^{-\mu/RT}.$$

$k_{\max}$  ist nahezu unabhängig von der Temperatur und als konstant anzusehen. Aus der letzten Gleichung ergibt sich für zwei Temperaturen  $T_1$  und  $T_2$ :

$$\frac{k_2}{k_1} = e^{\frac{(T_2 - T_1)\mu}{T_1 T_2 R}}, \quad \mu = \frac{4,574 \cdot \log k_2/k_1}{1/T_1 - 1/T_2}.$$

Diese *Arrheniussche Gleichung* kann sowohl auf homogene wie auf heterogene Reaktionen angewandt werden. Im biologischen Experiment setzt man für die *RG*-Konstanten  $k_1$  und  $k_2$  die bei den beiden Temperaturen  $T_1$  und  $T_2$  gemessenen Leistungen (z. B. den Sauerstoffverbrauch). Man trägt den  $\log$  der gemessenen Leistungswerte (Ordinate) gegen  $1/T$  (Abszisse) auf; dadurch geht die Exponentialfunktion in eine Gerade mit dem Neigungswinkel  $\alpha$  über. Die Aktivierungsenergie ist dann

$$\mu = 4,574 \cdot \text{tg } \alpha.$$

**RGT-Regel.** Chemische Reaktionen sind also u. a. durch ihre Aktivierungsenergien gekennzeichnet, die zumindest im biologischen wichtigen Bereich *unabhängig von der Temperatur* sind. In besonders einfachen und übersichtlichen Fällen kann man darum aus der Größe der  $\mu$ -Werte evtl. auf die Art der Reaktion schließen. (Über modifizierte Formen der Arrheniusschen Gleichung vgl. SIZER<sup>2</sup>, S. 39). Liegen die beiden Temperaturen im biologisch wichtigen Bereich, und unterscheiden sie sich um  $10^\circ$  C, so erhält man nach der Arrheniusschen Gleichung für  $k_2/k_1$  bei chemischen Reaktionen meist Werte zwischen 2 und 4. Diese *RGT-Regel* (Reaktions-Geschwindigkeit-Temperatur-Regel) hatte bereits VAN'T HOFF empirisch gefunden. Man schreibt sie meist in der Form:

$$Q_{10} \text{ (Temperaturkoeffizient)} = \frac{k_{t+10}}{k_t} = 2-4.$$

Für nicht um  $10^\circ$  C auseinanderliegende Temperaturen berechnet man die  $Q_{10}$ -Werte nach der Formel:

$$\log Q_{10} = \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \frac{T_1 T_2}{(T_1 + a)(T_2 - a)} \cdot \log \frac{k_2}{k_1} \approx \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \log \frac{k_2}{k_1} \\ (T = T_1 + a; \quad T + 10 = T_2 - a)$$

<sup>1</sup> In physikalisch-chemischen Lehrbüchern auch mit  $A$  oder  $E$  bezeichnet. Die mehr unverbindliche Bezeichnung  $\mu$  soll ausdrücken, daß die Biologen sehr oft nicht die Aktivierungsenergie eines definierten Einzelprozesses messen.

<sup>2</sup> SIZER, I. W.: Effects of temperature on enzyme kinetics. Adv. Enzymol. 3, 35 (1943).

Die  $Q_{10}$ -Werte eignen sich *nicht* zur Charakterisierung der chemischen Reaktionen, da sie wegen der Beziehung

$$Q_{10} = \frac{k_{T+10}}{k_T} = \frac{e^{-\mu/R(T+10)}}{e^{-\mu/RT}}, \quad \ln Q_{10} = \frac{10\mu}{T R (T+10)}$$

nicht unabhängig von der Temperatur sind (schwacher Abfall mit steigender Temperatur bei konstanten  $\mu$ -Werten). Sie sind beim Vergleich mehrerer Reaktionen für den gleichen Temperatursprung für diejenigen größer, welche die größeren Aktivierungsenergien haben. Je höher die letzteren sind, je langsamer verlaufen im allgemeinen (jedoch nicht immer, vgl. S. 14) die Reaktionen.

**Katalysator und Aktivierungsenergie.** Die Reaktionsgeschwindigkeit wird durch die Zugabe eines geeigneten Katalysators oder im biologischen Geschehen durch Fermente (= Enzyme) erhöht. Die Aktivierungsenergie *nimmt* dabei ab. So beträgt  $\mu$  für die Zersetzung von  $H_2O_2$  in wäßriger Lösung 18000, bei Gegenwart von J-Ionen 13500, Pt-Sol 11700 und von Leberkatalase 5500 cal (vgl. Ulich<sup>1</sup>, S. 214). Viele biologische Reaktionen verlaufen allerdings ohne Ferment praktisch überhaupt nicht ab, so daß ein solcher Vergleich nicht möglich ist. Die Größe der Aktivierungsenergie hängt also vom Katalysator bzw. Ferment ab; sie ist aber (nach Sizer<sup>2</sup>, S. 51) vom  $p_H$ , der Elektrolytkonzentration, Änderungen in der Konzentration von Substrat und Enzym oder auch dem Reinheitsgrad der Enzyme weitgehend unabhängig. SCHWARTZ<sup>3</sup> fand Abhängigkeit von der Substratkonzentration. (Über weitere Beeinflussungen vgl. ROBERT u. Mitarb.<sup>4</sup>)

**$Q_{10}$ -Werte physikalischer Vorgänge.** Physikalische Vorgänge wie Diffusion, Osmose, Leitfähigkeit usw. haben meist *niedrigere*  $Q_{10}$ -Werte (1,1—1,4); photochemische Reaktionen und auch kernphysikalische Vorgänge sind von der Temperatur unabhängig ( $Q_{10} = 1$ ).

**Wirkung von Katalysatoren und Fermenten.** Ein Katalysator bzw. Ferment, das am Ende einer chemischen Reaktion unverändert vorliegt, kann die freie Energie des Vorgangs (vgl. hierzu S. 3 u. Ulich<sup>1</sup>, S. 88) nicht beeinflussen, z. B. ein Gleichgewicht verschieben. Wenn auch oft durch Bildung von Enzym-Substratverbindungen die Reaktion in Teile zerlegt wird, ändert sich bruttomäßig ihre Ordnung nicht. Falls die Reaktion nur unter Energieaufnahme ablaufen kann, muß diese aus Energiedepots (z. B. Adenosintriphosphorsäure) zugeführt werden. Katalysatoren und Fermente können bereits in geringsten Mengen die Reaktionsgeschwindigkeit beschleunigen. So wird die Reaktion zwischen HJ und  $H_2O_2$  noch durch  $5 \cdot 10^{-9}$  g Molybdänsäure merklich katalysiert; Lab coaguliert das  $3 \cdot 10^7$ -fache seiner Menge an Casein (vgl. Kuhn<sup>5</sup>, S. 135). Oftmals (wie bei den Carbohydrasen) ist die Reaktionsgeschwindigkeit bei Substratüberschuß der Enzymkonzentration direkt proportional, in anderen Fällen trifft dieses nicht zu, z. B. wenn die entstehenden Spaltprodukte die Reaktionsgeschwindigkeit hemmen. So ist die Eiweißspaltung durch Pepsin nur der Wurzel aus den rel. Fermentmengen proportional (vgl. NETTER<sup>6</sup>, S. 267). Die Reaktionsgeschwindigkeit steigert sich bei konstanter Substratkonzentration mit zunehmender Fermentmenge bis zu einem Maximalwert. Die Abhängigkeit von der Fermentmenge ist verständlich, da es

<sup>1</sup> Siehe S. 3, Fußnote 1.

<sup>2</sup> Siehe S. 4, Fußnote 2.

<sup>3</sup> SCHWARTZ, B.: The effect of temperature on the rate of hydrolysis of triglycerides by pancreatic lipase. J. Gen. Physiol. **27**, 113 (1943).

<sup>4</sup> ROBERT, L., B. ROBERT u. M. ROBERT: Influence de la température sur l'inhibition compétitive. Bull. Soc. Chim. biol. (Paris) **33**, 1859 (1951).

<sup>5</sup> KUHN, R.: In C. OPPENHEIMER, Die Fermente und ihre Wirkungen. Leipzig 1925.

<sup>6</sup> Siehe S. 2, Fußnote 1.