

Jahreszeitliche Steuerung der Atmung von *Arianta arbustorum* (Gastropoda)

W. WIESER, H. FRITZ, und K. REICHEL

Institut für Zoophysiologie der Universität Innsbruck

Eingegangen am 7. Juli 1970

Seasonal Control of Respiration in *Arianta arbustorum* (Gastropoda)

Summary. 1. In *Arianta arbustorum* the Q_{10} of oxygen consumption varies with the season and with the state of activity of the animal. After hibernation and throughout spring, activity at 30° C is suppressed, resulting in Q_{10}^{20-30} -values of approximately 1.0. Not until summer does the average energy consumption at 30° increase, thus elevating the Q_{10} to more "normal" values around 1.8.

2. In spring and summer, highland animals are more active than lowland animals at 20° C, but not at 10 or 30°. Correspondingly, the ratio of Q_{10}^{10-20} of the populations is 2.7:1.9, that of Q_{10}^{20-30} is 1.3:1.8.

3. Acclimatization of animals to different temperatures did not produce detectable effects on oxygen consumption of whole animals or of some of their tissues.

4. The temperature relationships of the respiration of foot and hepatopancreas tissues do not vary with season or with other ecological factors, the Q_{10} ranging from 1.6 to 2.1. However, from about mid-October to spring the *rate* of respiration of the foot tissue drops to 50—60% of that measured in summer.

5. In October the succinoxidase activity of the hepatopancreas also drops to 40—70% of the summer values.

6. Even supercooled animals in winter recover their metabolic activity rapidly when exposed to higher temperatures. The energy consumption of the hepatopancreas tissue is as high in hibernating animals as it is in active animals in summer. When supercooled animals are reactivated for 4—7 days at 30°, however, the Q_{O_2} of the hepatopancreas is significantly higher than in animals investigated at any other time of the year; however, in this condition the respiration of *whole animals* at 30° C is still suppressed.

7. From the experimental findings the following conclusions can be drawn:

a) The activity of the animals at different temperatures depends on the season. At 20° C maximum activity is attained a few days after activation from the hibernating state, but at 30° not until summer. This metachronous course of temperature dependency of the animals' activity is correlated with seasonal changes of soil temperature and accounts for the low Q_{10} 's in spring.

b) The change in temperature relationship, so characteristic of whole animals, is centrally regulated and does not occur on the cellular or on the subcellular level of organization.

c) The level of energy consumption of active animals at 30° C seems to depend on the intervention of a central factor, whereas energy consumption at 20° is nearly constant throughout the active period of the year.

d) The optimal range of temperature varies with the season and is characterized by *high* temperature coefficients of respiration. This suggests that for poikilothermic

animals a rapid *increase* of activity metabolism with increasing temperature may be just as important as the *maintenance* of basal metabolism despite changing ambient temperatures.

Zusammenfassung. 1. Der Q_{10} des Sauerstoffverbrauches von *Arianta arbustorum* verändert sich in Abhängigkeit vom Aktivitätszustand der Tiere und von der Jahreszeit. Nach künstlicher Aktivierung aus dem Winterschlaf und im Frühjahr liegt der Q_{10}^{20-30} um 1,0, was auf Unterdrückung der Aktivität bei 30° C zurückzuführen ist. Erst im Sommer nimmt der mittlere Q_{O_2} bei 30° zu, so daß „normale“ Q_{10} -Werte um 1,8 erreicht werden.

2. Die Tiere der Hochlandpopulation sind im Frühjahr und Sommer bei 20° C stets deutlich aktiver als die Tieflandtiere, bei 10 und 30° jedoch nicht. Der Q_{10}^{10-20} verhält sich dementsprechend bei den beiden Populationen wie 2,7:1,9, der Q_{10}^{20-30} wie 1,3:1,8.

3. Akklimatisation an verschiedene Haltungstemperaturen konnte weder bei der Gesamt- noch bei der Gewebeatmung nachgewiesen werden.

4. Die Temperaturbeziehungen der Atmung von Fuß- und Hepatopankreasgewebe zeigen keine systematischen Veränderungen mit der Jahreszeit oder mit anderen ökologischen Faktoren. Der Q_{10} liegt zwischen 1,6 und 2,1. Der Q_{O_2} des Fußgewebes beträgt hingegen bei allen Versuchstemperaturen ab Mitte Oktober bis zum Frühjahr nur 50—60% der Sommerwerte.

5. Die Succinoxidase-Aktivität des Hepatopankreas fällt im Oktober ebenfalls auf 40—70% der Sommerwerte.

6. Selbst im Winter unterkühlte Tiere sind im Labor sehr schnell zu aktivieren. Ihr Hepatopankreas hat zunächst eine ebenso hohe Stoffwechselrate wie das normal aktiver Tiere im Sommer. Nach 4—7tägiger Aktivierung der Tiere bei 30° C ist der Q_{O_2} des Hepatopankreasgewebes jedoch signifikant höher als zu jeder anderen Jahreszeit, obwohl die *Ganztieratmung* bei 30° zu dieser Zeit noch unterdrückt ist.

7. Aus den experimentellen Befunden wurden folgende Schlüsse gezogen:

a) Die Aktivität der Tiere bei verschiedenen Umwelttemperaturen ist von der Jahreszeit abhängig. Bei 20° erreichen die Tiere ihre Maximalaktivität schon wenige Tage nach der Aktivierung aus dem Winterschlaf; bei 30° erst im Sommer. Dieser metachrone Verlauf der Temperaturabhängigkeit der tierischen Aktivität ist mit dem jahreszeitlichen Gang der Bodentemperaturen korreliert. Er ist auch verantwortlich für die niederen Q_{10} -Werte im Frühjahr.

b) Diese Temperaturbeziehungen der Ganztiere sind zentral gesteuert und lassen sich auf keinem anderen Organisationsniveau nachweisen. Die Maximalatmung der Gewebe, wie sie *in vitro* gemessen wird, muß *in vivo* bei verschiedenen Temperaturen in verschiedenem Ausmaße unterdrückt sein.

c) Das Niveau des Energieverbrauches aktiver Tiere bei 30° C scheint über zentrale Steuerfaktoren verstellbar zu sein, während der Energieverbrauch bei 20° eine fast konstante Größe darstellt.

d) Hohe Temperaturkoeffizienten der Atmung finden sich vor allem im jeweils *optimalen* Temperaturbereich der untersuchten Populationen. Dies deutet darauf hin, daß es für poikilotherme Tiere unter Umständen ebenso wichtig sein mag, bei Erwärmung den Aktivitätsstoffwechsel möglichst rasch *anzukurbeln*, wie den Erhaltungsstoffwechsel *konstant zu halten*.

Einleitung

Die Temperaturbeziehungen des Stoffwechsels poikilothermer Tiere sind in den letzten Jahrzehnten ausführlich untersucht worden. Diese

Untersuchungen haben in den 50er Jahren zu der wichtigen Schlußfolgerung geführt, daß wechselwarme Tiere ihren Stoffwechsel unter Umständen so regulieren können, daß sie nach jeweils längerer Akklimatisationsdauer bei verschiedenen Temperaturen ungefähr gleich viel Energie verbrauchen (Schlieper, 1950; Bullock, 1955; Precht et al., 1955; Prosser, 1958). Diese „Translation“ — in der Terminologie von Prosser (1958) — der Reaktions-Temperatur-Kurve nach länger dauernder Akklimatisation an eine Vorbehandlungstemperatur ist experimentell gut belegt. Die für das Phänomen verantwortlichen Mechanismen sind jedoch noch ungeklärt (s. hierzu u. a. Hochachka und Somero, 1968). Wesentlich problematischer sind kurzfristige Regulationen der Geschwindigkeit einer Reaktion nach Temperaturänderungen, die eine scheinbare Temperaturunabhängigkeit der Reaktion, also einen Q_{10} von etwa 1,0 und damit eine „Rotation“ der RT-Kurve zur Folge haben. In diesem Fall sind nicht nur die zugrunde liegenden Mechanismen ungeklärt, sondern die Existenz des Phänomens selbst wird bis in die letzte Zeit immer wieder bezweifelt (Tribe und Bowler, 1968; Mangum und Sassman, 1969).

Weitere Unklarheiten entstehen bei den Versuchen, nachgewiesene Veränderungen der Temperaturbeziehungen eines poikilothermen Organismus ökologisch zu interpretieren, denn sowohl hohe wie niedere Q_{10} -Werte lassen sich nach Wunsch als adaptive Merkmale des Stoffwechsels deuten.

Sinnvolle Antworten auf die hier angedeuteten Probleme lassen sich wahrscheinlich nur geben, wenn die Temperaturbeziehungen eines poikilothermen Organismus nicht als isolierte Daten vorliegen, sondern Teil seiner Lebensgeschichte bilden. Nur wenn Veränderungen dieser Temperaturbeziehungen mit verschiedenen Phasen des Lebenszyklus, sowie mit jahreszeitlichen und anderen ökologischen Veränderungen des Lebensraumes in Zusammenhang gebracht werden können, lassen sich über den adaptiven Wert irgendeines Q_{10} Aussagen machen.

Weiter muß man sich darüber im klaren sein, ob eine charakteristische RT-Beziehung als ein molekulares, reaktionskinetisches oder als ein komplexes organismisches Phänomen anzusehen ist. Nur in ersterem Fall ist man berechtigt, Q_{10} -Werte in Aktivierungsenergien (μ -Werte) umzurechnen. In letzterem Fall stellt der Q_{10} bloß eine Verhältniszahl für die Geschwindigkeit eines komplexen Prozesses bei 2 Temperaturen und damit ein Merkmal des gegebenen Prozesses dar.

Wir haben die Temperaturbeziehungen einer starken klimatischen Schwankungen ausgesetzten poikilothermen Art im Laufe eines Jahreszyklus untersucht, um zu erfahren, ob sich systematische Veränderungen der Temperaturbeziehungen nachweisen und mit ökologischen Variablen in Beziehung bringen lassen.

Weiter wollten wir herausfinden, in welcher Form sich derartige Veränderungen der Temperaturbeziehungen — falls sie sich nachweisen lassen — auf dem organischen, zellulären und subzellulären Organisationsniveau des Organismus ausdrücken, um so Hinweise auf die Funktion zentraler Steuermechanismen zu erhalten.

Die Wahl der Versuchstierart wurde durch deren große vertikale Verbreitung mitbestimmt, die es erlaubte, Populationen mit einer Höhendifferenz des Vorkommens von beinahe 2000 m zu vergleichen.

Die Untersuchung wurde durch Mittel gefördert, die der *Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung* in Österreich (Projekt Nr. 645) zur Verfügung gestellt hat.

Material und Methoden

Tiermaterial. Populationen von *Arianta arbustorum* stammen entweder aus der Umgebung von Innsbruck („Tieflandpopulationen“) oder von zwei höher gelegenen Lokalitäten der nördlichen Kalkalpen, der Seegrube bei Innsbruck (2200 m) und dem Rofangebirge am Achensee (2300 m). Diese beiden Populationen werden im folgenden als „Hochlandpopulationen“ bezeichnet werden.

Haltung und Aktivierung. Die Tiere wurden bei Zimmertemperatur in Keramiktöpfen gehalten, mit Karotten und Salat gefüttert und in Abständen besprüht. Wenn nicht anders angegeben, kamen die Tiere direkt aus der Tierhaltung zur Messung. Daneben verwendeten wir 3 Formen der Vorbehandlung: Für *Akklimationsversuche* wurden Individuen zwischen 1 und 2 Wochen bei verschiedenen Temperaturen in Kulturschalen gehalten und zwar in einem Kühlbrutschrank bei 2—4° C, in einem Kühlschranks bei 4—6° und in zwei thermostatisierten Schränken bei 15 und bei 20° C. Für die Bestimmung des Stoffwechsels bei *Winterruhe* wurden die Tiere zwischen November und Februar in einem Kühlbrutschrank bei 2—4° C Kurztag (16 D/8 L) gehalten. Für *Aktivierungsversuche* schließlich wurden die bei tiefer Temperatur und Kurztag (KT) gehaltenen Individuen in einen Thermostaten von 30° C transferiert und dort bis zu 7 Tage lang einer warmfeuchten Atmosphäre ausgesetzt.

Gesamtatmung. Messungen in volumetrischen Respirometern nach Scholander (s. Wieser, 1962; Nopp, 1965), bei 10, 20 und 30° C, jeweils nach Istündiger Akklimation bei der Versuchstemperatur. In den Respirometern verhielten sich die Tiere entweder ruhig oder sie krochen herum. Messungen mit sprunghaften Veränderungen der Sauerstoffaufnahme wurden verworfen. Der mittlere Q_{O_2} einer Gruppe von Individuen repräsentiert somit deren *mittlere Gesamtaktivität* in den Respirometern. Es wurden nur adulte, etwa gleichgroße Tiere mit einem mittleren Gesamtgewicht von 1,7 g verwendet.

Gewebeatmung. Der Fuß wurde abgeschnitten, das Hepatopankreas durch Aufklopfen und Entfernen der obersten Schalenwindung freigelegt, jedoch nur der obere Teil des Organs (bis zur 1. Darmwindung) verwendet. Die zueinandergehörigen Gewebe zweier Individuen wurden gepooled und mit Hilfe eines Skalpells durch ein Braun Sixtant Scherblatt passiert. In einigen Fällen wurden auch Gewebeschnitte mit einer Rasierklinge angefertigt, wobei sich zeigte, daß Brei- und Schnitattmung nicht signifikant voneinander abwichen. Messung des O_2 -Verbrauches mittels Standard-Warburg-Methode bei 10, 20 und 30° C.

Lösung A: Mollusken-Ringer nach Jullien et al. (1955): 1,148 g NaCl, 0,03 g KCl, 0,291 g $CaCl_2$ auf 100 ml a. d.

Lösung B: 7 ml 0,2 m NaOH, 3,55 ml 0,2 m Bernsteinsäure.

Ansatz: 10 ml Lösung A, 10 ml Lösung B, 0,2 g D-Glucose; davon je 2 ml in ein Reaktionsgefäß, 200 μ l einer 10%igen KOH im Mittelgefäß.

Aktivität des Succinoxidase-Systems. Manometrische Bestimmung des von Homogenaten verbrauchten Sauerstoffs, unter Zusatz von Succinat, im wesentlichen wie von Potter angegeben (s. Umbreit, Burris and Stauffer, 1964), also unter der Annahme, daß mit Succinat und Cytochrom C als Substraten die Succinoxidase-Aktivität der limitierende Faktor des Elektronen-Transport-Systems ist.

Lösung A: Phosphatpuffer m/15, pH 7,4.

Lösung B: 0,5 m Na-Succinat (11,8 g Bernsteinsäure auf 200 ml a. d. und 4 g NaOH auf 200 ml a. d., 1:2 gemischt).

Lösung C: $4 \cdot 10^{-3}$ m $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (0,059 g/100 ml a. d.).

Lösung D: 10^{-4} m Cytochrom C (Fluka, Buchs): 3,7 mg in 2,7 ml Phosphatpuffer, vor jedem Versuch neu angesetzt.

Lösung E: Homogenat eines Hepatopankreas in 0,8 ml Phosphatpuffer, im Potter-Elvehjem Glas-Homogenisator hergestellt.

Ansatz: In jeweils ein Reaktionsgefäß pipettieren: Lösung A 1 ml, Lösung B 0,3 ml, Lösung C 0,3 ml, Aqua dest. 0,4 ml; nach der Präparation des Gewebes hinzufügen: Lösung D 0,4 ml, Lösung E 0,6 ml.

Gesamtstickstoff. Kjeldahl-Standardmethode. Aufschluß des Inhaltes eines Warburg-Reaktionsgefäßes in 3 (für Gewebeprei) oder 2 (für Homogenat) ml konz. H_2SO_4 und 1 ml H_2O_2 . Photometrische Bestimmung des Ammoniaks mit Nessler-Reagens (Merck) bei 410 nm.

Proteinbestimmung. Nach Folin-Ciocalteu mit Merck-Reagentien.

Ergebnisse

1. Systematische Veränderungen von Q_{O_2} und Q_{10} der Gesamtatmung

Die Gesamtatmung von *A. arbustorum* wurde an 443 Vertretern zweier Populationen (Hochland und Tiefland) in der Zeit zwischen Juni 1968 und August 1969 bei 3 Experimentalttemperaturen gemessen. Die Ergebnisse sind in Abb. I und Tabelle I zusammengefaßt. Die Temperaturbeziehungen der Gesamtatmung dieser Art sind nicht konstant, sondern zeigen einige charakteristische und reproduzierbare jahreszeitliche Veränderungen. Weiterhin unterscheiden sich die beiden Populationen in zumindest *einem* Merkmal der Temperaturbeziehungen ihres Q_{O_2} voneinander.

Die *zeitlichen* Veränderungen der Temperaturbeziehungen lassen sich folgendermaßen definieren:

Nach Aktivierung der Tiere aus dem Winterschlaf durch hohe Temperatur und Luftfeuchtigkeit (s. S. 65) erreicht die mittlere Aktivität der Tiere bei einer Versuchstemperatur von 20° C schneller ihr feststellbares Jahresmaximum als bei 30° C. Die Atmung winterschlafender Tiere beträgt bei 20° C etwa 50 μ l O_2 /g/Std. Nach Aktivierung erreichen die Tiere innerhalb von 1—2 Tagen den Mittelwert von 120—130 μ l O_2 /g/Std, den sie im Laufe des ganzen Jahres ziemlich genau beibehalten. Bei 30° C nimmt die Atmung vom Winterruhe-niveau von etwa 74 μ l

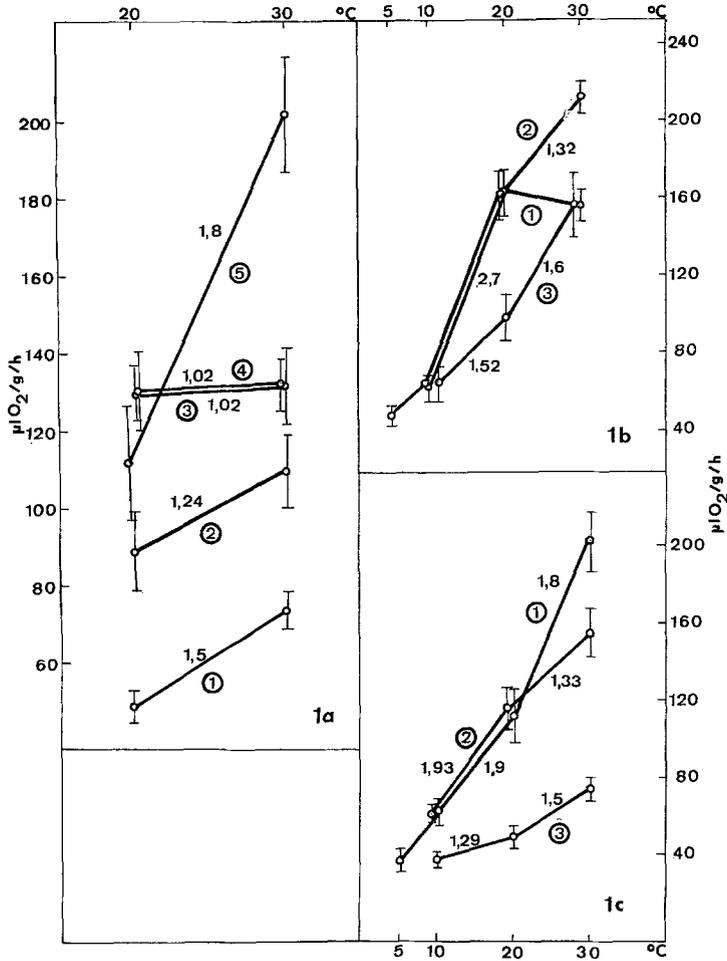


Abb. 1a—c. Gesamtsauerstoffverbrauch (in $\mu\text{l O}_2/\text{g}$ Frischgewicht/Std) zweier Populationen von *Arianta arbustorum* in Abhängigkeit von der Temperatur, dem Aktivitätszustand der Tiere und der Jahreszeit. Die Q_{10} -Werte sind neben den Kurven angegeben. a Veränderungen des $Q_{10}^{20-30^\circ}$ bei Tieren der Tieflandpopulation zwischen Winterschlaf und Sommerzustand. 1 Einkapselte Wintertiere, I/II; 2 wie oben, nach 1—4 Std Aktivierung bei 30°C , Anfang III; 3 wie oben, nach 17—18 Std Aktivierung; 4 Freilandtiere, IV; 5 Freilandtiere, VII—IX. b Jahreszeitliche Serie der Hochlandpopulation. 1 VI bis Anfang VII; 2 Mitte VII bis Mitte VII; 3 X, nach Bildung eines Häutchens. c Jahreszeitliche Serie der Tieflandpopulation. 1 Ende VII bis Mitte IX; 2 Mitte IX bis Mitte X; 3 I/II, eingekapselte Wintertiere. Die Kreise repräsentieren Mittelwerte (s. Tabelle 1), die senkrechten Striche den einfachen Stichprobenfehler des Mittelwertes

Tabelle 1. Die Gesamtatmung (in $\mu\text{l O}_2/\text{g Frischgewicht/h}$) verschiedener Gruppen von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von Temperatur, Jahreszeit und Aktivitätszustand. Mittelwerte, Stichprobenfehler der Mittelwerte (S.E.) und Anzahl der Messungen sind angegeben

	Meßtemperatur		
	10°	20°	30°
<i>Tiefland</i>			
1. Ende VII bis Mitte IX, 1968	63,5 ± 4,3 (10)	112 ± 14,2 (20)	203,5 ± 15,0 (30)
2. Mitte IX bis Mitte X, 1968	60,1 ± 2,6 (7)	116 ± 10,5 (25)	155,0 ± 11,0 (33)
3. I/II, 1969, eingekapselt (bei 2—4° C und KT gehalten)	38,0 ± 2,7 (12)	49 ± 4,0 (29)	73,9 ± 4,7 (24)
4. nach 1—4 Std Aktivierung	—	88,6 ± 10,9 (20)	110,0 ± 9,6 (17)
5. nach 17—48 Std Aktivierung	—	129,0 ± 8,3 (14)	132,0 ± 10,5 (14)
6. IV, 1969	73,0 ± 2,4 (7)	130,0 ± 10,0 (9)	132,0 ± 7,5 (11)
7. VII—VIII, 1969, Labor, 16L/8D	—	121,0 ± 5,9 (20)	161,0 ± 8,0 (25)
<i>Hochland</i>			
8. VI—VII, 1968	60,1 ± 4,9 (10)	163,0 ± 11,3 (10)	155,0 ± 7,6 (10)
9. Mitte VII bis Mitte IX, 1968	—	160,5 ± 12,0 (30)	212,0 ± 6,7 (20)
10. X, 1968, nach leichtem Einkapseln aktiviert	64,2 ± 9,2 (15)	97,5 ± 12,0 (13)	156,0 ± 15,7 (10)

$\text{O}_2/\text{g}/\text{Std}$ innerhalb eines Tages ebenfalls auf etwa $130 \mu\text{l}$ zu. Dieses Aktivitätsniveau wurde in der Untersuchungsperiode von Tieflandtieren etwa bis April, von Hochlandtieren bis Juni beibehalten. Erst im Sommer werden die Tiere durch eine Experimentaltemperatur von 30°C zu einer weiteren Steigerung ihrer Aktivität angeregt und sie veratmen dann im Mittel ca. $200 \mu\text{l O}_2/\text{g}/\text{Std}$.

Diese verspätete Reaktion der Tiere auf einen Temperaturreiz von 30° führt dazu, daß es Übergangsperioden nach dem Aufwachen aus der Winterruhe gibt, die durch Q_{10}^{20-30} -Werte von ca. 1,0 charakterisiert sind, in denen also die Gesamttätigkeit der Tiere im Bereich zwischen 20 und 30° nahezu unabhängig von der Temperatur zu sein scheint.

Im Spätsommer und Herbst nimmt dann die mittlere Gesamtatmung bei 30° wieder etwas ab, während die 20°-Atmung unverändert um 120 µl O₂ schwankt, was zu einem Absinken des mittleren Q₁₀ vom sommerlichen Wert von 1,8 auf etwa 1,3 führt (Abb. 1).

Was die räumlichen Unterschiede in den Temperaturbeziehungen der Gesamtatmung betrifft, so verbrauchte die Hochlandpopulation bei einer Versuchstemperatur von 20° im Frühjahr und Sommer wesentlich mehr Sauerstoff als die Tieflandpopulation, während sich bei 10° und bei 30° keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen nachweisen ließen.

Die Hochlandpopulation ist somit gegenüber der Tieflandpopulation während des Frühjahrs und Sommers durch einen hohen Q₁₀^{10-20°} (2,7 gegen 1,9), während des Sommers durch einen niederen Q₁₀^{20-30°} (1,3 gegen 1,8) ausgezeichnet.

2. Akklimation

Um Veränderungen von Temperaturbeziehungen in längerwährenden Versuchsserien richtig interpretieren zu können, muß zuerst die Frage geklärt werden, ob sich die Versuchstiere an unterschiedliche Vorbehandlungstemperaturen akklimatisieren können (Precht et al., 1955; Precht, 1968; Prosser, 1958). In Tabelle 2 sind die Ergebnisse dreier Versuchsserien zusammengefaßt, in denen verschiedene Gruppen von Individuen mindestens 1 Woche lang an verschiedene Temperaturen angepaßt

Tabelle 2. Gesamtatmung (in µl O₂/g/h) und Gewebeatmung (in µl O₂/mg N/h) von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von der Akklimationstemperatur. Akklimationsdauer mindestens 1 Woche. Keiner der Unterschiede ist signifikant. Mittelwerte, Stichprobenfehler der Mittelwerte (S.E.) und Anzahl der Messungen sind angegeben

Akklimationstemperatur	Experimentaltemperatur			
	20°	<i>p</i> (<i>t</i> -Test)	30°	<i>p</i> (<i>t</i> -Test)
<i>1. Ganztiere, 1968</i>				
5°	101 ± 12 (10)	0,15—0,10	212 ± 14 (10)	0,25—0,20
15°	123 ± 16 (10)		199 ± 11 (22)	
<i>2. Ganztiere, 1969</i>				
2—4°	129 ± 3 (10)	0,15—0,10	177 ± 10 (10)	0,15—0,10
20°	121 ± 6 (20)		161 ± 8 (25)	
<i>3. Hepatopancreasgewebe</i>				
KT, 2—4°	10,6 ± 1,9 (13)	0,25—0,20	18,8 ± 1,0 (17)	0,25—0,20
Raumtemp.	12,1 ± 1,0 (13)		20,1 ± 1,5 (26)	

wurden und deren Gesamt- oder Gewebeatmung dann bei 20 und 30° C gemessen wurde. Es zeigt sich, daß die Stoffwechselunterschiede verschieden akklimatisierter Tiere samt und sonders nicht signifikant sind. Ebenso fanden wir, daß sich der Q_{O_2} bei 10, 20 und 30° von Tieren, die zwischen Frühjahr und Sommer im Freiland gesammelt und innerhalb von Stunden zur Messung kamen, überhaupt nicht unterschied von dem gleichzeitig gemessener Tiere, die vorher mindestens 1 Woche lang bei 2—4° oder bei 20° im Labor gehalten worden waren. Da diese Befunde mit dem Ergebnis von Nopp (1965) übereinstimmen, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches *A. arbustorum* zu keiner Akklimatisation des Stoffwechsels an verschiedene Vorbehandlungstemperaturen fähig zu sein scheint.

3. Temperaturbeziehungen der Atmung auf zellulärem und subzellulärem Organisationsniveau

Es erhebt sich nun die Frage, ob die angeführten zeitlichen Veränderungen und räumlichen Unterschiede der Temperaturbeziehungen von *A. arbustorum* ein zentral gesteuertes Merkmal der Gesamtatmung sind, oder ob sie sich auch auf tieferen Organisationsniveaus nachweisen lassen.

Wie den in Tabelle 3 zusammengefaßten Daten zu entnehmen ist, variieren die Temperaturbeziehungen des Stoffwechsels sowohl auf zellulärem (Atmung von Gewebebrei) wie auf subzellulärem (Succinoydase-Aktivität des Hepatopankreashomogenates) Organisationsniveau im Jahreszyklus nur wenig. Die $Q_{10}^{20-30^\circ}$ -Werte liegen meist zwischen 1,6 und 1,9, bei den Tieren im November und Dezember noch etwas höher. Daraus ist wohl zu folgern, daß die Veränderungen der Gesamtatmung von *A. arbustorum* mit dem charakteristischen Gang der Q_{10} -Werte von 1,0—1,8 auf komplexe, zentral gesteuerte Vorgänge im Organismus zurückführbar sein müssen.

Allerdings lassen sich auf zellulärem und subzellulärem Niveau bei einer gegebenen Temperatur Veränderungen der *Geschwindigkeit* der Sauerstoffaufnahme nachweisen, die mit dem Jahreszeitenzyklus und dem Aktivitätszustand der Tiere in Beziehung stehen. Folgende Veränderungen konnten mit Sicherheit festgestellt werden:

a) Die Aktivität des Succinoydase-Systems des Hepatopankreashomogenates fällt bei allen Versuchstemperaturen im Oktober auf etwa 40—70% der Sommerwerte ab. Bei eingekapselten und winterruhenden Tieren ist die Aktivität des Enzyms dann nur mehr unwesentlich geringer. Die Atmung des Gewebebreies des Hepatopankreas zeigt jedoch keine derartigen jahreszeitlichen Veränderungen, woraus zu folgern wäre, daß diese subzelluläre Veränderung auf zellulärem Niveau kompensiert wird.

Tabelle 3. Sauerstoffverbrauch (in $\mu\text{l/mg N/h}$) und $Q_{10}^{20-30^\circ}$ von Geweben verschiedener Gruppen von *A. arbustorum* in Abhängigkeit von Temperatur, Jahreszeit und Aktivitätszustand. A. Gewebebrei oder Schnitte von *Hepatopancreas* (Hep.) und *Fuss*. B. Homogenat von *Hepatopancreasgewebe* unter Bedingungen, die den Q_{O_2} zum Ausdruck der *Succinocytase-Aktivität* machen
Mittelwerte, Stichprobenfehler der Mittelwerte (S.E.) und Anzahl der Messungen sind angegeben.

		Q_{O_2} bei				$Q_{10}^{20-30^\circ}$	
		10°		20°		30°	
		Hep.	Fuß	Hep.	Fuß	Hep.	Fuß
<i>A. Gewebebrei</i>							
<i>Tief- und Hochland</i>							
1.	Mitte VIII bis Anfang X, 1968	6,5 ± 0,8 (8)	6,3 ± 0,9 (11)	12,1 ± 1,0 (13)	11,2 ± 0,6 (10)	20,1 ± 1,5 (26)	21,3 ± 1,5 (26)
2.	Mitte bis Ende X, 1968	—	—	11,3 ± 0,7 (14)	19,5 ± 1,2 (22)	—	1,73
<i>Tiefland</i>							
3.	Mitte XI bis Mitte XII, 1968 leicht eingekapselt (bei 2–4° C und KT gehalten)	—	—	9,9 ± 0,6 (21)	7,0 ± 0,3 (21)	21,0 ± 1,5 (16)	14,3 ± 0,6 (35)
4.	Mitte XII bis Ende II, eingekapselt (bei 2–4° C und KT gehalten)	—	—	10,6 ± 1,9 (15)	6,7 ± 1,5 (7)	18,8 ± 1,0 (17)	11,0 (7)
<i>Hochland</i>							
5.	VI, 1968 (Grainger, 1969)	—	—	—	—	21,6 ± 1,9 (10)	11,3 ± 1,4 (10)
<i>B. Succinocytase des Hepatopancreas</i>							
<i>Tief- und Hochland</i>							
1.	VIII bis IX, 1968	17,4 ± 1,7 (5)	23,9 ± 1,1 (19)	—	—	39,6 ± 1,2 (24)	1,66
2.	X, 1968	7,7 ± 0,7 (11)	16,3 ± 1,1 (10)	—	—	27,6 ± 2,0 (18)	1,69

Tabelle 4. *Sauerstoffverbrauch des Hepatopankreasgewebes von A. arbustorum bei 30° C zu verschiedenen Jahreszeiten und unter dem Einfluß mehrtätiger Wärmeaktivierung im Winter*

Mittelwerte, Stichprobenfehler der Mittelwerte (S. E.) und Anzahl der Messungen sind angegeben.

	Q_{O_2} ($\mu\text{l O}_2/\text{mg N/h}$)	p (t -Test)
Tiefland, VIII—X	$18,6 \pm 1,7$ (14) }	0,10
Hochland, VIII—X	$21,5 \pm 1,4$ (12) }	
Tiefland, XI/XII, leicht eingekapselt	$21,0 \pm 1,5$ (16) }	0,15—0,10
wie oben, 1—5 Tage wärmeaktiviert	$23,0 \pm 1,0$ (32) }	
Tiefland, I/II, fest eingekapselt	$18,8 \pm 1,0$ (18) }	< 0,0005
wie oben, 4—7 Tage wärmeaktiviert	$28,7 \pm 1,3$ (15) }	

b) Die Atmung des Hepatopankreasgewebes bei 30° C liegt im Jahreslauf und bei den beiden untersuchten Populationen ziemlich konstant um $20 \mu\text{l O}_2/\text{mg N/Std}$ —, mit einer einzigen Ausnahme: das Gewebe der aus Winterruhe aktivierten Tiere atmet wesentlich intensiver als das aller anderen Tiere. Zwischen November und Dezember ist diese Intensivierung noch nicht signifikant, aber zwischen Januar und Februar liegt die Atmung des Hepatopankreas aktivierter Individuen etwa 50% über der der winterruhenden (Tabelle 4).

c) Zwischen Juni und Oktober verbrauchen Hepatopankreas- und Fußgewebe *in vitro* gleich viel Sauerstoff. Etwa ab Oktober sinkt der auf Stickstoff bezogene Sauerstoffverbrauch des Fußgewebes, während der des Hepatopankreas konstant bleibt. Die Reduktion der Atmung des Fußgewebes beginnt schon, ehe sich die Tiere im Freiland einkapseln, und ist durch Haltung im Labor scheinbar nicht zu beeinflussen. Für die Reduktion des Q_{O_2} können nicht Veränderungen des Gesamtstickstoffgehaltes der Gewebe verantwortlich gemacht werden, denn wie Tabelle 5 zeigt, ändert sich das Verhältnis von Frischgewicht zu Gesamtstickstoff

Tabelle 5. *Stickstoffgehalt (in mg pro g Frischgewicht) der untersuchten Gewebe von A. arbustorum zu verschiedenen Jahreszeiten*

Mittelwerte, Stichprobenfehler der Mittelwerte (S. E.) und Anzahl der Messungen sind angegeben.

	Dezember 1968	Januar/Februar 1969	Juni 1969
Fuß	$20,9 \pm 0,9$ (12)	$19,7 \pm 0,6$ (29)	$19,8 \pm 1,4$ (7)
Hepatopankreas	$16,5 \pm 0,7$ (11)	$15,5 \pm 1,04$ (7)	$16,3 \pm 0,9$ (6)

in der Untersuchungsperiode nur unwesentlich. Der Zeitpunkt der Rückkehr zum aktiveren Sommerstoffwechsel hängt von klimatischen Bedingungen ab. Im Jahr 1968 betrug die Atmung des Fußgewebes der Hochlandpopulation noch im Juni etwa die Hälfte der Atmung des Hepatopankreasgewebes (Grainger, 1969), während im Juni des viel wärmeren Jahres 1969 beide Gewebe bereits wieder gleich viel Sauerstoff verbrauchten.

4. Vergleich zwischen Gesamtatmung und Gewebeatmung

Kerkut und Laverack (1956) haben versucht, die Atmung der verschiedenen Gewebe von *Helix pomatia in vitro* zu summieren und mit der Atmung des intakten Organismus zu vergleichen. Unter Umständen kann aus so einem Vergleich auf die Bedeutung zentraler Faktoren geschlossen werden, die die Atmung der Gewebe *in vivo* beeinflussen. Dies ist aber sinnvollerweise nur dann möglich, wenn sich bei einem unter verschiedenen Bedingungen untersuchten Organismus Veränderungen der Gesamtatmung nachweisen lassen, die in der Gewebeatmung keine Entsprechung finden — oder umgekehrt. Die *Absolutwerte* von Gesamt- und Gewebeatmung lassen sich natürlich nicht vergleichen, da diese in starkem Maße von den verwendeten Medien abhängen. In Abb. 2 sind nun die bei verschiedenen Gruppen von *A. arbustorum* im Jahreszyklus gemessenen Werte der Gesamtatmung bei 20 und 30° C zusammengefaßt und den errechneten Werten der Gewebeatmung *in vitro* gegenübergestellt. In beiden Fällen ist der Q_{O_2} auf das Weichkörpergewicht der Tiere bezogen, wobei wir uns auf folgende Berechnung stützten:

Fuß und Hepatopankreas enthalten pro Gramm Frischgewicht im Durchschnitt 18 mg N (Tabelle 5). Ein „Modelltier“ von 2 g besteht im Durchschnitt aus 1,2 g Weichkörper, enthält also 21,6 mg N. Die gemessenen Gewebe veratmen im Sommer/Herbst bei 20° C 10,6 bis 13,1 $\mu\text{l O}_2/\text{mg N}/\text{Std}$, bei 30° C 18,3—22,8 μl , woraus sich für das Modelltier 230—284 bzw. 395—495 $\mu\text{l O}_2/\text{Std}$ errechnen. Angenommen wird hierbei, daß der auf Stickstoff bezogene Q_{O_2} sämtlicher Gewebe des Tieres etwa dem von Hepatopankreas und Fuß entspricht. Diese Atmung des Weichkörpers — basierend auf *in vitro*-Messungen von Gewebeprei im angereicherten Medium — repräsentiert wahrscheinlich die *Maximalatmung*, derer die Gewebe fähig sind. In Abb. 2 eingetragen, entspricht die Gewebeatmung sowohl bei 20° wie bei 30° den Maximalwerten der Gesamtatmung —, was auch Kerkut und Laverack (1956) für die Gewebe von *H. pomatia* gefunden hatten. Da nun die Ganztieratmung auch die Kosten aller organismischen Leistungen, wie etwa die motorischer Aktivität, zu decken hat, muß die Atmung der Gewebe *in vivo* um den Energieaufwand jener organismischen Leistungen reduziert sein. Auf-

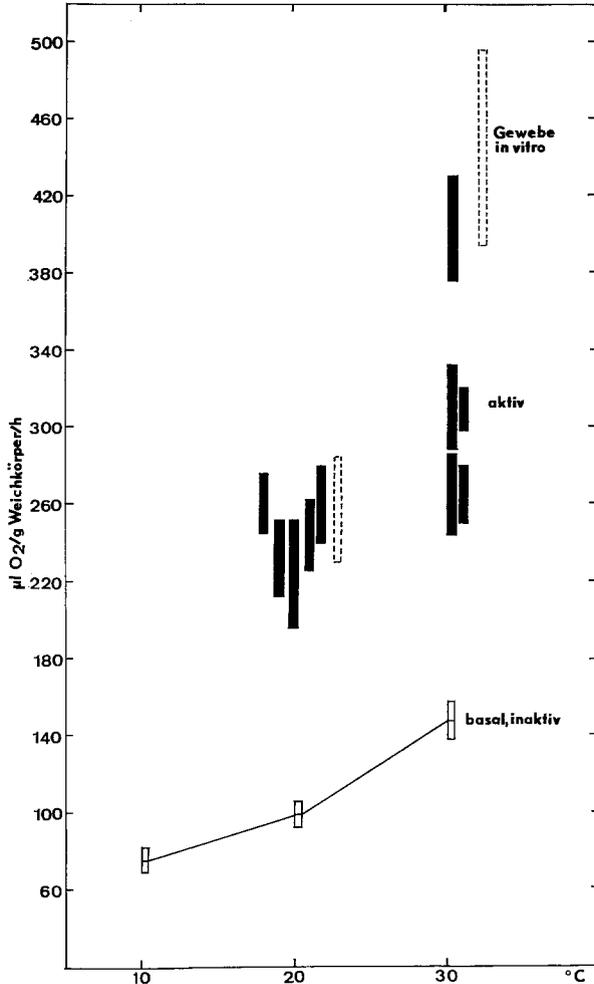


Abb. 2. Zusammenfassende Darstellung der wichtigsten Werte der Gesamtatmung von *A. arbustorum* bei 3 Versuchstemperaturen. „Basal, inaktiv“ bezieht sich auf die im Winterschlaf gemessenen Tiere. Jede schwarze Säule repräsentiert eine der in Tabelle I angeführten Gruppen aktiver Tiere zwischen April und Oktober. Strichlierte Säule: Extrapolation der Atmung von Hepatopankreas- und Fußgewebe auf die Atmung des ganzen Weichkörpers *in vitro* (s. Text). Die Höhe jeder Säule repräsentiert den doppelten Stichprobenfehler des Mittelwertes. Säulen, die sich nicht überlappen, repräsentieren Werte, die zumindest mit einem p von 5% voneinander verschieden sind

fallend ist nun, daß bei 20° C das Verhältnis zwischen maximaler Gewebeatmung und Ganztieratmung bei allen untersuchten Individuengruppen — mit Ausnahme der winterruhenden Individuen — im Laufe des

ganzen Jahres konstant bleibt, während bei 30° das Verhältnis der Ganztieratmung zur Gewebeatmung sehr variabel ist. Dies muß bedeuten, daß bei einer Temperatur von 20° C der Anteil zentral gesteuerter organischer Leistungen an der Gesamtatmung der Tiere von den Haltungsbedingungen und der Jahreszeit unabhängig ist, während es bei einem Temperaturreiz von 30° C sehr stark von diesen Faktoren abhängt, wie hoch der organismische Anteil der Atmung ist, der der Gewebeatmung *in vivo* hinzuaddiert wird. Wie aktiv eine *Arianta arbustorum* bei 30° C im Respirometer ist, scheint also in starkem Maße zentral beeinflussbar zu sein, während die Aktivität bei 20° C eine im Jahreslauf fast gleichbleibende Größe ist.

Diskussion

Unsere Daten zeigen, daß Individuen von *A. arbustorum* im Jahreslauf ganz verschieden auf Temperaturreize von 20° und 30° reagieren. Bei einem Temperaturreiz von 20° steigern die aus der Winterruhe aktivierten Tieflandtiere ihre Gesamtatmung innerhalb weniger Stunden um etwa 80% und haben nach einem Tag ihren endgültigen Q_{O_2} bei dieser Temperatur, der etwa 160% über dem Winterschlafniveau liegt, erreicht. Die Atmung bei 30° hingegen nimmt nach Aktivierung aus der Winterruhe langsamer zu. Nach 4 Std ist sie um ca. 50%, nach mehreren Tagen um 80% gestiegen und auf diesem Niveau befinden sich noch Tiere, die im Frühjahr (Tieflandpopulation mindestens bis April, Hochlandpopulation manchmal bis Juni) im Freiland gesammelt wurden. Erst im Sommer wird das maximale mittlere Aktivitätsniveau von etwa 200 $\mu\text{l O}_2/\text{g}/\text{Std}$ bei dieser Temperatur erreicht. Die Reaktion der Tiere auf 2 Umwelttemperaturen zeigt somit einen deutlich metachronen Verlauf: ein Temperaturreiz von 20° stimuliert die Tiere zu maximaler Aktivität wesentlich schneller nach Aufwecken aus dem Winterschlaf und früher im Jahr als einer von 30°. Dies hat in der frühen Jahreszeit eine scheinbare Temperaturunabhängigkeit der Gesamtatmung zur Folge, also Q_{10}^{20-30} von etwa 1,0, wie ihn auch Nopp (1964, 1965) bei *A. arbustorum* und anderen Heliciden, Newell (1966), Newell und Northcroft (1967) bei marinen Evertebraten fanden, dessen Existenz jedoch von Tribe und Bowler (1968), sowie von Mangum und Sassman (1969) bezweifelt wird.

In Abb. 3 ist der auf das Winterniveau relativierte (Winteratmung = 100%) Verlauf der Atmung von *A. arbustorum* bei den beiden wichtigsten Versuchstemperaturen dargestellt. Vergleicht man die beiden Kurven mit den Kurven der Temperaturmonatsmittel und -maxima in 2 cm Bodentiefe um 14 Uhr, dann ist zu erkennen, daß die kalten Monate im Frühjahr durch die rasche Zunahme der mittleren 20°-Atmung der Schnecken auf das Jahresmaximum gekennzeichnet sind, während der

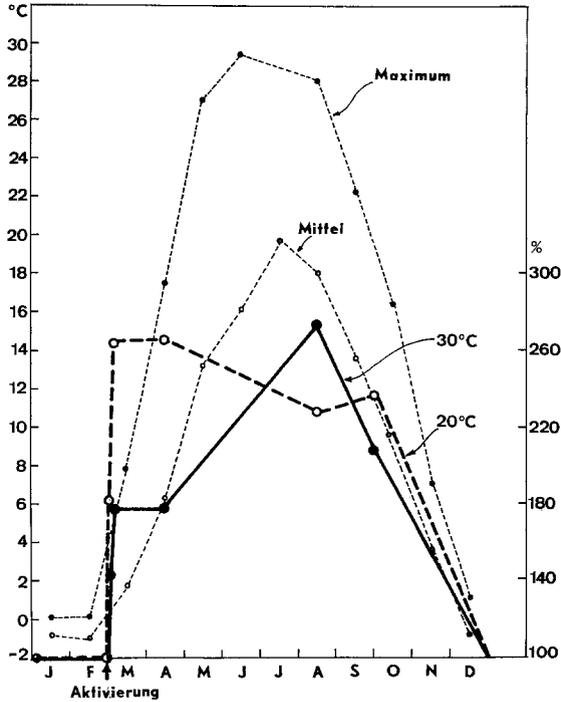


Abb. 3. Jahreszeitlicher Verlauf der Gesamtmung von *A. arbustorum* bei 20° und 30° C, bezogen auf die Atmung winterschlafender Tiere (= 100%). Nach Aktivierung nimmt die Atmung innerhalb von Stunden zu (s. Tabelle 1), was sich nicht maßstabsgerecht darstellen läßt. Feinstrichlierte Kurven: Monatsmittel und Maximalwerte der täglich um 14 Uhr in 2 cm Tiefe gemessenen Bodentemperaturen. Daten aus der meteorologischen Beobachtungsstation Rinn bei Innsbruck (Seehöhe 900 m)

Sauerstoffverbrauch bei 30° erst zu einer Zeit sein Maximum erreicht, zu der die Monatsmittel über 16° C, die Maxima über 25° C liegen. Betrachten wir weiterhin die Kurven der Abb. 1 b und 1 c, dann läßt sich ganz allgemein sagen, daß im Jahreslauf ein Temperaturreiz von 20° C Hochlandtiere zu stärkerer Aktivität anregt als Tieflandtiere und in beiden Populationen früher im Jahr maximale Aktivität induziert als ein Temperaturreiz von 30° C. Bei 10° C liegt die Atmung sämtlicher Individuengruppen während des ganzen Jahres (mit Ausnahme der Winterruhe) konstant um 60 μ l O₂/Std. Hieraus folgt, daß der Q_{10}^{10-20} bei Hochlandtieren wesentlich höher ist als bei Tieflandtieren (2,7 gegen 1,9) und der Q_{10}^{20-30} im Frühjahr geringer als im Sommer (1,0 gegen 1,32 bei Hochlandtieren, 1,0 gegen 1,8 bei Tieflandtieren).

Diese Unterschiede und Veränderungen sind „adaptiv“ in dem Sinne, daß erhöhte Aktivität bei der tieferen Versuchstemperatur sowohl im Falle der Hochlandpopulation als auch im Falle der Frühlingstiere ökologisch sinnvoll erscheint. Daß der Temperatur von 20° C hier jedoch eine besondere Rolle zukommt, ist daran zu erkennen, daß — wie schon erwähnt — der Aktivitätsstoffwechsel bei 10° völlig unabhängig von der Jahreszeit und der Herkunft der Tiere ist. Diesen Veränderungen der Temperaturbeziehungen der Gesamtatmung steht nun gegenüber, daß 1. keinerlei Akklimatisation an unterschiedliche Haltungstemperaturen zwischen 2 und 20° beobachtet werden konnte, 2. auf zellulärem und subzellulärem Niveau die Temperaturbeziehungen mehr oder minder konstant bleiben.

Daraus ist zu folgern, daß sich *A. arbustorum* an die Temperaturveränderungen im Jahreslauf nicht durch Akklimatisation des basalen Stoffwechsels anpaßt, sondern daß über zentrale Faktoren die Beziehungen der Gesamtaktivität der Tiere zur Umwelttemperatur gesteuert werden. Starke Beschleunigung des Aktivitätsstoffwechsels scheint nur innerhalb des *optimalen* Temperaturbereiches stattzufinden, also vor allem zwischen 10 und 20° im Frühjahr und Sommer und hier vor allem bei der Hochlandpopulation; während zwischen 20 und 30° die Aktivität der Tiere erst ab Sommer zunimmt (Abb. 1 b, c). Die niederen Q_{10} -Werte, die wir im Frühjahr zwischen 20 und 30° fanden, lassen sich vielleicht so umschreiben, daß die Tiere zu dieser Jahreszeit noch nicht „bereit“ sind, auf den unnatürlichen hohen Temperaturreiz von 30° C mit weiterer Zunahme der Aktivität zu antworten. Nicht der *niedere* sondern der *hohe* Q_{10} wäre demnach unter gewissen Umständen als ein adaptives Merkmal des Stoffwechsels zu betrachten. Ähnliches beschrieben Barlow (1961) für die Atmung verschieden akklimatisierter Gobiiden, Wieser (1965), Wieser und Schweizer (1969) für den Nahrungsverbrauch und Proteinstoffwechsel von Isopoden bei Temperatursprüngen zwischen 5 und 20° C und vor allem Mutchmor und Richards (1961), die überzeugend dargelegten, daß die Muskelapyrasen verschiedener Arthropoden im unteren Temperaturbereich eine um so höhere Aktivierungsenergie besitzen je besser kälteadaptiert die Tiere sind.

Es ist nun auffallend, daß sich die deutlichen jahreszeitlichen Veränderungen des Q_{O_2} und der Temperaturbeziehungen der Gesamtatmung so gut wie gar nicht in der Gewebeatmung niederschlagen. Die einzige Entsprechung, die wir fanden, betrifft die Atmungsintensität des Fußgewebes, die ab Ende Oktober um fast 50% abnimmt, parallel mit der beginnenden Einkapselung und abnehmenden Gesamtaktivität der Tiere. Die Atmung des Hepatopankreasgewebes ändert sich jedoch im Jahreslauf — mit einer einzigen Ausnahme — gar nicht. Bei Tieren, die im Winter aus einer gefrorenen Lacke herausgebrochen werden und im

Labor sofort zur Messung kommen, veratmet das Hepatopankreasgewebe bei 30° C ebensoviel Sauerstoff — ca. 19 $\mu\text{l}/\text{mg N}/\text{Std}$ — wie das völlig aktiver Tiere zwischen Sommer und Herbst. Die erwähnte Ausnahme betrifft winterruhende, eingekapselte Individuen, die bei hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit einige Tage lang aktiviert wurden. Bei diesen Tieren liegt die Atmung des Hepatopankreas im November und Dezember noch nicht signifikant, im Jänner und Februar jedoch hoch signifikant über den Q_{O_2} -Werten sämtlicher anderer Tiergruppen (Tabelle 4). Dieser Befund läßt sich so deuten, daß die Reaktionsmechanismen des zentralen Stoffwechselorgans von *A. arbustorum* das ganze Jahr hindurch gleichmäßig aktiv bleiben und daß nur nach dem Aufwachen aus der Winterruhe die normalerweise zu dieser Zeit einsetzenden anabolischen und katabolischen Stoffwechselprozesse eine zusätzliche Beschleunigung des Q_{O_2} des Hepatopankreas bedingen. Diese Aktivierung des Gewebestoffwechsels der Winter- oder Frühjahrstiere bei 30° C ist jedoch noch nicht begleitet von einer Aktivierung der Gesamtatmung. Dies findet ja erst — wie ausführlich belegt — im Sommer statt. Der Motor läuft also gewissermaßen auf vollen Touren, die Kupplung ist aber noch nicht eingeschaltet. Ähnliche Stoffwechselsteigerungen des Hepatopankreas haben auch Nopp und Farahat (1967) bei *Eobania vermiculata* und Eckstein und Abraham (1959) bei *Levantina (Helix) hierosolyma* nach dem Aufwachen aus dem Trockenschlaf festgestellt.

All dies erhärtet die Vermutung, daß die jahreszeitlichen Veränderungen von Q_{O_2} und Q_{10} der Gesamtatmung weitgehend durch die Einflußnahme zentraler Faktoren auf die Aktivität der Tiere, vor allem bei höheren Umwelttemperaturen, zustande kommen müssen und daß die sog. Winterruhe ein zentral gesteuerter Zustand der Aktivitätsminderung ist, der nicht von einer allgemeinen Reduktion der Stoffwechselvorgänge auf zellulärem Organisationsniveau begleitet ist. Die auffälligste Veränderung des zellulären Stoffwechsels, die Reduktion der Atmung des Fußgewebes etwa ab Oktober, dürfte einer endogen-zentralen Steuerung unterliegen, da sie sich auch durch Haltungsbedingungen im Labor nicht beeinflussen ließ.

Literatur

- Barlow, G. W.: Intra- and interspecific differences in the rate of oxygen consumption in the gobiid fishes of the genus *Gillichthys*. Biol. Bull. **121**, 209—229 (1961).
 Bullock, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. **30**, 311—342 (1955).
 Eckstein, B., Abraham, M.: Succinic dehydrogenase activity in the aestivating and active snail (*Helix*) *Levantina hierosolyma*. Physiol. Zool. **32**, 210—212 (1959).
 Grainger, J. N. R.: Heat death in *Arianta arbustorum*. Comp. Biochem. Physiol. **29**, 665—670 (1969).

- Hochachka, P. W., Somero, G. N.: The adaptation of enzymes to temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* **27**, 659—668 (1968).
- Jullien, A., Acolat, L., Ripplinger, J., Joly, M., Vieille-Cessay, C.: La teneur en ions Na, K et Ca de l'hémolymphe déterminée à flamme et ses rapports avec la composition de solutions artificielles aptes à assurer une activité de longue durée au coeur isolé chez les Hélicides. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **149**, 723—725 (1955).
- Kerkut, A. G., Laverack, M. S.: The respiration of *Helix pomatia*, a balance sheet. *J. exp. Biol.* **34**, 97—105 (1956).
- Mangum, C. P., Sassman, C.: Temperature sensitivity of active and resting metabolism in a polychaetous annelid. *Comp. Biochem. Physiol.* **30**, 111—116 (1969).
- Mutchmor, J. A., Richards, A. G.: Low temperature tolerance of insects in relation to the influence of temperature on muscle apyrase activity. *J. Insect. Physiol.* **7**, 141—158 (1961).
- Newell, R. C.: Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. *Nature (Lond.)* **212**, 426—428 (1966).
- Northcroft, H. R.: A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates. *J. Zool.* **151**, 277—298 (1967).
- Nopp, H.: Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauches und der Herzschlagrate bei einigen Pulmonaten. *Österr. Akad. Wissenschaften, Nr. 3*, 37—41 (1964).
- Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauches und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 641—659 (1965).
- Farahat, A. Z.: Temperatur und Zellstoffwechsel bei Heliciden. *Z. vergl. Physiol.* **55**, 103—118 (1967).
- Precht, H.: Der Einfluß „normaler“ Temperatur auf Lebensprozesse bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluß der Wachstums- und Entwicklungsprozesse. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 487—548 (1968).
- Christophersen, J., Hensel, H.: Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- Prosser, C. L.: General summary: The nature of physiological adaptation. In: *Physiological adaptation*, p. 167—180. Washington, D. C.: American Physiol. Soc. 1958.
- Schlieper, C.: Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. *Biol. Zbl.* **69**, 216 (1950).
- Tribe, M. A., Bowler, K.: Temperature dependence of “standard metabolic rate“ in a poikilotherm. *Comp. Biochem. Physiol.* **25**, 427—436 (1968).
- Umbreit, W. W., Burris, H. R., Stauffer, J. F.: *Manometric techniques*, 4th ed. Minneapolis: Burgess Publ. Comp. 1964.
- Wieser, W.: Parameter des Sauerstoffverbrauches. I. Der Sauerstoffverbrauch einiger Landisopoden. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 247—271 (1962).
- Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). *Pedobiologia* **5**, 304—331 (1965).
- Schweizer, G.: A re-examination of the excretion of nitrogen by terrestrial isopods. *J. exp. Biol.* **52**, 267—279 (1970).

Prof. Dr. W. Wieser
 Institut für Zoologie
 der Universität Innsbruck
 Peter-Mayr-Str. 1a
 A-6020 Innsbruck, Österreich