

Literatur:

- Ahlmann, Hans Wilson (1948): Glaciological Research on the North Atlantic Coasts. R. G. S. Research Series no. 1. London.
- Baird, P. D. (1932): The glaciological studies on the Baffin Island Expedition 1930. Journ. of Glaciology, II, no. 11. London.
- Benson, Carl S. (1959): Stratigraphic Studies in the Snow and Firn of the Greenland Ice Sheet, Thesis, Pasadena.
- Benson, Carl S., (1959): Physical Investigations on the Snow and Firn of Northwest Greenland 1952, 1953 and 1954. SIPRE Research Report 26.
- Benson, Carl S., (1961): Stratigraphic Studies in the Snow and Firn of the Greenland Ice Sheet. Folia Geographica Danica IX. (Im Druck).
- Diamond, Marvin (1956): Precipitation trends in Greenland during the past 30 years. SIRPE Research Report 22.
- Diamond, Marvin (1958): Air Temperatures and Precipitation on the Greenland Ice Cap. SIRE Research Report 43.
- Fristrup, B. (1949): Peary Land. Geogr. Tidsskr. 49.
- Fristrup, B. (1951): Climate and Glaciology of Peary Land. UGGI. Bruxelles.
- Fristrup, B. (1952): Die Klimaänderungen in der Arktis und ihre Bedeutung besonders für Grönland. Erdkunde VI, Bonn.
- Fristrup, B. (1960): Studies of Four Glaciers in Greenland. Geogr. Tidsskr. 59.
- Koch, Lauge (1928): Contributions to the Glaciology of North Greenland. Medd. om Grønland 65, no. 2.
- Kuhlmann, Hans (1959): Weather and Ablation Observations of Sermikavsak in Umanak District. Medd. om Grønland 185, no. 5.
- Larsen, Hans Valeur (1959): Runoff studies from the Mitdluagkat Gletscher in SE Greenland during the late summer 1958. Geogr. Tidsskr. 58.
- Møller, Jens Tyge (1959a): A West Greenland Glacier Front. A Survey of Sermikavsak near Umanak in 1957. Medd. om Grønland 158, no. 5.
- Møller, Jens Tyge (1959): Glaciers in Upernivik Ø. With special reference to the periglacial phenomena. Geogr. Tidsskr. 58.
- Schytt, V., (1949): Re-freezing of Melt-water on the Surface of Glacier Ice. Geograf. Annal. XXXI.
- Schytt, V., (1955): Glaciological Investigations in the Thule Ramp Area. SIPRE Report 28.

Kälteanpassung bei Tieren und Menschen

Von K. Lange Andersen, Oslo *

(Aus dem Institut für Arbeitsphysiologie, Oslo)

Zusammenfassung: Das Wärmeregulierungsvermögen hinsichtlich der Wärmeabgabe und Wärmeproduktion des tierischen und menschlichen Organismus wird dargelegt.

*

Adaption to cold of animal and human being. The capability of heat adaption relating to heat emission and heat production of the animal and human organism is demonstrated.

*

Vergleichende Physiologie

Die Warmblüter haben eine Körpertemperatur, die von 36 bis 40° C schwankt und von der Größe und vom Geschlecht des Tieres abhängig ist. Das Niveau der inneren Körpertemperatur (Temperatur des Körperkerns) ist bei den einzelnen Tieren keine absolut stabile Größe, sondern weist 24-Stunden-Schwankungen von 1—4° C auf. Es ist bemerkenswert, daß das verhältnismäßig konstante Temperaturniveau von großen Veränderungen im umgebenden thermischen Milieu fast unabhängig ist. Selbst in Gebieten mit großen Klimaschwankungen vom Sommer zum Winter kommen bei den dort lebenden Tieren keine sicheren jahreszeitlichen Variationen der Körpertemperatur vor, und sowohl arktische als auch tropische Tiere gleicher Größe haben die gleiche Körperkerntemperatur.

Zur Beibehaltung dieser konstanten Temperatur des Körperinneren verfügen die homöothermen Tiere über ein Wärmeregulierungsvermögen, das einerseits auf die Wärmeabgabe des Organismus einwirkt und andererseits die Wärmeproduktion regelt.

Bei Absinken der Milieutemperatur erfolgt zuerst eine Gefäßkontraktion in der Haut und im äußeren Körpermantel. Dadurch wird das Wärmeleitungsvermögen von der inneren zur äußeren Körperschicht niedriger und der Gradient zur umgebenden Lufttemperatur kleiner mit dem Ergebnis, daß die Wärmeabgabe von der Oberfläche des Organismus herabgesetzt wird. Dieser Reaktionsmechanismus wird in der klassischen Physiologie als *physikalische* Wärmeregulierung bezeichnet.

Bei einer gewissen Außentemperatur, die von einer Tierart zur andern variiert, muß sich jedoch die Wärmeproduktion über das basale Niveau hinaus erhöhen, damit der Wärmehalt des Körpers und damit auch die Körperkerntemperatur konstant gehalten werden kann. Diese Außentemperatur — bei der es sich eigentlich um einen Temperaturbereich handelt — wird die kri-

* Dr. med. K. Lange Andersen, Z. E. B. Bygget, Universitetet, Blindern, Oslo

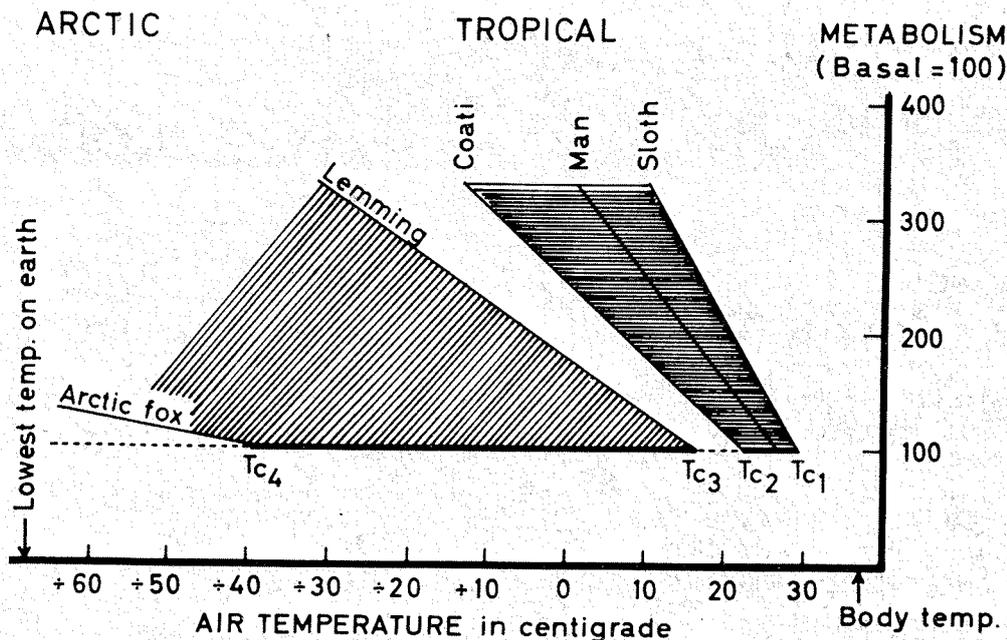


Abb. 1

Die kritische Temperatur bei arktischen und tropischen Tieren (Nach Scholander et al. 1950)

tische genannt (Abb. 1). Die erforderliche Erhöhung der Wärmeproduktion hat sich als direkt proportional zum Temperaturgradienten zwischen der Umgebung und dem inneren Körperkernmilieu erwiesen, wie man dies auch nach dem Newton'schen Gesetz für die Abkühlung des Körpers erwarten muß. Die zusätzliche Wärme kann in den Muskeln durch Tonusvermehrung mittels Zittern oder äußerer Arbeitsleistung des Tieres erzeugt werden.

Die Frage einer erhöhten Wärmeproduktion ohne erhöhte Muskelaktivität wird seit der von Rubner (1902) eingeführten Lehre über die chemische Wärmeregulierung diskutiert. Rubner und die Physiologen seiner Zeit erbrachten kein Versuchsmaterial, wodurch nachgewiesen wurde, daß eine zusätzliche muskuläre Wärmeproduktion eintritt, wenn ein Tier einer unter dem kritischen Punkt liegenden Temperatur ausgesetzt wird. Später wurde jedoch nachgewiesen, daß eine solche Stoffwechselvermehrung tatsächlich stattfinden kann. Sellers und You (1950) fanden eine Reduktion des Muskelzitterns zusammen mit erhöhter Wärmeproduktion bei Ratten, die chronisch der Kälte exponiert waren. Cottle und

Carlson (1956) beobachteten eine Verdoppelung der Wärmeproduktion bei akklimatisierten und kurarisierten Ratten, die einer Kälteexposition ausgesetzt waren.

Diese und ähnliche Untersuchungen haben die Rubner'sche Annahme bestätigt, und eine zusätzliche muskuläre Wärmezeugung kann somit zur Wärmebilanz des homöothermen Tieres beitragen. Von wo diese Wärme kommt, ist jedoch noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Es hat aber den Anschein, daß die Leber eine zusätzliche Wärmequelle sein kann.

Die kritische Temperatur wird einerseits vom maximalen Isolationsvermögen der äußeren Körperschicht und andererseits von der Größe des Ruhestoffwechsels bestimmt. Sie ist ein essentieller physiologischer Parameter und gibt uns den Schlüssel zum Verständnis des bei einzelnen Tieren vorhandenen Vermögens, in verschiedenen Klimaten zu leben. Die tropischen Tierarten haben kritische Temperaturen, die zwischen 15 und 25°C schwanken. Bei größeren arktischen Tieren kann die kritische Temperatur bis -40°C oder noch weniger sein, was ihnen ermöglicht, bei den tiefsten Wintertemperaturen auf dem Schnee zu liegen

und zu schlafen, ohne daß sie es nötig haben, ihre Wärmeproduktion über das basale Niveau hinaus zu erhöhen, um der Abkühlung zu entgehen (Abb. 1) (Scholander et al. 1950).

Die basale Wärmeproduktion ist bei tropischen und arktischen Tierarten im wesentlichen die gleiche und folgt der Maus-Elefanten-Kurve von Benedict (1938). Die niedrigere kritische Temperatur arktischer Tiere beruht daher hauptsächlich auf einem besseren Isolationsvermögen. Während das Isolationsvermögen des Pelzes bei tropischen Tierarten rund 1—2 Clo beträgt, ist es bei arktischen Tieren 3—4 mal größer. Pelzlose Tiere, wie z. B. Robben in der arktischen See, erhöhen ihre Isolationsfähigkeit durch extreme Hautabkühlung (Hart und Irving 1959).

Akklimatisationsversuche an kleineren Säugetieren haben gezeigt, daß mit der Entwicklung einer größeren Fähigkeit zur Wärmeproduktion eine Veränderung im allgemeinen Stoffwechsel stattfindet. Die Erhöhung im Ruhestoffwechsel bei neutraler Temperatur beträgt 20—50 %. Diese Vermehrung kann nur dazu beitragen, die kritische Temperatur um wenige Grade zu senken und ist infolgedessen von geringfügiger Bedeutung für die Fähigkeit der Tiere mit hoher kritischer Temperatur, im arktischen Klimabereich leben zu können. Trotzdem ist die Fähigkeit akklimatisierter Tiere, bei niedriger Temperatur längere Zeit hindurch einen hohen Stoffwechsel aufrechtzuerhalten, bei weitem besser als bei unakklimatisierten; dieser Umstand trägt dazu bei, daß sie in der Lage sind, bei extremer Kälteexposition länger am Leben zu bleiben. Dieses größere Wärmeproduktionsvermögen, das man *metabolische Adaptation* nennt, steht zum Teil in ursächlichem Zusammenhang mit erhöhter Schilddrüsenaktivität; diese Eigenschaft ermöglicht es kleinen Vögeln und Säugetieren mit kritischen Temperaturen von 10—15 °C, den arktischen Winter zu überleben. (Depocas et al. 1957, Steen 1958)

Physiologische Kälteanpassung des Menschen

Der Mensch schützt sich durch seine Kleidung und seine beheizte Behausung gegen extreme Abkühlung. Auf diese Art und

Weise kann er sich selbst im arktischen Gebiet mit einem tropischen Mikroklima umgeben. Die Frage, ob Menschen sich abgesehen von dieser technologischen Anpassung auch rein physiologisch an Kälte adaptieren können, hat großes Interesse gefunden. Da der Wärmeinhalt des menschlichen Körpers ebenso wie bei den Tieren von der Wärmeproduktion und vom Wärmeverlust bestimmt wird, dürfte es klar sein, daß ein Studium dieser beiden Mechanismen nähere Aufschlüsse über eine eventuelle Adaptation geben kann.

Die basale Wärmeproduktion des Menschen

Krog (1908) fand bei Untersuchungen von Grönlandeskimos vor fast 50 Jahren, daß der Ruhestoffwechsel („Grundumsatz“) bei diesem arktischen Volk höher lag als bei den Dänen. Spätere Untersuchungen über die Größe des Standardstoffwechsels von an Kälte gewohnten Menschen führten zu unterschiedlichen Ergebnissen, und Wilson, der 1956 ihm zugängliche Daten zusammenstellte, gelangt zu der Schlußfolgerung, daß an Kälte gewohnte Menschen keinen erhöhten Grundumsatz aufweisen.

Die mit verbesserter Technik durchgeführten Forschungsarbeiten der letzten Jahre scheinen jedoch die Lindhard'sche Auffassung in dieser Frage zu stützen. Irving und Mitarbeiter (1960) maßen den Stoffwechsel im Verlaufe einer Periode von 8 Stunden, in der die Versuchspersonen — arktische Indianer — unter gewohnten warmen Verhältnissen lagen und schliefen (Abb. 2). Der Stoffwechsel der Indianer lag die ganze Nacht hindurch etwa 20—25 % höher als bei einer nicht akklimatisierten Vergleichsgruppe. Gleiche Ergebnisse wurden von Hammel und Mitarbeitern im Jahre 1961 gefunden, als sie die Stoffwechselhöhe bei den primitiven Alacaluf-Indianern vom Feuerland maßen, und zwar nach dem gleichen Verfahren, und ebenfalls von Hart und Mitarbeitern (1961) bei den Eskimos der Baffin-Insel.

Es kann daher als bewiesen betrachtet werden, daß arktische Völker und andere in Kälte lebende Menschen einen höheren Stoffwechselumsatz haben als im „tropischen“ Klima lebende Menschen. Die Frage nach der Ursache dieses erhöhten Stoff-

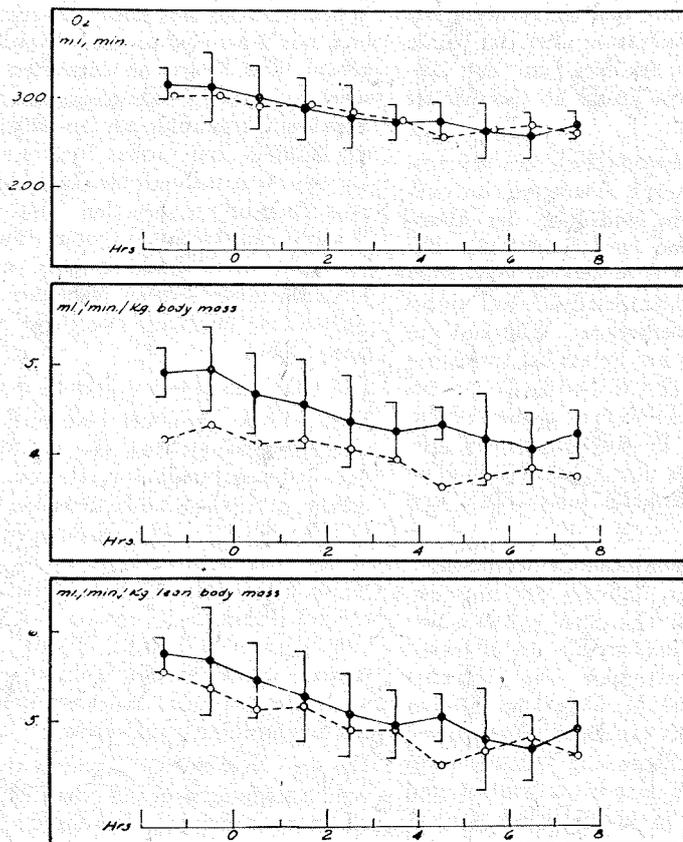


Abb. 2
 Stoffwechsel während einer Periode von 8 Stunden
 ————— arktische Indianer
 - - - - - unaklimatisierte Versuchspersonen
 (Nach Irving et al. 1960)

wechsels ist zwar noch ungeklärt. Man hat die Hypothese aufgestellt, daß es sich um eine Erhöhung des Stoffwechsels in den einzelnen Zellen handelt, hervorgerufen durch Kälteeinwirkung per sui über eine vermehrte Ausscheidung von stoffwechselerhöhenden Hormonen (Thyroxin, Adrenalin). Beweismaterial für die Richtigkeit dieser Hypothese liegt bisher jedoch noch nicht vor. Rodahl (1952) und andere haben Versuchsergebnisse vorgelegt, die andeuten, daß die Stoffwechselerhöhung bei den Eskimos durch ihre eiweißreiche Ernährung verursacht wird (spezifisch dynamische Kostwirkung). Irving und Mitarbeiter zeigten (1960), daß die Differenz zwischen arktischen Indianern und unaklimatisierten Menschen bedeutend geringer wurde, wenn der Stoffwechsel auf Kilogramm „lean body mass“ berechnet

wurde. Diese letztere Beobachtung kann darauf hindeuten, daß die Stoffwechselerhöhung bei den Eskimos ganz oder jedenfalls teilweise dadurch bedingt ist, daß sie eine relativ größere Muskelmasse als die Vergleichspersonen besitzen und daß dies die Ursache für ihren höheren Stoffwechsel ist.

Die kritische Temperatur des Menschen

Wie nun auch der Mechanismus des bei arktischen Völkern und anderen kälteexponierten Menschen gefundenen höheren Stoffwechsels sein mag, es steht jedenfalls fest, daß die Stoffwechselerhöhung so gering ist, daß sie für den nackten Menschen bei Kälteexposition nur eine unbedeutende Rolle spielen kann. Die kritische Temperatur für den nackten, unaklimatisierten Menschen —

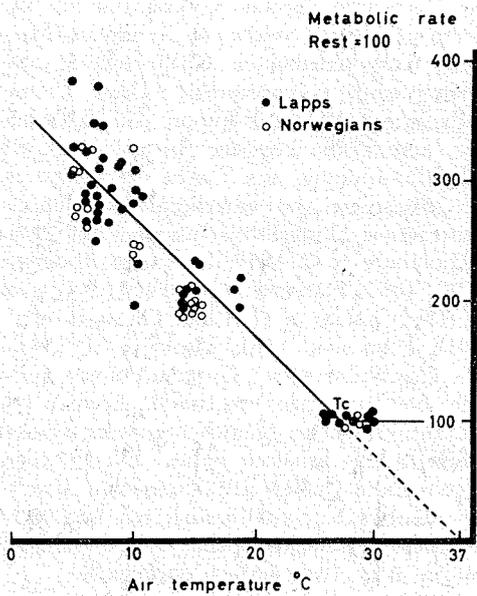


Abb. 3 Die kritische Temperatur des nackten Menschen (Nach Scholander et. al. 1957)

also die niedrigste Temperatur, bei der die Wärmebilanz bei basaler Wärmeproduktion aufrechterhalten werden kann — wurde mit etwa 25—27 °C ermittelt (Abb. 3) (Erikson et al. 1956, Scholander et al. 1957). Eine Stoffwechselerhöhung um 20—30 %, wie sie aus der Abbildung ersichtlich ist, würde

die kritische Temperatur nur um 2—3 °C herabsetzen. Auf Grund der bei unakklimatisierten und kältengewöhnten Menschen über die kritische Temperatur durchgeführten Untersuchungen können wir es daher als bewiesen ansehen, daß sich die Menschen in thermischer Hinsicht wie tropische Tiere verhalten. Die Menschen sind also nur deshalb in der Lage, sich in gemäßigten und arktischen Gegenden aufzuhalten, weil sie das technologische Wissen und Geschick haben, sich durch Kleidung und Behausung zu schützen.

Die Wärmebilanz während des Schlafens und der Ruhe bei mäßiger Kälteeinwirkung ausgesetzten Menschen

Viele können sich indessen nicht mit der Konklusion zufrieden geben, daß sich der Mensch nicht rein physiologisch der Kälte anpassen kann. Es ist ja eine ganz allgemeine Erfahrung, daß kältengewohnte Menschen mit Kälteeinwirkung besser fertig werden als Leute, die aus tropischem Klima kommen. Es ist eine ebenso bekannte Tatsache, daß Menschen, die kürzere oder längere Zeit in einem kälteren Klima leben müssen als sie gewohnt sind, sich nach einiger Zeit bei Temperaturen wohl fühlen, die ihnen anfangs unerträglich erschienen. Es liegt kein Grund vor, an der Richtigkeit dieser allgemeinen Auffassung, die die meisten

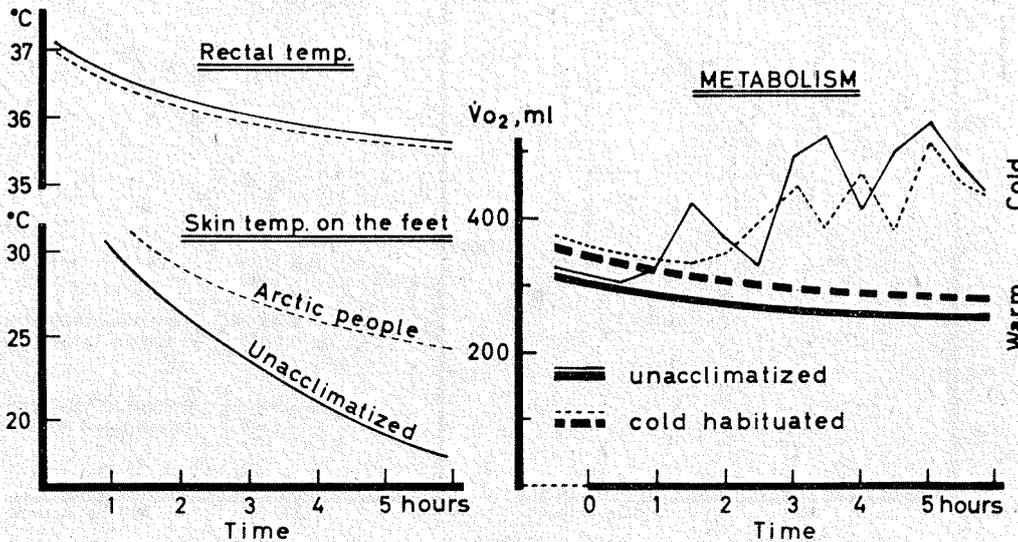


Abb. 4 Wärmeproduktion, Oberflächen- und Rektaltemperatur unakklimatisierter und kältengewohnter Menschen bei genommener Kälteeinwirkung

von uns selbst erfahren haben, zu zweifeln. Die Frage ist jedoch, ob und in welchem Ausmaß es hierfür eine physiologische Erklärung gibt, und wie wir diese gegebenenfalls messen können. Es liegt auf der Hand, daß für einen Menschen, der in kalten Gegenden zu leben gewohnt ist, die Zeiten des Rastens und des Schlafens am kritischsten sind. Es erscheint daher natürlich, Menschen während des Ruhens unter Einwirkung normierter Kälte zu untersuchen, wenn wir interindividuelle Schwankungen in der Kältetoleranz festzustellen wünschen. Vom thermischen Gesichtspunkt aus können wir uns denken, daß der Unterschied in der Toleranz zum Ausdruck kommt durch:

1. Ungleiche Wärmeproduktion.
2. Ungleiches Absinken der Oberflächentemperatur und damit ungleichen Wärmeverlust vom Körperkern zur Umgebung.
3. Ungleiche Herabsetzung des Wärmeinhalts des Körpers.

Ausgehend von dieser Grundauffassung hat die Arbeitsgruppe, der ich angehörte, Serienuntersuchungen bei arktischen Völkern,

bei Vertretern nackter Völker und bei anderen primitiven Stämmen, die unserer Meinung nach bedeutender Kältewirkung ausgesetzt sind, vorgenommen. Diese Untersuchungen umfassen Eskimos, Alaska-Indianer, nomadische Lappen, Australneger und Alacaluf-Indianer aus Tierra del Fuego an der Südspitze des amerikanischen Kontinents sowie Hochgebirgs-Indianer aus Peru. (Scholander et al. 1959, K. Lange Andersen et al. 1960, Hammel et al. 1960, Irving et al. 1960, Elsner et al. 1960, Hammel et al. 1961, Hart et al. 1961, Elsner et al. 1961). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden mit denjenigen verglichen, die man bei unakklimatisierten Menschen unserer eigenen Gemeinschaft erhalten hatte. Diese Arbeit ergab keine großen physiologischen Unterschiede zwischen akklimatisierten und nicht akklimatisierten Menschen. Die Ergebnisse sind in Abb. 4 schematisch dargestellt.

Bei der Exposition mäßiger Kälteeinwirkung hatten die arktischen Völker eine größere Fähigkeit zum Schlafen und Ruhen und ließen einen höheren Grad von Körperabkühlung zu, bevor sie mit einer metabo-

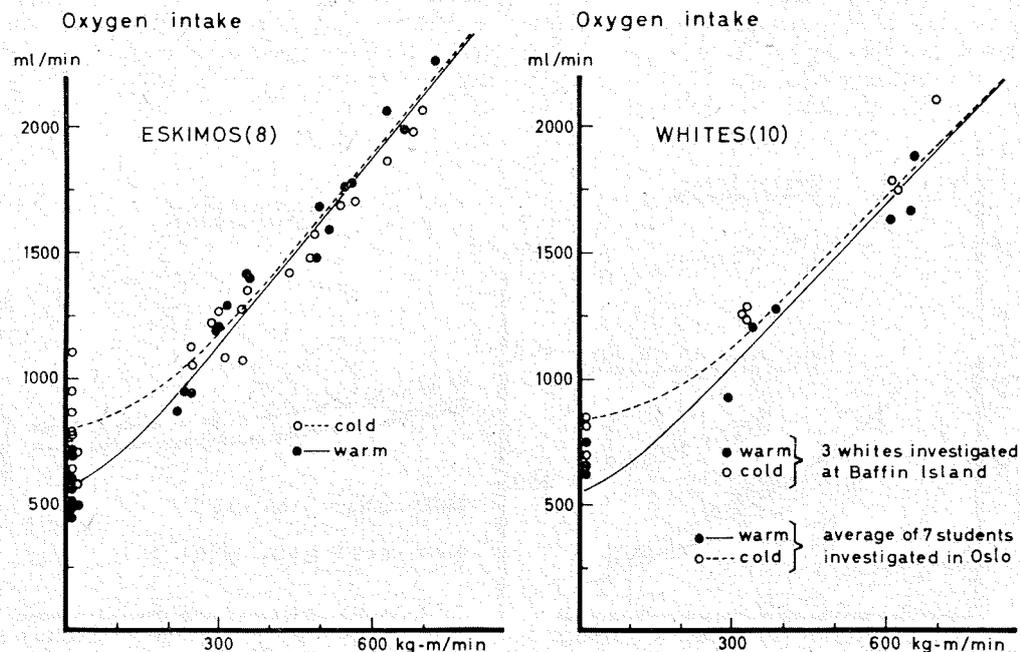


Abb. 5
Größe des Stoffwechsels bei Arbeitsleistung an einem Ergometerrad bei Eskimos und unakklimatisierten Studenten (Eigene Beobachtungen)

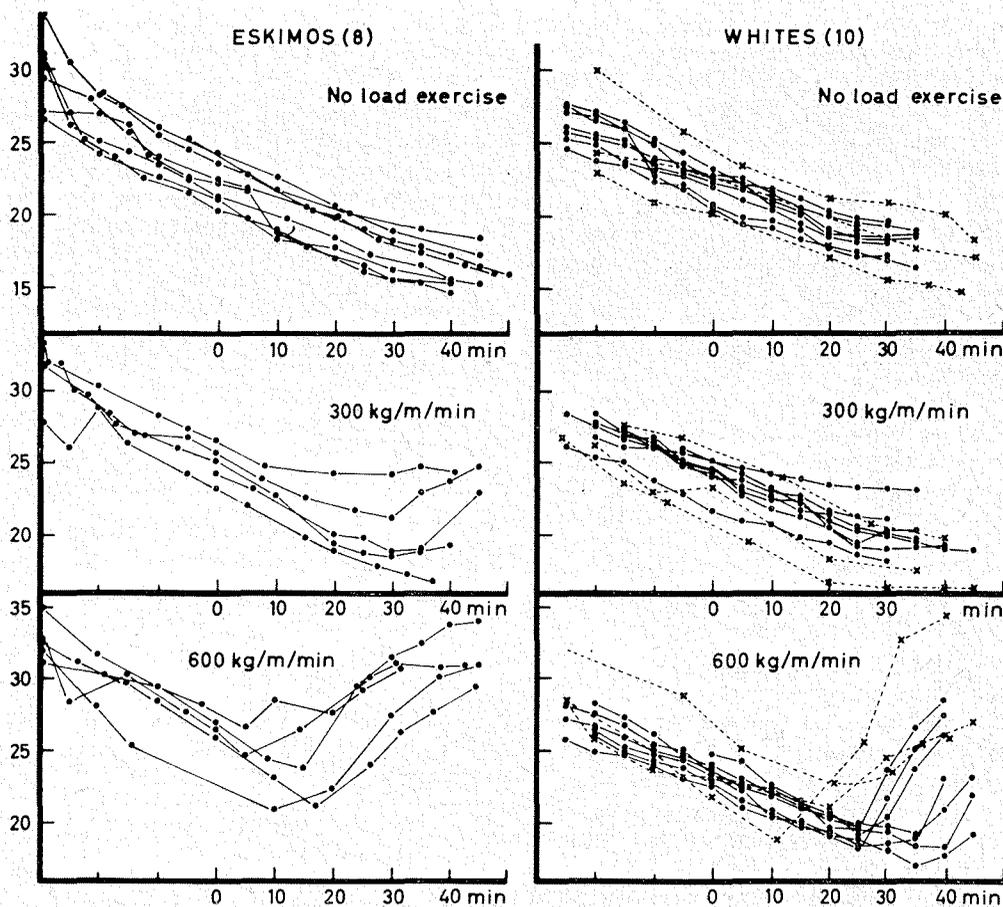


Abb. 6

Die Hauttemperatur an den Händen bei Arbeit in Kälte bei verschiedenen Arbeitsleistungen. (Eigene Beobachtungen).

lischen Kompensation reagierten. Es ergaben sich keine Anhaltspunkte dafür, daß kälte-exponierte Menschen innere Körperwärme mit Hilfe einer Oberflächenabkühlung einsparen, die größer ist als die bei nicht akklimatisierten Menschen beobachtete. Die Schlußfolgerung scheint berechtigt zu sein, daß eine physiologische Kälteadaptation beim Menschen nicht durch Erhöhung der Isolationsvermögens der Haut und der äußeren Körperschicht erfolgt. Man kann im Gegenteil feststellen, daß Messungen der Hauttemperaturen unter Kälteeinwirkung bei arktischen Völkern die Aufrechterhaltung einer höheren Hauttemperatur an Händen und Füßen ergaben als bei gewöhnlichen nicht akklimatisierten Menschen.

Die Wärmebilanz bei in Kälte arbeitenden Menschen

Unsere Arbeitsgruppe hat auch die Wärmebilanz bei Muskelarbeit in Kälte studiert, um festzustellen, ob unter den Verhältnissen eines erhöhten Stoffwechsels Änderungen im Wärmehaushalt auftreten können, die Ausdruck einer Kälteanpassung sein könnten.

Abb. 5 zeigt die Größe des Stoffwechsels bei Arbeitsleistung an einem Ergometer, und zwar für Eskimos und unakklimatisierte Studenten. Es ergab sich kein wesentlicher Unterschied in der Stoffwechselreaktion der beiden Gruppen bei Arbeit in Kälte. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, erhöht sich der Stoffwechsel bei Arbeit

in Kälte im Vergleich mit gleicher Arbeit in warmer Umgebung bei niedrigeren Arbeitsbelastungen, ist jedoch sozusagen unverändert bei Arbeitsbelastungen, die so groß sind, daß die Wärmeproduktion zum Verhindern der Körperabkühlung ausreicht.

Abb. 6 zeigt die Hauttemperaturen an den Händen bei Arbeit in Kälte und bei verschiedenen Arbeitsbelastungen. Wie hieraus ersichtlich ist, wird die Haut bei größeren Arbeitsbelastungen so warm, daß diese Wärme ausreicht, um auch die peripheren Hautpartien derart zu erwärmen, daß z. B. die Hände vollkommen durchwärmt werden. Weiter zeigen die Ergebnisse, daß die Eskimos eine bessere und wirksamere Blutzirkulation in der Haut haben als die Vergleichsgruppe nicht akklimatisierter Menschen (K. Lange Andersen et al. 1961).

Die Blutzirkulation in der Haut bei kälteadaptierten Menschen

Versuche sowohl beim Ruhen als auch bei der Arbeit zeigen, daß arktische und kältegewohnte Menschen eine wirksamere Hautzirkulation aufweisen, so daß sie sich an Händen und Füßen wärmer halten können, wenn sie lokaler und allgemeiner Abkühlung ausgesetzt sind. Vom wärmewirtschaftlichen Gesichtspunkt betrachtet ist dies eine ungünstige Reaktion, da es sich um einen größeren Wärmeverlust für den Organismus handelt, den die Kälteangepaßten nicht mit erhöhter Wärmeproduktion kompensieren. Für Menschen jedoch, die sich in der Kälte aufhalten und Arbeit im Freien ausführen müssen, ist es eine sehr zweckmäßige Reaktion. Sie trägt nämlich zur Vorbeugung von Hautfrostschäden an den kälteexponierten Partien bei und ferner zu einer besseren und effektiveren Arbeitsfähigkeit der Hände. Die Untersuchungen, die unsere Arbeitsgruppe über die Hautsensibilität durchführte — eine Eigenschaft, die für das erhöhte Arbeitsgeschick der Hände von besonders großer Bedeutung ist —, haben ergeben, daß selbst eine geringfügige Verbes-

serung der Blutzirkulation die feinere Handarbeitsgeschicklichkeit in Kälte um 50—100 Prozent erhöhen kann.

Von uns durchgeführte Untersuchungen über die Hautzirkulation bei typischen norwegischen Außenarbeitern, wie Fischern in Nordnorwegen und Waldarbeitern in unserem kalten Binnenland, gaben beweiskräftige Anhaltspunkte dafür, daß Kälteexposition eine bessere Blutzirkulation in den Händen zur Folge hat. Diese Reaktion, die von manchen Gesichtspunkten aus auch als zweckmäßig zu betrachten ist, kann als eine wirkliche menschliche Kälteadaptation bezeichnet werden. (Krog et al. 1960, Hellström 1961).

*

Literatur:

- Benedict, F. G. *Vital energetics*, Carnegie Inst., Washington, 1938.
 Cottle, W. H. and L. D. Carlson, *Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.)* 1956:92:845.
 Depocas, F., Hart, J. S. and O. Heroux, *J. Appl. Physiol.* 1957:10:393.
 Elsner, R. W., K. Lange Andersen and L. Hermansen, *J. Appl. Physiol.* 1960:15:659.
 Elsner, R. W. and Atle Bolstad. In preparation. 1961.
 Erikson, H., Krog, J., K. Lange Andersen and P. F. Scholander, *Acta. Physiol. Scand.* 1956:37:35.
 Hammel, H. T., R. W. Elsner, H. Andersen, H. Milan and F. Le Messurier. *J. Appl. Physiol.* 1959:14:605.
 Hammel, H. T., R. W. Elsner, K. Lange Andersen and P. F. Scholander. In preparation. 1961.
 Hart, S., H. T. Hammel and K. Lange Andersen. In preparation. 1961.
 Hart, J. S. and L. Irving. *Canad. J. Zool.* 1959:37:447.
 Hellström, B. In preparation. 1961.
 Irving, L., K. Lange Andersen, Atle Bolstad, R. W. Elsner, J. Hildes, Y. Löyning, J. D. Nelms, L. J. Peyton and R. Whaley, *J. Appl. Physiol.* 1960:15:635.
 K. Lange Andersen, Y. Löyning, J. D. Nelms, O. Wilson, R. H. Fox and A. Bolstad. *J. Appl. Physiol.*
 Krog, J. B. Folkow, R. H. Fox and K. Lange Andersen. *J. Appl. Physiol.* 1960:15:654.
 Krogh, A. and Marie Krogh, *Meddelelser om Grønland.* 1915:51:3.
 Rodahl, K. *J. Nutrition.* 1952:48:359.
 Rubner, *The Laws of Energy Exchange.* Leipzig: Deuticke. 1902.
 Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson and L. Irving. *Biol. Bull.* 1950:99:225.
 Scholander, P. F., Hammel H. T., Hart, J. S., Le Messurier and J. Steen. *J. Appl. Physiol.* 1958:13:211.
 Scholander, P. F., Hammel H. T., K. Lange Andersen and Y. Löyning. *J. Appl. Physiol.* 1958:12:1.
 Sellers, E. A. and S. S. You. *Amer. J. Physiol.* 1950:163:81.
 Steen, J. *Ecology.* 1958:39:625.
 Wilson, O. *Metabolism.* 1956:5:531.