

akzent

Paul Rath

Tiere im Winterschlaf



Paul Rath

Tiere im Winterschlaf

Urania-Verlag Leipzig Jena Berlin

Prof. Dr. rer. nat. habil. Paul Rath
Physiologisches Institut der Martin-Luther-Universität
Halle (Saale)

Die Illustrationen
schuf Gerd Ohnesorge

1. Auflage 1975, 1.-20. Tausend. Alle Rechte vorbehalten
© Copyright by Urania-Verlag Leipzig · Jena · Berlin
Verlag für populärwissenschaftliche Literatur, Leipzig, 1975
VLN 212-475/12/75 LSV 1369
Lektor: Ewald Oetzel
Einbandreihenentwurf: Helmut Selle
Typografie: Hans-Jörg Sittauer
Gesamtherstellung: GG Interdruck Leipzig
Printed in the German Democratic Republic
Best.-Nr. 653 240 8
EVP 4,50 Mark

Inhalt

Lebensrhythmus und innere Uhr	7
Die »innere Uhr«	
und die Körpertemperatur	12
Die schläfrige Verwandtschaft	19
Widerstreit der Triebe	33
Signale aus Umwelt und Kosmos	42
Der Wärmehaushalt –	
unterentwickelt oder fortgeschritten?	54
Modell »Suppentopf«	62
An der Grenze des Erfrierens	68
Temperaturwächter auf der Hut	72
Die Großhirnrinde ist entbehrlich	77
Winterschlaf durch Blutübertragung	81
Leben im Spargang	88
Ein Hauptproblem: Das innere Milieu	94
Die Flamme des Lebens brennt anders	100
Sparsamkeit kann gefährlich sein	104
Der Zwang zum Erwachen	107
Die dramatische Rückkehr	
ins tägliche Leben	115

Lebensrhythmus und innere Uhr

Wer wachen Sinnes durch die Natur geht, weiß, daß sich die verschiedenen Jahreszeiten in ihrer Vielfalt pflanzlicher und tierischer Formen voneinander unterscheiden. Im kleinsten Garten vor dem Haus finden sich die Amseln schon im Winter zu Paaren zusammen. Sie beginnen mit dem Nestbau, wenn die Bäume noch kahl sind. Wenige Wochen später brüten sie dann ihre Eier aus, und sie füttern emsig die Jungen, bis sie flügge geworden sind. Wiederum einige Wochen danach schlüpft die zweite Brut, und wenn sie aufgezogen ist, kommt auch bald der Herbst ins Land. So oder doch ähnlich läuft das Leben eines Tieres während eines Jahres ab, es zeigt eine *Jahresrhythmik*.

Jeder Abschnitt ist mit besonderen instinktiven Verhaltensweisen verknüpft: Werben, Nestbau, Brüten, Füttern. Zu jedem Abschnitt gehören aber auch besondere innere Umstellungen des Organismus, etwa des hormonalen Systems, denn die Zeit der Fortpflanzung ist aufs engste mit einer Steigerung der Tätigkeit von Hirnanhang (Hypophyse), Eierstöcken und Hoden bzw. mit einer gesteigerten Hormonabgabe aus diesen Drüsen verbunden. Der Rhythmus ist angeboren, also erblich und deswegen auch charakteristisch für jede Tierart. Er ist jedoch bis zu einem gewissen Grade abwandelbar durch Umweltreize wie Temperatur, Licht und Nahrungsangebot. Bekanntlich läßt sich z. B. die Legeleistung der Hühner im Winter vorverlegen und dadurch steigern, daß man den Hühnerstall beheizt und nachts beleuchtet. Das hormonale System wird auf diese Weise vorfristig aktiviert.

Stellen wir uns den Jahresrhythmus als eine Welle vor –



Vereinfachtes Schema der biologischen Jahresrhythmik

mit einem Wellenberg (Frühjahr und Sommer) und einem Tal (Herbst und Winter) –, so erzeugt der Geflügelhalter mit der Beleuchtung seines Stalles eine *Phasenverschiebung* dieser Welle.

Bei einigen Tierarten, z. B. bei Zieseln, hat man herausgefunden, daß die biologische Periode eines Jahres nur *ungefähr* eine Länge von 365 Tagen hat. Bei manchen Arten ist sie um einige Tage kürzer, bei anderen länger: Sie beträgt hier 57 bis 62 Wochen. Auch bei ihnen ist das Licht ein wichtiger Geber für die zeitliche Übereinstimmung (Synchronisierung) der »inneren Uhr« mit dem Lauf der Erde um die Sonne. Bewirkt man durch künstliche Verdunkelung bzw. künstliches Licht eine gleichbleibende tägliche Beleuchtungszeit, schlägt dennoch die angeborene biologische Periodenlänge durch.

Ein wacher Beobachter der Natur weiß, daß sich die Lebensgewohnheiten eines Tieres auch *tagesrhythmisch* ändern: Morgens fängt jede Vogelart im Frühjahr zu einer bestimmten Stunde mit ihrem Gesang an. Man nennt das »Vogeluhr«. Der Angler weiß, daß es vorzugsweise ganz bestimmte Stunden des Tages sind, an denen »der Fisch beißt«. Die wichtigen Lebensaktivitäten, wie Nahrungssuche, geschlechtliche Betätigung, Nestbau u. a., sind an eine bestimmte Tages- oder Nachtzeit gebunden: Manche Lebewesen sind *lichtaktiv*, andere *dämmerungsaktiv*. Zu den lichtaktiven Tagestieren gehören die meisten Vögel, z. B. Storch, Meise, Krähe und Drossel, und manche Säugetiere, wie Pferd, Rind und Eichhörnchen. Dämmerungsaktive Organismen mit nächtlicher Lebensweise sind Eulen, Igel, Hamster oder die Fledermäuse. Diese Zweiteilung läßt sich auch auf Fische und Kriechtiere ausdehnen. Die Zeit körperlicher Betätigung nennt man ganz all-

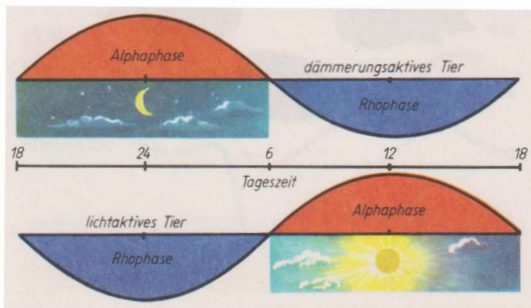
gemein *Aktivitätsphase* oder *Alphaphase*, die Zeit der Ruhe dagegen *Ruhephase* oder *Rhophase* – nach den griechischen Buchstaben α und ρ für A und R.

Wie der jährliche Lebensrhythmus sind auch die täglichen Phasen von Aktivität und Ruhe angeboren. Dieser *Tagesrhythmus* hat sich im Laufe von Millionen Jahren im Prozeß der Anpassung der Organismen an die Umweltbedingungen auf unserem Planeten herausgebildet. Er wird weitervererbt. Unter gleichbleibenden Umweltverhältnissen, also bei Dauerdunkel oder Dauerlicht, bei unveränderter Temperatur und unter Wegfall sonstiger Sinnesreize, die in irgendeiner Weise Aufschluß über die Tageszeit geben oder ein Signal sein könnten, wird ein Tier, ja selbst der Mensch, trotzdem zur gewohnten Zeit ruhen, essen und sich Bewegung verschaffen. Bei Teilnehmern von Expeditionen in die Arktis z.B. zeigte es sich, daß selbst eine zweimonatige ununterbrochene Beleuchtung diesen Rhythmus nicht sonderlich beeinflusste.

Allerdings fällt bei all diesen Untersuchungen eines auf: Die Summe einer Alpha- und Rhophase ist nicht ganz mit 24 Stunden identisch, sondern nur ungefähr. Wenn wir wieder vom Wellenberg (Alpha) und Wellental (Rho) sprechen wollen, so bilden diese beiden Anteile eine Periode, die ungefähr eine Tageslänge (24 Stunden) ausmacht, sie ist *circadian* (circus: der Kreis, das Rund; dies: der Tag).

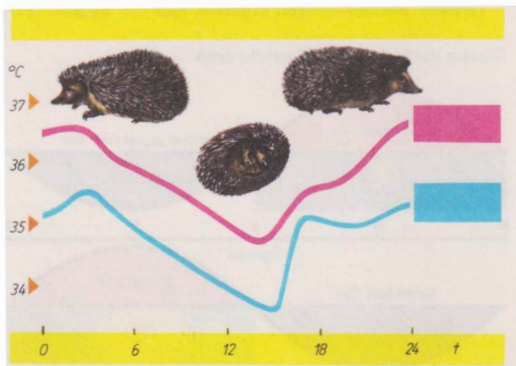
Genaue Beobachtungen ergaben, daß die tägliche Pe-

Schema der biologischen Tagesrhythmik



riode zwischen 22 und 26 Stunden schwanken oder sogar noch stärker von 24 Stunden abweichen kann. Beim Fehlen von äußeren Signalen kommt diese angeborene Rhythmik zum Zuge, und da sie von 24 Stunden abweicht, entsteht schon nach einigen Tagen eine Phasenverschiebung gegenüber dem natürlichen Tag-Nacht-Wechsel. Andererseits ist das Funktionieren dieser ererbten Rhythmik an den natürlichen Tagesablauf gebunden. Höhlenforscher oder Kosmonauten z. B. verbrachten Wochen und Monate von der Umwelt völlig abgeschlossen in Höhlen bzw. in sogenannten Schweigekammern. In dieser Isolierung, in der Sinnesreize fast völlig fehlten, blieb der exakte 24-Stunden-Rhythmus lediglich für eine relativ kurze Zeit ungestört. Es zeigte sich auch hier, daß nur unter normalen Umweltbedingungen die angeborene Periode mit dem 24-Stunden-Tag, mit der Erddrehung, synchronisiert ist. Die Abstimmung erfolgt durch sogenannte Zeitgeber oder Signalgeber, von denen der allerwichtigste das Licht bzw. der Wechsel von Licht und Dunkel ist. Ein Temperaturwechsel spielt als Signal dagegen nur eine sehr untergeordnete Rolle.

Die Tagesrhythmik der Körpertemperatur ist beim nichtlethargischen Igel *sommers* (rote Kurve) und *winters* (blaue Kurve) sehr ähnlich (t – Tageszeit).

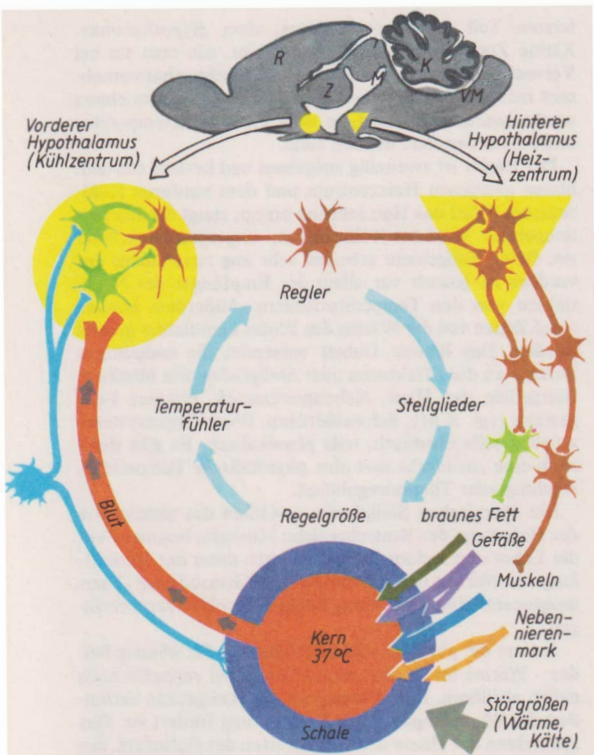


Bei Tier und Mensch kann die biologische Rhythmik etwa im Lauf einer Woche künstlich umgestellt werden, besonders leicht durch eine Umkehrung der Beleuchtungsverhältnisse. Anfangs versucht die angeborene Rhythmik sich durchzusetzen, jedoch siegt nach einigen Tagen der *Zeitgeber* Licht. Diese Umstellung von »Tagesarbeit« auf »Nachtarbeit« oder umgekehrt macht dem Menschen allerdings große Schwierigkeiten und führt nicht selten während der Umstimmungszeit zu erheblichen gesundheitlichen Störungen. Ähnliche Auswirkungen lassen sich häufig nach einer weiten und sehr schnellen Reise mit dem Flugzeug beobachten, weil die Anpassung an die neue geografische Lage, für die eine andere Ortszeit gilt, erst allmählich erfolgt.

Da bei den Lebewesen der angeborene Rhythmus offensichtlich von sehr großer Bedeutung ist, sollte man auch wissen, wo der »innere Zeitgeber« sitzt, der die Periodenlänge und die Dauer der beiden Phasen mißt. Obwohl dafür verschiedene Begriffe wie innere Uhr oder physiologische Uhr geprägt worden sind, ist die Lage dieses Mechanismus noch nicht bekannt. Es gibt Vermutungen, daß die »innere Uhr« in den Erbanlagen – wahrscheinlich in den Chromosomen – sitzt, denn auch abgetrennte und isolierte Organe und Zellen zeigen diese Rhythmik. Eine aus dem Körper eines Hamsters herauspräparierte Darmschlinge z. B. behielt in einer sogenannten physiologischen Lösung die von der Tagesrhythmik bestimmten motorischen Schwankungen bei. In Kulturen mit Geweben von Säugetieren trat bei der Zellteilung die gleiche tägliche Periodizität zutage.

Die »innere Uhr« und die Körpertemperatur

Der *Ruheschlaf* dient bekanntlich der Erholung und der Wiederherstellung der Körperkräfte, die während der Aktivitätsphase verbraucht worden sind. Neben der Ermüdung ist es wieder die »innere Uhr«, die sich als »Regulator« bemerkbar macht. Während des Tages- oder Nachtschlafes fällt die Körpertemperatur ein wenig, und der Sauerstoffverbrauch verringert sich. Beim Menschen und bei den meisten Säugetieren und Vögeln sind diese Schwankungen klein, denn diese Lebewesen zählen zu den *Warmblütern* oder Gleichwarmen, den Homöothermen (homoios: gleichartig). Sie sind in der Lage, die Körpertemperatur auf gleicher Höhe zu halten und bei Gefahr zu regulieren. Technisch gesehen, arbeitet ein Warmblüterorganismus wie ein *Thermostat*, etwa ein Brutschrank. An einem solchen Gerät läßt sich die gewünschte Temperatur – z. B. 37°C – mittels eines sogenannten Kontaktthermometers oder einer Schalterdrehung einstellen. Solange dieser *Sollwert* nicht erreicht ist, bleibt die Heizung eingeschaltet und produziert Wärme. Bei 37°C wird sie automatisch ausgeschaltet. Nach einer kleinen Abkühlung erfolgt wieder das Einschalten. Der Thermostat regelt also seine Temperatur selbsttätig, indem er das »Ist« an das »Soll« angleicht. Zur Regelung braucht man noch eine Zentrale, den *Regler*. Er besteht im einfachsten Fall aus einem Schaltrelais zur Unterbrechung und Schließung des Heizstromkreises. Das Thermometer – hier *Temperaturfühler* genannt – meldet ständig das »Ist« und veranlaßt den Regler, im richtigen Augenblick die Heizung ein- oder auszuschalten. Auch ein Kühlschrank ist ein Thermostat, der jedoch auf einen viel tieferen Sollwert eingestellt ist.



Längsschnitt durch das Gehirn des Hamsters. Der Temperaturregler des Zwischenhirns (Z) sorgt über den Regelkreis für eine gleichbleibende Kerntemperatur. M – Mittelhirn; R – Großhirnrinde; K – Kleinhirn; VM – Verlängertes Mark

Nach dieser Abschweifung in die Technik wenden wir uns wieder den »lebenden Thermostaten« zu, um zunächst nach den Bauelementen zu suchen. Der Regler besteht hier aus Nervenzellen und ihren Umschaltstellen im un-

tersten Teil des Zwischenhirns, dem *Hypothalamus*. Kleine Zerstörungen in diesem Gebiet, wie man sie bei Versuchstieren zur Erforschung der Regelung hat vornehmen müssen, führen daher auch beim Säugetier zu einem wechselwarmen Zustand, in dem die Körpertemperatur nicht mehr reguliert werden kann.

Der Regler ist zweiteilig aufgebaut und besteht aus dem hinten gelegenen Heizzentrum und dem vorderen Kühlzentrum. Wird das Heizzentrum erregt, steigt die Körpertemperatur. Wird das Kühlzentrum »angesprochen«, sinkt sie. Beide Teilgebiete arbeiten sehr eng zusammen; das vordere ist jedoch vor allem der Empfänger der Nachrichten von den Temperaturfühlern. Außerdem können seine Zellen von der Wärme des Blutes unmittelbar gereizt werden. Das hintere Gebiet entsendet die endgültigen Befehle an die Effektoren oder *Stellglieder*, wie Muskeln, Blutgefäße der Haut, Nebennierenmark, braunes Fettgewebe (vgl. S. 61), Schweißdrüsen. Diese Organsysteme arbeiten teils chemisch, teils physikalisch. Es gibt demnach eine *chemische* und eine *physikalische* Temperaturregelung oder Thermoregulation.

Die chemischen Stellglieder bewirken das gleiche wie der Heizstrom des Brutschrankes: Muskeln, braunes Fett, die Leber und andere Organe steigern unter der Vermittlung von Nerven und Hormonen die Wärmebildung (Thermogenese); eine Abkühlung können sie nicht hervorbringen.

Anders die physikalischen Stellglieder. Sie können beides – Wärme im Körper zurückhalten und vermehrt nach außen abführen. Eine Verengung der Hautgefäße verhindert die Wärmeabgabe, eine Erweiterung fördert sie. Das Aufrichten der Haare und das Spreizen des Gefieders, das Aufplustern, erschweren die Auskühlung des Organismus, das Anlegen erleichtert sie. Schweißdrüsen allerdings vermögen nur die Abkühlung zu unterstützen, da der verdunstende Schweiß der Haut Wärme entzieht. Ein Mechanismus, der gleichfalls nach dem Prinzip der Verdunstung wirkt, ist das Hecheln, das man bei Säugetieren und Vögeln beobachten kann.

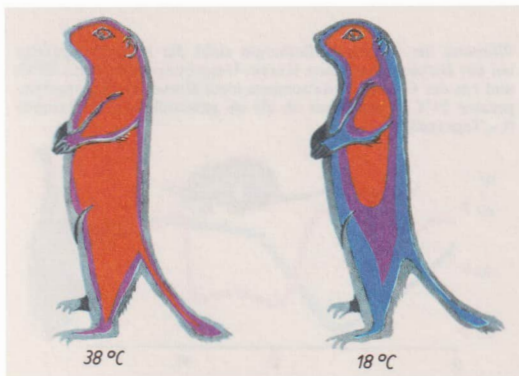
Diese kurze Aufzählung zeigt, daß der lebende »Thermostat« mehr kann als ein einfacher Brutschrank. Er vermag

Wärme zu erzeugen, sie danach zu konservieren oder auch vermehrt nach außen abzuführen. Alle diese Möglichkeiten werden stets eingesetzt, und sie bewirken die gleichbleibende Temperatur des Körperinnern, des »Kerns«.

Der Begriff »homöotherm« oder »gleichwarm« bezieht sich also auf den Kern, zu dem das Gehirn, die Brust- und Baueingeweide sowie die muskulösen Teile der Arme und Beine gehören. Haut, Unterhaut und randständige Muskelpartien zählt man dagegen zur »Schale«, die typisch wechselwarme Eigenschaften hat, ja haben muß, denn sonst könnte der Kern nicht gleichwarm bleiben. Die *Fühler* für die Blut- oder Kerntemperatur liegen – außer im Zwischenhirn – auch im Rückenmark und in der Zunge. Die vielen tausend Wärme- und Kälteempfänger des Temperatursinnes in der Haut dienen dagegen vor allem der Vorwarnung. Selbstverständlich werden auch ihre Meldungen vom Regler gebührend berücksichtigt und mit »verrechnet«.

Der Regelmechanismus für die Kerntemperatur ist so wirkungsvoll, daß er selbst bei großer äußerer Wärme oder

Im gleichwarmen Zustand bleibt der »Kern« (rot) des Säugetieres in seiner Temperatur unverändert, während die »Schale« (blau) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (hier: 38 °C und 18 °C) starke Schwankungen zeigt.

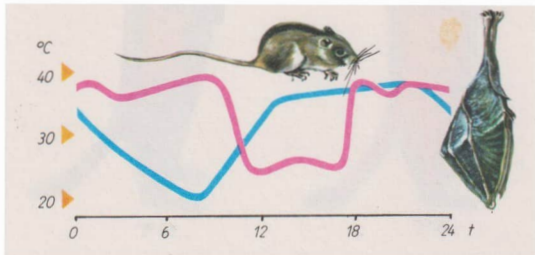


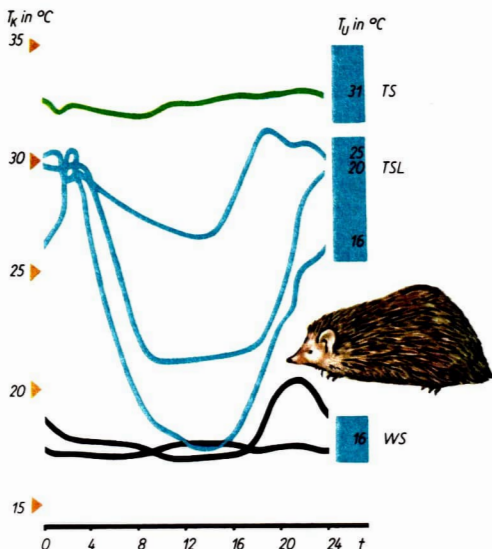
Kälte seine Aufgabe erfüllen kann. Wenn also während der Ruhephase und im Schlaf die Körpertemperatur um 1 bis 2°C sinkt, so kann das nicht an einer Überforderung oder Unzulänglichkeit der Regelung liegen. Vielmehr kann es sich nur um eine dem Tagesrhythmus entsprechende *Sollwertverstellung* handeln, vergleichbar mit einem Hinauf- und Hinunterdrehen der Kontaktstelle am Thermometer eines Brutschrankes. Der lebende »Thermostat« regelt also in der Ruhephase auf einem niedrigeren Niveau als in der Aktivitätsphase. Sollwertänderungen nach oben können z. B. bei vielen Gelegenheiten beobachtet werden: bei Fieber, Lampenfieber, Reisefieber, Examensfieber und bei körperlicher Arbeit.

Genaugenommen, hat jede einzelne Tierart ihren eigenen Sollwert. Er bewegt sich bei Säugern im allgemeinen zwischen 34°C und 38°C, bei Vögeln zwischen 38°C und 44°C.

Größere Sollwertverstellungen des Temperaturreglers nach unten kommen nur bei ganz bestimmten Säuger- und Vogelgruppen vor. Während man bei einer Sollwertsteigerung allgemein vom Fieber spricht, haben sich für die Untertemperaturen die Begriffe *Lethargie* (benannt nach dem altgriechischen Trank des Vergessens »Lethe«), *Torpor* und *Torpidität* (Erstarrung, Betäubung) eingebürgert. Ein lethargisches Tier zeigt also die Merkmale des

Während der Tagesschlaflethargie sinkt die Körpertemperatur bei der Birkenmaus (blaue Kurve, Umgebungstemperatur 20°C) und bei der Großen Hufeisennase (rote Kurve, Umgebungstemperatur 24°C) viel stärker ab als im gewöhnlichen Tagesschlaf (t – Tageszeit).





Je nach der Umgebungstemperatur (T_U) geht der Tagesschlaf (TS) bei Telfairs Igelanrek entweder in die Tagesschlaflethargie (TSL) oder in den Winterschlaf (WS) über (T_K – Körpertemperatur, t – Tageszeit).

Schlafes und der Erstarrung. Wie weit die »Betäubung« geht, hängt von der erreichten Körpertemperatur ab. Bei entsprechender Kälte und einer starken Senkung des Sollwertes kann sie 25°C, 15°C oder sogar nur 5°C betragen. Diese Zustände hängen mit der Tages- und Jahreszeit, also mit der biologischen Rhythmik zusammen. Sie sind als *Tages- und Nachtschlaflethargie* (circadiane Lethargie) sowie *Winterschlaf* (Hibernation; von hibernus: winterlich), *Winterruhe* und *Sommerschlaf* (Ästivation) bekannt. Daneben tritt Erstarrung auch bei manchen Tierarten ohne Bindung an einen biologischen Rhythmus auf.

Die verschiedenen Formen der Lethargie sind sehr eng

miteinander verwandt, ja sie können sogar ineinander übergehen. Kein Wunder, denn sie haben alle den gleichen »Vater«: den Temperaturregler im Zwischenhirn. Über ihre Verbreitung im Tierreich wird noch zu sprechen sein. Außerdem sind in Tabelle 4 (am Schluß dieses Bandes) die wichtigsten Angaben darüber zusammengefaßt, einschließlich der erreichbaren tiefsten Körpertemperaturen, die der Schweizer Physiologe Wyss als *zweiten homöothermen Zustand* charakterisiert hat – im Gegensatz zum *ersten*, der der normalen Körpertemperatur entspricht.

Wir haben es hier mit einem merkwürdigen Kapitel der Biologie zu tun. Die Fähigkeit zahlreicher Warmblüter, in den Zustand der Erstarrung (Torpor) überzugehen, ähnelt oberflächlich zwar der Kältestarre oder dem Trockenschlaf der Wechselwarmen. Aber sie stellt im Grunde eine ganz besondere Eigenschaft dar, die auf der Existenz und der Verstellbarkeit eines »Temperaturreglers« beruht. Sie ermöglicht es dem Warmblüterorganismus, sozusagen auf einem zweiten Niveau seines Temperaturregimes am Leben zu bleiben und aus diesem Zustand wieder »herauszugehen«, indem die höhere Körpertemperatur erneut »eingeregelt« wird. Die Lethargie der Warmblüter oder Homöothermen unterscheidet sich deshalb sehr deutlich von den Starrezuständen der Wechselwarmen oder Poikilothermen (poikilos: beweglich). Denn diese verfügen nicht über einen Temperaturregler, und es gibt nur wenige Ansätze, die an die Thermoregulation der Warmblüter erinnern. Wechselwarme sind in der Regel mit ihrer Körpertemperatur völlig von der Umgebung abhängig, und sie machen deren Temperaturschwankungen vollständig mit. Frosch, Eidechse oder Hummel verstellen also nicht den Sollwert für die Körpertemperatur, sondern erwärmen sich passiv und kühlen sich passiv ab. Allerdings bereiten sich auch diese Tiere physiologisch und in ihrem Instinktverhalten auf eine Überwinterung vor. Jedoch nennt man dann den lethargischen Zustand besser *Kältestarre* oder *Winterstarre*.

Die schläfrige Verwandtschaft

Wenn wir uns im Heer der Säugetiere und Vögel umschauen, um mit Erfolg nach Erscheinungen der Lethargie zu suchen, müssen wir uns vor allem den kleinen und winzigen Formen zuwenden, etwa den *Fledermäusen*. Diese nächtlichen Jäger verschlafen den Tag an einem geschützten Ort. Untersucht man einen dieser Schläfer näher, so stellt man fest, daß er sich kalt anfühlt und eine Körpertemperatur von 25 °C oder 20 °C hat; die Atmung geht langsam, und der sonst so rasende Herzschlag dieser Tiere ist recht ruhig geworden. Kurzum, die Fledermaus befindet sich in Tagesschlaflethargie.

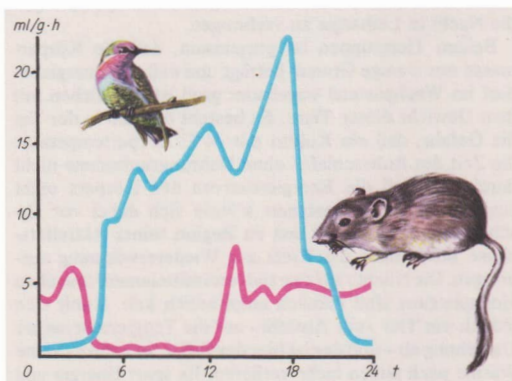
Eine Parallele zu den Fledermäusen bilden unter den Vögeln die mittel- und südamerikanischen *Kolibris*. Manche dieser herrlichen, aber winzigen Geschöpfe pflegen die Nacht in Lethargie zu verbringen.

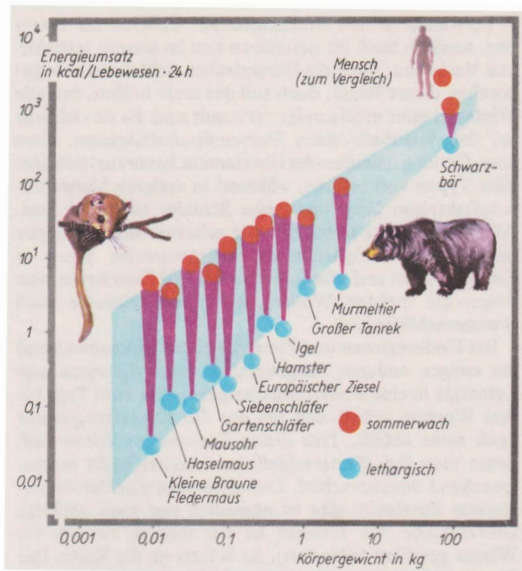
Beiden Tiergruppen ist gemeinsam, daß die Körpermasse nur wenige Gramm beträgt und daß der Energiebedarf im Wachzustand ungeheuer groß ist, verglichen mit dem Gewicht dieser Tiere. Es besteht deshalb in der Tat die Gefahr, daß ein Kolibri mit 44 °C Körpertemperatur die Zeit des Ruheschlafes ohne Nahrungsaufnahme nicht durchhält, weil die Energiereserven des Körpers nicht ausreichen. Der Organismus könnte sich dabei vor Erschöpfung unterkühlen und zu Beginn seiner Aktivitätsphase nicht mehr die Kraft zur Wiedererwärmung aufbringen. Die Nächte auf den süd- und mittelamerikanischen Hochplateaus sind nämlich empfindlich kalt. Kühlt sich jedoch ein Tier »mit Absicht« auf die Temperatur seiner Umgebung ab – und das ist hier der Fall –, so kann es keine Wärme nach außen mehr verlieren. Es spart Energie und



Kolibri im Schwirrflug

Während der Tagesschlafllethargie der Kalifornischen Taschenmaus (rote Kurve, Umgebungstemperatur 15 °C) und in der Nachtschlafllethargie des Anna-Kolibris (blaue Kurve, Umgebungstemperatur 24 °C) ist der Sauerstoffverbrauch (ml/g · h) nur ein Zehntel bis ein Fünfundzwanzigstel so hoch wie im Wachzustand (t – Tageszeit).





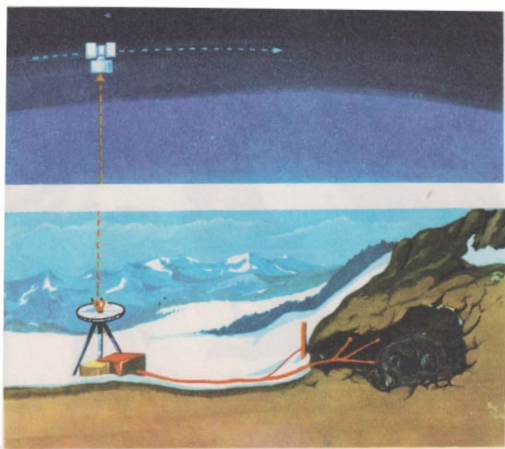
Der Energieumsatz sinkt im Winterschlaf bei großen Tieren etwa auf ein Zehntel und bei kleinen auf ein Hundertstel des sommerlichen Wachzustandes ab.

erhält seine Reserven, denn auch die Wärmebildung im Organismus verringert sich – ein großartiges Beispiel für den »Anpassungsmechanismus« dieser Tiere. Für chemische Stoffwechselprozesse gilt die sogenannte RGT-Regel des Berliner (holländischen) Physiologen *van 't Hoff*. Diese Regel gibt den Zusammenhang zwischen der Reaktionsgeschwindigkeit (RG) chemischer Vorgänge und der Temperatur (T) wieder: Senkt man die Temperatur um 10°C , so laufen die Reaktionen etwa dreimal langsamer ab. Sinkt also die Körpertemperatur eines Kolibris von 44°C auf 34°C , ergibt das eine dreifache Senkung des Stoffwechsels und damit eine ganz enorme Energieersparnis.

Verwandte Wesen ähneln einander nicht nur im Aussehen, sondern auch im Benehmen und im ganzen instinktiven Verhalten. Auch die lethargischen Schlafzustände gehorchen dieser Regel; doch soll das nicht heißen, daß alle Winterschläfer miteinander verwandt sind. Es ist vielmehr so, daß innerhalb eines Verwandtschaftskreises, etwa einer Gattung, Familie oder Überfamilie, bevorzugt Schläfer aller Typen vorkommen, während in anderen Verwandtschaftskreisen überhaupt keine Schläfer zu finden sind. Allerdings gibt es selbst bei sehr nahestehenden Gruppen immer beide Möglichkeiten. Beispielsweise leben in Europa, Asien und Nordamerika über 40 Zieselarten, von denen die meisten Winterschläfer und teilweise auch Sommerschläfer sind.

Bei Fledermäusen und Zieseln, bei der Birkenmaus und bei einigen anderen Säugetierarten kann die circadiane Lethargie in eine Erstarrung übergehen, die zwei Tage bis drei Wochen anhält und bei der die Körpertemperatur noch mehr abfällt. Tritt dieser Zustand im Winter auf, nennt man ihn Winterschlaf, im Sommer heißt er entsprechend Sommerschlaf. Zwischen diesen beiden lethargischen Zuständen gibt es eigentlich nur zwei wichtige Unterschiede: Im Sommer ist ein solches Tier an die Wärme gewöhnt (adaptiert), im Winter an die Kälte. Der Sommerschlaf ist somit eine Lethargie ohne Kälteanpassung, der Winterschlaf dagegen mit Kälteadaptation. Übrigens kann auch Winterschlaf ohne Kälteanpassung eintreten, wenn man die Tiere in Käfigen oder im Stall bei einer Umgebungstemperatur von 20 bis 25 °C hält. In freier Wildbahn besteht der zweite Unterschied darin, daß infolge der größeren Kälte die Winterschlaftemperatur eines Tieres viel stärker absinken kann (z. B. auf 5 bis 0,2 °C) als die Sommerschlaftemperatur. Bei manchen Zieselarten kann der Sommerschlaf sogar direkt in den Winterschlaf übergehen.

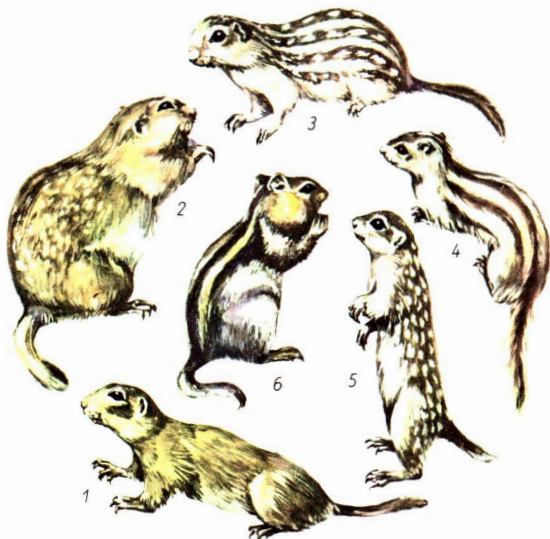
In manchen Fällen, wie bei Schwarzbär und Grizzlybär, sinkt die Körpertemperatur nur wenig ab, etwa auf 32 °C. Hier spricht man daher meistens nur von einer *Winterruhe*, obgleich die Tiere wenig reaktionsfähig sind und nach dem Wecken regelrecht »schlaftrunken« erscheinen. Seitdem es gelungen ist, *Bären* mit Meßfühlern für die Körper-



Schwarzbär in der Höhle bei seiner Winterruhe, mit Telemetrie-anlage und Satellit zur Messung der täglichen Temperaturrehythmik und der Höhlentemperatur

temperatur und die Herztätigkeit (EKG) sowie mit kleinen Sendern zu versehen, läßt sich die Winterruhe dieser Tiere ohne große Schwierigkeiten verfolgen. Die Ergebnisse gelangen nun automatisch aus der Höhle des Schläfers per Funk zum Empfänger ins Laboratorium. Als Zwischenstation wurden dafür sogar künstliche Erdsatelliten benutzt.

Von den *Nagetieren* wurden die *Ziesel* schon genannt. Sie gehören zur Gattung *Citellus* (identisch mit *Spermophilus*) und haben ein Körpergewicht zwischen 150 g und 1000 g. Fast alle Arten halten Winterschlaf, viele auch Sommerschlaf. Der kalifornische Rundschwanzziesel hält fast nur Sommerschlaf und kaum Winterschlaf, außerdem verfällt er in Nachtschlaflethargie. Die Ziesel besitzen infolge ihrer besonderen Eigenschaften als Winterschläfer einen außergewöhnlich hohen Grad der Anpassungsfähigkeit, so daß sie Steppen und Wüsten, Flachland und Ge-



1 – Europäischer Ziesel (200 g), 2 – Arktischer Ziesel (1000 g),
 3 – Streifenziesel (200 g), 4 – Burunduk (100 g), 5 – Perlziesel
 (200 g), 6 – Goldmantelziesel (250 g)

birge, aber auch den hohen Norden (Alaska) besiedeln können.

In die gleiche Familie der *Hörnchen* stellt man die Murmeltiere (Gattung *Marmota*), die wie die Ziesel zu den Erdhörnchen gehören. Wenn man vom Bären absieht, sind es die größten Winterschläfer mit einer Körpermasse zwischen 1 kg und 8 kg. Hier finden wir auch das Alpenmurmeltier sowie Bewohner des Waldes (Woodchuck) und der Steppe (Bobak). Die etwa fünfzehn Arten sind in Europa, Mittel- und Nordasien bis hinüber nach Alaska und Nordamerika verbreitet. Die ausgesprochenen Steppenbewohner unter ihnen halten auch Sommerschlaf. Nachtschlaflethargie ist dagegen nicht bekannt.

Zu derselben Familie gehören auch die Backenhörnchen, von denen die nordosteuropäisch-asiatischen Burunduks und die nordamerikanischen Chipmunks die bekanntesten sind. Außer Winterschlaf trifft man bei ihnen Nachtschlaflethargie sowie eine Erstarrung an, die durch Nahrungsmangel ausgelöst wird.

Als letzte Gruppe in diesem Verwandtschaftskreis seien die nordamerikanischen *Präriehunde* aufgezählt. Diese possierlichen Tierchen leben in riesigen Kolonien. Man vermutet, daß sie Winterruhe halten, vielleicht sogar Winterschlaf.

Zu den kleinsten Winterschläfern (10 g) muß man die *Hüpfmäuse* rechnen, von denen die Birkenmaus und die Steppenbirkenmaus auch in Europa beheimatet sind. Diese Tiere verfallen auch in Tagesschlaflethargie.

Die Familie der *Springmäuse* bewohnt die Wüsten und Steppen Nordafrikas und Asiens. Die zahlreichen Arten verfallen in Winterschlaf und teilweise in Tagesschlaflethargie, die durch Futter- und Wassermangel ausgelöst wird.

Alpenmurmeltier (links)
und Präriehund (rechts)



Die Trockengebiete Nordamerikas werden von *Taschenmäusen* bevölkert. Sie haben eine nächtliche Lebensweise. Auf ihren langen Hinterbeinen springen sie nach Känguruh-art umher. Als Wüsten- und Steppenbewohner kommen sie ganz ohne Wasser aus. Bei ihnen finden wir sämtliche Lethargieformen vereinigt: Winterschlaf, Sommerschlaf, Tagesschlafl lethargie sowie eine Erstarrung, die bei Hunger entsteht.

Allgemein bekannt bei uns ist der Siebenschläfer, mit dem in unseren Breiten sogar eine uralte Wetterregel verknüpft ist. Dieses Tier hat danach einen eigenen Kalendertag am 27. Juni. Regnet es zu dieser Zeit, soll es 7 Wochen kalt und regnerisch bleiben. Den Siebenschläfer stört das aber nicht. Er hält wie sein Vetter, der Gartenschläfer, in dieser Periode seinen Sommerschlaf. Beide Arten gehören

Nordafrikanische Wüstenspringmaus (links), amerikanische Känguruhmaus (rechts) und Pferdespringer (unten)





Haselmaus

wie der Baumschläfer und die Haselmaus zu den *Bilchen* oder *Schlafmäusen*. Alle diese »Schlafmützen« kommen in Europa vor und sind ausgesprochene Winterschläfer, bei denen die Körpertemperatur bis auf $0,2^{\circ}\text{C}$ absinken kann.

Genauso bekannte Winterschläfer unter den Nagetieren sind Hamster und Goldhamster. Beide reiht man in die Familie der *Wühler* ein. Außer diesen beiden Vertretern gibt es noch einige asiatische Nahverwandte, die keinen Winterschlaf halten. Familienangehörige aus nordafrikanisch-asiatischen Trockengebieten – die Sandratten und Wüstenmäuse – verfallen in Tagesschlaflethargie und vielleicht sogar in Sommerschlaf. Die amerikanische Verwandtschaft wird gleichfalls im Tagesschlaf lethargisch. Auch Winterruhe kommt bei einigen Arten vor.

Zu den winterschlafenden *Insektenfressern* gehört auch unser einheimischer Igel. Seine zahlreichen Verwandten aus der gleichnamigen Familie in Nordafrika und Asien kennen gleichfalls den Winterschlaf, teilweise wohl auch den Sommerschlaf. Die kleineren *Borstenigel* oder *Tanreks* kommen nur auf Madagaskar vor. Ihr Winterschlaf fällt in die europäische Sommerzeit. Bringt man einen Tanrek nach Europa, so hält er die angeborene Jahresrhythmik ein: Im Juni und Juli wird er lethargisch. Tagesschlaflethargie und Lethargie infolge Kälteeinbruchs sind bei diesen Gattungen sehr verbreitet (vgl. S. 17).

Fast unübersehbar sind die Arten der *Flattertiere*, die



Tanreks im Wachzustand und im Schlaf

als *Fledermäuse* und *Flughunde* alle Länder der Erde bevölkern. Die Tagesschlaflethargie ist bei allen Fledermäusen der gemäßigten und nördlichen Zonen verbreitet, teilweise auch bei Arten der tropischen Regionen. Winterschlaf tritt dagegen im allgemeinen nur bei den kältegeübten Vertretern auf, doch können wahrscheinlich auch die Arten wärmerer Gebiete durch Anpassung an niedrige Temperaturen dazu gebracht werden. Große Flughunde kennen die Lethargie nicht, dagegen kommt bei kleinen Arten (20 g bis 30 g) Tagesschlaftrpor vor.

Als besonders urtümliche Säugetiere muß man die *Eileger* (Kloakentiere) ansehen. Die beiden Gattungen

Schnabeligel



Schnabeltier und Schnabeligel (Ameisenigel) bewohnen Australien, Neuguinea und die benachbarten Inseln. Jedoch trifft man den Winterschlaf und die Tagesschlaflethargie nur beim Schnabeligel an.

Ein Überbleibsel aus früheren Erdepochen sind auch die *Beuteltiere*, von denen zahlreiche Arten Australien und Amerika bewohnen. Sie ziehen ihre Neugeborenen in einem Beutel auf. Wer kennt nicht das Bild vom Känguruh, aus dessen Beutel das Junge seinen Kopf heraussteckt? In dieser großen Tiergruppe kommt bei einigen Arten Winterschlaf, Sommerschlaf und Tagesschlaflethargie vor. Die großen Känguruhs werden allerdings nicht lethargisch.



Zwergbeutelratte

Damit ist die Reihe der »Schläfer« unter den Säugetieren abgeschlossen, wenn man davon absieht, daß auch bei den *Halbaffen* von Madagaskar Lethargie anzutreffen ist. Leider wissen wir noch zu wenig darüber, um diese Tiere mit gutem Gewissen in unsere Tabelle 4 aufnehmen zu können.

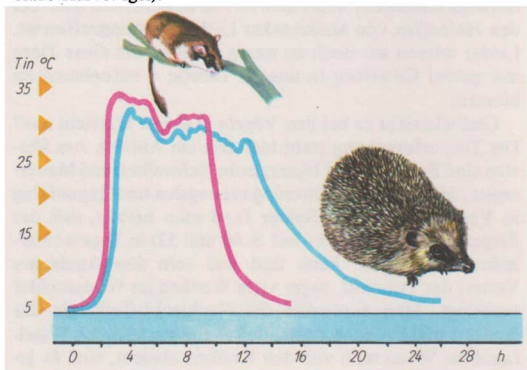
Und wie sieht es bei den *Vögeln* in dieser Hinsicht aus? Die Torporforschung steht hier erst am Anfang. Am ältesten sind Berichte über lethargische Schwalben und Mauersegler, die bei kalter Witterung regungslos und flugunfähig in Verstecken saßen. Später fand man heraus, daß der Ziegenmelker (vgl. Abb. auf S. 46 und 52) in Tagesschlaflethargie verfallen kann und daß sein amerikanischer Vetter, der Poorwill, sogar viele Wochen im Winterschlaf verbringt. Man entdeckte die Nachtschlaflethargie der Kolibris und ähnliche Zustände bei einigen anderen Vogelfamilien. Wenn man von den Kolibris absieht, sind es je-

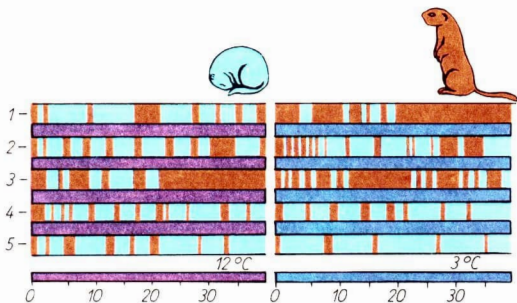
doch nur sehr wenige Arten, die in Erstarrung verfallen – besonders im Vergleich zu den Säugetieren. Sicherlich werden mit der Zeit noch verschiedene Vertreter mit einer dem Tagesrhythmus angepaßten Lethargie bekannt werden.

Manchmal ist man im Zweifel, ob es sich um echte, *physiologische Lethargie* oder um eine gewaltsame Unterkühlung handelt. Der Unterschied liegt in der Weckbarkeit: Ein gewaltsam unterkühltes Tier läßt sich durch Sinnesreize nicht aufwecken, genau so, wie man eine künstliche Narkose nicht auf diese Weise beenden kann. Eine Unterkühlung führt also zu einer Art *Kältenarkose* und schließlich zum Kältetod. Ganz anders liegen die Dinge beim echten Torpor: Hier genügen eine Berührung, ein Nadelstich oder ein Lichtreiz zum Wecken; und nun steigt die Körpertemperatur mit großer Geschwindigkeit an, auch ohne zusätzliche äußere Erwärmung.

Es gibt jedoch noch andere Beweise für die echte Lethargie. So hat man bei Kolibris beobachtet, daß die Nachtschlaflethargie bei sehr guter Fütterung ausbleiben kann und nur ein gewöhnlicher Ruheschlaf eintritt. Auch

Zwischen zwei Winterschlafschüben bei einer Umgebungstemperatur von 4°C bleibt der Wachzustand (T – Körpertemperatur) oft nur wenige Stunden erhalten (rote Kurve: Gartenschläfer, blaue Kurve: Igel).





Der Winterschlaf besteht aus zahlreichen lethargischen Schüben (blau). Dazwischen liegen Stunden oder Tage des Wachseins (rot). Das »Schlafmuster« hängt von Tierart, Umgebungstemperatur (hier 12°C und 3°C) und Monat ab. Die Dauer der einzelnen Schübe und der Wachphasen ist in Tagen angegeben. 1 – Felsenziegel, 2 – Kalifornischer Ziesel, 3 – Rundschwanzziegel, 4 – Mohaveziesel, 5 – Goldmantelziegel

brütende Weibchen verzichten auf den Torpor, denn er würde infolge der Verlangsamung aller Lebensvorgänge (vgl. RGT-Regel) den Entwicklungsprozeß der Eier verzögern. Lethargie entsteht also nicht zwangsweise, sondern auf instinktiver Basis.

Der *Winterschlaf* beginnt im Oktober oder im November und endet im März oder April. Bei manchen Arten fängt er auch früher an oder ist er erst später zu Ende. Er kann aber auch ganz ausfallen. Das gleiche gilt für den Sommerschlaf. Beide Lethargien werden in bestimmten Zeitabständen – etwa alle drei Tage bis drei Wochen – unterbrochen. Sie bestehen also aus Tagen des Torpors (sogenannten *Schüben*) und Tagen oder doch Stunden des Wachseins. Während der Schlafunterbrechungen werden Nahrung aufgenommen sowie Kot und Harn abgegeben. Fledermäuse pflegen bei dieser Gelegenheit den Schlafplatz zu wechseln, wenn sich der bisherige als zu kalt, zu trocken oder als zugig erwiesen hat. Markiert man die Tiere mit Farbe oder mit radioaktiven Tupfen, findet man sie alle paar Tage an anderen Stellen ihrer Schlafhöhle vor.

Gewisse Schwierigkeiten bei der Einteilung und Benennung des Torpors entstehen dadurch, daß er manchmal auch zu anderen Jahreszeiten als im Winter oder im Sommer auftritt. Man kennt auch Fälle, in denen die Tages- oder Nachtschlaflethargie die »vorgeschriebene« Dauer überschritt. Solche »anderen lethargischen Zustände« (vgl. auch Tab. 4) erklären sich sehr leicht, wenn man bedenkt, daß diese Tiere bei Belastung des Wärmehaushalts oder bei Hunger und Durst nicht nur wie andere Warmblüter reagieren und etwa eine Unterkühlung mit physikalischen und chemischen Mitteln verhindern, sondern daß sie durch »Umschaltung« des Temperatursollwertes diese Probleme viel ökonomischer zu lösen verstehen. Einen Kälteeinbruch beantworten sie einmal so und einmal so: in manchen Fällen wie ein gleichwarmer, in anderen wie ein wechselwarmer Organismus. Sie reagieren also prinzipiell *heterotherm* (heteros: abweichend).

Widerstreit der Triebe

Im Februar, im März, im April oder spätestens im Mai – je nach geografischer Lage und Klima – verläßt ein Winterschläfer sein »Quartier«. Er begibt sich sofort auf »Brautschau«. Während der Lethargie und besonders während der vielen Phasen des Wachseins hat sich der ganze Organismus schon darauf vorbereitet.

Im Herbst, vor Eintritt des Winterschlafs, herrscht in geschlechtlicher Hinsicht völlige Ruhe. Aber schon im Dezember oder spätestens im Januar – während der Winterschlaf am tiefsten und seine einzelnen Schübe am längsten werden – beginnen sich die Sexualmerkmale langsam zu entwickeln. Der Hypophysenvorderlappen (Hirnanhang) steigert seine Aktivität, und die ausgeschütteten gonadotropen Hormone¹ fangen langsam an wirksam zu werden. Infolgedessen wandern die Hoden aus der Bauchhöhle in den Hodensack ein, sie schwellen an und werden aktiv. Ähnliches passiert bei den weiblichen Tieren: Die Eifollikel wachsen, die Gebärmutter verändert sich, weibliche Sexualhormone werden produziert.

Schließlich stehen sich zwei Triebe als Konkurrenten gegenüber: *Geschlechtstrieb* und *Winterschlaftrieb*. Lethargie und sexuelle Aktivität sind miteinander nicht vereinbar. Nur die Fledermäuse bilden hier eine gewisse Ausnahme. Diese Tiere beginnen ihre geschlechtliche Betätigung schon im Herbst, und selbst in den Wachphasen, die den Winterschlaf unterbrechen, finden Begattungen statt. Der Follikelsprung (Ovulation) und damit die

¹ Gonadotrope Hormone regeln das Wachstum der Keimdrüsen (Gonaden) und deren Produktion an Geschlechtshormonen.

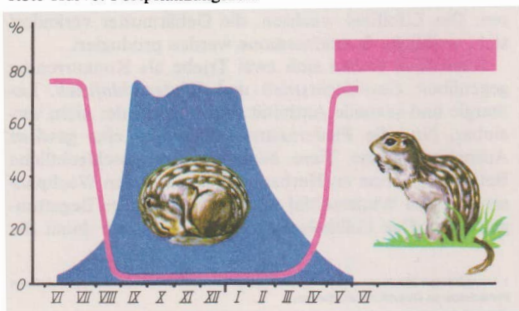
Befruchtung der Eier erfolgen allerdings erst im Frühjahr. Der Samen wird solange als »Kältekonserve« vom weiblichen Organismus aufbewahrt. Auch hier gibt es wieder eine Ausnahme: Bei den Langflügelfledermäusen fallen Befruchtung und Embryonalentwicklung mit der Zeit des Winterschlafs zusammen.

Verschiedene Forscher haben die Auffassung vertreten, der Winterschlaf hinge mit dem Funktionszustand des hormonalen Systems zusammen. Wenn man dabei die Geschlechtsdrüsen und ihre Hormone meint, ist dies gewiß richtig. Mit Ausnahme der Fledermäuse gilt der Satz, daß brünstige, trächtige und säugende Tiere nicht in Lethargie verfallen. Auch brütende Kolibris verhalten sich so. Inwieweit auch die trächtige Bärin eine Ausnahme macht, ist noch nicht ganz klar.

Man konnte beobachten, daß die Winterschlafbereitschaft und die Tiefe des Torpors beim Goldhamster größer werden, wenn im Herbst die Rückbildung der Hoden fortschreitet. In manchen Fällen ist es sogar gelungen, durch Kälteeinwirkung im Frühjahr die Sexualentwicklung hinauszuzögern und dadurch den Winterschlaf zu verlängern. Kastration im Vorfrühling ist im gleichen Sinne wirksam.

Kommen Hochsommer und Herbst heran, bilden sich

Fortpflanzungsgeschehen (in % bei 10 bis 20 Streifenzieeseln ermittelt) und Winterschlaftrieb schließen sich gegenseitig aus. Die römischen Ziffern kennzeichnen den entsprechenden Monat. Rote Kurve: Fortpflanzungszeit.





Kleine Hufeisennase

die Sexualdrüsen langsam zurück, und im gleichen Maße erlischt der Geschlechtstrieb. Während noch kurz vorher die Mütter ihre ganze Sorge der Aufzucht des Nachwuchses widmen mußten, ändert sich nun das instinktive Verhalten. Jetzt stehen drei Triebe im Vordergrund: die Sorge um das Winterquartier, die Hortung von Nahrungsvorräten – das sogenannte »Hamstern« – und eine übermäßige Nahrungsaufnahme (Herbstmast). Von Art zu Art tritt die eine oder die andere Seite mehr in Erscheinung. Beispielsweise horten Fledermäuse keine Vorräte. Doch fliegen viele europäische und amerikanische Arten über Hunderte von Kilometern zu ihren Schlafhöhlen. Beim Abendsegler ist eine Reisestrecke bis zu 1600 km nachgewiesen worden.

Fledermäuse wandern nachts und ausnahmsweise auch am Tage, manchmal in Gemeinschaft und sogar in Gesell-

schaft von Schwalben. Erstaunlich ist, daß sie in jedem Jahr dieselben Winterquartiere aufsuchen, um dann einzeln oder in ganzen Trauben – mit den Hinterfüßen an Wänden, Decken und in Felsspalten festgehakt – in Lethargie zu verfallen. Manchmal überwintern acht oder mehr Arten gemeinsam. Auch solche Formen, die im Sommer ihren Tagesschlaf in Haus- und Kirchenböden halten, beziehen im Winter Felshöhlen (Spätfliende und Ohrenfledermaus, Mausohr). Die Schlafhöhlen müssen einige wichtige Bedingungen erfüllen: Sie müssen frostfrei und feucht sein.

Frostfreiheit verlangen auch die anderen Winterschläfer, ausgesprochene Feuchtigkeit jedoch nur die kleinen Formen, weil bei ihnen die Gefahr des Austrocknens besteht. Darüber hinaus sind die Temperaturansprüche der Fledermäuse von Art zu Art recht unterschiedlich. Manche bevorzugen 5°C, andere 10°C und noch andere 15°C Lufttemperatur für den Winterschlaf. In den Winterhöhlen der *Bären* sinkt die Temperatur jedoch manchmal unter 0°C ab.

Schlafmäuse bewohnen im Sommer selbstgebaute kugelförmige Nester auf Bäumen oder Sträuchern. Auch die *Birkenmaus* und die amerikanische *Wiesenhüpfmaus*

Die Verwandten des Hamsters: Weißfußmaus (links), Goldhamster (rechts) und Rennmaus (unten)



haben runde Nester über der Erde. Zum Winter ziehen alle diese Tiere um: die kleinen (Haselmaus, Birkenmaus) unter Moospolster und Laub, die größeren in Maulwurfslöcher, Felsspalten, teilweise auch in Gebäude und sogar in Nistkästen der Vögel. Die große *Hörnchen*verwandtschaft und die *Hamster* überwintern gleichfalls unterirdisch. Das Alpenmurmeltier bezieht in Erdhöhlen Quartier, die mehr talwärts gelegen sind. Der Hamster vertieft und erweitert den Bau.

Die Schlafkammer eines Ziesels, Murmeltiers oder Hamsters liegt in einer Tiefe von einem halben bis eineinhalb Metern. Sie ist mit zerschissenen Grashalmen mollig weich ausgepolstert. Auch unser Igel und der Großohrigel, aber ebenso der Tanrek überwintern in Erdhöhlen. Allerdings begnügt sich der Igel im Klima Mitteleuropas meistens mit einem Laubhaufen, einem Stapel abgeschnittener Zweige, die vom Herbst liegengeblieben sind, oder mit einer dichten Zaunhecke.

Die letzte Handlung eines Bobaks und Alpenmurmeltieres, eines Hamsters, Ziesels, Tanreks und einer Springmaus besteht darin, den Bau von innen dicht zu machen. Das bietet Schutz vor Regenwasser und Schnee, aber auch vor Wiesel und Iltis, die sehr leicht einen lethargischen, wehrlosen Schläfer überwältigen könnten. Daher werden die Gänge mit Erde verstopft und festgedrückt. Der Hamster ist allerdings etwas nachlässig, weil er zwar die schrägen und horizontalen Gänge verschließt, jedoch nicht die lotrechten Fallöcher.

Es ist erstaunlich, daß Ziesel und Springmäuse auch im Sommer die gleiche Instinkthandlung – nämlich das Verstopfen des Baues – durchführen, bevor sie in Lethargie (Sommerschlaf) verfallen. Diese Verschlüsse haben – je nach Tierart und individueller Arbeitslust des Bewohners – eine Länge von 0,5 m bis 6 m. Soweit bekannt ist, bauen Vögel keine Spezialquartiere für die Zeit der Erstarrung. Das eigene Nest, eine Felsnische oder ein anderer versteckter Platz genügen vollauf.

Für viele Winterschläfer ist es wichtig, *Vorratswirtschaft* zu treiben. Der Hamster füllt seine Kammern im Herbst noch fleißiger als im Sommer mit Erbsen, Bohnen, Getreidekörnern, kleinen Kartoffeln und Rübenstückchen.

Bis zum Winter können es 5 kg bis 15 kg geworden sein, ehe er seinen Bau abdichtet. Ein Burunduk sammelt etwa 6 kg ein, ein Ziesel etwas weniger, das Murmeltier überhaupt nichts. Der im Herbst angemästete Speck kann beim Zwergziesel, beim Hamster oder bei der Springmaus 40 % oder 50 % des Körpergewichts betragen oder sogar noch mehr. Die Mast ist allerdings nicht nur die Folge einer übersteigerten Gefräßigkeit, sondern auch eines veränderten Stoffwechsels.

Ist ein Tier mit seinen Vorbereitungen für den Winterschlaf fertig, erfolgt die nächste große Umstellung des triebhaften Verhaltens. Am meisten fällt auf, daß der Appetit plötzlich wie weggeblasen ist. Auch in den Tagen des Wachseins frißt ein Tier in Winterschlafstimmung nur sehr wenig. Hierin benehmen sich alle Arten gleich, sogar dann, wenn man die Tiere im Stall in der Wärme – etwa

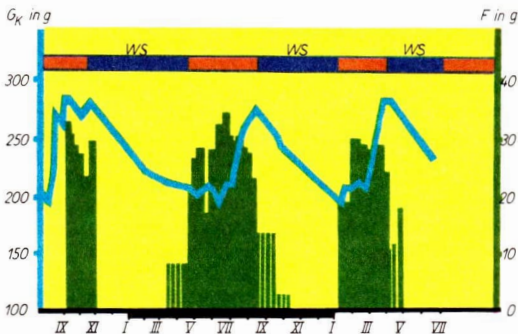
Arktischer Ziesel im Winterschlaf



bei 22°C Umgebungstemperatur – hält. Die Folge ist, daß jeder Schläfer den Winter über an Gewicht verliert. Die Gewichtskurven haben daher bei allen Arten auch etwa die gleiche Form: Gewichtsabnahme im Winter und erneuter Anstieg im Februar oder März. Man kann daher sagen, daß Appetitlosigkeit und Abmagerung sichere Zeichen der Winterschlafstimmung sind. Sogar der Sommerschlaf des Gartenschläfers zeigt diese Merkmale, jedoch ist der Gewichtsverlust noch größer, da wegen der höheren Körpertemperatur während der Lethargie auch der Energieverbrauch stärker ist. Außerdem magern Schläfer, die häufiger erwachen, mehr ab als Dauerschläfer, denn der Energiebedarf für die Wiedererwärmung ist beträchtlich.

Im Frühjahr haben die Schläfer ihren Speck zum größten Teil verloren. Die Gewichtsabnahme bis zum Minimum im Februar oder im März ist von Art zu Art und von Tier





Die Nahrungsaufnahme (Säulen) während des Sommers führt zu einem starken Anstieg des Körpergewichts (blaue Kurve). Im Winter magert der Schläfer ab (Goldmantelziesel). Die römischen Ziffern stehen für die jeweiligen Monatsnamen.

WS – Winterschlaf, G_K – Körpergewicht, F – Nahrungsaufnahme

zu Tier natürlich verschieden. Sie beträgt im Durchschnitt etwa 25 % des Herbstgewichtes. Daraus ergibt sich, daß ein Schläfer im Winter fast ausschließlich von seinem eigenen Fett lebt – eine Maßnahme, die auch für manche Menschen ein Beispiel sein könnte.

Ein Physiologe würde nun fragen, welche Teile des Gehirns es wohl sind, die mit dem Wechsel der Triebe und Instinkthandlungen zu tun haben. Man kann in dieser Hinsicht allerdings nur Schlußfolgerungen aus operativen Eingriffen und zentralen Reizversuchen ziehen. Wenn nämlich bei einem Säugetier, auch bei einem Winterschläfer, ein gewisses Gebiet des unteren Zwischenhirns zerstört wird – das Sättigungszentrum im Hypothalamus –, so steigt der Appetit maßlos an, und es entwickelt sich eine ausgesprochene Fettsucht. Zerstört man benachbarte Gebiete, kommt es zu Appetitlosigkeit (Aphagie) und Abmagerung. An der Basis des Zwischenhirns liegen überdies nervöse Strukturen, die für die Steuerung der Hypophyse und der Sexualaktivität wichtig und für die Regelung der Körpertemperatur unumgänglich sind. Ganz gewiß hat

daher auch die Basis des Zwischenhirns etwas mit dem Winterschlaf und dem periodischen Wechsel des Verhaltens zu tun. Aber ein »Winterschlafzentrum« liegt dort wohl kaum. Man muß bedenken, daß so komplizierte Handlungen, wie sie dem Winterschlaf vorausgehen, durch ganze Schaltsysteme des Gehirns gesteuert werden, daß also Gebiete daran beteiligt sein müssen, die mit der Sinneswelt, mit der Entstehung von Stimmungen, mit der Motorik und vielleicht sogar mit dem Gedächtnis etwas zu tun haben.

Signale aus Umwelt und Kosmos

Wie der tägliche Wechsel von Helligkeit und Dunkel die innere Tagesrhythmik eines Lebewesens mit der Erddrehung in Einklang bringt, so wird durch ihn bis zu einem gewissen Grade auch die angeborene Jahresrhythmik beeinflusst, die mit der Umlaufzeit der Erde um die Sonne in Übereinstimmung gebracht werden muß. Die Beeinflussung der Geschlechtsphase bei Vögeln durch das Licht ist eine seit langem bekannte Erscheinung. Es wäre also auch ohne weiteres denkbar, daß der Beginn der Sommerschlaf- und Winterschlafsaion durch Lichtsignale ausgelöst wird. Daneben kommen noch zahlreiche andere Kennzeichen (Zeitgeber) in Frage, etwa Wassermangel im Sommer, Nahrungsmangel im Spätherbst oder bei großer Dürre auch im Sommer und schließlich der Kälteeinbruch im Herbst, der den nahenden Winter verkündet. Auch die Herbstmast der Winterschläfer, die übermäßige Gefräßigkeit und die anschließende Appetitlosigkeit könnten – als jahresrhythmische Symptome – von Signalen aus Umwelt und Kosmos abhängen.

Die Verhaltensforscher nennen ein Signal aus der Umwelt, das bei einem Tier ein ganz charakteristisches Verhalten auslöst, Schlüsselreiz oder *Signalreiz*. Er wirkt um so besser, je größer der innere Trieb oder die Stimmung des Tieres ist. Wenn die Stimmung da ist – also die Bereitschaft zum Sammeln oder zum Winterschlaf –, genügt ein kleiner, äußerer Anreiz, damit die Handlung in Gang kommt.

Fehlt ein »Auslöser«, wie man die Menge aller einwirkenden Schlüsselreize auch nennt, so staut sich der Trieb auf. (In unserem Fall würde die Winterschlafstimmung

enorm ansteigen.) Und nun kann die Instinkthandlung auch spontan ablaufen, ohne die Wirkung eines Auslösers.

Es wäre also denkbar, daß bei entsprechender »Stimmung« ein Igel auch bei Zimmertemperatur und bei Dauerbeleuchtung seines Käfigs lethargisch wird. Vom Instinktverhalten aus betrachtet, ist der Winterschlaf eigentlich nur das Endziel der vorangegangenen Handlungen. Das ganze Geschehen hat Ähnlichkeit mit einer Instinktkette, und die vorausgegangenen Verhaltensweisen tragen einen zielsuchenden Charakter.

Das Verhalten unserer Schläfer ist also von mehreren Dingen abhängig: von der inneren Tages- und Jahresrhythmik, die für die Stimmung und den Trieb verantwortlich sind, und von Sinnesreizen der Umwelt, also von den Signal- oder Zeitgebern sowie von den Schlüsselreizen. Ebenso wie ein sehr starker innerer Trieb ohne passende Umweltreize zum Torpor führen kann, ist es nun auch denkbar, daß bei nur geringem Trieb massive äußere Signale ein Tier zur Lethargie veranlassen könnten, daß also Erstarrung zu einer Zeit auftritt, die die »innere Uhr« nicht vorgesehen hat.

Nachdem wir uns einige Grundbegriffe der Verhaltensforschung ins Gedächtnis zurückgerufen haben, soll nun untersucht werden, welche Bedeutung die Signale der irdischen Umwelt und des Weltalls für die Auslösung der verschiedenen Lethargieformen haben. Die erste Frage ergibt sich aus unseren jahreszeitlichen Beobachtungen: Welche Rolle spielt eigentlich die winterliche Kälte? Bei den bekanntesten Winterschläfern läßt sich Lethargie am leichtesten in einer Umgebungstemperatur von 5 bis 10°C auslösen, während höhere und tiefere Temperaturen hinderlich sind. Das schließt jedoch nicht aus, daß Winterschlaf auch noch bei -5°C oder -10°C und auch bei -25°C möglich ist.

Betrachtet man die Verhältnisse beim Sommerschlaf, so findet man diesen Zustand vorwiegend dann, wenn die Lufttemperatur 20°C unterschreitet. Doch gibt es hier zahllose Ausnahmen: Siebenschläfer, Gartenschläfer und manche Zieselarten werden auch bei 27°C oder gar bei 33°C lethargisch. Es kommt also letztlich weniger auf die Temperatur als auf die »Stimmung« des Tieres an. Auch

der amerikanische Ziegenmelker (Poorwill) wird lethargisch, wenn er »Lust dazu hat«, und nicht, wenn es besonders kalt ist. Bei hoher Umgebungs- und Körpertemperatur ist Lethargie allerdings wenig sinnvoll, weil ja der Stoffwechsel dann sehr hoch wäre und die Nahrungsaufnahme fehlte. Eine Ersparnis von Energie würde also nicht eintreten.

Dagegen gibt es durchaus eine *untere Temperaturgrenze* für die Lethargie. Jedes Tier »spürt«, ob es in Lethargie verfallen darf oder nicht. Ist es nämlich zu kalt, besteht die Gefahr, daß es erfriert oder die Wiedererwärmung nicht gelingt und der Winterschlaf in den Todesschlaf übergeht. Der Verhaltensforscher würde sagen: Das angeborene auslösende Schema spricht in diesem Fall auf den Schlüsselreiz nicht an – wobei man unter »Schema« den im Gehirn verankerten erblichen Mechanismus der Instinkthandlung zu verstehen hat.

Besonders viele Beispiele für untere Grenztemperaturen ließen sich bei den Fledermäusen aufzählen. Von den unzähligen Arten verfallen die tropischen nur in Tages Schlaflethargie, während die nördlichen außerdem noch Winterschlaf halten. Jedoch werden die südlichen Formen nur dann lethargisch, wenn die Umgebungstemperatur nicht unter 17°C sinkt. Dies ist auch gleichzeitig die tiefste Körpertemperatur, bei der eine aktive Wiedererwärmung möglich ist. Bei den kleinen Röhrennasenflughunden (*Nyctimene albiventer* und *Paranyctimene raptor*) liegt diese Grenze sogar bei 25°C, und bei der Kalifornischen Taschenmaus ist sie mit 15°C erreicht. Die zur Hamsterverwandtschaft gehörende Amerikanische Zwergmaus hält keinen Sommerschlaf, wenn es draußen kälter als 20°C wird. Die untere Grenze für die aktive Wiedererwärmung beträgt 19°C bei der Kaktusmaus, 15°C bei der Merriam-Taschenmaus und 20°C beim Vampir (*Desmodus rotundus*). Wie man aus Tabelle 4 entnehmen kann, sind bei den Vögeln ganz ähnliche untere Temperaturgrenzen nachgewiesen worden.

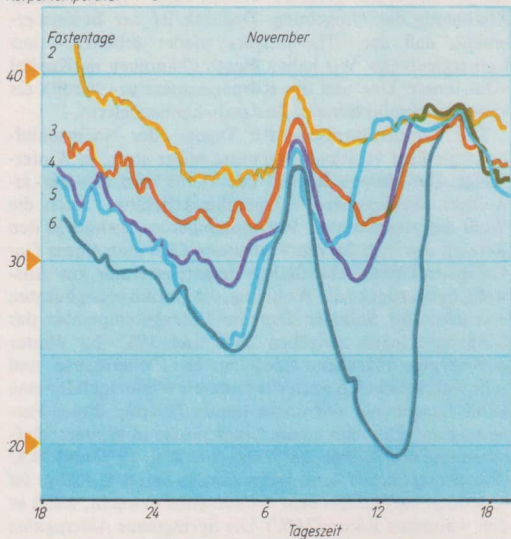
In vielen Fällen kann die Umgebungstemperatur jedoch auch gefährlich tief absinken, ohne daß der Winterschläfer erwacht: wenn nämlich trotzdem die aktive Wiedererwärmung gewährleistet ist und ein gewisses Minimum der

Körpertemperatur gehalten werden kann – trotz weiterer Abkühlung der Umgebung. Dadurch ist der Beweis erbracht, daß der »Thermostat« wieder arbeitet – auf Lethargieniveau. Wir haben dieses Phänomen im Kapitel »Die innere Uhr und die Körpertemperatur« bereits als »zweiten homöothermen Zustand« kennengelernt.

Das Temperaturniveau für Tages- oder Nachtschlaf-lethargie liegt verständlicherweise höher als beim Winterschlaf. Der »innere Regler« des Tieres wird also den jeweiligen Bedingungen entsprechend betätigt. Auch die Wahl der sogenannten *Vorzugstemperatur* gehört in den Bereich des instinktiven Verhaltens. Gibt man einem Tier Käfige mit unterschiedlicher Innentemperatur zur Auswahl, bevorzugt es die Wohnung, die ihm am behaglichsten erscheint. Im Sommer liegt die Vorzugstemperatur der Säugetiere meist zwischen 28°C und 35°C. Im Winter bevorzugen Hamster, Goldhamster, Fledermäuse und sehr wahrscheinlich auch alle anderen Winterschläfer eine kühle Umgebung, und sie passen ihr Quartier dieser Forderung an. Gibt man einem Goldhamster in Winterschlafstimmung drei Käfige zur Wahl – mit 8°C, 19°C und 24°C (Raumtemperatur) –, so bevorzugt er den 8°C-Käfig. Ist er jedoch soeben aus dem Winterschlaf erwacht, wählt er den wärmsten Raum (24°C). Die Springmaus *Alactagulus acontion* verlegt die Schlafkammer daher im Winter mehr an die Oberfläche, während sie im Sommer tiefer gelegene Erdhöhlen bevorzugt.

Wie groß sind nun aber die *Nahrungssorgen* im Winter? Für Fledermäuse besteht in den klimatisch gemäßigten Zonen nur eine geringe Chance zum Insektenfang. Hamster oder Ziesel könnten sich wohl durchschlagen, denn die nichtwinterschlafenden Mäuse finden ja auch ihre Nahrung unter der Schneedecke. Feldmäuse legen ganze Tunnelsysteme an, und jeder Spaziergänger kann sie im Frühjahr sehen, sobald der Schnee weggetaut ist. Im Hochsommer können Ziesel, die die Steppe bewohnen, schon eher in Not geraten, da bei großer Hitze alles Grüne verdorrt. Insektenfressende Vögel sind gleichfalls im Winter gefährdet, haben allerdings vielfach den bekannten »Ausweg« gefunden: Sie ziehen in wärmere Länder.

Man hat festgestellt, daß Nahrungsmangel in der Tat



Beim lethargischen Ziegenmelker sinkt die Körpertemperatur um so stärker ab, je länger der Vogel hungern muß.

den Winterschlaf fördert, etwa bei den Zieseln und solchen Gattungen, die nicht zu den eigentlichen Sammlern gehören. Andererseits zeigen aber Goldhamster oder Chipmunks nur wenig Schlafbereitschaft, wenn sie nicht auf einen gehörigen Vorrat an Körnern und Gemüse blicken können. Bei der Blassen Känguruhmaus und der Kalifornischen Taschenmaus geht das sogar so weit, daß die Länge der einzelnen lethargischen Schübe von der Größe des Vorrats abhängt: Je mehr man besitzt, um so länger und tiefer kann man schlafen. Wenn man solchen Tieren zumutet, ohne Vorräte in den Winterschlaf zu gehen, stört man die Instinktkette, zu der nun einmal das Horten gehört. Dieses Ergebnis zeigt übrigens auch, daß im Torpor

vermutlich zentralnervöse Vorgänge der Erinnerung ablaufen.

Vögel, die die Fähigkeit zur Erstarrung haben, lassen sich durch *Nahrungsentzug* und Hunger besonders leicht in Lethargie versetzen. Man kann sogar sagen, daß Nahrungsmangel das allerwichtigste Signal zum Torpor darstellt. Sehr gut gefütterte Kolibris verzichten daher auf die Nachtschlaflethargie besonders dann, wenn die Umgebungstemperatur erträglich ist. Der afrikanische Mausvogel (*Colius striatus*) senkt bei natürlichem Nahrungsangebot und bei einer Umgebungstemperatur von 5°C seine Körpertemperatur von 39°C am Tage nur auf 35,7°C in der Nacht. Fehlt das Futter, kommt dagegen eine sehr starke Temperaturrehythmik zustande: Nun kühlt sich das Tier nachts – selbst bei 19°C Raumtemperatur – auf 22,8°C ab. Von unserem Mauersegler ist das sogar schon länger bekannt. Auch er fängt bei Nahrungsmangel an, sich nachts abzukühlen, wobei der Temperatursturz von Mal zu Mal intensiver wird, bis schließlich 20°C erreicht sind. Bei Jungvögeln ist die nächtliche Abkühlung stets stärker ausgeprägt als bei den Alten. Mit Lichtreizen oder anderen Sinneseinwirkungen kann man jedoch lethargische Kolibris oder Mausvögel wecken und zur Wiederherstellung ihrer normalen Körpertemperatur veranlassen.

Hunger paßt also in das angeborene auslösende Schema der Vögel besonders gut hinein und ist deswegen bei der Herbeiführung der Lethargie sehr wirksam. Sicherlich ist dies bei vielen *Säugetieren* auch der Fall, und zwar vor allem dann, wenn die Sammelphase vorbei oder gar nicht im »Programm« enthalten gewesen ist und die natürliche Hungerphase angefangen hat. Sowohl Nahrungsentzug als auch Nahrungsangebot können also den Winterschlaf unterstützen, sofern sie in die Instinktkette hineinpassen.

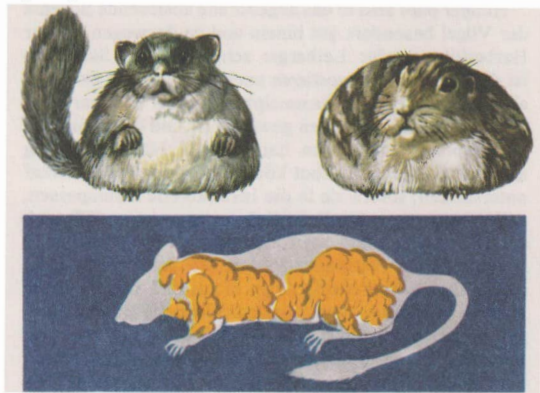
Was man von der Gefräßigkeit sagen kann, läßt sich auch für die Ansammlung körpereigener *Fettvorräte* nachweisen: Guter Fettansatz fördert die Winterschlafstimmung. Das bedeutet allerdings nicht, daß magere Tiere nicht lethargisch werden könnten. Wenn die »innere Uhr« auf Winterschlaf steht, geht es auch ohne Fettreserven. Immerhin ist es denkbar, daß die Menge angemästeten Specks ein Signal zum Beginn des Winterschlafes dar-

stellt. Manche Forscher gehen sogar so weit anzunehmen, daß der »Sollwert« für das Winterschlafkörpergewicht erreicht sein muß.

In der Tat haben die Tiere in der freien Wildbahn das Bestreben, ein normales Körpergewicht zu halten. Sie fressen nur so viel, wie zu einer ausgeglichenen Energiebilanz notwendig ist. Daher gibt es auch kaum – wie etwa bei den Haustieren – ausgesprochene »Dickwänste«. Wenn also die Winterschläfer im Herbst plötzlich sehr fett werden, kann man durchaus von einer Verstellung des »Sollwertes« sprechen.

Wahrscheinlich trifft das jedoch nicht den Kern der Sache, denn – wie schon gesagt – magere Tiere werden auch lethargisch. Allerdings ist ihre Chance, das Frühjahr zu erleben, wesentlich geringer als bei gutem Ernährungszustand. Die starke Nahrungsaufnahme führt auch zu einer erheblichen Speicherung von *Vitaminen*. Vitamin C (Ascorbinsäure) reichert sich in verschiedenen Organen an, Vitamin E (Tocopherol) – als fettlösliche Substanz – in den Speckreserven. Während des Winters werden die

Fetter Siebenschläfer (links) und fatter Streifenziegel (rechts) vor Eintritt des Winterschlafs; Fettpolster eines Gartenschläfers (unten)





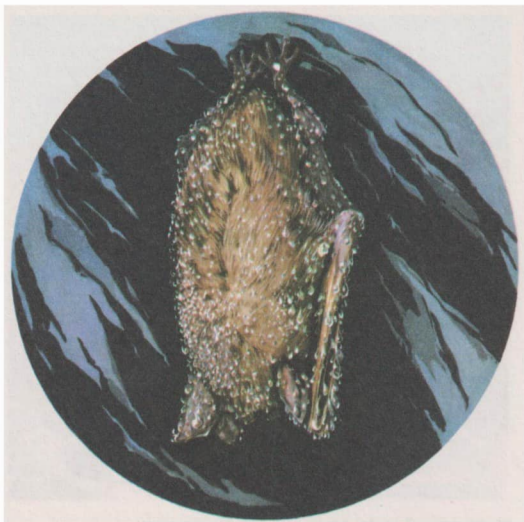
Mohaveziesel in der Mohavewüste Kaliforniens

Vitamine vom Gewebe verbraucht. Sie sind zur Erhaltung des Stoffwechsels und zur Entwicklung der Hormondrüsen – etwa der Eierstöcke und der Hoden – ganz gewiß sehr wichtig.

In Wüsten und Steppen ist *Wassermangel* eine Hauptgefahr für das Leben. Wie alle anderen Tiere sind auch die dort lebenden zahlreichen Sommer- und Winterschläfer aber ganz besonders daran angepaßt.

Wir wissen, daß Ziesel, ja sogar unser Hamster, ohne Wasser auskommen, wenn sie nur ein wenig frische Mohrrübe, Kohl oder sonstiges Grünfutter zur Verfügung haben. Im Torpor liefert das Fett eine ganze Menge Wasser: 100 g Fett geben beim Abbau 107 g Wasser her, während Eiweiß und Kohlenhydrate nicht einmal die Hälfte erzeugen.

Die eigentliche Anpassung geschieht jedoch über eine Wassereinsparung durch die Niere. Man konnte das be-



Mausohr im Winterschlaf, mit Tautropfen bedeckt

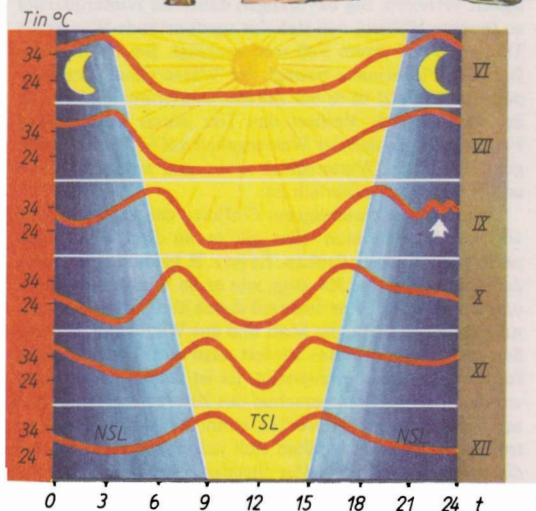
sonders an den Taschenmäusen und Taschenspringern feststellen, die auch von reiner Trockenkost leben können und deren Harn bei Wassermangel viel, viel stärker konzentriert ist als etwa bei Hund, Katze oder Pferd. Daher gefriert der ausgeschiedene Harn eines Hundes schon zwischen $-1,57^{\circ}\text{C}$ und $-3,64^{\circ}\text{C}$ und der eines Rindes bei $-1,71^{\circ}\text{C}$, während dies bei den eben genannten Winterschläfern erst bei $-5,6$ bis $-10,4^{\circ}\text{C}$ der Fall ist. Im Torpor ist das allerdings anders, denn dann kann die Niere nicht konzentrieren. Die Harnbildung wird deshalb ganz oder fast ganz eingestellt. Trotz solcher Anpassung ist Wassermangel ein Problem – und deswegen ein sehr wichtiges Signal für die sommerliche Lethargie, besonders bei Tieren, denen die Harnkonzentrierung nicht ganz so gut gelingt. Durch Wassermangel oder durch Verabreichung von

Trockenfutter kann man z. B. bei Zwergziesel und Goldmantelziesel sowie bei der Kaktusmaus Sommerschlaf auslösen, nicht aber beim Gelben Ziesel. Es scheint so zu sein, daß nur die Tierarten mit Lethargie antworten, denen andere Möglichkeiten (Harnkonzentrierung) fehlen.

Fledermäuse sind besonders empfindlich gegenüber Wassermangel, da sie durch Verdunstung sehr viel Feuchtigkeit verlieren. Sie bevorzugen daher als Winterquartier so feuchte Höhlen, daß sich das verdunstende Wasser als Tauperlen auf ihrem Fell niederschlägt. Bei der Kleinen Braunen Fledermaus beträgt der Wassergehalt des Körpers (ohne Fett) 68 % bei Zimmertemperatur und 69,5 % im Winterschlaf. Verliert das Tier durch Verdunstung Feuchtigkeit, so daß der Wassergehalt auf 65,7 % heruntergeht, tritt kein Winterschlaf mehr ein, weil dies dann anscheinend zu gefährlich ist.

Den biologisch wichtigsten Einfluß – das *Licht* – wollen wir zuletzt betrachten. Hier gilt es, an direkte und indirekte Wirkungen zu denken. Es ist z. B. bekannt geworden, daß der sogenannte *Kurztag*, wie er im Winter vorkommt und wie man ihn experimentell durch künstliche Beleuchtung erzeugen kann, die Mast und das Wachstum des weißen und braunen Fettes fördert, also die Vorbereitungen für die Lethargie beschleunigt. Es ist auch nachgewiesen worden, daß der Sommerschlaf des Zwergziesels im Kurztag leichter ausgelöst werden kann. Bei den vielen Vertretern der Ziesel verhalten sich jedoch die einen so und die anderen wieder so. Der Streifenziesel z. B. denkt gar nicht daran, sich durch die Tageslänge die Winterschlafbereitschaft vorschreiben zu lassen, er verläßt sich nur auf seine »innere Uhr«.

Verschiedene Tiere reagieren auch nicht auf Dauerlicht oder auf Dauerdunkel. Beim Siebenschläfer ist es allerdings anders: Beides stört ihn, und es verschwinden die Jahresrhythmik des Körpergewichts, die motorische Rhythmik sowie die Winterschlafbereitschaft. Auch der Langtag wirkt sich so aus, und nur der Kurztag begünstigt die Lethargie. Dauerlicht stört auch den Winterschlaf des Goldhamsters und des Streifenziesels sowie die Nachtschlaflethargie der Vögel. Bei Kolibris (aber auch beim Truthahngerier und dem amerikanischen Weißbrustsegler)



Die circadiane Lethargie des Ziegenmelkers wird durch den Signalgeber Licht gesteuert. Dabei entwickeln sich mit abnehmender Tageslänge (t – Tageszeit) aus der Tagesschlaflethargie (TSL) eine Tages- und Nachtschlaflethargie (NSL). Der weiße Pfeil deutet auf die erkennbare Zugunruhe des Tieres hin. (T bedeutet die Körpertemperatur, die römischen Ziffern geben die Monate an.)

fördert Dauerdunkel den Torpor. Hier sind die Wirkungen von Licht und Dunkelheit sicher direkter Natur. Beim Winterschlaf ist dies jedoch unbestimmt.

Ob weitere Signale, die für eine Jahreszeit charakteristisch sind, eine Rolle für Winterschlaf und Sommerschlaf

spielen, ist nicht bekannt. Immerhin kommen eine ganze Menge *lokaler Faktoren* in Frage, etwa der Laubfall für Bewohner des Waldes oder der Schnee. Das Sibirische Murmeltier soll sich tatsächlich nach dem ersten Schnee richten: Ist Schnee gefallen, wird der Bau dicht gemacht, und der Winterschlaf beginnt. Für andere Arten ist der Schnee wohl von geringerer Bedeutung. Der Hamster verläßt auch winters manchmal seinen Bau und geht auf den weißen Feldern spazieren.

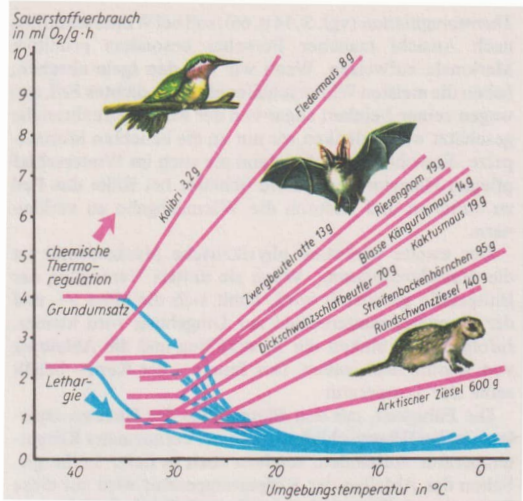
Der Wärmehaushalt – unterentwickelt oder fortgeschritten?

Man hat oft nachzuweisen versucht, daß Winterschläfer in puncto Wärmehaushalt recht unzulänglich, ja geradezu primitiv wären, und weiter gefolgert, die Lethargie sei überhaupt ein Primitivmerkmal, ein Zeichen der Unterentwicklung bei Säugetieren und Vögeln. Wir wollen vorwegnehmen, daß bei ihnen der Wärmehaushalt gewiß *anders* als bei Nichtwinterschläfern ist, und mit einem Werturteil warten.

Man weiß seit langem, daß bei Winterschläfern im Wachzustand die mittlere *Körpertemperatur* winters um 1 bis 3,5°C niedriger ist als im Sommer. Aus diesem Grunde ist auch der Grundumsatz¹ gesenkt. Der Sauerstoffverbrauch, der ja für die Stärke der Stoffwechselprozesse charakteristisch ist, mag auch deswegen niedriger sein, weil die bessere Fettisolierung die Wärmeverluste geringer macht, so daß weniger Energie gebraucht wird. Entscheidend ist aber, daß die Tiere im Wachzustand von der Sollwertverstellung nach unten Gebrauch machen, einer Möglichkeit, die den Nichtwinterschläfern fehlt.

Will man z. B. bei Igel oder Hamster die Fähigkeit zur *chemischen Thermoregulation* (vgl. S. 14) prüfen, muß man ihren Sauerstoffverbrauch bei Umgebungstemperaturen unterhalb 30°C messen. Etwa bei 30°C ist nämlich ein Säugetier thermoregulatorisch nicht belastet, und der Sauerstoffverbrauch des ruhenden Tieres ist mit dem Grundumsatz¹ identisch. Wird es kälter, beginnt bei 25°C oder 20°C der Stoffwechsel zu steigen: Das Tier reguliert

¹ Energieproduktion im lebenden Organismus zur Aufrechterhaltung aller lebenswichtigen Funktionen (im Ruhezustand gemessen)



Tiere mit Fähigkeit zur Lethargie können bei Senkung der Umgebungstemperatur grundsätzlich auf zweierlei Weise (hetero-therm) reagieren: Entweder sie steigern wie andere Säuger und Vögel den Sauerstoffverbrauch, oder sie werden lethargisch und senken Stoffwechsel und Körpertemperatur.

chemisch. Winterschläfer entwickeln dabei Fähigkeiten, die denen anderer Säugetiere gleichkommen oder sie über-treffen: Der Sauerstoffverbrauch steigt in großer Kälte auf das 5- bis 9fache des Grundumsatzes an. Wenn ein Winterschläfer sich in der Ruhephase befindet, unter Nahrungsmangel leidet und dazu die Jahreszeit günstig ist, geschieht es natürlich häufig, daß er auf den enormen Energieaufwand verzichtet und auf Lethargie »umschal-tet«. Man kann also keineswegs davon sprechen, daß die chemische Thermoregulation bei Winterschläfern primitiv sei. Das gilt sogar für die Fledermäuse, wenn sie nicht gerade ihren Tagesschlaf halten.

Die andere Möglichkeit aller Säuger, die *physikalische*

Thermoregulation (vgl. S. 14 u. 66), soll bei Winterschläfern nach Ansicht mancher Forscher besonders primitive Merkmale aufweisen. Wenn wir von den Igel absehen, haben die meisten Winterschläfer ein recht dichtes *Fell*, das wegen seiner Feinheit sogar von der Rauchwarenbranche geschätzt wird – denken wir nur an die beliebten Marmelpelze. Sowohl im Wachzustand als auch im Winterschlaf pflegen Hamster und andere Schläfer bei Kälte das Fell zu sträuben und dadurch die Wärmeabgabe zu verkleinern.

Der zweite wirksame physikalische Mechanismus ist die *Hautdurchblutung*. Wenn sie mittels Verengung der Blutgefäße gedrosselt wird, kühlt sich die Haut ab, und der Temperaturunterschied zur Umgebung wird kleiner. Infolgedessen sinken die Abstrahlung und die Ableitung von Wärme nach außen. Das Innere – der Kern – behält seine alte Temperatur.

Die Fähigkeit, mit den Blutgefäßen der Haut zu »spielen«, ist bei Winterschläfern nicht nur bei normaler Körpertemperatur vorhanden, sondern auch in tiefer Lethargie. Schon das Abfallen der Körpertemperatur wird auf diese Weise kontrolliert und abwechselnd durch Gefäßverengung verlangsamt oder durch Erweiterung beschleunigt. Selbst Fledermäuse verfügen über diese Möglichkeit. Wenn also ein Winterschläfer im Wachzustand von der Gefäßverengung manchmal nicht in dem Maße Gebrauch macht wie andere Säuger, so ist dies wieder nur die Folge des Vorhandenseins der anderen Möglichkeiten: der vorzüglichen chemischen Regelung und der Sollwertverstellung nach unten.

Für den Sommerschlaf sowie für die Tages- und Nachtschlaflethargie erübrigt sich eine ausgesprochene Kälteanpassung (Adaptation) des Organismus, da die Abkühlung nur mäßig ist. Die tiefen Körpertemperaturen des Winterschlafs könnten hingegen schon eine thermische *Stoffwechselanpassung* erforderlich machen. Diese Möglichkeit ist bei Winterschläfern durchaus vorhanden, ähnlich wie bei anderen Säugetieren. Setzt man Ziesel oder Hamster ein, zwei Wochen einer Umgebungstemperatur von 6°C aus, so ist der Grundumsatz (gemessen bei etwa 28°C Umgebungstemperatur) gegenüber früher erhöht.

Umgekehrt bewirkt ein längerer Aufenthalt in der Wärme (etwa 30°C) eine Verminderung des Ruhestoffwechsels.

Je kleiner ein Säugetier ist, um so mehr läßt sich der Sauerstoffverbrauch durch Kälteanpassung steigern. Diese Adaptation hat jedoch noch weitere Auswirkungen: Sie erhöht die Kraft zur Wärmeproduktion und steigert so den Widerstand gegen eine unerwünschte Unterkühlung (Hypothermie).

Diese Eigenschaften entwickeln sich naturgegeben im Lauf des Herbstes, so daß bei Eintritt des Winterschlafs die Fähigkeiten zur Wärmebildung nicht schlechter, sondern besser geworden sind. Während der Grundumsatz im Winter beim wachen Tier durch Sollwertverstellung sinkt, treibt ihn die Kälteanpassung in die Höhe. Die biologische Bedeutung des Anpassungsvorganges erweist sich auch im Winterschlaf: Die Möglichkeit zur Wärmeentwicklung

Große Hufeisennase (oben) und Mausohr (unten)

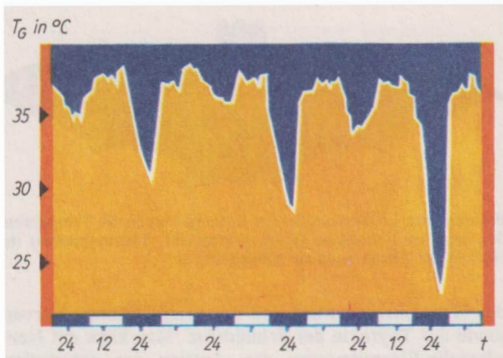


muß so groß sein, daß sich ein lethargisches Tier auch bei großer Kälte im Lauf von wenigen Stunden wiederzuwärmen vermag.

Und nun wollen wir versuchen, den *Beweis* für die Bedeutung der Kälteanpassung anzutreten. Ein besonders gutes Beispiel sind dafür die Fledermäuse. Die australische Glattnase *Myotis adversus* verfällt in Tagesschlaflethargie, aber nicht in Winterschlaf. Bei einem Versuch begann man eine solche Fledermaus langsam an Kälte zu gewöhnen, und tatsächlich ging nach zehn Tagen die Tagesschlaflethargie plötzlich in einen Winterschlaf über. Das allnächtliche Erwachen blieb aus. Mit der australischen Bulldoggfledermaus *Tadarida loriae* gelangen ähnliche Versuche, wobei die Körpertemperatur wie bei der vorigen auf 9 bis 10°C sank.

Wenn man Fledermäuse der nördlichen Hemisphäre (die Mausohr-, Spätfliende und Kleine Braune Fledermaus) im Winter an Zimmertemperatur gewöhnt, sind sie nicht fähig, bei niedriger Umgebungstemperatur aus dem Winterschlaf zu erwachen. Prüft man die Tiere im Sommer, läßt sich zunächst das gleiche feststellen: Die Wiedererwärmung gelingt nicht bei tiefer Umgebungstemperatur. Jedoch genügt eine Kälteanpassung von drei Wochen, um die Wärmebildung (Thermogenese) so zu entwickeln, daß auch in der warmen Jahreszeit eine gefahrlose Abkühlung und Wiedererwärmung möglich werden. Es ist also bei Fledermäusen offensichtlich so, daß die Fähigkeit zur Tagesschlaflethargie stets vorhanden ist, während für den Winterschlaf die Kälteanpassung eine Voraussetzung ist. Es wird berichtet, daß sich der nordamerikanische Poorwill ähnlich verhält: Der Vogel kühlt sich um so stärker in der Erstarrung ab, je besser er an die Kälte angepaßt ist.

Es würde gut in das allgemeine Bild vom Torpor hineinpassen, wenn sich die anderen Winterschläfer auch so verhielten wie die Fledermäuse. Jedoch ist dies zweifelhaft. Zwar benötigen Goldhamster und Hamster einige Tage, ehe Winterschlaf eintritt, und der Goldmantelziesel braucht auch einen Tag Anpassung, jedoch Igel, Waldmurmeltier, Gartenschläfer, Streifenziesel und Arktischer Ziesel können sofort in tiefe Lethargie verfallen. Auch die Borstige Taschenmaus bedarf für die Tagesschlaf-



Ehe der Kalifornische Ziesel endgültig in den Winterschlaf eintritt, senkt er periodisch die Körpertemperatur immer mehr, bis die Nachschlaflethargie in einen Dauertorpor übergeht (T_G – Gehirntemperatur, t – Tageszeit).

lethargie, bei der als Minimum $8,1^{\circ}\text{C}$ erreicht werden können, keiner speziellen Anpassung. Das gleiche gilt für die Erstarrung der Zwergtaschenmaus und des Dickschwanzschlafbeutlers.

Als Kälteanpassung hat man auch das stufenweise Heruntergehen der Körpertemperatur beim Siebenschläfer oder beim Kalifornischen Ziesel gedeutet: Von Tag zu Tag oder alle zwei Tage sinkt die Körpertemperatur im circadianen Torpor immer tiefer, bis der Winterschlaf eingetreten ist.

Es wäre nun noch nach den *Ursachen* der Kälteanpassung zu suchen, die es einer Fledermaus erst ermöglicht, aus tiefer Lethargie wieder zu erwachen. Die Wärmebildung geschieht grundsätzlich auf zweierlei Art: durch das *Kältezittern* der Muskulatur, deren Stoffwechsel bei dieser Arbeit enorm ansteigt, und durch die sogenannte *zitterfreie Wärmeproduktion*. Bei der Kälteanpassung ist es gerade diese zweite Art, die den Anstieg des Grundumsatzes und der chemischen Thermoregulation ausmacht. Dabei spielen zwei Hormone eine Rolle: das Noradrenalin



Während des Erwachens aus der Lethargie steigt die Temperatur des braunen Fettorgans (rotes Wärmebild, Thermogramm) im Nacken der Fledermaus am schnellsten an.

des Nebennierenmarkes und der sympathischen Nerven sowie das Thyroxin der Schilddrüse. Man kann mit Noradrenalin-Einspritzungen den Anstieg der zitterfreien Wärmebildung sogar austesten: Je besser die Kälteanpassung ist, desto mehr steigt der Sauerstoffverbrauch an. Was dabei an biochemischen Vorgängen passiert, ist noch nicht ganz klar; wahrscheinlich spielt aber die hormonale *Entkoppelung* der *Atmungskette* eine Rolle. Bei der Atmungskette handelt es sich um eine Reihe von Zellenzymen¹, die auf eine sehr ökonomische Art das »Benzin« für alle Lebensvorgänge herstellt: das Adenosintriphosphat (ATP). Die Produktion ist um so verlustfreier, je besser die Koppelung zwischen der Atmungskette und der ATP-Bildung ist. Entkoppelung bedeutet also mehr Wärme, aber auch höheren Sauerstoffverbrauch, wenn die gleiche ATP-Menge wie vorher produziert werden soll.

Wo die vermehrte Wärme bei Kälteanpassung herkommt, kann man abschätzen, indem man den Sauerstoffverbrauch und die Temperaturänderung einzelner Organe mißt. Daher ist ziemlich klar, daß die zitterfreie Wärme aus der Muskulatur, dem Herzen und dem *braunen Fett* stammt, vielleicht auch noch aus anderen Organen. Durch eine Noradrenalingabe kann beim Goldhamster der Sauerstoffverbrauch »zitterfrei« auf das 1,5fache gesteigert

¹ Enzyme oder Fermente wirken als Biokatalysatoren. Es sind Eiweißkörper, die in allen Zellen, im Blut und in den Verdauungssäften des Darms bei der Spaltung und der Bildung der verschiedensten Substanzen benötigt werden. Die Chemie des Lebens ist ohne Enzyme nicht denkbar.

werden, nach Kälteanpassung jedoch auf das 3fache. Bei Arten, die noch kleiner sind, beträgt die Steigerung das 5fache (bei 40 g) oder gar das 10fache (bei 10 g Gewicht). Bei Tieren, die 1 kg oder mehr wiegen, ist die Noradrenalinwirkung sehr gering.

Mit Ausnahme des Schnabeligels und der Vögel tragen Winterschläfer zwischen den Schulterblättern, am Halse und entlang der Wirbelsäule kleine »Öfchen« in Gestalt *brauner Fettlappen*. Wichtig ist nun, daß das Organ von sympathischen Nervenfasern versorgt wird, die bei Erregung an ihren Enden als sogenannten Überträgerstoff Noradrenalin abgeben. Das braune Fett ist zu Beginn des Winterschlafs am stärksten entwickelt. Während des Winters wird es langsam verbraucht. Es entwickelt sich im nächsten Sommer und Herbst erneut, wobei das Wachstum und die Fähigkeit zur Fettbildung (Lipogenese) durch Kälteanpassung und den herbstlichen Kurztag besonders angeregt werden. Dadurch entsteht also vor Eintritt des Winterschlafs eine große Energiereserve, die sowohl im Wachzustand als auch während des Erwachens eingesetzt wird. Nichtwinterschlafende Säugetiere und der Mensch sind nur in den ersten Wochen nach der Geburt im Besitz braunen Fettes. In dem Maße, wie sich die Fähigkeit zum Kältezittern entwickelt, bildet es sich zurück. Bei drei bis sechs Wochen alten Lebewesen verliert es seine thermoregulatorische Bedeutung so gut wie vollständig. Erneut zeigt sich, daß Winterschläfer den anderen Säugetieren überlegen sind, hier durch Fortentwicklung eines – wahrscheinlich echten – Primitivmerkmals.

Modell »Suppentopf«

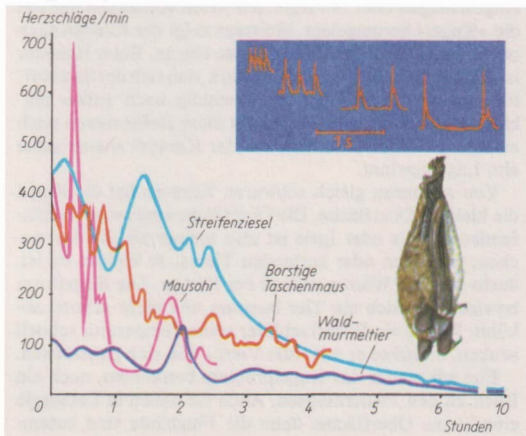
Ein geschickter Experimentator ist in der Lage, einem Tier an verschiedenen Körperstellen winzige Thermo-
elemente (elektrische Thermometer) und Metallstifte zur
Ableitung des Elektrokardiogramms (EKG) einzupflanzen
und sie einheilen zu lassen. Wenn etwas Glück hinzu-
kommt, fällt das Tier in Lethargie, und man kann Körper-
temperatur und Herzschlag ganz genau fortlaufend regi-
strieren. Dabei zeigt sich, daß Körpertemperatur, Sauer-
stoffverbrauch und Herzfrequenz bei manchen Tieren
glatt und in einem Zuge heruntergehen, bei anderen aber
in Wellenform und unregelmäßig. Es ist so, als ob der
Regler es sich ab und zu »überlegt«, ob die Körpertempe-
ratur nicht schon tief genug sei. Bei Zieseln wird dabei das
Sinken der Temperatur durch Phasen von Kältezittern
unterbrochen, wobei die Kerntemperatur vorübergehend
wieder ansteigt. Ähnlich dramatisch spielt sich der Ein-
tritt in die Tagesschlaflethargie bei der Borstigen Taschen-
maus ab.

Die Blutgefäße der Haut sind bei beginnendem Winter-
schlaf erweitert. Erst bei stärkerer Abkühlung werden sie
etwas verengt. Dadurch wird in der ersten Phase die
Abkühlung beschleunigt. Der unregelmäßige Schlag des
Herzens zeugt davon, daß es unter dem wechselnden
Einfluß seiner Nerven steht: des Sympathikus, der es
antreibt, und des Vagus, der es verlangsamt. Allerdings
befindet es sich vorwiegend unter Vaguswirkung, wird
also aktiv gehemmt. Wenn man den Vagus mit Atropin –
einem Gift der Tollkirsche – ausschaltet, ergibt sich sofort
eine Herzbeschleunigung, nicht nur im Wachzustand,
sondern auch während sinkender Körpertemperatur. Dazu

muß man allerdings dem Tier (Ziesel) vorher einen Dauerkatheter in Miniaturausführung in die Hauptschlagader (Aorta) eingepflanzt haben. Erst unterhalb 10 bis 12°C Körpertemperatur geht die Vaguswirkung aus unbekannten Gründen verloren, so daß das Herz im tiefen Winterschlaf nur noch vom Sympathikus beeinflusst werden kann.

Wovon hängt nun die *Geschwindigkeit der Abkühlung* eines lethargischen Tieres ab? Zunächst muß man annehmen, daß es sich in vielen Fällen langsamer abkühlen wird als ein gleichgroßes totes Tier oder ein lebloser Gegenstand, da ja – wie wir vorhin gesehen haben – der Temperaturabfall kontrolliert wird. Wenn man bei einer Fledermaus die Basis des Zwischenhirns – den Hypothalamus – verletzt, also den Regler ausschaltet, stürzt die Körpertemperatur völlig unkontrolliert und rapide auf das erreichbare Minimum. Auch bei einer kontrollierten Senkung der Körpertemperatur hängt die Geschwindigkeit von der

Nach Eintritt des Winterschlafs vermindert sich die Herzfrequenz äußerst unregelmäßig. Rechts EKG vom Mausohr, mit sinkender Körpertemperatur



Umgebungstemperatur ab: Je kälter es ist, desto schneller kühlt sich das Tier ab. Genaugenommen, kommt es auf den Unterschied zwischen Haut- und Außentemperatur an. Je größer er ist, um so mehr Wärme wird durch Strahlung und Leitung abgegeben. Daher kühlt sich auch ein Winterschläfer zuerst schnell und dann immer langsamer ab; denn der Unterschied zur Umgebung schrumpft mit sinkender Körpertemperatur.

Des weiteren hängt die Abkühlungsgeschwindigkeit von der *Körperbedeckung* ab, also von der Dicke des Pelzes und der darunter befindlichen Speckschicht, zwei sehr schlechten Wärmeleitern. Es liegt auf der Hand, daß das zottige, langhaarige Fell des Bären und die Fettschicht von 4 cm Dicke das Tier besser isolieren, als es der Pelz des Goldhamsters oder das Stachelkleid des Igels vermögen. Auch die *Polsterung des Nestes* spielt eine ähnliche Rolle wie das Haar- oder Federkleid.

Wenn man alle genannten Wirkungen berücksichtigt hat, fehlen noch zwei entscheidende Faktoren: die Masse und die Körperoberfläche des Tieres. Im Winterschlaf ist das Tier kugelig zusammengerollt. Dabei liegt die Nase auf dem Bauch, die Ohren sind angelegt, der Schwanz ist eingeschlagen oder bei manchen Arten von außen eng um die »Kugel« herumgelegt. Meistens zeigt der Rücken nach oben, die Beine liegen dem Körper eng an. Beim Hamster ist die Zusammenkrümmung so stark, daß sich der Schwertfortsatz des Brustbeines rechtwinklig nach außen umbiegt. Nach dem Erwachen bleibt diese Deformation noch eine ganze Weile bestehen, ehe der Knorpel wieder seine alte Lage gewinnt.

Von mehreren gleich schweren Körpern hat die Kugel die kleinste Oberfläche. Die Oberfläche eines winterschlafenden Ziesels oder Igels ist also kleiner als die des wachen, sitzenden oder laufenden Tieres. Je kleiner sie ist, desto weniger Wärme verliert der Körper. Die Kugelform bewirkt, daß sich ein Tier langsam und nicht schnell abkühlt. Wollte ein Winterschläfer seine Temperatur schnell senken, brauchte er nur »alle Viere« von sich zu strecken.

Ehe wir weiter das Kugelproblem betrachten, noch ein Blick zu den Fledermäusen. Auch sie haben in Lethargie eine kleine Oberfläche, denn die Flughäute sind zusam-

Tabelle 1. Eigenschaften von Kugeln (Modellen)¹

Masse	Netto- inhalt	Wärme- kapazität	Durch- messer	Ober- fläche	Oberfläche Masse
Gramm	Liter	Kilo- kalorien	Zenti- meter	Quadrat- zentimeter	cm ² /g
10	0,01	0,30	2,67	22	2,20
25	0,03	0,75	3,62	41	1,64
100	0,10	3,00	5,75	104	1,04
400	0,40	12,00	9,13	262	0,65
6000	6,00	180,00	22,50	1590	0,27
150000	150,00	4500,00	65,80	13600	0,09

¹ Es handelt sich um Kugeln, deren mittlere Temperatur 36°C, deren mittleres spezifisches Gewicht 1 g/cm³ und deren spezifische Wärme 0,83 cal/g°C beträgt.

Die beim Tier vorhandene Volumen- und Oberflächenvergrößerung durch das Fell und die lockere Körperhaltung sind im Modell nicht berücksichtigt. Die Oberflächen (O) errechnen sich aus den Durchmessern (d) nach der Formel $O = \pi d^2$ oder nach der Formel von Richel $O = 4,84 \cdot \text{Gewicht}^{2/3}$.

mengefaltet, oder sie umgeben wie ein Mantel den kleinen Körper; das ganze an den Hinterbeinen hängende Gebilde sieht beinahe wie ein gutgestopftes Kissen aus. Vögel sitzen geduckt im Versteck, und der Schnabel des Kolibris ragt dabei wie ein Dorn steil in die Höhe.

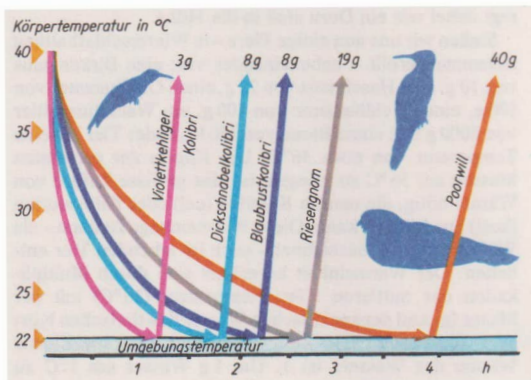
Stellen wir uns nun einige Tiere – in Winterschlafhaltung zusammengerollt – nebeneinander vor: eine Birkenmaus von 10 g, eine Haselmaus von 25 g, einen Goldhamster von 100 g, einen Feldhamster von 400 g, ein Waldmurmeltier von 6000 g und einen Bären von 150 kg. Jedes Tier hat eine Temperatur von etwa 36°C. Um *Kugeln* der genannten Massen auf 36°C zu bringen, ist eine gewisse Zufuhr von Wärme nötig, die man in Kalorien (cal) oder Kilokalorien (kcal) ausdrücken kann. Diese Wärmemenge ist dann – als Wärmekapazität bezeichnet – auch im lebenden Tier enthalten. Der Wärmeinhalt berechnet sich durch Multiplikation der mittleren Körpertemperatur (36°C) mit der Masse (g) und der spezifischen Wärme des tierischen Körpers (0,83 cal/g · °C). Zum Vergleich: Die spezifische Wärme des Wassers ist 1. Um 1 g Wasser um 1°C zu

erwärmen, benötigt man 1 cal Wärmezufuhr. Wie man aus einer solchen Rechnung ersehen kann, ist der Wärmeinhalt natürlich um so größer, je schwerer das Tier ist.

Stellen wir uns weiter mehrere große und kleine bauchige Töpfe oder Terrinen mit warmer Suppe vor. Nach einiger Zeit bemerken wir, daß die Suppe in den kleinen Gefäßen schon kalt oder nur noch lauwarm ist, während die großen Gefäße fast unverändert warm geblieben sind. Man kann sich den einen Grund leicht denken: Je größer die in der Suppe enthaltene Wärmemenge ist, desto länger dauert ihre Abgabe an die Umgebung. Der zweite Grund besteht darin, daß bei kleinen Suppentöpfen das Verhältnis zwischen Oberfläche und Inhalt (bzw. Masse) groß ist. Bei größeren Töpfen nimmt es dagegen ab. Auch kleine Winterschläfer besitzen eine relativ große Oberfläche, über die sie ihren geringen Wärmeinhalt nach außen »entleeren«.

Bei einer Zwergtaschenmaus von 8 g dauert die Abkühlung im Winterschlaf auf 6°C etwa 4 Stunden, bei einem Goldhamster 8 Stunden, bei einem Igel und Ziesel 10 bis

Je kleiner der Vogel ist, desto schneller kühlt er sich in der Lethargie ab und umso rascher verläuft die Wiedererwärmung.
(h – Stunden)



11 Stunden. Diese Beziehung zwischen Körpergröße und *Abkühlungsgeschwindigkeit* ist beim Torpor der Vögel noch ausgeprägter als bei den Säugetieren, wahrscheinlich weil das Gefieder nicht ganz so krasse Unterschiede in der Wärmeisolierung zeigt wie das Fell.

Wenn ein Goldhamster 8 Stunden zur Senkung seiner Körpertemperatur auf 5 bis 6°C benötigt, wieviel Tage oder Wochen brauchte wohl ein Bär dazu? Diese Frage zeigt – man vergleiche noch einmal die verschiedenen »Suppentöpfe« mit ihren unterschiedlichen Wärmekapazitäten und Oberflächen/Massen-Verhältnissen –, daß es für ein großes Tier sehr problematisch ist, seine Körpertemperatur so weit zu senken. Die größten Tiere, bei denen das sich »lohnt« und die das auch tun, sind die nordamerikanischen Waldmurmeltiere, deren Körpergewicht nach der Herbstmast 10 kg erreichen kann.

Ähnliche Probleme finden wir bei der Tages- und Nachtschlaflathargie: Was hätte diese Form des circadianen Torpor für ein größeres Tier für einen Sinn, wenn die Abkühlung länger als einen halben oder gar einen ganzen Tag dauern würde? Nun erklärt sich auch die Verteilung der verschiedenen Lethargien bei den Warmblütern: Die Miniaturformen (Birkenmaus) können sich einen täglichen Torpor von wenigen Stunden Dauer erlauben, daneben aber auch Dauerlethargie. Die mittleren Größen (Hamster) zeigen fast ausschließlich den Winterschlaf mit einer sehr starken Abkühlung. Bei großen und sehr großen Arten (Bär) ist dagegen nur eine Winterruhe sinnvoll. Es ist einleuchtend, daß bei einer täglichen, kurzen Lethargie auch der *Abkühlungsgrad* eine Rolle spielt: Wenn die Körpertemperatur nur auf 20°C heruntergeht, ist ein tägliches Erwachen für einen fetten Ziesel kein Problem.

An der Grenze des Erfrierens

Die tiefste Körpertemperatur liegt im Winterschlaf – je nach Art – zwischen 5°C und 0,2°C. Genaue Angaben sind eigentlich nicht möglich, denn das Minimum schwankt auch bei der gleichen Art erheblich, und es ist selbst beim gleichen Individuum variabel. Daraus ergibt sich die Schlußfolgerung, daß der »Temperaturregler« recht verschieden eingestellt werden kann. Allerdings liegt der Sollwert im Torpor nie tiefer, als es die Lebensfunktionen erlauben.

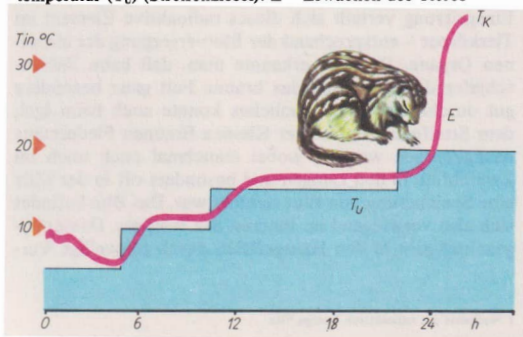
Man hat bei einigen der zahlreichen Zieselarten das isolierte Herz untersucht. Mit künstlicher Durchspülung kann man ein solches Organ viele Stunden am Leben erhalten. Es zeigte sich, daß die Temperatur für den Kältestillstand immer 2 bis 5°C unterhalb der Minimaltemperatur im Winterschlaf lag. Der Regler schaltet also nie zu tief. Die niedrigsten Körpertemperaturen, die in Lethargie bei einer Art gefunden worden sind, entsprechen jeweils der äußersten Reglerstellung (s. Tab. 4). Ein besonders gutes Beispiel für Schwankungen des Sollwertes liefert ein Backenhörnchen, der Chipmunk. Bei einer Umgebungstemperatur von 5°C reguliert er einmal auf 6°C, ein anderes Mal auf 15°C und ein drittes Mal auf 20°C. Dadurch können sich zwischen Körper und Umgebung erhebliche Temperaturunterschiede ausbilden. Sie betragen in unserem Beispiel 1° bis 15°C. Beim Richardson-Ziesel driftet der Sollwert von Tag zu Tag und von Woche zu Woche immer tiefer, bis er in einigen Monaten sein Minimum erreicht hat. Beim Arktischen Ziesel sinkt der Sollwert dagegen nur vier Tage lang. Am ökonomischsten ist es, wenn die Körpertemperatur auf die Höhe der Umgebungs-

temperatur absinkt, denn dann braucht kein Temperaturunterschied aufrechterhalten zu werden. Im Winterschlaf ist dies auch meistens der Fall: Das Tier verhält sich wechselwarm und macht die Temperaturschwankungen der Umgebung mit. Wird es zu warm, wirkt das als Weckreiz, und der Schläfer erwacht. Wird es zu kalt, gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder das Tier erwacht, oder es fängt auf dem untersten Sollwert zu regulieren an. Beispielsweise hält der Felsenziegel seine Körpertemperatur sogar noch auf 8°C , wenn die Lufttemperatur auf -18°C absinkt. Zu solchen Leistungen sind allerdings nur wenige Arten befähigt, aber einige Grade unter Null überstehen die gut bepzelten Ziesel, Murmeltiere und Hamster durchaus, ohne zu erwachen.

Über die Regulationsfähigkeit der Vögel in Lethargie gibt es nur wenige Hinweise. So soll der Granatkolibri seine Körpertemperatur auf 18 bis 20°C und der Poorwill auf 5 bis 6°C stabilisieren können.

Bei den Fledermäusen hängt die Regulationsfähigkeit im Winterschlaf von der Art und wahrscheinlich von der Kälteanpassung ab. Vielfach wurde beobachtet, daß die Tiere bei -5°C Lufttemperatur weiterschließen und regulierten. Manchmal erwachten sie auch, und sie wechselten

Im Winterschlaf ist das Tier wechselwarm: Die Körpertemperatur (T_K) folgt mit Verzögerung den Schwankungen der Umgebungstemperatur (T_U) (Streifenziegel). E – Erwachen des Tieres



an einen wärmeren Schlafplatz über, und manchmal erfroren sie.

Dem *Erfrieren* geht häufig eine Unterkühlung, eine Unterschreitung des Gefrierpunktes voraus. Säugetierblutplasma erstarrt normalerweise bei $-0,56^{\circ}\text{C}$, Gewebe noch etwas darunter. Jedenfalls wurden manchmal Fledermäuse mit einer Körpertemperatur um -5°C gefunden, die noch lebten. Sie waren allerdings nicht mehr imstande, zu erwachen und sich selbständig zu erwärmen. Brachte man die Tiere ins Warme, wurden sie wieder munter und mobil. Reizte man sie dagegen mit Stichen, erstarrten sie plötzlich zu Eisklumpen. Dabei stieg die Temperatur durch das Freiwerden sogenannter latenter Schmelzwärme fast auf 0°C an. Wahrscheinlich sind solche Unterkühlungen auch bei anderen Winterschläfern möglich, denn beim Arktischen Ziesel wurden sie gleichfalls beobachtet.

Zur *Regelung der Körpertemperatur* auf Winterschlafniveau stehen den Tieren die gleichen Möglichkeiten zur Verfügung wie im Wachzustand. Das *Fell* kann gestäubt werden, wodurch sich der Wärmeabfluß vermindert (vgl. S. 14, 56 u. 64). Sobald die Körpertemperatur etwa 20°C zu unterschreiten beginnt, nimmt in der Haut die Weite der Blutgefäße ab, und die *Durchblutung* wird etwas gedrosselt. Auch bei Fledermäusen steigt dadurch die thermische Isolierung des Körperkerns. Es ist gelungen, mit der sogenannten Rubidium-86-Methode¹ die Blutverteilung im Winterschlaf recht genau zu untersuchen. Nach einer Einspritzung verteilt sich dieses radioaktive Element im Tierkörper – entsprechend der Blutversorgung der einzelnen Organe. Dadurch erkannte man, daß beim Siebenschläfer das Herz und das braune Fett ganz besonders gut durchblutet sind. Ähnliches konnte auch beim Igel, dem Streifenziesel und der Kleinen Braunen Fledermaus nachgewiesen werden, wobei manchmal auch noch im Zwerchfell, in den Lungen und besonders oft in der Milz eine Speicherung von Blut sichtbar war. Das Blut befindet sich also vorwiegend im Inneren des Körpers. Dessen ungeachtet geht in den Hautgefäßen durch zeitweilige Ver-

¹ Nachweis des radioaktiven Isotops ^{86}Rb

engung und Erweiterung die genaue Regelung des Wärmeabstroms weiter.

Mindestens genauso wichtig ist die *chemische Thermoregulation* auf Winterschlafniveau (vgl. S. 14 u. 54). Man erkennt sie daran, daß der Sauerstoffverbrauch plötzlich ansteigt. So beträgt beim Europäischen Ziesel der Sauerstoffverbrauch im Winterschlaf bei 10°C Umgebungstemperatur 19,6 ml/kg · h (Milliliter je Kilogramm Körpergewicht und Stunde), bei 5°C 19,7 ml/kg · h und bei 2°C 38,9 ml/kg · h. Der Stoffwechsel wird also bei 2°C verdoppelt, um eine Körpertemperatur von etwa 5°C aufrechtzuerhalten. Es liegt auf der Hand, daß gleichzeitig die Atmung zunehmen muß: Das Tier atmet nun tiefer und etwas schneller als vorher. Die Quellen der vermehrten Wärme sind teilweise »zitterfrei«. Zunächst beginnt das *Herz* – angetrieben vom Sympathikus – schneller zu schlagen und mehr Kalorien zu produzieren. Es verhält sich also genauso wie bei einem wachen Tier, das man der Kälte aussetzt, nur steigt die Schlagfrequenz verständlicherweise nicht so hoch an. Besonders eindrucksvoll ist das beim Murmeltier bewiesen worden, weil man bei einem Tier dieser Größe einen kleinen Sender in den Bauchraum einpflanzen kann, der später, wenn die Wunde verheilt ist, die Meßdaten für Körpertemperatur und Herztätigkeit aus dem Winterbau ins Laboratorium funkt.

Bei vielen Winterschläfern nimmt auch der Stoffwechsel der *Muskulatur* zu: Die Muskelspannung steigt, manchmal setzt ein schwaches Kältezittern ein. Der amerikanische Ziegenmelker (Poorwill) z.B. fängt bei zu großer Kälte im Torpor zu zittern an.

Temperaturwächter auf der Haut

Wie schon erwähnt (vgl. S. 15), sitzen die Wächter für die Körpertemperatur einesteils als »Vorwarner« in der Haut und andererseits im Innern des Körpers, und zwar zur Kontrolle der sogenannten Kerntemperatur. Wenn einem bei Frost die Hände kalt werden, verliert man bald das Gefühl. Man kann nicht mehr richtig zugreifen, man merkt schließlich gar nicht mehr, wie kalt es ist, und plötzlich sind die Finger steif, weiß und erfroren. So weit kommt es allerdings nur, wenn die Lufttemperatur unter -7°C oder -10°C sinkt, und auch dann noch selten. Wichtig für unsere Betrachtungen ist dabei nur, daß der Kältesinn der menschlichen Haut in tieferen Bereichen nicht mehr funktioniert. Die reine Kälteempfindung verliert sich sogar schon bei 10°C , und darunter tritt dann Kälteschmerz auf – eine Warnung vor möglichen Gewebeschäden.

Aus den Regelungsvorgängen im tiefen Winterschlaf muß man schließen, daß die Temperaturwächter noch knapp über 0°C funktionieren, daß ihre Eigenschaften denen der menschlichen Rezeptoren also überlegen sind. Um das zu beweisen, muß man die Sinnesfasern schon selber fragen – mit Hilfe der Aktionsstromtechnik.

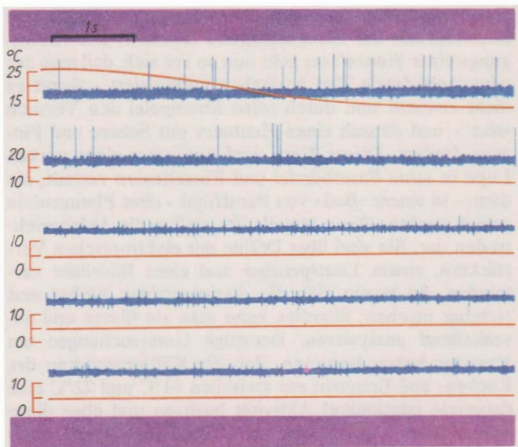
Jeder Sinnesreiz, der eine erregbare Zelle (Rezeptor) oder einen Zellfortsatz – eine sensible Nervenfasern – trifft, löst bei passender Reizart eine *Erregung* aus. Ihre Größe hängt von der Stärke des Wärme- oder Kältereizes ab, und die Reizstärke findet sich daher wieder in der Nervenfasern als frequenzmodulierter *Aktionsstrom*. Dieser physiologische Fachausdruck besagt lediglich, daß die Nerven-erregung in Gestalt von kleinen elektrischen Spannungsschwankungen (Impulsen) – den Aktionsströmen – zum

Ausdruck kommt und daß deren Frequenz (Impulse je Sekunde) mit der Erregungsgröße zunimmt. Die »Befragung« einer Sinnesfaser geht nun so vor sich, daß man das winterschlafende Tier zusätzlich narkotisiert – damit es nicht erwacht und durch seine Strampelei den Versuch stört – und danach einen Hautnerv mit Schere und Pinzette freilegt. Dieser Nerv wird nun unter einer starken Lupe in seine Faserbündel und Einzelfasern zerteilt, die dann – in einem »Bad« von Paraffinöl – über Platinnadeln gelegt werden. Diese Metallstifte stellen die Ableiteelektroden dar. Sie sind über Drähte mit elektronischen Verstärkern, einem Lautsprecher und einer Bildröhre verbunden. So lassen sich die Aktionsströme hörbar und sichtbar machen; überdies kann man sie filmen und anschließend analysieren. Derartige Untersuchungen am Hamster haben bewiesen, daß die Kälterezeptoren der Rücken- und Beinhaut nur zwischen 44°C und 22°C eine dauernde (stationäre) Aktivität besitzen und eben diese Temperaturen anzuzeigen vermögen, jedoch mit einer ziemlich schlechten Empfindlichkeit. Unterhalb 22°C zeigen sie nur plötzliche Temperaturänderungen (Kältesprünge) an.

Vielleicht sind diese Eigenschaften für den Winterschlaf wichtig, denn sie erlauben es (wahrscheinlich), daß

Der Hamster und sein Erdbau





Die Aktionsströme der Kälterezeptoren in der Hamsterhaut treten auch noch bei tiefen Temperaturen auf und beweisen das Funktionieren des Kältesinnes im Winterschlaf.

bei sehr langsamem Absinken der Hauttemperatur die Rezeptoren nicht Alarm schlagen. Bei plötzlichen Kältereizen antworten sie allerdings noch bei 4°C. Wenn es noch kälter wird, reagieren sie erneut – zusammen mit verschiedenen anderen Hautrezeptoren, wenn bei –6 bis –13°C sich Eiskristalle bilden und die Haut hartfriert. Daß es zu diesem unphysiologischen »Weckreiz« normalerweise nicht kommt, dafür sorgen Kältefasern in anderen Körperteilen – etwa im Gesicht des Tieres, weil sie ständig tätig sind, zwischen 35°C und –5°C.

Die Frage ist nur, welche Temperatur diese Rezeptoren eigentlich messen. Denn im Winterschlaf befindet sich die Nasenpartie am Bauch, zwischen den beiden angelegten Vorderpfötchen. Die Rezeptoren kommen also mit der Außenluft gar nicht in Kontakt. Vielleicht zeigen sie die Kerntemperatur des Bauches an oder die Nesttemperatur?

Es gibt noch eine Reihe von Beobachtungen, die zu den

eben geschilderten Eigenschaften des Kältesinnes gut passen und eine brauchbare Ergänzung bilden. Wenn man nämlich auf den Rücken eines winterschlafenden Hamsters einen starken Kältereiz gibt, den man mit einem Tropfen Chloräthyl leicht erzeugen kann, erwacht das Tier manchmal. Zuweilen antwortet es jedoch nur mit einer Beschleunigung der Atmung, danach schläft es ruhig weiter. Kältereize, die sich »einschleichen« oder die schwächer sind, bleiben dagegen wirkungslos. Beispielsweise beantworten winterschlafende Goldmantel- und Streifenziesel eine Kühlung der Rumpfhaut auf -1°C überhaupt nicht. Dagegen gibt es sofort Herz- und Atmungsreflexe, wenn man den Kopf abkühlt. Die Grenze liegt bei diesen Tieren zwischen $1,1^{\circ}\text{C}$ und $2,4^{\circ}\text{C}$ Hirntemperatur, bei Siebenschläfer und Goldhamster zwischen $3,8^{\circ}\text{C}$ und $5,6^{\circ}\text{C}$. Das zeigt jedenfalls auch, daß die Kälterezeptoren des Kopfes besser arbeiten als die des Rumpfes. Leider sagt es nichts darüber aus, ob sie außen am Kopf oder im Gehirn liegen.

Einigen Forschern gelang es, die kälteempfindlichen Nervenzellen oder *Rezeptoren des Gehirns* im Winterschlaf direkt zu reizen. Zu diesem Zweck pflanzten sie Murmeltieren und Zieseln vor Eintritt der Lethargie sehr feine Röhrchen in das Gehirn ein. Auf diese Weise konnten – je nach Belieben – warmes oder kaltes Wasser hindurchgeleitet und die Zellen des vorderen Hypothalamus thermisch erregt werden. Natürlich waren die Sonden so konstruiert, daß das Wasser einen Rückfluß hatte und auch nicht direkt mit der Nervensubstanz in Berührung kam. Diese Methode imitierte die thermische Reizung, die normalerweise über erwärmtes oder abgekühltes Blut erfolgt. Das wache Tier zeigte nun bei Kühlung die gleichen Reaktionen wie jedes andere Säugetier: Anstieg des Sauerstoffverbrauchs, Sträuben des Fells, Verengung der Blutgefäße in der Haut, also Vorgänge der Wärmekonservierung und verstärkter Wärmebildung (Thermogenese). Wärmung bewirkte eine Erweiterung der Adern, Senkung des Sauerstoffverbrauchs und sogar Hecheln, setzte also Mechanismen verminderter Wärmebildung und erhöhter Wärmeabgabe in Gang. Im ersten Fall stieg die Kerntemperatur an, da ja eine Unterkühlung simuliert worden war,

und im zweiten Fall sank die Kerntemperatur um einige Grade. Allerdings gelang es dadurch nicht, den »Sollwert« zu verstellen oder gar eine Lethargie zu erzeugen. Die Änderung des Sollwertes ist ja auch – wie schon früher besprochen – ein Vorgang, der sehr eng mit instinktiven Verhaltensweisen zusammenhängt. Immerhin wäre vorstellbar gewesen, daß man durch Wärme dem Regler so lange eine Überhitzung (Hyperthermie) vorgaukelt, bis er sich zu einer extrem starken Senkung der Körpertemperatur entschließt. Das war jedoch nie der Fall.

Anders sieht die Sache aus, wenn man die Thermozeptoren des Gehirns im Winterschlaf selbst reizt, also wenn der Regler schon umgestellt ist. Durch Kühlung mit Wasser von 1°C und 3°C wurden die Tiere regelmäßig geweckt. Die Hirnrezeptoren arbeiten also tatsächlich noch in diesem extremen Bereich. Es zeigte sich allerdings weiter, daß die Wecktemperatur keine feststehende Größe ist, sondern von der Umgebungstemperatur abhängt: Je kälter es draußen war, um so höher lag die zentrale Wecktemperatur. Daraus läßt sich nur schlußfolgern, daß – genau wie im Wachzustand – für die Regelung sowohl die Meldungen der Hautrezeptoren als auch die Informationen von den zentralen Rezeptoren wichtig sind. Beide werden vom Regler »verrechnet« – und dann wird geantwortet.

Bei diesen Versuchen kam noch ein anderer wichtiger Befund heraus: Wenn man das Tier durch Hirnkühlung geweckt hatte, konnte man es durch anschließende Wärmung wieder in den Winterschlaf zurückversetzen. Der tiefgestellte Regler reagierte also sehr sinnvoll: Er beseitigte die unerwartete Störung der Temperaturerhöhung, indem er den Vorgang des Erwachens unterbrach und die Lethargie wieder eintreten ließ. Eigenartig ist diese Sache schon! Man muß nämlich annehmen, daß durch einen Weckreiz zwar das Erwachen eingeleitet, aber der Regler nicht sofort nach oben verstellt wird. Die weitere Forschung wird auch darüber Klarheit schaffen.

Die Großhirnrinde ist entbehrlich

Der Sitz der höchsten Hirnleistungen beim Menschen ist die *Großhirnrinde*, die sich wie ein vielfach gefalteter Mantel über die Hirnstammgebiete der Basalganglien im Vorderhirn und über das Zwischen- und Mittelhirn legt. Die Rinde ist sehr empfindlich. Schon bei einer Abkühlung unter 30°C verliert sie beim Menschen das »Bewußtsein«. Andere Hirnleistungen, die etwa vom Zwischenhirn ausgehen – wie die Thermoregulation –, sind dagegen weniger kälteempfindlich. Im ganzen gesehen ist es bei allen Warmblütern so, daß vom Rückenmark an über das Verlängerte Mark (*Medulla oblongata*), das Mittel- und Zwischenhirn, die Althirnrinde (*Palaeo- und Archicortex*) bis zur Neuhirnrinde (*Neocortex*) die Empfindlichkeit gegen Abkühlung zunimmt.

Für die Regulation im tiefen Winterschlaf ist es wichtig, daß der Temperaturregler nicht durch die Abkühlung blockiert ist. Im Sommerschlaf und in den circadianen Schlaflethargien besteht diese Gefahr dagegen kaum.

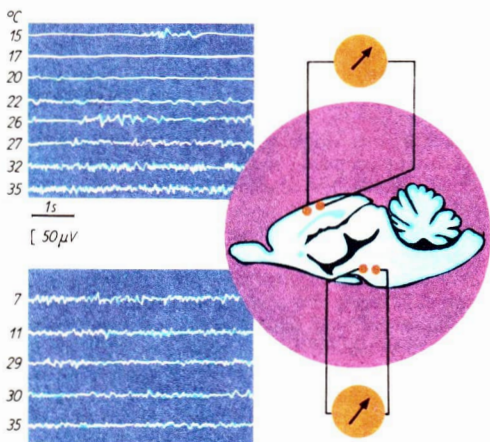
Es gibt eine ganze Reihe von Möglichkeiten, beim lethargischen Tier die *Hirnfunktionen* zu prüfen und gleichzeitig auch nach der Lage des thermoregulatorischen Zentrums zu fahnden. Es ist nämlich keineswegs selbstverständlich, daß eine Sollwertverstellung im gleichen Regler ablaufen muß. Es wäre auch möglich, das Zentrum zu wechseln – es etwa aus dem Zwischenhirn in das weiter hinten gelegene Mittelhirn zu verlegen.

Die einfachsten Bewegungen, die ein Wirbeltier ausführen kann, sind *Rückenmarksreflexe*: Beuge- und Streckreflexe der Beine, Wisch- und Kratzreflexe, Blasenentleerung und Kotabgabe. Im tiefen Winterschlaf sind solche

Rückenmarksfunktionen auch zu beobachten, und zwar als Folge eines Weckreizes: Der Igel rollt sich fester zusammen, der Hamster streckt die Beine und gibt manchmal ein paar Tropfen Harn ab, Schlafmäuse greifen bei Berührung mit ihren Fingern (Zehen) zu, und Fledermäuse reagieren mit einem »Klimmzug«.

Die Aufrechterhaltung der Funktionen des *Verlängerten Markes* beweisen zunächst die Atmung selbst und die Atmungsreflexe, da das zugehörige Nervenzentrum dort liegt. Bei Berührung reißen lethargische Tiere meist das Maul auf und holen tief Luft. Während der Ausatmung ertönt dann ein piepsender, zischender oder gar quäkender und langgezogener Laut. Erwachende Hamster schreien bei Berührung wie kleine Kinder. Natürlich sind auch solche Reflexe wie eine Herzbeschleunigung ohne Verlangertes Mark nicht denkbar.

Wie steht es nun mit dem *Mittelhirn*? Laufbewegungen, auch Greifen, Schreien, Pupillenverengung durch Lichteinfall, Lauschbewegungen der Ohren – all dies hängt mit dem Mittelhirn zusammen und tritt bei den verschiedenen Arten in etwas unterschiedlichen Temperaturbereichen, aber immer schon unterhalb 18°C Kopftemperatur auf. Das Mittelhirn funktioniert also im Winterschlaf. Das *Zwischenhirn* steuert den Wärme- und Wasserhaushalt, den hormonalen Bereich, es enthält auch wichtige Schaltstationen der Sinnessysteme. Zahlreiche dieser Funktionen sind im Winterschlaf sicherlich blockiert, aber eine endgültige Aussage hierüber ist trotzdem schwierig. Und die *Großhirnrinde*? Bei den meisten Arten ist sie ganz gewiß im tiefen Winterschlaf nicht funktionsfähig. Das schließt man einfach daraus, daß sie keine elektrischen Lebenszeichen von sich gibt. Lediglich bei der Birkenmaus und beim Kalifornischen Ziesel soll sie auch bei tiefsten Körpertemperaturen noch aktiv sein. Trotzdem hat man im Winterschlaf *Lernvorgänge* beobachtet, also Leistungen, die im allgemeinen mit der Rinde eng verknüpft sind. Dazu gehört etwa das Phänomen, daß man den Goldmantelziesel durch wiederholtes »Training« dazu bringen kann, daß er – bei 1°C Kopftemperatur – weder durch Berührung erwacht noch dadurch, daß man mit ihm »Fangball spielt«.



Während des Erwachens aus dem Winterschlaf beginnt die elektrische Daueraktivität der Großhirnrinde beim Hamster erst oberhalb 20°C Kopftemperatur, während der Hirnstamm im Grenzgebiet von Zwischen- und Mittelhirn auch bei sehr tiefen Temperaturen tätig ist.

Einen anderen Effekt hat man bei lethargischen Murmeltieren beobachtet. Wenn sich plötzlich die Luft abkühlte, antwortete das Tier mit einem Herzreflex: Die Schlagfrequenz stieg an. War die Kälte für das Tier noch ungefährlich, verlangsamte sich das Herz nach kurzer Zeit wieder. Wiederholte man diesen Versuch öfter, trat eine »Gewöhnung«, eine zentrale Anpassung, eine Hemmung ein, oder wie man diesen Lernvorgang sonst nennen will: Das Herz reagierte immer schwächer und schließlich gar nicht mehr.

Um diese Gedächtnisbildung bei inaktiver Großhirnrinde zu verstehen, muß man zunächst wissen, daß an jedem Lernvorgang das Mittelhirn beteiligt ist. Es trifft eine Auswahl zwischen wichtigen und unwichtigen Sinnesreizen, es schließt manche Sinneskanäle und öffnet dafür andere. Dazu muß es aber selbst eine gewisse Merkfähigkeit haben; sonst könnte es seine Sortier- und Entlastungs-

funktion für die Rinde nicht ausüben. Also ist es wieder das Mittelhirn, dem wir Kontrollfunktionen im Winterschlaf zuschreiben müssen. Wahrscheinlich ist die Formulierung gerechtfertigt, Tiere im Winterschlaf seien »Mittelhirntiere«.

Manchen Forschern gelang es, aus verschiedenen Hirnteilen im Erstarrungszustand die elektrischen Begleiterscheinungen der lebendigen Zelltätigkeit zu registrieren. Die Aufnahme der *elektrischen Hirntätigkeit* spielt in der Medizin bei der Ortung epileptischer Herde oder von Tumoren eine Rolle – oder auch nur bei der Kontrolle des Funktionszustandes des Gehirns. Das *Elektroenzephalogramm* (EEG) gibt also auch darüber Aufschluß, ob das Gehirn wach ist oder schläft und in welchem Schlafzustand es sich etwa befindet – also im Halbschlaf, im Tiefschlaf oder im Traumschlaf. Die winzigen elektrischen Spannungsschwankungen – mit Elektroden abgegriffen, elektronisch verstärkt und registriert – zeigen mit Sicherheit, daß im tiefen Winterschlaf das Mittelhirn aktiv ist, die Rinde dagegen bei fast allen Tieren untätig. Beim Einschlafen verschwindet die elektrische Daueraktivität der Rinde im allgemeinen zwischen 20°C und 15°C Kopftemperatur, und danach treten nur noch ab und zu einzelne langsame Wellenabläufe auf (»Spindeln«). Beim Wiedererwachen wird die Rinde im gleichen Temperaturbereich wieder lebendig.

Über das so wichtige Zwischenhirn ist man sich leider nicht ganz im klaren, doch ist es bei einigen Arten, wie Hamster und Goldhamster, nicht tätig. Manche Forscher sind der Ansicht, daß sich bei Eintritt des Winterschlafs im Gehirn eine allgemeine Hemmung ausbreitet und daß der Zwischenhirnregler für die Körpertemperatur in tiefer Lethargie nicht arbeitet.

Winterschlaf durch Blutübertragung

Jede Zelle ist ein Chemiewerk, in dem die verschiedensten und kompliziertesten Produkte hergestellt werden. Die Zellen der Leber haben andere Fähigkeiten als die des Gehirns, und unter den Hirnzellen gibt es wieder Spezialisten für die Herstellung bestimmter Überträgerstoffe wie des Noradrenalins, Acetylcholins, Serotonins, der sogenannten Hypophysenhinterlappenhormone, der Freisetzungsfaktoren für die Hypophysenvorderlappenhormone sowie sehr vieler anderer Stoffe. Erregung, Übertragung von Erregung, Hemmungsvorgänge – alles dies kann man mit physikalischen und chemischen Prozessen erklären. Warum nicht auch die Lethargie? Narkose löst man bekanntlich durch die Einwirkung chemischer Substanzen aus, obgleich man eigentlich nicht so recht weiß, was dabei alles passiert. Es ist also durchaus denkbar, daß irgendein Stoff im Blut oder in der Hirnflüssigkeit (Liquor) oder gar in den Hirnzellen selbst zu finden ist, der das Instinktgeschehen und den Temperaturregler so umschaltet, daß Lethargie entsteht.

Aus solchen Überlegungen heraus hat schon vor etlichen Jahrzehnten ein Forscher versucht, die *chemische Ursache* des Winterschlafes nachzuweisen. Er tötete winterschlafende Fledermäuse, Hamster und Igel und stellte aus deren Gehirnen nach bestimmten Methoden Extrakte her. Diese spritzte er Hunden und Katzen ein, und er erreichte dadurch eine Art Schlafzustand und eine kleine Senkung der Körpertemperatur. Es ist natürlich klar, daß man bei diesen Haustieren nicht das – erblich fixierte – Verhaltensmuster des Winterschlafs erwarten kann.

Ein anderer Wissenschaftler gewann Extrakte aus dem Gehirn eines afrikanischen Lungenfisches (*Protopterus aethiopicus*). Diese Tiere verfallen im Sommer, wenn ihr Gewässer austrocknet, in einen »Trockenschlaf«, eine Art Sommerschlaf, wodurch sie – im Schlamm eingebuddelt – die ungünstige Zeit überleben können. Der Zustand ähnelt rein äußerlich dem Torpor der Säugetiere, physiologisch ist er natürlich etwas anderes. Extrakte aus Gehirnen sommerschlafender Lungenfische erzeugten nach Einspritzung bei der weißen Laboratoriumsratte eine Senkung der Körpertemperatur und eine Art Lethargie. Damit kann man den Winterschlaf zwar nicht erklären, aber man sieht doch, daß im Gehirn narkotisch wirkende Substanzen enthalten sein können.

In diesem Zusammenhang sind nun andere Experimente interessant, bei denen man den Gehalt an sogenannten freien Aminosäuren im Gehirn winterschlafender Igel, Goldhamster und Ziesel untersuchte. Es ergab sich, daß in tiefer Lethargie die Aktivität eines Enzyms (Fermementes) – der Glutamin-Dekarboxylase – gesteigert und dadurch der Gehalt an Gamma-Aminobuttersäure abnorm hoch ist. Dieser Stoff und seine chemischen Abkömmlinge spielen wahrscheinlich als Hemmstoffe im Zentralnervensystem eine Rolle, speziell bei der Entstehung des Ruheschlafes.

Trotz der leicht durchschaubaren Ähnlichkeiten wollen wir nicht voreilig schlußfolgern, der Winterschlaf entsünde durch die Gamma-Aminobuttersäure oder die Gamma-Hydroxybuttersäure. Denn eine Senkung von Stoffwechsel und Körpertemperatur bei Hund, Katze, Kaninchen und anderen Säugern gelingt auch durch Einspritzung von Extrakten aus anderen Geweben winterschlafender Tiere.

Etwas erfolgversprechender waren Versuche mit *Blutübertragung* von winterschlafenden Streifenzießeln und Waldmurmeltieren auf wache Streifenzießel. Hier entstand echter Winterschlaf, auch wenn man Blutkonserven benutzte und die Übertragung im Sommer vornahm. Die gleiche Wirkung trat sogar bei der Einspritzung von Blutserum und von gewaschenen Blutkörperchen ein. Sie war aber nur vorhanden, wenn das Spenderblut von lethar-

gischen Tieren stammte, jedoch nicht, wenn man es wachen oder eben erwachten Tieren entnahm.

Wenn der »Schlafstoff« also im Wachzustand nicht vorhanden ist, auch nicht nach Kälteanpassung, wie soll er dann den Winterschlaf auslösen? Denn eigentlich müßte sich ein »Schlafstoff« anreichern, wenn man das Tier am Winterschlaf hindert; und er müßte verschwinden, wenn die Lethargie einige Zeit gedauert hat. Er ist jedoch – wenn es ihn tatsächlich gibt – nicht in einen Regelkreis mit negativer, sondern mit positiver Rückkoppelung eingespannt, nachdem Prinzip: Winterschlaf erzeugt neuen Winterschlaf. Das paßt ganz gut zu einigen anderen Beobachtungen: Der Abfall der Körpertemperatur wird beim Übergang von der Nachtschlaflethargie (Ziesel) oder von der Tagesschlaflethargie (Siebenschläfer) in den Winterschlaf von Tag zu Tag immer ausgeprägter, und die einzelnen lethargischen Schübe werden vom Herbst zum Hochwinter immer länger. Der Winterschlaf schaukelt sich selber auf.

Wenn schon die Chemie beim Winterschlaf im Spiel sein soll, warum dann nicht in Gestalt der allbekannten *Hormone*? Vielleicht ist es deren Wirkung, der wir soeben bei der Blutübertragung begegnet sind? Viele Tiere, warmblütige und wechselwarme, besitzen einen sehr deutlichen *Jahresrhythmus* der Hormondrüsen. Man merkt es daran, daß sie zu einer bestimmten Zeit anfangen Nester zu bauen, zu singen oder Brunstschreie auszustoßen, die Federn zu verlieren und neue zu bekommen, sich zu häuten oder zu verwandeln (vgl. S. 7). Daher war es auch seit jeher das Bestreben vieler Forscher, Zusammenhänge zwischen Hormonen und dem Winterschlaf aufzudecken, ja sogar die Lethargie mit hormonalen Veränderungen zu begründen. Das ist besonders deswegen naheliegend, weil manche dieser Wirkstoffe den Wärmehaushalt erheblich beeinflussen. Allerdings gibt es nur einen Stoff, der für eine Senkung von Stoffwechsel und Körpertemperatur in Frage kommt: das Insulin der Bauchspeicheldrüse. Alle anderen Hormone sind nur in der Lage, den Stoffwechsel und die Wärmeproduktion anzutreiben. Deshalb vermutete man, daß vielleicht ein Hormonmangel den Winterschlaf herbeiführen könnte.

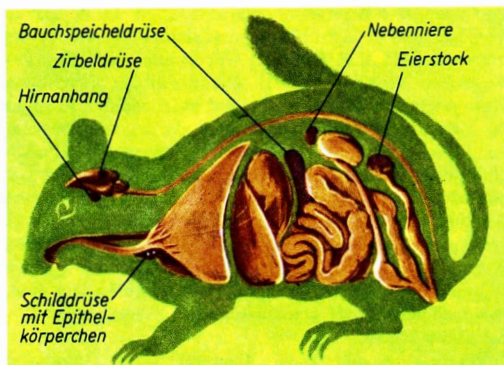
Bei Winterschläfern gilt bekanntlich der Grundsatz:

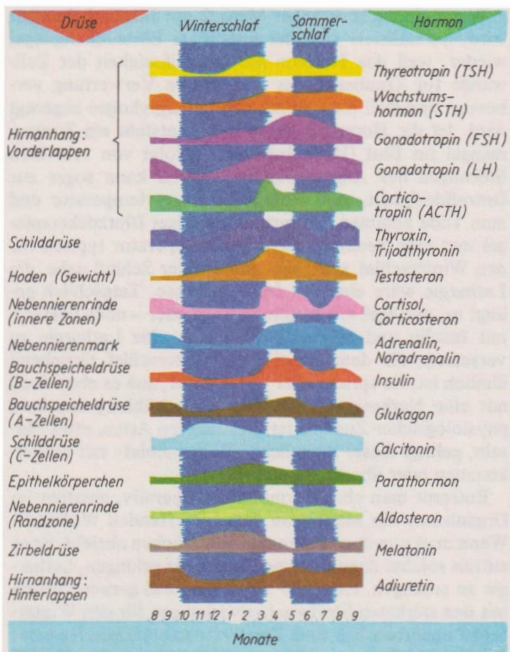
Sexuelle Aktivität und Lethargie sind unvereinbar. Darauf wurde schon hingewiesen, und damit stellt sich nur noch die Gegenfrage: Muß geschlechtliche Ruhe zur Lethargie führen? Natürlich nicht, denn es ist unzählige Male bewiesen worden, daß auch unter allerbesten Voraussetzungen der Winterschlaf wochen- oder monatelang oder überhaupt ausfallen kann.

Die Inseln der Bauchspeicheldrüse bilden zwei Hormone, Insulin und Glukagon. Im Winterschlaf, besonders beim Igel, hat man häufig eine Vermehrung des Inselgewebes gefunden, manchmal auch eine Zunahme des Anteils der B-Zellen, der eigentlichen Produzenten von Insulin. Ganz sicher ist für eine intensive Hormonbildung die Temperatur im Winterschlaf zu niedrig, denn auch hier gilt die RGT-Regel (vgl. S. 21).

Die Vergrößerung der Insulinproduktion ist keine Begleiterscheinung oder gar Ursache der Lethargie, sondern sie ist für deren Vorbereitung notwendig. Insulin ist nämlich äußerst wirksam bei der Fettbildung und bei der Speicherung von tierischer Stärke (Glykogen) in der Leber. Wenn dann die Lethargie eintritt, ist immer noch reichlich Hormon in der Bauchspeicheldrüse vorhanden. Mit dem

Hormondrüsen (Gartenschläfer)





Während des Winter- und Sommerschlafs nimmt die Aktivität der meisten Hormondrüsen ab und nur bei wenigen zu. (Gartenschläfer)

Fortschreiten des Winters nimmt es jedoch ab, weil es in winzigen Mengen ans Blut abgegeben wird, hauptsächlich aber, weil es bei jedem Vorgang des Erwachens verbraucht wird. Denn es ist unerlässlich für die Aufnahme des wichtigsten Brennstoffs – des Traubenzuckers – in die Zellen und für seinen Abbau. Gegen Ende der Winterschlafzeit wird das Insulinsystem in Vorbereitung auf die gesteigerten Ansprüche nach dem endgültigen Erwachen im Frühling wieder aktiver.

Wenn ein zuckerkranker Mensch mit Insulin behandelt wird, normalisiert sich der überhöhte Blutzuckerspiegel wieder, weil das Hormon die Durchlässigkeit der Zellwände für Traubenzucker und dessen Verwertung verbessert und weil die Bildung von Leberglykogen angeregt wird. Ist die Hormongabe zu groß, entsteht ein Zuckermangel im Blut (Hypoglykämie), gefolgt von schweren Störungen des Allgemeinbefindens. Es kann sogar zur Bewußtlosigkeit, zum Abfall der Körpertemperatur und zum Tode kommen. Da nun ein niedriger Blutzuckerspiegel und eine Senkung der Körpertemperatur typisch für den Winterschlaf sind, lag zunächst der Schluß nahe, die Lethargie wäre eine Art Insulinnarkose. Tatsächlich gelingt es, den Igel mit Insulinspritzen oder – noch besser – mit Insulin und Magnesiumsalzen in eine Lethargie zu versetzen, die dem natürlichen Winterschlaf täuschend ähnlich ist. Es spricht aber vieles dafür, daß es eben doch nur eine Narkose mit schwerer Unterkühlung und kein physiologischer Zustand ist. Bei anderen Arten, etwa Ziesel, gelingt dieser künstliche »Winterschlaf« nur unvollkommen oder überhaupt nicht.

Entfernt man eine Hormondrüse operativ, entsteht im Organismus ein Mangel an dem betreffenden Wirkstoff. Wenn man von den Hoden und Eierstöcken absieht, ist es mittels solcher Ausschaltungen noch nie gelungen, Lethargie zu erzeugen. Es zeigte sich sogar, daß gerade Drüsen mit den stärksten Stoffwechselwirkungen für den Winterschlaf unentbehrlich sind. Zerstört man bei einem Hamster die *Schilddrüse*, so sinkt zwar der Sauerstoffverbrauch etwas unter den normalen Grundumsatz, jedoch bleibt der Winterschlaf völlig aus. Behandelt man das Tier anschließend mit Schilddrüsenhormonen, ist Lethargie wieder möglich. Der Torpor ist also mit dem Verlust der thermoregulatorischen Kräfte, der nach der Operation eingetreten war, nicht vereinbar. Ähnlich steht es mit der Nebenniere, genauer mit der *Nebennierenrinde*. Entfernt man sie bei einem Säugetier, tritt in wenigen Tagen unweigerlich der Tod ein. Beim Winterschläfer passiert genau das gleiche, und das Tier versucht nicht einmal, durch Lethargie der Gefahr zu entinnen. Pflanzt man dem kranken Wesen vor dem Tode ein Stückchen Drüse ein, normali-

siert sich der Gesundheitszustand, und auch der Winterschlaf tritt wieder ein. Wahrscheinlich sind auch die Epithelkörperchen im Winterschlaf von Bedeutung. Ihr Wirkstoff, das Parathormon, steigert das Blutkalzium im Torpor ganz erheblich.

Alle anderen Hormone werden zu Beginn des Winterschlafs gespeichert, im Torpor sehr langsam ins Blut abgegeben und dann verbraucht. Nähert sich die Schlafsaison ihrem Ende, beginnen alle Drüsen – einschließlich des Hirnanhangs – mit einer verstärkten Tätigkeit, denn der nahende Frühling erfordert frische Kräfte.

Bei einem jeden *Erwachen* aus dem Winterschlaf müssen sämtliche Energien des Organismus für die Wiedererwärmung aufgeboten werden. Ohne einen massiven Einsatz von Hormonen ist das gar nicht denkbar. Schon aus diesem Grunde muß das ganze Wirkstoffsystem im Erstarrungszustand soweit funktionsfähig bleiben, daß es jederzeit zu mobilisieren ist. In der Tat zeigen alle Untersuchungen, daß ein Schläfer während des Erwachens die Hormonreserven ausschüttet und verbraucht. In den Stunden des Wachseins erfolgt dann eine teilweise Wiederauffüllung der Vorräte.

Leben im Spargang

Je schwächer das Feuer des Lebens brennt, um so weniger wärmt es den Körper und um so langsamer laufen dessen »Motore«. Im tiefen Winterschlaf ist der *Herzschlag* kaum wahrzunehmen. Statt 200- oder 300mal in der Minute zieht es sich jetzt nur 3- oder 4mal zusammen. Die größeren Arten haben nicht nur im Wachzustand, sondern auch in Lethargie eine kleinere Herzfrequenz als die Zwerge unter den Schläfern (Tabelle 2).

Tabelle 2. Herzfrequenz: Herzschläge je Minute (Körpertemperaturen in Klammern)

Tierart	Wachzustand (Mittel)	Lethargie (Minimum)	Erwachen (Maximum)
Grizzlybär	45	8 (bei 32 °C)	110
Igel	170	2 (bei 4 °C)	320
Streifenziesel	250	2 (bei 4,5 °C)	360
Goldhamster	255	4 (bei 7 °C)	550
Gartenschläfer	350	2 (bei 4,5 °C)	450
Borstige			
Taschenmaus	250	25 (bei 12 °C)	570
Dickschwanzschlafbeutler	300	80 (bei 8 °C)	700
Amerikanische			
Zwergmaus	300	108 (bei 20,5 °C)	800
Mausohr	400	18 (bei 5,5 °C)	850
Riesengnom	350	50 (bei 21,4 °C)	1000
Violettkehliger			
Kolibri	480	96 (bei 22 °C)	1260

Man muß allerdings bedenken, daß es in Wirklichkeit im Torpor gar keine feststehende Schlagfrequenz gibt, sondern daß sie von äußeren und inneren Einflüssen ständig ins Schwanken gebracht wird. Am niedrigsten ist sie immer dann, wenn die Körpertemperatur am tiefsten absinkt – ohne daß dabei bereits die zweite Homöothermie belastet wird.

Die abnehmende Schlagfolge bewirkt eine enorme Drosselung der Gesamtleistung des Herzens: Beim Ziesel fördert es im Wachzustand etwa 69 ml (Milliliter) Blut in der Minute, im Winterschlaf bei 6,6°C Körpertemperatur dagegen nur noch 1,04 ml.

Während im tiefen Winterschlaf das Herz bei Bedarf vom Sympathikus angetrieben wird und dadurch seine Kraft verstärken und die Frequenz erhöhen kann, steht es bei Eintritt der Lethargie unter der bremsenden Wirkung des Vagus. Da nun gleichzeitig die Blutgefäße der Haut erweitert sind, gibt es schon zu Beginn einen enormen Abfall des *Blutdrucks* in den Schlagadern. Je mehr die Körpertemperatur heruntergeht, um so stärker sinkt auch der Druck. Dies könnte unter Umständen gefährlich werden, jedoch der Organismus weiß sich zu helfen: Er beginnt im tiefen Winterschlaf immer stärker die Blutgefäße zu verengen und verhindert dadurch einen sogenannten Kreislaufkollaps – den Zusammenbruch des Blutumlaufs. Diese Gefahr ist auch deswegen besonders groß, weil recht viel Blut in den Speichern deponiert wird – bei Fledermäusen in den großen Venen und bei anderen Schläfern in der Milz. Wenn man durch Nervengifte die nervöse Gefäßverengung im Winterschlaf beseitigt, sterben die Tiere tatsächlich am Kreislaufkollaps, ehe sie erwachen können.

So langsam das Herz schlägt, so selten ist auch die *Atmung*. Im tiefen Winterschlaf können ein, zwei oder drei, ja sogar zehn Minuten vergehen, ehe man einen Atemzug sieht. Dazu ist sie auch sehr unregelmäßig, so daß die Frequenzen, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind, nur einen ungefähren Aussagewert besitzen. Obendrein beobachtet man bei vielen Tieren eine sogenannte periodische Gruppenatmung. Dabei folgen stets mehrere Atembewegungen hintereinander und bilden eine Gruppe.

Tabelle 3. Die Atemfrequenz: Atemzüge je Minute (Körpertemperaturen in Klammern)

Tierart	Wach- zustand (Mittel)	Lethargie (Minimum)	Erwachen (Maximum)
Telfairs Igeltanrek	50	9 (bei 13 °C)	220
Borstige			
Taschenmaus	50	12 (bei 12 °C)	200
Gartenschläfer	90	18 (bei 6 °C)	170
Mausohr	70	30 (bei 5 °C)	360
Amerikanische			
Zwergmaus	100	12 (bei 15,5 °C)	360
Zwergtaschenmaus	100	18 (bei 12 °C)	390
Haselmaus	240	10 (bei 5 °C)	490
Violettkehliger			
Kolibri	240	selten (bei 22 °C)	600

Nach fünf bis fünfzig Minuten kommt dann die nächste Serie. Dies ist ein Zeichen dafür, daß das Atemzentrum im Verlängerten Mark weniger erregbar geworden ist. Jedoch reicht die Empfindlichkeit aus, um bei Bedarf die Lungenventilation zu intensivieren.

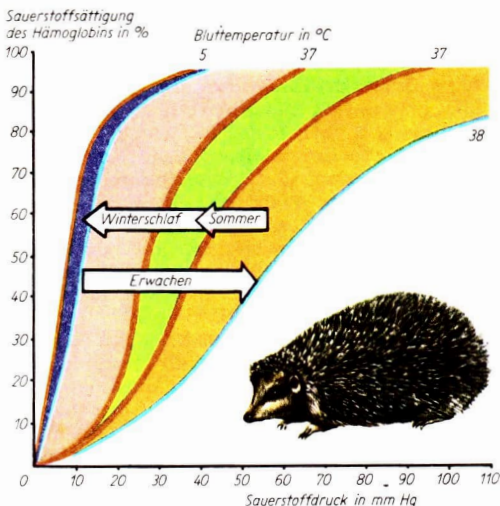
Eine Steigerung der Atmung erfolgt normalerweise deswegen, weil bei einer Erhöhung des Stoffwechsels vermehrt *Kohlendioxid* (CO₂) gebildet wird, das wiederum das Atemzentrum reizt. Man kann daher dessen Empfindlichkeit testen, indem man dem Tier CO₂ in verschiedener Stärke zum Einatmen anbietet. Je nach der Tiefe des Winterschlafes antwortet ein Schläfer auf Konzentrationen zwischen 2,5 % und 5 %, was eine Empfindlichkeitsabnahme des Atemzentrums anzeigt. Diese Werte werden auch in den unterirdischen Bauen etwa erreicht: Die Höhlenluft enthält bei Zieseln, Taschenmäusen und Murmeltieren meist 0,5% bis 6,2% Kohlendioxid, was gegenüber der Normalluft (0,03%) eine 20- bis 200fache Steigerung bedeutet. In fest verschlossenen Winterbauen des Eisgrauen Murmeltieres fand man im Winter sogar einen Anstieg auf 13,5% CO₂. Eine so hohe Konzentration ist für alle

Säugetiere auf die Dauer lebensgefährlich und nur im Winterschlaf verträglich.

Umgekehrt ist es mit dem *Sauerstoffgehalt* in den unterirdischen Bauen: Bei Zieseln fand man meist 18% bis 20% O_2 , was zu einer normalen Versorgung völlig ausreicht, denn in Normalluft sind auch nur 20,8% enthalten. – Aber nun die Extreme: Der O_2 -Gehalt kann im Winterbau des Ziesels auf 13,5% heruntergehen, beim Eisgrauen Murmeltier auf 8% und sogar auf 4%. Dies verträgt mit Sicherheit kein waches, sondern nur ein lethargisches Tier. Es ist daher auch unwahrscheinlich, daß der Winterschlaf durch CO_2 -Überschuß oder O_2 -Mangel ausgelöst wird, vielmehr sind die Konzentrationsänderungen der beiden Gase Folgen des Höhlendaseins.

Der *Sauerstoff* (O_2) muß – gebunden an den Farbstoff (Hämoglobin) der roten Blutkörperchen – bis zu den Zellen herangetragen werden. Umgekehrt ist es notwendig, das Kohlendioxid aus dem Gewebe in die Lunge zu transportieren, wo es dann ausgeatmet werden kann. Wenn sich das Blut im Winterschlaf abkühlt, nimmt die Löslichkeit der beiden Gase zu. Entscheidend für den Transport sind allerdings nicht die gelösten, sondern die gebundenen Anteile.

Die O_2 -Bindung im Blut hängt vom *Sauerstoffdruck* ab. Dieser gesetzmäßige Zusammenhang läßt sich in Gestalt der Sauerstoffbindungskurve darstellen. Sie zeigt ganz allgemein, daß die Sättigung des Blutes an gebundenem Sauerstoff ansteigt, wenn sich der Sauerstoffdruck erhöht. In der Lunge beträgt dieser Wert 100 mm Hg (Millimeter Quecksilber oder Torr), im Gewebe dagegen nur 30 oder 40 mm Hg. Infolgedessen sättigt sich das Blut in der Lunge sehr rasch (etwa in 0,4 Sekunden) mit O_2 , während es im Gewebe durch den Druckunterschied schnell Sauerstoff verliert. Je steiler die Bindungskurve ist, um so schwerer ist es für die Zellen, das lebensnotwendige Gas dem Blut zu entreißen. Bei einem wachen Tier besteht dieses Problem nicht, da sich hier die gleichzeitige CO_2 -Aufnahme ins Blut auswirkt: Kohlendioxid verschiebt die Bindungskurve nach rechts und flacht sie ab (Bohr-Effekt). Kurz zusammengefaßt heißt das, daß die CO_2 -Aufnahme ins Blut die O_2 -Abgabe ans Gewebe erleichtert.



Die Sauerstoffbindungskurve des Igelblutes verschiebt sich im Winter und durch die Abkühlung im Torpor nach links, während des Erwachens dagegen nach rechts.

Im Winterschlaf ist das anders, weil eine Abkühlung auf 5°C den Bohr-Effekt fast vollständig verschwinden läßt. Als zweite und sogar viel wichtigere Erscheinung kommt hinzu, daß jede Abkühlung des Blutes die O₂-Bindungskurve nach links verschiebt. Und drittens wäre zu sagen, daß der Winterschlaf selbst oder der Winter als Jahreszeit – zumindest beim Igel – die Kurve zusätzlich nach links rückt und damit steiler macht. Das Resultat: Im tiefen Winterschlaf hat es das Gewebe besonders schwer, den notwendigen Sauerstoff zu bekommen, besonders wenn auch noch der O₂-Gehalt der Höhlenluft sich stark vermindert. Daher muß der Sauerstoffverbrauch der Gewebe zusätzlich zur Hemmung durch die Kälte (RGT-Regel, vgl. S.21) noch weiter eingeschränkt

werden: Der Organismus steigt teilweise auf eine Energiegewinnung mittels *Gärung* um, und dazu benötigt er keinen Sauerstoff. Die entstehende Milchsäure wird in Zucker zurückverwandelt.

Da die Sauerstoffbindungskurve durch den Torpor steil gemacht wird, müßte das eigentlich einen biologischen Sinn haben. Im lethargischen Zustand selbst ist er allerdings nicht zu entdecken. Anders sieht die Sache aus, wenn man die Verlagerung der Bindungskurve als Anpassungserscheinung für das *Erwachen* ansieht. Hierbei gibt es eine phänomenale Steigerung des Stoffwechsels, also einen enormen O_2 -Bedarf, eine kolossale Produktion von CO_2 und Milchsäure und einen gleichzeitigen Anstieg der Körpertemperatur. Die Erwärmung verlagert die Bindungskurve nach rechts, und die beiden Säuren erzeugen eine weitere Abflachung der Kurve. Infolgedessen können nun die Gewebe den Sauerstoff besonders leicht dem Blut entnehmen, jedoch entsteht ein neues Problem: Bei einer abgeflachten Bindungskurve ist keine völlige O_2 -Sättigung des Blutfarbstoffes in der Lunge mehr möglich. Wenn nun aber die Kurve – wie beim Igel – schon vorher steiler geworden ist, so wird sie während des Erwachens nicht ganz so flach werden, und die Aufnahme von Sauerstoff aus der Lunge in das Blut gestaltet sich nicht ganz so schwierig.

Ein Hauptproblem: Das innere Milieu

Es ist auffallend, daß sich bei einem Säugetier die Zusammensetzung der Körpersäfte – sei es Blut, Zellinhalt oder die Flüssigkeit der Zwischenzellräume – in einem gleichbleibenden Zustand zu halten vermag. Der Gehalt an Salzen – bzw. an deren Ionen – wie Natrium (Na), Kalium (K), Kalzium (Ca), Magnesium (Mg), Chlor (Cl), aber auch an Wasserstoffionen und an Wasser verändert sich nicht, obgleich durch eine ständige Zufuhr mit der Nahrung und durch dauernde Verluste mit dem Harn beträchtliche Schwankungen zu erwarten wären. Zunächst sorgt die Niere – unter Zuhilfenahme von Hormonen – für eine Anpassung der Ausscheidung an die Bedürfnisse. Dann aber ist es der Stoffwechsel der Zellen selbst, der unter großem Energieaufwand Konzentrationsunterschiede zwischen dem Zellinnern und der umgebenden (extrazellulären) Flüssigkeit gewährleistet. Wie nun aber, wenn durch Kälte im Winterschlaf der Zellstoffwechsel sinkt und die Energie für diese Leistungen nicht mehr ausreicht? Die Folgen wären unabsehbar, denn es käme wirklich alles im Organismus durcheinander.

Die Konsequenzen zeigen sich sehr deutlich, wenn man einen Nichtwinterschläfer, etwa eine Ratte, gewaltsam unterkühlt, also in Hypothermie versetzt. Dann beginnen die Kalium- und Magnesiumionen sehr bald die Zellen zu verlassen und in die umgebende Flüssigkeit überzutreten, da dort der Gehalt an Kalium- und Magnesiumsalzen gering ist. Natrium schlägt den umgekehrten Weg ein, da das Blut sehr viel und die Zellen wenig Kochsalz enthalten. Das Natrium nimmt jedoch große Mengen Wasser mit, so daß die Zellen zu schwellen anfangen. Die Kaliumabgabe

hat einen Verlust der Erregbarkeit zur Folge, denn diese wichtige Eigenschaft aller Sinnes-, Nerven- und Muskelzellen beruht auf einer elektrischen Membranspannung, die durch Kaliumionen erzeugt wird. Aber auch die Nierenzellen verlieren die Fähigkeit, bestimmte Stoffe in den Harn abzugeben und dafür andere wieder ins Blut zurückzuholen. Der nun folgende Hirn- und Herztod ist das Resultat dieser und noch anderer Veränderungen des inneren Milieus. Wechselwarme Organismen haben dieses Problem ebensowenig wie Winterschläfer, bei denen die Kälteempfindlichkeit des Natrium- und Kaliumhaushalts entweder überhaupt fehlt oder durch Anpassungserscheinungen im Winterschlaf verlorengeht. Einige Beispiele sollen das erläutern.

Wenn man einen Siebenschläfer im Sommer gewaltsam unterkühlt, geben die Hirnzellen Kalium ab, nehmen Natrium auf und schwellen gleichzeitig an. Im Winterschlaf ist das dagegen nicht der Fall. Andere Winterschläfer verhalten sich ähnlich, und zwar nicht nur in bezug auf das Gehirn, sondern auch auf die Leber, das Zwerchfell, das Herz und die roten Blutkörperchen. Bei der Muskulatur hat man nur in manchen Fällen einen Kaliumverlust beobachtet, in anderen jedoch sogar eine Kaliumaufnahme.

Auch wenn man Gewebe isoliert, zeigen sich bei Winterschläfern meistens besondere Eigenschaften: Die Nieren- und Hirnzellen haben auch außerhalb des Organismus noch die Fähigkeit, Kaliumionen aus der Umgebung aufzunehmen. Trotzdem hat man im Winterschlaf sowohl Erhöhungen als auch Verminderungen des Kalium- und Natriumgehaltes im Blut beobachtet. Wahrscheinlich ist die Widerstandskraft des Zellstoffwechsels gegen Kälte von Organ zu Organ etwas anders, und manche Zellen nehmen den Überschuß an Ionen auf, den die anderen verlieren. Daraus ergibt sich beispielsweise beim Hamster nach Eintritt der Lethargie ein Anstieg des Kaliums im Blut. Wenn die Körpertemperatur jedoch weiter heruntergeht, verschwindet der Kaliumüberhang wieder. Ähnlich wie beim Kalium scheint es auch beim Magnesium zu sein.

Stabilisierend in den Natrium- und Kaliumhaushalt greift das *Aldosteron* ein, ein Hormon der Nebennierenrinde. Mit der Dauer des Winterschlafs wird die rand-

ständige Rindenschicht – der Bildungsort des Hormons – zunehmend breiter.

Eine Besonderheit ist der Anstieg des Blutkalziums während der Lethargie. Kalzium ist als unerschöpflicher Vorrat in den Knochen gespeichert, und dort wird es bei verstärkter Tätigkeit der Epithelkörperchen (vgl. S. 85) und bei Mangel an *Calcitonin*¹ – wie das im Winterschlaf der Fall ist – herausgeholt. Daß die Knochen dabei viel Kalzium verlieren, müßte sich eigentlich noch anderweitig bemerkbar machen. Tatsächlich läßt sich zeigen, daß Leber, Muskeln, Haut, Herz, Gehirn und andere Organe des Goldhamsters und Igels Kalzium aufnehmen und daß die Knochen und Zähne des Hamsters und Ziesels durch den Mineralverlust regelrecht porös werden. Natürlich erhöht sich unter solchen Umständen auch die Kalziumabgabe mit dem Harn. Die Winterschläfer haben geradezu Glück, daß im Torpor nur winzige Mengen an Urin entstehen, denn sonst würden sie sehr große Kalziummengen unwiederbringlich verlieren. So aber bleibt das Mineral wenigstens teilweise dem Organismus erhalten, wenn es sich auch vorübergehend an »unpassenden« Stellen anreichert. Wahrscheinlich hat die Umverteilung von Kalzium sogar einen biologischen Sinn, der allerdings noch nicht klar ist. Immerhin – an Vermutungen herrscht kein Mangel, da Kalzium bei sehr vielen Stoffwechselprozessen eine Rolle spielt: bei der Muskel- und Herzkontraktion und der Erregungsübertragung, bei der Aktivierung von Enzymen oder bei der Verminderung der Membrandurchlässigkeit, um nur einige Möglichkeiten zu nennen.

Eines der wichtigsten Ionen im Organismus ist das Wasserstoffion (H^+), da es den *Säuregrad* bestimmt. Aus verschiedenen Gründen pflegt man jedoch nicht von der Wasserstoffionenkonzentration zu sprechen, sondern von dessen negativem Logarithmus, pH-Wert genannt. Je niedriger der pH-Wert ist, desto saurer ist eine Flüssigkeit. Befinden sich in 1 l Wasser 10^{-7} g Wasserstoffionen, so beträgt der pH-Wert 7. Man bezeichnet ihn als neutral. Der pH-Wert des Blutes schwankt jedoch geringfügig um

¹ Calcitonin: Hormon der sogenannten C-Zellen der Schilddrüse; vermindert das Blutkalzium.

7,38. Verschiebungen auf 7,1 oder 7,7 sind für den Organismus äußerst gefährlich und auf die Dauer mit dem Leben unvereinbar. Das hängt mit der Empfindlichkeit der Enzyme (Fermente) gegenüber pH-Veränderungen zusammen. Die Arbeit dieser Wirkstoffe macht das eigentliche Leben der Zellen aus, und sie ist an eine ganz bestimmte Wasserstoffionenkonzentration gebunden.

Der pH-Wert 7,38 im Säugetierblut gilt nur für die normale Kerntemperatur von 37°C. Sobald man Blut abzapft und abkühlt, steigt der pH-Wert auf 7,5 bis 7,8 an. Dieser Anstieg ist jedoch nur eine Scheinverschiebung der Reaktionslage in alkalischer Richtung, die damit zusammenhängt, daß Wasser und wäßrige Lösungen (Blutplasma) aus physiko-chemischen Gründen bei höheren pH-Werten als 7,0 neutral sind. Man müßte also erwarten, daß das Blut im tiefen Winterschlaf einen pH-Wert von 7,5 bis 7,7 besitzt. Dies ist jedoch nicht der Fall. Zwar verschiebt sich die Reaktionslage zunächst nach der alkalischen Seite (pH 7,5); wenn die Körpertemperatur jedoch 20°C unterschreitet, »normalisiert« sie sich wieder, so daß im tiefen Winterschlaf Werte zwischen 7,3 und 7,4 gemessen werden. Es entsteht also eine scheinbar normale Reaktionslage, in Wirklichkeit haben wir natürlich eine extreme Säuerung des Blutes vor uns, entstanden durch den steigenden CO₂-Reichtum (vgl. S. 90): eine respiratorische Acidose.

Außerdem nimmt im Winterschlaf die Verwertbarkeit von Zucker ab, und infolgedessen bilden sich bei der Fettverbrennung saure Produkte – sogenannte Ketonkörper, wie etwa Aceton. So kommt eine gewisse Stoffwechsel-Acidose hinzu. Wenn nun das Atemzentrum im Winterschlaf nicht so unempfindlich wäre, würde die Säuerung des Blutes zu einem enormen und unerwünschten Anstieg der Atmung führen. Offensichtlich ist die saure Reaktionslage keine Störung, sondern vom Organismus beabsichtigt: Sie beeinflußt grundlegend die Enzymtätigkeit und damit den Stoffwechsel im Winterschlaf.

Alle Regulationen, die mit der Stabilisierung des pH-Wertes und der Ionengleichgewichte sowie mit dem Wasserhaushalt zusammenhängen, sind ohne *Niere* nicht denkbar. Ist dieses lebenswichtige Organ auch für den Winter-

schlaf nötig?. Wegen des niedrigen Stoffwechsels sind wenig Abfallstoffe vorhanden, deren Beseitigung normalerweise ständig erforderlich ist. Einige Tage oder sogar Wochen könnte es also ein Tier im Torpor auch ohne Niere aushalten.

Der Harn entsteht bei Säugetieren und Vögeln zunächst als sogenannter Primärharn durch Filtration, wobei mit Hilfe des Blutdrucks als filtrierender Kraft eine Flüssigkeit abgepreßt wird, die – bis auf das fehlende Eiweiß – vollständig dem Blutwasser gleicht. Erst danach verändert sich der Harn beim weiteren Nierendurchgang in eine Flüssigkeit, die sich zur Ausscheidung eignet.

Im Winterschlaf selbst entleert ein Tier seine Harnblase nicht. Beim Grizzlybär kann es auf diese Weise vier bis fünf Monate dauern, bis es wieder zum Gefühl des Harn-drangs kommt. Solche Beobachtungen beweisen eigentlich, daß während der Lethargie kein Harn entstehen kann, denn die Blase könnte eine von etlichen Monaten stammende Menge nicht fassen. Man bedenke nur, daß ein Mensch – auch wenn er nicht trinkt – trotzdem täglich Urin abgeben muß.

Vor etwa hundert Jahren, aber auch noch später herrschte die Ansicht, ein Winterschläfer würde wegen übergroßen Blasendrucks erwachen, etwa wie ein Mensch, wenn er am Abend zuvor einige Gläser Bier getrunken hat. Wie schon dargestellt worden ist, herrscht in Lethargie ein sehr niedriger Blutdruck. Daher fließt bei einem Bären in Winterruhe nur die Hälfte an Blut durch die Niere im Verhältnis zum Wachzustand. Beim Gelbbäuchigen Murmeltier ist es noch viel weniger. Mit entsprechenden Testsubstanzen ist man hier für den Winterschlaf auf einen Blutplasma-wert von 1,34 ml/min (Milliliter je Minute) gekommen, gegenüber 32 ml/min im Wachzustand. Wenig Blutplasma gibt wenig Primärharn, beim Murmeltier nur 0,439 ml/min gegenüber 5,6 ml/min vor dem Torpor. Die Menge des sogenannten Endharns (Blasenharn) – also nach dem Nierendurchlauf – beträgt daher bei einem Ziesel nur 10 %, bei einem Igel nur 3 % und bei einer Fledermaus nur 1 % des normalen Wertes. Dabei sind diese Zahlen eher zu hoch als zu niedrig gegriffen. Dieser Harn ist aber auch in der Zusammensetzung keineswegs normal: Er ist verdünnt

und nicht konzentriert, ist neutral oder gar alkalisch statt sauer und enthält bei manchen Tieren sogar Eiweiß, weil die Durchlässigkeit des Nierenfilters gesteigert ist; und schließlich findet man manchmal auch Zucker darin. Da also die Tätigkeiten der Nierenzellen bis zu einem gewissen Grade gestört sind, ist es für einen Schläfer nur von Vorteil, wenn recht wenig von diesem »unvollkommenen« Ausscheidungsprodukt gebildet wird. Erwacht das Tier, so hört die Harnproduktion vorübergehend sogar vollständig auf, weil die Blutversorgung zunächst gedrosselt ist. Allerdings – wenn dann wieder Urin gebildet wird, ist er konzentriert und hat auch sonst alle typischen Merkmale.

Die Flamme des Lebens brennt anders

Die »Chemiewerke« der Zellen und die »Kraftmaschinen« des Organismus werden mit dem gleichen »Benzin« betrieben, dem *Adenosintriphosphat* (ATP). Wenn ein Muskel zuckt, eine Drüse Hormon produziert oder eine Zelle sich teilt – stets liefert ATP die nötige Energie, wobei es selber gespalten wird. Die Vorräte im Organismus wären etwa in einer Minute verbraucht, würde nicht ständig eine Nachlieferung erfolgen – durch andere Energieträger, die *Nahrungsstoffe* des Alltags, die man in die drei großen Gruppen der Kohlenhydrate, Fette und Eiweiße einzuteilen pflegt. Um es kurz zu sagen: Ein Tier frißt, damit es ATP bilden kann. Verdauung und die weitere enzymatische Spaltung sind nur Teilprozesse in diesem ganzen Geschehen.

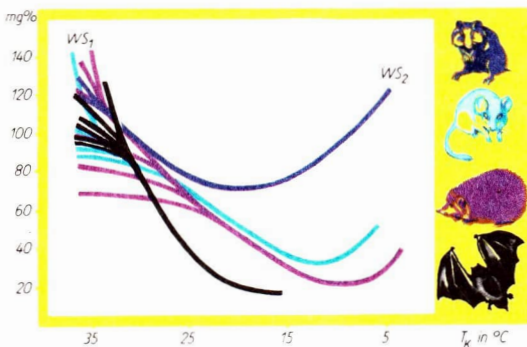
Winterschläfer zeichnen sich dadurch aus, daß sie mehr ATP als andere Säugetiere besitzen und daß sie es mit größerer Geschwindigkeit zu bilden vermögen. Bei Fledermäusen bewirkt eine mehrtägige Kälteanpassung überdies eine weitere Zunahme in der Leber und im braunen Fettgewebe. Nach Eintritt des Winterschlafs sind bei allen Arten die Vorräte in der Muskulatur, in Herz, Leber und anderen Organen gefüllt. Dies gilt auch für die zweite »energiereiche« Substanz, das Kreatinphosphat, das mit dem ATP-System in Wechselbeziehung steht. Bei tiefer Körpertemperatur ist die Wiederherstellung von ATP aus den Teilstücken schwierig, daher sinkt auch der Gehalt der Organe an diesem Stoff während des Winters langsam ab. Die *ATP-Spaltung* ist im Winterschlaf nicht nur möglich, sondern infolge einer Kälteanpassung sogar verbessert.

Eine einfache Überlegung zeigt, daß auch im tiefsten Winterschlaf ATP gebildet werden muß. Wenn nämlich der Vorrat beim wachen Tier – einschließlich Kreatinphosphat – nur etwa eine Minute reicht, so dürfte er bei einer 100fachen Drosselung des Stoffwechsels nicht einmal für zwei Stunden langen. Die *ATP-Bildung* gelingt – natürlich auf enzymatischem Wege – auf zweierlei Art: ohne Sauerstoff (anaerob) – dann nennt man dies *Gärung* (vgl. S.92) – oder mit Sauerstoff bei der *Zellatmung*. Die Gärung oder Glykolyse ist wenig ökonomisch, denn die Spaltung von einem Molekül Traubenzucker gibt nur zwei Moleküle ATP und dazu eine Menge von Abfällen, wie etwa Milchsäure. Die Atmung erzeugt jedoch 38 Moleküle ATP je Zuckermolekül, wobei als Abfall lediglich Kohlendioxid und Wasser auftreten.

Der offensichtliche Vorteil der Atmung gegenüber der Glykolyse hat im Lauf der Stammesgeschichte dazu geführt, daß alle höheren Organismen das ATP über den Sauerstoff gewinnen. Es ist aber wichtig zu wissen, daß jede Zelle beide Wege beschreiten kann, ja – daß manche Organe wie die Netzhaut, die roten Blutkörperchen, die Niere oder die Darmschleimhaut stets die Gärung als wichtige Energiequelle neben der Atmung benutzen.

Kohlenhydrate können nur in Form von tierischer Stärke (Glykogen) gespeichert werden. Dieser Vorgang läuft im Herbst besonders intensiv ab. Bei Eintritt des Winterschlafs haben sich dann in Leber, Muskeln, Herz und sogar in manchen Teilen des Rückenmarks und des Gehirns große Vorräte angesammelt. Im Lauf des Winters schwinden sie langsam dahin, denn die zahlreichen Prozesse des Erwachens und vielleicht ein wenig der Winterschlaf selbst zehren sie auf. Dabei muß allerdings die tierische Stärke durch einige Enzyme zunächst in Traubenzucker überführt werden. Dies ist im Winterschlaf normalerweise gar nicht oder doch nur sehr langsam möglich, da die Aktivitäten dieser Enzyme in der Leber gering sind und die stimulierende Wirkung von Hormonen fehlt.

Der Traubenzuckergehalt (Glukose) des Blutes – meist als *Blutzucker* bezeichnet – beginnt schon zu sinken, wenn ein Tier kurz vor dem Übergang in die Lethargie steht. Mit abnehmender Körpertemperatur entwickelt sich dann eine



Bei Eintritt des Winterschlafs (WS₁) fällt der Blutzucker (in mg %) stark ab (Hamster, Gartenschläfer, Igel, Kleine Braune Fledermaus). Bei WS₂ befindet sich das Tier in tiefem Winterschlaf (T_K – Körpertemperatur).

sehr deutliche Zuckerarmut des Blutes, weil immer noch ein gewisser Verbrauch da ist, jedoch wegen der fehlenden Hormonwirkungen keine Neubildung mehr erfolgt. Der Verbrauch während der Lethargie entwickelt sich etwa nach der RGT-Regel. Daher ist der Blutzuckerspiegel bei sehr tiefer Körpertemperatur (6 $^{\circ}\text{C}$) höher als bei einer Schlaftemperatur von 15 $^{\circ}\text{C}$ oder 20 $^{\circ}\text{C}$; denn der Abbau nimmt ja mit der sinkenden Temperatur ab. Auch die Dauer eines lethargischen Schubes spielt eine Rolle: Je länger er anhält, um so niedriger ist der Blutzucker. Es ist also kein Wunder, wenn er im Winterschlaf einmal hoch und einmal niedrig ist. Vielleicht wird er sogar durch Hormonausschüttungen zusätzlich verändert.

Die eigentliche Energiequelle im Winterschlaf ist das **Fett**. Als Vorratsstoff ist es ökonomischer als Stärke, da sein Brennwert mehr als doppelt so groß ist. Die Eigenschaften des Fettes bei Winterschläfern zeigen speziell im Torpor gewisse Veränderungen, zu deren wichtigsten der Anstieg ungesättigter Fettsäuren gehört. Dadurch wird das Fett flüssiger, so daß es sich bei tiefen Temperaturen leichter abbauen läßt. Vor der Verbrennung wird Fett in

seine beiden Bestandteile zerlegt: Glycerin und Fettsäure. Die Fettsäuren werden nun weiter in den Zitronensäurezyklus übergeführt, während Glycerin in Zucker verwandelt und anschließend vergoren wird.

Die Abbauprodukte der Kohlenhydrate, Fette und Eiweiße dienen der Bereitstellung von *Wasserstoff* in den Zellen – natürlich nicht in freiem Zustand, sondern an Enzyme gebunden. Diese Vorgänge laufen stufenweise im *Zitronensäurezyklus* ab, der dadurch die Voraussetzung für die entscheidende energieliefernde Reaktion des Stoffwechsels schafft. Über viele Zwischenglieder entstehen in diesem Zyklus aus (aktivierter) Essigsäure und Wasser der notwendige Wasserstoff und als Abfall Kohlendioxid.

Von den Fermenten dieses Zyklus sind im Torpor wahrscheinlich einige gehemmt, nicht nur durch Kälte, sondern zusätzlich durch einen unbekannten Hemmstoff. Auf diese Weise werden also im Winterschlaf Nahrungsstoffe eingespart.

Mit dem Zitronensäurezyklus ist die sogenannte *Atmungskette* sehr eng verbunden. Hier wird der Wasserstoff in einer Serie von Enzymen »weitergereicht« und schließlich mit dem Sauerstoff, der aus der Lunge stammt, verbunden. Bei dieser ratenweise ablaufenden »Knallgasreaktion« entsteht sehr viel ATP. Man könnte sagen, daß hier die freie Energie der Oxydation als chemische Energie gespeichert wird. Je fester die ATP-Bildung mit der Zellatmung verknüpft ist, desto ökonomischer und sparsamer ist die Produktion. Je schwächer die Koppelung ist, um so mehr Nahrungsstoffe müssen umgesetzt werden. Im Winterschlaf haben wir auch hier wieder ein echtes Sparsamkeitsregime vor uns: Die Koppelung ist noch besser als normal. Das heißt aber, daß die wenigen Mengen an Nahrungsstoffen ein Maximum an ATP liefern, wobei ein Minimum an Wärme entsteht. Solche Stoffwechselanpassungen im Winterschlaf lassen sich auch am Aussehen der »ATP-Fabriken« selbst erkennen: Die *Mitochondrien*¹ in den Zellen von Herz, Leber und Muskulatur haben sich vergrößert, und ihre Innenstruktur hat sich entsprechend verändert.

1 Sogenannte Zellorganellen, Träger zahlreicher Enzymsysteme

Sparsamkeit kann gefährlich sein

Der gedrosselte Stoffwechsel beim lethargischen Tier hat eine gefährliche Folge: Der Abbau von *Eiweiß* (Protein) übersteigt die Neubildung. Wenn man die Geschwindigkeit der Eiweißentstehung bei 37°C außerhalb des Tieres (in vitro) mißt, so zeigen sich beträchtliche Unterschiede. Bei der Leber des Streifenziegels verhalten sich diese Geschwindigkeiten wie 1 : 8 : 45, wenn man Organe winterschlafender, winterwacher und sommerwacher Tiere miteinander vergleicht. Daher sinkt verständlicherweise der Eiweißgehalt von Leber, Darm und Gehirn im Torpor ab.

Hand in Hand mit dem Eiweißabbau gehen auch Veränderungen mit den Kern- oder *Nukleinsäuren*¹ (Ribonukleinsäure, RNS, und Desoxyribonukleinsäure, DNS) vor sich. Ja, Hemmungserscheinungen im Nukleinsäurestoffwechsel sind wahrscheinlich der eigentliche Grund für die nachlassende Eiweißbildung. Nun sinkt auch der Proteingehalt des Blutes, wobei ganz besonders stark die sogenannten Gammaglobuline abnehmen. Dies hat wieder sehr nachteilige Konsequenzen für das Abwehrgeschehen, denn die Gammaglobuline sind gleichzeitig die Schutzstoffe (Antikörper) bei Infektionen.

Die eben angeführten Störungen sind auch der Grund dafür, daß sich im Winterschlaf die Zellen nicht mehr zu teilen vermögen. Deshalb läßt auch die Neubildung roter und weißer Blutkörperchen im Knochenmark nach. Da die Entstehung neuer Blutzellen im Winterschlaf viel langsamer abläuft als die Alterung und Zerstörung der

¹ Nukleinsäuren sind Bestandteil der Gene bzw. der Chromosomen. Sie bestimmen nach einem erblich fixierten Muster die Produktion von Enzym-Eiweiß.

vorhandenen, beobachtet man bei vielen Winterschläfern im Torpor eine Abnahme an roten Blutkörperchen und Blutfarbstoff. Dennoch ist es erstaunlich, welches Alter eine solche Zelle infolge des gedrosselten Stoffwechsels erreichen kann: Sie könnte beim Igel im Winterschlaf – theoretisch – 1 bis 7 Jahre alt werden gegenüber 106 Tagen im Wachzustand; beim Goldhamster sind es 160 Tage im Vergleich zu 80 Tagen beim wachen Tier.

Die *Wachstumshemmung* gilt übrigens auch für bösartige Geschwülste (Tumoren). Beim Menschen werden sie mit radioaktiven Strahlen behandelt. Im Torpor ist nicht nur das Krebswachstum verzögert, sondern auch gleichzeitig die Empfindlichkeit gegen radioaktive Strahlung und Röntgenstrahlen stark herabgesetzt. Denn wo der Stoffwechsel so niedrig ist und wo sich die Zellen nicht teilen, verlieren Strahlen ihre Wirkung.

Es ist eigentlich nicht verwunderlich, daß man seit langer Zeit immer wieder die Wirkung des Winterschlafs auf *Infektionskrankheiten* untersucht hat. Die Lethargie hemmt beides, sowohl die Vermehrung der Erreger (Viren, Bakterien, Einzeller, Trichinen) und die Wirkung ihrer Gifte als auch die Abwehr der befallenen Schläfer. Zum Glück behält die Widerstandskraft des erkrankten Säugetieres meistens die Oberhand. Trotzdem kommt es vor, daß der Winterschlaf Krankheitskeime vom Herbst bis zum Frühjahr konserviert und dadurch zur Entstehung von Epidemien beiträgt, die auch für den Menschen eine Gefahr bedeuten. Vor allem in der UdSSR hat sich ein Forschungszweig entwickelt, der die Anfälligkeit von Winterschläfern gegen Erreger der Pest und anderer Seuchen untersucht.

Es ist schon gesagt worden, daß durch das Mißverhältnis zwischen Proteinabbau und Neubildung die Gammaglobuline des Blutes im Torpor abnehmen, wodurch die Abwehrkraft sich verkleinert. Es ist sogar noch viel schlimmer: Bringt man während des Winterschlafs Fremdkörper (Antigene) – etwa Blutkörperchen eines Schafes – in den Organismus hinein, werden überhaupt keine oder nur verschwindend wenig Antikörper dagegen gebildet. Das liegt daran, daß die weißen Blutkörperchen, die für die Bildung der speziellen Antikörper verantwortlich sind, sich im Winterschlaf nicht teilen. Doch genügt ein kurzes

Erwachen, um den ganzen Abwehrapparat in Gang zu setzen.

Es sieht also so aus, als ob ein lethargisches Tier allen Feinden ziemlich schutzlos ausgesetzt wäre. Daß das nicht so ist, erkennt man, wenn man das Verhalten der weißen Blutkörperchen (Leukozyten) untersucht. Sie treiben nicht nur im Blutstrom, sondern verlassen bei Bedarf die Gefäße und wandern mittels ihrer Scheinfüßchen in den Gewebespalten umher – auf der Suche nach Fremdkörpern und feindlichen Mikroben. Es fällt auf, daß bei einem winterschlafenden Tier fast alle Leukozyten aus dem strömenden Blut verschwunden und in die Gewebe abgewandert sind. Die einen – die Lymphozyten – versammeln sich besonders in den Wänden des Darmes, wo sie einen »Schutzwall« bilden. Wenn der Schläfer erwacht und der Kreislauf wieder in Gang kommt, kehren die weißen Blutkörperchen in das strömende Blut zurück.

Die Veränderung des Eiweißstoffwechsels hat noch eine weitere schwerwiegende Konsequenz: Die Gerinnung des Blutes ist außerordentlich verzögert, einesteils schon wegen der Kälte, denn die Gerinnung gehorcht der RGT-Regel, anderenteils ist aber auch das Wechselspiel zwischen den fördernden und hemmenden Gerinnungsfaktoren gestört.

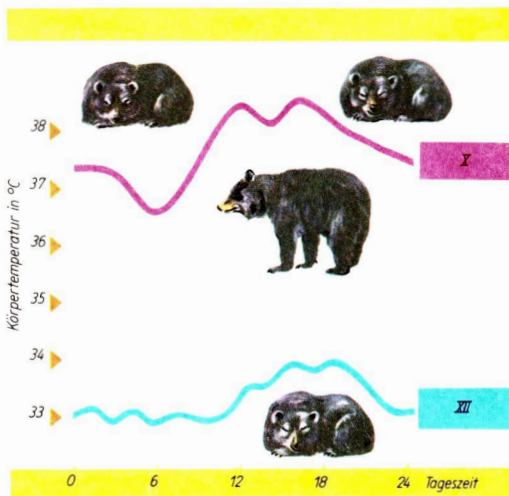
Die verzögerte Gerinnung ist bei einem lethargischen Tier wohl kaum von Nachteil, da ein Schläfer in seinem sicheren Versteck nur selten von einem Feind angegriffen und verletzt wird. Vielleicht ist sie sogar ein Vorteil, weil während der langsamen Strömung des Blutes sich unter Umständen Gerinnsel im Kreislauf bilden könnten.

Der Zwang zum Erwachen

Wenn die »innere Uhr« ein chemisches Triebwerk hätte, müßte ihr Lauf bei Abkühlung des Körpers sich nach der RGT-Regel sehr stark verzögern. Wäre es jedoch *physikalischer* Natur, dürfte es etwa mit unveränderter Geschwindigkeit weitergehen, denn für physikalische Vorgänge gilt die van't Hoff'sche Regel nicht.

Zunächst ändert die »innere Uhr« schon etwas ihren Gang im Lauf des Jahres: Bei der Kleinen Braunen Fledermaus beträgt die mittlere circadiane Periodendauer im Sommer 22,5 Stunden, im Winter dagegen 25 Stunden. Auch die Umgebungstemperatur spielt eine Rolle: Der Siebenschläfer zeigt bei 18°C eine Periode von 26 Stunden, bei 8°C dagegen eine von 26,5 Stunden. Außerdem verkürzt sich bei verschiedenen Arten (Hamster, Perlziesel, Zwergziesel) vom Sommer an fortlaufend die Alphazeit, so daß die tägliche Ruhe immer ausgedehnter wird. Diese Rhythmusänderungen haben sicher nichts mit der Körpertemperatur zu tun, sondern sind Ausdruck der allgemeinen Verhaltensänderung, die wir bereits als steigende Winterschlafstimmung kennengelernt haben.

Auch beim täglichen oder nächtlichen Torpor ändert die »innere Uhr« ihren Gang nicht, denn die Tiere erwachen regelmäßig dann, wenn die Alphazeit anfängt. Dasselbe gilt auch für den beginnenden Winterschlaf. Einige Arten, wie Siebenschläfer oder bestimmte Ziesel (Kalifornischer Ziesel, Streifenziesel, Goldmantelziesel), senken die Körpertemperatur von Tag zu Tag um ein paar Grad mehr, wachen aber in den ersten Tagen noch regelmäßig zur gewohnten Zeit auf. Schließlich unterschreiten sie jedoch eine Temperaturgrenze, bei der sie die Lethargie



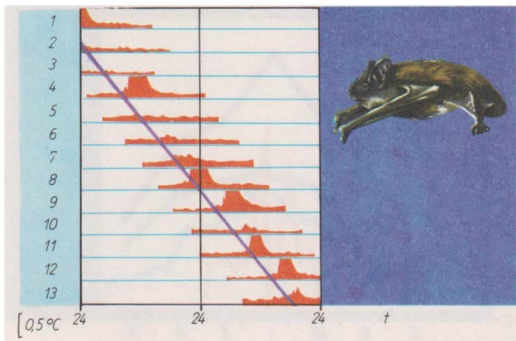
Die Körpertemperatur des Schwarzbären ist in der Winterruhe (Dezember) gesenkt, doch bleibt die normale Tagesrhythmik erhalten.

für einige Tage überhaupt nicht mehr unterbrechen. Man könnte also vermuten, daß die »innere Uhr« stehengeblieben ist. Wenn man jedoch sehr vorsichtig den Sauerstoffverbrauch, die Atemfrequenz und die Häufigkeit der Herzschläge bestimmt, findet man die alte circadiane Rhythmik überraschenderweise wieder: In der Alphazeit sind alle genannten physiologischen Werte erhöht. Bei Fledermäusen gibt es sogar einen periodischen Anstieg der Körpertemperatur. Erst unterhalb 10°C Körpertemperatur verschwinden beim Europäischen Ziesel und beim Siebenschläfer die täglichen Ausschläge. Indessen dürfte die »Uhr« auch dann noch weitergehen, aber so leise, daß man ihr »Ticken« nicht mehr feststellen kann. Beim Alpenmurmeltier, einem sehr tiefen Schläfer, stellt man etwa zu der Zeit, da das endgültige Erwachen im Frühjahr bevor-

steht, fest, daß zwei Rhythmen des Sauerstoffverbrauchs auftreten: einer mit 24stündiger und ein anderer mit 14stündiger Periodik.

Wenn die circadiane Rhythmik im Torpor ziemlich genau mit der Tageslänge (24 Stunden) übereinstimmt, kann man erwarten, daß ein Schläfer immer zur rechten Zeit erwacht. Dies ist auch sehr oft gefunden worden: Beim Goldhamster, bei der Birkenmaus, beim Igel sowie bei dem Arktischen, Kalifornischen und Goldmantelziegel, aber auch bei einigen Fledermausarten tritt das Erwachen aus dem Winterschlaf meistens zur Alphazeit ein, allerdings nicht immer. Das hat auch seinen guten Grund. Denn erstens ist die Periodenlänge bei der gleichen Tierart von Individuum zu Individuum nie ganz die gleiche, und zweitens weicht der innere Rhythmus fast immer ganz erheblich von der 24-Stunden-Periodik ab. Infolgedessen geht bei fehlenden Zeitgebern die Übereinstimmung zwischen Erddrehung und »innerer Uhr« sehr schnell verloren. In der Tat wurde häufig beobachtet, daß es bei zahlreichen Arten keine Vorzugszeit des Erwachens gibt. Trotzdem muß

Bei Fledermäusen geht die »innere Uhr« im Winterschlaf (hier im Februar) weiter: Fast jeden Tag (1 bis 13) gibt es zur Alphazeit einen kleinen Anstieg der Körpertemperatur (rote Kurve). Man erkennt, daß die angeborene circadiane Periode länger als 24 Stunden ist, woraus eine Phasenverschiebung resultiert (t – Tageszeit).



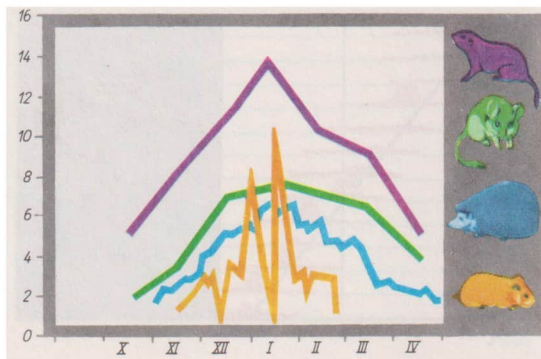
man annehmen, daß die »innere Uhr« auch während des tiefen Winterschlafs eine gewisse Wirkung entfaltet. Wahrscheinlich dient sie nur selten als »Wecker«, jedoch dürfte sie das Tier in seiner Alphaphase besonders empfindlich für innere und äußere Weckreize machen.

Wann erwachen Mensch und Tier aus dem Ruheschlaf? Natürlich wenn sie durch einen Sinnesreiz – Berührung, Kälte, Licht, Schall – geweckt werden oder wenn sie »ausgeschlafen« haben. Ausgeschlafensein – das bedeutet, daß die übliche Zeit des Aufstehens herangerückt ist bzw. daß die »innere Uhr geklingelt« hat. Oder es heißt, daß die Erholung von des Tages Müh' und Plage zum Abschluß gekommen ist. Man wird leicht einsehen, daß beides eine Rolle spielen muß.

Wir haben vorhin gesehen, daß die »innere Uhr« nur manchmal den Winterschlaf beendet. Da die einzelne Schlafphase – der Schub – meistens länger als nur einen Tag dauert, braucht der Schläfer noch einen anderen Weckmechanismus.

Geschieht das Erwachen spontan, oder ist es ein Reflex? Und weiter: Wie wird die Länge des einzelnen Schlaf-

Die Länge der lethargischen Schübe (in Tagen) nimmt vom Herbst zum Winter zu und danach wieder ab (Goldmantelziesel, Gartenschläfer, Igel, Goldhamster). Die römischen Ziffern kennzeichnen die Monate.



schubes reguliert? Fangen wir mit dem zweiten Problem an. Bei den Winterschläfern kann man ganz allgemein die Langschläfer von den Kurzschläfern unterscheiden. Ausgesprochene Kurzschläfer sind der Hamster und der Goldhamster: Sie verbringen nur jeweils drei bis sieben Tage im Torpor, danach erwachen sie für einige Tage und schlafen erneut ein. Murmeltiere und Schlafmäuse zählt man zu den Langschläfern, da ihre Lethargieschübe zwei bis vier Wochen dauern können.

Die Dauer des einzelnen Winterschlafschubes hängt von der Jahreszeit und von der Körpertemperatur ab. Im Spätherbst sind die Schübe kurz, im Januar am längsten und am Ende der »Saison« wieder kurz. Diese Unterschiede sind auch bei gleichbleibender Temperatur vorhanden, hängen also nicht damit zusammen, daß es im Mittwinter am kältesten ist. Trotzdem, berücksichtigt man die Körpertemperatur, so findet man, daß die Schübe um so länger dauern, je kälter das Tier ist. Dies ist biologisch sinnvoll, denn bei einer Körpertemperatur von 25°C ist der Energieverbrauch etwa dreimal so groß wie bei 15°C (RGT-Regel). Außerdem ist der Energieaufwand zur völligen Wiedererwärmung im ersten Fall kleiner als im zweiten. Für das 25°C-Tier wird es also nicht nur notwendiger, sondern auch ökonomischer sein, öfter zu erwachen, um Nahrung aufzunehmen. Indessen erklärt der Nutzen eines Vorganges noch nicht seinen Mechanismus. Wenn das 25°C-Tier einen Stoffwechsel hat, der dreimal so intensiv ist wie beim 15°C-Tier, so häufen sich beim wärmeren Schläfer auch die Abfallprodukte in den Körperzellen und im Blut viel schneller an als beim zweiten Tier.

Wir wissen nicht, welche Stoffe es sind, die das entscheidende *innere Signal* darstellen. Es könnte sich um die Anreicherung von sauren Produkten (vgl. S. 91 u. 97) handeln oder um die Überhandnahme von Harnstoff, Kalzium, Magnesium oder Kalium im Blut oder in bestimmten Organen. Auch könnte eine Verarmung an Mineralstoffen in manchen Körperteilen von Bedeutung sein. Ebenso hat man an den sinkenden Blutzuckerspiegel gedacht. Entscheidend ist bei diesen Überlegungen, daß die Niere im Winterschlaf nur sehr unzulänglich arbeitet und infolgedessen den Organismus nicht zu reinigen vermag. Das

sogenannte »innere Milieu« muß sich also verändern. Dies müßte schließlich dazu führen, daß ein Schläfer stirbt, wenn man das Erwachen künstlich verhindert. Natürlich ist das leichter gesagt als getan, es sei denn, man zerstört durch eine Operation im Winterschlaf die sogenannte präoptische Area des Zwischenhirns. So behandelte Ziesel bleiben zehn Tage im Torpor und sterben danach; ein Erwachen ist nicht mehr möglich.

Es gibt noch weitere Versuchsergebnisse, die für die Wirkung angehäufter Stoffwechselprodukte sprechen. Berührungsreize, Stichreize, aber auch Injektionen von Kochsalzlösung, Kaliumchloridlösung oder von Adrenalin sind um so weckwirksamer, je weiter der Winterschlafschub fortschreitet. Am Anfang eines Schubes erwacht nur ein Teil der so behandelten Ziesel, am Ende werden alle geweckt. Wir können also zusammenfassen: Ein Schläfer ist um so leichter zu wecken, je stärker sich sein inneres Milieu mit der Dauer ununterbrochenen Torpors verändert hat.

Es wäre nun zu prüfen, an welchen Teilen des Organismus das veränderte innere Milieu sich auswirkt, damit ein Tier zum Erwachen kommt. Entweder entsteht eine direkte Reizung in den Hirnteilen, die für den Wachzustand oder für die normale Körpertemperatur verantwortlich sind, oder es werden Sinnesorgane gereizt, die dann über Nerven die Hirnzentren erregen. In beiden Fällen wäre das Erwachen *reflektorisch* ausgelöst. Wir müssen nur wissen, ob es Sinnesorgane gibt, die noch bei 2°C arbeiten.

Zunächst soll jedoch auf eine weitere Entdeckung eingegangen werden. Beim Streifenziel wurde ein sehr feiner Schlauch in die Hauptschlagader eingeführt und eingewunden. Das andere Ende des Katheters führte durch die Haut nach außen, es konnte nach Belieben geschlossen und geöffnet werden. Wenn Winterschlaf eingetreten war, wurden auf diesem Wege schwache Säuren, Basen, der Überträgerstoff Acetylcholin und andere Drogen in den Blutkreislauf eingebracht. Bei solchen künstlichen Veränderungen des inneren Milieus traten stets die gleichen Folgen ein: eine reflektorische Zusammenziehung vieler Muskeln, eine kurze Herzbeschleunigung und ein reflektorisches Atemzug. Alle diese Symptome beobachtet man

auch bei anderen Winterschläfern, wenn man sie durch äußere Sinnesreize weckt. Entscheidend war, daß es sich bei der Drogeninjektion gleichfalls um Reflexe handelte, ausgelöst durch eine Reizung unbekannter Sinnesorgane.

Nunmehr können wir also sagen, daß das Erwachen so ausgelöst wird, daß das veränderte innere Milieu Sinnesrezeptoren reizt oder überempfindlich macht; der entstehende Reflex leitet den »spontanen« Weckvorgang ein. Wahrscheinlich geht das besonders leicht, wenn die »innere Uhr« gerade die Alphaphase anzeigt.

Sinnesorgane verbinden den Organismus mit der Außenwelt und mit seiner eigenen »Innenwelt«. Weckversuche mit Licht, Geräuschen, Berührung haben bewiesen, daß manche Tierarten leicht und andere etwas schwerer aus dem Winterschlaf zu wecken sind. Unser Feldhamster reagiert in der Regel schon auf ein Antippen des Felles. Ziesel sind dagegen im allgemeinen etwas unempfindlicher. Näheres läßt sich erfahren, wenn man die Sinnesorgane und ihre Nervenfasern elektrophysiologisch untersucht, wie es schon beschrieben worden ist (vgl. S. 72 f.).

Kann ein Tier im Winterschlaf *hören*? Fledermäuse sind wahrscheinlich unterhalb 12°C taub, denn die nervösen Zentren des Mittelhirns – die hinteren Vierhügel – geben bei akustischer Reizung keine elektrische Antwort. Wahrscheinlich ist auch der Goldhamster taub, obgleich sich dieses Urteil nur aus Versuchen künstlicher Unterkühlung herleitet: Die sogenannten Reizfolgeströme des inneren Ohres verschwinden nämlich unterhalb 18,5°C. Bei Hörnchen scheint es anders zu sein, denn der winterschlafende Kalifornische Ziesel beantwortet akustische Signale noch bei einer Körpertemperatur von 5,8°C, indem er den Kopf bewegt und die Ohren »spitzt« (Ohrmuschelreflex). Beim Waldmurmeltier und beim Europäischen Ziesel kommen noch bei 6 bis 7°C auf der Großhirnrinde Hörreize an.

Der winterschlafende Hamster ist nicht nur *blind*, weil die Augenlider geschlossen sind, sondern weil die Netzhaut unerregbar ist. Das Auge beginnt erst auf Lichtblitze zu reagieren, wenn sich das Tier auf 10°C erwärmt hat. Erst dann lassen sich nämlich die langsamen elektrischen Spannungsschwankungen des Auges, das Elektoretinogramm (ERG), ableiten. Doch scheint er vorläufig immer

noch blind zu sein. Die Pupillenverengung bei einem Lichtreiz (Pupillenreflex) oder die Hemmung des Kältezitterns durch Lichtreize ist erst bei 15 bis 16°C möglich, und ein voll entwickeltes ERG tritt erst bei 25°C auf.

Die Sinneszellen von Auge und Ohr sind es wahrscheinlich nicht, die für das periodische Erwachen verantwortlich sind, denn sie lassen sich leicht durch Kälte außer Funktion setzen. Etwas besser steht es schon mit den *Hautsinnen*: Temperatur-, Druck- und höchstwahrscheinlich die Schmerzrezeptoren lassen sich durch Abkühlung nicht ganz blockieren. Dies geht schon daraus hervor, daß diese Sinnesreize sehr weckwirksam sind. Außerdem bestätigen es die Aktionsströme der Hautnerven unseres Hamsters: Die Kälte-, Druck- und Berührungsrezeptoren »feuern« noch bei einer Hauttemperatur von 0°C, und manche von ihnen sind so gut wie gar nicht durch Kälte zu beeinflussen (vgl. S. 74).

Noch wissen wir nicht, ob es die Hautrezeptoren wirklich sind, die durch die Veränderungen des inneren Milieus so überempfindlich werden, daß sie spontane Wecksalven abgeben. Jedoch könnten sie es sein.

Die dramatische Rückkehr ins tägliche Leben

Bei der Rückkehr aus der Lethargie in die Wirklichkeit kommt es darauf an, möglichst schnell warm zu werden. Das ist bei einem kleinen Tier, etwa von der Größe eines Hamsters oder Goldhamsters, im Lauf von zwei bis vier Stunden durchaus möglich. Ein Kolibri und eine Birkenmaus erwärmen sich sogar noch schneller, auch ohne äußere Kalorienzufuhr. Natürlich spielen Ausgangs- und Umgebungstemperatur immer eine Rolle: Je niedriger die Körpertemperatur und die Lufttemperatur sind, desto länger dauert es. Ein Kolibri wiegt nur wenige Gramm. Es ist daher leicht, eine so geringe Masse aufzuheizen. Ein Bär ist mit seinen 100 kg oder 300 kg ungefähr 100 000mal schwerer. Man müsste ihm schon beträchtlich mehr Energie zuführen, um ihn wieder auf 37 °C zu bringen. Außerdem haben die kleinen Tiere – bezogen auf die Masse ihres Körpers – einen wesentlich höheren Stoffwechsel, verfügen also über eine effektivere Heizkraft.

Anhand des Sauerstoffverbrauchs lassen sich recht interessante Vergleiche anstellen. Beispielsweise braucht ein Kolibri von 4 g für seine Wiedererwärmung von 10 °C auf 41 °C nur ein Fünfundachtzigstel der Energie, die er

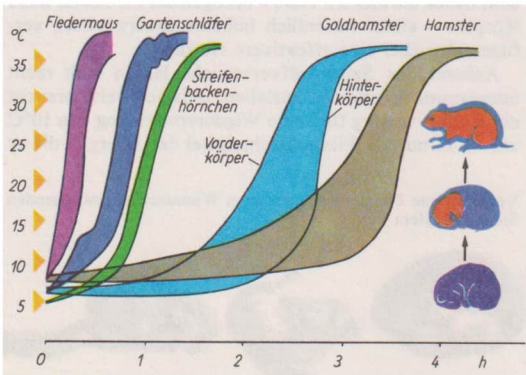
Verschiedene Phasen eines aus dem Winterschlaf erwachenden Siebenschläfers



sonst für 24 Stunden wachen Daseins benötigt. Dagegen würde ein ebenso stark abgekühlter Bär die Energie eines ganzen Tages (24 Stunden) für die Erwärmung aufwenden müssen. Um bei unserem früheren Topf- oder Kugelmodell (vgl. S. 62 ff.) zu bleiben: Ein großer Topf Suppe wird nicht so schnell warm wie ein kleiner. Deshalb wäre es auch für große Arten nicht sinnvoll, in Tages- oder Nachtschlaflethargie zu verfallen. Denn das Erwachen würde zu lange dauern, und es würde so viel Energie verschlingen, daß die »Ersparnisse« aus dem Torpor »draufgehen« müßten.

Während des Erwachens wird der Körper thermoregulatorisch in zwei Hälften »zerlegt«: in die Brust mit dem Kopf, den Ort der größten Wärmeproduktion und des steilsten Temperaturanstiegs, und in den Hinterkörper, in dem kaum Wärme entsteht und der zudem infolge einer allgemeinen Verengung der Blutgefäße zunächst vom Vorteil nicht erwärmt werden kann. Dadurch erreicht das Tier, daß die beheizte Masse am Anfang klein ist und daß das Gehirn besonders schnell wieder funktionstüchtig wird. Mißt man mit einem Thermometer den Anstieg der Körpertemperatur eines Hamsters in der Backentasche und im

Beim Erwachen aus dem Winterschlaf erwärmen sich kleine Tiere meistens schneller als große. Stets steigt die Temperatur des Vorderkörpers viel rascher an als die des Hinterkörpers (Umgebungstemperaturen 3,5 bis 7°C).



Enddarm, so entdeckt man im Verlauf des Erwachens Unterschiede von 20°C und mehr. Erst wenn der Kopf 30°C erreicht hat, wird die Gefäßsperre des Hinterkörpers mittels eines noch unbekannten Mechanismus ganz plötzlich aufgehoben, und nun steigt die Temperatur von Bauch und Hinterbeinen sehr schnell an.

Der zündende Funke bei der Entfaltung des Lebensfeuers zu neuer Glut ist ein allgemeiner *sympathischer Erregungsstoß*, der im Moment des Weckens den ganzen Körper durchzuckt. Er erreicht die Blutgefäße des Hinterkörpers und verengt sie; er trifft das Nebennierenmark und mobilisiert seine Hormone; er treibt die Herzfrequenz schlagartig in die Höhe, und schließlich durchpulst er das braune Fettgewebe und setzt eine außerordentlich große Verbrennung von Fett in Gang. Bis zu einer Kopftemperatur von 15°C bestreitet fast ausschließlich die zitterfreie Wärmebildung die Wiedererwärmung – also Herz und braunes Fett. Danach setzt ein geradezu dramatisches Muskelzittern ein.

Man kann etwa abschätzen, wieviel Wärmeanteile zitterfrei und wieviel durch Kältezittern entstehen: Bei Fledermäusen sind je nach Art 55% bis 85% zitterfrei, beim Goldhamster 40% und beim Siebenschläfer 20%. Der wirkliche Anteil des braunen Fettes beträgt allerdings weniger, nämlich ungefähr 25% bei Fledermäusen.

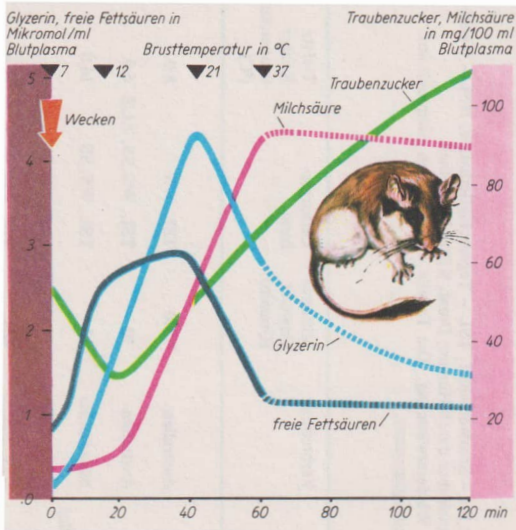
Einem erwachenden Schläfer steht das gesamte Ausmaß an gespeicherten *Energiereserven* zur Verfügung, und das Tier macht davon auch ausgiebig Gebrauch. Zunächst wird der noch vorhandene Blutzucker fast völlig verbraucht. Aber schon wenige Minuten nach dem Wecken beginnt er wieder anzusteigen. Außer den braunen und den weißen Fettreserven sowie Zucker und Glykogen muß auch das körpereigene Eiweiß erhalten: Die sogenannten freien Aminosäuren steigen im Blut schlagartig an; sie werden teilweise verbrannt und z. T. in Zucker umgewandelt.

Die Mobilisierung sämtlicher Reserven ist nur möglich, weil nach der sympathischen »Zündung« die Hormondrüsen in Aktion treten – soweit ihr rückgebildeter Zustand das erlaubt – und die gespeicherten Wirkstoffe ans Blut abgeben. Hand in Hand damit kommt es zu einer Aktivitätszunahme der Zellenzyme, die im Torpor gehemmt sind.

Allerdings – die Atmungskette (vgl. S. 60 u. 103) wird in wichtigen Organen wie Herz und braunem Fett entkoppelt und dadurch unwirksamer gemacht. Auf diese Weise sinkt relativ die ATP-Produktion, und es müssen mehr Nahrungsstoffe verbrannt werden. Dies gibt die erforderlichen großen Mengen an Wärme. Mehr Verbrennung erfordert mehr Sauerstoff, man erkennt es an der wogenden, heftigen Atmung des Tieres. Trotzdem reicht dies für den Bedarf nicht aus, so daß ein Großteil des Stoffwechsels durch Gärung gedeckt werden muß. Wie groß der Anteil ist, läßt sich nicht so genau abschätzen, vermutlich etwa 30 bis 50%. Nur dadurch erklären sich der rapide Anstieg der Milchsäure und die abnorme Säuerung des Blutes.

Wenn das Drama des Erwachens vorbei ist, pflegt sich das Tier zusammenzurollen und in einem normalen Schläfchen von den Anstrengungen zu erholen. Nur die Atmung ist zeitweilig noch tiefer als sonst, denn es muß ja die Sauerstoffschuld abgegolten werden, die bei der Erwärmung entstanden war.

Wir haben die engen Beziehungen zwischen Lethargie und biologischer Rhythmik bzw. dem Schlaf kennengelernt. Daneben spielten die instinktiven Verhaltensweisen eine Rolle, eng verknüpft mit den ökologischen Bedürfnissen der Tiere, wie Luftfeuchtigkeit und Umgebungstemperatur. Schließlich waren die physiologischen Gesichtspunkte von besonderer Wichtigkeit, denn sie sollten die veränderten Organfunktionen schildern. Dabei sahen wir ein außergewöhnliches Phänomen, das weder bei den anderen Säugetieren und Vögeln, noch bei den Wechselwarmen auftritt: die »zweite Homöothermie«. Von hier aus ist es nur ein kleiner Schritt zu stammesgeschichtlichen Betrachtungen: Wahrscheinlich hat sich die Fähigkeit zum Torpor mehrfach und unabhängig voneinander entwickelt. Der Winterschlaf ist also nicht von wechselwarmen Verfahren übernommen, sondern eine Neuerwerbung. Allerdings mußte dabei immer wieder die gleiche Grundvoraussetzung erfüllt sein: Die chemischen Lebensvorgänge in den Zellen des Warmblüterorganismus paßten sich an die tiefen Körpertemperaturen an. Darüber wissen wir noch nicht sehr viel, doch gerade hier eröffnet sich ein weites Gebiet für die Forschung, das vielleicht eines Tages auch



Der Gartenschläfer erwacht bei 6°C Umgebungstemperatur im Lauf einer Stunde aus dem Winterschlaf. Infolge explosiver Fettspaltung steigen freie Fettsäuren und Glycerin im Blut an, während der Abbau von Glykogen und Aminosäuren den Blutzucker erhöht. Ein Großteil der Energie wird durch Gärung gewonnen, wie der Anstieg der Milchsäure beweist.

für den Menschen selbst Bedeutung erlangen kann. Winterschlafforschung hat also nicht nur ihre Reize für Verhaltensforschung, Ökologie, Physiologie, Biochemie und Stammesgeschichte, sondern auch für die Medizin und sogar für die Weltraumfahrt. Denn möglicherweise wird es für den Menschen von Nutzen sein, den chemischen Mechanismus zu beherrschen, der die Verlangsamung der Lebensvorgänge bei den Winterschläfern und das Wiedererwachen bewirkt. So steht am Ende dieser Forschungsrichtung – wie so oft – auch hier der Mensch selbst, als Objekt und Nutznießer seines ewigen Forschungsdranges.

Tabelle 4. Die Verbreitung lethargischer Zustände

Zur Erklärung: WR – Winterruhe, WS – Winterschlaf, SS – Sommerschlaf, TSL – Tagesschlaflethargie, NSL – Nachtschlaflethargie, ALZ – andere lethargische Zustände – auslösbar durch Hunger, Durst, Kälte, Dunkelheit.
Die tiefste Körpertemperatur bezieht sich auf aktive Wiedererwärmung. Die Tabelle erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit der Angaben über Artenzahl und Verbreitungsgrenzen.

a) Säugetiere

Tierart	Verbreitung	Mittleres Gewicht (Gramm)	Lethargieform	Tiefste Körpertemperatur (°C)
Unterklasse Eileiger (Prototheria, Monotremata)				
Schnabeligel (<i>Tachyglossus aculeatus</i>)	Australien	3200	TSL, WS	8,9
Unterklasse Beuteltiere (Metatheria, Marsupialia)				
Dickschwanzschlafbeutler (<i>Cercaetus nanus</i>)	Australien	70	TSL, WS, SS, ALZ	6,0
Mausopossum oder Zwergbeutelratte (<i>Marmosa microtarsus</i>)	Südamerika	13	TSL, WS, SS	16,0
Unterklasse Höhere Säugetiere (Eutheria, Placentalia)				
Ordnung Insektenfresser (Insectivora)				
Familie Tanreks (Tenrecidae)				
Gewöhnlicher Igeltanrek (<i>Setifer setosus</i>)	Madagaskar	200	TSL, WS, ALZ	18,3
Telfairs oder Kleiner Igeltanrek (<i>Echinops telfairi</i>)	Madagaskar	200	TSL, WS, ALZ	11,0
Großer Tanrek (<i>Centetes ecaudatus</i>)	Madagaskar	800	WS	10,0

Familie Igel (Erinaceidae)

Igel oder Braunbrüstigel (*Erinaceus europaeus*)

Europa, westliches Asien 900 WS 1,3

Großohrigel (*Hemiechinus megalotis*)

Wüstenigel (*Paraechinus aethiopicus*)

Afghanistan 700 WS
Nordafrika 650 WS, SS (?)
Nordwestafrika, Südfrankreich 1000 WS 12,8
6,8

Algerischer oder Mittelmeerigel (*Aethechinus algirus*)

Ordnung Flattertiere (Chiroptera)

Großfledertiere, Flughunde (*Megachiroptera*)

Weißbäuchiger Röhrennasenflughund

(*Nyctimene albiventer*)

Neuguinea 21,3 TSL 25,0

Räuberischer Röhrennasenflughund (*Paranyctimene raptor*)

Kleinfledermäuse (*Microchiroptera*)

Familie Glattnasen-Freischwänze (Emballonuridae)

Grabflatterer

Taphozous melanopogon

Afrika, Australien, südliches Asien 26 TSL 28,0

Taphozous australis

Familie Hufeisennasen (Rhinolophidae)

Große Hufeisennase (*Rhinolophus ferrum-equinum*)

Australien 22 TSL 16,0

Europa, Afrika, Asien, Australien 18 TSL, WS 11,0

Kleine Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*)

Europa, Nordafrika, Vorderasien 6 TSL, WS 13,5

Tierart	Verbreitung	Mittleres Gewicht (Gramm)	Lethargieform	Tiefste Körpertemperatur (°C)
<i>Familie Vampyre (Desmodontidae)</i>				
Gemeiner Vampir (<i>Desmodus rotundus</i>)	Mittel- und Südamerika	30	TSL	20,0
<i>Familie Glattnasen (Vespertilionidae)</i>				
Mausohr (<i>Myotis myotis</i>)	weltweit	25	TSL, WS	3,0
Gesellschaftsfledermaus (<i>Myotis sodalis</i>)	Nordamerika	9	TSL, WS	5,0
Kleine Braune Fledermaus (<i>Myotis lucifugus</i>)	Nordamerika	9	TSL, WS	3,0
<i>Myotis advenus</i>	Australien	8	TSL	10,0
Spätfliegende oder Breitflügfledermaus (<i>Myotis serotinus</i>)	Europa, Nordafrika, Asien	25	TSL, WS	3,0
Ohrenfledermaus oder Braunes Langohr (<i>Plecotus auritus</i>)	Europa, Asien, Nordafrika	10	TSL, WS	3,0
Abendsegler (<i>Nyctalus noctula</i>)	Europa, Asien, Nordafrika	25	TSL, WS	3,0
Große Braune Fledermaus (<i>Eptesicus fuscus</i>)	weltweit	18	TSL, WS	3,0
Langflügfledermaus (<i>Miniopterus schreibersi</i>)	Europa, Afrika, Australien, Asien	15	TSL, WS	10,0
Australische Langflügfledermaus (<i>Miniopterus australis</i>)	Australien	6,5	TSL	26,7

Familie Bulldoggfledermäuse (Molossidae)

Tadarida loriae

Tadarida planiceps

Ordnung Nagetiere (Rodentia)

Familie Hörnchen (Scuridae)

Burunduk (Tamias sibiricus)

Östlicher Chipmunk (*Tamias striatus*)

Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*)

Bobak oder Steppenmurmeltier (*Marmota bobac*)

Sibirisches Murmeltier (*Marmota sibirica*)

Woodchuck oder Waldmurmeltier (*Marmota monax*)

Gelbbäuchiges Murmeltier (*Marmota flaviventris*)

Eisgraues Murmeltier (*Marmota caligata*)

Europäischer oder Einfarbiger Ziesel (*Citellus citellus*)

Perlziegel (*Citellus suslicus*)

Zwergziegel (*Citellus pygmaeus*)

Gelber Ziesel (*Citellus fulvus*)

Arktischer Ziesel (*Citellus undulatus*)

Richardson-Ziesel (*Citellus richardsoni*)

Australien
Australien

8,5
9,5

TSL
TSL

10,0
20,2

Sibirien
östliches
Nordamerika

100
100

WS
NSL (im
Winter),
WS, ALZ
WS

5,0

Europa:
Hochgebirge
Osteur., Asien
Sibirien
östliches
Nordamerika,
Alaska

4000
3000
3000
5000

WS, SS
WS
WS

3,0
3,0
etwa 3,0
3,0

westliches
Nordamerika
Nordamerika,
Alaska

4000
3000

WS
WS

5,0
etwa 3,0

Osteuropa
Osteuropa
Osteuropa,
Kasachstan
Zentralasien
Kanada, Alaska
Dakota

200
200
350
700
1000

WS
WS
WS, SS
WS, SS
WS
WS

0,2
etwa 1,0
3,0
0,5

Tierart	Verbreitung	Mittleres Gewicht (Gramm)	Lethargieform	Tiefste Körpertemperatur (°C)
Streifenziegel (<i>Citellus tridecemlineatus</i>)	zentrales Nordamerika	200	NSL (im Winter), WS	2,0
Mexikanischer Ziesel (<i>Citellus mexicanus</i>)	Zentralmexiko		WS, SS	
Kalifornischer Ziesel (<i>Citellus beecheyi</i>)	Kalifornien	200	NSL (im Winter), WS, SS	6,0
Rundschwanzziegel (<i>Citellus tereticaudus</i>)	westliches Nordamerika	200	NSL, WS	7,0
Mohaveziegel (<i>Citellus mohavensis</i>)	südwestliches Nordamerika	250	selten, SS WS, SS	7,0
Goldmantelziegel (<i>Citellus lateralis</i>)	westliches Nordamerika	250	NSL (im Winter), WS	0,5
Felsenziegel (<i>Citellus variegatus</i>)	westliches Nordamerika, Mexiko	200	WS	8,0
Schwarzschwanzpräriehund (<i>Cynomys ludovicianus</i>)	Nordamerika	400	WR	
Familie Taschenmäuse (<i>Heteromyidae</i>)				
Zwergtaschenmaus (<i>Perognathus longimembris</i>)	westliches Nordamerika	8	TSL(?), WS, SS, ALZ	5,0
Merriam-Taschenmaus (<i>Perognathus merriami</i>)	südwestliches Nordamerika		TSL	15,0

Kalifornische Taschenmaus (<i>Perognathus californicus</i>)	westl. Nordamer.	20	TSL, WS	15,0
Borstige Taschenmaus (<i>Perognathus hispidus</i>)	Texas	45	TSL	8,1
Blasse Känguruhmaus (<i>Microdipodops pallidus</i>)	westliches Nordamerika	15	WS, SS, ALZ	6,0
Merriam-Känguruhmaus oder Taschenspringer (<i>Dipodomys merriami</i>)	westliches Nordamerika	200	TSL, ALZ	15,0
Familie Wühler (<i>Cricetidae</i>)				
Hamster oder Feldhamster (<i>Cricetus cricetus</i>)	Europa, westliches Asien	350	WS	2,8
Goldhamster (<i>Mesocricetus auratus</i>)	Syrien	90	WS	2,5
Kleine Wüstenrennmaus (<i>Gerbillus gerbillus</i>)	Nordafrika		TSL, WS(?), ALZ	
Tristram-Wüstenmaus (<i>Meriones tristrami</i>)	Kleinasien	100	WR, WS(?)	
Amerikanische Zwergmaus (<i>Baiomys taylori</i>)	südwestliches Nordamerika, Mittelamerika	6	TSL, SS	22,0
Weißfußmaus (<i>Peromyscus leucopus</i>)	Kentucky	30	TSL (Winter)	17,0
Kaktusmaus (<i>Peromyscus eremicus</i>)	westliches Nordamerika	20	TSL (im Winter), SS	16,0
Hirschmaus (<i>Peromyscus maniculatus</i>)	Nordamerika	20	TSL	13,4
Familie Bilche oder Schlafmäuse (<i>Gliridae</i>)				
Siebenschläfer (<i>Glis glis</i>)	Europa, Kleinasien	110	TSL (im Winter), WS, SS	0,2
Baumschläfer (<i>Dryomys nitedula</i>)	Europa, Asien	60	WS	3,0
Gartenschläfer (<i>Eliomys quercinus</i>)	Europa, Kleinasien, N.-Afrika	90	WS, SS	2,0
Haselmaus (<i>Muscardinus avellanarius</i>)	Europa, Kleinasien		WS	0,2

Tierart	Verbreitung	Mittleres Gewicht (Gramm)	Lethargieform	Tiefste Körpertemperatur (°C)
<i>Familie Hüpfmäuse (Zapodidae)</i>				
Wiesenhüpfmaus (<i>Zapus hudsonius</i>)	Kanada, Alaska	25	WS	
Waldhüpfmaus (<i>Napaeozapus insignis</i>)	östliches Nordamerika, Kanada	27	WS	
Birkenmaus (<i>Sicista betulina</i>)	Europa, Asien	10	TSL (im Sommer), WS	4,0
Steppenbirkenmaus oder Streifenmaus (<i>Sicista subtilis</i>)	Europa, Asien	10	TSL (im Sommer), WS	
<i>Familie Springmäuse (Dipodidae)</i>				
Wüstenspringmaus (<i>Jaculus jaculus</i>)	Sahara	300	WS	
Pferdespringer (<i>Allactaga elater</i>)	Turkestan	45	WS	
<i>Alactagulus acontion</i>	Asien	40		
Rauhfußspringmaus (<i>Dipus sagitta</i>)	Asien	75	WS	
<i>Ordnung Raubtiere (Carnivora)</i>				
<i>Familie Bären (Ursidae)</i>				
Grizzlybär (<i>Ursus arctos horribilis</i>)	Nordamerika	250000	WR	31,5
Schwarzbär (<i>Ursus americanus</i>)	Nordamerika	150000	WR	31,0
Eisbär (<i>Thalarctos maritimus</i>)	Arktis	400000	WR	33,0

b) Vögel

Tiefste Körpertemperatur für passive Wiedererwärmung: +

Ordnung Nachtschwalben (*Caprimulgi*)

Familie Ziegenmelker (*Caprimulgidae*)

Ziegenmelker (*Caprimulgus europaeus*)

Poorwill (*Phalaenoptilus nuttallii*)

Ordnung Seglerartige (*Macrochires*)

Familie Segler (*Apodidae*)

Mauersegler (*Apus apus*)

Weißbrustsegler (*Aëronautes saxatilis*)

Familie Kolibris (*Trochilidae*)

Violettkehliger Kolibri (*Archilochus alexandri*)

Anna-Kolibri (*Calypte anna*)

Costa-Kolibri (*Calypte costae*)

Fuchskolibri (*Selasphorus rufus*)

Allen-Kolibri (*Selasphorus sasin*)

Dickschnabelkolibri (*Eugenes fulgens*)

Blaubrustkolibri (*Lampornis clemenciae*)

Europa	75	TSL, NSL	20,0/7,0+
Nordamerika	40	WS, ALZ	15,0/4,8+
Europa, Asien, Nordafrika	42	NSL, ALZ	20,0
Nord- und Mittelamerika	31	ALZ	20,0
Mittelamerika, Neumexiko	3	NSL	13,0
westliches Nordamerika	4	NSL	13,0/8,8+
westliches Nordamerika	3	NSL	13,0/8,0+
westliches Nordamerika	4	NSL	13,0
westliches Nordamerika	3	NSL	22,0
Mittelamerika	8	NSL	22,5
Mexiko	8	NSL	22,5

Tierart	Verbreitung	Mittleres Gewicht (Gramm)	Lethargieform	Tiefste Körpertemperatur (°C)
Grünkinkolibri (<i>Chlorestes notatus</i>)	Venezuela	3	NSL	31,0
Weißbauchamazilie (<i>Amazilia leucogaster</i>)	Nordost-Brasilien	4	NSL	32,0
Granatkolibri (<i>Eulampis jugularis</i>)	Kleine Antillen	8	NSL	18,0
Riesengnom (<i>Patagona gigas</i>)	Chile, Ecuador: Anden	19	NSL	21,4
Ordnung Mausvögel (<i>Coliidae</i>)				
Familie Mausvögel (<i>Coliidae</i>)				
Gestreifter Mausvogel (<i>Colius striatus</i>)	Südafrika	50	NSL	22,8
Ordnung Taubenvögel (<i>Columbae</i>)				
Familie Tauben (<i>Columbidae</i>)				
Inkataubchen (<i>Scardafella inca</i>)	westliches Nordamerika, Mittelamerika	45	NSL, ALZ	28,5/22,0+
Ordnung Greifvögel (<i>Accipitres</i>)				
Familie Neuweltgeier (<i>Cathartidae</i>)				
Truthahngerier (<i>Cathartes aura</i>)	Nord- und Südamerika	2230	NSL	34,0

»akzent« – die neue Taschenbuchreihe
mit vielseitiger Thematik:
Mensch und Gesellschaft,
Leben und Umwelt, Naturwissenschaft
und Technik. – Lebendiges Wissen
für jedermann, anregend und aktuell,
konkret und bildhaft.

Weitere Bände:

Vorstoß ins Ungewisse
Achtung, Roboter!
Oldtimer – Autos von einst
Sind wir allein im Weltall?
Der Sternhimmel
Aus dem Tagebuch der Erde
Kraftquell Kernenergie
Mensch und Tierwelt