

D I E N E U E B R E H M - B Ü C H E R E I

Der Temperatursinn der Tiere

von

Professor Dr. Konrad Herter, Berlin

Mit 19 Abbildungen



A. ZIEMSEN VERLAG · WITTENBERG LUTHERSTADT · 1962

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	3
I. Thermoperzeption	10
A. Thermorezeptoren der Homoiothermen	10
B. Temperaturempfindungen des Menschen	12
C. Das Wesen der Thermoperzeption der Homoiothermen	14
1. Die afferenten Impulse aus den Thermorezeptoren	14
2. Der Erregungsvorgang in den Thermorezeptoren	16
3. Thermoperzeption und Vorzugstemperatur	18
D. Thermoperzeption bei poikilothermen Wirbeltieren	25
1. Thermorezeptoren	25
2. Das Wesen der Thermoperzeption	28
E. Thermoperzeption bei Wirbellosen	31
1. Thermorezeptoren	31
2. Das Wesen der Thermoperzeption	36
II. Thermotropismus	38
III. Thermotaxis	39
A. Der Begriff der Vorzugstemperatur	43
B. Vorzugstemperatur und Ökologie	49
C. Vorzugstemperatur, Systematik und Verbreitung	56
D. Vorzugstemperatur und Stoffwechsel	60
Literaturverzeichnis	71
Stichwortverzeichnis	77

Einleitung

Die Temperatur ist das Maß für den Wärmezustand eines festen, flüssigen oder gasförmigen Körpers, der durch die Geschwindigkeit der Molekularbewegung bestimmt wird, weil die Wärme die Bewegungsenergie der kleinsten Teile der Körper ist. Erwärmung eines Körpers bedeutet Steigerung der Bewegungsenergie seiner Moleküle. Die Wärme oder die Wärmemenge wird nach Kalorien gemessen: 1 Kilogramm-Kalorie (1 Kcal) oder „Große Kalorie“ ist die Wärmemenge, die nötig ist, um 1 kg Wasser von $+ 14,5$ auf $+ 15,5^{\circ}\text{C}$ zu erwärmen; 1 Gramm-Kalorie (1 cal) oder „Kleine Kalorie“ ist deren 1000. Teil. Ist die Molekularbewegung gleich 0 (oder fast = 0), so enthält der Stoff keine übertragbare Wärmemenge mehr; seine Temperatur hat den absoluten Nullpunkt erreicht.

Den Wärmegrad oder die Temperatur eines Körpers mißt man mit Thermometern, Instrumenten, die Veränderungen von Eigenschaften, die von der Temperatur abhängen, anzeigen. Am gebräuchlichsten sind Thermometer, die die Ausdehnung von Flüssigkeiten (z. B. Quecksilber oder Alkohol) bei Erwärmung messen oder die die verschieden starke Ausdehnung zweier Metalle (Bimetall-Thermometer) sichtbar machen, sowie Thermoelemente, die das Auftreten von elektrischer Kraft in einem aus zwei verschiedenen Metallen bestehenden Stromkreis, dessen Lötstellen verschiedene Temperatur haben, anzeigen. Die Fundamental- oder Fixpunkte der Temperaturskala sind der Schmelzpunkt des Eises (Eispunkt) und der normale Siedepunkt des Wassers. Die am weitesten verbreiteten Temperaturskalen sind die von Celsius und von Kelvin. Die Celsiusskala bezeichnet den Eispunkt mit 0 und den Siedepunkt des Wassers mit 100 und vom Eispunkt ($\pm 0^{\circ}$) aus nach oben ($+$) und nach unten ($-$), wodurch auf ihr der absolute Nullpunkt bei $- 273^{\circ}$ liegt. Die Kelvinskala zählt vom absoluten Nullpunkt aus nur nach oben ($\pm 0^{\circ}\text{Celsius} = 272^{\circ}\text{Kelvin}$ und $+ 100^{\circ}\text{Celsius} = 373^{\circ}\text{Kelvin}$). Für biologische Messungen kommt praktisch in der Regel nur die Celsiusskala in Frage. In einigen wenigen Ländern ist in der Wissenschaft noch die Réaumurskala (Eispunkt $\pm 0^{\circ}$, Siedepunkt des Wassers $+ 80^{\circ}$) und die Fahrenheitskala (Eispunkt 32° , Siedepunkt des Wassers 212°) in Gebrauch. Bei allen zahlenmäßigen Temperaturangaben in diesem Buch sind (wenn nichts anderes bemerkt wird) Celsiusgrade ($^{\circ}\text{C}$) gemeint.

Das Verschwinden aller Temperaturunterschiede – der „Wärmethod“ – würde das Aufhören alles physikalischen und biologischen Geschehens bedeuten. Ein Leben ohne Wärme ist nicht möglich, weil die chemischen Prozesse – auch in den

Organismen – entweder endotherm, unter Wärmeaufnahme, oder exotherm, unter Wärmeabgabe, verlaufen. Die meisten Stoffwechselprozesse in tierischen Organismen verlaufen exotherm, d. h., es entsteht in dem Tierkörper Wärme. Bei der Mehrzahl der Tiere, bei den *Poikilothermen* oder Wechselwarmen, wird diese Wärme sehr schnell an die Umgebung abgegeben, so daß ihre Körpertemperatur – wenigstens in der Ruhe – etwa gleich der Umgebungstemperatur ist und deren Schwankungen mitmacht. Nur ein relativ kleiner Teil der Wirbeltiere – die Vögel und die Säugetiere – haben die Fähigkeit, die Wärmeabgabe und -aufnahme so zu regulieren, daß ihre Körpertemperatur, trotz wechselnder Umgebungstemperatur, etwa konstant bleibt; meist ist sie höher als die Umgebungstemperatur. Man bezeichnet diese Tiere als *Homoiotherme* oder Gleichwarme.

Die Abgabe und die Aufnahme von Wärme durch den Tierkörper erfolgt auf verschiedene Weise:

1. **Wärmeleitung**: Bei der Berührung der Tierkörper mit festen, flüssigen oder gasförmigen Körpern, die eine andere Temperatur als sie selbst haben, geht Wärme von den Körpern mit höherer Temperatur auf die mit tieferer über, bis beide gleichwarm sind. Je nach der Wärmeleitfähigkeit der Stoffe erfolgt der Wärmeausgleich schneller oder langsamer. Gute Wärmeleiter sind alle Metalle, schlechte die Nichtmetalle und die Gase (Luft), von organischen Stoffen Horn (Keratin), aus dem die Federn der Vögel und die Haare der Säuger bestehen, sowie Holz und andere pflanzliche Stoffe (Laub, Moos, Heu u. dgl.).

2. **Wärmeströmung**: In Flüssigkeiten und Gasen sind die wärmeren Teilchen spezifisch leichter als die kälteren und steigen daher auf, wodurch eine vertikale Strömung nach oben entsteht (Konvektion). Außerdem kann durch die mechanischen Bewegungen von Flüssigkeiten (Wasserströmung) oder Gasen (Wind) den Tierkörpern Wärme entzogen oder zugeführt werden.

3. **Wärmestrahlung**: Ein warmer Körper strahlt Wärme in die kühlere Umgebung aus, die von einem anderen aufgenommen (absorbiert) werden kann. Da Wärmestrahlung auch durch den luftleeren Raum erfolgt, können die Sonnenstrahlen die Erde und ihre Bewohner erwärmen. Die Sonne ist die stärkste Wärmequelle, auf die letzten Endes alle anderen zurückgehen, auch die künstlich vom Menschen geschaffenen.

4. **Transpiration**: Einige Tiere haben die Fähigkeit, durch besondere Einrichtungen Flüssigkeit (Wasser) aus den Geweben auf ihre Körperoberfläche austreten zu lassen. Je nach der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgrad der Umgebungsluft verdunstet ein Teil der Flüssigkeit, wobei dem Tierkörper Wärme entzogen wird (Verdunstungskälte).

Die Temperaturgrenzen für tierisches Leben sind relativ eng. Da die Körpersäfte wässrige Lösungen verschiedener Stoffe sind, die nur im flüssigen Zustand

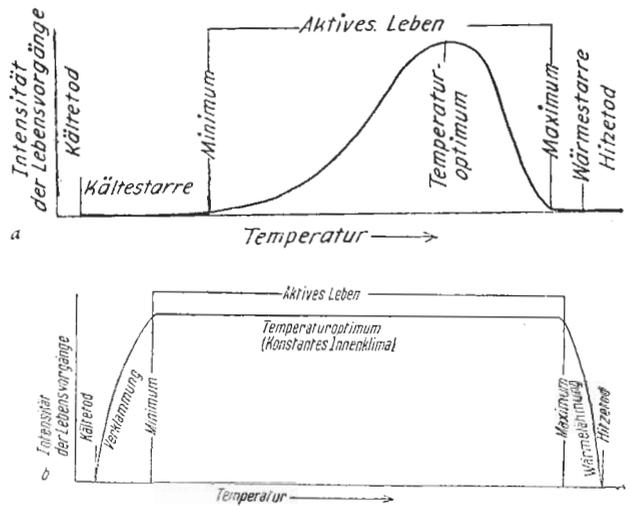
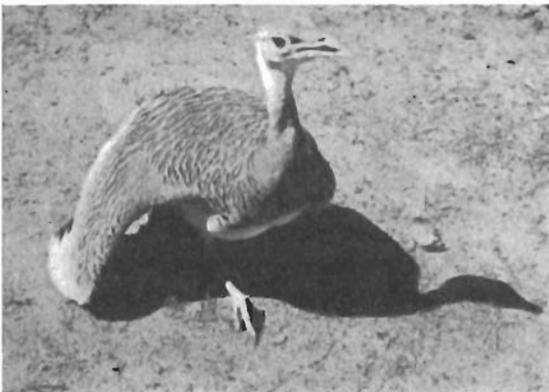
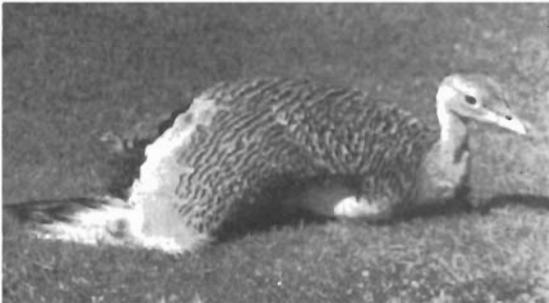


Abb. 1 a) Schema der Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Körpertemperatur bei poikilothermen Tieren. Nach Claus-Grobben-Kühn aus Herter 1953 b.) Schema der Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Körpertemperatur bei homoiothermen Tieren.

ihre physiologischen Aufgaben erfüllen können, bedeutet ihre Erstarrung den Tod. Durch den Salzgehalt der Körpersäfte liegt ihr Erstarrungspunkt meist etwas tiefer als der Eispunkt des Wassers, und es kann durch das Phänomen der Unterkühlung das Erstarren der Flüssigkeiten manchmal mehr oder weniger weit in Temperaturen unter $\pm 0^\circ$ verschoben werden. Diese, biologisch sehr bedeutsame, Erscheinung ermöglicht es manchen kleinen Poikilothermen (z. B. einigen Insekten), Zeiten sehr starker Kälte zu überstehen. Dabei wird jedoch der Stoffwechsel auf ein Minimum reduziert, und die Tiere befinden sich in einem fast ganz bewegungsunfähigen Starrezustand. Nur sehr wenige Tiere sind in der Lage, bei Körpertemperaturen unter $\pm 0^\circ$ ein aktives Leben zu führen. Bei den meisten Wechselwarmen hat die Intensität der Lebensvorgänge (Abb. 1a) bei bestimmten tiefen Körpertemperaturen (die bei denen unserer Fauna meist in der Nähe von $\pm 0^\circ$ liegen) ein Minimum, und die Tiere fallen bei wenig tieferen Temperaturen in eine Kältestarre, die zunächst bei Erwärmung wieder aufgehoben werden kann, bei längerer Dauer oder weiterer Abkühlung jedoch zum Kältetod führt. Bei vielen poikilothermen Tieren aus warmen Klimagebieten liegen die Temperaturen, in denen Kältestarre und Kältetod eintreten, höher als $\pm 0^\circ$. Das Erstarren der Körpersäfte ist hier also nicht die Todesursache. Man kann annehmen, daß gewisse Organe oder Gewebe – vielleicht Teile des Zentralnervensystems – unterhalb bestimmter Temperaturen geschädigt oder funktionslos werden. Erhöht sich

die Körpertemperatur über die Temperatur der Kältestarre, so nimmt die Intensität der Lebensvorgänge zu, die Organe beginnen wieder zu arbeiten, und die Tiere werden aktiv. Mit der Temperatursteigerung erhöht sich die Aktivität und erreicht bei gewissen Wärmegraden einen Gipfelpunkt, das *Temperatur-optimum*, das je nach den Temperaturansprüchen der Arten verschieden hoch liegen kann. Weitere – oft nur geringe – Erwärmung führt wieder zur Verminderung der Stoffwechselintensität und der Aktivität. Bei der Erreichung eines Maximums treten Lähmungen ein und schließlich die, zunächst noch reversible, Wärmestarre. Bei wenig höheren Temperaturen erfolgt der Hitzetod. Die tödlichen Körpertemperaturen liegen meist unter etwa $+ 50^{\circ}$, also bei Wärmegraden, die niedriger sind als die Gerinnungstemperaturen der Eiweißstoffe; bei den meisten Tieren aus kühlen Biotopen – namentlich bei Wassertieren – erheblich tiefer. Da die meisten Poikilothermen ihre Körpertemperatur von sich aus nur unvollkommen oder gar nicht regulieren können, verläuft die Kurve für die Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Umgebungstemperatur etwa ebenso wie die für die Körpertemperatur (s. Abb. 1a).



b) Der Vogel in Hockstellung mit hängendem Flügel auf der Sonnenseite. Er hechelt mit etwas geöffnetem Schnabel, um eine zu starke Erwärmung zu verhindern. Nach Gewalt 1959.

Die Homiothermen können ihre Körpertemperatur in relativ weiten Grenzen auf einem optimalen Niveau konstant erhalten, wodurch sie befähigt sind, die Intensität der Lebensvorgänge bei sehr verschieden hohen und wechselnden Umgebungstemperaturen in voller Stärke aufrecht zu erhalten. Nur in extremen Umgebungstemperaturen, in denen die Regulationsmechanismen versagen, vermögen sie ihr „Innenklima“ nicht auf die optimale Höhe zu regulieren. Bei einem Minimum von Umgebungswärme kann die Wärmeabgabe die Produktion von Eigenwärme so weit übersteigen, daß die Körpertemperatur unter das Optimum sinkt. Die Intensität der Lebensvorgänge vermindert sich dann, und es tritt eine Kälte lähmung oder „Verklammung“ ein, auf die der Kältetod folgt, wenn dem Körper nicht bald wieder Wärme zugeführt wird. In sehr hohen Umgebungstemperaturen kann die Wärmemenge, die dem Körper aus der Umgebung zugeführt wird, so groß werden, daß er sie durch seine physiologischen Abkühlungsmechanismen nicht mehr abgeben kann. Seine Temperatur übersteigt dann das optimale Niveau, was Störungen der Organfunktionen bedingt und Wärmelähmung und den Hitzetod zur Folge hat (Abb. 1b). Nur wenige Homiotherme (einige niedere Säugetiere und die Winterschläfer) vermögen durch besondere physiologische Eigenschaften den verderblichen Einflüssen extremer Umgebungstemperaturen erfolgreich Widerstand zu leisten.

Die große Bedeutung, die die Umgebungstemperatur und ihre Veränderungen für die Existenz und die Lebensführung der Tiere haben, wird uns ständig durch unser eigenes Verhalten und das der Tiere vor Augen geführt. Der einzelne Mensch und die Gesellschaft sind stets bemüht, extreme Temperaturen zu vermeiden und optimale zu erreichen oder zu schaffen. Dies ist einer der wichtigsten Faktoren der Zivilisation. Bei den Tieren läßt sich das gleiche beobachten. Jede Tierart stellt bestimmte Ansprüche an die Wärmeverhältnisse ihrer Umwelt und kann auf die Dauer nur in solchen Biotopen gedeihen, die diesen Ansprüchen genügen, wie schon aus der verschiedenen geographischen Verbreitung der Tierarten hervorgeht. Viele Tiere führen periodische Wanderungen aus, die direkt oder indirekt durch die jahreszeitlichen Temperaturveränderungen bedingt und reguliert werden. Auch die einzelnen Individuen müssen sich in ihrem täglichen Leben so verhalten, daß ungünstige Umgebungstemperaturen vermieden und dem Optimum möglichst nahe kommende aufgesucht werden. Am auffälligsten zeigen dies die „sich sonnenden“ Tiere (Abb. 2), die sich der strahlenden Wärme der natürlichen Hauptwärmequelle der Erde aussetzen, um ihren eigenen Körper auf sein arteigentümliches Temperaturoptimum zu bringen. Dabei können sie durch entsprechende Körper- und Extremitätenstellungen die Größe der bestrahlten Oberfläche nach ihrem augenblicklichen Wärmebedürfnis und der Intensität der Bestrahlung regulieren. Vom Menschen geschaffene künstliche Wärmequellen können auch von Tieren ausgenutzt werden, wie z. B. aus dem Verhalten von Vögeln



Abb. 3.
Hauskatze (♂) am Heizkörper einer
Zimmerheizung. Aufn. von K. Her-
ter.

hervorgeht, die kalte Nächte in den Gehäusen von Gaslaternen der Straßenbeleuchtung verbrachten (P r e y w i s c h 1957), oder unserer Haustiere gegenüber der Zimmerheizung. Je nach der Stärke der Heizung und dem augenblicklichen Wärmebedürfnis des Tieres kann durch Veränderungen der Körperstellung und des Abstandes vom Heizkörper die Menge der das Tier treffenden Wärmestrahlen reguliert werden (Abb. 3), und es kann auch durch direkte Berührung der Wärmequelle mit Teilen des Körpers die Wärmeleitung ausgenutzt werden (Abb. 3c).

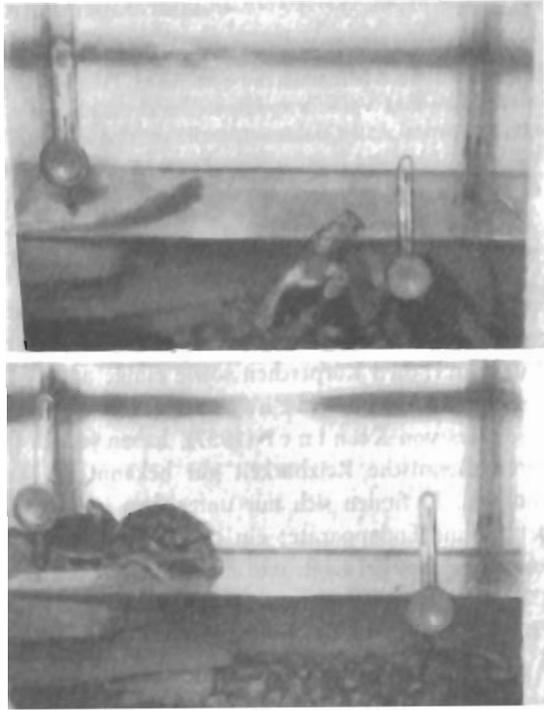


Abb. 4.
Wasserschildkröten aus den südlichen USA. Höckerschildkröte (*Graptemys pseudogeographica*) und Buchstabenschildkröte (*Pseudemys scripta elegans*). a) Wassertemperatur $+ 23,25^{\circ}$, Lufttemperatur $+ 20,75^{\circ}$. b) Wassertemperatur $+ 24^{\circ}$, Lufttemperatur $+ 26^{\circ}$. Aufn. v. K. Herter.

Stehen den Tieren Orte mit verschieden hohen Umgebungstemperaturen zur Wahl, so suchen sie die auf, an denen die Wärmeverhältnisse ihrem Optimum am nächsten kommen, wie zwei Wasserschildkröten (Abb. 4), die sich regelmäßig im Wasser aufhielten, wenn dieses wärmer war als die Luft, und auf den Steinen, wenn die Luft das wärmere Medium war. Sie berücksichtigten dabei Temperaturdifferenzen von nur $1,5^{\circ}$.

Die wenigen angeführten Beispiele machen es deutlich, daß die Tiere Temperaturen und Temperaturdifferenzen wahrnehmen können, daß sie also einen *Temperatursinn* haben, der für ihre ganze Lebensführung von größter Bedeutung ist. Ich will versuchen, eine kurze Übersicht über dieses interessante und schwierige Gebiet der vergleichenden Physiologie zu geben, wobei es im Rahmen eines Brehm-Buches nicht möglich und auch nicht anzustreben ist, alle bekannten Tatsachen, Probleme, Theorien und Hypothesen erschöpfend zu behandeln. Eingehendere Berichte und Erörterungen mit zahlreichen und ausführlichen Literaturangaben über den Temperatursinn der Insekten und der Säugetiere habe ich an anderen Stellen zusammengestellt (s. Herter 1952 a, 1953 b).

A. Thermorezeptoren der Homiothermen

Bis vor kurzem neigte man dazu, die in der Haut und Unterhaut des Menschen und einiger anderer Wirbeltiere vorkommenden Krause'schen Endkolben und Ruffini'schen Körperchen sowie einige andere nervöse Endorgane für Thermorezeptoren zu halten (Hensel 1952, Herter 1952 a). Neuere Untersuchungen, besonders von Kantner (1957), haben jedoch gezeigt, daß in der Katzenszunge, deren thermische Reizbarkeit gut bekannt ist, keine derartigen Endorgane vorkommen. Es finden sich nur unter dem im Mittel 80μ starken Epithel Nervenetze ohne Endapparate; ein oberflächliches aus dünnen Fasern, das etwa 10μ unter dem Epithel liegt, und eines aus dickeren Fasern, das etwa 20μ tiefer verläuft. Die Netze sind untereinander durch Fibrillenbündel verbunden, von denen Einzelfasern bis in das Epithel ziehen.

Durch „Abtasten“ der menschlichen Haut mit kleinflächigen Thermoden – hohlen Metallzylindern, die mit Wasser von meßbarer Temperatur gefüllt sind – läßt sich feststellen, daß es an der gesamten äußeren Haut sowie an den Conjunctiven und Schleimhäuten aller Körperöffnungen distinkte Stellen gibt, deren Reizung Temperaturempfindungen hervorruft. Es handelt sich wohl nicht um einzelne Rezeptoren, sondern um Stellen maximaler Empfindlichkeit in einem verzweigten Nervenetz (Hensel 1955 a). Die „Sinnespunkte“, bei deren Reizung mit einer Thermode, die wärmer als die Haut ist, Wärmempfindung entsteht, nennt man „Wärmepunkte“, die, deren Reizung mit einer kälteren Thermode Kälteempfindung vermitteln, „Kältepunkte“. Die Reizschwellen können an den einzelnen Körperstellen verschieden hoch sein: Bei einer Hauttemperatur von $+ 33^\circ$ lag die der Kältepunkte am Unterarm zwischen $+ 32$ und $+ 30,5^\circ$, die der Wärmepunkte zwischen $+ 34,3$ und $+ 36^\circ$. Bei einer Hauttemperatur von $+ 34^\circ$ war die der Kälteempfindung etwa $+ 30^\circ$ und bei $+ 39^\circ$ bis $+ 40^\circ$ lag Schwelle bei $+ 35^\circ$ (Goldscheider 1926).

Innerhalb der Temperaturempfindungen des Menschen lassen sich nicht scharf voneinander zu trennende Qualitäten unterscheiden, die man entsprechend einer absteigenden Temperaturstufung mit „heiß – warm – lauwarm – indifferent – kühl – kalt – eisig“ charakterisieren kann (Hensel 1952). Extreme Temperaturreize (Hauttemperaturen über $+ 45$ und unter $+ 17^\circ$) können Schmerzempfin-

nungen auslösen, die jedoch nicht von den Temperaturnerven, sondern von anderen Rezeptoren („Schmerznerve“) vermittelt werden. Inadäquate Reize (mechanische, chemische, elektrische) können Kälte- oder Wärmeempfindung hervorrufen und extreme Wärmereize (über + 45°) Kälteempfindung (paradoxe Kälteempfindung). Entsprechend kann – wenn auch schwerer – durch Kältereize (+ 22 bis + 26°) Wärmeempfindung (paradoxe Wärmeempfindung) erzeugt werden (Goldscheider 1926).

Die Verteilung der Temperaturpunkte auf der menschlichen Haut ist ungleichmäßig. Auf der Gesamtoberfläche gibt es etwa 250 000 Kälte- und nur 30 000 Wärmepunkte, die regional verschieden angeordnet sind (Landois und Rosemann 1944, Rein 1941). Nach Hensel (1952) kommen auf 1 cm² Hautoberfläche:

	Kaltpunkte	Wärmepunkte
an der Stirn	5,5 – 8	–
an der Nase	8 – 13	1
am Mund	16 – 19	–
im übrigen Gesicht	8,5 – 9	1,7
an der Brust	9 – 10,2	0,3
am Unterarm	6 – 7,5	0,3 – 0,4
am Handrücken	7,4	0,5
auf der Handfläche	1 – 5	0,4
auf einem Finger, dorsal	7 – 9	1,7
auf einem Finger, ventral	2 – 4	1,6
am Oberschenkel	4,5 – 5,2	0,4

Die Wärmerezeptoren liegen in tieferen Hautschichten als die Kälterezeptoren.

Über die Topographie der Temperaturpunkte bei anderen homoiothermen Tieren ist wenig bekannt. Physiologische Befunde lassen darauf schließen, daß sie bei Säugern im Trigeminalggebiet der Mund- und Nasenregion besonders dicht stehen und auf der übrigen Haut mehr verstreut sind. Die durch das Federkleid besonders gut wärmeisolierte Haut der Vögel scheint nur wenige Thermorezeptoren zu enthalten (Hensel 1955).

Die Nervenbahnen der Thermorezeptoren verlaufen bei Säugern in den Spinalnerven zu Ganglien desselben Segments und von dort über den kontralateralen Tractus spino-thalamicus zum Thalamus und zur hinteren Zentralwindung der Vorderhirnrinde. Die Fasern des Trigeminalggebietes ziehen ebenfalls zum Thalamus. Vielleicht gibt es auch Temperaturbahnen im sympathischen System (Hensel 1955 a).

B. Temperaturempfindungen des Menschen

Über die Temperaturempfindungen des Menschen sind wir unter anderem durch Versuche unterrichtet, bei denen die intracutanen Temperaturbewegungen während der Reizung der Hautoberfläche durch genau definierte Temperaturreize mittels Thermoelementen gemessen und registriert wurden, die in exakt meßbare Schichttiefen der Haut (von 0,06 bis 2 mm) eingeführt waren (H e n s e l 1950). Für das Auftreten von Temperaturempfindungen ist lediglich die Erwärmung oder Abkühlung der Rezeptorenschicht von Bedeutung. Die Richtung und Steilheit des Temperaturgefälles in der Haut spielt dabei keine Rolle. Bei völlig konstanter Intracutantemperatur kann jedoch auch eine Dauer-Temperaturempfindung vorhanden sein, die um so stärker ist, je mehr die Hauttemperatur von dem Indifferenzbereich (etwa $+ 33^{\circ}$) abweicht. Außer der Absoluttemperatur ist jedoch auch der „Zeitfaktor“ (die „Adaptation“) bedeutsam. „Je langsamer die Temperaturänderung erfolgt, desto mehr rücken die Empfindungsschwellen in die extremen Temperaturbereiche.“ Um eine Wärmeempfindung auszulösen, sind um so größere Wärmesprünge nötig, je tiefer die Ausgangstemperatur ist. „Für die Kälteempfindung genügen dagegen immer kleinere Kältesprünge, bis man bei sinkender Ausgangstemperatur schließlich in den Bereich der Kälte-Dauerempfindung kommt.“ Bei warmen Ausgangstemperaturen liegen die Verhältnisse umgekehrt.

Die Temperaturempfindungen und ihre Schwellen sind ferner abhängig von der Anzahl der gleichzeitig gereizten Rezeptoren, d. h. von der Größe der Reizfläche. Je größer diese ist, um so geringere Temperaturveränderungen werden wahrgenommen. Die Temperaturempfindung ist also gewissermaßen eine Funktion aus Temperatur, Zeit und Größe der Reizfläche. Eine b e w u ß t e Temperaturempfindung tritt erst ein, wenn in der Zeiteinheit eine größere Zahl afferenter Temperaturimpulse zu den Zentren gelangt. Erregung einzelner Rezeptoren braucht nicht bewußt zu werden (H e n s e l 1955 a).

Untersuchungen von Hahn und Mitarbeitern (Goldscheider u. Hahn 1932, Hahn 1949, Hahn u. Boshamer 1927, Hahn, Boshamer u. Goldscheider 1927) haben ergeben, daß beim Menschen die zur Auslösung einer eben merklichen Wärmeempfindung benutzte Thermode stets annähernd die gleiche Temperatur haben muß, die unabhängig von der Hauttemperatur ist. Bei Hauttemperaturen am Unterarm zwischen $+ 10$ und $+ 33^{\circ}$ sollen Thermoden von $+ 33,2$ bis $+ 34^{\circ}$ stets Wärmeempfindung veranlassen. Das bedeutet, „daß die Reiztemperatur, die einen bestimmten Effekt hervorruft, konstant ist, und dieser nicht von der Ausgangstemperatur abhängt“ (v. B u d e n b r o c k 1952, H e r t e r 1952 a). Die Gültigkeit dieses „Hahn'schen Gesetzes“ wird in neuerer Zeit – wenigstens für Homoiotherme – in Zweifel gezogen (s. S. 16).

Beim Menschen liegt der Indifferenzbereich für die Temperaturempfindung bei Hauttemperaturen von etwa $+ 33^{\circ}$, d. h., wir empfinden diese Temperatur weder als warm noch als kalt, haben also in diesem Gebiet überhaupt kein „Temperaturgefühl“. Bei Homoiothermen hängt die Höhe der Hauttemperatur von der der Innentemperatur des Körpers (beim Menschen rektal gemessen etwa $+ 37^{\circ}$) und

der der Umgebungstemperatur ab. Meist ist die Umgebungstemperatur niedriger als die Innentemperatur, so daß der Körper Wärme an die Umgebung abgibt, beim Menschen hauptsächlich durch Strahlung (42^{0/0}), aber auch durch Transpiration (30^{0/0}) sowie Strömung und Leitung (26^{0/0}). Zur Konstanthaltung der Eigentemperatur muß dieser Wärmeverlust durch energieliefernde Stoffwechselprozesse ersetzt werden. Daher besteht eine Beziehung zwischen der Temperatur der Haut und der der umgebenden Luft. Selbstverständlich kann diese Korrelation durch innere und äußere Faktoren (physiologische und psychische Zustände, Bekleidung, Luftströme, Luftfeuchtigkeit u. dgl.) gestört werden und kann an den einzelnen Körperstellen verschieden sein. Die Praxis der Klimaforschung hat gezeigt, daß der Temperaturgang an der Stirn das beste Maß für die Beziehungen zwischen der Hauttemperatur und der Lufttemperatur ist (Bradtke u. Liese 1937). Diese Beziehung verläuft zwischen etwa + 14 und + 25° Lufttemperatur annähernd geradlinig. Bei + 14° Lufttemperatur mißt man an der Stirn etwa + 30°, bei + 20° etwa + 32° und bei + 25° etwa + 33°. Bei + 35° Umgebungstemperatur ist die Stirn ebenfalls etwa + 35° warm. Bei Lufttemperaturen zwischen etwa + 16 und + 22° (Mittel + 19°) liegen die Werte für die Stirntemperatur zwischen + 30,5 und + 32,5° (Mittel + 31,5), und wir empfinden unsere Umgebung weder als zu kalt noch als zu warm, befinden uns also in dem thermischen Indifferenzgebiet, in dem sich das Gefühl der „Behaglichkeit“ einstellt. Die *Behaglichkeitstemperatur* für den gesunden erwachsenen bekleideten Menschen in der Ruhe oder bei mäßiger Arbeit liegt also bei durchschnittlich + 19° Lufttemperatur. Der Mensch ist daher im allgemeinen bestrebt, sich in Räumen aufzuhalten, in denen die Lufttemperatur etwa diese Bedingung erfüllt, d. h. + 18 bis + 20° warm ist (Herter 1952 a).

Entsprechendes beobachten wir bei den meisten Tieren. Auch sie suchen Räume oder Orte mit bestimmten Temperaturverhältnissen (die je nach der Tierart verschieden sein können) auf oder bevorzugen sie vor kühleren oder wärmeren. Ob der Aufenthalt in diesen Temperaturgebieten bei den Tieren ebenfalls „Empfindungen der Behaglichkeit“ hervorruft, läßt sich nicht ermitteln. Daher bezeichnet man diese thermischen Indifferenzonen der Tiere als ihre *Vorzugstemperaturen* (V.T.) oder thermischen Präferenda (s. S. 19 u. 43).

Über den Begriff „Vorzugstemperatur“ ist viel diskutiert worden, und er wird auch jetzt nicht einheitlich benannt. Man findet in der Literatur unter anderen dafür folgende Bezeichnungen: „Temperaturoptimum“, „thermotaktisches Optimum“, „thermotaktische Indifferenzzone“, „Wahltemperatur“, „gewählte Temperatur“, „Lieblingswärme“, „Behaglichkeitstemperatur“, „Prädeliktum“, „Temperaturpräferendum“, „Thermopraeferendum“, in englischen Arbeiten „*temperature preference*“, „*preferendum*“ und „*selected temperature*“ und in französischen „*température préférence*“. Bodenheimer und Schenkin (1928) haben den Ausdruck „Vorzugstemperatur“ oder „Präferendum“ vorgeschlagen. „Temperaturoptimum“ ist nicht eindeutig, da es für fast alle physiologischen Vorgänge (z. B. Atmung, Herzschlag, Fermentwirkungen u. dgl.) Temperaturoptima gibt. „Lieblingswärme“, „Behag-