

Durch die Form gefangen: Bauplan-bedingte physikalische Limitation der Existenz von Landschnecken

Dissertation

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard Karls Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von

Sascha Zimmermann
aus Waldshut-Tiengen

Tübingen
2026

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Eberhard Karls Universität Tübingen.

Tag der mündlichen Qualifikation:

28.09.2026

Dekan:

Prof. Dr. Thilo Stehle

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. David Wharam

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Martin Oettel

KURZZUSAMMENFASSUNG

In der heutigen Zeit, in der der Klimawandel zunehmend voranschreitet und sich klimatische Bedingungen drastisch ändern, stehen Arten und Populationen vor der Notwendigkeit, kurzfristig auf neue Umwelt- und Klimabedingungen zu reagieren, um nicht lokal auszusterben. Gerade bei wechselwarmen (poikilotherme) Lebewesen stellt sich die Frage, welche physikalischen und biologischen Faktoren die thermische Belastbarkeit begrenzen. Landschnecken sind hierfür als Modellorganismen besonders geeignet, da ihre Körpertemperatur aufgrund ihrer vergleichsweise geringen Mobilität, der exponierten Aufenthaltsorte sowie der geringen Körpergröße stark von den lokalen Umweltbedingungen beeinflusst wird. Ziel dieser Arbeit ist es, den Wärmehaushalt der Landschnecke *Theba pisana* physikalisch zu charakterisieren und darauf aufbauend physikalisch-thermodynamischen Grenzen zu untersuchen, die sich aus den vorgegebenen funktionalen, geometrischen und materialbedingten Grundstrukturen des Bauplans von terrestrischen Gastropoden ergeben.

Hierfür wurde ein instationäres Simulationsmodell entwickelt, das die Körpertemperatur von *T. pisana* über Energiebilanzen berechnet. Wärmeströme der solaren, terrestrischen und atmosphärischen Strahlung, der Eigenstrahlung der Schnecke, Konvektion, Evaporation sowie metabolische Wärmeproduktion des Tieres gehen hierbei in diese Energiebilanzen ein. Die Modellgrößen des Sauerstoffverbrauchs als Maß für den Metabolismus und des Wasserverlusts durch Evaporation, wurden experimentell ermittelt und in das Modell integriert. Zusätzlich wurden geometrische Eigenschaften der Schneckenschale, umweltabhängige Randbedingungen sowie unterschiedliche Orientierungen der Tiere zur Sonne, variable Abstände zur Erdoberfläche, verschiedene Windgeschwindigkeiten und die Absorptionsgrade unterschiedlich pigmentierter Schneckenschalen ermittelt und in die Simulation miteinbezogen.

Die Ergebnisse zeigen, dass der Wärmehaushalt von *T. pisana* hauptsächlich durch Strahlung und Konvektion bestimmt wird. Parameter wie die Höhe der Schnecke über dem Boden, wodurch die unmittelbare Umgebungstemperatur und die Windgeschwindigkeit maßgeblich bestimmt werden, der Absorptionsgrad der Schale sowie temporäre Beschattung wirken sich deutlich auf die maximale Körpertemperatur aus. Evaporation und Metabolismus tragen ebenfalls zur Energiebilanz bei, im Vergleich zu Strahlung und Konvektion ist ihr direkter Beitrag hierzu jedoch vergleichsweise gering.

Das entwickelte Modell ermöglicht es, diese Zusammenhänge quantitativ zu analysieren und thermische Grenzbedingungen für *Theba pisana* bei unterschiedlichen Umweltbedingungen abzuschätzen. Insgesamt stützen die Ergebnisse die zentrale Annahme, dass die Existenzbedingungen von *Theba pisana* durch bauplanbedingte physikalische Grenzen mitbestimmt werden. Die Schnecke kann aufgrund ihrer Schalenform, Pigmentierung, Größe, der begrenzten Verdunstung und der Abhängigkeit von geeigneten Mikrohabitaten nicht beliebig flexibel thermisch reagieren.

Deshalb ist es unter Extrembedingungen für die Überlebensfähigkeit der Individuen entscheidend, ob das Habitat innerhalb dieser physikalischen Grenzen eine ausreichende thermische Entlastung bietet.

ABSTRACT

In these times, as climate change progresses and climatic conditions change drastically, species and populations are faced with the need to respond rapidly to new environmental and climatic conditions in order to avoid local extinction. Particularly in the case of cold-blooded (poikilothermic) organism, the question arises as to which physical and biological factors limit their tolerance. Land snails are particularly suitable model organisms for this purpose, as their body temperature is highly dependent on local environmental conditions due to their comparatively low mobility, exposed habitats and small body size. The aim of this thesis is to physically characterise the heat balance of the gastropod *Theba pisana* and, building on this, to investigate the physical-thermodynamic limits arising from the given functional, geometric and material-related basic structures of the body plan of terrestrial gastropods.

For this purpose, a transient simulation model was developed to calculate the body temperature of *T. pisana* using energy balances. These energy balances consider solar, terrestrial and atmospheric radiation, the snail's own radiation, convection, evaporation and the animal's metabolic heat production. The model parameters for oxygen consumption, as a measure of metabolism, and water loss through evaporation were determined experimentally and integrated into the model. In addition, geometric properties of the snail shell, environment-dependent boundary conditions, as well as different orientations of the animal relative to the sun, variable distance from the ground surface, different wind speeds and the absorption coefficients of differently pigmented snail shells were determined and integrated into the simulation.

The results show that the heat balance of *T. pisana* is primarily determined by radiation and convection. Parameters such as the snail's height above the ground – which influences the immediate ambient temperature and wind speed – the shell's absorptivity, and temporary shading have a major impact on the maximum body temperature. Evaporation and metabolism also contribute to the energy balance, but under the conditions considered, they are less important than the radiation- and convection-induced heat fluxes.

The developed model makes it possible to analyse these relationships quantitatively and to estimate thermal limiting conditions for *Theba pisana* under different environmental conditions. Overall, the results support the central assumption that the conditions for the survival of *Theba pisana* are partly determined by physical constraints inherent in its body plan. Due to the shape of its shell, pigmentation, size, limited evaporation and dependence on suitable microhabitats, the snail cannot respond thermally with complete flexibility. Therefore, under extreme conditions, the survival of individuals depends largely on whether the habitat provides sufficient thermal relief within these physical limits.

INHALTSVERZEICHNIS

Kurzzusammenfassung	VI
Abstract.....	VIII
Abbildungsverzeichnis.....	XIII
Tabellenverzeichnis.....	XVII
Symbole und Abkürzungen	XIX
1 Einleitung	1
1.1 Modellorganismus: <i>Theba pisana</i>	5
1.2 Forschungsstand zu Sauerstoffverbrauch und Verdunstung	8
2 Thermodynamische Grundlagen	15
2.1 Thermodynamische Systeme und ihre Zustandsgrößen	16
2.2 Universelle Gasgleichung	18
2.3 Kinetische Gastheorie	19
2.4 Gasgemische und Moleküle.....	21
2.5 Ideales und reales Gas	23
2.6 Mechanismen der Wärmeübertragung	25
2.6.1 Wärmeleitung.....	25
2.6.2 Wärmestrahlung.....	26
2.6.3 Konvektion.....	29
2.6.4 Lumped-System.....	33
2.7 Grundlagen feuchter Luft	34
2.7.1 Zustandseigenschaften feuchter Luft	35
2.7.2 Transporteigenschaften feuchter Luft	37
2.8 Solarer Verlauf	42
3 Material und Methoden	47
3.1 Modellierung des Wärmehaushalts.....	47
3.2 Tierschutzrichtlinien und Versuchstiere.....	48
3.3 Letale Temperaturen.....	49
3.4 Messung des O ₂ -Verbrauchs	50
3.4.1 Experimentelles Design der Messung des O ₂ -Verbrauchs	50
3.4.2 Experimenteller Aufbau der Messung des O ₂ -Verbrauchs	51
3.5 Messung der Verdunstungsmasse.....	54
3.5.1 Experimentelles Design der Messung der Verdunstungsmasse.....	54
3.5.2 Experimenteller Aufbau der Messung der Verdunstungsmasse	54
3.6 Statistik.....	56
4 Ausarbeitung des Simulationsmodells	61
4.1 Parameter zur Beschreibung von <i>Theba pisana</i>	62
4.2 Umgebungsrandbedingungen der Simulation	68
4.2.1 Temperaturverläufe der Simulation	68
4.2.2 Luft als umströmendes Fluid	74

4.3	Wärmestrahlung als Simulationskomponente	82
4.3.1	Solare Wärmestrahlung.....	84
4.3.2	Wärmestrahlung der Umgebung	89
4.3.3	Strahlung der Schnecke	92
4.4	Konvektion als Simulationskomponente	92
4.5	Sauerstoffverbrauch von <i>Theba pisana</i>	94
4.5.1	Quantifizierung des O ₂ -Verbrauchs	94
4.5.2	Ergebnisse der Messung des O ₂ -Verbrauchs	97
4.5.3	Diskussion der Messung des O ₂ -Verbrauchs.....	101
4.5.4	Anpassung des O ₂ -Verbrauchs an das Simulationsmodell	106
4.5.5	Wärmetransport durch Metabolismus beim Modellorganismus	108
4.6	Verdunstungsmasse von <i>Theba pisana</i>	108
4.6.1	Quantifizierung der Verdunstungsrate	109
4.6.2	Ergebnis der Messung der Verdunstungsrate	109
4.6.3	Diskussion der Messung der Verdunstungsrate.....	115
4.6.4	Anpassung der Verdunstungsrate an das Simulationsmodell	121
4.6.5	Wärmetransport durch Evaporation beim Modellorganismus	122
5	Analyse und Ergebnisse des Simulationsmodells	125
5.1	Sensitivitätsanalyse einzelner Parameter der Simulation.....	125
5.2	Wärmeströme der einzelnen Komponenten der Simulation.....	127
5.3	Solare Strahlung in der Simulation	130
5.4	Simulationsensemble: Letale Temperatur vs. Höhe.....	133
5.5	Standortvergleich: Letale Temperatur vs. Höhe.....	137
6	Diskussion und Schlussfolgerung.....	141
6.1	Diskussion der Ausarbeitung des Simulationsmodells	141
6.2	Implikationen der Ergebnisse für die Existenzlimitation von Landschnecken	149
6.3	Schlussfolgerung und Fazit.....	160
	Literaturverzeichnis	XXIX
	Erklärung zum Eigenanteil	XLV
	Veröffentlichungen	XLVII
	Danksagung	XLIX
	Anhang.....	LI
A.1	Herleitung der thermischen Zustandsgleichung des idealen Gases	LII
A.2	Messdaten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors.....	LV
A.3	Regressionen der Abmaße der Schneckenschale	LVI
A.4	Regression Durchmesser und Gesamtmasse.....	LVIII
A.5	Regression schalenfreie Masse und Gesamtmasse	LIX
A.6	Höhenabhängige Messungen im Habitat.....	LX
A.7	Wärmekapazität idealer Gase.....	LXI
A.8	Dynamische Viskosität mit Literaturdaten	LXII
A.9	Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung	LXIII
A.10	Messdaten des O ₂ -Verbrauchs.....	LXV

A.11	Spezifischer Sauerstoffverbrauch in der Literatur	LXVI
A.12	Messdaten der Verdunstungsmasse.....	LXVIII
A.13	Verdunstungsraten in der Literatur	LXX
A.14	Sensitivitätsanalyse der einzelnen Parameter.....	LXXII
A.15	Sensitivitätsanalyse der Luftgeschwindigkeit.....	LXXVI
A.16	Sensitivitätsanalyse der Orientierung.....	LXXVII
A.17	Wärmeströme der Komponenten Metabolismus und Evaporation.....	LXXVIII
A.18	Netto-Wärmeströme bei verschiedenen Farbmorphen	LXXIX
A.19	Verlauf globaler Strahlung.....	LXXX
A.20	Schattenverlauf	LXXXI
A.21	Simulationen mit Schatten	LXXXII
A.22	Ensemble <i>Normalbedingung</i> bei $LT_{50}(1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ °C}$	LXXXIII
A.23	Ensemble <i>Schatten</i> bei $LT_{50}(1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ °C}$	LXXXIV
A.24	Ensemble <i>klarer Himmel</i> bei $LT_{50}(1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ °C}$	LXXXV
A.25	Simulation mit reduzierter Luftgeschwindigkeit.....	LXXXVI

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1-1: <i>Theba pisana</i>	5
Abbildung 1-2: Farbmorphen <i>Theba pisana</i>	7
Abbildung 2-1: Prinzipieller Aufbau thermodynamischer Systeme	16
Abbildung 2-2: Planck Spektrum und Wiensche Verschiebung	27
Abbildung 2-3: Lambert-Strahler	28
Abbildung 2-4: Auftreffende Strahlung eines durchlässigen Körpers	28
Abbildung 2-5: Wärmeübertragung durch Konvektion	30
Abbildung 2-6: Schematische Darstellung der Himmelsphäre	43
Abbildung 3-1: Letale Temperaturen von <i>Theba pisana</i>	50
Abbildung 3-2: Schematischer Aufbau des Mikrorespirometers	51
Abbildung 3-3: Schematischer Aufbau des Messaufbaus zur Messung der Verdunstungsmasse	55
Abbildung 4-1: Schematischer Aufbau des Simulationsmodells	61
Abbildung 4-2: Geometrische Näherung von <i>Theba pisana</i> als Kugel	63
Abbildung 4-3: Geometrische Näherung von <i>Theba pisana</i> als Ellipsoid	63
Abbildung 4-4: Temperaturverlauf der Umgebung	69
Abbildung 4-5: Temperaturänderung Abhängigkeit der Höhe	70
Abbildung 4-6: Höhenabhängige Temperaturdifferenz	71
Abbildung 4-7: Temperaturverlauf der Umgebung in verschiedenen Höhen	72
Abbildung 4-8: Temperaturverlauf der Erdoberfläche	73
Abbildung 4-9: Relative Luftfeuchtigkeit als Funktion der Temperatur	74
Abbildung 4-10: Verlauf der relativen Luftfeuchtigkeit	75
Abbildung 4-11: Luftgeschwindigkeit in Abhängigkeit der Höhe	77
Abbildung 4-12: Spezifische Wärmekapazität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur	79
Abbildung 4-13: Dichte von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur	79
Abbildung 4-14: Dynamische Viskosität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur	80
Abbildung 4-15: Kinematische Viskosität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur	81
Abbildung 4-16: Wärmeleitfähigkeit von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur	82
Abbildung 4-17: Verschiedene Farbmorphen der Art <i>Theba pisana</i>	84
Abbildung 4-18: Auf der Erde ankommende solare Wärmestrahlung	85
Abbildung 4-19: Strahlung zwischen einer Kugel auf eine kreisrunde, ebene Fläche	87
Abbildung 4-20: Anteile der ankommenden solaren Strahlung	88
Abbildung 4-21: Sauerstoffverbrauch vs. schalenfreie Masse	98
Abbildung 4-22: Sauerstoffverbrauch und spezifischer Sauerstoffverbrauch	99
Abbildung 4-23: Sauerstoffverbrauch als abhängige Variable (MLR)	100
Abbildung 4-24: Spezifischer Sauerstoffverbrauch vs. Temperaturverhältnis	104
Abbildung 4-25: Regression des Sauerstoffverbrauchs	107
Abbildung 4-26: Verdunstungsrate	110

Abbildung 4-27: Spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreie Masse	111
Abbildung 4-28: Spez. Verdunstungsrate pro Schalenöffnungsfläche vs. Sättigungsdefizit	112
Abbildung 4-29: Spezifische Verdunstungsrate als abhängige Variable (MLR)	114
Abbildung 5-1: Sensitivitätsanalyse des Parameters der Höhe	126
Abbildung 5-2: Projizierte Fläche der Schneckenschale bei verschiedenen Orientierungen.....	127
Abbildung 5-3: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,56.....	128
Abbildung 5-4: Netto-Wärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,56.....	128
Abbildung 5-5: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,63.....	129
Abbildung 5-6: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,67.....	129
Abbildung 5-7: Ergebnis der Simulationen bei klarem Himmel.....	131
Abbildung 5-8: Ergebnis der Simulationen mit Schatten (12:51)	132
Abbildung 5-9: Ergebnis des Ensembles <i>Normalbedingung</i>	134
Abbildung 5-10: Ergebnis bei Absorptionsgrad 0,56 des Ensembles <i>Normalbedingung</i>	134
Abbildung 5-11: Populationsspezifische Unterschiede der Thermotoleranz.....	135
Abbildung 5-12: Ergebnis des Ensembles <i>Schatten</i>	136
Abbildung 5-13: Ergebnis des Ensembles <i>klarer Himmel</i>	136
Abbildung 5-14: Ergebnis des Ensembles <i>Standorte</i>	138
Abbildung A.1-1: Herleitung ideales Gas.....	LII
Abbildung A.2-1: Messdaten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors.....	LV
Abbildung A.3-1: Lineare Regression der Schalenbreite.....	LVI
Abbildung A.3-2: Residuenplot der linearen Regression der Schalenbreite.....	LVI
Abbildung A.3-3: Lineare Regression der Schalenhöhe.....	LVII
Abbildung A.3-4: Residuenplot der linearen Regression der Schalenhöhe.....	LVII
Abbildung A.4-1: Regression der Gesamtmasse der Schnecken.....	LVIII
Abbildung A.4-2: Residuenplot der Regression der Gesamtmasse.....	LVIII
Abbildung A.5-1: Lineare Regression der schalenfreien Masse.....	LIX
Abbildung A.5-2: Residuenplot der linearen Regression der schalenfreien Masse.....	LIX
Abbildung A.8-1: Dynamische Viskosität feuchter Luft.....	LXII
Abbildung A.14-1: Sensitivitätsanalyse Durchmesser der Schale.....	LXXII
Abbildung A.14-2: Sensitivitätsanalyse Höhe der Schnecke.....	LXXIII
Abbildung A.14-3: Sensitivitätsanalyse Pigmentierung der Schale.....	LXXIV
Abbildung A.14-4: Sensitivitätsanalyse Luftfeuchtigkeit.....	LXXV
Abbildung A.15-1: Sensitivitätsanalyse Luftgeschwindigkeit.....	LXXVI
Abbildung A.16-1: Sensitivitätsanalyse Orientierung.....	LXXVII
Abbildung A.17-1: Verlauf der Komponente Metabolismus.....	LXXVIII
Abbildung A.17-2: Verlauf der Komponente Evaporation.....	LXXVIII
Abbildung A.18-1: Nettowärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,63.....	LXXIX
Abbildung A.18-2: Nettowärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,69.....	LXXIX
Abbildung A.19-1: Verlauf globaler Strahlung.....	LXXX

Abbildung A.20-1: Verlauf der Schattenfunktion F_{sh}	LXXXI
Abbildung A.21-1: Ergebnis der Simulationen mit Schattenmaximum um 13:51.....	LXXXII
Abbildung A.21-2: Ergebnis der Simulationen mit Schattenmaximum um 14:51.....	LXXXII
Abbildung A.22-1: Ensemble <i>Normalbedingung</i>	LXXXIII
Abbildung A.23-1: Ensemble <i>Schatten</i>	LXXXIV
Abbildung A.24-1: Ensemble <i>klarer Himmel</i>	LXXXV
Abbildung A.25-1: Verlauf der Simulation mit reduzierter Luftgeschwindigkeit.....	LXXXVI

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 3-1: Solver- und Integrationscharakteristiken der numerischen Simulation.....	48
Tabelle 4-1: Orientierungsabhängige Halbachsen des Ellipsoids im ortsfesten Koordinatensystem.....	65
Tabelle 4-2: Koeffizient des Polynom 8. Grades zur Berechnung der Umgebungstemperatur.....	69
Tabelle 4-3: Koeffizienten des Polynom 8. Grades zur Berechnung der Bodentemperatur.....	73
Tabelle 4-4: Koeffizienten zur Berechnung der Luftgeschwindigkeit bei instabiler Schichtung.....	78
Tabelle 4-5: Physikalische Stoffgrößen zur Berechnung der Stoffeigenschaften von feuchter Luft.....	78
Tabelle 4-6: Stoffspez. Referenzwerte zur Berechnung der dyn. Viskosität nach Sutherland.....	80
Tabelle 4-7: Stoffspez. Referenzwerte zur Berechnung der Wärmekapazität nach Sutherland.....	81
Tabelle 4-8: Bedeckungsgrad nach dem Deutschen Wetterdienst.....	90
Tabelle 4-9: Sensitivitätsanalyse der Emissionsgrade.....	91
Tabelle 4-10: Parameter zur Beschreibung der Konvektion im Simulationsmodell.....	94
Tabelle 4-11: Berechnung der schalenfreien Masse verschiedener Schneckenarten.....	96
Tabelle 4-12: Region, Habitat und max. Habitatterperatur verschiedener Schneckenarten.....	96
Tabelle 4-13: Koeffizienten der Regression des Sauerstoffverbrauchs.....	107
Tabelle 4-14: Effektttests der Variablen der MLR der Verdunstungsmasse.....	114
Tabelle 4-15: Koeffizienten der Regression der Verdunstungsrate.....	121
Tabelle 4-16: Koeffizienten zur Berechnung der molaren Verdampfungsenthalpie von Wasser.....	122
Tabelle 5-1: Variierende Parameter der Sensitivitätsanalyse.....	125
Tabelle 5-2: Parameter der durchgeführten Simulation zur Visualisierung der Wärmeströme.....	127
Tabelle 5-3: Simulationsparameter zur Analyse der Strahlungsverläufe bei klarem Himmel.....	130
Tabelle 5-4: Simulationsparameter zur Analyse des Einflusses von Schatten.....	132
Tabelle 5-5: Zusammenfassung der Ergebnisse der Simulationsensembles.....	137
Tabelle 5-6: Mittlere Maximaltemperaturen des Monats August in verschiedenen Habitaten.....	138
Tabelle A.2-1: Daten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors.....	LV
Tabelle A.6-1: Höhenabhängige Messungen im Habitat.....	LX
Tabelle A.6-2: Beschreibung der Temperatur und Luftgeschwindigkeit im Habitat.....	LX
Tabelle A.7-1: Konstanten zur Beschreibung der spez. Wärmekapazität idealer Gase.....	LXI
Tabelle A.9-1: Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung.....	LXIII
Tabelle A.10-1: Messdaten des Sauerstoffverbrauchs.....	LXV
Tabelle A.11-1: Mittlerer spezifischer Sauerstoffverbrauch in der Literatur.....	LXVI
Tabelle A.12-1: Messdaten der Verdunstungsmasse.....	LXVIII
Tabelle A.13-1: Verdunstungsraten verschiedener Schneckenarten in der Literatur.....	LXX

SYMBOLS UND ABKÜRZUNGEN

Symbol	Einheit	Bedeutung
A	m^2	Fläche
$A_{\text{E,proj}}$	mm^2	Projizierte Fläche eines Ellipsoids
A_H	-	Koeffizient – Approximation der molaren Verdampfungsenthalpie
A_{O_2}	$\text{Vol.}\% \text{ K}^{-1}$	Koeffizient – Kalibrierung Sauerstoffkonzentration Temperatur
A_S	mm^2	Projizierte Fläche der Schneckenschale
A_{sa}	mm^2	Fläche der Schalenöffnung (Shell Aperture)
a	-	Allometrischer Exponent
a	$\text{J m}^3 \text{ mol}^{-2}$	Binnendruck der van-der-Waals-Gleichung
a	mm	Halbachse Ellipsoid
$a_{T,i}$	K	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
B	W m^{-2}	Direkte Strahlung (Beam Radiation)
B_H	-	Koeffizient – Approximation der molaren Verdampfungsenthalpie
Bi	-	Biot-Zahl
B_{O_2}	$\text{Vol.}\% \text{ Pa}^{-1}$	Koeffizient – Kalibrierung Sauerstoffkonzentration Druck
b	$\text{m}^3 \text{ mol}^{-1}$	Kovolumen der van-der-Waals-Gleichung
b	mm	Halbachse Ellipsoid
b_m	-	Allometrischer Koeffizient bezogen auf die Gesamtmasse
b_S	mm	Breite der Schneckenschale
b_{sf}	-	Allometrischer Koeffizient bezogen auf die schalenfreie Masse
$b_{T,i}$	K s^{-1}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
C	J K^{-1}	Wärmekapazität
C	-	Strahlungsaustauschzahl
C_H	-	Koeffizient – Approximation der molaren Verdampfungsenthalpie
$C_{h,T}$	K^{-1}	Koeffizient – Regression Höhenabhängige Temperaturänderung
$C_{h,v}$	s m^{-1}	Koeffizient – Regression Höhenabhängige Luftgeschwindigkeit
C_i	-	Ausschlusskriterium Cook-Distanz-Test
C_{O_2}	-	Koeffizient – Kalibrierung Sauerstoffkonzentration rel. Feuchtigkeit
C_p	J K^{-1}	Wärmekapazität bei konstantem Druck
C_S	J K^{-1}	Wärmekapazität der Schnecke
C_{SR}	-	Skalierungsfaktor für die Umgebungstemperatur in Abhängigkeit der solaren Strahlung (Solar Radiation)
C_T	-	Skalierungskonstanten der Temperatur bei der Berücksichtigung der Höhe
C_V	J K^{-1}	Wärmekapazität bei konstantem Volumen
C_1	Pa	
C_2	-	Empirische Konstanten zur Berechnung des Sättigungsdampfdruck von Wasserdampf
C_3	$^{\circ}\text{C}$	

c	mm	Halbachse Ellipsoid
c	m s^{-1}	Lichtgeschwindigkeit $2,998 \cdot 10^8 \text{ m s}^{-1}$
c	-	Transportgröße
$\bar{\nabla}c$	m^{-4}	Konzentrationsgefälle, Gradient der Teilchenzahldichte
c_p	$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$	Spezifische Wärmekapazität bei konstantem Druck
$c_{p,S}$	$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$	Spezifische Wärmekapazität der Schnecke ($4185 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$)
c_s	m s^{-1}	Schallgeschwindigkeit
$c_{T,i}$	K s^{-2}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
c_v	$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$	Spezifische Wärmekapazität bei konstantem Volumen
D	W m^{-2}	Diffuse Strahlung
D	$\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$	Diffusionsgröße
D_H	-	Koeffizient – Approximation der molaren Verdampfungsenthalpie
d	m	Durchmesser
d	mm	Versetzungshöhe
d	-	Wert der Teststatistik des Durbin-Watson-Tests
d_{eq}	mm	Äquivalentdurchmesser
d_s	mm	Durchmesser der Schneckenschale
$d_{s,\text{eq}}$	mm	Äquivalentdurchmesser der Schneckenschale
$d_{T,i}$	K s^{-3}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
E_H	-	Koeffizient – Approximation der molaren Verdampfungsenthalpie
E_{kin}	J	Kinetische Energie
E_t	h	Zeitgleichung
$\dot{E}$	mg s^{-1}	Verdunstungsrate
$e_{T,i}$	K s^{-4}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
$\dot{e}_A$	$\text{mg s}^{-1} \text{ mm}^{-2}$	Spezifische Verdunstungsrate pro Schalenöffnungsfläche
$\dot{e}_m$	$\text{mg s}^{-1} \text{ mg}^{-1}$	Spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreie Masse
F	-	F -Wert
F	N	Kraft
F_{sh}	-	Schattenverlauf (Shadow)
f	-	Anzahl an Freiheitsgrade
f_{rot}	-	Anzahl der Rotationsfreiheitsgrade
$f_{T,i}$	K s^{-5}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
f_{trans}	-	Anzahl der Translationsfreiheitsgrade
f_{vib}	-	Anzahl der Vibrationsfreiheitsgrade
G	W m^{-2}	Globale Strahlung
Gr	-	Grashof-Zahl
g	m s^{-2}	Gravitationsfeldstärke, Erdbeschleunigung
$g_{T,i}$	K s^{-6}	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächentemperatur
H	J	Enthalpie
$H_{\text{M,v}}$	J mol^{-1}	Molare Verdampfungsenthalpie von Wasser

h	m	Höhe
h	J s	Planksches Wirkungsquantum ($6,626 \cdot 10^{-34}$ J s)
h_S	mm	Höhe der Schneckenschale
h_0	mm	Rauigkeitslänge
$h_{0,T}$	mm	Koeffizient – Regression Höhenabhängige Temperaturänderung
$h_{0,v}$	mm	Koeffizient – Regression Höhenabhängige Luftgeschwindigkeit
I	W sr ⁻²	Strahlungsstärke
I_{SC}	W m ⁻²	Solarkonstante (1361 W m ⁻²)
i	-	Zählvariable
j	-	Tag des Jahres
j	-	Zählvariable
$\vec{j}$	-	Stromdichte, transportierte Größe pro durchströmte Querschnittsfläche
k	-	Anzahl unabhängiger Variablen beim Cook-Distanz-Test
k_B	J K ⁻¹	Boltzmann-Konstante ($1,381 \cdot 10^{-23}$ J K ⁻¹)
$k_{T,i}$	K s ⁻⁷	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächenoberflächentemperatur
L	m	Mittlere freie Weglänge
L_c	m	Charakteristische Länge
L_*	m	Obukhov-Länge
l	-	Richtungskosinus der Projektionsrichtung (x -Richtung)
M	kg mol ⁻¹	Molare Masse
M_a	kg mol ⁻¹	Molare Masse von trockener Luft ($28,9586 \cdot 10^{-3}$ kg mol ⁻¹)
M_v	kg mol ⁻¹	Molare Masse von Wasserdampf ($18,0153 \cdot 10^{-3}$ kg mol ⁻¹)
M_λ	W m ⁻² μm ⁻¹	Spektrale (flächen-)spezifische Ausstrahlung
m	kg	Masse
m	-	Richtungskosinus der Projektionsrichtung (y -Richtung)
m_p	kg	Masse eines Teilchens
m_S	mg	Masse der Schnecke
m_{sf}	mg	Schalenfreie Masse der Schnecke
$m_{T,i}$	K s ⁻⁸	Koeffizient – Umgebungs- und Erdoberflächenoberflächentemperatur
N	-	Gesamtanzahl
Nu	-	Nußelt-Zahl
N_A	mol ⁻¹	Avogadro-Konstante ($6,022 \cdot 10^{23}$ mol ⁻¹)
N_d	-	Tag des Jahres
N_{sky}	-	Bedeckungsgrad des Himmels
n	-	Anzahl, Teil der Gesamtanzahl
n	-	Richtungskosinus der Projektionsrichtung (z -Richtung)
n	mol	Stoffmenge
n	-	Temperatorexponent des Potenzansatzes
$\vec{n}$	-	Normierter Richtungsvektor
$\vec{\dot{n}}$	m ⁻² s ⁻¹	Teilchenstromdichte

n_p	m^{-3}	Partikelkonzentration
n_Q	m^{-3}	Quantenkonzentration
$\dot{n}_{\text{O}_2}$	mol s^{-1}	Sauerstoffverbrauch
$\vec{n}_{\text{sun}}$	-	Strahlvektor der Sonne
O_E	mm^2	Oberfläche eines Ellipsoids
O_S	mm^2	Oberfläche der Schneckenschale
P	N s	Impuls
Pr	-	Prandtl-Zahl
p	Pa	Druck
p	-	Signifikanzwert, p -Wert
p_{atm}	Pa	Druck bei Standardatmosphäre (101325 Pa)
p_{ij}	-	Koeffizienten der Regression des Sauerstoffverbrauchs
$p_{i,jkl}$	-	Koeffizienten der Regression der Verdunstungsrate
$p_{s,v}$	Pa	Sättigungsdruck von Wasserdampf
Q	J	Wärme
Q_{10}	-	Temperatur Koeffizient nach der van't Hoff-Regel
q	J m^{-2}	Spezifische Wärme
$\dot{Q}$	W	Wärmestrom oder Wärmefluss
$\dot{Q}_{\text{atm}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Atmosphärische Strahlung</i>
$\dot{Q}_{\text{cond}}$	W	Wärmestrom durch Konduktion (Conduction)
$\dot{Q}_{\text{conv}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Konvektion</i> (Convection)
$\dot{Q}_{\text{diff}}$	W	Wärmestrom der diffusiven Strahlung
$\dot{Q}_{\text{dir}}$	W	Direkter Wärmestrom
$\dot{Q}_{\text{evap}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Evaporation</i>
$\dot{Q}_{\text{meta}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Metabolismus</i>
$\dot{Q}_{\text{rad}}$	W	Radiativer Wärmestrom (Stefan-Boltzmann-Gesetz)
$\dot{Q}_{\text{refl}}$	W	Wärmestrom der reflektierten globalen Strahlung
$\dot{Q}_S$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Strahlung der Schnecke</i>
$\dot{Q}_{\text{solar}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Solare Strahlung</i>
$\dot{Q}_{\text{terr}}$	W	Wärmestrom der Komponente <i>Terrestrische Strahlung</i>
$\dot{q}$	W m^{-2}	Spezifischer Wärmestrom/-fluss oder Wärmestromdichte
$\dot{q}_{\text{atm}}$	W m^{-2}	Wärmestromdichte der atmosphärischen Gegenstrahlung
$\dot{q}_H$	W m^{-2}	Turbulente Wärmestromdichte (Heat)
R	$\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$	Allgemeine Gaskonstante ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)
R	W m^{-2}	Reflektierte Strahlung
R_a	$\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$	Spezifische Gaskonstante von trockener Luft ($287,12 \text{ J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$)
R_v	$\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$	Spezifische Gaskonstante von Wasserdampf ($461,52 \text{ J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$)
Re	-	Reynolds-Zahl
Ri	-	Richardson-Zahl
R^2	-	Bestimmtheitsmaß

r	m	Radius
S	J K ⁻¹	Entropie
S_η	K	Sutherland-Konstante der dynamischen Viskosität
S_λ	K	Sutherland-Konstante der Wärmeleitfähigkeit
T	K	Temperatur
$\vec{\nabla}T$	K m ⁻¹	Temperaturgradient
T_B	K	Temperatur des Körpers (Body)
T_E	K	Temperatur der Umgebung (Environment)
T_{eff}	K	Effektive Temperatur des strahlenden Mediums
T_F	K	Temperatur des Fluids
T_{film}	K	Temperatur in der Konvektionsgrenzschicht (Filmtemperatur)
T_G	K	Oberflächentemperatur des Erdbodens (Ground)
$T_i(t)$	K	Temperaturverlauf Polynom
T_S	K	Körpertemperatur der Schnecke
T_W	K	Wandtemperatur
$T_{\eta 0}$	K	Stoffabhängiger Referenzwert der dynamischen Viskosität
$T_{\lambda 0}$	K	Stoffabhängiger Referenzwert der Wärmeleitfähigkeit
t	s	Zeit
t_L	h	Lokale Zeit
t_{TST}	h	Wahre Sonnenzeit (True Solar Time)
U	J	Innere Energie
u	m s ⁻¹	Geschwindigkeit
u_∞	m s ⁻¹	Anströmgeschwindigkeit des Fluids auf einen Körper
u_*	m s ⁻¹	Schubspannungsgeschwindigkeit
V	m ³	Volumen
v	m ³ kg ⁻¹	Spezifisches Volumen
v_{air}	m s ⁻¹	Luftgeschwindigkeit
W	J	Energie
w	-	Massenanteil
x	-	Wasserbeladung
Z	-	Realgasfaktor

α	-	Absorptionsgrad
α	-	Allometrischer Exponent des Sauerstoffverbrauchs
α	W m ⁻² K ⁻¹	Wärmeübergangskoeffizient
α_S	-	Absorptionsgrad der Schneckenschale
α_s	rad	Höhenwinkel der Sonne
β	-	Allometrischer Koeffizient des Sauerstoffverbrauchs
β	K ⁻¹	Volumenrischer Ausdehnungskoeffizient
Γ	-	Wolkenfaktor

Δ	-	Änderung
Δp_s	Pa	Sättigungsdefizit von Wasserdampf in der Umgebungsluft
$\Delta_f H^\circ$	J mol ⁻¹	Molare Standardbildungsenthalpie
$\Delta_r H^\circ$	J mol ⁻¹	Molare Standardreaktionsenthalpie
δ_s	rad	Deklination der Sonne
ε	-	Emissionsgrad
ε_{cs}	-	Emissionsgrad des klaren Himmels
ε_{O_2}	J mol ⁻¹	Energetisches Äquivalent von Sauerstoff
ε_{sky}	-	Emissionsgrad des Strahlenden Mediums (Himmel)
η	kg m ⁻¹ s ⁻¹	Dynamische Viskosität
η_0	kg m ⁻¹ s ⁻¹	Stoffabhängiger Referenzwert der dynamischen Viskosität
θ_s	rad	Sonnenzenitwinkel
ϑ	°C	Temperatur
κ	-	Kármán-Konstante
λ	W m ⁻¹ K ⁻¹	Wärmeleitfähigkeit
λ	μm	Wellenlänge
λ_L	rad	Geografischer Längengrad
λ_{STM}	rad	Geografischer Längengrad des Standardmeridians der Zeitzone
λ_0	W m ⁻¹ K ⁻¹	Stoffabhängiger Referenzwert der Wärmeleitfähigkeit
ν	m ² s ⁻¹	Kinematische Viskosität
ξ	-	Sichtfaktor/Einstrahlzahl
ξ_{AS}	-	Sichtfaktor Atmosphäre-Schnecke (Halbraum oberhalb der Schnecke)
ξ_{ES}	-	Sichtfaktor Umgebung-Schnecke
ξ_{GS}	-	Sichtfaktor Erdboden-Schnecke (Halbraum unterhalb der Schnecke)
ρ	kg m ⁻³	Dichte
ρ_G	-	Oberflächenalbedo
σ	Å	Kollisionsdurchmesser
σ	-	Standardabweichung (auch SD)
σ	W m ⁻² K ⁻⁴	Stefan-Boltzmann-Konstante ($5,67 \cdot 10^{-8}$ W m ⁻² K ⁻⁴)
τ	°C	Taupunkttemperatur in Bodennähe
τ	-	Temperaturverhältnis ($\vartheta_E/\vartheta_{E,max}$)
$\bar{\nabla}\phi$	-	Konzentrationsgradient
ϕ_{ij}	-	Ausgleichskoeffizienten
ϕ_L	rad	Geografischer Breitengrad
φ	-	Relative Luftfeuchtigkeit
φ_{O_2}	Vol.-%	Volumenanteil des Sauerstoffs
χ	-	Stoffmengenanteil
ψ_{ij}	-	Sutherland-Koeffizienten
ψ_M	-	Korrekturterm der Luftgeschwindigkeit bei instabiler Schichtung
ψ_s	rad	Azimutwinkel

Ω	-	Anzahl der Mikrozustände eines Systems
$\Omega^{(2,2)*}$	-	Dimensionsloses reduziertes Kollisionsintegral für η und λ
ω_s	rad	Stundenwinkel

Abkürzungen	Bedeutung
akkl.	Akklimatisiert
akt.	Aktiv
ANOVA	Varianzanalyse (Analysis of Variance)
atm	Standard Atmosphäre
BC	Umgebungsrandbedingung (Boundary Conditions)
BDF	Rückwärtsdifferenzverfahren (Backward Differentiation Formula)
CaCO_3	Calciumcarbonat
CAE	Rechnergestützte Entwicklung (Computer-Aided Engineering)
CEN	Zentral (Central)
CO_2	Kohlenstoffdioxid
$\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$	Saccharose
DAE	Differential-algebraischer Gleichungen (Differential-Algebraic Equations)
dorm.	Ruhend (dormant), sich in Ästivation (Sommerruhe) befindend
DWD	Deutscher Wetterdienst
E	Ost (East)
EU	Europa
Evap.	Verdunstung (Evaporation)
FR	Frankreich (France)
hor.	Horizontal
IQR	Interquartilsabstand (Interquartile Range)
inakt.	Inaktiv
L	Große Größenklasse (d_s : 16–18 mm; Large)
$\text{LT}_{50}/\text{LT}_{100}$	Mittlere/Obere Letale Temperatur
M	Messung
ME	Mittlerer Osten (Middle East)
MED	Mittelmeerraum (Mediterranean)
MLR	Multiple Regressionsmodellierung (Multiple Linear Regression)
MSO	Microsoft Office
N	Nord
N_2	Stickstoff
NA	Not available, nicht verfügbar
NW	Nordwest
O	Ost
O_2	Sauerstoff
PMMA	Polymethylmethacrylat

Pt100	Platin-Widerstandsthermometer ($R = 100 \, \Omega$ bei $0 \, ^\circ\text{C}$)
RH	Relative Luftfeuchtigkeit (Relative Humidity)
RMSE	Quadratwurzel des mittleren quadratischen Fehlers (Root Mean Square Error)
S	Süd
S	Kleine Größenklasse (d_S : 12–14 mm; Small)
SD	Standardabweichung (Standard Deviation)
SE	Standardfehler (Standard Error)
Spez.	Spezifisch
UV	Ultraviolett
VIF	Varianzinflationsfaktor
vert.	Vertikal
W	West

Indizes	Bedeutung
a	Trockene Luft (Air)
B	Körper (Body)
cs	Bei klarem Himmel (Clear Sky)
E	Umgebung (Environment)
F	Fluid
G	Erdboden (Ground)
i	Strahlung auf eine horizontale ebene Platte (irradiance)
M	Molar, Einheit pro Mol
max	Maximalwert
meas	Gemessen
min	Minimalwert
n	Strahlung auf eine nachgeführte ebene Platte (normal)
O ₂	Sauerstoff
p	Partialdruck
S	Schnecke
v	Wasserdampf (Vapour)
0	Anfangsbedingung/-wert

Operatoren/Symbole	Bedeutung
—	Mittelwert
$\langle \rangle$	Erwartungswert
$\vec{}$	Vektorielle Größe
·	Strom, pro Zeiteinheit (s^{-1})
$\propto$	Proportional zu
$\times$	Gekreuzt, unabhängige Variablen bei MLR miteinander multipliziert

1 EINLEITUNG

In der heutigen Zeit, in der der Klimawandel zunehmend voranschreitet und sich klimatische Bedingungen drastisch ändern, stehen Lebewesen und Populationen vor der Notwendigkeit auf neue Umweltbedingungen zu reagieren, um nicht auszusterben. Dies kann kurzfristig durch phänotypische Plastizität erfolgen, etwa durch physiologische Akklimatisation oder veränderte Reaktionsmuster im Rahmen genetisch angelegter Reaktionsnormen (Merilä und Hendry, 2014). Eine weitere Möglichkeit ist die räumliche Verlagerung des Verbreitungsgebietes, beispielsweise in höhere Lagen oder kühlere Regionen, wie sie für zahlreiche Arten im Zusammenhang mit dem Klimawandel dokumentiert wurden (Bednar-Friedl *et al.*, 2022; Parmesan und Yohe, 2003). Langfristig kann eine evolutionäre Anpassung erfolgen, sofern die Geschwindigkeit der Umweltveränderung eine Anpassung über mehrere Generationen zulässt (Hoffmann und Sgrò, 2011; Merilä und Hendry, 2014). Um die evolutionäre Entwicklung von Populationen und die Anpassung von Individuen an die klimatischen Bedingungen zu verstehen, beschäftigt sich die Wissenschaft seit über 200 Jahren mit der Anpassungsfähigkeit verschiedenster Spezies. Dabei sind u.a. die Einschränkungen der evolutionär realisierbaren Möglichkeiten (*Evolvability*), ein Begriff, der insbesondere durch Dawkins (1988) geprägt wurde, durch externe und interne Limitierungen in letzter Zeit vermehrt ins Zentrum des Interesses gerückt (Hansen, 2015; Jorritsma und van den Berg, 2026; Pelabon *et al.*, 2025).

Poikilotherme wirbellose Organismen, wie beispielsweise terrestrische Gastropoden (Landschnecken), sind in besonderem Maße den physikalischen Randbedingungen ihrer Umwelt ausgesetzt. Ihre Körpertemperatur wird stark durch externe Faktoren wie Umgebungstemperatur, solare Strahlung und Luftbewegung bestimmt (Knigge *et al.*, 2017). Dennoch leben diese Schneckenarten auch in Habitaten, in denen sehr hohe Temperaturen, Trockenheit und starke Sonneneinstrahlung vorherrschen (Schweizer *et al.*, 2019). In der Evolutionsökologie wird u.a. untersucht, wie es einer Art möglich ist, die Körpertemperatur zu regulieren und dadurch auch unter extremen Umweltbedingungen zu überleben (Angilletta, 2009; Huey und Stevenson, 1979; Rozen-Rechels *et al.*, 2019). Obgleich dies in diesem Zusammenhang naheliegend ist, wurden bisher kaum interdisziplinäre Ansätze verfolgt, die den physikalischen Teilbereich der Thermodynamik auf biologisch-malakologische Objekte anwendet. Im Hinblick auf die *Evolvability* eines Taxons ist es in diesem Zusammenhang jedoch notwendig, die physikalisch bedingten Beschränkungen, die durch eine vorgegebene, funktionale, geometrische und materialbedingte Grundstruktur, dem sogenannten Bauplan, unter bestimmten, in einem Habitat gegebenen, Randbedingungen, zu ermitteln. Ziel ist die Gewinnung von Erkenntnissen, die aufgrund ihrer physikalischen Allgemeingültigkeit auf andere (Landschnecken-) Arten übertragen werden könnten.

Landschnecken eignen sich für Untersuchungen zur *Evolvability* und zur Anpassungsfähigkeit von Organismen und Populationen in besonderem Maße, da sie stark von sich schnell ändernden

klimatischen Faktoren abhängig sind und dadurch direkte physiologische, morphologische sowie verhaltensbezogene Reaktionen auf Umweltstress zeigen (Schweizer *et al.*, 2019). Die direkte Beeinflussung der Körpertemperatur durch externe Bedingungen zeigt sich unter anderem in Variationen thermischer Toleranzen zwischen Populationen aus unterschiedlichen Klimaregionen. Thermische Toleranz stellt damit ein funktionell gut messbares Merkmal dar, anhand dessen lokale Anpassung und genetisch angelegte Reaktionsnormen untersucht werden können (Gaitán-Espitia, Belén Arias, *et al.*, 2013). Gleichzeitig weisen Landschnecken gut erfassbare morphologische und verhaltensbezogene Merkmale auf, beispielsweise Schalenpigmentierung, Schalenform und Habitat- bzw. Mikrohabitatwahl. Diese Merkmale lassen sich mit Umweltbedingungen in Beziehung setzen, was Landschnecken zu etablierten Modellsystemen in der Evolutions- und Anpassungsforschung macht (Cameron und Cook, 2012; Ozgo, 2012). Außerdem eignen sie sich auch dadurch, dass sich die Proportionen der Körper- (hier: Schalen-) form bei zunehmender Größe kaum ändern. Damit kann der Effekt der Größenzunahme auf physiologische oder thermodynamische Parameter weitgehend unabhängig von einer Veränderung der Proportionen der einzelnen Schalteile zueinander untersucht werden. Eine Übertragung der Erkenntnisse sollte somit größenübergreifend möglich sein.

Als passender Modellorganismus wurde für die vorliegende Arbeit *Theba pisana* (Müller, 1774) gewählt, da diese Art ein weites Verbreitungsgebiet hat, üblicherweise in hohen Individuenzahlen vorkommt und eine praktikable Größe aufweist (Cowie, 1984; Hazel und Johnson, 1990). Außerdem weist sie eine außergewöhnliche Variabilität in der Schalenfärbung auf, wozu bereits eine Reihe von Studien in der Ökologie und Ökophysiologie durchgeführt wurden (Johnson, 1980; Knigge *et al.*, 2017; Scheil *et al.*, 2012).

Die Umwelteinflüsse und thermischen Stressfaktoren, denen Landschnecken ausgesetzt sind, sowie deren morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Reaktionen auf thermischen Stress wurden von Schweizer *et al.* (2019) und Nicolai und Ansart (2017) zusammenfassend dargestellt und in artspezifischer Untersuchungen weiter vertieft (Cowie, 1985; Hazel und Johnson, 1990; Knigge *et al.*, 2017; Köhler *et al.*, 2021; Mizrahi *et al.*, 2016; Scheil *et al.*, 2012). Trotz der gewonnenen Erkenntnisse sind die universellen Einschränkungen durch den evolvierten Bauplan, bedingt durch physikalisch gegebene Beschränkungen, bisher kaum erforscht. Erkenntnisse über derartige Beschränkungen sind jedoch eine Voraussetzung für die Modellierung zukünftiger Verbreitungsgebiete und die Prognose von Aussterbeereignissen von Arten, im vorliegenden Fall helicoiden Landschnecken. Auf Grundlage der thermodynamischen Wechselwirkungen dieser Tiere mit ihrer Umwelt wurde in der Vergangenheit im Rahmen eines interdisziplinären Ansatzes eine Simulation der Wärmebilanz einer einzelnen Landschnecke durchgeführt, um die Auswirkungen verschiedener Wärmequellen auf ihren Wärmehaushalt zu modellieren (Zimmermann, 2021). Diese mathematische Simulation wurde mithilfe der CAE-Software (Computer-Aided Engineering) SimulationX erstellt, die dafür entwickelt wurde physikalisch-technische Zusammenhänge von Einflussgrößen und Systemen mittels einer grafischen

Oberfläche abzubilden. Als Einflussgrößen (Wärmequellen und -senken) wurden solare und terrestrische Strahlung, die Strahlung der Schnecke selbst, Evaporation und Stoffwechsel (Metabolismus), sowie Konvektion berücksichtigt. Für Evaporation und Stoffwechsel wurde jedoch mit abgeschätzten Werten gearbeitet, da keine experimentell ermittelten Daten vorlagen.

In der vorliegenden Arbeit wird diese Simulation weiterentwickelt und auf die Art *Theba pisana* angepasst. Die berücksichtigten Wärmetransferkomponenten entsprechen den oben genannten, werden jedoch überarbeitet. Zusätzlich zu den Komponenten *solare Strahlung*, *terrestrische Strahlung*, *Strahlung der Schnecke selbst*, *Konvektion*, *Evaporation* und *Metabolismus* wird die *Strahlung der Atmosphäre* ergänzt. Als intrinsische Parameter des Organismus fließen seine geometrische Größe/Form und sein Absorptionsverhalten in das Modell ein. Zusätzlich wird der Standort der Schnecke als externe Randbedingung berücksichtigt und durch die Orientierung in der Umgebung und die Entfernung vom Boden beschrieben. In der Simulation wird die Schnecke als thermisch homogenes System (Lumped-System) behandelt, was bedeutet, dass sich der Organismus zu jedem Zeitpunkt durch eine einheitliche Körpertemperatur beschreiben lässt, da räumliche Temperaturunterschiede innerhalb des Körpers vernachlässigt werden. Diese Vereinfachung ist zulässig, wenn der innere Wärmetransport im Vergleich zum Wärmeübergang an der Oberfläche hinreichend schnell erfolgt (Bergman und Lavine, 2017). Auf dieser Grundlage wird die Temperaturentwicklung der Schnecke mittels einer instationären Energiebilanz beschrieben.

Mittels des Wärmebilanzmodells wird anschließend analysiert, wie intrinsische Eigenschaften des Organismus und äußere Randbedingungen gemeinsam den thermodynamischen Zustand bestimmen. Ziel ist es unter Extrembedingungen, jene äußeren Randbedingungen und Aufprägungen zu bestimmen, die im Zusammenspiel das Überleben der Landschnecke begrenzen oder begünstigen. Thermische Extrembedingungen werden dabei über das Erreichen letaler Körpertemperaturen definiert. Die vorliegende Arbeit soll damit einen Beitrag zum Verständnis der physikalischen Determinanten biologischer Systeme¹ leisten, indem sie untersucht, inwieweit geometrische und materialbedingte Eigenschaften des Organismus als physikalische Zwangsbedingungen den möglichen Handlungs- und Existenzraum biologischer Systeme festlegen. Die Übertragung auf andere Arten kann durch vergleichende Modellierung und Anpassung der Modellparameter erfolgen.

Für die quantitative Abbildung des Wärmehaushalts sind neben den externen Wärmeaustauschprozessen (insbesondere Strahlung und Konvektion) zwei physiologische Komponenten zentral: die metabolische Wärmeproduktion und der latente Wärmeverlust durch Evaporation. Der Sauerstoffverbrauch wird dabei als etablierte Proxy-Variable (Norin und Metcalfe, 2019;

¹ Physikalische Determinanten biologischer Systeme bezeichnen nicht Einflussfaktoren, sondern notwendige Bedingungen, die biologisch nicht veränderbar sind. Geometrische Determinanten bestimmen Wärmeflüsse zwangsläufig: Oberflächen-Volumen-Verhältnis sowie die Verhältnisse von Schalendurchmesser, -breite und -höhe. Materialbedingte Determinanten setzen zeitliche Reaktionsgrenzen: Wärmeleitfähigkeit und Wärmekapazität der Schnecken (-schale), Emissions- und Absorptionsgrad der Schale sowie allgemein der Trägheit des Systems.

Tomlinson *et al.*, 2018) genutzt, um die Stoffwechselrate und damit die interne Wärmequelle zu quantifizieren. Die Verdunstungsmasse beschreibt hingegen den Wasserverlust und ermöglicht die Bestimmung des latenten Wärmeflusses, der unter warm-trockenen Bedingungen einen potenziell relevanten Kühlmechanismus darstellt, zugleich jedoch durch den Wasserhaushalt limitiert ist.

Obwohl frühere Abschätzungen und Modellrechnungen darauf hindeuten, dass der Stoffwechsel, der in der vorliegenden Arbeit anhand des Sauerstoffverbrauchs quantifiziert wird, und die Evaporation der Schnecke nur einen geringen Beitrag zur Energiebilanz leisten (Zimmermann, 2021), kann ihr Einfluss unter Extrembedingungen eventuell nicht vernachlässigt werden. Insbesondere bei hohen Körpertemperaturen, wenn die Schnecke der Sonneneinstrahlung ausgesetzt und in die Schale zurückgezogen ist, stellen der Stoffwechsel und die Evaporation zwei der wenigen intern regulierbaren Parameter dar. Damit kann ein quantitativ kleiner Beitrag dennoch entscheidend für das Überschreiten kritischer Temperaturschwellen und somit für Überleben oder Tod sein. Basierend auf dieser Annahme sollten Landschnecken ihren Stoffwechsel zunehmend reduzieren, je näher sich die Umgebungstemperaturen ihrer Toleranzgrenze annähern. Dies stellt eine erhebliche Herausforderung für die Physiologie dieser Tiere dar, da biochemische Prozesse gemäß der van't-Hoff-Regel bei erhöhten Temperaturen schneller ablaufen und der Umsatz pro Zeiteinheit zunimmt. Vor diesem Hintergrund werden diese beiden Komponenten der Wärmebilanz in der vorliegenden Arbeit experimentell ermittelt, um die bislang unzureichend quantifizierten Werte zu präzisieren.

Das Ziel der experimentellen Untersuchung des Sauerstoffumsatzes von *T. pisana*, besteht zudem darin zu prüfen, ob Landschnecken ihren Stoffwechsel aktiv gegen die temperaturbedingte Beschleunigung biochemischer Reaktionen senken können, um eine Überhitzung so weit wie möglich zu vermeiden, oder ob eine erhöhte Umgebungs- und damit Körpertemperatur die Stoffwechselintensität erhöht und somit eine Überhitzung begünstigt. Zusätzlich werden die experimentell ermittelten Daten des Sauerstoffverbrauchs in Beziehung zu Umweltbedingungen, d. h. der maximalen Temperatur im Lebensraum gesetzt und mit Literaturdaten des Sauerstoffverbrauchs und der Lebensräume anderer Landschnecken verglichen.

Das Ziel der experimentellen Untersuchung der Verdunstungsmasse von *T. pisana* besteht zudem darin zu prüfen, ob Landschnecken in der Lage sind, ihre Verdunstung aktiv zu reduzieren und so eine Dehydrierung zu vermeiden, oder ob eine erhöhte Umgebungstemperatur und damit auch Körpertemperatur zu einer erhöhten Verdunstung führen, die als evaporative Kühlung einer Überhitzung entgegenwirken kann.

Als Grundlage für die weitere Arbeit werden zunächst der Modellorganismus *Theba pisana* und der relevante Forschungsstand vorgestellt. Abschnitt 1.1 behandelt die ökologische Einordnung der Art, ihre für diese Arbeit relevanten Merkmale sowie bekannte thermische Toleranzgrenzen. Abschnitt 1.2 fasst den Forschungsstand zum Sauerstoffumsatz und zur Verdunstung von Wasser

bei Landschnecke, insbesondere im Hinblick auf temperaturabhängige Effekte, zusammen. Damit werden die biologischen und physiologischen Grundlagen geschaffen, auf denen die spätere Parametrisierung, Modellierung und Interpretation der Simulationsergebnisse aufbauen.

1.1 Modellorganismus: *Theba pisana*

Theba pisana (O. F. Müller, 1774; Abbildung 1-1), auch Mittelmeersand-Schnecke genannt, die zur Familie der Helicidae innerhalb der Unterordnung Eupulmonata gehört, ist eine Landschneckenart, die ursprünglich aus dem Mittelmeerraum stammt und sich entlang der Atlantikküste von Irland bis Marokko ausgebreitet hat (Kerney *et al.*, 1983). Als Neobiota gilt sie unter anderem in Argentinien, Australien und Südafrika (Däumer *et al.*, 2012). In Australien und Südafrika ist sie zudem als landwirtschaftlicher Schädling beschrieben, wobei sie in Südafrika explizit als invasive gebietsfremde Art geführt wird (Baker und Vogelzang, 1988; Odendaal *et al.*, 2008). Bevorzugte Habitate sind Küstengebiete oder sandige Lebensräume. In heißen Klimazonen sind sie oft an Gräsern oder Sträuchern haftend der direkten Sonne ausgesetzt (Welter-Schultes, 2012).



Systematik

Stamm: Mollusca

Klasse: Gastropoda

Überordnung: Eupulmonata

Ordnung: Stylommatophora

Familie: Helicidae

Gattung: *Theba*

Quelle: MolluscaBase eds. (2026)

Abbildung 1-1: *Theba pisana*

Theba pisana mit sich ändernder Schalenzeichnung. Herkunftsort: Dünen von Biville, Cotentin, Frankreich. Aus Köhler *et al.* (2013).

Der Wassergehalt von Landschnecken ist in der Regel sehr hoch. Für mit *Theba pisana* verwandte Arten aus derselben Familie werden beispielsweise Werte von über 75 % für *Cantareus apertus* (Reuner *et al.*, 2008) und über 80 % für *Levantina caesareana* (Arad *et al.*, 1995) angegeben. Auch wenn Landschnecken mit einem Verlust von über 35 % ihres Wassergehalts überleben können (Machin, 1967), ist es für sie von entscheidender Bedeutung, extreme Wasserverluste zu vermeiden. Dehydrierte Landschnecken können Wasser direkt über die Weichkörperoberfläche, durch Trinken und durch Fressen aufnehmen, wobei letzteres für den Wasserhaushalt terrestrischer Pulmonaten als von geringer Bedeutung beschrieben ist (Blinn, 1964; Machin, 1975; Riddle, 1983). Um eine Dehydrierung oder einen übermäßigen Wasserverlust während der Nahrungssuche zu vermeiden, sind Landschnecken zu Zeiten hoher Luftfeuchtigkeit oder während der Nacht am aktivsten (Örstan, 2010). Im Allgemeinen nimmt die Aktivität von Schnecken mit steigenden Temperaturen ab (Cameron, 1970a). Tagsüber neigen sowohl junge als auch erwachsene Schnecken bestimmter Arten dazu, Bereiche mit übermäßiger Hitze und direkter Sonneneinstrahlung,

wie z. B. erwärmte Bodenflächen, zu meiden, indem sie auf senkrecht stehende Objekte klettern. Auf diese Weise können die Tiere in trockenen Gebieten in direkter Sonnenstrahlung und einiger Entfernung zum Boden wochenlang inaktiv bleiben oder sogar monatelang im Zustand einer Sommerstarre, der sogenannten Ästivation, verharren (Bose *et al.*, 2016). Die Schalenöffnung wird dabei mit Mukus verschlossen. Der Nachteil der Sommerruhe besteht darin, dass die Schnecken auf übermäßige Körpertemperaturen nicht durch Verdunstungskühlung reagieren und bei extremer Hitzeeinwirkung möglicherweise nicht schnell genug gegensteuern können (Schweizer *et al.*, 2019). Sehr hohe Temperaturen (40–42 °C), die zur Flucht führen können, sowie Kombinationen aus hoher Luftfeuchtigkeit und niedrigeren Temperaturen, die die Nahrungssuche ermöglichen, lösen bei *T. pisana* das Ende der Sommerruhe aus (McQuaid *et al.*, 1979; Prior, 1985; Schweizer *et al.*, 2019).

Der Lebenszyklus von *Theba pisana* ist entweder ein- oder zweijährig und hängt weitgehend von den vorherrschenden klimatischen Bedingungen des Habitats ab (Baker, 1991; Cowie, 1984). Der einjährige Lebenszyklus ist gekennzeichnet durch eine Paarungszeit im Herbst bis Winter (Cowie, 2009), wobei die Jungtiere im Spätwinter schlüpfen und im Sommer vollständig ausgewachsen sind (Heller, 1982). Tiere aus Gebieten mit kalten Wintern oder heißen und langen Sommern, können einen zweijährigen Lebenszyklus aufweisen. Hierbei spielt die Unterbrechung der Wachstumsphase durch eine Winterstarre (Hibernation), oder einer zu früh einsetzenden (Früh-sommer) Ästivation eine zentrale Rolle. Die in dieser Arbeit untersuchten Schnecken haben höchstwahrscheinlich einen einjährigen Lebenszyklus, da sie aus dem nördlichen Mittelmeerraum stammen, dessen Lebensräume sich am wärmeren Ende des Verbreitungsgebiets dieser Art befindet (Cowie, 2009), wobei die Sommerstarre nicht zu früh einsetzt. Die Größe dieser Art wird von Welter-Schultes (2012) mit 12–25 mm im Durchmesser der Schale angegeben.

Je nach Verbreitungsgebiet unterscheiden sich die Schalenzeichnungen der Tiere, dabei lässt sich ein Nord-Süd-Gradient beobachten (Cowie, 1990; Heller, 1981; Köhler *et al.*, 2021). Dunkel gezeichnete Schalen kommen hauptsächlich in nördlichen, kälteren Verbreitungsgebieten, beispielsweise in Wales, vor, während die Pigmentierung der Schalen in südlichen, wärmeren Verbreitungsgebieten zunehmend zurückgeht und die Schalen entsprechend heller werden. An der südlichen Verbreitungsgrenze sind die Schalen sehr hell und weisen kaum Pigmentierungen auf. Die Farbe und unterschiedlichen Pigmentierungen der Schneckenschale werden als Farbmorphen bezeichnet. Bei *T. pisana* treten diese Pigmentierungen überwiegend in Form von Bänderungen auf. Verschiedene Farbmorphen sind Abbildung 1-2 dargestellt.



Abbildung 1-2: Farbmorphen *Theba pisana*

Pigmentierungen der Schale von verschiedenen Exemplaren von *Theba pisana*.

Letale Temperaturen von *Theba pisana*

Um die thermischen Grenzen und potenziell überlebenskritische Umweltbedingungen zu quantifizieren, werden in der Literatur häufig letale Temperaturschwellen für Landschnecken herangezogen. Diese Temperaturen beziehen sich auf die Umgebungstemperatur und erlauben eine standardisierte Beschreibung der Hitzetoleranz. Zwei in der Literatur oft verwendete Kenngrößen sind die mittlere letale Temperatur (LT_{50}) und die obere letale Temperatur (LT_{100}). Bei der mittleren letalen Temperatur sterben 50 % der Individuen, bei der oberen letalen Temperatur 100 % der Individuen, innerhalb einer definierten Expositionsdauer. Letale Temperaturen sind stets im Zusammenhang mit der jeweiligen Expositionsdauer zu interpretieren, da Mortalität nicht nur von der Temperaturhöhe, sondern auch von der Dauer der thermischen Belastung abhängt (Rezende *et al.*, 2014; Terblanche *et al.*, 2011). Diese letalen Temperaturen beschreiben zunächst die Wirkung eines einzelnen Expositionseignisses. Tritt beispielsweise am Folgetag erneut ein vergleichbarer Temperaturschock auf, kann dies aufgrund subletale Vorschädigungen zu einer erhöhten Mortalität der verbliebenen Individuen führen (Scheil *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2016). Vor dem Hintergrund des Klimawandels, der mit einer Zunahme der Häufigkeit und Intensität von Hitzeperioden einhergeht (IPCC, 2021), können bereits Temperaturen im Bereich der LT_{50} für Populationen existenzbedrohlich sein, da die Belastung nicht auf einzelne Extremitage beschränkt bleibt.

Die letalen Temperaturen von *Theba pisana* wurden in der Literatur unter Berücksichtigung von Herkunftsregionen und Expositionsdauer bereits vielfach untersucht. Die mittlere letale Temperatur von *T. pisana* reicht, je nach Herkunftsregion innerhalb von Israel, von 50,7 bis 52,6 °C bei einer Expositionsdauer von zwei Stunden (Mizrahi *et al.*, 2016). Für Individuen aus Südwales (Tenby) liegt die LT_{50} bei 42 bis 44 °C, abhängig von der Expositionsdauer (Cowie, 1985). Jungtiere sind dabei toleranter als adulte Tiere, was vom Autor auf die vermutete Fähigkeit zu einer kurzfristig erhöhten Verdunstungskühlung zurückgeführt wird. Spanische juvenile *T. pisana* zeigen in den Untersuchungen von Cowie (1985) eine höhere thermische Toleranz gegenüber juvenilen als auch adulten Individuen aus Südwales. Die LT_{50} von Individuen aus Südastralien liegt unter 50 °C (65% Mortalität bei 50 °C nach 6 h Exposition), während die LT_{100} bei 55 °C nach einer Expositionsdauer von drei Stunden erreicht wird (Kempster und Charwat, 2003). Individuen aus Südafrika weisen eine LT_{50} von 49 °C bei einer Expositionsdauer von 20 Minuten und

eine LT_{50} von 44 °C bei einer Expositionsdauer von 3,5 h auf (McQuaid *et al.*, 1979). Die obere letale Temperatur (LT_{100}) liegt in derselben Studie bei 48 °C, 46 °C und 44 °C für Expositionsdauern von 1 h, 4 h und 4,5 h. Für die nachfolgenden Analysen wird eine literaturbasierte letale Schwelle als Referenzgröße angesetzt, um die Simulationsergebnisse unter Extrembedingungen konsistent bewerten zu können.

1.2 Forschungsstand zu Sauerstoffverbrauch und Verdunstung

Wie bereits erwähnt, sind für die quantitative Beschreibung des Wärmehaushalts von *Theba pisana* der Sauerstoffverbrauch und die Verdunstung von Wasser von Bedeutung. Der Forschungsstand zu den beiden Prozessen bei Landschnecken wird im Folgenden betrachtet.

Sauerstoffverbrauch von Landschnecken

Der Stoffwechsel eines atmenden Tieres beruht maßgeblich auf der sauerstoffabhängigen Zellatmung, die sich über den Sauerstoffverbrauch quantifizieren lässt (Lighton, 2008). Der Sauerstoffverbrauch diverser Pulmonaten (Landlungenschnecken) wurde im Hinblick auf verschiedene Einflussparameter, auf die im Lauf des Abschnitts näher eingegangen wird, untersucht. Eine Reihe von Studien berichtet bereits über einen Temperatureffekt auf den Stoffwechsel von Landschnecken. Dallas *et al.* (1991) fanden keinen signifikanten Zusammenhang zwischen den spezifischen Sauerstoffverbrauchsraten und der Umgebungstemperatur zwischen 10 und 30 °C bei *Trigonephrus* sp. und *Helix aspersa*. Sie nahmen an, dass dies auf unterschiedliche Grade der Aktivität der Schnecken zurückzuführen sei, die durch unterschiedliche Temperaturen ausgelöst wurden. In dieser Studie ist der Sauerstoffverbrauch von *Trigonephrus* sp. bei Aktivität (15 °C) höher als bei Inaktivität (25 °C), bei *H. aspersa* ist kein Effekt der Aktivität sichtbar. Herreid (1977) stellte ebenfalls einen 3,6-fachen Anstieg des Sauerstoffverbrauchs bei aktiven *Otala lactea* fest, im Vergleich zu ruhenden Individuen.

Mason (1971) berichtete über einen allgemeinen Anstieg des Sauerstoffverbrauchs von zwölf Landschneckenarten bei steigenden Temperaturen im Bereich von 5 bis 15 °C. Schmidt-Nielsen *et al.* (1971) untersuchten den Einfluss der Temperatur auf die Wüstenschnecke *Sphincterochila zonata* (früher *boissieri*). Der Sauerstoffverbrauch war bei 15 °C geringer als bei 35 °C. Sie stellten fest, dass der Sauerstoffverbrauch in gleicher Weise beeinflusst wurde wie bei Nicht-Wüstentieren. Rising und Armitage (1969) untersuchten den Sauerstoffverbrauch der Schneckenart *Philomycus carolinianus* bei unterschiedlichen Temperaturen. Bei dieser Art wurde ein Anstieg des Sauerstoffverbrauchs mit steigender Temperatur (5, 15 und 25 °C) festgestellt, was mit den oben genannten Ergebnissen übereinstimmt. Allerdings gab es keine eindeutige Korrelation zwischen Masse und spezifischem Sauerstoffverbrauch. Als mögliche Erklärung wird angeführt, dass Wechselwirkungen zwischen Masse und Aktivität eine solche Beziehung überdeckt haben könnten.

Nopp (1965) stellte bei *Arianta arbustorum* im Temperaturbereich von 20 bis 30 °C keinen Anstieg des Sauerstoffverbrauchs mit steigender Temperatur fest. Darüber hinaus beschreibt er, dass ein

schneller Temperaturanstieg keinen Einfluss auf den Sauerstoffverbrauch von *Eobania vermiculata* und *H. aspersa* bei 20 und 30 °C hatte.

Zusätzlich zur Temperatur scheint auch die Luftfeuchtigkeit ein entscheidender Faktor für den Stoffwechsel zu sein. Der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit (RH) auf den Sauerstoffverbrauch von *Rabdotus schiedeanus* wurde von Riddle (1975) untersucht. Der Sauerstoffverbrauch stieg mit zunehmender Luftfeuchtigkeit in einem Bereich von 10 bis 90 % relativer Luftfeuchtigkeit an. Riddle (1977) untersuchte den Einfluss von Temperaturänderungen bei zwei verschiedenen relativen Luftfeuchtigkeiten (10 und 60 %) auf den Sauerstoffverbrauch von *R. schiedeanus* und *H. aspersa*. Bei beiden Arten sank der Sauerstoffverbrauch bei 60 % relative Luftfeuchtigkeit mit steigender Temperatur (bei *R. schiedeanus* zwischen 30 und 40 °C, bei *H. aspersa* zwischen 25 und 35 °C), während er bei 10 % relative Luftfeuchtigkeit bei beiden Arten mit steigender Temperatur innerhalb der oben genannten Temperaturbereiche anstieg. Es zeigt sich auch, dass der Sauerstoffverbrauch bei hoher Luftfeuchtigkeit im Allgemeinen höher ist, außer bei sehr hohen Temperaturen (*R. schiedeanus* bei 40 °C und *H. aspersa* bei 35–40 °C).

Daraus lassen sich mehrere Parameter ableiten, die einen Einfluss auf den Sauerstoffverbrauch haben könnten: die Masse und Aktivität der Schnecken sowie die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit der Umgebung. Die Daten von Riddle (1977) zu *R. schiedeanus* und *H. aspersa* legen nahe, dass diese Faktoren nicht unabhängig voneinander wirken, sondern sich in ihrem Einfluss überlagern können. In der vorliegenden Arbeit wird daher experimentell untersucht, welchen jeweiligen und kombinierten Einfluss diese Parameter auf den Sauerstoffverbrauch und damit auch den Stoffwechsel von *T. pisana* haben.

Evaporation bei Landschnecken

Eine heiße Umgebung bedeutet eine erhebliche thermische Belastung für Landschnecken, und in extremen Fällen kann Dehydrierung zum vorzeitigen Tod führen. Während einer Ästivation ist der Wasserverlust deutlich geringer als in Aktivitäts- oder Inaktivitätsphasen: So zeigte beispielsweise nur eine von sechs *Codringtonia*-Arten in den Experimenten von Kotsakiozi *et al.* (2014) eine Tendenz zum Wasserverlust. Der Wassergehalt von *Cantareus apertus* war nach sechs Monaten nur um 14 % niedriger (75 % gegenüber 61 %) als bei nicht sommerruhenden (aktiven) Schnecken (Reuner *et al.*, 2008).

Der größte Teil des Wasserverlustes erfolgt bei Landschnecken mit Schneckenschale durch die Schalenöffnung, obwohl auch eine gewisse Verdunstung durch die Schale selbst stattfindet (Machin, 1967). Der Wasserverlust durch die Schale beträgt weniger als 5 % des Wasserverlustes, der durch die Öffnung bei *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis* und *A. arbustorum* gemessen wurde (Cameron, 1970b). Um Wasserverlust durch die Schalenöffnung zu verringern, verschließend Landschnecken den Spalt zwischen Schalenmündung und Untergrund mit Schleim (Machin, 1967). Einige Arten sind in der Lage die Schalenöffnung zusätzlich mit Schleim zu verschließen und diesen anschließend mit Kalziumkarbonat anzureichern, um ein sogenanntes Epiphragma zu

bilden, wodurch der Wasserverlust reduziert werden kann (Li und Graham, 2007; Machin, 1968; Struthers *et al.*, 2002). Im Vergleich zum Wasserverlust durch die Schalenöffnung konnte der Wasserverlust mit einem Epiphragma bei *H. aspersa*, *O. lactea* und *Sphincterochila zonata* um etwa 30–40 % reduziert werden (Machin, 1967). Auch wenn sich kein Epiphragma bildet, wenn eine Landschnecke inaktiv wird und sich in ihr Gehäuse zurückzieht, hinterlässt sie eine freiliegende Oberfläche. Die Verdunstungsrate nimmt jedoch innerhalb von 20–40 Minuten rapide ab (Machin, 1965). *O. lactea* ist in der Lage, während mehrwöchiger Inaktivitätsphasen bei einem breiten Spektrum relativer Luftfeuchtigkeiten (1,5 % bis nahezu Sättigung) einen, im Vergleich zum Wasserverlust aktiver Schnecken, geringen Wasserverlust beizubehalten (Machin, 1972). Der Wasserverlust durch die Haut einer aktiven, ausgestreckten *H. aspersa* ähnelt dem einer freien Wasseroberfläche (Machin, 1964a).

Die physikalische Grundlage der Verdunstung ist der Unterschied zwischen dem Sättigungsdruck und dem in der Regel niedrigeren Partialdruck von Wasser in der Luft, wodurch ein Dampfdruckgefälle zwischen der wässrigen Umgebung im Inneren der Schnecke und der Umgebungsluft entsteht. Dadurch kann die Luft weitere Feuchtigkeit aufnehmen, die von der Schnecke abgegeben wird. Wind erhöht die Verdunstungsrate, indem er Wassermoleküle von der Grenzschicht der Schnecke wegtransportiert. Folglich sollten das Sättigungsdefizit und die Luftgeschwindigkeit einen Einfluss auf die Verdunstungsrate haben (Denny, 1993; Monteith und Unsworth, 2013; Prior, 1985).

Der Wasserhaushalt kann, wie bereits erwähnt, durch verschiedene Mechanismen wieder ausgeglichen werden. Dehydrierte *O. lactea* und *H. aspersa*, die sich über eine feuchte Oberfläche bewegen, erreichen innerhalb von 2–3 Stunden einen vollständig hydratisierten Zustand (Burton, 1966). Die Wasseraufnahme von *H. aspersa* über die Haut in gesättigter Luft beträgt etwa 5 % der Körpermasse pro Woche (Machin, 1964b).

Der Wasserverlust verschiedener Landschneckenarten wurde bereits in Bezug auf mehrere Einflussfaktoren untersucht und zahlreiche Studien haben den Einfluss der Temperatur auf die Verdunstung bei Landschnecken dokumentiert. Warburg (1965) zeigte, dass die Verdunstung bei *Pleuroxia* sp., *Sinuelon remissum* und *Themapupa adalaidae* temperaturabhängig ist. Für *T. adalaidae* und *Pleuroxia* sp. wurde zudem ein Einfluss der Luftfeuchtigkeit nachgewiesen. Die drei Arten wurden während der Sommerruhe und mit intaktem Epiphragma bei trockener Luft und bei einem konstanten Sättigungsdefizit von 9,2 mmHg untersucht. Unter diesen Bedingungen nahm die relative Luftfeuchtigkeit mit steigender Temperatur zu. Die Wasserverlustrate stieg bei allen untersuchten Arten mit steigender Temperatur erheblich an, obwohl die Temperaturen, bei denen der Wasserverlust zunahm, zwischen den Arten stark variierten, was auf eine bessere Anpassung einiger Arten an höhere Temperaturen hindeuten könnte. Bei den Arten *T. adalaidae* und *Pleuroxia* sp. stellte er einen größeren Wasserverlust in den ersten 1–2 Stunden in trockener

Luft bei 35 °C und 40 °C fest, der mit der Zeit abnahm. Bei einem konstanten Sättigungsdefizit trat dieser Effekt nicht über den gesamten gemessenen Temperaturbereich auf.

Der Massenverlust inaktiver und aktiver Schnecken (*C. nemoralis*, *C. hortensis*, *A. arbustorum*) wurde von Cameron (1970b) bei 28 °C und 65 % relativer Luftfeuchtigkeit über einen Zeitraum von 17 Stunden gemessen. Der Massenverlust war bei aktiven *C. nemoralis*, *C. hortensis* und *A. arbustorum* 10,9-, 8,2- bzw. 6,8-mal höher als bei inaktiven Exemplaren. Er kam zu dem Schluss, dass die Schnecken nur für kurze Zeit aktiv waren, und stützte diese Schlussfolgerung auf Verhaltensbeobachtungen aus anderen Experimenten.

Die Toleranz gegenüber Austrocknung der Gattung *Sphincterochila* wurde von Arad *et al.* (1989) anhand von fünf Arten in einem breiten Spektrum klimatischer Lebensräume, vom Mittelmeerraum bis zu ariden Gebieten, gemessen. Sie beobachteten, dass mediterran geprägte Arten mit sparsamem Wasserhaushalt (*Sphincterochila aharonii*, *Sphincterochila cariosa*) drei bis vier Tage benötigen, um ihre Mechanismen zur Wasserspeicherung zu aktivieren. Die relative Größe der Schalenöffnung (Öffnung im Verhältnis zur Schalengröße) schien ebenfalls einen Einfluss auf die Verdunstungsrate pro Masse zu haben, wie bereits von Riddle (1983) festgestellt wurde.

Während einer dreiwöchigen Dürrephase in trockener Luft bei 25 °C und konstanter Beleuchtung wiesen ausgewachsene Schnecken der Art *Eremina desertorum* einen höheren absoluten Massenverlust auf als *Euchondrus desertorum* und *Euchondrus albulus*, wobei *E. albulus* den geringsten absoluten Massenverlust zeigte (Arad, 1993). Der Autor kam, unter Bezugnahme auf die Ergebnisse von Riddle (1983), zu dem Schluss, dass die Körpergröße eine Rolle bei der Widerstandsfähigkeit gegen Dehydrierung spielen könnte, da bei größeren Schnecken eine geringere Massenverlustrate pro Weichkörpergewebe auftritt (Anfangsmasse ohne Schale *Eremina desertorum*: 2492 ± 524 mg, *E. albulus*: $119,8 \pm 11,5$ mg & *Euchondrus desertorum*: $51,4 \pm 6,8$ mg).

Asami (1993) hat den Wasserverlust von jungen *Mesodon normalis* und *Triodopsis albolabris* über 22 Tage bei 20 und 30 °C in Plastikröhrchen unter Licht gemessen. Die Schnecken haben während des Experiments aufgehört, Kot abzusetzen, und sind in ihren Häusern verblieben. Am vierten Tag hatte jede Schnecke ein Epiphragma gebildet, und die Massenverlustrate war bei beiden Arten bei beiden Temperaturen gleich. Am 22. Tag war die Massenverlustrate beider Arten bei 30 °C höher als bei 20 °C.

Arad *et al.* (1995) haben den Wasserverlust von felsenbewohnenden Arten *Levantina caesareana*, *Chrisataria genezarethana* und *Rupestrella rhodia* über eine Woche in kleinen Plastikfläschchen mit perforiertem Deckel bei 25 °C und konstanter Beleuchtung gemessen. Am ersten Tag verlor *L. caesareana* 3,8 % ihrer ursprünglichen, vollständig hydratisierten Masse, *C. genezarethana* verlor 9,5 % und *R. rhodia* verlor 8,9 %. Im Vergleich zu *T. pisana* (7,2 % in drei Wochen anhaltender Desikkation (Arad, 1990)) waren die Massenverluste hoch (9,6 %, 14,6 % und 18,7 % in einer

Woche), und die Autoren kamen zu dem Schluss, dass die felsbewohnenden Arten nicht an trockene Bedingungen angepasst sind.

Bei längeren Trockenperioden (21 Tage gegenüber 35 Tagen) zeigte *T. pisana* bei 25 °C im Laufe der Zeit einen Rückgang der spezifischen Massenverlustrate (Arad, 2001).

Petschl (2013) bestimmte den Wasserverlust von inaktiven (aber nicht sommerruhenden) *Xeropicta derbentina* mit einem Epiphragma bei Temperaturen zwischen 20 und 45 °C. Sie ließ die Schnecken 30 Minuten lang akklimatisieren und maß dann ihren Massenverlust nach 1, 2, 4, 6, 8 und 24 Stunden. Der Massenverlust stieg bei allen Temperaturen linear an. Bei 42 °C und 45 °C stieg die Massenverlustrate deutlich aber immer noch linear an.

Daraus lassen sich mehrere Parameter ableiten, die die Verdunstungsrate beeinflussen können: die Masse der Schnecken, die Luftgeschwindigkeit, sowie die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit der Umgebung. Da diese Faktoren sowohl einzeln als auch in Wechselwirkung die Verdunstung und damit den Wasserhaushalt beeinflussen können, wird ihr jeweiliger und kombinierter Einfluss auf die Verdunstung von *T. pisana* in der vorliegenden Arbeit experimentell untersucht.

Zur Beantwortung der in diesem Kapitel formulierten Fragestellungen ist die Arbeit wie folgt gegliedert: Kapitel 2 führt in die thermodynamischen Grundlagen der Physik ein, die für das Verständnis und die Erläuterung des Wärme- und Stoffaustauschs biologischer Systeme erforderlich sind. In Kapitel 3 werden der Modellorganismus *Theba pisana* sowie die verwendeten Methoden zur Beschreibung des Wärmehaushalts vorgestellt. Kapitel 4 erläutert den Aufbau des entwickelten thermodynamischen Modells und die durch die gegebenen Parameter beschriebenen Modellkomponenten sowie die theoretische Herleitung und die experimentelle Bestimmung der Komponenten. In Kapitel 5 werden schließlich die Ergebnisse der Simulation dargestellt und in Kapitel 6 im biologischen sowie physikalischen Kontext diskutiert.

2 THERMODYNAMISCHE GRUNDLAGEN

In diesem Kapitel werden die thermodynamischen Grundlagen der Physik beschrieben, die für das Verständnis und die Erläuterung der Vorgänge in der Simulation erforderlich sind. Zunächst wird ein grober Überblick darüber verschafft, wie ein System in der Thermodynamik aufgebaut ist und wie dieses beschrieben wird. Anschließend wird die universelle Gasgleichung dargestellt, die historisch aus experimentellen Untersuchungen von Gasen hervorgegangen ist. Im Anschluss wird die kinetische Gastheorie beschrieben, die auf der statistischen Physik basiert und die Formeln zur Bestimmung der Größen der universellen Gasgleichung liefert. Daraufhin werden die Eigenschaften von Gasgemischen und realen Gasen erläutert und abschließend werden Zustandseigenschaften und Transporteigenschaften von dem Stoffgemisch *feuchter Luft* behandelt.

Das folgende Kapitel beruht im Wesentlichen auf den folgenden Standardwerken, die grundlegende Konzepte und Theorien des Fachgebiets umfassend darstellen:

Kittel, C. & Kroemer, H. (1980). *Thermal Physics* (2. Aufl.). W. H. Freeman and Company.

Müller, R. (2023). *Thermodynamik: Von Energie und Entropie zu Wärmeübertragung und Phasenübergängen* (3. Aufl.). Walter de Gruyter GmbH & Co KG.

Reid, R. H., Prausnitz, J. M., & Poling, B. E. (1988). *The Properties of Gas and Liquids* (4. Aufl.). McGraw-Hill.

Rohsenow, W. M., Hartnett, J. P., & Cho, Y. I. (1998). *Handbook of Heat Transfer* (3. Aufl.). McGraw-Hill.

VDI-Wärmeatlas. (2013). (Verein Deutscher Ingenieure e. V., 11. Aufl.). Springer Vieweg.

Strunk, C. (2017). *Moderne Thermodynamik Band 1: Physikalische Systeme und ihre Beschreibung* (2. Aufl.). Walter de Gruyter GmbH & Co KG.

Von Böckh, P. & Stripf, M. (2015). *Technische Thermodynamik* (2. Aufl.). Springer Vieweg Berlin.

Die Abkürzungen in den Indizes der Formelzeichen werden in der vorliegenden Arbeit aufgrund der überwiegend englischsprachigen Literatur in englischer Sprache belassen. Auch neu eingeführte Indizes werden englischsprachig gewählt, um eine einheitliche Notation innerhalb der Arbeit sicherzustellen.

2.1 Thermodynamische Systeme und ihre Zustandsgrößen

In der Mechanik wird ein System durch Ort und Geschwindigkeit aller Körper in einem definierten Raum beschrieben. Ein thermodynamisches System besteht in der Regel aus weit mehr als 10^{23} Teilchen (Mikrozuständen) und eine Beschreibung jedes einzelnen ist nicht möglich, daher wird der Zustand des Systems makroskopisch beschrieben (Makrozustand). Dabei werden einige wenige Variablen, die sogenannten Zustandsgrößen, herangezogen: Temperatur T in Kelvin (K), Druck p in Pascal (Pa), Volumen V in Kubikmeter (m^3), Stoffmenge n in Mol (mol), Energie W in Joule (J), Enthalpie H in Joule (J), Entropie S in Joule pro Kelvin (J K^{-1}) und einige, aus den davor genannten Größen, zusammengesetzte Zustandsgrößen. Die makroskopischen thermodynamischen Zustandsgrößen lassen sich über die *kinetische Gastheorie* (Abschnitt 2.3) mit den mikroskopischen mechanischen Details vereinen.

Die Zustandsgrößen werden in extensive und intensive Zustandsgrößen unterteilt. Die intensiven Zustandsgrößen ändern sich bei Zweiteilung eines Systems nicht, während sich die extensiven dagegen ändern. Extensive Zustandsgrößen sind beispielsweise Volumen, Stoffmenge, Energie und Entropie, die sich proportional zur Größe des Systems ändern. Beispiele für intensive Zustandsgrößen sind Temperatur, Druck und Dichte. Die Dichte ρ ist definiert als Quotient aus Masse und Volumen ($\rho = m/V$). In diesem Kontext bietet es sich an spezifische Zustandsgrößen einzuführen, diese werden als die Zustandsgröße geteilt durch die Masse m definiert und mit einem kleinen Formelzeichen der ursprünglichen Zustandsgröße bezeichnet. Beispielsweise dem spezifischen Volumen ($v = V/m$), das gleichzeitig der Kehrwert der Dichte ρ ist.

Bei der makroskopischen Beschreibung eines thermodynamischen Systems wird unter anderem danach geschaut, wie sich die Energie eines Systems ändert und welche Zustandsgrößen den Zustand des Systems charakterisieren. Es ist wichtig zu wissen, was für ein System vorliegt und wie die Systemgrenzen zur Umgebung definiert werden können. Ein abgeschlossenes System lässt weder den Transport von Energie noch von Materie über die Systemgrenzen zu. Es ist komplett von seiner Umgebung isoliert. Bei einem geschlossenen System kann keine Materie über die Systemgrenzen mit der Umgebung ausgetauscht werden, Energie hingegen schon. Und ein offenes System lässt sowohl den Austausch von Energie als auch von Materie über die Systemgrenzen mit der Umgebung zu. In Abbildung 2-1 sind die thermodynamischen Systeme mit den definierten Grenzen und dem Austausch von Energie, beispielsweise Wärme, und Materie mit der Umgebung, falls vorhanden, dargestellt.

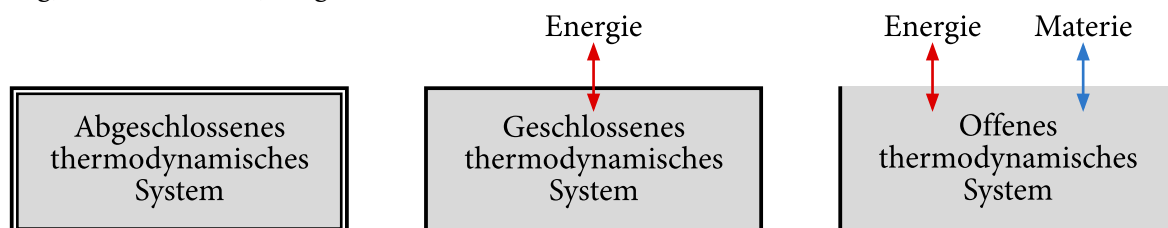


Abbildung 2-1: Prinzipieller Aufbau thermodynamischer Systeme

Der Austausch von Energie oder Materie über die Systemgrenzen wird allgemein als Transportprozess beschrieben. Dabei ist die Stromdichte $\vec{j}$ als das, was strömt pro Fläche und pro Zeit definiert. Der Transportprozess ist angetrieben durch einen Konzentrationsgradienten $\vec{\nabla}\phi$ und wird folgendermaßen beschrieben:

$$\vec{j} = -c \vec{\nabla}\phi, \quad (2-1)$$

mit der Transportgröße c . Beim Wärmetransport wird die (vektorielle) Wärmestromdichte $\vec{q}$ in W m^{-2} berechnet. Dabei ist die Transportgröße die Wärmeleitfähigkeit λ in $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ und die Konzentrationsänderung der Gradient der Temperatur $\vec{\nabla}T$:

$$\vec{q} = -\lambda \vec{\nabla}T. \quad (2-2)$$

Beim Stofftransport wird die Teilchenstromdichte $\vec{n}$ über das sogenannte Ficksche Gesetz beschrieben:

$$\vec{n} = -D \vec{\nabla}c, \quad (2-3)$$

mit der Diffusionsgröße D , auch Diffusionskoeffizient genannt, und dem Konzentrationsgefälle $\vec{\nabla}c$. Auf den Wärmetransport und die Wärmeleitfähigkeit wird in Abschnitt 2.6 genauer eingegangen.

Erster Hauptsatz der Thermodynamik

Der erste Hauptsatz der Thermodynamik ist eine spezielle Form des Energieerhaltungssatz: *Energie kann weder vernichtet noch erzeugt, lediglich in ihrer Form umgewandelt werden.* Auf ein System bezogen bedeutet dies, dass eine Änderung der (inneren) Energie immer im Gleichgewicht mit der Energie der Umgebung sein muss. Bei einem abgeschlossenen System ist die Änderung der inneren Energie gleich Null, bei einem geschlossenen System ist die Änderung der inneren Energie (U) gleich der Summe der Änderungen der Wärme (Q) und der Arbeit (W):

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta W, \quad (2-4)$$

und bei einem offenen System müssen ein- und ausströmende Stoffe und deren transportierte Wärme, Enthalpie genannt (H), als Summe aus der jeweiligen inneren Energie und der Volumenarbeit berücksichtigt werden. Bei konstantem Druck lässt sich die Enthalpie wie folgt schreiben:

$$\Delta H = \Delta U + p \Delta V. \quad (2-5)$$

Energieformen, die in einem System vorkommen und ineinander umgewandelt werden können, sind kinetische Energie, potentielle Energie und chemische Energie. Meist tritt umgewandelte Energie in Form von Wärme auf, z.B. als Abwärme bei einem Prozess durch Reibung. Wärme ist eine Energieform, die aufgrund von Temperaturdifferenzen über die Systemgrenzen hinweg übertragen wird.

Zweiter Hauptsatz der Thermodynamik – Entropie

Eine Erkenntnis, die aus dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik – *Wärme kann nicht von selbst von einem System niedriger Temperatur auf ein System höherer Temperatur übergehen* – gezogen wird, ist die Prozessrichtung. Diese ist dadurch eindeutig vorgegeben und kann nicht umgekehrt

werden. Aus diesem Grund wird die Entropie oft als Maß für die Unordnung in einem System bezeichnet, wodurch das System durch fortlaufende Prozesse immer ungeordneter wird. Die beschreibende Zustandsgröße ist die Entropie S . Im besten Fall ist ein Prozess reversibel und damit die Änderung der Entropie gleich Null ($\Delta S = 0$). In allen anderen (irreversiblen) Fällen nimmt die Entropie in einem geschlossenen System durch spontan ablaufende innere Prozesse so lange zu, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist und die Prozesse zum Erliegen kommen. Per Definition kann die Entropie in einem geschlossenen System also nicht geringer werden.

Eine Erklärung liefert die statistische Mechanik: Dort wird die Entropie als ein Maß für die Wahrscheinlichkeit eines Makrozustands basierend auf der Anzahl der verschiedenen Mikrozustände, die ein System einnehmen kann, beschrieben und ist mathematisch durch $S = k_B \ln(\Omega)$ definiert. Dabei ist k_B die Boltzmann-Konstante und Ω die Anzahl der Mikrozustände, die zu demselben Makrozustand führen, auch thermodynamische Wahrscheinlichkeit genannt. Der Zustand, der die wahrscheinlichste Anordnung der Mikrozustände darstellt, ist also der Zustand mit der größtmöglichen Entropie und zugleich der Gleichgewichtszustand. Wird Gas in einem Behälter betrachtet, so entspricht der Fall, dass sich alle Moleküle in einer Ecke des Behälters befinden, nur einer sehr geringen Anzahl möglicher Mikrozustände, die diesen Fall beschreiben. Die Entropie ist entsprechend niedrig. Sind die Moleküle gleichmäßig im Behälter verteilt, gibt es sehr viele mögliche Mikrozustände und die Entropie ist am höchsten. Dieser Fall ist, wie bereits erklärt, der wahrscheinlichste und auch der Gleichgewichtszustand. Bei einer Gesamtteilchenzahl von $N > 10^{23}$ in einem System ist die wahrscheinlichste Konfiguration gegenüber allen anderen Konfigurationen statistisch so stark bevorzugt, dass Abweichungen praktisch nicht mehr vorkommen.

Die Entropie kann auch als Maß für die Exergie (Nutzbarkeit) der Energie, die in einem System verfügbar ist, verstanden werden. In einem System mit niedriger Entropie (= hohe Exergie) ist die Energie sehr gut verfügbar, beispielsweise als Kraftstoff oder potentielle Energie. Wird der Kraftstoff oder die potentielle Energie in kinetische Energie mit Reibungsverlusten (= Abwärme) umgewandelt, steigt die Entropie im System.

2.2 Universelle Gasgleichung

Die universelle Gasgleichung, die auch als ideale Gasgleichung bezeichnet wird, lautet:

$$p V = n R T, \quad (2-6a)$$

$$p V = N k_B T, \quad (2-6b)$$

mit der Stoffmenge n in mol, der allgemeinen Gaskonstante $R = 8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, die Gesamtzahl der Boltzmann-Konstante $k_B = 1,381 \cdot 10^{-23} \text{ J K}^{-1}$ und der im Volumen eingeschlossenen Gasteilchen N .

Diese Zustandsgleichung beruht auf experimentellen Befunden zu Gasen seit Boyle-Mariotte und Gay-Lussac, nach denen sich alle Gase grundsätzlich gleich verhalten, und wurde 1834 von Émile

Clapeyron zusammengefasst. Die Beziehung der drei Zustandsgrößen Druck, Volumen und Temperatur lässt sich über diese Zustandsgleichung beschreiben. Es gibt einige Spezialfälle, die auftreten, wenn zusätzlich zur Stoffmenge noch eine weitere der drei Zustandsgrößen konstant gehalten wird:

1. Bei konstantem Druck dehnen sich Gase, die erhitzt werden, aus:

$$V \propto T, \text{ wenn } p = \text{konstant (Gesetz von Gay-Lussac, 1787–1802).}$$

2. Bei konstanter Temperatur lassen sich Gase komprimieren, wenn der Druck erhöht wird:

$$V \propto 1/p, \text{ wenn } T = \text{konstant (Gesetz von Boyle-Mariotte, 1662–1676).}$$

3. Bei konstantem Volumen ist der Druck proportional zur Temperatur:

$$p \propto T, \text{ wenn } V = \text{konstant (Gesetz von Amontons, um 1700).}$$

Die universelle Gasgleichung gilt, wie bereits erwähnt, für alle Gase gleichermaßen und ist damit stoffunabhängig und folglich nicht abhängig von der molaren Masse $M = m/n$ eines Stoffes. Durch Betrachtung der Gleichung (2-6b), wird ersichtlich, dass bei konstantem Druck, Volumen und Temperatur die gleiche Teilchenzahl N vorliegen muss. Dieser Zusammenhang wird Avogadrosches Gesetz genannt. Eine Stoffmenge von $n = 1 \text{ mol}$ enthält stets die gleiche Anzahl an Teilchen. Diese Anzahl ist durch die Avogadro-Konstante $N_A = 6,022 \cdot 10^{23} \text{ mol}^{-1}$ gegeben und kann als Quotient aus der allgemeinen Gaskonstante R und der Boltzmann-Konstante k_B bestimmt werden. Allgemein lässt sich die Teilchenzahl N durch Multiplikation der Stoffmenge n und der Avogadro-Konstante berechnen.

Die universelle Gasgleichung entstand demnach aus experimentellen Beobachtungen und beschreibt phänomenologisch, wie sich eine Substanz, die als ideales Gas bezeichnet wird, verhält. Die in der Realität vorkommenden Gase verhalten sich unter gewissen Voraussetzungen in sehr guter Näherung wie ideale Gase und können damit sehr gut beschrieben werden. Die Herleitung der universellen Gasgleichung kann über die kinetische Gastheorie auf die im folgenden Abschnitt eingegangen wird, erfolgen. Eine ausführliche Herleitung der Zustandsgleichung, auf Basis der kinetischen Gastheorie, ist in Anhang A.1 beigelegt.

2.3 Kinetische Gastheorie

Die Beschreibung eines thermodynamischen Systems über die Bahnen und Geschwindigkeiten der einzelnen Teilchen ist aufgrund der hohen Teilchenzahl ($N > 10^{23}$) praktisch nicht möglich. Die Gesamtheit der Teilchen wird daher als statistische Gesamtheit betrachtet, und die makroskopischen Zustandsvariablen werden durch Mittelwertbildung über die mikroskopischen Bewegungsgrößen bestimmt.

Das Modell der kinetischen Gastheorie basiert auf folgende Annahmen:

-
1. Es handelt sich bei den Gasteilchen um punktförmige Teilchen, sie haben keine räumliche Ausdehnung.
 2. Solange die Gasteilchen nicht zusammenstoßen, bewegen sich diese mit konstanter Geschwindigkeit und geradlinig.
 3. Es stoßen ausschließlich zwei Gasteilchen gleichzeitig aufeinander und dieser Stoß erfolgt elastisch, folglich muss Energie- und Impulserhaltung gelten.
 4. Es herrschen keine anziehenden oder abstoßenden Kräfte zwischen den Gasteilchen. Damit diese Annahme gilt und die Kräfte vernachlässigt werden können, muss der Abstand zwischen den Gasteilchen im Vergleich zu ihrer Größe sehr groß sein.
 5. Zwischen den Gasteilchen wirken keine Bindungskräfte.

Quantenmechanische Effekte werden hier nicht berücksichtigt, ausschließlich Teilchen, die sich nach den Gesetzen der klassischen Mechanik bewegen.

In der kinetischen Gastheorie wird Druck als Resultat von Gasteilchen, die mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten auf eine Wand (Fläche) treffen und dabei Impuls übertragen, erklärt. Der Druck eines Gases ist dieser Impulsübertrag (Kraft). Da die Gasteilchen unterschiedliche Geschwindigkeiten haben, wird der Druck als zeitlichen Mittel der Kraft definiert:

$$p = \frac{\langle F \rangle}{A}. \quad (2-7)$$

Da die Anzahl der Teilchen sehr groß ist, muss auch die Anzahl der Stöße sehr groß sein. Nach dem Gesetz der großen Zahlen bedeutet dies, dass Schwankungen kaum einen Einfluss haben. Folglich ist der Mittelwert statistisch stabil und relative Abweichungen treten statistisch nahezu nicht mehr auf. Es kann folglich davon ausgegangen werden, dass die Kraft und alle anderen in Anhang A.1 verwendeten, über die Zeit gemittelten Größen, makroskopisch gesehen konstant sind.

Die *mikroskopische Definition des Drucks* ist ebenfalls in Anhang A.1 hergeleitet und lautet:

$$p = \frac{1}{3} \frac{N}{V} m \langle \vec{u}^2 \rangle. \quad (2-8)$$

Die Temperatur wird als mittlere kinetische Energie der Gasteilchen identifiziert und diese wird in der kinetischen Gastheorie als konstant angenommen. Wird das ideale Gasgesetz (2-6b) mit der in Anhang A.1 gegebenen Formel (A-16) verglichen ergibt sich die *mikroskopische Definition der Temperatur*:

$$\frac{3}{2} k_B T = \langle E_{\text{kin}} \rangle. \quad (2-9)$$

Mit der kinetischen Gastheorie konnte demnach nicht nur die Grundlagen der idealen Gasgleichung begründet werden, sondern es konnten auch die beiden (makroskopischen) Zustandsgrößen Druck und Temperatur auf mikroskopischer Ebene definiert werden.

2.4 Gasgemische und Moleküle

Bisher sind Gasteilchen als *kleinste Teilchen* im idealen Gas behandelt worden, dabei wurde nicht näher auf ihre Beschaffenheit eingegangen. Neben monoatomaren Stoffen wie beispielsweise Helium (He) gibt es jedoch eine Vielzahl polyatomarer Stoffe, die als Moleküle vorkommen. So besteht Luft zum Großteil aus Stickstoff (N_2 ; ca. 78 Vol.-%) und Sauerstoff (O_2 ; ca. 21 Vol.-%), die beide als diatomare Moleküle vorliegen. Wasserdampf (H_2O) ist dagegen ein Molekül aus drei Atomen. Der Gleichverteilungssatz (Äquipartitionstheorem) besagt, dass im thermischen Gleichgewicht jeder Freiheitsgrad (f) eines Systems die gleiche mittlere Energie besitzt. Nach Formel (2-9) besitzt ein monoatomares Gasteilchen die Energie von $3/2 k_B T$ und wie in Formel (A-14) beschrieben hat es drei äquivalente Raumrichtungen und damit drei translatorische Freiheitsgrade. Somit kann davon ausgegangen werden, dass ein Gasteilchen für jeden Freiheitsgrad eine Energie von $1/2 k_B T$ besitzt. Die mittlere Energie eines Gasteilchens lässt sich folglich über die Anzahl der Freiheitsgrade ausdrücken:

$$E = \frac{f}{2} k_B T. \quad (2-10)$$

Weitere (innere) Freiheitsgrade von Molekülen sind die Rotation und die Schwingung, dabei richtet sich die Anzahl der Freiheitsgrade nach dem Aufbau der Moleküle. Diatomare Moleküle besitzen zwei Rotationsfreiheitsgrade, da die Rotation um die Molekülachsen bei Punktteilchen keine Energie speichert. Hinzu kommt ein Schwingungsfreiheitsgrad entlang der Molekülachse, der jedoch zweifach berücksichtigt wird, da die Schwingung sowohl kinetische als auch potentielle Energie umfasst. Somit gilt für diatomare Moleküle $f = 7$ nach:

$$f = f_{\text{trans}} + f_{\text{rot}} + 2 f_{\text{vib}}. \quad (2-11)$$

Bei Molekülen, die sich aus drei oder mehr Atomen zusammensetzen, kommt der Aufbau zum Tragen. Moleküle aus drei Atomen können gestreckt (alle drei Atome in einer Reihe) oder gebeugt (bspw. Wasserdampf) vorliegen. Damit unterscheiden sich auch die Freiheitsgrade der Rotation und der Schwingung, lediglich die Translationsfreiheitsgrade bleiben gleich. Gestreckte Moleküle haben zwei Rotationsfreiheitsgrade und vier Schwingungsfreiheitsgrade (symmetrische und asymmetrische Streckerschwingung und horizontale und vertikale Biegeschwingung) und somit $f = 13$. Gebeugte Moleküle haben drei Rotationsfreiheitsgrade und drei Schwingungsfreiheitsgrade (sym. und asym. Streckerschwingung und Biegeschwingung) und somit $f = 12$.

Wird die Energie der einzelnen Gasteilchen oder Moleküle in einem Gas aufsummiert, ist das die innere Energie des Gases. Diese Gleichung wird als *kalorische Zustandsgleichung* für ideale Gase bezeichnet:

$$U = \frac{f}{2} N k_B T. \quad (2-12)$$

Wärmekapazität

Die Wärmekapazität C eines Stoffes in J K^{-1} gibt an, wie viel Energie dem Stoff zugeführt werden muss, um dessen Temperatur um eine Einheit zu erhöhen:

$$C = \frac{dQ}{dT}. \quad (2-13)$$

Die Wärmekapazitäten unterscheiden sich, je nachdem, ob die Energie isochor, unter konstanten Volumen, oder isobar, unter konstanten Druck, zugeführt wird. Bei konstanten Volumen wird keine Volumenarbeit verrichtet und die zugeführte Energie entspricht, nach dem ersten Hauptsatz, der inneren Energie U :

$$C_V = \left(\frac{dU}{dT} \right)_V. \quad (2-14)$$

Bei konstantem Druck wird die Wärmezufuhr auf die Änderung der Enthalpie bezogen:

$$C_p = \left(\frac{dH}{dT} \right)_p, \quad (2-15)$$

da ein Teil der zugeführten Energie verwendet werden muss, um Expansionsarbeit zu leisten und die zugeführte Energie somit nicht komplett in die innere Energie übergeht. Das System erfährt dadurch eine geringere Temperaturerhöhung, bei gleicher zugeführter Wärmemenge.

Wird in Formel (2-14) die Änderung der kalorischen Zustandsgleichung für ideale Gase (2-12) eingesetzt, lässt sich C_V folgendermaßen ableiten:

$$C_V = \frac{f}{2} n R. \quad (2-16)$$

Mit der eingesetzten Enthalpie kann Formel (2-15) folgendermaßen geschrieben werden:

$$C_p = \left(\frac{d(U + p dV)}{dT} \right)_p. \quad (2-17)$$

Nach Gay-Lussac verhalten sich Volumen und Temperatur bei konstantem Druck proportional zueinander und Formel (2-6a) kann als $p dV = n R dT$ geschrieben werden. Dadurch lässt sich Formel (2-17) folgendermaßen ableiten:

$$C_p = \frac{f}{2} n R + n R = \left(\frac{f}{2} + 1 \right) n R. \quad (2-18)$$

Wird Formel (2-16) in (2-18) eingesetzt und durch die Stoffmenge n geteilt, ergibt dies folgende Beziehung:

$$C_{M,p} = C_{M,V} + R, \quad (2-19)$$

mit der jeweiligen molaren Wärmekapazität $C_M = C/n$.

In der Quantenmechanik sind Energien quantisiert, dies gilt ebenfalls für Schwingungs- und Rotationsenergien. Bei tiefen Temperaturen ist die thermische Energie $1/2 k_B T$ nicht ausreichend, um die Moleküle in einen angeregten Zustand zu versetzen, und diese Freiheitsgrade

tragen nicht zur Wärmekapazität bei. Die Anregungsenergie von Rotationen wird bereits bei einigen 10 K überschritten, während die von Schwingungen erst bei Temperaturen weit über Raumtemperatur erreicht wird.

Gesetz von Dalton

Per Definition beeinflussen sich die Gasteilchen im idealen Gas nicht gegenseitig. Werden i -verschiedene ideale Gase miteinander gemischt, muss dies immer noch gelten und die Summe der Kräfte F_i aller Stöße der verschiedenen Gasteilchen auf eine Wand mit einer Fläche A ist exakt die Gesamtkraft ($F = \sum F_i$). Wird die Gleichung der Kraftsumme durch die Fläche geteilt, ergibt dies das Gesetz von Dalton:

$$p = \sum p_{p,i}. \quad (2-20)$$

Bei Gemischen von idealen Gasen verhalten sich diese demnach so, als wären die jeweiligen anderen Gase nicht vorhanden, und die Summe aller Partialdrücke $p_{p,i}$ ist gleich dem Gesamtdruck des Gemischs. Das Daltonsche Gesetz gilt für Drücke bei Gemischen aus Luft und Wasserdampf nahe dem Atmosphärendruck, sofern beide Gase als ideales Gas betrachtet werden können. Je niedriger der Druck und je höher die Temperatur ist, umso besser ist diese Näherung. Für Luft kann bei Temperaturen über -100°C von idealem Gasverhalten ausgegangen werden und für Wasserdampf gilt dies, solange der Wasserdampfdruck einige Kilopascal nicht überschreitet.

Die *mikroskopische Definition des Drucks* (2-8) muss demnach auch für einen Partialdruck eines einzelnen Gases gelten:

$$p_i = \frac{1}{3} \frac{N_i}{V} m_i \vec{u}_i^2. \quad (2-21)$$

Wird, aus Formel (2-21) folgend, angenommen, dass das ideale Gasgesetz für jede Gaskomponenten gültig ist, muss gelten:

$$p_{p,i} V = N_i k_B T. \quad (2-22)$$

Werden alle Partialdrücke nach Formel (2-20) summiert und die Gesamtteilchenzahl $N = \sum N_i$ eingesetzt, führt das zur Zustandsgleich des idealen Gases $p V = N k_B T$. Sie gilt dementsprechend auch für Gasgemische, sofern die einzelnen Gaskomponenten als ideales Gas beschrieben werden können.

2.5 Ideales und reales Gas

Wie in Abschnitt 2.3 bereits beschrieben, werden quantenmechanische Effekte der Gase nicht berücksichtigt. Diese spielen erst dann eine Rolle, wenn die Abstände zwischen den Molekülen klein und Wechselwirkungen nicht mehr vernachlässigt werden können. Dies setzt eine hohe Partikelkonzentration ($n_p = N/V$) voraus. Als Grenzwert für die Partikelkonzentration ist die Quantenkonzentration ein Maß:

$$n_Q = \left(\frac{2 \pi m_p k_B T}{h^2} \right)^{3/2}, \quad (2-23)$$

mit dem Planckschen Wirkungsquantum $h = 6,626 \cdot 10^{-34} \text{ J s}$ und der Masse m_p eines Teilchens. Es wird angenommen, dass Gase unter der Voraussetzung $n_p \ll n_Q$ klassisch beschrieben werden können. Luft hat in der Standardatmosphäre ($T = 293,15 \text{ K}$; $p_{\text{atm}} = 101325 \text{ Pa}$) eine Partikelkonzentration $n_p \approx 2,5 \cdot 10^{25} \text{ m}^{-3}$ (Formel (2-6b)) und eine Quantenkonzentration $n_Q \approx 1,5 \cdot 10^{32} \text{ m}^{-3}$. Da die Voraussetzung $n_p \ll n_Q$ gilt, kann Luft in dieser Arbeit klassisch beschrieben werden kann.

In den vorangegangenen Abschnitten wurden Gasteilchen oder Moleküle als ideales Gas beschrieben und detailliert erläutert unter welchen Voraussetzungen diese Annahme näherungsweise gültig ist. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich Gase bei niedrigem Druck und hohen Temperaturen nahezu ideal verhalten. Bei niedrigem Druck ist der Abstand zwischen den Molekülen groß und Wechselwirkungen zwischen den Molekülen und das eigene Volumen spielen kaum eine Rolle. Bei hohen Temperaturen ist die kinetische Energie groß und der Einfluss von Wechselwirkungen ist vernachlässigbar klein. Bei der Betrachtung von trockener Luft, wird bei Atmosphärendruck und Temperaturen über -100 °C von niedrigem Druck und hohen Temperaturen gesprochen. Bei Wasserdampf, der in der Luft vorkommt, kann bei Partialdrücken von einigen Kilopascal von niedrig gesprochen werden. Das bedeutet, dass Luft, als Gemisch aus trockener Luft und Wasserdampf, unter Standardbedingungen in guter Näherung als ideales Gas beschrieben werden kann.

Um die Abweichungen des idealen Gasgesetzes von realen Gasen bei hohen Drücken und/oder niedrigen Temperaturen auszugleichen, gibt es diverse Erweiterungen. Das ideale Gasgesetz kann um zwei stoff-, temperatur- und druckabhängige Faktoren, zur sogenannten van-der-Waals-Gleichung, erweitert werden:

$$\left[p + a \left(\frac{n}{V} \right)^2 \right] (V - b n) = n R T, \quad (2-24)$$

mit dem Binnendruck a in $\text{J m}^3 \text{ mol}^{-2}$ und dem Kovolumen b in $\text{m}^3 \text{ mol}^{-1}$. Der Binnendruck, auch Kohäsionsdruck genannt, berücksichtigt die Anziehungskräfte, und das Kovolumen berücksichtigt das Eigenvolumen der Moleküle im Gas. Beide Konstanten werden empirisch für verschiedene Gase ermittelt.

Eine weitere Erweiterung des idealen Gasgesetzes ist der Realgas- oder Kompressibilitätsfaktor Z . Ein reales Gas wird, je höher der Druck, immer schwerer zu komprimieren, was durch den Realgasfaktor $Z > 1$ berücksichtigt wird. Auch dieser Faktor wird empirisch ermittelt und die ideale Gasgleichung wird folgendermaßen erweitert:

$$p V = Z n R T. \quad (2-25)$$

2.6 Mechanismen der Wärmeübertragung

In der Thermodynamik gibt es drei verschiedene Mechanismen der Wärmeübertragung. Diese sind Strahlung, Konvektion und Wärmeleitung. In den folgenden Abschnitten werden die Grundlagen dieser Wärmeübertragungsarten beschrieben, um später in der Simulation darauf zurückgreifen zu können. Die verwendete Vorzeichenkonvention für den Wärmestrom lautet: Wird einem System Wärme zugeführt, ist der Wärmestrom positiv. Wird einem System Wärme entzogen, ist der Wärmestrom negativ.

2.6.1 Wärmeleitung

Die Wärmeleitung, auch Konduktion genannt, beschreibt die Übertragung von Wärme innerhalb von Feststoffen oder sich in Ruhe befindenden Gasen und Flüssigkeiten. Wird ein Feststoff als eine regelmäßige Anordnung von Atomen, die mit Federn miteinander verbunden sind, definiert, dann können die mikroskopischen Mechanismen der Wärmeleitung anhand der *mikroskopischen Definition der Temperatur* (2-9) erklärt werden. Mit steigender Temperatur, steigt auch die kinetische Energie der Teilchen und damit schwingen diese stärker um ihre Ruhelage. Es kommt über die Kopplung der Atome zu einer Energieübertragung von stärker schwingenden zu schwächer schwingenden Atomen und damit zu einem Energiefluss vom warmen zum kalten Reservoir. Ist der Feststoff ein elektrischer Leiter, dann sind die Elektronen darin frei beweglich und können sich quasi ungehindert durch das Material bewegen und transportieren zusätzlich Energie. Diese freien Elektronen werden Elektronengas genannt. Der Energietransport in Metallen wird in erster Linie durch das Vorhandensein von Elektronengasen bestimmt, die schwingende Gitterstruktur spielt eine untergeordnete Rolle. Elektrisch nichtleitende Feststoffe sind deutlich schlechtere Wärmeleiter als Metalle, da sie keine freien Elektronen besitzen und daher auch kein Wärmetransport über diese erfolgen kann. In Gasen und Flüssigkeiten gibt es weder freien Elektronen und noch eine angeordnete Gitterstruktur, der Wärmetransport erfolgt lediglich durch die Stöße der Atome bzw. Moleküle. Der Abstand der Teilchen in Gasen ist deutlich größer als der in Flüssigkeiten, weshalb es zu deutlich weniger Zusammenstößen kommt, wodurch die Wärmeleitung von Gasen im Allgemeinen schlechter ist als die von Flüssigkeiten.

Wird die Fläche A einer Wand aus einem homogenen und isotropen Material mit einer Dicke d , einer Wandtemperatur $T_{W,1}$ auf einer Seite und einer Wandtemperatur $T_{W,2}$ auf der anderen Seite ($T_{W,1} > T_{W,2}$), betrachtet, dann vereinfacht sich das Fouriersche Gesetz der Wärmeleitung nach Formel (2-2) zu:

$$\dot{Q}_{\text{cond}} = \lambda A \frac{T_{W,1} - T_{W,2}}{d}, \quad (2-26)$$

mit dem konduktiven Wärmestrom $\dot{Q}_{\text{cond}}$ in W und der in Abschnitt 2.1 bereits erwähnten Wärmeleitfähigkeit λ in $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$. Die Wärmeleitfähigkeit ist eine Materialeigenschaft, die im Allgemeinen aus Tabellen entnommen werden kann. Grundsätzlich ist die Wärmeleitfähigkeit abhängig von der Temperatur, näherungsweise kann aber mit dem Mittelwert der

Wärmeleitfähigkeiten bei $T_{W,1}$ und $T_{W,2}$ gerechnet werden. Es handelt sich in diesem Beispiel um einen eindimensionalen stationären Fall, stationär bedeutet, es gibt keine zeitliche Änderung der Temperaturverteilung.

2.6.2 Wärmestrahlung

Genau wie Licht, Radio- oder Mikrowellenstrahlung ist auch Wärmestrahlung eine elektromagnetische Strahlung, die kein Medium benötigt, um Energie zu transportieren. Elektromagnetische Strahlung besteht aus senkrecht zueinander schwingenden elektrischen und magnetischen Feldern, die sich gemeinsam durch den Raum bewegen. Im Vakuum breitet sich die elektromagnetische Strahlung als reine Transversalwelle mit Lichtgeschwindigkeit $c = 2,998 \cdot 10^8 \text{ m s}^{-1}$ aus. Wird beispielsweise ein Gas oder eine Flüssigkeit durchdrungen, ändert sich die Ausbreitungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit der Permittivitätszahl ϵ_r und Permeabilitätszahl μ_r , welche wiederum von der Frequenz abhängig sind und als empirische Stoffwerte ermittelt werden.

Jeder Körper strahlt (emittiert Wärmestrahlung), in gewissen Wellenlängenbereichen $\lambda(T)$, abhängig von der Temperatur des Strahlers. Bei Raumtemperatur liegt die Wellenlänge der maximalen Abstrahlung bei etwa $10 \text{ }\mu\text{m}$ im Infrarotbereich, (vgl.: sichtbares Licht ist im Bereich $380\text{--}780 \text{ nm}$; $0,38\text{--}0,78 \text{ }\mu\text{m}$). Die ideale Wärmestrahlung einer Fläche A pro Wellenlänge, angegeben als spektrale flächenspezifische Ausstrahlung $M_\lambda(\lambda, T)$ in $\text{W m}^{-2} \mu\text{m}^{-1}$, wird über das Plancksche Strahlungsgesetz beschrieben:

$$M_\lambda(\lambda, T) = \frac{2\pi h c^2}{\lambda^5} \left(e^{\frac{hc}{\lambda k_B T}} - 1 \right)^{-1}. \quad (2-27)$$

Durch das Wiensche Verschiebungsgesetz lässt sich die Wellenlänge, bei der das Maximum des jeweiligen Planck-Spektrum liegt, für jede Temperatur, in der Einheit Mikrometer, berechnen:

$$\lambda_{\max} = \frac{2897,8 \text{ K}}{T}. \quad (2-28)$$

Mit einer Oberflächentemperatur von $\sim 5800 \text{ K}$ hat die Sonne sein Maximum bei $\lambda_{\max} = 0,5 \text{ }\mu\text{m}$ und sendet Wärmestrahlung über den gesamten Bereich des sichtbaren Lichts aus. In Abbildung 2-2 ist die spektrale spezifische Ausstrahlung, nach Formel (2-27), in Abhängigkeit der Wellenlänge bei verschiedenen Temperaturen und die Wiensche Verschiebung, nach Formel (2-28), dargestellt.

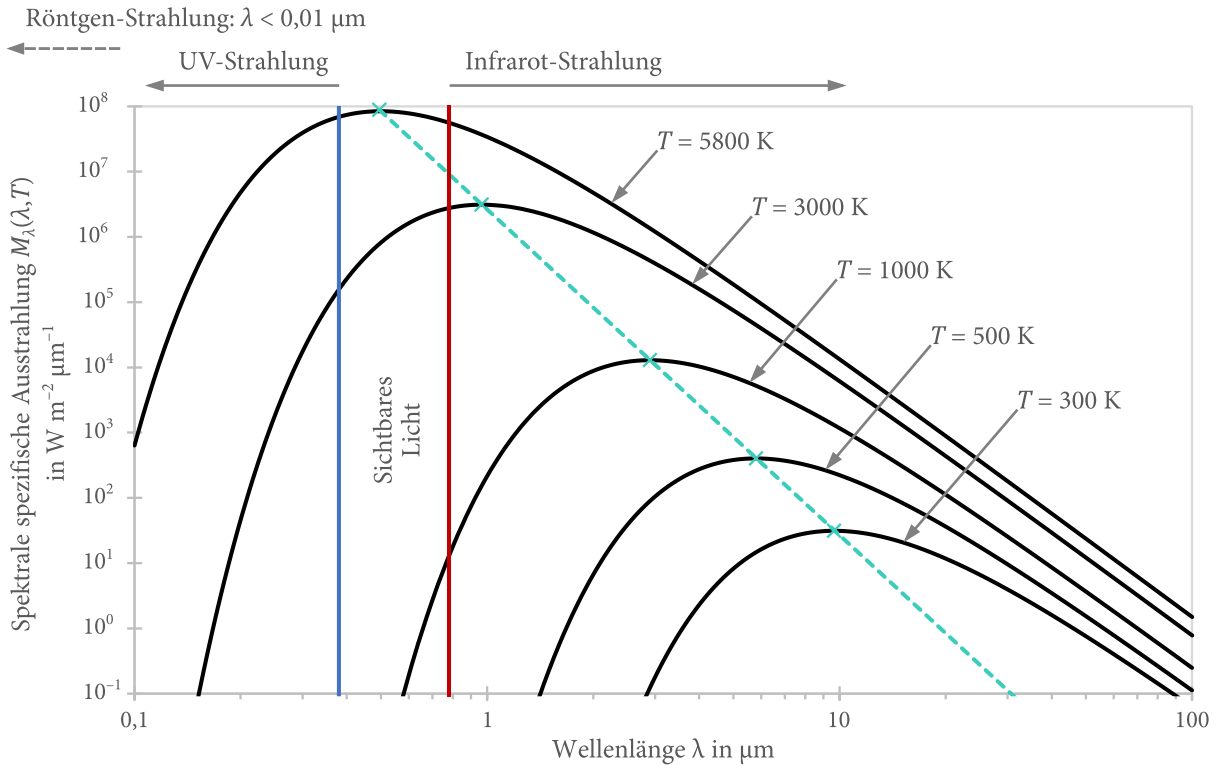


Abbildung 2-2: Planck Spektrum und Wiensche Verschiebung

Planck Spektrum bei verschiedenen Temperaturen (schwarze Linien) und die Wiensche Verschiebung (gestrichelte Linie). Die Kreuze kennzeichnen das Maximum der Planck Spektren bei den verschiedenen Temperaturen. Die horizontalen Linien (blau und rot) markieren den Bereich des sichtbaren Lichts im Spektrum der elektromagnetischen Strahlung.

Wird eine Änderung der Wellenlänge $\Delta\lambda$ mit der spektralen spezifischen Ausstrahlung multipliziert, ergibt das den Wärmestrom pro Fläche, der in einen Halbraum im Wellenlängenbereich λ und $\lambda + \Delta\lambda$ emittiert wird. Um den gesamten Wärmestrom, im Fall der Strahlung auch Strahlungsintensität I oder nur Intensität genannt, der von einem idealen Körper emittiert wird zu erhalten, muss die spektrale flächenspezifische Ausstrahlung mit der strahlenden Fläche A multipliziert und über das gesamte Wellenlängenspektrum integriert werden. Das Ergebnis ist das Stefan-Boltzmann-Gesetz:

$$\dot{Q}_{\text{rad}} = -\frac{2\pi^5 k_B^4}{15 c^2 h^3} A T^4. \quad (2-29)$$

Der Vorfaktor wird als Stefan-Boltzmann-Konstante $\sigma = 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$ zusammengefasst und damit kann Formel (2-29) folgendermaßen geschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{rad}} = -\sigma A T^4. \quad (2-30)$$

Damit kann der Wärmestrom ausgehend von einem idealen Strahler, auch schwarzer Strahler/Körper genannt, berechnet werden. Handelt es sich um einen realen Strahler (kein schwarzer Strahler), so muss das Stefan-Boltzmann-Gesetz (2-30) durch einen Skalierungsfaktor korrigiert werden. Dieser Faktor wird Emissionsgrad oder Emissivität ε genannt und ist das Verhältnis von tatsächlich abgegebener Strahlung zur abgegebenen Strahlung eines schwarzen Strahlers bei

derselben Temperatur und liegt folglich im Bereich zwischen 0 und 1, wobei $\varepsilon = 1$ für den schwarzen Strahler gilt. Abhängig ist der Emissionsgrad vom Material, der Oberflächenbeschaffenheit und Temperatur des Körpers, der Wellenlänge der Strahlung und dem Betrachtungswinkel. Für verschiedenste Materialien ist der Emissionsgrad empirisch im relevanten Wellenlängenbereich bestimmt.

Emittierende Flächen haben im Allgemeinen eine Richtungsabhängigkeit, d. h. die emittierte Strahlungsintensität variiert je nach Abstrahlungsrichtung und wird nicht gleichmäßig über den Halbraum abgegeben. Fällt diese Richtungsabhängigkeit weg, wird von einem diffus oder isotrop emittierenden Körper gesprochen, auch Lambert-Strahler genannt, dargestellt in Abbildung 2-3. Im Folgenden wird davon ausgegangen, dass alle Körper diffus strahlen.

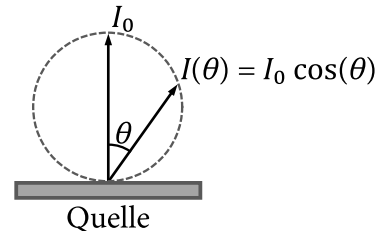


Abbildung 2-3: Lambert-Strahler

Gesetz von Kirchhoff

Trifft elektromagnetische Strahlung auf einen Körper, kann sie je nach Material und Wellenlänge anteilig reflektiert, absorbiert und transmittiert werden. Dies ist in Abbildung 2-4 dargestellt. Absorbierte Strahlung trägt dabei zur Erwärmung des Körpers bei. Wie viel Wärme ein Körper absorbiert hängt vom Absorptionsgrad α ab. Er liegt, wie der Emissionsgrad, im Bereich zwischen 0 und 1 und ist ein Skalierungsfaktor, wie viel der eintreffenden Strahlungsenergie aufgenommen wird. Der Emissionsgrad (ε) und der Absorptionsgrad (α) eines Körpers bei gleicher Temperatur und Wellenlänge sind gleich, wenn sich dieser im thermodynamischen Gleichgewicht mit seiner Umgebung befindet und folglich:

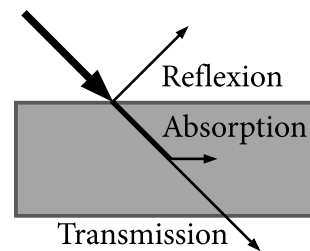


Abbildung 2-4: Auftreffende Strahlung eines durchlässigen Körpers

$$\varepsilon(\lambda, T) = \alpha(\lambda, T). \quad (2-31)$$

Dieser Zusammenhang ist das Kirchhoffsche Strahlungsgesetz und bedeutet, dass ein idealer Strahler auch gleichzeitig ein idealer Absorber ist.

Strahlungsaustausch zweier Körper

Beim Strahlungsaustausch zwischen zwei Körpern ist die Orientierung und Lage der strahlenden Flächen zueinander von entscheidender Bedeutung. Beide Körper strahlen und es wird eine Bilanz aus emittierten, reflektierten und transmittierten Wärmeströmen erstellt. Die Energie, die ein Körper j von einem strahlenden Körper i empfängt, im Vergleich zur gesamten von Körper i in den Halbraum emittierten Energie, kann mit dem Sichtfaktor ξ_{ij} , auch Einstrahlzahl genannt, erfasst werden:

$$\xi_{ij} = \frac{\dot{Q}_{ij}}{\dot{Q}_i}. \quad (2-32)$$

Der Sichtfaktor ist eine rein geometrische Größe zwischen zwei Flächen und kann analytisch oder numerisch bestimmt werden. Für zahlreiche geometrische Anordnungen gibt es Diagramme oder Formeln, um die passenden Sichtfaktoren zu ermitteln. Für Sichtfaktoren gelten zwei Rechenregeln. Das Produkt einer Fläche i und des Sichtfaktors dieser Fläche auf eine Fläche j ist gleich groß wie das Produkt der Fläche j und des Sichtfaktors dieser Fläche auf die Fläche i . Außerdem muss, per Definition, die Summe aller Sichtfaktoren auf eine Fläche (j) eins ergeben. Zusammengefasst:

1. Reziprozitätsbeziehung: $A_i \xi_{ij} = A_j \xi_{ji}$
2. Summationsbeziehung: $\sum_{j=1} \xi_{ij} = 1$

Allgemein kann die Wärmestrahlung von Körper 1 auf Körper 2, als Differenz der aus- und eingestrahltten Leistung, wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{rad},12} = C_{12} \sigma A_1 (T_1^4 - T_2^4), \quad (2-33)$$

mit der Strahlungsaustauschzahl C_{12} als Produkt des Emissionsgrads und Sichtfaktors des jeweiligen Falls. Befindet sich ein kleines Objekt (Körper 1), das sich selbst nicht sieht, also keinen Strahlungsaustausch mit sich selbst hat, in einer ausgedehnten Umgebung (Körper 2), so ist der Sichtfaktor $\xi_{12} = 1$ und die Strahlungsaustauschzahl $C_{12} = \varepsilon_1$.

2.6.3 Konvektion

In Gasen und Flüssigkeiten kann Wärme durch den Transport von Stoffen übertragen werden. Diese Wärmeübertragung wird Konvektion genannt. Reibungswiderstände, in Gasen und Flüssigkeiten, sind meist sehr viel kleiner als Wärmewiderstände (Wärmeleitung) und somit ist die Konvektion der effektivste Mechanismus, um große Wärmemengen zu übertragen.

Bei der Konvektion wird zwischen erzwungener und freier Konvektion unterschieden. Maßgeblich ist, ob die Gas- oder Flüssigkeitsströmungen durch äußere Kräfte (erzwungen) oder durch Dichteunterschiede (frei), die aufgrund der Schwerkraft Auftriebskräfte hervorrufen, angetrieben werden. Letztere werden durch Temperatur- oder Druckdifferenzen verursacht. In vielen Anwendungsfällen liegt eine Mischform vor und es muss überprüft werden in welchem Zusammenhang die beiden Fälle stehen. Die drei Fälle sind in Abbildung 2-5 dargestellt.

Der Wärmetransport erfolgt bei der Konvektion durch die Bewegung des Fluids in Kombination mit Wärmeleitung innerhalb der Grenzschicht. Diese komplexe Strömungs- und Transporteigenschaften werden im Wärmeübergangskoeffizient zusammengefasst. Basierend auf dem Newtonschen Abkühlungsgesetz kann die Wärmeübertragung durch Konvektion auf einen Körper folgendermaßen beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{conv}} = -\alpha A \Delta T, \quad (2-34)$$

mit dem Wärmeübergangskoeffizient α in $\text{W m}^{-2} \text{K}^{-1}$, der Fläche des Körpers, beispielsweise die Oberfläche einer umströmten Kugel, und der Temperaturdifferenz zwischen der Temperatur des Körpers und der des Fluids $\Delta T = T_B - T_F$.

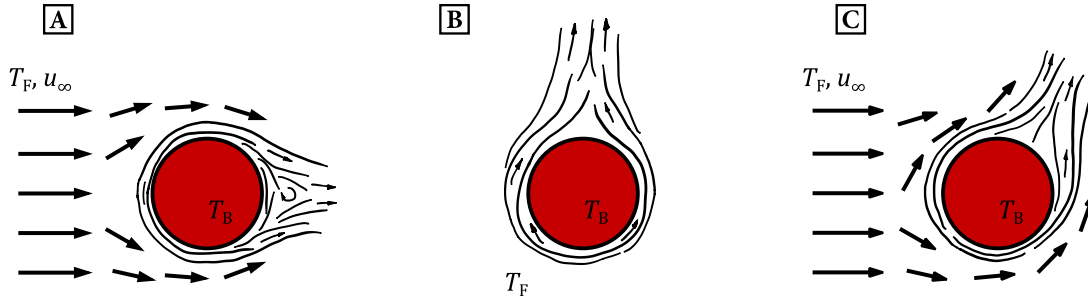


Abbildung 2-5: Wärmeübertragung durch Konvektion

A: Erzwungenen Konvektion, **B:** natürlichen Konvektion und **C:** gemischten Konvektion. In den Fällen, in denen relevanter natürlicher Konvektion auftritt, bildet sich eine Grenzschicht aus, wenn die Temperatur des Körpers (Kugel; T_B) größer ist als die umgebenden Fluidtemperatur (T_F). In den Fällen, in denen erzwungener Konvektion auftritt, erfolgt die Anströmung mit der Geschwindigkeit u_∞ .

Dimensionslose Kennzahlen

Bei der Beschreibung von Konvektionsprozessen werden dimensionslose Kennzahlen dazu verwendet, um komplexe thermodynamische Zusammenhänge auf ihre wesentlichen, vergleichbaren Einflussgrößen zu reduzieren. Sie ermöglichen es, unterschiedliche Konvektionsfälle unabhängig von konkreten Abmessungen, Temperaturen oder Stoffeigenschaften gegenüberzustellen und einzuordnen. Allgemein beschreiben sie das Verhältnis dominierender Kräfte oder Transportmechanismen. Dadurch ermöglichen diese die Beschreibung eines Strömungscharakters, die Vorhersage des Wärmeübergangsverhaltens, sowie die Anwendung empirischer Regressionen auf geometrisch und physikalisch ähnliche Systeme.

Bei der Berechnung dieser Kennzahlen werden die Fluideigenschaften des umströmenden Mediums benötigt. Diese werden auch Stoffdaten genannt. Die dafür notwendigen Grundlagen werden in Abschnitt 2.7 eingeführt, eine detaillierte Darstellung erfolgt dann in Teilabschnitt 4.2.2. Es sei vorweggenommen, die zur Bestimmung der dimensionslosen Kennzahlen notwendigen Stoffdaten in der Regel bei der mittleren Temperatur des Fluidfilms in der konvektiven Grenzschicht definiert sind. Diese Temperatur, auch Filmtemperatur T_{film} genannt, ist eine Näherung für die Temperatur in der Konvektionsgrenzschicht und ist der Mittelwert aus Körpertemperatur und Temperatur des Fluids außerhalb der Grenzschicht (Freistrom): $T_{\text{film}} = (T_B + T_F)/2$.

Die Nußelt-Zahl Nu ist die dimensionslose Form des Wärmeübergangskoeffizient α :

$$\alpha = \frac{\lambda Nu}{L_c}, \quad (2-35)$$

mit der Wärmeleitfähigkeit λ des Fluids in $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ und der charakteristischen Länge L_c in m, die abhängig vom Anwendungsfall und der Geometrie ist. Beispielsweise ist die charakteristische

Länge einer überströmten ebenen Fläche die Länge dieser, oder bei einer überströmten Kugel oder einem querangeströmten Zylinder ist die charakteristische Länge der Durchmesser. Allgemein beschreibt die Nußelt-Zahl das Verhältnis des konvektiven Wärmeübergangs zur Wärmeleitung durch Konduktion. In einschlägiger Literatur gibt es eine Vielzahl von Regressionen, um die Nußelt-Zahl in Abhängigkeit der Strömungseigenschaften und Geometrien zu berechnen.

Erzwungene Konvektion

Im Fall der erzwungenen Konvektion ist die Nußelt-Zahl eine Funktion der Reynolds-Zahl und der Prandtl-Zahl: $Nu_{\text{forced}} = f(Re, Pr)$. Die beiden Kennzahlen werden wie folgt berechnet:

$$Re = \frac{u_{\infty} L_c}{\nu}, \quad (2-36)$$

$$Pr = \frac{\nu \rho c_p}{\lambda}, \quad (2-37)$$

mit der Anströmgeschwindigkeit u_{∞} in m s^{-1} , der kinematischen Viskosität ν in $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ und der spezifischen Wärmekapazität c_p in $\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$ des Fluids. Die kinematische Viskosität ist definiert als dynamische Viskosität η in $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$ geteilt durch die Dichte ρ in $\text{m}^3 \text{kg}^{-1}$ des Fluids.

Die Reynoldszahl beschreibt das Verhältnis von Trägheitskräften ($\propto \rho u^2/L_c$) zu viskosen Scherkräften ($\propto \eta u/L_c^2$) im Fluid. Bei großen Strömungsgeschwindigkeiten (= große Reynoldszahlen) kommt es zu Unregelmäßigkeiten im Strömungsprofil die nicht mehr gedämpft werden. Es bildet sich eine unregelmäßige, verwirbelte Strömung aus, die turbulente Strömung genannt wird. Bei kleinen Strömungsgeschwindigkeiten verläuft die Strömung geordnet und wird laminare Strömung genannt. Strömungsprofile werden in Schichten, die sich nicht vermischen, dargestellt. Geometrieabhängig gibt es einen Punkt, oder Bereich, ab dem die Strömung von laminar zu turbulent umschlägt. Dieser Punkt wird durch die kritische Reynoldszahl Re_{crit} gekennzeichnet und diese lässt sich für verschiedenste Geometrien anhand empirisch ermittelter Regressionen berechnen. Die Prandtl-Zahl wird ausschließlich durch die Eigenschaften des wärmeübertragenden Mediums bestimmt und beschreibt das Verhältnis von Impulsdiffusion ($\propto \nu$) und Wärmediffusion ($\propto \lambda/(\rho c_p)$).

Freie Konvektion

Im Fall der freien Konvektion, auch natürliche Konvektion genannt, ist die Nußelt-Zahl eine Funktion der bereits eingeführten Prandtl-Zahl und der Rayleigh-Zahl Ra , die das Produkt aus Grashof-Zahl Gr und Prandtl-Zahl ist ($Ra = Pr Gr$): $Nu_{\text{free}} = f(Ra, Pr)$. Die Grashof-Zahl kann wie folgt berechnet werden:

$$Gr = \frac{\beta \Delta T g L_c^3}{\nu^2}, \quad (2-38)$$

mit der Temperaturdifferenz zwischen Körper und Fluid sowie dem volumetrischen Ausdehnungskoeffizienten β in K^{-1} , auch isobarer Wärmeausdehnungskoeffizient genannt, der folgendermaßen berechnet werden kann:

$$\beta = \frac{1}{\rho} \left(\frac{\partial \rho}{\partial T} \right)_p. \quad (2-39)$$

Bei idealen Gasen vereinfacht sich dieser zu $\beta = 1/T_{\text{film}}$.

Die Grashof-Zahl ist die maßgebliche dimensionslose Kennzahl zur Charakterisierung des Strömungsregimes im Fall der natürlichen Konvektion. Sie beschreibt das Verhältnis von Auftriebskräften, die durch Dichteunterschiede infolge von Temperaturgradienten entstehen, zu viskosen Scherkräften im Fluid. Kleine Grashof-Zahlen stehen für eine überwiegend laminare Strömung, da die viskosen Kräfte dominieren und der Auftrieb nur eine schwache Strömung induziert. Mit zunehmender Temperaturdifferenz oder größerer charakteristischen Länge wachsen die Auftriebskräfte an und übersteigen die viskosen Kräfte, sodass die Strömung in einen Übergangsbereich übergehen. Bei hinreichend großen Grashof-Zahlen werden die Grenzschichten instabil und es bildet sich ein turbulentes Strömungsfeld aus. Der Übergangsbereich liegt bei $\text{Gr} \sim 10^9$, für $10^{-3} \leq \text{Pr} \leq 10^3$ (Bejan, 2013). Damit nimmt die Grashof-Zahl für natürliche Konvektion eine ähnliche Rolle ein wie die Reynolds-Zahl bei der erzwungenen Konvektion: Sie definiert den Strömungszustand und ist Grundlage für die Auswahl geeigneter Wärmeübergangsregressionen.

Mischkonvektion

In einer natürlichen Umgebung kommt es sowohl zu erzwungener als auch freier Konvektion. Diese Überlagerung nennt sich Mischkonvektion und wie diese beschrieben werden kann, hängt von der resultierenden Strömung ab. Der Charakter dieser wird im Wesentlichen durch die Temperaturdifferenz zwischen Körper und Umgebung sowie der Strömungsgeschwindigkeit des Fluids bestimmt. Diese Temperaturdifferenz erzeugt über Auftrieb eine freie Strömung, deren Richtung abhängig davon ist, ob der Körper wärmer oder kälter als das umgebende Fluid ist: Bei einem wärmeren Körper steigt das erwärmte, leichtere Medium innerhalb der Grenzschicht auf, bei einem kälteren Körper sinkt das Medium ab. Je nach Orientierung der erzwungenen Strömung relativ zur auftriebsinduzierten Strömung wird zwischen gleichgerichteter (inkl. Querangeströmter) und entgegengerichteter Mischkonvektion unterschieden. Gleichgerichtete Konvektion liegt vor, wenn die erzwungene Strömung in Richtung der freien Strömung, oder im spitzen Winkel, inkl. rechter Winkel (querangeströmt), dazu verläuft. In diesen Fällen verstärken sich beide Mechanismen, was eine Stabilisierung und Reduzierung der Dicke der thermischen Grenzschicht bewirkt und typischerweise zu höheren Wärmeübergängen führt (Bejan, 2013; VDI-Wärmeatlas, 2013). Wirkt die durch die Temperaturdifferenz erzeugte freie Strömung jedoch entgegen der erzwungenen Strömung, so entsteht entgegengerichtete Mischkonvektion, bei der die Grenzschicht destabilisiert, dicker wird und lokale Rezirkulationen oder Ablösungen auftreten können, was den konvektiven Wärmeübergang typischerweise reduziert.

Die zugehörige Nußelt-Zahl wird nach Çengel und Ghajar (2015) folgendermaßen berechnet:

$$\text{Nu}_{\text{mix}} = [\text{Nu}_{\text{forced}}^n \pm \text{Nu}_{\text{free}}^n]^{1/n}, \quad (2-40)$$

Dabei wird im gleichgerichteten und querangeströmten Fall addiert und im entgegengerichteter Fall subtrahiert.

Für den Exponent wird je nach Geometrie ein Wert zwischen 3 und 4 ausgewählt, wobei $n = 7/2$ oder $n = 4$ für querangeströmte Kugel-Geometrien besser geeignet sind (Bergman und Lavine, 2017). Bei Formel (2-40) handelt es sich um eine empirisch ermittelte Interpolationsformel, die die beiden Grenzfälle der reinen erzwungenen und der reinen freien Konvektion zu einer kontinuierlichen Beschreibung der gemischten Konvektion zusammenführt. Diese Vorgehensweise ist in der Literatur umfassend untersucht und durch eine Vielzahl experimenteller Studien bestätigt worden (Chen *et al.*, 1986; Churchill, 1977; Churchill und Usagi, 1972).

Bei der Mischkonvektion beschreibt die Richardson-Zahl Ri das Verhältnis von freier zu erzwungener Konvektion (Verhältnis von Auftriebs- und Trägheitskräften) und ist somit ein Maß dafür, welcher Anteil dominiert, und es kann abgeschätzt werden, ob ein Fall vernachlässigt werden kann. Die Richardson-Zahl ist wie folgt definiert:

$$Ri = \frac{Gr}{Re^2} = \frac{\beta \Delta T g L_c}{\langle u \rangle^2}. \quad (2-41)$$

Für $Ri \ll 1$ kann die freie Konvektion und für $Ri \gg 1$ kann die erzwungene Konvektion vernachlässigt werden. Bei $Ri \approx 1$ sind beide Effekte vergleichbar und es muss eine geeignete Mischkorrelation, wie beispielsweise Formel (2-40), gefunden werden, die beide Fälle berücksichtigt. Praktisch ist der Bereich $Ri \in [0,1; 10]$ für Mischkorrelation, unterhalb dieses Bereichs wird nur die erzwungene Konvektion berücksichtigt, oberhalb nur die natürliche Konvektion (Bergman und Lavine, 2017; Çengel und Ghajar, 2015).

2.6.4 Lumped-System

Bei der Wärmeübertragung kann ein Körper als Lumped-System behandelt werden, wenn seine Temperatur räumlich als konstant betrachtet werden kann. Dies ist der Fall, wenn der innere Wärmetransport im Körper im Vergleich zum Wärmetransport an dessen Oberfläche hinreichend schnell erfolgt. Zur Beurteilung wird die Biot-Zahl Bi herangezogen. Sie beschreibt als dimensionslose Kennzahl das Verhältnis des inneren Wärmeleitwiderstands des Körpers zum äußeren Wärmeübergangswiderstand des umströmenden Mediums und kann wie folgt beschrieben werden:

$$Bi = \frac{\alpha L_c}{\lambda_B}, \quad (2-42)$$

mit dem Wärmeübergangskoeffizienten α , berechnet nach Formel (2-35), der charakteristischen Länge $L_c = V_B/O_B$, definiert über das wärmespeichernde Volumen und der wärmeübertragenden Oberfläche des Körpers sowie der Wärmeleitfähigkeit λ_B des Körpers. Kleine Werte der Biot-Zahl bedeuten, dass der Wärmetransport im Inneren des Körpers im Vergleich zum

Wärmeübergang über die Oberfläche schnell erfolgt. Dadurch bleiben räumliche Temperaturgradienten innerhalb des Körpers gering, sodass näherungsweise von einer homogenen Temperaturverteilung ausgegangen werden kann. Üblicherweise wird die Bedingung $Bi < 0,1$ als hinreichendes Kriterium dafür verwendet, dass die Annahme eines Lumped-Systems zulässig ist (Çengel und Ghajar, 2015).

2.7 Grundlagen feuchter Luft

Wie im vorherigen Abschnitt bereits erwähnt, werden für die Berechnungen der dimensionslosen Kennzahlen die Fluideigenschaften des umgebenden Mediums benötigt. Trockene Luft kommt in der Natur so gut wie nicht vor, weshalb Luft als Zwei-Stoff-Gemisch aus trockener Luft² (indiziertes a: air) und als Wasserdampf vorkommendes Wasser (indiziertes v: vapour) behandelt werden muss. In diesem Abschnitt werden die Grundlagen dieses Zwei-Stoff-Gemischs, der sogenannten *feuchten Luft*, behandelt. Die erforderlichen Stoffdaten von feuchter Luft sind:

- Wärmekapazität C_p
- Dichte ρ
- Dynamische Viskosität η
- Wärmeleitfähigkeit λ

Im Folgenden werden die Formelzeichen der Stoffdaten von feuchter Luft nicht indiziert. Indiziert werden lediglich die Stoffdaten der Einzelkomponenten. Ist das vorkommende Wasser ausschließlich gasförmig, wird das Gemisch als ungesättigte feuchte Luft bezeichnet. Gesättigte feuchte Luft entspricht einer Luftfeuchtigkeit von 100 % und bei übersättigter feuchter Luft kondensieren kleinste Wassermengen beispielsweise als Nebel. Im Folgenden wird die feuchte Luft als ungesättigt oder gerade gesättigt und nicht als übersättigt angenommen.

Der Abschnitt ist in zwei Teilabschnitte unterteilt. Im ersten Teilabschnitt werden die Zustandseigenschaften behandelt, diese können weiterhin als Mischung idealer Gase beschrieben werden. Im zweiten Teilabschnitt werden die Transporteigenschaften behandelt, welche durch Transportprozesse beeinflusst werden. Bei den Transporteigenschaften reicht es selbst bei niedrigen Drücken nicht mehr aus, diese durch einfache Mischungsansätze zu beschreiben. Der Einfluss der wirkenden Molekularkräfte gewinnt insbesondere bei Gasgemischen aus polaren (Wasserdampf) und unpolaren Gasen (Luft) an Bedeutung. Im Detail wird in den jeweiligen Abschnitten darauf eingegangen.

² Luft ist ein Gemisch aus Stickstoff, Sauerstoff, Argon, Kohlenstoffdioxid und Spurengasen. Die Fluideigenschaften von Luft als Stoffgemisch unter Standardatmosphärenbedingungen und im alltäglichen Temperatur Bereich sind eingehend erforscht und kann folglich als ein *Stoff* betrachtet werden.

2.7.1 Zustandseigenschaften feuchter Luft

Der Feuchtegehalt der Luft wird entweder als relative Luftfeuchtigkeit φ oder als Wasserbeladung x angegeben. Die relative Luftfeuchtigkeit ist das Verhältnis von Partialdruck $p_{p,v}$ zu Sättigungsdruck $p_{s,v}$ von Wasserdampf bei gegebener Temperatur und Druck:

$$\varphi = \frac{p_{p,v}}{p_{s,v}} \bigg|_{T,p}, \quad (2-43)$$

und ist somit einheitenlos. Die Wasserbeladung ist das Verhältnis aus der Masse des Wasserdampfs m_v zur Masse der trocknen Luft m_a . Das Verhältnis kann mit den spezifischen Gaskonstanten, der relativen Luftfeuchtigkeit und den Partialdrücken dargestellt werden:

$$x = \frac{m_v}{m_a} = \frac{R_a}{R_v} \frac{\varphi p_{s,v}}{p - \varphi p_{s,v}}, \quad (2-44)$$

mit dem Gesamtdruck der Umgebung p (Standardatmosphäre: $p_{\text{atm}} = 101325 \text{ Pa}$) sowie den spezifischen Gaskonstanten von trockener Luft $R_a = 287,12 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$ und von Wasserdampf $R_v = 461,52 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$. Der Sättigungsdampfdruck von Wasserdampf kann über die Magnus-Formel (Sonntag und Heinze, 1982) in Abhängigkeit der Temperatur ϑ (in $^{\circ}\text{C}$) in guter Näherung berechnet werden:

$$p_{s,v} = C_1 \exp \left[\frac{C_2 \vartheta}{C_3 + \vartheta} \right], \quad (2-45)$$

mit den empirischen bestimmten Konstanten $C_1 = 610,8 \text{ Pa}$, $C_2 = 17,081$ und $C_3 = 234,18 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Um die in Teilabschnitt 2.6.3 bereits erwähnten thermodynamischen Stoffdaten feuchter Luft zu beschreiben, werden Gehaltsgrößen benötigt. Diese sind Stoffmengenanteil χ und Massenanteil w der einzelnen Komponenten und werden allgemein wie folgt definiert:

$$\chi_i = \frac{n_i}{n}, \quad (2-46)$$

$$w_i = \frac{m_i}{m}. \quad (2-47)$$

Mit der idealen Gasnäherung sind die Stoffmengen der Komponenten proportional zum jeweiligen Partialdruck. Dadurch lassen sich die Stoffmengenanteile der Komponenten wie folgt schreiben:

$$\chi_a = \frac{p - \varphi p_{s,v}}{p}, \quad (2-48)$$

$$\chi_v = \frac{\varphi p_{s,v}}{p}. \quad (2-49)$$

Die Massenanteile der Komponenten sind über die Stoffmengenanteile und die molaren Massen definiert:

$$w_a = \chi_a \frac{M_a}{\bar{M}}, \quad (2-50)$$

$$w_v = \chi_v \frac{M_v}{\bar{M}}. \quad (2-51)$$

Die mittleren molaren Masse $\bar{M}$ ist über die Stoffmengenanteile gewichtet:

$$\bar{M} = \chi_a M_a + \chi_v M_v, \quad (2-52)$$

mit der molaren Masse von trockener Luft $M_a = 28,9586 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$ und der molaren Masse von Wasser(dampf) $M_v = 18,0153 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$.

Wärmekapazität von feuchter Luft

Analog zur mittleren molaren Masse, wird die molare Wärmekapazität C_M von feuchter Luft, durch Gewichtung der einzelnen molaren Wärmekapazitäten mit den Stoffmengenanteilen berechnet:

$$C_M = \chi_a C_{M,a} + \chi_v C_{M,v}. \quad (2-53)$$

Bei der spezifischen isobaren Wärmekapazität, zukünftig nur noch spezifische Wärmekapazität genannt, wird über die Massenanteile gewichtet:

$$c_p = w_a c_{p,a} + w_v c_{p,v}. \quad (2-54)$$

In einem in der Natur vorkommenden Temperaturbereich ändern sich die spezifischen Wärmekapazitäten der Komponenten Luft und Wasserdampf nur geringfügig und können daher näherungsweise als konstant angenommen werden. Eine detaillierte Beschreibung erfolgt in Teilabschnitt 4.2.2. Für eine genaue Abbildung der Werte, gerade bei sehr hohen Temperaturen, kann auf Regressionen zurückgegriffen werden, die auf Basis von Messdaten erstellt wurden. Eine ausführliche Datensammlung ist beispielsweise der *VDI-Wärmeatlas* (2013).

Dichte von feuchter Luft

Die Dichte feuchter Luft ρ leitet sich aus der idealen Gasgleichung ab und lässt sich mit der mittleren molaren Masse folgendermaßen beschreiben:

$$\rho = \frac{p}{R T} \bar{M}. \quad (2-55)$$

Formel (2-55) kann auch über die Wasserbeladung x ausgedrückt werden. Umgeformt wird die Dichte wie folgt beschrieben:

$$\rho = \frac{(1+x)}{(R_a + x R_v)} \frac{p}{T}. \quad (2-56)$$

Das Comité International des Poids et Mesures (CIPM) veröffentlichte 2007 folgende Gleichung für die Dichte feuchter Luft (Picard *et al.*, 2008):

$$\rho = \frac{p M_a}{Z R T} \left[1 - \chi_a \left(1 - \frac{M_v}{M_a} \right) \right]. \quad (2-57)$$

Diese Gleichung ist eine weitere umgestellte Form der Formel (2-55), erweitert mit dem Realgasfaktor Z der in Abschnitt 2.5 in Formel (2-25) bereits eingeführt wurde.

2.7.2 Transporteigenschaften feuchter Luft

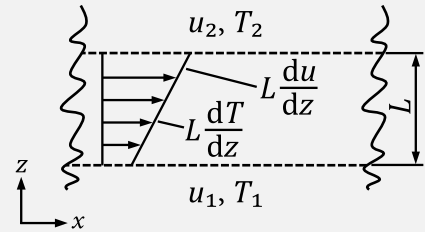
Viskosität und Wärmeleitfähigkeit sind Transporteigenschaften feuchter Luft, die zur Beschreibung des konvektiven Wärmeübergangs wichtig sind. Beide Eigenschaften sind eng miteinander verbunden, da beide durch Transportprozesse (Impuls und Energie) beschrieben werden. Wird von idealem Gasverhalten ausgegangen, lassen sich die beiden Eigenschaften über die kinetische Gastheorie vergleichen, siehe dazu Kasten 2.1. Die Analogie stößt bei mehrdimensionalen Problemen auf ihre Grenzen, da die Wärmestromdichte (2-2) ein Vektor ist, während die Impulsstromdichte ein Tensor ist.

Kasten 2.1

Vergleich dynamische Viskosität und Wärmeleitfähigkeit über kinetische Gastheorie

Einen vereinfachten Vergleich zwischen der dynamischen Viskosität η und der Wärmeleitfähigkeit λ liefert Loeb (2004):

Die Strecke, die ein Molekül durchschnittlich zurücklegt, bevor es zu einer Kollision kommt, entspricht der mittleren freien Weglänge L . Wird eine Gasschicht der Dicke L in der die viskose Wirkung auftritt betrachtet, dann ist die Differenz der Strömungsgeschwindigkeiten zu darüber (u_2) und darunter (u_1) parallellaufenden Schichten $L \, du/dz$, mit dem Geschwindigkeitsgradienten du/dz senkrecht zur Bewegung des Gases. Durch den Geschwindigkeitsgradienten kommt es zu Impulsüberträgen durch die Moleküle (N Stück pro Volumeneinheit) der Masse m . Unter Annahme eines stationären Zustands ergibt sich aus den übertragenen Impulsen und der Impulsstromdichte: $\eta = 1/3 N m \langle u \rangle L$. Bei der Wärmeleitung wird anstatt des Impulses kinetische Energie übertragen. Die Schichten fließen nicht mehr mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten, sondern haben unterschiedliche Temperaturen und es stellt sich ein Temperaturgradient dT/dz ein. Die Temperaturdifferenz der Moleküle an den Grenzflächen zu den darüber und darunter liegenden Schichten ist $L \, dT/dz$. Jedes Molekül besitzt die Masse m und die spezifische isochore Wärmekapazität c_V . Es ergibt sich aus der übertragenen Energie in z -Richtung und der Wärmestromdichte: $\lambda = 1/3 N m \langle u \rangle L c_V$.



Das Verhältnis von dynamischer Viskosität η und Wärmeleitfähigkeit λ ist folglich die spezifische isochore Wärmekapazität c_V . Für viele Gase besteht im Bereich der Raumtemperatur näherungsweise eine Proportionalität zwischen den beiden Transporteigenschaften. Dies liegt daran, dass sich die Wärmekapazität mit steigender Temperatur ändert nur geringfügig.

Wie bereits erwähnt fallen bei den Transporteigenschaften von feuchter Luft die molekularen Kräfte stärker ins Gewicht und können, insbesondere bei einem Gasgemisch aus einem polaren und einem unpolaren Gas, nicht mehr ignoriert werden. Trockene Luft, die hauptsächlich aus Stickstoff (N_2) und Sauerstoff (O_2) besteht, kann als unpolares Gas beschrieben werden, bei dem die elektrische Ladung gleichmäßig über die Moleküle verteilt sind. Wasserdampf ist aufgrund der hohen Elektronegativitätsdifferenz sowie des gewinkelten Ausbaus polar und die elektrischen Ladungen sind ungleichmäßig über die Moleküle verteilt. Im Folgenden werden verschiedene theoretische und semi-empirische Ansätze eingeführt, mit denen die Transporteigenschaften des Gemischs auf Basis der Eigenschaften der Einzelkomponenten für diese Arbeit hinreichend genau beschreiben werden können.

Die Transporteigenschaften können auf mikroskopischer Ebene durch die Boltzmann-Gleichungen und auf makroskopischer Ebene durch die Navier-Stokes-Gleichungen beschrieben werden. Für die vorliegende Arbeit ist jedoch vor allem die Berechnung der Transporteigenschaften feuchter Luft relevant, nicht deren vollständig theoretische Herleitung. Daher bietet der folgende Abschnitt lediglich einen anwendungsbezogenen Überblick über das Thema und für detailliertere Ausführungen sei an dieser Stelle auf einschlägige Fachliteratur wie beispielsweise von Reid et al. (1988) oder Loeb (2004) verwiesen.

Viskosität

“The theory of gas transport properties is simply stated, but it is quite complex to express in equations which can be used directly to calculate viscosities. In simple terms, when a gas undergoes a shearing stress so that there is some bulk motion, the molecules at any one point have the bulk velocity vector added to their own random velocity vector. Molecular collisions cause an interchange of momentum throughout the fluid, and this bulk motion velocity (or momentum) becomes distributed. Near the source of the applied stress, the bulk velocity vector is high, but as the molecules move away from the source, they are “slowed down” (in the direction of bulk flow), which causes the other sections of the fluid to move in that direction. This random, molecular momentum interchange is the predominant cause of gaseous viscosity.” (Reid et al., 1988, S. 389 f.)

Die dynamische Viskosität ist definiert als Schubspannung pro Fläche an einem Punkt, dividiert durch den Geschwindigkeitsgradient orthogonal zur Strömungsrichtung. Ist die dynamische Viskosität, bei gegebener Temperatur und Druck, zeitlich konstant, wird das Fluid als Newtonsches Fluid bezeichnet. Alle Gase verhalten sich wie ein Newtonsches Fluid. Bei Betrachtung der Geschwindigkeitsunterschiede im zweidimensionalen Raum, die sich als Schichten mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten darstellen lassen, führt die zwischen diesen Schichten wirkende Schubspannung zu Impulsübertragungen. Die dynamische Viskosität η beschreibt, wie groß diese Spannungen sind und ist somit ein Maß für die innere Reibung.

Maxwell beschreibt die dynamische Viskosität diluter Gase³ als Produkt der Dichte des Gases ρ , der mittleren freien Weglänge L und der Schallgeschwindigkeit c_s im Gas. Für unpolare Gase muss diese Gleichung um einen Korrekturfaktor $C_{\eta,\text{unp}} = 0,67$, erweitert werden (White, 2006).

Werden die (schwachen) molekularen Wechselwirkungen berücksichtigt, zeigt sich eine leichte Temperaturabhängigkeit der Dichte und der freien mittleren Weglänge die durch ein Kollisionsintegral $\Omega^{(2,2)}$ in der Chapman-Enskog-Theorie berücksichtigt werden:

$$\eta = \frac{5}{16} \frac{\sqrt{\pi M R T}}{\pi \sigma^2 \Omega^{(2,2)*}}. \quad (2-58)$$

Das Kollisionsintegral wird auf Basis des effektiven Kollisionsdurchmessers σ in Å und das aus diesem abgeschätzte intermolekulare Kraftpotential⁴, berechnet. Das Kollisionsintegral ist im Allgemeinen abhängig von einem Verhältnis der Temperatur zu einer Referenztemperatur, die charakteristisch für das Molekül und das gewählten Kraftpotential ist. Meist wird entweder das Stockmayer oder das Lennard-Jones Potential verwendet. Bei diesem Ansatz gibt es ebenfalls die Einschränkung der diluten Gase. Daher wird davon ausgegangen, dass es ausschließlich zu binären, elastischen Kollisionen kommt. Die Bewegung der Moleküle während der Kollision kann durch die klassische Mechanik beschrieben werden. Außerdem wirken die molekularen Kräfte ausschließlich zwischen festen Zentren, d.h. die Potentialfunktion muss sphärisch sein. Durch diese Einschränkungen darf die Theorie streng genommen lediglich auf monoatomare Gase bei niedrigem Druck und hoher Temperatur angewandt werden. Aus Ermangelung an Alternativmodellen wird die Theorie dennoch bei polyatomaren Gasen verwendet.

Eine praktikablere Beschreibung der dynamischen Viskosität liefert der von Maxwell vorgeschlagene und später von Rayleigh theoretisch begründete Potenzansatz:

$$\eta = \eta_0 \left(\frac{T}{T_{\eta,0}} \right)^n, \quad (2-59)$$

mit den stoffspezifischen Referenzwerten der dynamischen Viskosität $T_{\eta,0}$ in K und η_0 in $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$. Der Temperaturexponent n beschreibt, wie stark die dynamische Viskosität eines Gases von der Temperatur abhängt und ist ebenfalls stoffspezifisch.

Basierend auf kinetischen Gastheorie kommt Sutherland (1893) auf folgenden Ansatz:

$$\eta = \eta_0 \left(\frac{T}{T_{\eta,0}} \right)^{3/2} \frac{T_{\eta,0} + S_\eta}{T + S_\eta}, \quad (2-60)$$

³ Als dilute Gase werden Gase mit einer sehr geringen Teilchendichte und schwachen Wechselwirkungen zwischen den Molekülen bezeichnet.

⁴ Ein intermolekulares Kraftpotential beschreibt die wirkenden Kräfte in Abhängigkeit des Abstands zweier Moleküle. Lennard-Jones Potential: für ungeladene Moleküle wirkt bei Abständen kleiner als $r_m \approx 1,12 \sigma$ eine abstoßende und bei größeren Abständen eine anziehende Kraft.

mit der stoffabhängigen sogenannten Sutherland-Konstante der dynamischen Viskosität S_η in K, die experimentell ermittelt wird. Die stoffabhängigen Referenzwerte der dynamischen Viskosität $T_{\eta 0}$ und η_0 sind identisch mit den Werten, die auch beim Potenzgesetz (2-59) verwendet werden. Es handelt sich um einen semi-empirischen Ansatz, der das Potenzgesetz (2-59) um einen Korrekturterm erweitert, um reale Gase besser zu beschreiben. Dieser Ansatz wird als Sutherland-Modell bezeichnet.

Viskosität von feuchter Luft

Die dynamische Viskosität η von feuchter Luft kann über einen linearen Mischungsansatz beschrieben werden. Analog zur molaren Masse (2-52) und zur molaren Wärmekapazität (2-53) erfolgt die Berechnung über die Stoffmengenanteile:

$$\eta = \chi_a \eta_a + \chi_v \eta_v . \quad (2-61)$$

Dieser Ansatz ist für Gemische mit annähernd gleichen Molmassen und geringen Wechselwirkungen der Einzelkomponenten akzeptabel.

Bei der von Herning und Zipperer (1936) entwickelten Methode werden die Molmassen durch den Mischungsansatz berücksichtigt, wobei die Impulse der Gaskomponenten, welche proportional zur Wurzel der Molekulargewichte sind, mit einbezogen werden:

$$\eta = \frac{\chi_a \eta_a \sqrt{M_a} + \chi_v \eta_v \sqrt{M_v}}{\chi_a \sqrt{M_a} + \chi_v \sqrt{M_v}} . \quad (2-62)$$

Basierend auf der kinetischen Gastheorie kommt Wilke (1950) zu folgendem Ansatz:

$$\eta = \frac{\chi_a \eta_a}{\chi_a \psi_{11} + \chi_v \psi_{12}} + \frac{\chi_v \eta_v}{\chi_a \psi_{21} + \chi_v \psi_{22}} . \quad (2-63)$$

Dabei werden Effekte zweiter Ordnung vernachlässigt. Die Koeffizienten ψ_{ij} ⁵, auch Sutherland-Koeffizienten genannt, sind folgendermaßen definiert:

$$\psi_{ij} = \frac{\sqrt{2}}{4} \left(1 + \frac{M_i}{M_j} \right)^{-1/2} \left[1 + \left(\frac{\eta_i}{\eta_j} \right)^{1/2} \left(\frac{M_j}{M_i} \right)^{1/4} \right]^2 . \quad (2-64)$$

Bei dem Vorfaktor $\sqrt{2}/4$ handelt es sich nicht um einen empirischen Faktor, sondern um einen Faktor, der aus der kinetischen Gastheorie kommt.

Kestin und Whitelaw (1965) erhoben Messdaten für dynamische Viskositäten von feuchter Luft bei verschiedenen Stoffmengenanteilen von Wasserdampf. Basierend auf diesen Messdaten entwickelte Studnikov (1970) eine semi-empirische Formel, um die dynamische Viskosität von feuchter Luft, ohne aufwändige Potentialberücksichtigungen, abbilden zu können:

⁵ In Formel (2-63) steht die indizierte 1 für trockne Luft und die indizierte 2 für Wasserdampf bei den Sutherland-Koeffizienten.

$$\eta = (\chi_a \eta_a + \chi_v \eta_v) \left(1 + \frac{\chi_v - \chi_v^2}{C_\eta} \right), \quad (2-65)$$

mit einem empirischen Koeffizienten $C_\eta = 2,75$. Diese Regression basiert auf dem Mischungsansatz (2-61), der mit einem Ausgleichsterm multipliziert wird. Der Ausgleichsterm geht auf die semi-empirische Formel (2-72) nach Lehman (1957) zurück, mit der die Wärmeleitfähigkeit binärer Mischungen mit einer polaren Komponente beschrieben wird. Die Formel wird im nachfolgenden Abschnitt erläutert.

Wärmeleitfähigkeit

Wird bei der Übertragung der Wärme bei Gasen der konvektive Anteil minimiert, beispielsweise durch eine geeignete Wahl des Aufbaus, dann besitzen Gase, genau wie Feststoffe auch, eine stoffspezifische Konstante, die Wärmeleitfähigkeit λ . Wie bereits in Formel (2-2) dargestellt, ist die Wärmeleitfähigkeit als das Verhältnis von Wärmestromdichte zu Temperaturgradienten definiert. Sie beschreibt damit den molekularen Wärmetransport in Richtung der niedrigeren Temperatur.

Die in Kasten 2.1 hergeleitete Wärmeleitfähigkeit ist für reale Gase ungenau, da ein breites Spektrum an Molekülgeschwindigkeiten berücksichtigt werden muss und Moleküle Energie in zusätzlichen Freiheitsgraden speichern können (siehe Abschnitt 2.4). Analog zu Formel (2-58) kann die Wärmeleitfähigkeit monoatomarer Gase wie folgt beschrieben werden:

$$\lambda = \frac{25}{36} \frac{\sqrt{\pi M R T}}{\pi \sigma^2 \Omega^{(2,2)*}} \frac{C_{M,V}}{M}. \quad (2-66)$$

Auch hier muss das Kollisionsintegral $\Omega^{(2,2)}$ mittels eines gewählten intermolekularen Kraftpotentials berechnet werden.

Analog zur dynamischen Viskosität bieten auch für die Wärmeleitfähigkeit das Potenzgesetz, vgl. Formel (2-59):

$$\lambda = \lambda_0 \left(\frac{T}{T_{\lambda,0}} \right)^n, \quad (2-67)$$

mit den stoffabhängigen Referenzwerten der Wärmeleitfähigkeit $T_{\lambda,0}$ in K, λ_0 in $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$ und dem stoffspezifischen Temperaturexponent n , sowie das Sutherland-Modell, vgl. Formel (2-60):

$$\lambda = \lambda_0 \left(\frac{T}{T_{\lambda,0}} \right)^{3/2} \frac{T_{\lambda,0} + S_\lambda}{T + S_\lambda}, \quad (2-68)$$

mit der stoffabhängigen Sutherland-Konstante der Wärmeleitfähigkeit S_λ in K, praktikablere Ansätze. Die stoffabhängigen Referenzwerte der Wärmeleitfähigkeit $T_{\lambda,0}$ und λ_0 sind identisch mit den Werten, die auch beim Potenzgesetz (2-67) verwendet werden.

Wärmeleitfähigkeit von feuchter Luft

Analog zur dynamischen Viskosität kann die Wärmeleitfähigkeit von Stoffgemischen durch einen Mischungsansatz über die Stoffmengenanteile bestimmt werden:

$$\lambda = \chi_a \lambda_a + \chi_v \lambda_v. \quad (2-69)$$

Wie bei der dynamischen Viskosität setzt auch dieser Ansatz voraus, dass die einzelnen Stoffe eine annähernd gleiche molare Masse aufweisen und nur schwache Wechselwirkungen miteinander haben.

Analog zum Ansatz nach Wilke (1950) schlägt Wassilijewa (1904) folgende Regression vor:

$$\lambda = \frac{\chi_a \lambda_a}{\chi_a \phi_{11} + \chi_v \phi_{12}} + \frac{\chi_v \lambda_v}{\chi_a \phi_{21} + \chi_v \phi_{22}}, \quad (2-70)$$

mit den Ausgleichkoeffizienten ϕ_{ij} ⁶, die analog zu den Sutherland-Koeffizienten ψ_{ij} aufgebaut sind:

$$\phi_{ij} = \varepsilon \frac{\sqrt{2}}{4} \left(1 + \frac{M_i}{M_j}\right)^{-1/2} \left[1 + \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_j}\right)^{1/2} \left(\frac{M_i}{M_j}\right)^{1/4}\right]^2, \quad (2-71)$$

mit einer numerischen Konstanten ε die nahe Eins ist und je nach Anwendung angepasst wird. Mason und Saxena (1958) schlagen $\varepsilon = 1,065$ vor.

Um binäre Mischungen mit einer polaren Komponente besser abbilden zu können erweitert Lehman (1957) den Mischungsansatz (2-69) um einen Ausgleichsterm:

$$\lambda = (\chi_a \lambda_a + \chi_v \lambda_v) \left(1 + \frac{\chi_v - \chi_a^2}{C_\lambda}\right), \quad (2-72)$$

mit einem empirischen Koeffizienten $C_\lambda = 3,5$.

2.8 Solarer Verlauf

Für die Wärmestrahlung, die von der Sonne ausgeht, ist die Strahlungsrichtung von entscheidender Bedeutung. Zur Beschreibung des solaren Verlaufs der Sonne im Tages- und Jahresgang und damit der Strahlungsrichtung, ist eine eindeutige geometrische Charakterisierung der Position am Himmel erforderlich. Die räumliche Lage der Sonne relativ zur Erdoberfläche an einer gegebenen Position wird durch den Azimut- und den Sonnenzenitwinkel definiert (Abbildung 2-6). Im Folgenden werden der solare Verlauf der Sonne dargestellt und die verwendeten Winkelgrößen definiert.

⁶ In Formel (2-70) steht die indizierte 1 für trockne Luft und die indizierte 2 für Wasserdampf bei den Sutherland-Koeffizienten.

Der Azimutwinkel ψ_s gibt die horizontale Richtung der Sonne an. Er ist definiert als Winkel zwischen einer Referenzrichtung in der Horizontalebene und der Projektion der Sonnenrichtung auf diese Ebene. Als Referenzrichtung wird üblicherweise geografisch Süd oder Nord verwendet. Für den Azimut wird Folgenden geografisch Süd als Referenzrichtung festgelegt ($\psi_s = 0^\circ$). Positive Azimutwinkel sind nach Osten definiert ($\psi_s = +90^\circ$), negative Azimutwinkel nach Westen ($\psi_s = -90^\circ$) definiert. Der Sonnenzenitwinkel θ_s beschreibt den Winkel zwischen der Verbindungslinie vom Beobachtungsort zur Sonne und dem Zenit am Beobachtungsort. Dieser beträgt 0° , wenn die Sonne senkrecht über dem Beobachtungsort und 90° , wenn die Sonne am Horizont steht.

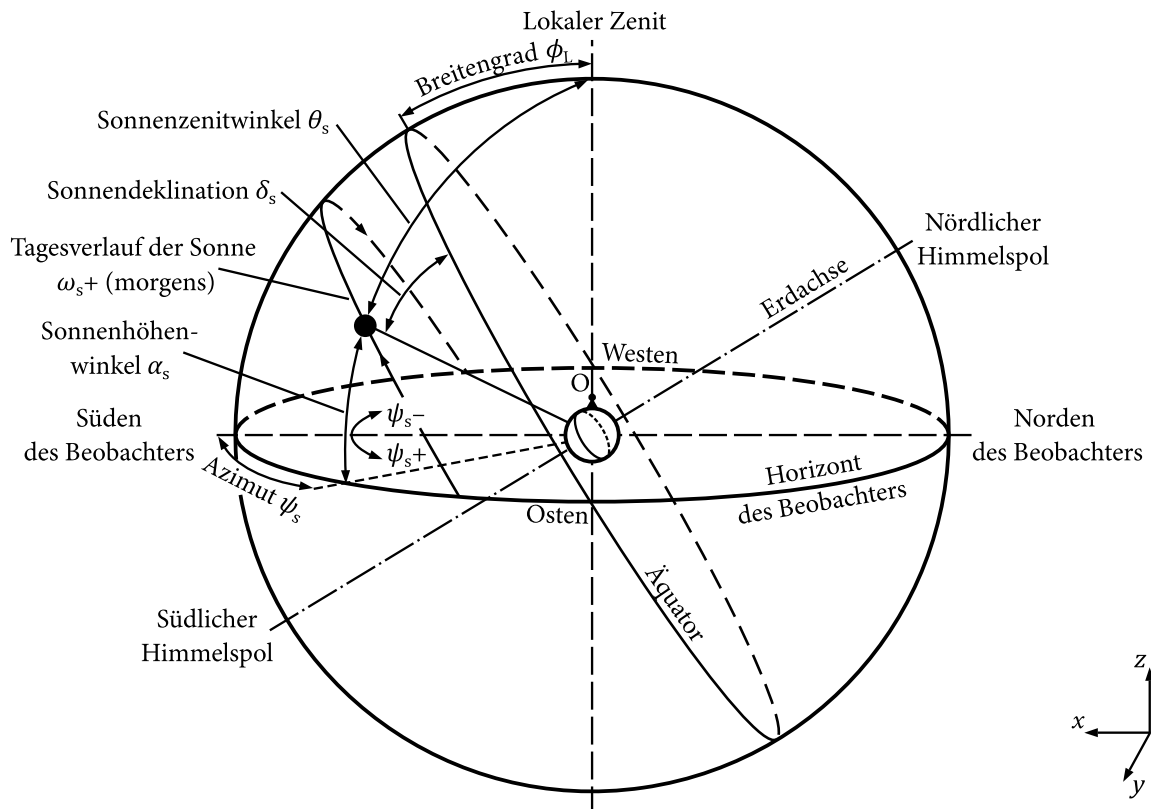


Abbildung 2-6: Schematische Darstellung der Himmelsphäre

Punkt O als Beobachter auf der Erde, Sonnenposition relativ zu diesem Punkt im ortsfesten Koordinatensystem. Eigene Darstellung nach Iqbal (1983).

Der Strahlvektor der Sonne ist in Bezug auf das Koordinatensystem, das in Abbildung 2-6 verwendet wird, wie folgt definiert:

$$\vec{n}_{\text{sun}} = \begin{pmatrix} -\sin(\theta_s) \cos(\psi_s) \\ -\sin(\theta_s) \sin(\psi_s) \\ -\cos(\theta_s) \end{pmatrix}. \quad (2-73)$$

Zenit- und Höhenwinkel der Sonne

Der Sonnenzenitwinkel kann nach Iqbal (1983) durch

$$\cos(\theta_s) = \sin(\delta_s) \sin(\phi_L) + \cos(\delta_s) \cos(\phi_L) \cos(\omega_s) = \sin(\alpha_s) \quad (2-74)$$

mit der Deklination δ_s der Sonne, dem geografischen Breitengrad ϕ_L (Nordhemisphäre ist positiv definiert) und dem Stundenwinkel ω_s berechnet werden (Abbildung 2-6). Der Komplementärwinkel des Sonnenzenitwinkel wird Höhenwinkel α_s genannt ($\alpha_s = 90^\circ - \theta_s$).

Die Deklination ist der Winkel zwischen der Verbindungslinie von Erde und Sonne und der Äquatorebene. Diese kann näherungsweise nach Cooper (1969) durch

$$\delta_s = 23,45^\circ \sin\left(2\pi \frac{284 + N_d}{365}\right) \quad (2-75)$$

als Funktion des Tages N_d des Jahres angegeben werden.

Der Stundenwinkel ω_s beschreibt den Winkel zwischen der Meridianebene des Beobachters und der Ebene, in der sich die Sonne aufgrund der Erdrotation befindet. Dieser ändert sich infolge der Rotation um 15° pro Stunde (Badescu, 2008) und ist folgendermaßen definiert:

$$\omega_s = \Delta\omega_s (12 - t_{TST}), \quad (2-76)$$

mit der Änderung des Stundenwinkels $\Delta\omega_s = 15^\circ/\text{h}$ und der wahren Sonnenzeit t_{TST} in h. Die wahre Sonnenzeit (engl. True Solar Time, TST) ist die Zeit, die sich aus der tatsächlichen Position der Sonne am Himmel ergibt. Sie ist so definiert, dass der wahre Sonnenmittag, also wenn die Sonne im lokalen Meridian steht, immer 12 Uhr entspricht (Badescu, 2008; Şen, 2008):

$$t_{TST} = t_L \pm \frac{(\lambda_{STM} - \lambda_L)}{15} + E_t, \quad (2-77)$$

mit der lokalen Zeit t_L , dem Längengrad λ_{STM} des Standardmeridians der Zeitzone, dem Längengrad λ_L des Beobachtungsort und dem Korrekturterm E_t , auch Zeitgleichung genannt, die den Einfluss der Elliptizität der Erdbahn und der Neigung der Erdachse berücksichtigt. In Formel (2-77) wird ein $\pm$ eingesetzt bei Zeitzonen westlich/östlich vom Nullmeridian (Greenwich, UK). Die Differenz der Längengrade wird durch 15 geteilt, da 1° Differenz der Längengrade einer Zeitverschiebung von $1/15$ Stunden entspricht. Die Zeitgleichung E_t in Stunden ist nach Badescu (2008) folgendermaßen approximiert:

$$E_t = 0,1645 \sin(4\pi N'_d) - 0,1255 \cos(2\pi N'_d) - 0,025 \sin(2\pi N'_d), \quad (2-78)$$

mit der Hilfsvariablen $N'_d = (N_d - 81)/364$.

Azimutwinkel

Der Azimutwinkel ist nach Iqbal (1983) wie folgt definiert:

$$\psi_s = \pm \arccos \left(\frac{\sin(\alpha_s) \sin(\phi_L) - \sin(\delta_s)}{\cos(\alpha_s) \cos(\phi_L)} \right). \quad (2-79)$$

Dabei wird das positive Vorzeichen für $0^\circ \leq \omega_s \leq 180^\circ$ und das negative Vorzeichen für $\omega_s < 0^\circ$ sowie $\omega_s > 180^\circ$ verwendet.

Durch diese Definitionen und die zugehörigen Vorzeichenkonventionen sind Sonnenzenitwinkel und Azimut eindeutig bestimmt.

3 MATERIAL UND METHODEN

Im folgenden Kapitel werden die Materialien und Methoden beschrieben, die zur experimentellen und modellbasierten Untersuchung des Wärmehaushalts von *Theba pisana* verwendet wurden. Zunächst wird die Modellierung des Wärmehaushalts mit der zugrunde liegenden Differentialgleichung, der numerischen Umsetzung und den verwendeten Solver- und Integrationscharakteristiken beschrieben. Anschließend werden die Versuchstiere, die berücksichtigten Tierschutzrichtlinien, sowie die für die Auswertung der Simulationsergebnisse verwendeten letalen Temperaturen erläutert. Danach folgt die Beschreibung der Messungen des Sauerstoffverbrauchs und der Verdunstungsmasse. Abschließend wird die verwendete statistische Auswertung dargestellt.

Für die durchgeführten Messungen (Sauerstoffverbrauch und Verdunstung) ist ausschließlich die biologisch aktive Masse, d.h. die Weichkörpermasse der Schnecke relevant. Im Folgenden wird der Begriff *schalenfreie Masse* m_{sf} verwendet, da dieser die Masse des Darminhalts einschließt, die bei der Bestimmung der Referenzkörpermasse im Experiment nicht separat berücksichtigt werden konnte.

Da in dieser Arbeit Extremtemperaturen für *T. pisana* von besonderem Interesse sind, wurden die Messungen des Sauerstoffverbrauchs und Verdunstungsmasse bei Temperaturen durchgeführt, die den oberen Bereich des im Lebensraum auftretenden Temperaturspektrums abbilden.

3.1 Modellierung des Wärmehaushalts

Die Wärmesimulation basiert, wie bereits erwähnt, auf einer instationären Energiebilanz des betrachteten Systems. Dabei wird die zeitliche Änderung der Körpertemperatur der Schnecke T_s durch die Summe der auf den Körper wirkenden Wärmeströme beschrieben. Die mathematische Formulierung lautet:

$$C_s \frac{dT_s(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \dot{Q}_i(t), \quad (3-1)$$

wobei C_s die effektive Wärmekapazität der Schnecke und $\dot{Q}_i(t)$ die einzelnen zeitabhängigen zu- und abgeführten Wärmeströme sind. Das Modell beschreibt somit einen instationären Wärmeübergangsprozess, bei dem sich die Körpertemperatur infolge der zeitlich veränderlichen Randbedingungen und Wärmestrombeiträge im Tagesverlauf ändert. Da einzelne Wärmestromterme von der Körpertemperatur abhängen, ergibt sich eine nichtlineare Differentialgleichung, deren numerische Lösung durch Zeitdiskretisierung erfolgt.

Numerische Simulation

Die Modellierung und numerische Simulation erfolgen mit der Simulationssoftware SimulationX (Version 4.2). Das physikalische Modell wird dabei in der Modellierungssprache Modelica[®] gleichungsbasiert formuliert und durch ein System gekoppelter nichtlinearer differential-algebraischer Gleichungen (DAE) beschrieben.

Die Simulationen werden mit dem im SimulationX implementierten impliziten BDF-DAE-Solver durchgeführt (Backward Differentiation Formula). Die nichtlinearen Gleichungssysteme werden dabei mit dem Newton-Verfahren gelöst. Die dabei entstehenden linearen Teilsysteme werden mithilfe einer Matrixfaktorisierung im Rahmen eines direkten Gauß-Verfahrens gelöst.

Die interne Solver-Statistik des Simulationsprogramms weist eine Zustandsgröße aus, die einer einzelnen energetischen Speichergröße (die Schnecke als Wärmekapazität) des Modells entspricht. Aufgrund der nichtlinearen Kopplungen der Wärmeströme und der im Tagesverlauf zeitlich variierenden Randbedingungen wurde ein implizites BDF-Verfahren verwendet, das für solche Gleichungssysteme eine robuste Integration unterstützt. Die adaptive Schrittweitensteuerung des Solvers gewährleistet dabei die Einhaltung der vorgegebenen Fehlertoleranz über den gesamten Simulationszeitraum.

In Tabelle 3-1 sind die für die numerische Simulation relevanten Solver- und Integrationscharakteristiken aufgeführt, die unverändert in allen Simulationen verwendet werden.

Tabelle 3-1: Solver- und Integrationscharakteristiken der numerischen Simulation

Charakteristik	Wert
Zeitintegrationsverfahren	BDF-Verfahren
Lösung nichtlinearer Gleichungssysteme	Newton-Verfahren
Lösung linearer Gleichungssysteme	Gauß-Verfahren
Maximale Verfahrensordnung	2
Min. Rechenschrittweite	$1 \cdot 10^{-12}$ s
Max. Rechenschrittweite	86,4 s
Absolute Toleranz	$1 \cdot 10^{-5}$
Relative Toleranz	$1 \cdot 10^{-5}$
Minimale Schrittweite zur Ereigniserkennung	$1 \cdot 10^{-16}$ s

3.2 Tierschutzrichtlinien und Versuchstiere

Da es sich in dieser Arbeit unter anderem um Messungen mit lebenden Tieren handelt, werden im Folgenden die wichtigsten Maßnahmen zum Tierschutz beschrieben. Obwohl es in Deutschland keine spezifischen Rechtsvorschriften für Versuche mit Wirbellosen gibt, wurden alle Verfahren mit Schnecken in Übereinstimmung mit anerkannten Best-Practices für die Pflege und den Umgang mit diesen Organismen durchgeführt. Es wurde sichergestellt, dass alle Anstrengungen unternommen wurden, um Stress und Schaden für die Tiere zu minimieren. Damit wurde über die gesetzlichen Anforderungen hinaus den allgemeinen Tierschutzrichtlinien entsprochen.

Um die Tiere außerhalb der Messungen so wenig wie möglich zu stören, wurden sie in Gruppen bei einer konstanten moderaten Temperatur (20–21 °C) mit einem natürlichen Tag-Nacht-Rhythmus gehalten.

Die für die in dieser Arbeit durchgeführten Versuche benötigten Exemplare der Art *T. pisana* wurden auf einer Wiese in der Nähe von Montfavet in der Region Avignon in Südfrankreich (43,9164° N, 4,8962° O) gesammelt und anschließend nach Deutschland verschickt. Die Tiere für die Messung des Sauerstoffverbrauchs (Abschnitt 4.5) wurden am 21. und 22. Mai 2022 und die Tiere für die Messung der Verdunstungsmasse (Abschnitt 4.6) wurde am 16. Juni 2024 gesammelt. Aufgrund der hohen Individuenzahl im Habitat ist die Entnahme dieser Tiere für den Fortbestand der Population nicht von Bedeutung.

Die Tiere wurden in transparenten Boxen (180 · 180 · 190 mm) mit kleinen Luftlöchern bei Raumtemperatur und natürlichem Licht gehalten. Sie konnten sich sechs Wochen lang an diese neue Umgebung akklimatisieren, bevor die Messungen begannen. Um eine für die Tiere geeignete feuchte Umgebung zu schaffen, wurden befeuchtete Papiertücher auf den Boden der Boxen platziert. Die Schnecken wurden alle zwei Tage gesichtet, bei Bedarf mit Salat und Karotten gefüttert sowie die Behälter gereinigt und befeuchtet. Tote Tiere wurden unverzüglich aus den Behältern entfernt. Zusätzlich wurde in jeden Behälter ein Stück Sepiaschale gelegt, um eine natürliche Kalziumversorgung zu gewährleisten. Der Durchmesser und andere relevante Längenmaße sowie die Masse aller Tiere wurden in der vorliegenden Arbeit mit einem digitalen Messschieber (Auflösung 0,01 mm, Genauigkeit $\pm 0,02$ mm) und einer Präzisionswaage (Auflösung 0,1 mg, Genauigkeit $\pm 0,1$ mg) bestimmt.

3.3 Letale Temperaturen

Die in der Literatur ermittelten und bereits in Abschnitt 1.1 erwähnten LT_{50} - und LT_{100} -Werte sind in Abbildung 3-1 dargestellt. Als Referenzkriterium für letale Bedingungen wird in der vorliegenden Arbeit die LT_{50} als maßgebliche Kenngröße und Proxy für das Überleben herangezogen.

Aus den Literaturdaten geht hervor, dass eine populationsspezifische Unterscheidung von *T. pisana* erforderlich ist. Für die Annahme unterschiedlicher LT_{50} -Werte für südliche (hell pigmentierte) und nördliche (dunkler pigmentierte) Populationen sprechen konsistente Befunde zu geografisch und genetisch strukturierten Toleranzunterschieden. Mizrahi *et al.* (2016) zeigen populationsspezifische Unterschiede im Überleben nach zweistündiger Hitzeexposition und führen diese auf eine genetische Strukturierung entlang eines Klimagradienten zurück. Cowie (1985) berichtet niedrigere LT_{100} für nördliche Populationen (Südwaales) im Vergleich zu mediterranen Populationen bei vergleichbaren Expositionsdauern. Ergänzend belegen experimentelle Daten von Köhler *et al.* (2021) eine erhöhte Mortalität stärker pigmentierten Farbmorphen innerhalb einer Population unter Erwärmung.

Auf Grundlage der Daten für hell pigmentierte Südpopulationen, die im Fokus dieser Arbeit stehen, wird eine LT_{50} von 45 °C bei 1 h Expositionsdauer sowie 44 °C bei 3,5 h Expositionsdauer angenommen.

Für Nordpopulationen (dunkel pigmentiert) wird eine LT_{50} von 43,5 °C bei 1 h Expositionsdauer sowie 42 °C bei 8 h Expositionsdauer zugrunde gelegt.

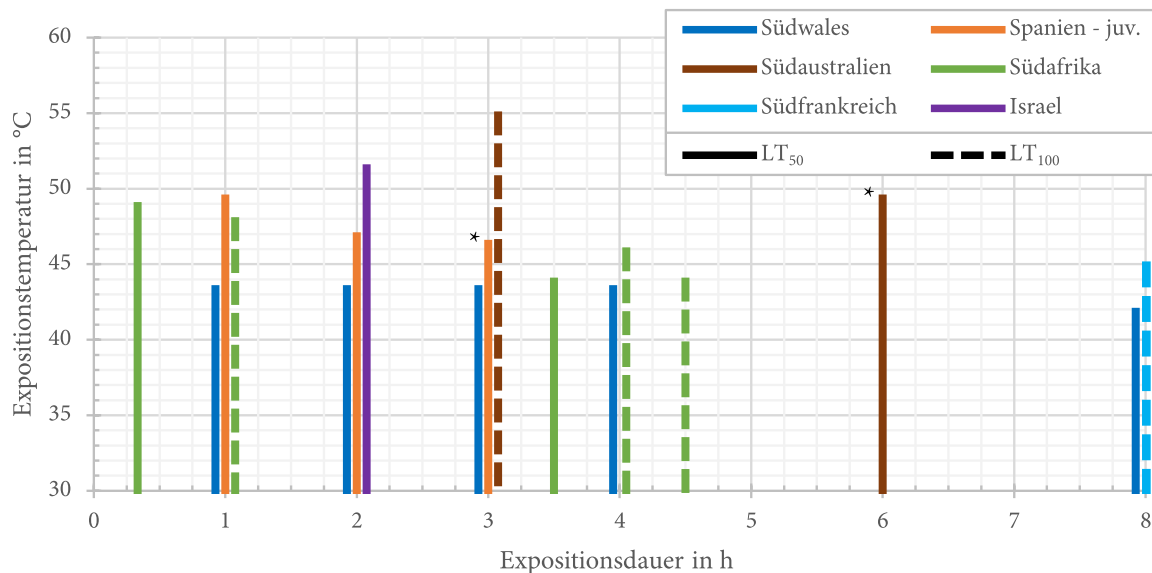


Abbildung 3-1: Letale Temperaturen von *Theba pisana*

Mittlere (LT_{50}) und obere (LT_{100}) letale Temperaturen aus der Literatur in Abhängigkeit der jeweiligen Expositionsdauer. LT_{50} sind als ausgefüllte Balken, LT_{100} als gestrichelte Balken dargestellt. Die mit einem Asterisk (*) gekennzeichnet Balken beziehen sich auf Versuche, bei denen die Mortalität bereits nach der ersten Expositionsdauer über 50% lag; die tatsächliche LT_{50} liegt daher vermutlich unterhalb des angegebenen Wertes.

3.4 Messung des O₂-Verbrauchs

Im Folgenden wird dargelegt wie der Sauerstoffverbrauch der Individuen ermittelt wurde. Dargestellt werden das experimentelle Design, der Messaufbau und die Durchführung der Messungen. Große Teile dieses Abschnitts sind bereits in Zimmermann *et al.* (2024) veröffentlicht worden, die Beteiligung der Autoren sind im Kapitel Veröffentlichungen dargelegt.

3.4.1 Experimentelles Design der Messung des O₂-Verbrauchs

Die Individuen wurden für jede Testreihe zufällig aus der Gesamtpopulation, die auf sechs Boxen verteilt war, ausgewählt und zu Gruppen von jeweils zehn Individuen pro Versuchsreihe ($n = 10$) zusammengestellt. Das einzige Kriterium für die Auswahl der Individuen war die Notwendigkeit einer ausgewogenen Verteilung über die Größenskala von 10 bis 20 mm innerhalb einer Gruppe um den gesamten Bereich der Größenskala abzudecken. Die jeweilige Versuchsreihe wurde dann mit dieser Gruppe durchgeführt. Nach jedem Einzelexperiment wurden die Schnecken in eine der sechs Boxen zurückgesetzt. Für die nächsten fünf Messungen wurden jedes Mal Individuen aus anderen Boxen entnommen. Dadurch wurde sichergestellt, dass sich die getesteten Schnecken

mindestens fünf Tage lang erholen konnten. Unmittelbar vor jeder Einzelmessung wurden der Durchmesser und die Masse der Individuen bestimmt. Jedes Experiment begann gegen 8 Uhr morgens.

Traten während einer Messung mehrere inaktive oder aktive Phasen auf, wurde der Sauerstoffverbrauch als zeitaufgelöster Mittelwert aus diesen jeweiligen Phasen ermittelt.

3.4.2 Experimenteller Aufbau der Messung des O₂-Verbrauchs

Zur Messung des Sauerstoffverbrauchs einzelner Individuen wurden die Schnecken in ein definiertes Luftvolumen gesetzt und die Abnahme des enthaltenen Sauerstoffs bestimmt. Zu diesem Zweck wurde ein speziell für Landschnecken entwickeltes Mikrorespirometer (Abbildung 3-2) angepasst (Fischbach *et al.*, 2021). Um den individuellen Sauerstoffverbrauch quantifizieren zu können, ist ein kleines Volumen der Messkammer ($V = 1,122 \cdot 10^{-4} \text{ m}^3$) erforderlich.

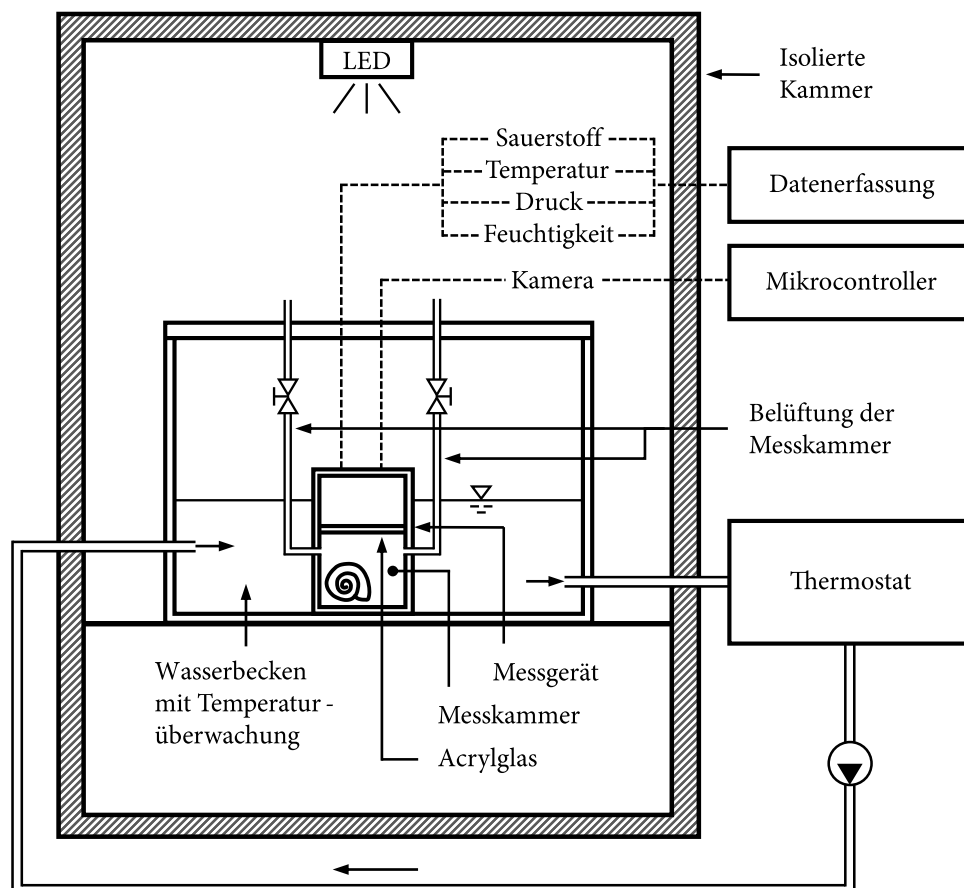


Abbildung 3-2: Schematischer Aufbau des Mikrorespirometers

Detaillierte Erklärung im Text.

Das Messgerät besteht aus zwei Aluminiumzylindern, die zusammenschraubt werden können. Im unteren Teil wird das Tier in die Messkammer eingesetzt, und der obere Zylinder kann anschließend aufgesetzt und festgeschraubt werden. Um Temperaturschwankungen zu minimieren und große Temperaturgradienten zu vermeiden, wurde das Messgerät größtenteils in ein

temperaturkontrolliertes Wasserbecken eingetaucht, welches sich in einer thermisch isolierten Kammer befindet. Das Wasserbecken ist an einen Wasserkreislauf angeschlossen, der von einer außerhalb der isolierten Kammer liegenden Pumpe angetrieben wird. Mittels eines Thermostats wird die eingestellte Temperatur gehalten. Die Temperaturen im Wasserbecken und im Thermostatbecken wurden zusätzlich mit jeweils zwei Pt100-Temperatursensoren überwacht.

Der obere Zylinder ist am Übergang zum unteren Zylinder mit einer Acrylplatte und oben mit einem halbtransparenten Polymethylmethacrylat (PMMA)-Aufsatz verschlossen. Um die Aktivität während des Messvorgangs im Inneren der Messkammer zu überprüfen ist im oberen Zylinder eine Kamera verbaut. Der PMMA-Aufsatz bedeckt die Sensoren und die Kamera, lässt jedoch genügend Licht durch, um die Kamera zu belichten. Der Mikrocontroller (Raspberry Pi 3 B+; Raspberry Pi Foundation, UK), der den Programmcode zur Steuerung der Kamera und zur Verarbeitung der Daten ausführt, nimmt alle fünf Minuten ein Foto vom Inneren der Messkammer auf. Durch den PMMA-Aufsatz ist keine direkte Beleuchtung in der Messkammer erforderlich, und die Tiere wurden keinem zusätzlichen Stress ausgesetzt, der durch einen Kamerablitz entstehen könnte. Anhand der aufgezeichneten Bilder konnten die zeitabhängigen Sauerstoffmesswerte klar in inaktive und aktive Phasen unterteilt werden. Um die Messkammer unmittelbar vor jeder Messung mit frischem Sauerstoff zu spülen und so konstante Ausgangsbedingungen zu gewährleisten, ist die Messkammer mit zwei Belüftungsschläuchen ausgestattet, die über Ventile verschlossen werden können.

Die Messung des Volumenanteil des Sauerstoffs (φ_{O_2}) erfolgte über einen galvanischen Sauerstoffsensor (O2Tracer 16P mit einer Sauerstoffmesszelle 16P103, PRO-Chem Analytik GmbH & Co KG, DE). In Abhängigkeit vom Partialdruck diffundiert eine definierte Menge Sauerstoff durch eine im Sensor enthaltene Membran und reagiert chemisch im Inneren des Sensors. Der aus der elektrochemischen Reaktion resultierende Strom fließt zwischen einer Anode und einer Kathode durch einen Lastwiderstand und wird dort aufgezeichnet. Dieser resultierende Strom ist proportional zum Sauerstoffgehalt der Luft. Die Auflösung des Sensors beträgt 0,01 % und die vom Hersteller angegebene Messunsicherheit beträgt ± 5 FDS. Bei dem angegebenen Messbereich von 0–25 Vol.-% O_2 entspricht dies einer absoluten Unsicherheit von $\pm 1,25$ Vol.-% O_2 . Die Linearitätsabweichung beträgt $\pm 0,5$ % des jeweiligen Messwerts. Die Umgebungsrandbedingungen (BCs), Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Umgebungsdruck, in der Messkammer wurden mit einem Temperatursensor (Pt100), einem digitalen Temperatur- und Feuchtigkeitssensor (EK-H5 SHT21, Sensirion AG, CH) und einem Drucksensor (PAA-33X, KELLER Druckmesstechnik AG, CH) überwacht. Alle Daten wurden mit einem Datenerfassungssystem (DAQ970A, Keysight Technologies Inc., US) aufgezeichnet und digitalisiert.

Da die durch die Membran diffundierende Sauerstoffmenge vom Partialdruck des Sauerstoffs und damit auch vom Gesamtdruck abhängt, musste der Sauerstoffsensor kalibriert und eine

kontinuierliche Korrektur der Messdaten durchgeführt werden. Die Messdatenanpassung kompensiert Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen, die den Druck in einer geschlossenen Kammer beeinflussen, sowie Druckschwankungen selbst. Hierzu wurden mehrere Kompensationsmessungen durchgeführt, um einen Kompensationsterm in Abhängigkeit der Änderung der Temperatur ΔT , des Drucks Δp und der relativen Luftfeuchtigkeit $\Delta \varphi$ gegenüber der Anfangsbedingungen zu entwickeln. Während der Kompensationsmessungen war die Messkammer leer und verschlossen, so dass der Sauerstoffgehalt der Luft konstant blieb. Die Sauerstoffanzeige des Sensors wurde zunächst unter den Umgebungsrandbedingungen auf 20,89 Vol.-% Sauerstoff über einen Zeitraum von 10 Minuten kalibriert. Die Anfangsbedingungen, gekennzeichnet durch den Index 0, entsprechen den Mittelwerten der Umgebungsrandbedingungen während dieses Kalibrierungszeitraums. Anschließend wurden mehrere Kompensationsmessungen bei verschiedenen Temperaturen durchgeführt um einen Drift der Messwerte zu erfassen und zu korrigieren. Auf der Grundlage der Anfangsbedingungen und der Kompensationsmessungen kann die Korrektur gemäß Gleichung (3-2) durchgeführt werden:

$$\varphi_{O_2,real}(t) = \varphi_{O_2,meas}(t) + [A_{O_2} (\vartheta_0 - \vartheta_{PT100}(t)) + B_{O_2} (p_0 - p(t)) + C_{O_2} (\varphi_0 - \varphi(t))]. \quad (3-2)$$

Dabei ist der reale Volumenanteil des Sauerstoffs in der Messkammer auf der linken Seite der Gleichung die Summe aus dem vom Sauerstoffsensor gemessenen Volumenanteil $\varphi_{O_2,meas}$ und dem Kompensationsterm in eckigen Klammern. Die Anfangsbedingungen sind $\vartheta_0 = 27,64^\circ\text{C}$, $p_0 = 96707,3\text{ Pa}$ und $\varphi_0 = 64,1\%$. Die ermittelten Koeffizienten für den Kompensationsterm sind $A_{O_2} = 1 \cdot 10^{-2}\text{ Vol.-% K}^{-1}$, $B_{O_2} = 3,3 \cdot 10^{-5}\text{ Vol.-% Pa}^{-1}$ und $C_{O_2} = 7,85 \cdot 10^{-3}$. Die Messdaten sind in Anhang A.2 dargestellt.

Es wurden 40 Messungen in vier Testreihen bei 23°C , 27°C , 31°C und 35°C durchgeführt. Eine einzelne Messung dauerte zwischen 8 und 16 Stunden, je nach Größe der Individuen: Kleinere Individuen benötigten aufgrund des geringeren Sauerstoffumsatzes im Vergleich zu größeren Individuen mehr Zeit, um eine zuverlässige Quantifizierung des Sauerstoffverbrauchs zu ermöglichen.

Zunächst wurden die Schnecken in die Messkammer gesetzt. Anschließend wurde das Messgerät verschlossen und im Wasserbecken platziert. Danach wurde die Kammer mit Frischluft gespült, die Belüftungsschläuche geschlossen und die Messdatenerfassung gestartet. Das System benötigte je nach Start- und Zieltemperatur eine Einlaufzeit von etwa einer Stunde, damit sich die Bedingungen in der Messkammer stabilisierten und die Schnecken sich akklimatisieren konnten. In einem Begleitexperiment zeigten Messungen mit einem Nadelthermometer, dass sich die Weichkörper zweier Schnecken mit einem Schalendurchmesser von 13,9 mm und 17,8 mm innerhalb von 30–60 Minuten auf etwa 2 K unter Umgebungstemperatur erwärmten. Aus diesem Grund wurden die ersten 60 Minuten der Aufzeichnungsphase bei der Quantifizierung des

Sauerstoffverbrauchs nicht berücksichtigt. Im Kontext der Messung des Sauerstoffverbrauchs wird dies im Folgenden als Anlaufphase bezeichnet.

3.5 Messung der Verdunstungsmasse

Im Folgenden wird dargelegt, wie die Verdunstungsmasse eines einzelnen Individuums ermittelt wird. Dargestellt werden das experimentelle Design, der Messaufbau und die Durchführung der Messungen. Große Teile dieses Abschnitts sind bereits in Zimmermann *et al.* (2025) veröffentlicht worden, die Beteiligung der Autoren sind im Kapitel Veröffentlichungen dargelegt.

3.5.1 Experimentelles Design der Messung der Verdunstungsmasse

Für jede einzelne Messung wurde eine Gruppe von zwölf Individuen ($n = 12$) zufällig aus vier Behältern aus der Gesamtpopulation, die auf zehn Behälter aufgeteilt war, entnommen. Um sicherzustellen, dass die getesteten Schnecken Zeit hatten, sich zu erholen, wurden nach jeder Messung alle Schnecken in dieselbe Box zurückgesetzt, und für die nächsten sechs Messungen wurden jedes Mal Individuen aus anderen Boxen entnommen. Dadurch wurde sichergestellt, dass sich die getesteten Schnecken mindestens sechs Tage lang erholen konnten. Das einzige Kriterium für die Auswahl der Individuen war eine sehr ähnliche Größe (d) innerhalb der Gruppe, da dies die Berechnung des Masseverlusts eines einzelnen Individuums ermöglichte. Die Gesamtmasse (m) einer Gruppe wurde unmittelbar vor jeder Messung mit einer Präzisionswaage (Auflösung 0,1 mg, Genauigkeit $\pm 0,1$ mg) bestimmt. Jede Messung begann gegen 8 Uhr morgens.

3.5.2 Experimenteller Aufbau der Messung der Verdunstungsmasse

Zur Messung der Verdunstungsmassen eines einzelnen Individuums über einen bestimmten Zeitraum bei unterschiedlichen Temperaturen, relativen Luftfeuchtigkeiten und Luftgeschwindigkeiten, den sogenannten Umgebungsrandbedingungen, wurden die Schnecken auf eine Präzisionswaage in einer Klimakammer⁷ (FPG250, Faithful Instruments (Hebei) Co., Ltd., CN) platziert. Die Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden mit einem zusätzlichen Temperatur-Feuchtigkeits-sensor⁸ (SEN0236 BME280 Environmental Sensor, DFRobot Co., Ltd., CN) in der Messkammer überprüft und von einem Mikrocontroller (Arduino UNO R3, Arduino S.r.l, IT) aufgezeichnet und digitalisiert. Der Versuchsaufbau ist in Abbildung 3-3 dargestellt. Die Luftgeschwindigkeit innerhalb der Messkammer wird durch einen Radialverdichter (G1G108-AB17-02, ebm-papst Mulfingen GmbH & Co. KG, DE) geregelt und Leitbleche sorgen für einen gerichteten Luftstrom in der Messkammer. Die Luftgeschwindigkeit innerhalb der Messkammer wird durch eine

⁷ Bereich der Temperatur 0 bis 65 °C, Temperaturgenauigkeit $\pm 0,5$ °C, Bereich der relativen Luftfeuchtigkeit 40 bis 95 %, relative Luftfeuchtigkeitsgenauigkeit ± 5 %

⁸ Temperaturgenauigkeit $\pm 0,5$ °C, relative Luftfeuchtigkeitsgenauigkeit ± 3 %

Hitzdrahtsonde⁹ (HWP 10/90, SVMtec GmbH, DE) gemessen und mit einem Datenerfassungssystem (DAQ970A, Keysight Technologies Inc., US) aufgezeichnet und digitalisiert.

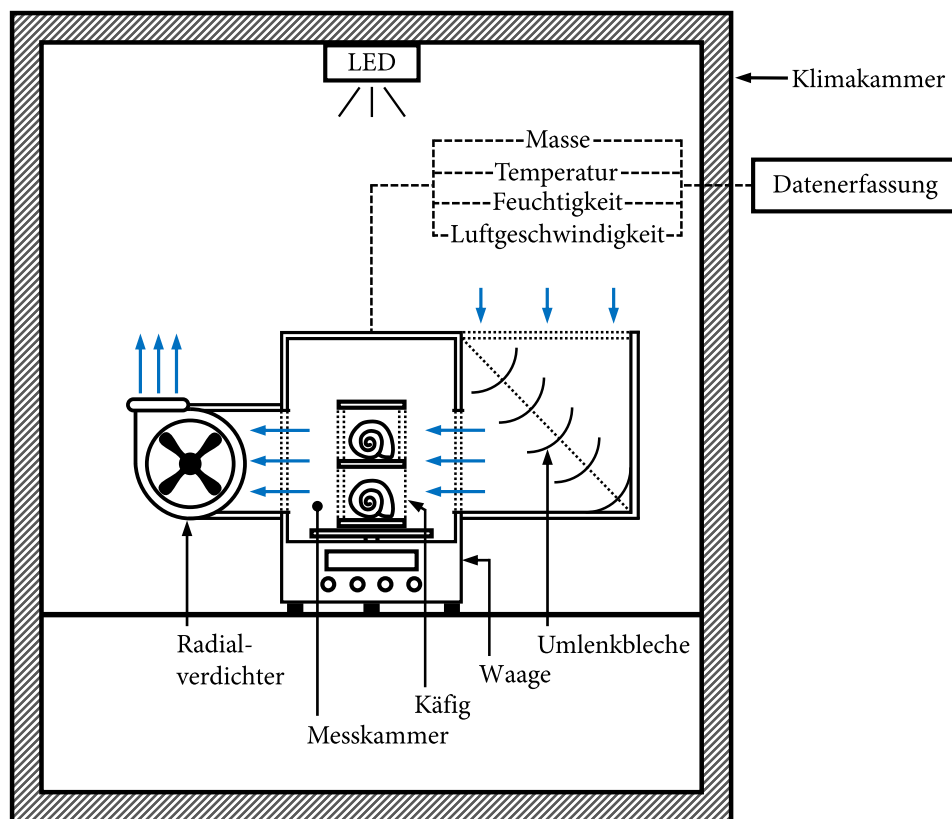


Abbildung 3-3: Schematischer Aufbau des Messaufbaus zur Messung der Verdunstungsmasse

Detaillierte Erklärung im Text.

Um zu verhindern, dass die Schnecken die Waage verlassen, wurde jedes Individuum in einen einzelnen Abschnitt eines luftdurchlässigen Käfigs gesetzt. Die einzelnen Abschnitte waren klein genug, um die Bewegung der Schnecken so gering wie möglich zu halten. Gleichzeitig waren die Abschnitte groß genug, dass sich die Schnecken darin orientieren und ihre Schalenöffnung in eine für sie optimale Position (zum Boden oder zur Decke) bringen konnte, um diese mit einem Schleimring zu verschließen.

Eine einzelne Messung dauerte etwa 24 Stunden. Die erste Stunde der Messungen wurde bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da die Klimakammer Zeit benötigte, um einen stabilen Zustand zu erreichen, und die Schnecken im Käfig inaktiv werden mussten. Dies wird im Kontext der Messung der Verdunstungsmasse im Folgenden als Anlaufphase bezeichnet.

⁹ Bereich der Geschwindigkeit 0 bis 50 m s⁻¹, Geschwindigkeitsgenauigkeit (0–20 m s⁻¹) 0,1 m s⁻¹ ± 0,5 % vom Messwert, Bereich der Temperatur –50 bis 80 °C

Es wurden 32 Messungen in vier Testreihen bei 23 °C, 27 °C, 31 °C und 35 °C durchgeführt. In jeder Testreihe wurden Kombinationen aus zwei verschiedenen relativen Luftfeuchtigkeitswerten ($\varphi \approx 40\%$ oder 70%), zwei Größenklassen (klein oder groß) und zwei Luftgeschwindigkeiten ($v_{air} \approx 0\text{ m s}^{-1}$ oder $1,3\text{ m s}^{-1}$) getestet. Die Größenklasse *klein* (S) umfasste Schnecken mit 12–14 mm und die Größenklasse *groß* (L) diejenigen mit 16–18 mm Durchmesser. Es gab keine Ausreißer ($1,5 \cdot \text{IQR}$) in der Größe (Durchmesser) der jeweiligen Gruppe ($n = 12$). Dies ermöglichte es, den durchschnittlichen Massenverlust für ein Individuum zu berechnen, indem der gemessene Gesamtmassenverlust durch die Anzahl der Individuen der Gruppe dividiert wurde. Es wurde angenommen, dass der gemessene durchschnittliche Massenverlust über die Zeit vollständig auf die Verdunstung von Wasser der Schnecken zurückzuführen ist. Im Folgenden wird dieser durchschnittliche Massenverlust über die Zeit als Verdunstungsrate $\dot{E}$ in mg s^{-1} bezeichnet, ohne das vorangestellte *durchschnittliche*.

3.6 Statistik

Die Anpassungsgüte der Regressionsmodelle wird anhand des Bestimmtheitsmaßes R^2 sowie der Quadratwurzel des mittleren quadratischen Fehlers (RMSE) als Maß für die mittlere Abweichung zwischen Messwerten und Modellvorhersagen bewertet. Messwerte werden, sofern nicht anders angegeben, als Mittelwert $\pm$ Standardabweichung (SD) angegeben. Regressionskoeffizienten werden, sofern nicht anders angegeben, als Koeffizient $\pm$ Standardfehler (SE) angegeben. Die Regressionen sowie die Berechnung der statistischen Kennwerte wurden, sofern nicht anders angegeben, in MATLAB Version 25.1.0.2943329 (R2025a) (The MathWorks, Inc.) durchgeführt.

Aufgrund der einfachen Interpretierbarkeit der Ergebnisse und der Möglichkeit, die Beziehung zwischen einer abhängigen Variablen und mehreren unabhängigen Variablen gleichzeitig zu analysieren, wurde die multiple Regressionsmodellierung (MLR) zur Analyse der Messungen des Sauerstoffverbrauchs und der Verdunstungsmasse gegenüber anderen statistischen Ansätzen bevorzugt. Wenn nicht anders angegeben, wurde die MLR mit unzentrierter Parametrisierung durchgeführt. Die Parameter der MLR wurden mithilfe der Methode der kleinsten Quadrate geschätzt, zusätzlich werden F -Tests durchgeführt. Die statistische Signifikanz wird anhand des p -Werts beurteilt. Für die MLR wurde das Signifikanzniveau auf *signifikant* (*) für $0,01 < p \leq 0,05$ und auf *hochsignifikant* (**) für $p \leq 0,01$ festgelegt. Um Multikollinearität zwischen den erklärenden Variablen auszuschließen, wurden Varianzinflationsfaktoren (VIF) berechnet. VIF-Werte größer als 5 wurden als Anlass für eine vertiefte Prüfung möglicher Multikollinearität betrachtet (Marcoulides und Raykov, 2019; O'brien, 2007). Die Autokorrelation 1. Ordnung der Residuen wurden mit einem Durbin-Watson-Test überprüft, und die Residuen wurden visuell auf Homoskedastizität und Normalverteilung analysiert. Alle eben genannten Tests wurden in JMP 18.0 (SAS Institute Inc.) durchgeführt.

Die Regression zwischen schalenfreier Masse und dem Schalendurchmesser wurde mit einer angepassten kubischen Funktion in TableCurve 2D Version 5.01 (SYSTAT Software Inc.) bestimmt.

Sauerstoffverbrauch

Der *Sauerstoffverbrauch* als abhängige Variable wurde mittels multipler linearer Regression (MLR) in JMP 18.0 (SAS Institute Inc.) für die unabhängigen Variablen *schalenfreie Masse*, *mittlere Temperatur* und *mittlere relative Luftfeuchtigkeit* getestet.

Der Zusammenhang zwischen Sauerstoffverbrauch und schalenfreier Masse wurde mit einer angepassten Potenzregression in Excel 2019 MSO 16.0 (Microsoft Corp.) bestimmt. Die Konfidenzintervalle wurden in JMP 18.0 (SAS Institute Inc.) ermittelt.

Die Regression des Sauerstoffverbrauchs in Abhängigkeit der schalenfreien Masse und der Temperatur wurden in MATLAB Version 25.1.0.2943329 (R2025a) (The MathWorks, Inc.) ermittelt.

Der Cook-Abstands Test wurde in JMP 18.0 (SAS Institute Inc.) durchgeführt.

Um festzustellen, ob es einen signifikanten Unterschied zwischen dem spezifischen Sauerstoffverbrauch bei den verschiedenen Temperaturen gibt, wurde eine einfaktorielle ANOVA mit einem Tukey-Kramer Post-hoc Test durchgeführt. Mit Hilfe von Anderson-Darling- und Levene-Tests wurde die Normalverteilung ($p > 0,05$) und die Homogenität der Varianz ($p > 0,05$) der Daten überprüft. Alle Tests wurden in JMP 18.0 (SAS Institute Inc.) durchgeführt. Das Signifikanzniveau für die ANOVA wurde auf *signifikant* (*) für $p \leq 0,05$ festgelegt.

Um die Messdaten zu validieren und mögliche Ausreißer zu identifizieren, wurden sowohl eine statistische Analyse als auch eine visuelle Analyse durchgeführt. Für die statistische Analyse wurde ein Cook-Distanz-Test durchgeführt. Das Ausschlusskriterium wurde auf $C_i > 0,111$ festgelegt, gemäß Hardin und Hilbe (2012):

$$C_i > \frac{4}{n - k - 1}, \quad (3-3)$$

mit einer Gesamtzahl von $n = 40$ Messungen und einer Anzahl $k = 3$ unabhängiger Variablen kann die Messung 28, im Folgenden als M28 bezeichnet, bei der Auswertung vernachlässigt werden. Für die visuelle Analyse wurden alle Messdaten gesichtet und auf die Plausibilität eines natürlichen Vorkommens innerhalb der jeweiligen Testreihe überprüft. Das bedeutet, dass der gemessene Sauerstoffverbrauch mit der Masse des Individuums durch die ursprünglich ermittelte Regression, unter Berücksichtigung aller Messungen der Testreihe, in Beziehung gesetzt werden konnte. Die Masse des Individuums wurde dann überprüft, um festzustellen, ob diese plausibel war. Der in M22 und M28 gemessene Sauerstoffverbrauch war unnatürlich hoch. Würde die Masse des Individuums aus M28 durch die ursprünglich ermittelte Regression ($n = 10$) des

Sauerstoffverbrauchs über die Gesamtmasse bestimmt werden, würde sie 3033 mg betragen. Die Masse des Individuums aus M22 würde mit der korrigierten Regression ($n = 9$) 2347 mg betragen. Die maximale Gesamtmasse von *T. pisana*, die für den Fundort der Tiere aufgezeichnet wurde, beträgt jedoch 2140 mg (Rohdaten gemäß Köhler *et al.* (2021)) $\pm 5\%$ angemessene Abweichung, was den artifiziellen Charakter dieser Daten belegt. Aus diesem Grund können die Messungen 22 und 28 bei der Auswertung vernachlässigt werden. In den Ergebnissen und der Diskussion der Sauerstoffmessungen in Abschnitt 4.5 werden beide Methoden zur Ausreißererkennung, die statistische und die visuelle Analyse, berücksichtigt. Daher werden sowohl die Ergebnisse dargestellt und diskutiert, bei denen lediglich M28 in der 31 °C-Testreihe ausgeschlossen wird, als auch die Ergebnisse, bei denen M22 und M28 in dieser Testreihe nicht berücksichtigt werden.

Verdunstungsmasse

Die *spezifische Verdunstungsrate* als abhängige Variable wurde mittels MLR unter Verwendung der unabhängigen Variablen *mittlere Temperatur*, *mittlere relative Luftfeuchtigkeit* und *mittlere Luftgeschwindigkeit* modelliert.

Die Regression zwischen Schalendurchmesser und Fläche der Schalenöffnung wurde mit einer angepassten quadratischen Funktion in TableCurve 2D Version 5.01 (SYSTAT Software Inc.) bestimmt.

4 AUSARBEITUNG DES SIMULATIONSMODELLS

In diesem Kapitel wird die Ausarbeitung des Simulationsmodells behandelt. Dabei wird zunächst erläutert, wie das thermodynamische Modell aufgebaut ist und welche Parameter zur Beschreibung der Wärmebilanz notwendig sind. Anschließend werden die theoretische Herleitung sowie die experimentelle Bestimmung der Komponenten behandelt.

Um die Wärmebilanz von *Theba pisana* zu erstellen, wird ein einzelnes Individuum im Simulationsmodell als Wärmekapazität C dargestellt. Die verschiedenen Wärmequellen und -senken, die zur Bilanzierung des Wärmehaushalts notwendig sind, werden in den nachfolgenden Abschnitten als Komponenten des Simulationsmodells beschrieben. Zunächst soll ein Überblick über das Simulationsmodell und dessen Aufbau sowie die hierfür erforderlichen Randbedingungen gegeben werden. In Abbildung 4-1 ist das Simulationsmodell schematisch dargestellt. Das Ergebnis der Simulation ist der zeitliche Verlauf der Körpertemperatur der Schnecke $T_S(t)$. Die Wärmequellen und -senken werden fortan als Komponenten bezeichnet. Jede dieser Komponenten, in Abbildung 4-1 als schwarze Kästen dargestellt, wird durch Parameter gesteuert, die als graue gestrichelten Kästen dargestellt sind. Diese werden entweder als Konstanten angegeben, beispielsweise die Gesamtmasse und die Höhe der Schnecke oder die Anfangstemperatur und -luftfeuchtigkeit der Umgebung. Oder als zeitliche Verläufe, wie etwa der Temperaturverlauf der Umgebung oder der Oberfläche des Erdbodens.

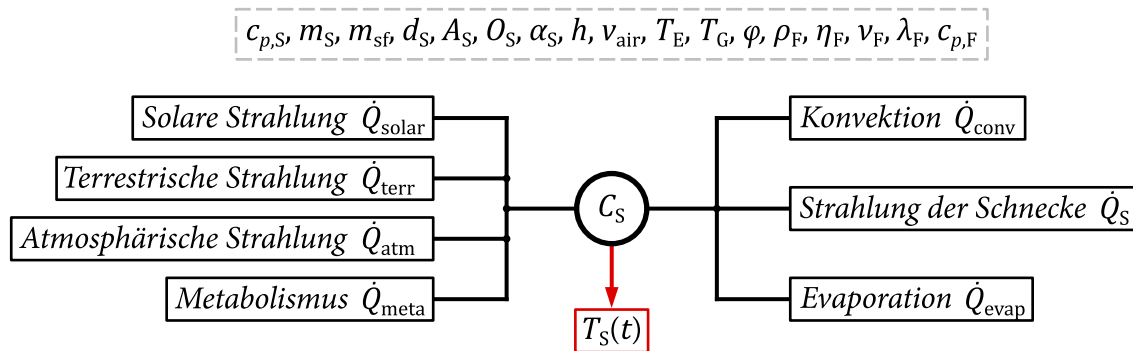


Abbildung 4-1: Schematischer Aufbau des Simulationsmodells

Mit der Schnecke als Wärmekapazität C_S , den Komponenten (schwarze Kästen), den Parameter die diese steuern (grau gestrichelter Kasten) sowie dem Ergebnis der Simulation, dem zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur der Schnecke (roter Kasten).

In Abbildung 4-1 sind die Kürzel (Formelzeichen) der Parameter angegeben. Diese sind:

- Spezifische Wärmekapazität der Schnecke $c_{p,S}$
- Gesamtmasse der Schnecke m_S
- Schalenfreie Masse der Schnecke m_{sf} als Funktion der Gesamtmasse der Schnecke
- Schalendurchmesser der Schnecke d_S als Funktion der Gesamtmasse der Schnecke
- Projizierte Fläche der Schneckenschale A_S als Funktion des Schalendurchmessers

-
- Oberfläche der Schneckenschale O_S als Funktion des Schalendurchmessers
 - Absorptionsgrad der Schneckenschale α_S
 - Höhe der Schnecke über dem Boden h
 - Luftgeschwindigkeit v_{air} der Umgebungsluft als Funktion der Höhe h
 - Umgebungstemperatur T_E der Schnecke als Funktion der Höhe h
 - Oberflächentemperatur des Erdbodens T_G
 - Relative Feuchtigkeit φ der Umgebungsluft als Funktion der Umgebungstemperatur ausgehend von einem definierten Startwert bei 20 °C
 - Thermodynamische Stoffeigenschaften von feuchter Luft als Funktion der Umgebungstemperatur und der relativen Feuchte

Im Folgenden werden die in der Simulation verwendeten Parameter näher definiert. Zunächst ist es erforderlich, die Wertebereiche zu definieren, innerhalb derer die Parameter der Simulation auftreten können und in denen die später ermittelten Parameter gültig sind. Folgende Wertebereiche sind definiert:

- Größe der Schnecke als Schalendurchmesser d_S : 12–20 mm
- Abstand zum Boden als Höhe h : 30–2000 mm
- Luftgeschwindigkeit v_{air} : 0,2–2,0 m s⁻¹
- Temperaturbereich für Stoffdaten: 10–60 °C

Eine detaillierte Herleitung und Begründung der gewählten Wertebereiche werden in den nachfolgenden Abschnitten dargelegt.

4.1 Parameter zur Beschreibung von *Theba pisana*

In diesem Abschnitt werden sowohl geometrische als auch physikalische Abmessungen von *Theba pisana* betrachtet. Ziel ist es die geometrischen Abmessungen auf einen Parameter zu reduzieren und die physikalischen Abmessungen zu beschreiben. Der am einfachsten zu ermittelnde geometrische Parameter eines Individuums ist der Schalendurchmesser d_S (Abbildung 4-2). Dieser ist als der Abstand der Schale von der Windung der Öffnung bis zur gegenüberliegenden Windung definiert (Köhler *et al.*, 2009).

Die Schneckenart *Theba pisana* variiert, wie bereits in Abschnitt 1.1 erwähnt, in der Größe zwischen 12 und 25 mm im Durchmesser d_S . Diese Größeneinschätzung kann durch eine Untersuchung von $N = 213$ Individuen größtenteils bestätigt werden. Der kleinste gemessene Durchmesser beträgt 6,70 mm, der größte beträgt 18,75 mm. Nur zehn der 213 Untersuchten Individuen sind kleiner als 12 mm. Dementsprechend können diese entweder als unterentwickelt oder juvenil angesehen werden und bleiben bei dem Wertebereich der Größe unberücksichtigt. Die Größe (Durchmesser d_S) der Tiere die relevant für die Simulation ist, wird somit auf den Bereich 12–20 mm festgelegt werden.

Die Schalenform (Oberfläche) der Schnecke ist eine sehr komplexe Geometrie, die bei den Komponenten der Strahlung und Konvektion benötigt wird. Eine erste Näherung ist die Annahme einer Kugel, dargestellt in Abbildung 4-2.

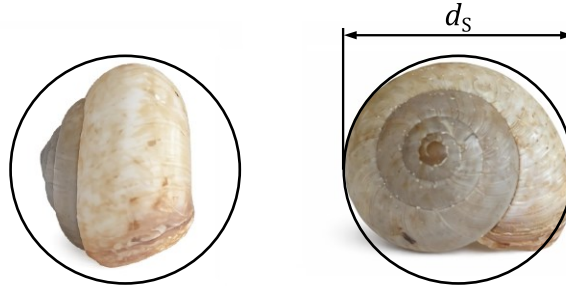


Abbildung 4-2: Geometrische Näherung von *Theba pisana* als Kugel
Schneckenschale dargestellt als Kugel mit Durchmesser d_S .

Oberfläche und projizierte Fläche der Schale

Wie in Abbildung 4-2 zu sehen ist, ist die Schalenform nur bedingt kugelförmig; ein Ellipsoid stellt eine deutlich bessere geometrische Näherung dar. Insbesondere bei der Betrachtung der Strahlung kann die reale Oberfläche nicht vernachlässigt werden, da beispielsweise eine um 20 % kleinere Oberfläche mit einer entsprechend geringeren Wärmeeintrag einhergeht, was einen erheblichen Einfluss auf die Temperatur der Schnecke haben kann.

Da sich die Schalenbreite b_S und die Schalenhöhe h_S der Schneckenschalen von *T. pisana* innerhalb des untersuchten Größenbereichs näherungsweise proportional zum Durchmesser d_S verhalten, werden die Zusammenhänge durch lineare Regressionen durch den Ursprung beschrieben. Hierzu wurden Schneckenschalen ($n = 50$) mit Durchmessern im Bereich $d_S \in [12,32; 18,58]$ mm vermessen (vgl. Abbildung 4-3). Dabei ergeben sich zwischen Durchmesser und Schalenbreite ($R^2 = 0,968$; RMSE = 0,19 mm) bzw. zwischen Durchmesser und Höhe ($R^2 = 0,875$; RMSE = 0,34 mm) folgende Zusammenhänge:

$$b_S = (0,8617 \pm 0,00176) d_S, \quad (4-1)$$

$$h_S = (0,6457 \pm 0,00316) d_S. \quad (4-2)$$

Die Messdaten mit den Regressionsgeraden und den zugehörigen Residuenplots sind in Anhang A.3 dargestellt.

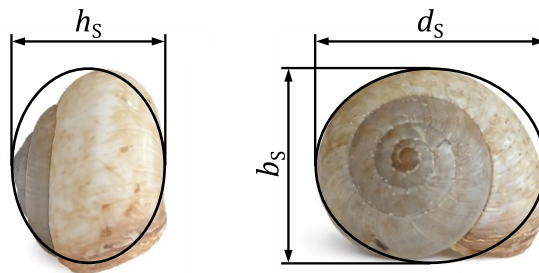


Abbildung 4-3: Geometrische Näherung von *Theba pisana* als Ellipsoid
Schneckenschale dargestellt als Ellipsoid mit Durchmesser d_S , Breite b_S und Höhe h_S .

Nach Thomsen (2004) lässt sich die Oberfläche eines triaxialen Ellipsoids mithilfe der folgenden empirischen Näherungsformel berechnen:

$$O_E = 4\pi \left(\frac{(a b)^\varepsilon + (a c)^\varepsilon + (c b)^\varepsilon}{3} \right)^{1/\varepsilon}. \quad (4-3)$$

Die beste Approximation der Oberfläche wird mit $\varepsilon \approx 1,6075$ erzielt, der maximale relative Fehler gegenüber der exakten Lösung beträgt $\pm 1,061 \%$.

Die projizierte Fläche eines Ellipsoids kann nach Vickers (1996) wie folgt beschrieben werden:

$$A_{E,proj} = \pi \sqrt{l^2 b^2 c^2 + m^2 c^2 a^2 + n^2 a^2 b^2}. \quad (4-4)$$

Dabei bezeichnen l , m und n die Richtungskosinus der Projektionsrichtung. Diese ergeben sich aus dem normierten Richtungsvektor $\vec{n}$ relativ zu den Hauptachsen a , b , c zu

$$l = \frac{n_x}{\sqrt{n_x^2 + n_y^2 + n_z^2}}, \quad m = \frac{n_y}{\sqrt{n_x^2 + n_y^2 + n_z^2}}, \quad n = \frac{n_z}{\sqrt{n_x^2 + n_y^2 + n_z^2}}. \quad (4-5)$$

Werden diese in Formel (4-4) eingesetzt und der Ausdruck entsprechend umgeformt, ergibt sich für die projizierte Ellipsoidfläche schließlich

$$A_{E,proj} = \pi a b c \sqrt{\left(\frac{n_x}{a}\right)^2 + \left(\frac{n_y}{b}\right)^2 + \left(\frac{n_z}{c}\right)^2}. \quad (4-6)$$

Die Normierung des Richtungsvektors in Verbindung mit den Halbachsen a , b und c ermöglicht eine Berücksichtigung der entsprechenden Ellipsoid-Geometrie entlang der jeweiligen Raumrichtungen. Dadurch wird sichergestellt, dass die projizierte Fläche korrekt die anisotrope Form des Ellipsoids in Abhängigkeit der Einstrahlrichtung widerspiegelt.

Es sei an dieser Stelle vorweggenommen, dass die Anwendungsbereiche empirisch ermittelter Formeln zur Beschreibung des konvektiven Wärmeübergangs in der Regel auf Standardkörper, wie beispielsweise Kugeln, beschränkt sind. Da die überströmte Oberfläche die Größenordnung der Wärmeübertragung maßgeblich beeinflusst, ist eine möglichst genaue Erfassung dieser Fläche erforderlich.

Eine Lösung dafür bietet das Definieren eines Äquivalentdurchmessers d_{eq} , der aus dem gemessenen Durchmesser d_S und der ellipsoiden Form der Schale abgeleitet wird. Durch Gleichsetzen der Formeln der Oberflächenformeln des Ellipsoids nach Formel (4-3) und der Kugel ergibt sich folgender Ausdruck für den Äquivalentdurchmesser:

$$d_{eq} = \sqrt[4]{4 \left(\frac{(a b)^\varepsilon + (a c)^\varepsilon + (b c)^\varepsilon}{3} \right)^{1/\varepsilon}}. \quad (4-7)$$

Damit kann die Oberfläche einer Kugel beschrieben werden, die dieselbe Oberfläche besitzt wie ein Ellipsoid, das die Schneckenschale als Funktion des Durchmessers d_S am besten beschreibt.

Durch Einsetzen von Formel (4-1) und (4-2) in Formel (4-7) kann der Ausdruck vereinfacht werden und es ergibt sich:

$$d_{S,eq} = 0,8337 d_S. \quad (4-8)$$

Dieser Durchmesser wird im Folgenden als Äquivalentdurchmesser der Schneckenschale oder nur Äquivalentdurchmesser bezeichnet.

Orientierung der Schnecke

Die Orientierung der Schnecke wird durch die Hauptebene der Schale und die Ebene der Schalenöffnung festgelegt. Die Hauptebene der Schale wird durch den Durchmesser und die Breite der Schale aufgespannt (Abbildung 4-3). Die Ebene der Schalenöffnung wird durch die Breite und die Höhe der Schale aufgespannt. Sofern nicht anders angegeben, wird davon ausgegangen, dass die Schnecke an einem Objekt hochkriecht und dort in einer gewissen Höhe verharret. Diese Orientierung wird als *vertikal* bezeichnet, da die Hauptebene vertikal verläuft. Zeigt die Flächennormale der Hauptebene nach unten bzw. nach oben, also mit den Windungen oder dem Nabel in Richtung Himmel, wird diese Orientierung als *horizontal* bezeichnet, da die Hauptebene horizontal verläuft. Die Unterscheidung der Orientierung in *Nord-Süd* und *Ost-West* wird am ortfesten Koordinatensystem festgemacht das in Abbildung 2-6 dargestellt ist. Die Orientierung *Nord-Süd* wird als Orientierung definiert, bei der die Hauptebene parallel zur Nord-Süd-Achse ausgerichtet ist. Entsprechend wird die Orientierung *Ost-West* definiert, bei der die Hauptebene parallel zur Ost-West-Achse ausgerichtet ist. Dadurch ergeben sich für die Halbachsen des Ellipsoids die Beziehungen dargestellt in Tabelle 4-1 in Abhängigkeit der Orientierung.

Tabelle 4-1: Orientierungsabhängige Halbachsen des Ellipsoids im ortsfesten Koordinatensystem

Orientierung	Halbachse <i>a</i>	Halbachse <i>b</i>	Halbachse <i>c</i>
<i>Nord-Süd (vertikal)</i>	$b_S/2 = 0,4309 d_S$	$h_S/2 = 0,3228 d_S$	$0,5 d_S$
<i>Ost-West (vertikal)</i>	$h_S/2 = 0,3228 d_S$	$b_S/2 = 0,4309 d_S$	$0,5 d_S$
<i>Nord-Süd (horizontal)</i>	$b_S/2 = 0,4309 d_S$	$0,5 d_S$	$h_S/2 = 0,3228 d_S$
<i>Ost-West (horizontal)</i>	$0,5 d_S$	$b_S/2 = 0,4309 d_S$	$h_S/2 = 0,3228 d_S$

Werden diese Beziehungen in Formel (4-3), (4-6) und (4-7) eingesetzt folgen daraus die Oberfläche der Schneckenschale O_S , die projizierte Fläche der Schneckenschale A_S und der Äquivalentdurchmesser der Schneckenschale $d_{S,eq}$. Sowohl bei der Oberfläche als auch beim Äquivalentdurchmesser, können die Beziehungen beliebig miteinander vertauscht werden, mit anderen Worten die Orientierung der Schnecke ist irrelevant. Nur bei der projizierten Fläche spielt die Orientierung eine Rolle.

Größenverteilung und schalenfreie Masse

Die Größenverteilung kann anhand der allometrischen Formel, basierend auf der Forschung von Snell (1892), wie folgt dargestellt werden:

$$m(d_S) = b_m d_S^a, \quad (4-9)$$

mit der Gesamtmasse m in mg, dem Durchmesser d_S in mm, dem allometrischen Koeffizienten b_m der Gesamtmasse und dem allometrischen Exponenten a . Die auf diese Weise berechnete Gesamtmasse umfasst den Weichkörper und die Schale der Schnecken.

Die durch die allometrische Beziehung nach Formel (4-9) beschriebene Größenverteilung wurde auf Grundlage von Messungen der Masse m und des Durchmessers d_S von $N = 213$ Individuen von *T. pisana* bestimmt ($R^2 = 0,956$; RMSE = 101 mg). Daraus ergeben sich ein allometrischer Koeffizient von $b_m = 0,2395 \pm 0,0292 \text{ mg mm}^{-3}$ und ein allometrischer Exponent von $a = 3,0342 \pm 0,0447$. Die Messdaten mit der ermittelten Regression und den zugehörigen Residuenplots sind in Anhang A.4 dargestellt.

Wie bereits erwähnt findet sowohl der Sauerstoffverbrauch (Abschnitt 4.5) als auch die Evaporation (Abschnitt 4.6) ausschließlich durch die schalenfreie Masse statt. Dementsprechend ist die Masse der Schneckenschale von der Gesamtmasse abzuziehen. Die daraus resultierende Masse stellt die biologisch relevante Bezugsgröße für den Sauerstoffverbrauch und die Verdunstungsmasse dar. Um die schalenfreie Masse bestimmen zu können, wurden Bilder von $n = 12$ Schneckenschalen in einem Mikro-Computertomographen (μCT) aufgenommen. Die CT-Scans wurden im Rahmen der Veröffentlichung von Zimmermann *et al.* (2024) durch Gabriel S. Ferreira und Christina Kyriakouli am 3D Imaging Lab des Senckenberg Centre for Human Evolution and Palaeoenvironment (SHEP) an der Eberhard Karls Universität Tübingen in einem Nikon XT H 320 μCT durchgeführt. Hierfür kam eine Röntgenröhre mit einem Multimetall-Reflexions Target und einer maximalen Beschleunigungsspannung von 225 kV zum Einsatz. Alle Proben wurden bei 200 kV und 80 μA unter Verwendung eines 0,1 mm Aluminiumfilters gescannt. Die Voxelgröße betrug 16,49805 μm . Zur Berechnung des Innenvolumens der Schneckenschale wurden die Bilder in ORS Dragonfly 2022.1.0.1259 (Object Research Systems (ORS) Inc.) nachbearbeitet. Dazu wurden die Schalen virtuell geschlossen und das Innenvolumen bestimmt. Anschließend wurden die Netzdaten der Schalen gespeichert und 3D-CAD-Modelle der Schneckenschalen in Fusion 360 2.0.15023 x86 und Inventor Professional 2023.1.1 (Autodesk GmbH) erstellt.

Die Masse der Schnecke wird anhand des ermittelten Innenvolumens der Schale und der Abschätzung der Dichte des Weichkörpers auf $1,0 \text{ mg mm}^{-3}$ berechnet. Die Annahme der Dichte basiert auf Forschungsergebnissen von Reuner *et al.* (2008) und Schmidt-Nielsen *et al.* (1971), die den Wassergehalt von Pulmonaten auf über 75 % (*C. apertus*) und 81 % (*S. zonata*) bestimmten.

Mit den CT-Scans kann eine lineare Beziehung zwischen der Gesamtmasse m und der schalenfreien Masse m_{sf} von *T. pisana* ermittelt werden ($R^2 = 0,971$; RMSE = 72,8 mg):

$$m_{\text{sf}}(m) = (0,8026 \pm 0,0201) m. \quad (4-10)$$

Die Messdaten mit der ermittelten Regression und den zugehörigen Residuenplots sind in Anhang A.5 dargestellt.

Angewandt auf die Gesamtheit der Schnecken ($N = 213$), kann die Beziehung zwischen der schalenfreien Masse und dem Durchmesser durch Umformung von Gleichung (4-9) wie folgt dargestellt werden:

$$m_{sf}(d_S) = b_{sf} d_S^3, \quad (4-11)$$

mit dem Durchmesser d_S in mm, der schalenfreien Masse m_{sf} in mg und dem allometrischen Koeffizienten der schalenfreien Masse $b_{sf} = 0,2105 \pm 0,00138 \text{ mg mm}^{-3}$ ($R^2 = 0,899$; $\text{RMSE} = 80,3 \text{ mg}$). Der allometrische Exponent wird aufgrund der kubischen Beziehung zwischen Masse und Durchmesser auf 3 gesetzt.

Abstand zum Boden

Ein sehr häufig beobachtetes Verhalten von *T. pisana* ist das Heraufklettern auf Objekte, um hohen Temperaturen in Bodennähe zu entgehen. In der Simulation ist der Abstand vom Boden als Höhe h der Schnecke definiert. Dieser Abstand spielt sowohl beim Temperaturprofil der Umgebungstemperatur, als auch bei der Luftgeschwindigkeit, auf welche später detaillierter eingegangen wird, eine Rolle.

In unmittelbarer Bodennähe treten komplexe Wechselwirkungen zwischen einer möglicherweise stehenden Luftschicht, in der Wärmeleitung dominiert, unterschiedlichen Temperaturverläufen von Erdbodenoberfläche und Luft sowie schwer vorhersagbaren Strömungsprofilen auf. Da Schnecken bei den betrachteten Temperaturen zudem die Bodennähe verlassen, wird die minimale Höhe im Modell auf 30 mm gesetzt. Die maximale Höhe wird auf 2 m festgelegt, da die Messungen der Klimastationen typischerweise auf dieser Höhe durchgeführt werden.

Wärmekapazität der Schnecke

Die einzelne Schnecke im Simulationsmodell wird als Wärmekapazität mit einer räumlich homogenen Temperatur dargestellt. Zunächst wird geprüft, ob die Annahme eines Lumped-Systems getroffen werden kann. Dazu wird die Biot-Zahl, dargestellt in Formel (2-42), für die oben genannten Wertebereichen ermittelt. Als Grundlage der Abschätzung werden die Stoffdaten der Luft (c_p, ρ, λ, ν) bei 20 °C und 20 % relativen Feuchte angenommen um den Wärmeübergangskoeffizient α nach Formel (2-35) zu berechnen. Die charakteristische Länge $L_c = V_E/O_E$ eines Ellipsoids ergibt sich durch Einsetzen von Formel (4-1) und (4-2) in die Oberflächenformel eines Ellipsoids (4-3) und des Volumens eines Ellipsoids, schlussendlich zu $L_c = 0,1334 d_S$. Bei der Bestimmung der schalenfreien Masse wird die Dichte, aufgrund des hohen Wassergehalts von Pulmonaten, auf $1,0 \text{ mg mm}^{-3}$ festgelegt. Diese Argumentation kann auf die Wärmeleitfähigkeit übertragen werden. Folglich ist die Wärmeleitfähigkeit der Schnecke mit der von Wasser gleichzusetzen. Bei Umgebungsdruck ($p = 1 \text{ bar}$) und 20 °C liegt diese bei $0,598 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (VDI-Wärmeatlas, 2013). Für den gegebenen Wertebereich der Größe und der Luftgeschwindigkeit variiert die Biot-Zahl im vorliegenden Fall zwischen 0,06 und 0,23. Obwohl die Biot-Zahl bei Luftgeschwindigkeiten von 2 m s^{-1} oberhalb des Richtwerts von 0,1 liegt und damit innere Temperaturgradienten nicht vollständig ausgeschlossen werden können, wird der Körper in der

vorliegenden Arbeit als Lumped-System behandelt, da diese Vereinfachung für die gewählte Modellierung als hinreichend plausibel und zweckmäßig angesehen wird.

Um die Größe der Schnecke variieren zu können, wird eine spezifische Wärmekapazität $c_{p,S}$ der Schnecke angenommen und mit der Gesamtmasse der Schnecke als Funktion des Durchmessers multipliziert. Auch hier wird die Argumentation des hohen Wassergehalts von Pulmonaten verwendet und folglich ist die spezifische Wärmekapazität der Schnecke mit der von Wasser gleichzusetzen. Bei Umgebungsdruck ($p = 1$ bar) zeigt die spez. Wärmekapazität von Wasser innerhalb eines erweiterten Temperaturbereichs von 10–60 °C kaum eine Temperaturabhängigkeit. Die maximale Differenz beträgt $16 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (VDI-Wärmeatlas, 2013). Aus diesem Grund wird der Wert der spezifischen Wärmekapazität der Schnecke auf $c_{p,S} = 4185 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (entspricht dem Wert bei $T = 20 \text{ °C}$ und $p = 1$ bar; VDI-Wärmeatlas (2013)) festgelegt.

4.2 Umgebungsrandbedingungen der Simulation

Für die Durchführung der Simulation ist eine präzise Definition der Umgebung und der vorhandenen Randbedingungen erforderlich. Letztere stellen die äußeren Einflussgrößen dar, welche die thermodynamischen Prozesse maßgeblich bestimmen, und bilden damit die Grundlage für die Modellierung der Körpertemperatur eines Individuums. Die Randbedingungen werden in der Simulation, wie bereits erwähnt, entweder als zeitlich konstante Größe oder als zeitabhängige Verläufe vorgegeben. In beiden Fällen erfolgt die Auswahl der jeweiligen Parameter auf Basis physikalischer Überlegungen sowie verfügbarer Messdaten, um eine realitätsnahe Abbildung zu gewährleisten. Im Folgenden werden die einzelnen Randbedingungen, die es in der Simulation gibt, näher definiert.

4.2.1 Temperaturverläufe der Simulation

Die zeitlichen Temperaturverläufe der Umgebung und des Erdbodens werden auf Basis der Messdaten eines heißen Tages abgeleitet, um den im Habitat auftretenden maximalen thermischen Stress für ein Individuum zu simulieren.

Umgebungstemperatur

Für den zeitlichen Temperaturverlauf der Umgebung wird eine Temperaturmessung herangezogen, die am 27. August 2017, nahe eines Habitats (43,9154° N, 4,8771° O) in der Umgebung von Avignon durchgeführt wurde (Köhler, unveröffentlicht). Der August stellt dort einen der heißesten Monate des Jahres dar. Die Messdaten sind in einer Höhe von 50 mm über dem Boden aufgezeichnet worden. Der Temperaturverlauf der Umgebung kann mit einem Polynom 8. Grades

$$T_i(t) = a_{T,i} + b_{T,i} t + c_{T,i} t^2 + d_{T,i} t^3 + e_{T,i} t^4 + f_{T,i} t^5 + g_{T,i} t^6 + k_{T,i} t^7 + m_{T,i} t^8, \quad (4-12)$$

und den Koeffizienten in Tabelle 4-2 approximiert werden ($R^2 = 0,993$; RMSE = 0,84 K). Der Fit ist ausschließlich für eine Interpolation innerhalb des Messbereichs von 0–86400 s geeignet.

Tabelle 4-2: Koeffizient des Polynom 8. Grades zur Berechnung der Umgebungstemperatur

Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit
$a_{T,E}$	$2,92686 \cdot 10^2$	K	$d_{T,E}$	$-1,2576 \cdot 10^{-11}$	$K s^{-3}$	$g_{T,E}$	$1,9112 \cdot 10^{-25}$	$K s^{-6}$
$b_{T,E}$	$-4,6023 \cdot 10^{-4}$	$K s^{-1}$	$e_{T,E}$	$6,4324 \cdot 10^{-16}$	$K s^{-4}$	$k_{T,E}$	$-1,1719 \cdot 10^{-30}$	$K s^{-7}$
$c_{T,E}$	$1,0577 \cdot 10^{-7}$	$K s^{-2}$	$f_{T,E}$	$-1,5518 \cdot 10^{-20}$	$K s^{-5}$	$m_{T,E}$	$2,8486 \cdot 10^{-36}$	$K s^{-8}$

In Abbildung 4-4 sind die Messdaten sowie der Temperaturverlauf nach Formel (4-12) und den Koeffizienten aus Tabelle 4-2 in °C dargestellt.

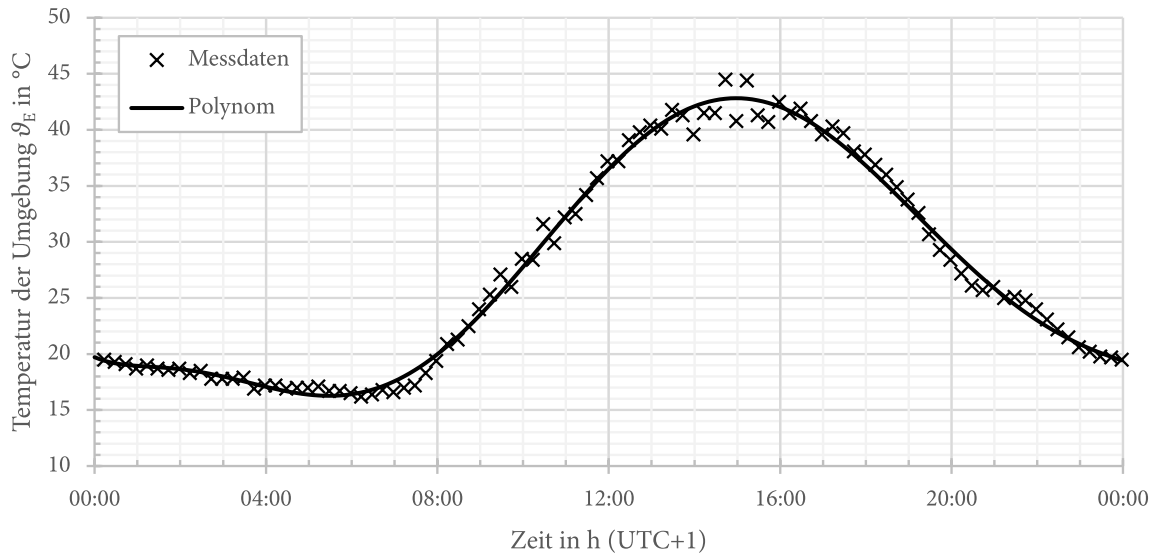


Abbildung 4-4: Temperaturverlauf der Umgebung

Temperaturverlauf nach Formel (4-12) (durchgezogene Linie) und Temperaturmessdaten aus dem Habitat, aufgenommen in 50 mm Abstand zum Boden (Kreuze).

Die Umgebungstemperatur nimmt mit zunehmendem Abstand zum Boden ab, dabei ist die absolute Änderung in den ersten 100 mm am größten. In Abbildung 4-5 sind Temperaturdifferenzen der Umgebung verschiedener Populationen im Habitat im Raum Modène (Frankreich) in Abhängigkeit der Höhe dargestellt. Diese Messungen sind zwischen dem 24. und dem 26. Mai 2010 zu unterschiedlichen Uhrzeiten aufgezeichnet worden. Die Temperaturänderung bezieht sich auf die in 10 mm Höhe gemessene Temperatur ($\Delta T = T(h) - T(10 \text{ mm})$). Die Messdaten lassen sich durch Exponentialfunktionen approximieren ($R^2 = 0,839\text{--}0,982$): $h(\Delta T) = h_{0,T} e^{C_{h,T} \Delta T}$. Dabei ist keine klare Abhängigkeit der Regressionen von der Tageszeit zwischen 10:20 und 15:20 zu erkennen. Die Messdaten, die Koeffizienten $h_{0,T}$ und $C_{h,T}$ zu den jeweiligen Messdaten und die Bestimmtheitsmaße der Approximationen sind in Anhang A.6 aufgeführt.

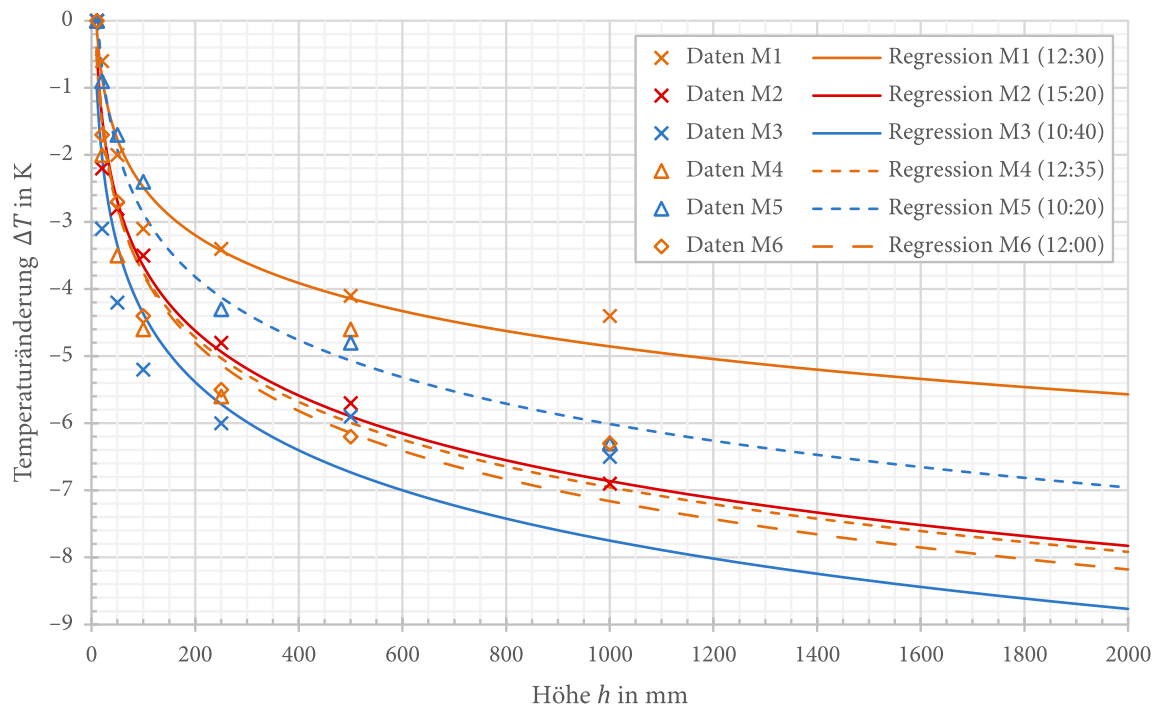


Abbildung 4-5: Temperaturänderung Abhängigkeit der Höhe

Temperaturänderung zur Umgebungstemperatur in 10 mm Höhe über dem Boden in Abhängigkeit der Höhe bei verschiedenen Populationen zu unterschiedlichen Uhrzeiten: vormittags (~ 10:30 Uhr; blau), mittags (~ 12:30 Uhr; orange) und nachmittags (~ 15:30 Uhr; rot).

Die Differenz zwischen den Temperaturen in einer Höhe von 100 mm und knapp über dem Boden (in 10 mm Höhe) beträgt im Mittel $-3,9 \pm 0,96$ K und zwischen den Temperaturen in einer Höhe von 1 m und knapp über dem Boden im Mittel $-6,1 \pm 0,80$ K. Ein allgemeiner Ansatz wird aufgrund der moderaten Standardabweichung als hinreichend genau betrachtet, um die Änderung der Temperatur in Abhängigkeit der Höhe zu beschreiben.

Eine Implementierung der höhenabhängigen Temperaturänderungen, die den Messdaten vom 27. August 2017 entspricht, erfordert eine Anpassung auf den entsprechenden Monat. Dafür werden die mittleren täglichen Temperaturamplituden der Monate Mai (12,0 K) und August (16,8 K) herangezogen (Tutiempo Network S.L., o. J.) und die im Mai gemessenen Temperaturdifferenzen höhenabhängig im Verhältnis der mittleren täglichen Temperaturamplituden von Mai und August skaliert. Dadurch ergeben sich Temperaturdifferenzen von $-5,5$ °C zwischen 100 mm Höhe und Bodennähe sowie von $-8,6$ °C zwischen 1 m Höhe und Bodennähe. Auf dieser Basis wird eine logarithmische Kurve generiert, mit deren Hilfe sich die Temperatur in Abhängigkeit der Höhe ändert, skaliert auf die Höchsttemperatur $T_0 = 316,15$ K des Polynom 8. Grades, dargestellt in Formel (4-12), bei einer Höhe $h_0 = 50$ mm

$$T(h) = \frac{1}{c_T} \ln\left(\frac{h}{h_0}\right) + T_0, \quad (4-13)$$

mit der Skalierungskonstanten der Temperatur $C_T = -0,5666 \pm 0,0735 \text{ K}^{-1}$ ($R^2 = 0,951$; RMSE = 0,79 K). Die Änderung der Temperatur in Abhängigkeit der Höhe h ist in Abbildung 4-6 dargestellt.

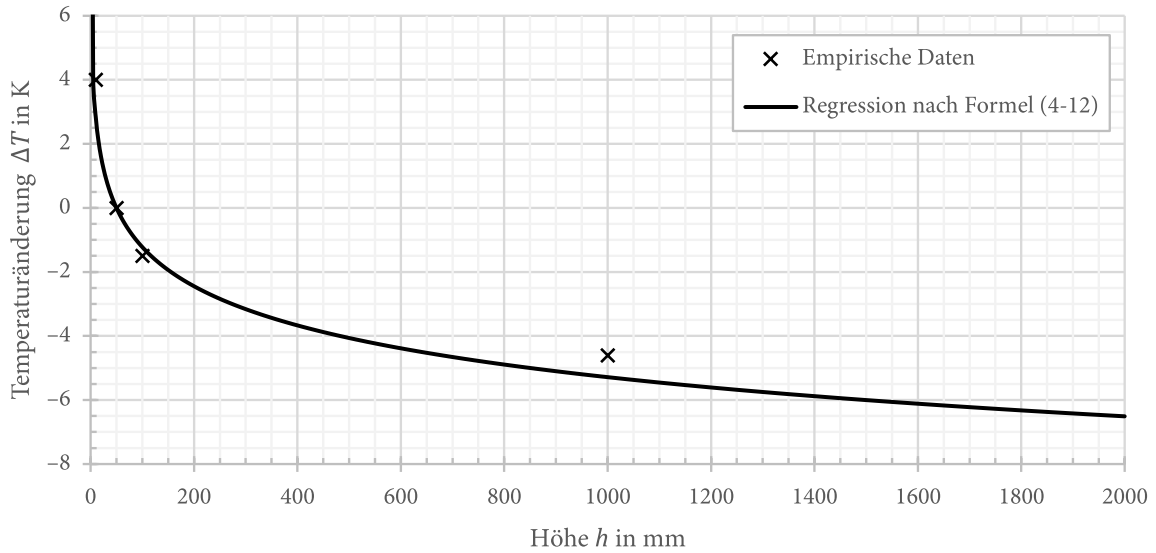


Abbildung 4-6: Höhenabhängige Temperaturdifferenz

Regression (schwarze Linie) nach Formel (4-13) und den approximierten Änderungen der Temperatur in verschiedenen Höhen (Kreuze).

Zu Zeiten, in denen weder Luft noch Boden durch direkte Sonneneinstrahlung erhitzt werden, sind geringere höhenabhängige Temperaturdifferenzen zu erwarten, sodass sich die Temperaturprofile einander während der Nacht annähern. Entsprechend soll die höhenabhängige Temperaturdifferenz nach Formel (4-13) vor allem tagsüber die Temperaturprofile beeinflussen. Aus diesem Grund wird das ursprüngliche Polynom 8. Grades, dargestellt in Formel (4-12), um eine Höhenabhängigkeit erweitert, die zusätzlich mit dem Verhältnis der momentanen globalen solaren Strahlung zur maximalen globalen solaren Strahlung skaliert wird ($C_{SR} = G_i(t_{\text{shift}}) / G_{i,\text{max}}$). Auf die (globale) solare Strahlung wird im Detail in Abschnitt 4.3 eingegangen.

Das Verhältnis wird als zeitlich variabler Skalierungsfaktor für die höhenabhängige Temperaturdifferenz verwendet, da, wie bereits erwähnt, die solare Strahlung die primäre Anregung für die Erwärmung von Boden und bodennaher Luft darstellt. Aufgrund der thermischen Trägheit des Bodens folgt die Temperaturentwicklung dieser Anregung jedoch zeitverzögert. Die zeitliche Verschiebung des Verhältnisses ist so gewählt, dass der Scheitelpunkt des Skalierungsfaktors und das Tagesmaximum der Temperatur auf dieselbe Zeit (~ 15 Uhr) fallen: $t_{\text{shift}} = t - 2 \text{ h}$. Der erweiterte Ansatz ist in Formel (4-14) dargestellt:

$$T_E(t, h) = \frac{C_{SR}}{C_T} \ln\left(\frac{h}{h_0}\right) + T_E(t), \quad (4-14)$$

mit denselben Konstanten wie sie bereits in den Formeln (4-12) und (4-13) verwendet werden. In Abbildung 4-7 sind die Umgebungstemperaturen in verschiedenen Höhen nach Formel (4-14) in °C dargestellt.

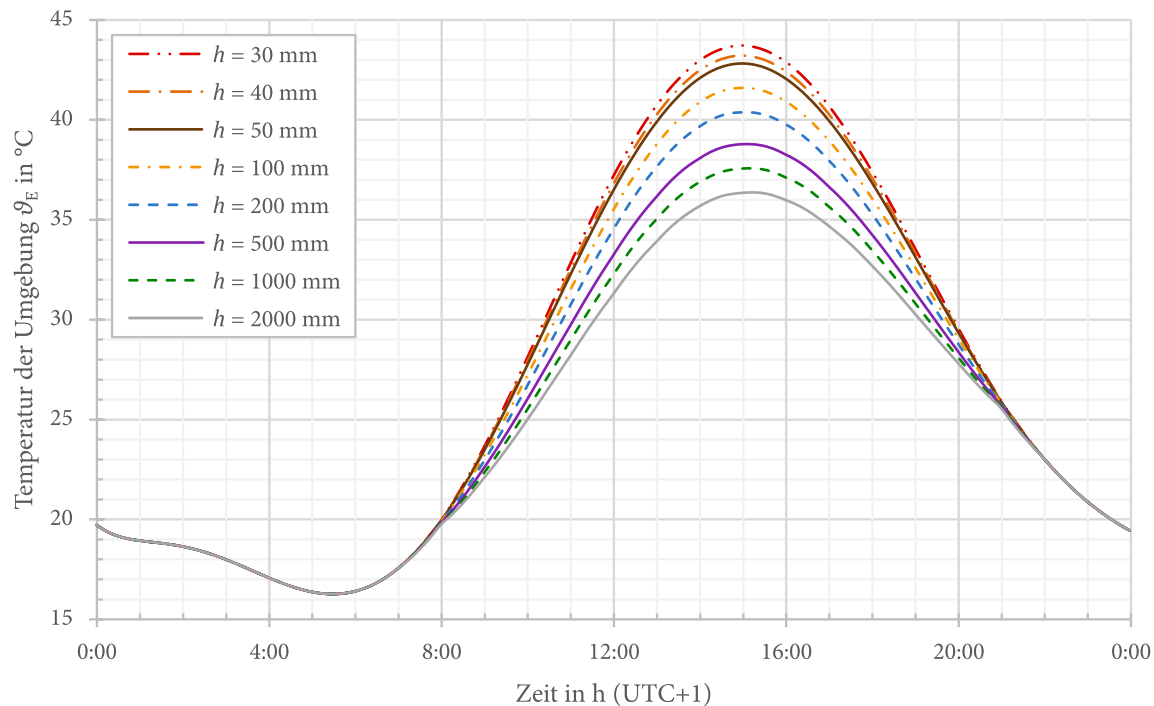


Abbildung 4-7: Temperaturverlauf der Umgebung in verschiedenen Höhen

Nach Formel (4-14); basierend auf einer Messung in 50 mm Höhe im Habitat (hellblaue durchgezogene Linie).

Temperatur der Erdbodenoberfläche

Für die Strahlung des Erdbodens auf die Schnecke wird der zeitliche Temperaturverlauf der Erdbodenoberfläche T_G benötigt. Da hierfür keine direkten Messdaten vorliegen, wird dieser Verlauf aus den gemessenen Umgebungstemperaturen, der höhenabhängigen Temperaturdifferenz sowie aus Messdaten aus klimatisch ähnlichen Gebieten abgeleitet.

Unter sommerlichen, strahlungsgetriebenen Bedingungen kann die Temperatur der Bodenoberfläche deutlich über der bodennahen Lufttemperatur liegen. Eine Studie von Stewart *et al.* (1994) zeigt, dass die Temperaturdifferenz zwischen der Bodenoberfläche und der Luft in semiariden Gebieten typischerweise über 5 K liegt. Messungen in klimatisch vergleichbaren Regionen weisen zudem darauf hin, dass die Temperaturdifferenz zwischen der maximalen Temperatur der Erdbodenoberfläche und der maximalen Temperatur der Luft in 1,5 m Höhe im Sommer im Mittel etwa 18 K beträgt (Yu und Wang, 2024). Das Maximum der Temperatur der Erdbodenoberfläche liegt bei diesen Messungen im Mittel etwa 1,5 h vor dem Maximum der Umgebungstemperatur. Unter Berücksichtigung der modellierten Temperaturdifferenz zwischen 50 mm und 1,5 m Höhe nach Formel (4-13) ergibt sich daraus eine Temperaturdifferenz von etwa 11 bis 12 K zwischen Erdbodenoberfläche und bodennaher Luft, die hier als konservative Abschätzung für das Temperaturmaximum der Erdbodenoberfläche mit $\Delta T = 11$ K herangezogen wird. Die Größenordnung

dieser Annahme wird durch die Messungen im Raum Modène (Frankreich) gestützt. Dort wurden Lufttemperaturen in verschiedenen Höhen erfasst, wobei sich eine Temperaturdifferenz von $9,0 \pm 2,9$ K zwischen 0 und 50 mm Höhe ergab (Anhang A.6). Da die Messungen in verschiedenen Höhen jeweils etwa zeitgleich stattfanden, werden hier nicht die maximalen Temperaturdifferenzen erfasst. Zudem wurden die Messungen im Mai durchgeführt und es ist, aufgrund der im Sommer stärkeren solaren Einstrahlung und der dadurch höheren Bodenerwärmung, davon auszugehen, dass die Temperaturdifferenz im August tendenziell größer ausfällt.

Der Temperaturverlauf des Erdbodens wird dementsprechend durch die Anpassung der Messdaten der Umgebungstemperatur in 50 mm Höhe approximiert. Dabei wird das Maximum um etwa 11 K erhöht und zeitlich um $-1,5$ h verschoben. Die Approximation erfolgt durch das Polynom 8. Grades nach Formel (4-12) und den in Tabelle 4-3 dargestellten Koeffizienten ($R^2 = 0,998$; RMSE = 0,60 K). Der Fit ist ausschließlich für eine Interpolation innerhalb des Messbereichs von 0–86400 s geeignet. In Abbildung 4-8 sind der abgeschätzte Temperaturverlauf der Erdbodenoberfläche sowie der Umgebungstemperatur in 50 mm Höhe, angenähert über das Polynom 8. Grades, in °C dargestellt.

Tabelle 4-3: Koeffizienten des Polynom 8. Grades zur Berechnung der Bodentemperatur

Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit
$a_{T,G}$	$2,9363 \cdot 10^2$	K	$d_{T,G}$	$-3,4027 \cdot 10^{-11}$	K s ⁻³	$g_{T,G}$	$6,3936 \cdot 10^{-25}$	K s ⁻⁶
$b_{T,G}$	$-1,0539 \cdot 10^{-3}$	K s ⁻¹	$e_{T,G}$	$1,8036 \cdot 10^{-15}$	K s ⁻⁴	$k_{T,G}$	$-4,3892 \cdot 10^{-30}$	K s ⁻⁷
$c_{T,G}$	$2,8843 \cdot 10^{-7}$	K s ⁻²	$f_{T,G}$	$-4,6994 \cdot 10^{-20}$	K s ⁻⁵	$m_{T,G}$	$1,2051 \cdot 10^{-35}$	K s ⁻⁸

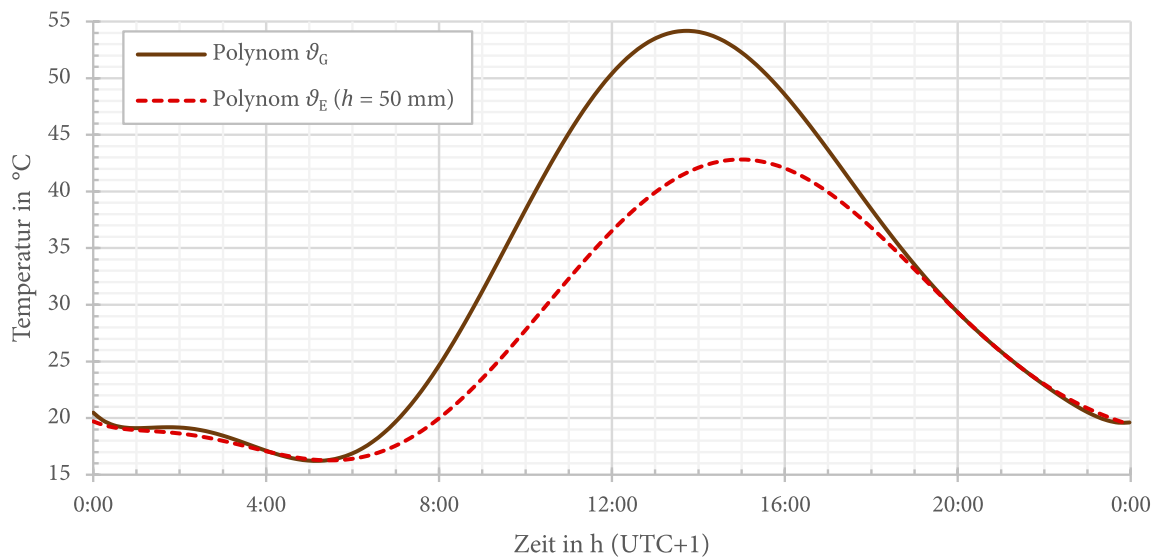


Abbildung 4-8: Temperaturverlauf der Erdbodenoberfläche

Nach Formel (4-12); basierend auf einer Messung in 50 mm Höhe im Habitat (gestrichelte rote Linie). Temperaturverlauf der Erdbodenoberfläche ϑ_G als durchgezogene braune Linie dargestellt.

4.2.2 Luft als umströmendes Fluid

Die Luft als umströmendes Fluid spielt bei diversen Komponenten eine Rolle. Im Folgenden werden die einzelnen Parameter erläutert, die sich aus den strömungsmechanischen und thermodynamischen Eigenschaften der strömenden Luft ableiten.

Bei der Verdunstung ist die relative Luftfeuchtigkeit φ ein maßgeblicher Parameter, der die Menge des verdunsteten Wassers beeinflusst. Bei der Konvektion sind sowohl die Luftgeschwindigkeit als auch die thermodynamischen Stoffeigenschaften von feuchter Luft von Bedeutung. Der für die Parameter relevante Temperaturbereich wird unter Berücksichtigung der Temperaturprofile der Umgebung, dargestellt in Abbildung 4-7, auf 10–60 °C festgelegt.

Relative Luftfeuchtigkeit

Wie in Teilabschnitt 2.7.1 beschrieben ist die relative Luftfeuchtigkeit φ die Menge an Wasser, die die Luft enthält im Verhältnis zur maximal möglichen Menge, bei einer gegebenen Temperatur. Sie ist somit ein dimensionsloses Maß für den Sättigungsgrad von Wasserdampf in der Luft. Da der Sättigungsdruck eine starke Temperaturabhängigkeit aufweist, siehe Formel (2-45), hängt auch die relative Luftfeuchtigkeit direkt von der Temperatur ab. In Abbildung 4-9 ist die relative Luftfeuchtigkeit (0,1–1,0 in 0,1-er Schritten) in Abhängigkeit der Temperatur dargestellt. Die Referenztemperatur ist jeweils 35 °C.

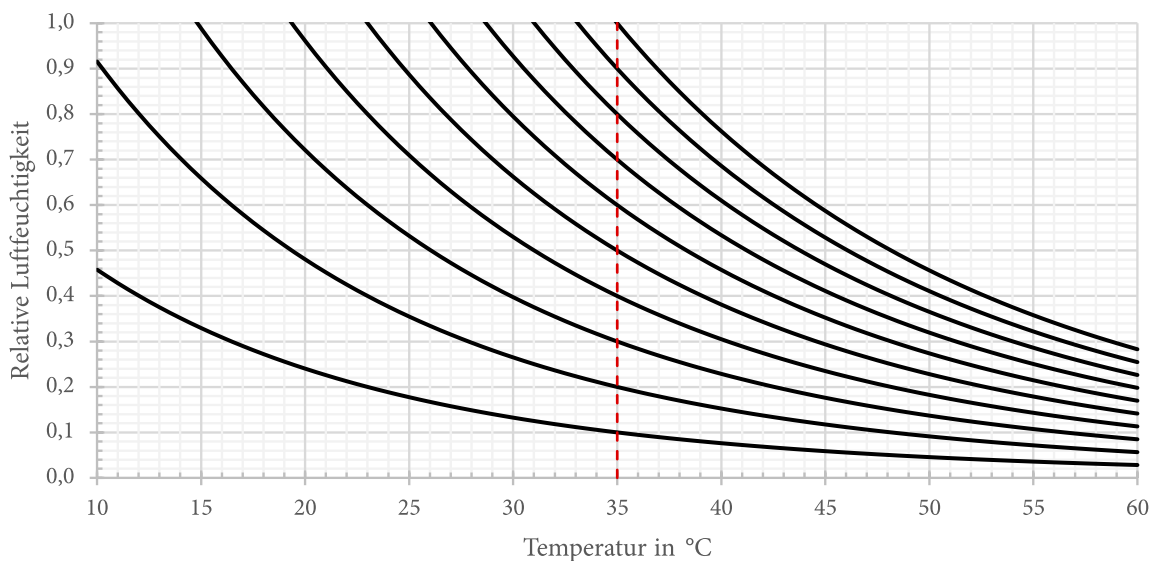


Abbildung 4-9: Relative Luftfeuchtigkeit als Funktion der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von nahezu trockener Luft ($\varphi = 0,1$; unterste schwarze Linie) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1,0$; oberste schwarze Linie) unterteilt in 0,1er-Schritte. Referenztemperatur ist jeweils 35 °C, dargestellt als senkrechte gestrichelte rote Linie.

Um die relative Feuchte in der Simulation abzubilden, wird zum Start der Simulation eine relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit einer Temperatur angegeben. Unter Annahme, dass die Wasserbeladung x über den Tag konstant bleibt, wird die relative Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit der Umgebungstemperatur ermittelt. Dazu wird Formel (2-44) nach φ umgestellt:

$$\varphi = \frac{R_v p x}{R_a p_{s,v} + R_v p_{s,v} x}. \quad (4-15)$$

In Abbildung 4-10 ist der zeitliche Verlauf der relativen Luftfeuchtigkeit in Abhängigkeit des Sättigungsdruck $p_{s,v}$ und der Temperaturverlauf der Umgebung in einer Höhe von 50 mm dargestellt. Als Anfangsbedingung wird eine relative Luftfeuchtigkeit von 20 % bei einer Temperatur von 20 °C angenommen, was im Folgenden als *trockene Atmosphärenbedingung* bezeichnet wird. Eine relative Luftfeuchtigkeit von 80 % bei ebenfalls 20 °C wird entsprechend als *feuchte Atmosphärenbedingung* definiert.

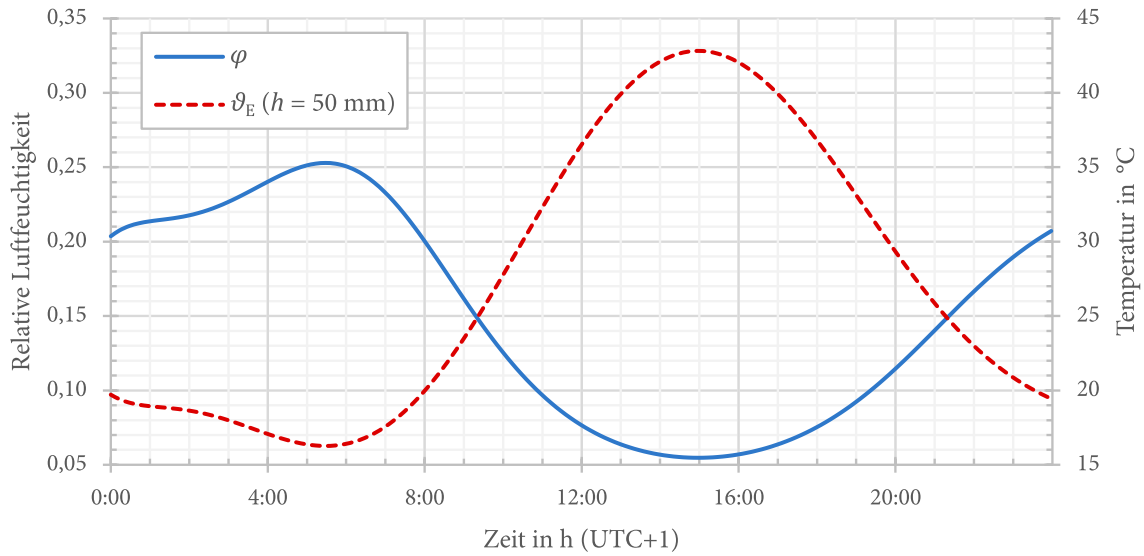


Abbildung 4-10: Verlauf der relativen Luftfeuchtigkeit

Dargestellt als durchgezogene blaue Linie; Temperaturverlauf der Umgebung mit einem Abstand von 50 mm zum Boden (gestrichelte rote Linie). Startangabe der relativen Luftfeuchtigkeit ist 20 % bei 20 °C.

Luftgeschwindigkeit

Die Fluidgeschwindigkeit, in diesem Fall die Luftgeschwindigkeit v_{air} ist maßgeblich für die Konvektion. Die Luftgeschwindigkeit in einer bodennahen Grenzschicht, in der sich die Schnecken größtenteils aufhalten, wird maßgeblich durch die Oberflächenrauigkeit des Erdbodens beeinflusst. Vegetation, Gebäude oder andere Strukturen erzeugen Reibung, die den Wind in Bodennähe abbremst. Mit zunehmender Höhe h nimmt der Einfluss dieser Hindernisse ab, sodass sich oberhalb der Rauigkeitselemente ein charakteristisches logarithmisches Windprofil ausbildet (Foken und Mauder, 2024). Die mittlere, horizontale Luftgeschwindigkeit kann nach Foken und Mauder (2024) wie folgt beschrieben werden:

$$\langle u \rangle = \frac{u_*}{\kappa} \ln \left(\frac{h - d}{h_0} \right), \quad (4-16)$$

mit der Schubspannungsgeschwindigkeit u_* , der Kármán-Konstante κ , der Versetzungshöhe d und der Rauigkeitslänge h_0 . Die Kármán-Konstante ist eine dimensionslose empirische Konstante der turbulenten Grenzschicht und beschreibt die logarithmische Geschwindigkeitsverteilung in Bodennähe. Die Schubspannungsgeschwindigkeit u_* ist definiert als die Wurzel aus

Schubspannung an der Oberfläche, verursacht durch Reibungskräfte zwischen Luftströmung und Oberfläche, geteilt durch die Luftdichte ($u_* = \sqrt{\tau/\rho}$). Dieser Wert ist somit ein Maß für die mittlere Wirbelgeschwindigkeit (Monteith und Unsworth, 2013) und variiert mit der Rauigkeit der Oberfläche und der Luftgeschwindigkeit. In der Regel wird dieser durch Messungen in verschiedenen Höhen bestimmt. Bei einigen Oberflächen, wie beispielsweise bei Feldfrüchten oder Wäldern, kann die Bodenoberfläche nicht als geeignete Referenz für die Grenzschicht herangezogen werden. In diesem Fall ist eine Verschiebung der Referenzhöhe um den Betrag der Versetzungshöhe d erforderlich (Monteith und Unsworth, 2013).

Formel (4-16) gilt nur für den Impulstransport bei neutraler Stabilität. Neutrale Stabilität liegt vor, wenn die Temperaturänderung mit der Höhe dem atmosphärischen Temperaturgradient entspricht. Unter diesen Bedingungen entstehen Turbulenzen in der Grenzschicht ausschließlich durch mechanische Ursachen (Windscherung), nicht durch thermische (natürliche) Konvektion (Monteith und Unsworth, 2013). Da diese Bedingung im vorliegenden Fall nicht vorausgesetzt werden kann, ist Formel (4-16) nur eingeschränkt anwendbar. Der über den Tag aufgeheizte Boden sorgt zusätzlich für Auftrieb und eine höhere Turbulenz in der bodennahen Grenzschicht, der resultierende Fall wird instabile Schichtung genannt (Foken und Mauder, 2024). Eine gängige Beschreibung instabiler Schichtungen ist die Monin-Obukhovsche Ähnlichkeitstheorie (Monin-Obukhov Similarity Theory, MOST; Monin und Obukhov (1954)). Bei dieser Theorie wird Formel (4-16) um einen Korrektur-Term ψ_M erweitert:

$$\langle u \rangle = \frac{u_*}{\kappa} \ln \left(\frac{h-d}{h_0} - \psi_M \right). \quad (4-17)$$

Der Korrektur-Term ψ_M ist im instabilen Fall nach Foken und Mauder (2024) folgendermaßen definiert:

$$\psi_M = 2 \ln \left(\frac{1+x_*}{2} \right) + \ln \left(\frac{1+x_*^2}{2} \right) - 2 \arctan(x_*) + \frac{\pi}{2}, \quad (4-18)$$

mit $x_* = (1 - 19,3 h/L_*)^{1/4}$. Die Variable L_* ist die sogenannte Obukhov-Länge (Monin und Obukhov, 1954) die das Verhältnis aus mechanischer und thermischer Turbulenzerzeugung beschreibt (Monteith und Unsworth, 2013) und wie folgt beschrieben werden kann:

$$L_* = - \frac{u_*^3 \rho c_p T}{\kappa g \dot{q}_H}, \quad (4-19)$$

mit der Dichte ρ in kg m^{-3} , spezifische Wärmekapazität c_p in $\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$ und Temperatur T in K der Luft, der Erdbeschleunigung g und der turbulenten Wärmestromdichte $\dot{q}_H$ in W m^{-2} . Ist die Wärmestromdichte nach oben gerichtet, die bodennahe Luft also wärmer, dann ist $\dot{q}_H$ positiv und die Obukhov-Länge per Definition negativ. Die Obukhov-Länge ist somit auch eine Maß für die Art der Schichtung ($L_* < 0$: instabile Schichtung; $L_* > 0$: stabile Schichtung; $L_* \rightarrow \pm\infty$: neutrale Schichtung, da $\dot{q}_H \ll 1$).

In der Literatur sind verschiedene Werte (0,35–0,43) für die Kármán-Konstante angegeben. Foken und Mauder (2024) empfehlen den Wert $\kappa = 0,40$ nach Högström (1996), welcher in dieser

Arbeit verwendet wird. Für Flächen mit spärlicher Vegetation, wie sie im Habitat gegeben sind, ist die Rauigkeitslänge h_0 mit 0,02 m gegeben (Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit, 2021). Da im typischen Habitat kaum Bewuchs vorhanden ist, ist eine Verschiebung der Referenzhöhe nicht notwendig und die Versetzungshöhe kann mit $d = 0$ m angenommen werden. Durch den deutlich erwärmten Boden kann von einer sehr labilen Schichtung in unmittelbarer Bodennähe ausgegangen werden. Bei einer Rauigkeitslänge $h_0 = 0,02$ m wird eine Obukhov-Länge $L_* = -8$ m abgeschätzt (Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit, 2021). Über kurzbewachsenen Agrarflächen liegen typische Werte für die Schubspannungsgeschwindigkeit u_* bei 0,2–0,4 m s⁻¹ (Foken und Mauder, 2024; Stull, 1988). Unter Berücksichtigung von Geschwindigkeitsmessungen ($n = 6$) im Habitat in verschiedenen Höhen (10 mm bis 1 m) ist ein Wert von 0,2 m s⁻¹ für die Schubspannungsgeschwindigkeit plausibel. In Abbildung 4-11 sind die berechneten und gemessenen Luftgeschwindigkeiten in Abhängigkeit der Höhe dargestellt. Die Datenpunkte der verschiedenen Messungen im Habitat sind als unterschiedliche Symbole dargestellt. Die Messdaten lassen sich durch Exponentialfunktionen approximieren ($R^2 = 0,555–0,920$): $h(v) = h_{0,v} e^{C_{h,v} v}$ und sind als gestrichelte dünne Linie in der jeweiligen Farbe dargestellt. Die Messdaten, die Koeffizienten $h_{0,v}$ und $C_{h,v}$ zu den jeweiligen Messdaten und die Bestimmtheitsmaße der Approximationen sind in Anhang A.6 aufgeführt. Alle für die Berechnungen der mittleren Luftgeschwindigkeit nach Formel (4-17) verwendeten Koeffizienten sind in Tabelle 4-4 aufgeführt.

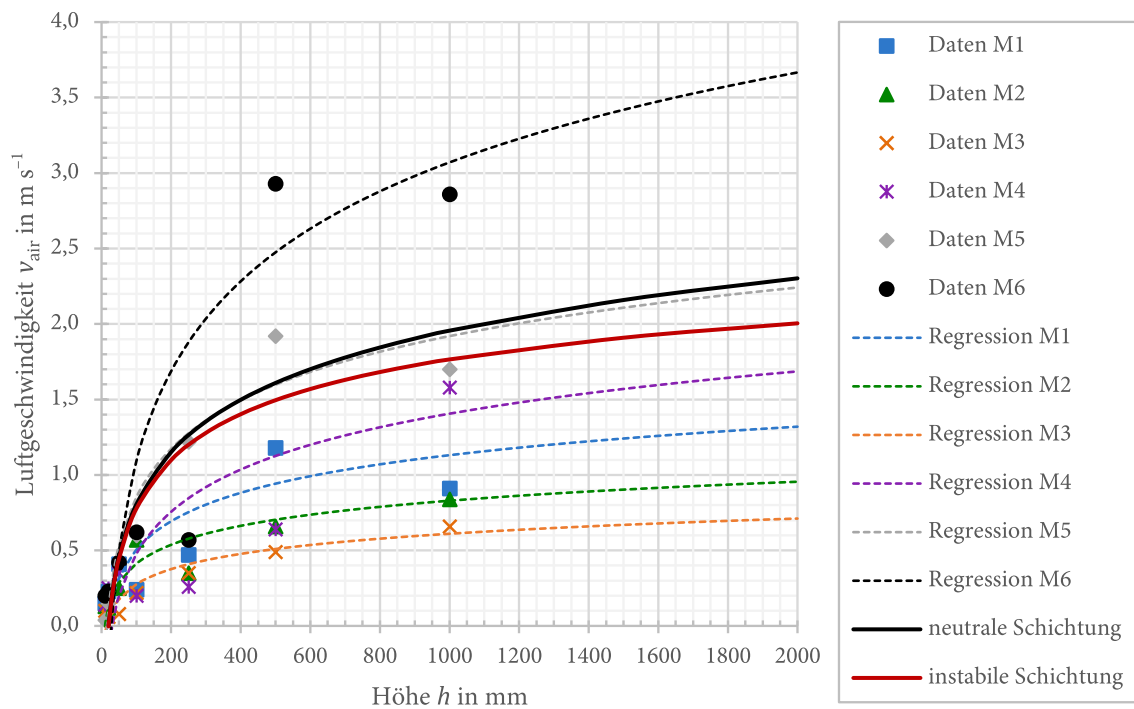


Abbildung 4-11: Luftgeschwindigkeit in Abhängigkeit der Höhe

Darstellung der neutralen Schichtung nach Formel (4-16) als schwarze Linie und der instabile Schichtung nach Formel (4-17) als rote Linie. Die Daten der sechs Messungen im Habitat an verschiedenen Standorten sind durch unterschiedliche Symbole gekennzeichnet. Die zugehörigen Regressionen dazu sind als gestrichelte Linien dargestellt und die Regressionenkoeffizienten sind in Anhang A.6 aufgeführt.

Tabelle 4-4: Koeffizienten zur Berechnung der Luftgeschwindigkeit bei instabiler Schichtung

Koeffizient	Formelzeichen	Zahlenwert	Einheit
Rauigkeitslänge	h_0	0,02	m
Versetzungshöhe	d	0,00	m
Obukhov-Länge	L_*	-8,00	m
Schubspannungsgeschwindigkeit	u_*	0,20	m s ⁻¹

Für den in der Simulation berücksichtigten instabilen Fall ergibt sich aus dem festgelegten Höhenbereich $h \in [30; 2000]$ mm ein Bereich der Luftgeschwindigkeit $v_{\text{air}} \in [0,2; 2,0]$ m s⁻¹.

Thermodynamische Stoffeigenschaften von feuchter Luft

Im folgenden Abschnitt werden die in Abschnitt 2.7 erläuterten Grundlagen der feuchten Luft auf den untersuchten Temperaturbereich angewandt und daraus die, für das Simulationsmodell, relevanten thermodynamischen Stoffeigenschaften der feuchten Luft abgeleitet.

Spezifische Wärmekapazität

Wie bereits in Abschnitt 2.7 beschrieben, kann die spezifische Wärmekapazität von Luft $c_{p,a}$ und Wasserdampf $c_{p,v}$ aufgrund der geringen Änderungen der Werte, in gewissen Temperaturbereichen, als konstant angenommen werden. Diese Annahme beruht auf den Tabellenwerten und den Berechnungen der spez. Wärmekapazitäten nach *VDI-Wärmeatlas* (2013) im untersuchten Temperaturbereich (10–60 °C bei $p = 1$ bar). Die errechneten Werte für $c_{p,a}$ steigen von 1004,9 J kg⁻¹ K⁻¹ bei 10 °C auf 1008,4 J kg⁻¹ K⁻¹ bei 60 °C und für $c_{p,v}$ von 1868,0 J kg⁻¹ K⁻¹ bei 10 °C auf 1875,8 J kg⁻¹ K⁻¹ bei 60 °C (berechnet nach Formel (A-18) in Anhang A.7). Da die Änderungen kleiner als 0,5 % sind, ist die getroffene Annahme plausibel. Im Folgenden werden die mittleren spez. Wärmekapazitäten des gewählten Temperaturbereichs verwendet. In Tabelle 4-5 sind die gewählten spezifischen Wärmekapazitäten sowie weitere für die folgenden Berechnungen verwendeten physikalischen Stoffgrößen der Einzelkomponenten trockene Luft und Wasserdampf aufgeführt.

Tabelle 4-5: Physikalische Stoffgrößen zur Berechnung der Stoffeigenschaften von feuchter Luft

Physikalische Stoffgröße	Formelzeichen	Zahlenwert	Einheit
Molare Masse trockene Luft	M_a	$28,9586 \cdot 10^{-3}$	kg mol ⁻¹
Molare Masse Wasser(-dampf)	M_v	$18,1053 \cdot 10^{-3}$	kg mol ⁻¹
Spez. Gaskonstante trockene Luft	R_a	$2,8712 \cdot 10^2$	J kg ⁻¹ K ⁻¹
Spez. Gaskonstante Wasserdampf	R_v	$4,6152 \cdot 10^2$	J kg ⁻¹ K ⁻¹
Spez. Wärmekapazität trockene Luft	$c_{p,a}$	$1,0062 \cdot 10^3$	J kg ⁻¹ K ⁻¹
Spez. Wärmekapazität Wasserdampf	$c_{p,v}$	$1,8704 \cdot 10^3$	J kg ⁻¹ K ⁻¹

In Abbildung 4-12 ist der Verlauf der spezifische Wärmekapazität von feuchter Luft bei verschiedenen relativen Feuchten in Abhängigkeit der Temperatur dargestellt. Grundlage der Berechnung ist Formel (2-54) aus Teilabschnitt 2.7.1 mit den physikalischen Stoffgrößen aus Tabelle 4-5.

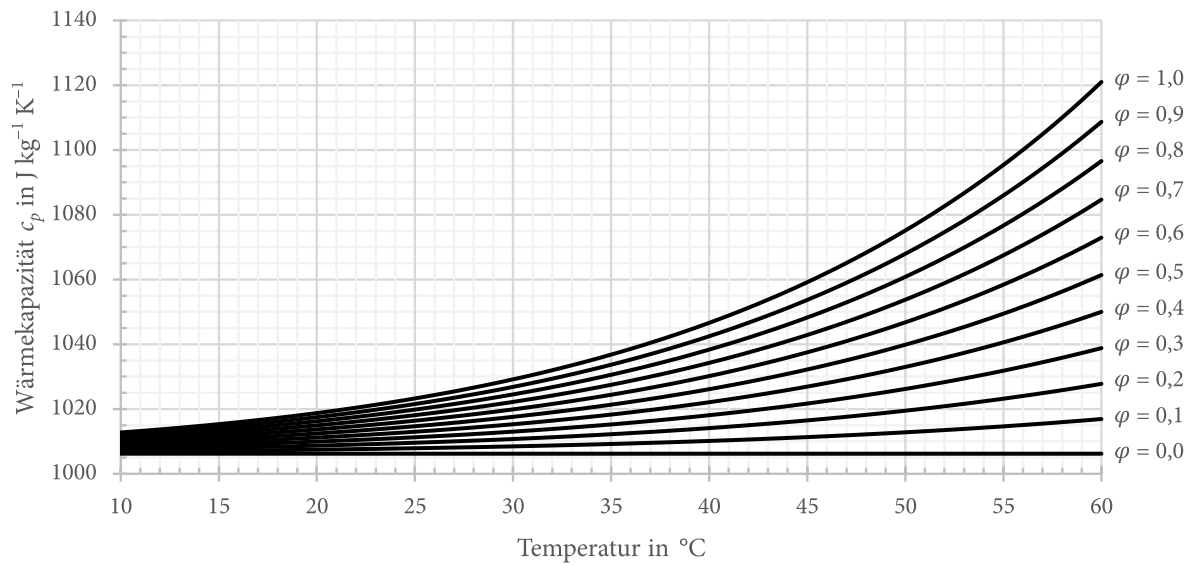


Abbildung 4-12: Spezifische Wärmekapazität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von trockener Luft ($\varphi = 0,0$) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1,0$).

Dichte

Die Dichte von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur bei verschiedenen relativen Feuchten, berechnet nach Formel (2-56), ist in Abbildung 4-13 dargestellt.

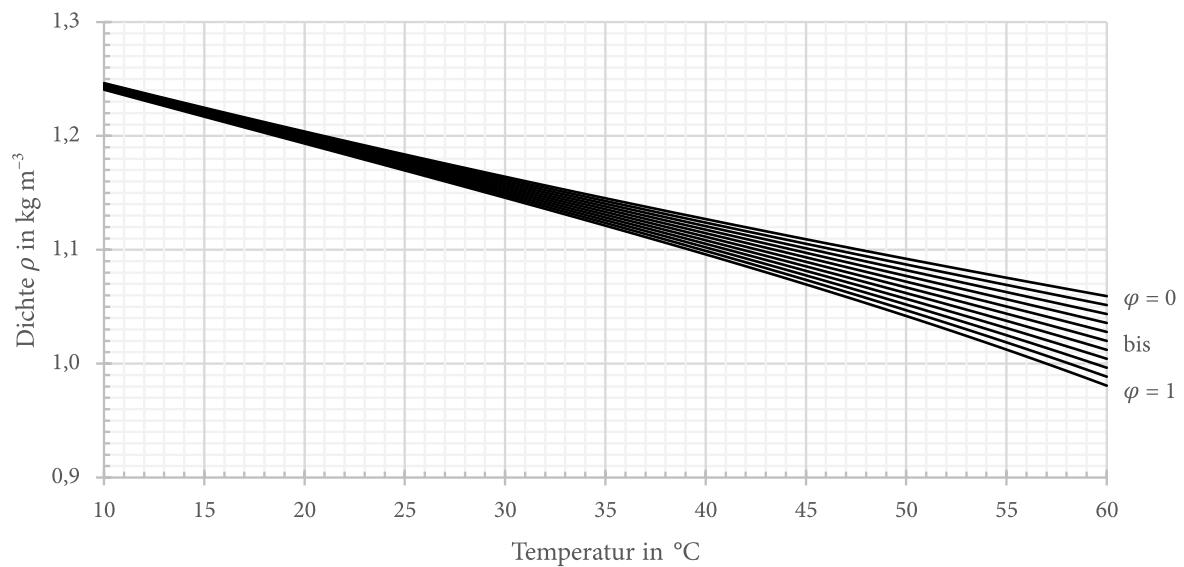


Abbildung 4-13: Dichte von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von trockener Luft ($\varphi = 0$; oberste schwarze Linie) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1$; unterste schwarze Linie) unterteilt in 0,1er-Schritte.

Kinematische Viskosität

Wie bereits in Teilabschnitt 2.6.3 dargestellt, ist die kinematische Viskosität als Verhältnis von dynamischer Viskosität zur Dichte definiert. Um die dynamische Viskosität zu ermitteln, wird der erweiterte Mischungsansatz nach Studnikov (1970), siehe Formel (2-65), gewählt. Die einzelnen Komponenten der Stoffe werden dabei über das semi-empirische Sutherland-Modell, siehe Formel (2-60), mit den stoffspezifischen Referenzwerten (White, 2006), dargestellt in Tabelle 4-6, ermittelt.

Tabelle 4-6: Stoffspez. Referenzwerte zur Berechnung der dyn. Viskosität nach Sutherland

Physikalische Stoffgröße	Formelzeichen	Zahlenwert	Einheit
Referenzwert dynamischer Viskosität trockene Luft	$\eta_{0,a}$	$17,16 \cdot 10^{-6}$	Pa s
Referenzwert dynamischer Viskosität Wasserdampf	$\eta_{0,v}$	$11,20 \cdot 10^{-6}$	Pa s
Referenzwert Temperatur dyn. Viskosität Wasserdampf	$T_{\eta_{0,v}}$	350	K
Referenzwert Temperatur dyn. Viskosität trockene Luft	$T_{\eta_{0,a}}$	273	K
Sutherland-Konstante dyn. Viskosität trockene Luft	$S_{\eta,a}$	111	K
Sutherland-Konstante dyn. Viskosität Wasserdampf	$S_{\eta,v}$	1064	K

Die dynamische und kinematische Viskosität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur bei verschiedenen relativen Feuchten sind in Abbildung 4-14 und Abbildung 4-15 dargestellt. In Anhang A.8 ist die dynamische Viskosität zusammen mit Messdaten aus Hochrainer und Munczak (1966), Kestin und Whitelaw (1964), Mason und Monchick (1965) sowie Vargaftik (1983) in vergrößerter Darstellung gezeigt.

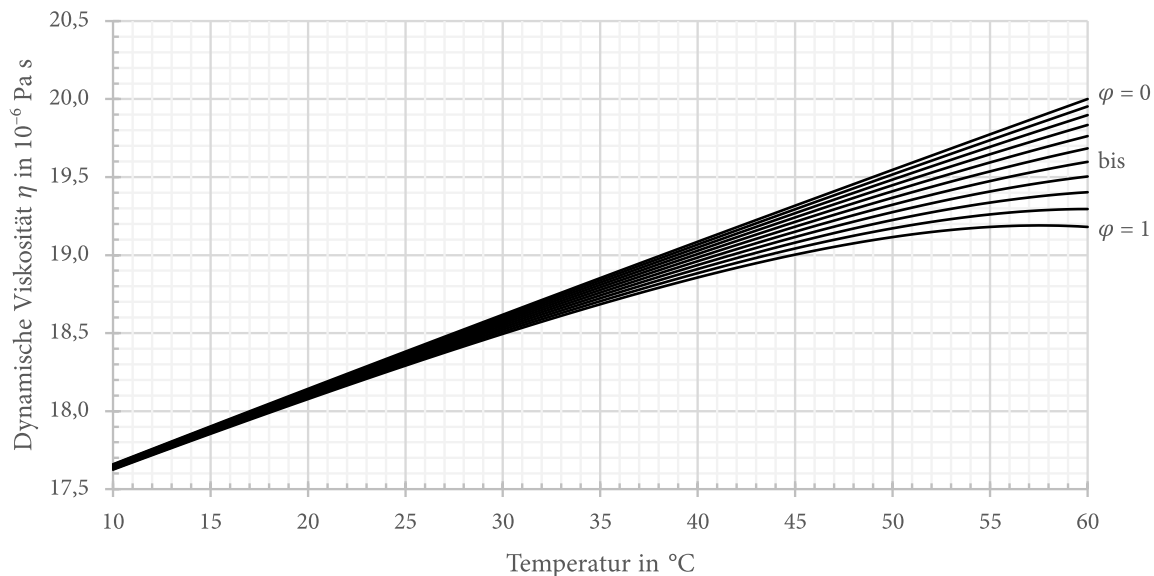


Abbildung 4-14: Dynamische Viskosität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von trockener Luft ($\varphi = 0$; oberste schwarze Linie) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1$; unterste schwarze Linie) unterteilt in 0,1er-Schritte.

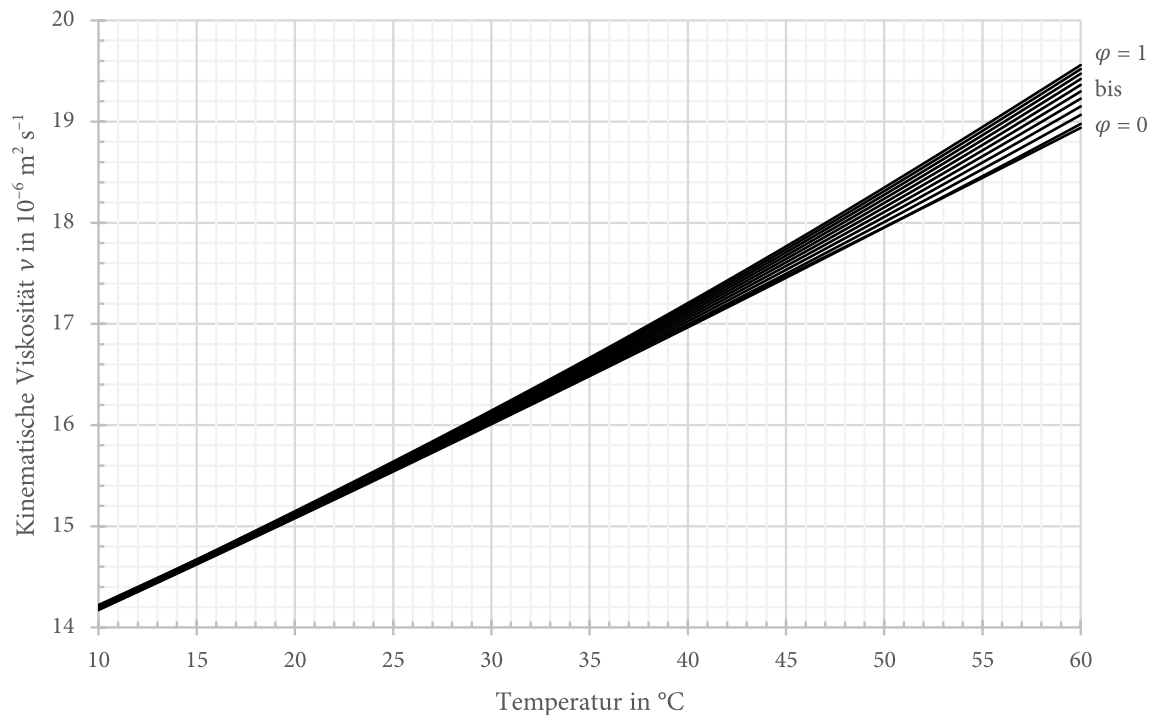


Abbildung 4-15: Kinematische Viskosität von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von trockener Luft ($\varphi = 0$; unterste schwarze Linie) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1$; oberste schwarze Linie) unterteilt in 0,1er-Schritte.

Wärmeleitfähigkeit

Zur Bestimmung der Wärmeleitfähigkeit von feuchter Luft wird, analog zur dynamischen Viskosität, ein erweiterter Mischungsansatz (Lehman, 1957), siehe Formel (2-72), gewählt. Die einzelnen Komponenten der Stoffe werden dabei über das semi-empirische Sutherland-Modell, siehe Formel (2-68), mit den stoffspezifischen Referenzwerten (White, 2006), dargestellt in Tabelle 4-7, ermittelt. Die daraus ermittelte Wärmeleitfähigkeit in Abhängigkeit der Temperatur bei verschiedenen relativen Luftfeuchtigkeiten ist in Abbildung 4-16 dargestellt.

Tabelle 4-7: Stoffspez. Referenzwerte zur Berechnung der Wärmekapazität nach Sutherland

Physikalische Stoffgröße	Formelzeichen	Zahlenwert	Einheit
Referenzwert Wärmeleitfähigkeit trockene Luft	$\lambda_{0,a}$	$2,41 \cdot 10^{-2}$	$\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$
Referenzwert Wärmeleitfähigkeit Wasserdampf	$\lambda_{0,v}$	$1,81 \cdot 10^{-2}$	$\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$
Referenzwert Temperatur Wärmeleitfähigkeit trockene Luft	$T_{\lambda 0,a}$	273	K
Referenzwert Temperatur Wärmeleitfähigkeit Wasserdampf	$T_{\lambda 0,v}$	300	K
Sutherland-Konstante Wärmeleitfähigkeit Wasserdampf	$S_{\lambda,v}$	2200	K
Sutherland-Konstante Wärmeleitfähigkeit trockene Luft	$S_{\lambda,a}$	194	K

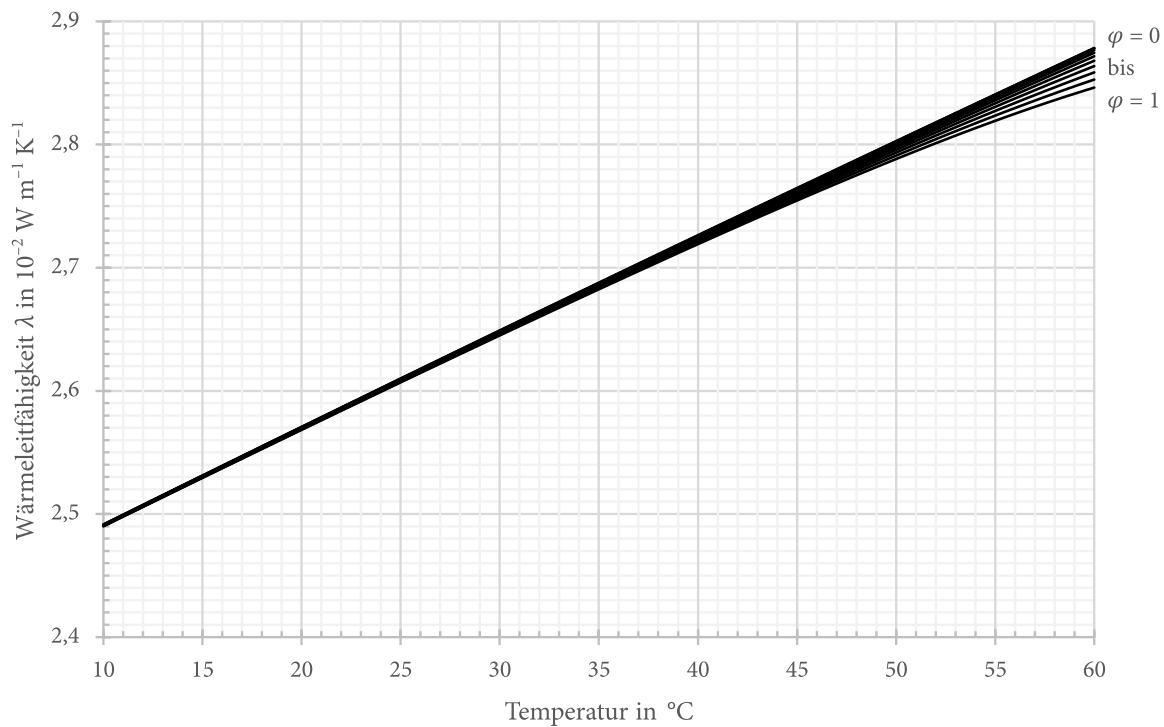


Abbildung 4-16: Wärmeleitfähigkeit von feuchter Luft in Abhängigkeit der Temperatur

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen der feuchten Luft, von trockener Luft ($\varphi = 0$; oberste schwarze Linie) bis zu gesättigter feuchter Luft ($\varphi = 1$; unterste schwarze Linie) unterteilt in 0,1er-Schritte.

4.3 Wärmestrahlung als Simulationskomponente

Neben Wärmeleitung und Konvektion stellt die Wärmestrahlung einen zentralen Mechanismus des Energietransfers dar. Für den Wärmehaushalt der Schnecke ist die Wärmestrahlung von besonderer Bedeutung, da sowohl ein Energieeintrag durch solare Strahlung als auch ein Energieaustausch mit der Umgebung erfolgt. Um die in Teilabschnitt 2.6.2 beschriebene Wärmestrahlung in die Simulation einzubeziehen, müssen die verschiedenen Komponenten für die drei relevanten Fälle – direkte bzw. indirekte Sonnenstrahlung, Abstrahlung der Umgebung, sowie Eigenstrahlung der Schnecke – ermittelt werden. Mit Formel (2-33) lässt sich die Wärmestrahlung allgemein von einem auf einen anderen Körper berechnen. Für die genannten Fälle ist daher jeweils die Strahlungsaustauschzahl C_{12} als Produkt aus Emissionsgrad ε und Sichtfaktor ξ zu bestimmen. Ziel ist es die, die resultierenden Wärmeströme zu quantifizieren und ihre Wirkung auf die Energiebilanz der Schnecke im Simulationsmodell abzubilden.

Im Folgenden wird von kurzweiliger und langweiliger Strahlung die Rede sein. Als kurzweilige Strahlung wird Strahlung im UV-Bereich ($\lambda < 0,380 \mu\text{m}$) und im sichtbaren Bereich ($0,380 \mu\text{m} \leq \lambda \leq 0,780 \mu\text{m}$), und als langweilige Strahlung wird Strahlung im Infraroten Bereich ($\lambda > 0,780 \mu\text{m}$) bezeichnet (Foken und Mauder, 2024).

Absorptions- und Emissionskoeffizient

Im Allgemeinen ist der Emissionsgrad eines bestimmten Materials, wie bereits in Teilabschnitt 2.6.2 beschrieben, abhängig von der Temperatur des Körpers, der Richtung der Wellenlänge der ausfallenden Strahlung und von der Oberflächenbeschaffenheit (Modest, 2013; *VDI-Wärmeatlas*, 2013). Ist der Emissionsgrad eines Körpers kleiner eins und über alle Wellenlängen hinweg konstant, so wird dieser als grauer Strahler bezeichnet. Ein solcher Strahler emittiert bei gegebener Temperatur über das gesamte Spektrum hinweg denselben Anteil der Strahlung eines schwarzen Strahlers bei gleicher Temperatur.

Im Folgenden wird angenommen, dass alle betrachteten Körper als graue Strahler beschrieben werden können. Die Temperaturabhängigkeit des Emissionsgrads kann dabei zusätzlich vernachlässigt werden, da nur ein sehr kleiner Temperaturbereich betrachtet wird und die damit verbundenen Änderungen des Emissionsgrads vernachlässigbar klein sind.

Die Emissionsgrade, die bei der Simulation relevant sind, sind sowohl der des Erdbodens ε_G als auch der der Schnecke ε_S . Der Emissionsgrad des Erdbodens hängt zusätzlich von der Oberflächenfeuchtigkeit, der Vegetation und der Materialzusammensetzung ab und liegt im Bereich von 0,8–1,0 (Panwar und Kleidon, 2022). Trigo *et al.* (2008) untersuchten die Emissionsgrade verschiedener Erdoberflächen im Wellenlängenbereich von 3 bis 14 μm . Eine Erdoberfläche, die karg oder spärlich bewachsen ist hat im einen Emissionsgrad von 0,927, während der Emissionsgrad des Erdbodens in Buschlandschaften und Graslandschaften 0,957 ist. Ähnliche Werte fassen Humes *et al.* (1994) zusammen; für teilweisebedecktes Grasland liegt der Emissionsgrad bei 0,956, bei teilweise bedecktem Buschland bei 0,976 und bei kurzem Gras 0,981, im Wellenlängenbereich von 8 bis 14 μm . Im Folgenden wird für den Emissionsgrad des Erdbodens $\varepsilon_G = 0,95$ angenommen.

Der Absorptionsgrad (= Emissionsgrad) der Schneckenschale von *T. pisana* variiert je nach Pigmentierung (Abbildung 1-2). Zur Bestimmung des Absorptionsgrads wurden spektral aufgelöste Absorptionsmessungen in einer Ulbrichtkugel an der Universität Stuttgart durch Dr. Bruno Gompf und Athulya George durchgeführt. Als Referenzprobe ($\alpha = 0$) wurde Spectralon verwendet. Dabei wurde der Wellenlängenbereich von 380–1550 nm untersucht. Die Messungen wurden mit High-Power LEDs bei 385, 530, 660, 880, 940, 1100, 1300 und 1550 nm durchgeführt. Zur Berücksichtigung der spektralen Verteilung der solaren Einstrahlung wurde das Absorptionsverhalten der Schneckenschalen mit dem standardisierten AM 1,5-Sonnenspektrum gewichtet. Hierbei wurde die wellenlängenabhängige Absorption mit der entsprechenden spektralen Intensität multipliziert und über den relevanten Wellenlängenbereich integriert. Daraus ergibt sich ein effektiver Absorptionsgrad, der die reale solare Einstrahlung berücksichtigt. Für helle Schneckenschalen (Abbildung 4-17A) beträgt der Absorptionsgrad $\alpha_S = 0,56$, während hell pigmentierte Schneckenschalen (Abbildung 4-17B) einen Absorptionsgrad von $\alpha_S = 0,63$ und dunkel

pigmentierte Schneckenschalen (Abbildung 4-17C) einen Absorptionsgrad von $\alpha_S = 0,69$ aufweisen (Gompf, unveröffentlicht).



Abbildung 4-17: Verschiedene Farbmorphen der Art *Theba pisana*

Die Schalen stammen aus **A:** Huesca, Ballobar, Spanien (41,6205° N, 0,1948° O), **B:** Montfavet, Provence-Alpes-Côte d'Azur, Frankreich (43,9159° N, 4,8960° O) und **C:** Freshwater West, Pembrokeshire, United Kingdom (51,6535° N, 5,0577° W). Unveröffentlichtes Foto von Bruno Gompf, eigene Bearbeitung.

4.3.1 Solare Wärmestrahlung

Außerhalb der Atmosphäre erreicht die Erde eine solare Strahlung, die als extraterrestrische Strahlung bezeichnet wird. Ihre Intensität schwankt im Jahresverlauf aufgrund der elliptischen Form der Erdumlaufbahn. Im Mittel wird die extraterrestrische Strahlung als Solarkonstante $I_{SC} = 1361 \text{ W m}^{-2}$ (Mamajek *et al.*, 2015), integriert über den gesamten Wellenlängenbereich, angegeben. Die Strahlung, die an einem bestimmten Ort auf der Erdoberfläche auftritt, hängt sowohl vom Sonnenstand (geografische Lage, Jahreszeit, Uhrzeit) als auch von der aktuellen Wetterlage (Bewölkung, Aerosole) ab (Iqbal, 1983). Für die vorliegende Simulation ist die sogenannte globale Strahlung G (kurzwellige Strahlung) von Relevanz. Sie entspricht der Summe der gesamten solaren Strahlung, die auf eine Fläche an der Erdoberfläche einfällt, und setzt sich aus der direkten Strahlung B (Beam Radiation; kurzwellig) der Sonne und der diffusen Strahlung D zusammen, die ebenfalls kurzwellig ist. Die globale Strahlung hat bereits den überwiegenden Teil der Atmosphäre durchquert. Daher sind atmosphärische Einflussfaktoren wie Reflektion, die durch den Einfallswinkel bestimmte effektive Schichtdicke der Atmosphäre sowie Wetterphänomene bereits in der globalen Strahlung enthalten. Zusätzlich zu direkter und diffuser Strahlung wird in der Simulation auch die am Erdboden reflektierte Strahlung R (kurzwellig) berücksichtigt. Diese entsteht aus dem Anteil der globalen Strahlung, der an der Erdoberfläche reflektiert wird. In Abbildung 4-18 sind die Strahlungskomponenten der solaren Wärmestrahlung schematisch dargestellt.

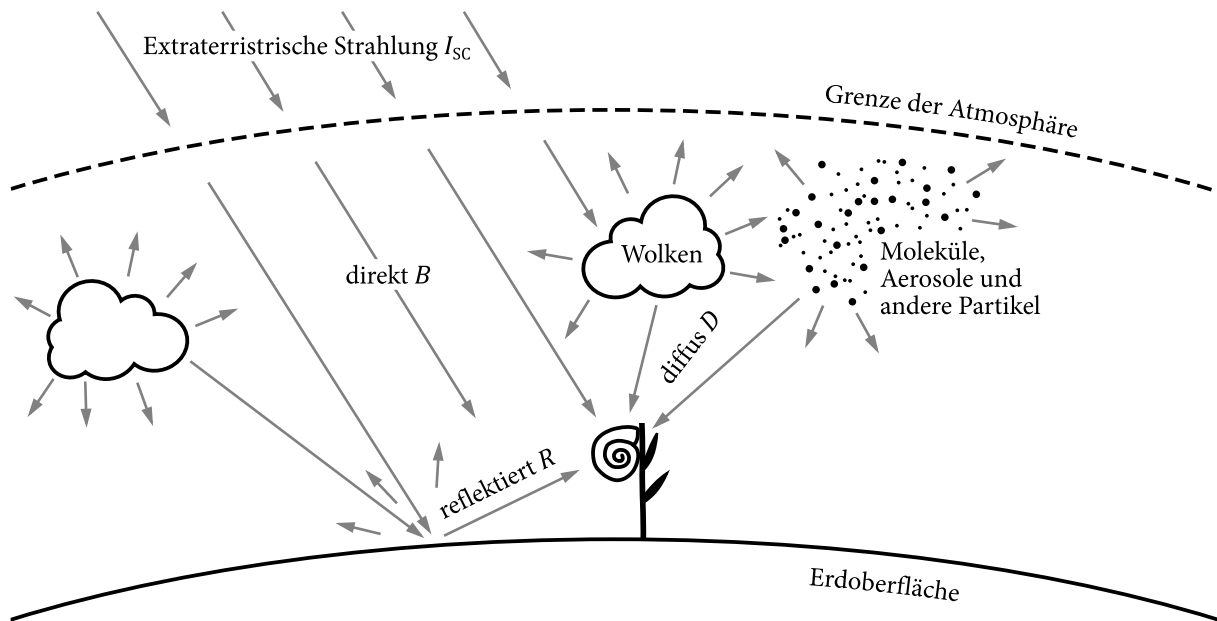


Abbildung 4-18: Auf der Erde ankommende solare Wärmestrahlung

Direkte und globale Strahlung

Die direkte Strahlung der Sonne, die auf der Erde ankommt, kann aufgrund der großen Entfernung der Sonne als parallel angenommen werden, d.h. alle Strahlen treffen aus nahezu derselben Richtung ein und die senkrechte (projizierte) Fläche dazu ist relevant. Der direkte Wärmestrom ergibt sich dementsprechend zu

$$\dot{Q}_{\text{dir}} = \alpha_S A_S B, \quad (4-20)$$

mit dem Absorptionskoeffizienten der Schnecke α_S und der projizierten Fläche der Schnecke A_S . Um die Strahlungsrichtung an einem gegebenen Ort auf der Erde zu einer bestimmten Zeit zu berechnen, werden der Sonnenzenitwinkel θ_z und der Azimut ψ benötigt. Diese sind in Abschnitt 2.8 erläutert und in Abbildung 2-6 dargestellt. Ist die Orientierung der Schnecke (Ellipse) im Raum bekannt, kann mithilfe des Strahlvektors der Sonne (Formel (2-73)) die projizierte Fläche der Schneckenschale mit Formel (4-6) berechnet werden.

Die diffuse und reflektierte solare Strahlung weisen keine Richtungsabhängigkeit auf (Abbildung 4-18) und somit ist die Fläche, die für diese beiden Komponenten der solaren Strahlung relevant ist, die gesamte Oberfläche O_S der Schneckenschale.

Diffuse Strahlung

Die diffuse Strahlung entsteht durch Streuung der gesamten solaren Strahlung an Molekülen, Aerosolen, Wolken und anderen Partikeln in der Atmosphäre. Während ein Teil der solaren Strahlung die Erde als direkte Strahlung erreicht, wird ein anderer Teil, je nach Partikelgröße, durch Rayleigh- und Mie-Streuung in verschiedene Richtungen umgelenkt. Die Rayleigh-Streuung erfolgt an Luftmolekülen und ist stark wellenlängenabhängig, wodurch insbesondere

kurzwellige (blaue) Strahlung stärker gestreut wird. Die Mie-Streuung wird dagegen von größeren Partikeln wie Staub, Rauch oder Wassertropfen verursacht und ist weitgehend unabhängig von der Wellenlänge (Badescu, 2008; Iqbal, 1983). Durch diese Prozesse gelangt Strahlung aus allen Richtungen des Himmels auf die Erdoberfläche, auch in Bereichen, die nicht direkt von der Sonne bestrahlt werden. Der Anteil der diffusen Strahlung an der globalen Strahlung hängt, wie bereits erwähnt, maßgeblich von der atmosphärischen Transparenz, dem Aerosolgehalt und der Bewölkung ab. Unter klaren Himmelsbedingungen kann der diffuse Anteil unter 10 % der globalen Strahlung betragen, während er bei starker Bewölkung nahezu vollständig der globalen Strahlung entspricht (Chesnoiu *et al.*, 2024). Der Wärmestrom basierend aus der diffusen Strahlung kann wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{diff}} = \alpha_S \xi_{\text{AS}} O_S D, \quad (4-21)$$

mit dem Sichtfaktor ξ_{AS} der Atmosphäre auf die Schnecke.

Reflektierte Strahlung

Die an der Erdoberfläche reflektierte solare Strahlung, auch reflektierte globale Strahlung R genannt, entsteht durch die Rückstreuung eines Teils der einfallenden Strahlung an der Oberfläche. Das Verhältnis von reflektierter zu einfallender globaler Strahlung wird allgemein als Reflexionsgrad bezeichnet. Im Zusammenhang mit solarer kurzwelliger Strahlung an natürlichen Oberflächen wird dieser Reflexionsgrad als Oberflächenalbedo ρ_G bezeichnet (Foken und Mauder, 2024). Die Albedo variiert in Abhängigkeit von der Oberflächenbeschaffenheit. Neben den Materialeigenschaften beeinflussen auch der Einfallswinkel der Strahlung, die Spektralverteilung, sowie Feuchtigkeit und Verschmutzung der Oberfläche den Reflexionsgrad (Badescu, 2008; Iqbal, 1983; Şen, 2008). Für die vorliegende Simulation wird jedoch kein spektral aufgelöster Reflexionsgrad benötigt, sondern ein effektiver, spektral integrierter Albedowert für die am Boden reflektierte kurzwellige Strahlung. Wie bereits in Teilabschnitt 2.6.2 erläutert, wird in der vorliegenden Simulation davon ausgegangen, dass alle Körper diffus strahlen. Dementsprechend wird auch die am Boden reflektierte Strahlung als diffus angenommen. Auch die Wellenlängenabhängigkeit (Spektralverteilung) wird vernachlässigt, da in der Simulation spektral integrierte Strahlungsgrößen verwendet werden.

In der Literatur werden für vegetationsbedeckte Oberflächen Albedowerte im Bereich von 0,1 bis 0,27 angegeben. Badescu (2008) nennt allgemein einen Wert von 0,1 für Wald und Gras, Iqbal (1983) gibt für trockenes Grasland bei einem Sonnenhöhenwinkel α von über 30° einen Wert von 0,2 an, Şen (2008) nennt für grünes Gras einen Wertebereich von 0,08–0,27 und Foken und Mauder (2024) geben für Gras Werte von 0,18 bis 0,20 an. Für die vorliegende Simulation wird $\rho_G = 0,2$ verwendet. Dieser Wert liegt damit innerhalb der angegebenen Literaturbereiche und entspricht insbesondere den für Gras bzw. trockenes Grasland angegebenen Werten und wird daher als repräsentativer Albedowert für die betrachtete Bodenoberfläche verwendet. Damit kann der Wärmestrom basierend auf der reflektierten globalen Strahlung wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{refl}} = \alpha_s \rho_G \xi_{GS} O_S G, \quad (4-22)$$

mit dem Sichtfaktor ξ_{GS} des Erdbodens auf die Schnecke.

Damit sind die drei Komponenten der solaren Strahlung definiert, es fehlt lediglich die beiden Sichtfaktoren der Atmosphäre und des Erdbodens auf die Schnecke.

Sichtfaktoren

Um die Sichtfaktoren für den diffusen und reflektierten Anteil der solaren Strahlung ermitteln zu können muss ein geeigneter Ansatz gewählt werden. Der Sichtfaktor einer Kugel (Körper 1) mit dem Radius r_1 im Abstand h auf eine ebene kreisrunde Fläche (Körper 2) mit dem Radius r_2 (siehe Abbildung 4-19) wird nach Çengel und Ghajar (2015) durch Formel (4-23) beschrieben. Für r_2 gegen unendlich oder $r_2 \gg h$ geht die Summe in der eckigen Klammer gegen 1 und damit ist der Sichtfaktor $\xi_{12} = 0,5$. Strahlt eine Kugel auf eine sehr große ebene Fläche ist der Abstand h folglich irrelevant.

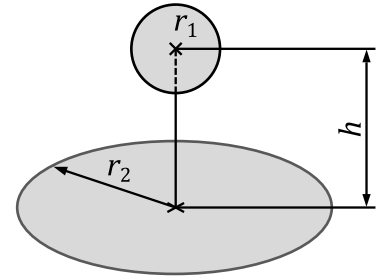


Abbildung 4-19: Strahlung zwischen einer Kugel auf eine kreisrunde, ebene Fläche

$$\xi_{12} = \frac{1}{2} \left[1 - \left(1 + \left(\frac{r_2}{h} \right)^2 \right)^{-1/2} \right]. \quad (4-23)$$

Um zu ermitteln wie viel Strahlungswärme im umgekehrten Fall, also von Körper 2 auf Körper 1, müssen die einzelnen Wärmeströme der strahlenden Körper über die Reziprozitätsbeziehung (Teilabschnitt 2.6.2) verknüpft werden. Die Wärmeströme der einzelnen Körper können analog zu Formel (2-33) wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_i = \varepsilon_i \sigma A_i T_i^4. \quad (4-24)$$

Aus der Reziprozitätsbeziehung kann Sichtfaktor ξ_{21} als Funktion von Sichtfaktor ξ_{12} geschrieben werden:

$$\xi_{21} = \xi_{12} \frac{A_1}{A_2}. \quad (4-25)$$

Aus der Definition des Sichtfaktors (2-32) und durch Einsetzen von (4-24) kann der Wärmestrom von Körper 2 auf Körper 1 wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{21} = \xi_{21} \dot{Q}_2 = \xi_{21} \varepsilon_2 \sigma A_2 T_2^4. \quad (4-26)$$

Durch einsetzen von (4-25) in (4-26) ergibt sich schließlich:

$$\dot{Q}_{21} = \varepsilon_2 \xi_{12} \sigma A_1 T_2^4. \quad (4-27)$$

Für die diffuse und reflektierte Strahlung ergeben sich daraus die Sichtfaktoren $\xi_{AS} = \xi_{GS} = 0,5$ (Formel (4-21) und (4-22)). Die Summationsbeziehung der Sichtfaktoren auf die Schnecke ist somit erfüllt. Der obere Teil des Ellipsoids ist der einfallenden direkten und diffusen Strahlung aus dem oberen Halbraum ausgesetzt, die Atmosphäre, Wolken und Aerosolen etc. umfasst. Der

untere Teil des Ellipsoids ist der vom Boden reflektierten Strahlung aus dem unteren Halbraum ausgesetzt (Abbildung 4-18).

Verlauf der solaren Strahlung

Zur Bestimmung des solaren Einstrahlverlaufs wird ein Datensatz des Photovoltaic Geographical Information System (PVGIS, Version 5.3) der Europäischen Kommission, Joint Research Centre (JRC) verwendet (European Commission, 2023). PVGIS nutzt als Datenbasis die Satellitendatenbank SARA-3 (Surface Solar Radiation Data Set – Heliosat, Edition 3) des EUMETSAT Satellite Application Facility on Climate Monitoring (CM SAF), die vom Deutschen Wetterdienst (DWD) bereitgestellt wird (Pfeifroth *et al.*, 2024). Die Strahlungsdaten werden dabei nicht direkt am Boden gemessen, sondern aus Beobachtungen geostationärer Meteosat-Satelliten abgeleitet. Mithilfe eines Heliosat-basierten Auswerteverfahren wird aus der beobachteten Wolken- und Atmosphärensituation die bodennahe solare Einstrahlung berechnet. Diese Datenbank enthält zeitlich und räumlich hochaufgelöste Informationen zur globalen, diffusen und direkten solaren Einstrahlung im kurzwelligen solaren Spektralbereich und ermöglicht dadurch eine präzise Berechnung des tages- und jahreszeitabhängigen solaren Strahlungsverlauf auf ein Objekt in Bodennähe.

Der zeitliche Verlauf (UTC+1) der globalen, direkten und diffusen Strahlung auf eine horizontale ebene Platte (indiziertes i, irradiance) und eine nachgeführte ebenen Platte (zweiachsig; indiziertes n, normal irradiance) über einen Tag im August, gemittelt über den Zeitraum von 2005 bis 2023 für den Standort bei 43,9164° N, 4,8962° O, ist in Abbildung 4-20 dargestellt.

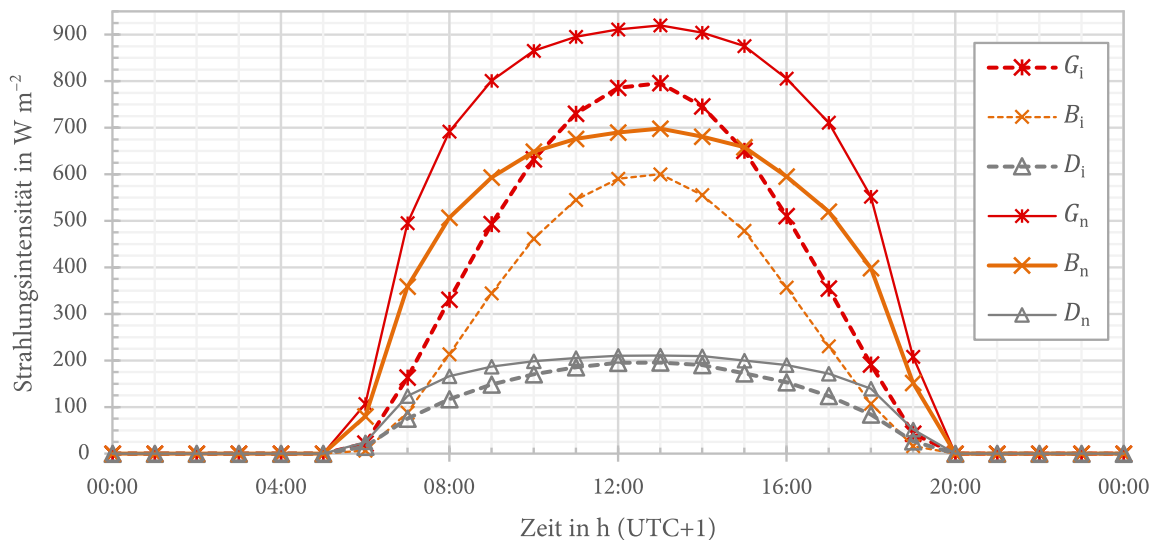


Abbildung 4-20: Anteile der ankommenden solaren Strahlung

Auf eine horizontale (indiziertes i) und eine nachgeführte (indiziertes n) ebene Platte im Mittel des Monats August (2005–2023) für den gewählten Standort. Messpunkte sind als Symbole dargestellt: globale Strahlung (G) rote Kreuze mit vertikalem Strich; direkte Strahlung (B) orangefarbene Kreuze; diffuse Strahlung (D) graue Dreiecke. Die Datenpunkte sind durch lineare Interpolation miteinander verbunden. Strahlungsanteile auf eine horizontale ebene Platte sind als gestrichelte Linie und auf eine nachgeführte ebene Platte als durchgezogene Linie dargestellt.

Die Verläufe die für die Anteile der solaren Strahlung verwendet werden (hervorgehoben in Abbildung 4-20) sind:

- Direkte Strahlung B : Verlauf nachgeführte ebene Platte B_n
- Diffuse Strahlung D : Verlauf horizontale ebene Platte D_i
- Reflektierte Strahlung R : Verlauf horizontale ebene Platte G_i

Damit lässt sich die gesamte von der Schnecke absorbierte solare Strahlung als Summe der einzelnen Anteile wie folgt beschreiben:

$$\dot{Q}_{\text{solar}} = \alpha_S (A_S B_n + \xi_{AS} O_S D_i + \rho_G \xi_{GS} O_S G_i), \quad (4-28)$$

mit dem Absorptionsgrad der Schneckenschale α_S , den Sichtfaktoren $\xi_{AS} = \xi_{GS} = 0,5$ und die Albedo des Erdbodens $\rho_G = 0,2$.

Wie bereits erwähnt ist in dieser Simulation das Worst-Case-Szenario (sehr hohe solare Strahlung, hohe Umgebungs- und Bodentemperatur etc.) für die Schnecke von Interesse. Aus Sicht der solaren Strahlung wäre das die Ausrichtung nach Süden (Orientierung *Nord-Süd*, Tabelle 4-1). Nichtsdestotrotz ist der Einfluss von Schatten, gerade zur Mittagszeit, von Interesse, jedoch aufwändig zu realisieren, da dieser sowohl von der Orientierung der Schnecke als auch der Umgebung abhängt. Um den Einfluss des Schattens dennoch zu untersuchen wird die direkte Strahlung B_n in Formel (4-28) mit einem Schattenverlauf multipliziert. Dieser kann im gewählten Bereich $\in [t_{\text{start}}; t_{\text{end}}]$ mit folgender Funktion beschrieben werden:

$$F_{\text{sh}} = 1 - \sin\left(\frac{t_{\text{end}} - t}{t_{\text{end}} - t_{\text{start}}} \pi\right). \quad (4-29)$$

Außerhalb des Bereichs ist der Verlauf auf 1 zu setzen.

4.3.2 Wärmestrahlung der Umgebung

Die von der Umgebung ausgehende Wärmestrahlung ist, wie bereits bei den Sichtfaktoren im vorangegangenen Abschnitt beschrieben, in einen Beitrag auf die Unterseite der Schnecke und einen Beitrag auf die Oberseite der Schnecke zu unterteilen. Auf die Unterseite wirkt dabei die vom Erdboden emittierte langwellige Strahlung, auch terrestrische Strahlung genannt. Diese kann analog zur Strahlung nach Formel (4-27) und unter Berücksichtigung des Absorptionsgrads der Schnecke beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{terr}} = \alpha_S \varepsilon_G \xi_{GS} \sigma O_S T_G^4. \quad (4-30)$$

Auf die Oberseite der Schnecke wirkt die sogenannte atmosphärische Gegenstrahlung, also die langwellige Wärmestrahlung, die von in der Atmosphäre enthaltenen Gasen, Aerosolen und Wolken emittiert wird. Diese hängt maßgeblich vom Bedeckungsgrad des Himmels $N_{\text{sky}} \in [0; 1]$, von der damit verbunden Temperatur des strahlenden Mediums, sowie der Luftfeuchtigkeit ab und kann wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_{\text{atm}} = \alpha_S \varepsilon_{\text{sky}} \xi_{AS} \sigma O_S T_{\text{eff}}^4. \quad (4-31)$$

Bei der Bestimmung der effektiven Temperatur des strahlenden Mediums T_{eff} ist zu berücksichtigen, ob Bewölkung vorliegt und in welcher Höhe sich diese befindet, oder ob ein klarer Himmel gegeben ist. Der Emissionsgrad des strahlenden Mediums ε_{sky} hängt ebenfalls von der der Höhe der Wolken ab. Dieser kann nach Martin und Berdahl (1984) als empirische Bewölkungskorrektur des Emissionsgrads des klaren Himmels ε_{cs} über den Bedeckungsgrad N_{sky} und den Wolkenfaktor Γ gewichtet werden:

$$\varepsilon_{\text{sky}} = \varepsilon_{\text{cs}} + (1 - \varepsilon_{\text{cs}}) N_{\text{sky}} \Gamma. \quad (4-32)$$

Der Bedeckungsgrad ist in Tabelle 4-8 definiert (Deutscher Wetterdienst, o. J.); von sonnigem Wetter wird bei $N_{\text{sky}} < 4/8$ bei überwiegend durchscheinenden Wolken gesprochen (Klose, 2016). Der Wolkenfaktor Γ berücksichtigt die Höhenlage der Bewölkung, wobei für hoch liegende (kalte) Wolken geringe und für niedrige liegende Wolken Werte nahe eins angenommen werden, und skaliert dazu die Wolkenwirkung. Nach Zhang *et al.* (2017), unter Bezugnahme auf Martin und Berdahl (1984), lässt sich der Wolkenfaktor in Abhängigkeit der Wolkenhöhe h durch $\Gamma = e^{-h/h_0}$ mit $h_0 = 8,2$ km berechnen. Entsprechend der Definition des Deutschen Wetterdiensts (2016) unter Bezugnahme auf die Weltorganisation für Meteorologie (WMO) werden Wolken nach ihrer Höhenlage je nach Jahreszeit in tiefe (0–2 km), mittelhohe (2–7 km) und hohe Wolken (5–13 km) eingeteilt. Wird von einer mittelhohen geringen Bewölkung (Wolkenhöhe $h = 4$ km) ausgegangen, dann ergibt sich nach Zhang *et al.* (2017) für den Wolkenfaktor $\Gamma = 0,614$.

Tabelle 4-8: Bedeckungsgrad nach dem Deutschen Wetterdienst

Bezeichnung	Erläuterung Bedeckungsgrad	
	Tiefe und mittelhohe Wolken	Hohe Wolken
Wolkenlos, sonnig, klar (nur nachts)	Gesamtbedeckungsgrad 0/8	
Leicht bewölkt, heiter (nur tagsüber)	1/8 bis 3/8	Bis
Wolkig	4/8 bis 6/8	8/8
Stark bewölkt	7/8	möglich
Bedeckt und trüb	Gesamtbedeckungsgrad 8/8	

Der Emissionsgrad des klaren Himmels wird primär von der Luftfeuchtigkeit (Wasserdampf) bestimmt und ist nach Berger *et al.* (1984) empirisch wie folgt definiert:

$$\varepsilon_{\text{cs}} = 0,752 + 0,0048 \tau / ^\circ\text{C}, \quad (4-33)$$

mit der Taupunkttemperatur τ in Bodennähe in $^\circ\text{C}$. Per Definition ist das die Temperatur bei der der Sättigungsdampfdruck $p_{\text{s,v}}$ gleich dem tatsächlichen Dampfdruck p_v ist. Durch Umformen der Magnus-Formel (2-45) und Einsetzen der Definition der relativen Luftfeuchtigkeit und der Taupunkttemperatur kann diese wie folgt bestimmt werden:

$$\tau = \frac{C_3 \gamma}{C_2 - \gamma}, \quad (4-34)$$

mit $\gamma = \ln(\varphi) + C_2 \vartheta_E / (C_3 + \vartheta_E)$, der relativen Luftfeuchtigkeit φ , der Umgebungstemperatur ϑ_E in $^\circ\text{C}$ und den Konstanten $C_2 = 17,081$ und $C_3 = 234,18$ $^\circ\text{C}$.

Es gibt ähnliche Modelle zur Beschreibung des Emissionsgrad des Himmels, die vergleichbare Werte liefern, beispielsweise von Sridhar und Elliott (2002). Das Modell kann laut den Autoren für meteorologisch ähnlichen Standorten wie Oklahoma zuverlässig verwendet werden. Da Südfrankreich jedoch nur bedingt vergleichbare meteorologische Bedingungen aufweist und zudem die Höhenlage der Wolken sowie deren Einfluss in diesem Ansatz unberücksichtigt bleiben, wird auf die Bewölkungskorrektur nach Martin und Berdahl (1984) zurückgegriffen. Für den Anteil des klaren Himmels kommt dabei das in Formel (4-33) dargestellte Modell zur Anwendung, das auf Messdaten basiert, welche in Carpentras (Südfrankreich) erhoben wurden. Obwohl das Modell von Martin und Berdahl (1984) ebenfalls auf Messdaten aus den USA beruht, ist dessen Datengrundlage deutlich breiter gefasst, da sie Messdaten aus verschiedenen Klimaregionen der Vereinigten Staaten (AZ, FL, MD, MO, NV, TX) umfasst.

Beim Modell zur Berechnung des atmosphärischen Emissionsgrads (Formeln (4-32)), entspricht die effektive Temperatur des strahlenden Mediums in Formel (4-31) der Umgebungstemperatur T_E , da die Höhenlage der Wolken ($\propto$ Temperatur) und Bewölkungsdichte bereits berücksichtigt werden.

Der Bedeckungsgrad und die Höhenlage der Wolken beeinflussen, wie bereits dargelegt, maßgeblich die atmosphärische Gegenstrahlung und müssen in der Simulation berücksichtigt werden. Da keine direkten Daten für den Bedeckungsgrad und die Höhenlage der Wolken im Habitat zu diesem konkreten Zeitpunkt (27. August 2017) vorliegen, müssen diese abgeschätzt werden. Es wird eine Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung durchgeführt um den Einfluss variierender Wolkenfaktoren und Bedeckungsgrade quantifizieren zu können.

Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung

Zunächst wird der Emissionsgrad ε_{sky} , Formel (4-32), als Funktion des Wolkenfaktors und des Bedeckungsgrads analysiert. Als Randbedingungen werden hier $\Gamma \in [0,4; 1]$ und $N_{\text{sky}} \in [0; 3/8]$ untersucht. Die Umgebungstemperatur wird zwischen 10 und 40 °C und die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 5 und 50 % variiert. Die Kombination aus 10 °C und 5 % wird vernachlässigt, da diese im Habitat im Sommer zu artifiziell ist. Die ermittelten Emissionsgrade sind in Tabelle 4-9 dargestellt.

Tabelle 4-9: Sensitivitätsanalyse der Emissionsgrade

Temperatur	Emissionsgrad ε_{sky} dargestellt als Mittelwert / Minimalwert / Maximalwert bei relativer Luftfeuchtigkeit			
	0,05	0,20	0,35	0,50
10 °C	-	0,735 / 0,695 / 0,809	0,765 / 0,729 / 0,831	0,785 / 0,752 / 0,845
20 °C	0,698 / 0,653 / 0,783	0,770 / 0,735 / 0,834	0,802 / 0,772 / 0,857	0,823 / 0,797 / 0,873
30 °C	0,728 / 0,687 / 0,804	0,804 / 0,774 / 0,859	0,838 / 0,814 / 0,884	0,861 / 0,840 / 0,900
40 °C	0,757 / 0,720 / 0,825	0,838 / 0,813 / 0,883	0,875 / 0,856 / 0,910	0,899 / 0,884 / 0,928

Der Einfluss von Wolkenfaktor und Bedeckungsgrad ist als moderat abzuschätzen. Die maximale Differenz zwischen Minimal- und Maximalwert liegt bei 0,13 bei $\vartheta_E = 20^\circ\text{C}$ und $\varphi = 0,05$. Der Minimalwert folgt immer aus den Kombinationen bei $N_{\text{sky}} = 0$ und der Maximalwert immer aus den Kombinationen bei $N_{\text{sky}} = 3/8$ und $\Gamma = 1$.

Wird anschließend die Wärmestromdichte der atmosphärischen Gegenstrahlung ($\dot{q}_{\text{atm}} = \varepsilon_{\text{sky}} \sigma T_E^4$), basierend auf Formel (4-31), als Funktion des eben analysierten variierenden Emissionsgrads analysiert, liegt die Wärmestromdichte der atmosphärischen Gegenstrahlung zwischen 256,1 und 483,7 W m^{-2} , der Mittelwert beträgt 356,4 W m^{-2} .

Alle Daten der Sensitivitätsanalyse sind in Anhang A.9 beigefügt.

4.3.3 Strahlung der Schnecke

Aufgrund der geringen Größe der Schnecke wird davon ausgegangen, dass die von der Schnecke abgestrahlte Wärme vollständig an die Umgebung abgegeben wird und keine relevante Rückreflexion zur Schnecke erfolgt. Da die Schnecke im Modell als kleiner Körper innerhalb einer ausgedehnten Umgebung betrachtet wird, kann der Sichtfaktor zwischen Schnecke und Umgebung gleich 1 gesetzt werden. Damit kann die Strahlung der Schnecke, analog zur Strahlung nach Formel (4-24), wie folgt beschrieben werden:

$$\dot{Q}_S = \varepsilon_S \xi_{SE} \sigma O_S T_S^4, \quad (4-35)$$

mit dem Emissionsgrad der Schnecke $\varepsilon_S = \alpha_S$ und den Sichtfaktor der Schnecke und der Umgebung $\xi_{SE} = 1$. Der Term beschreibt damit die langwellige Eigenemission der Schnecke, die im Modell als Wärmeabgabe an die Umgebung bilanziert wird.

4.4 Konvektion als Simulationskomponente

Um die in Teilabschnitt 2.6.3 beschriebene Konvektion auf die Simulation anwenden zu können, muss der Wärmeübergangskoeffizient α für diesen Fall bestimmt werden. In der Literatur gibt es eine Vielzahl an Standardkörpern und deren Anwendungsfälle, die sehr detailliert untersucht wurden. Zur Beschreibung der Wärmeübertragung durch Konvektion und Bestimmung der dimensionslosen Kennzahlen, die zur Berechnung des Wärmeübergangskoeffizienten notwendig sind, gibt es Körper- und Anwendungsfallabhängige empirische Formeln. Einer dieser Standardkörper ist die angeströmte Kugel, welche in diesem Fall als ausreichend genaue Näherung für die Geometrie von *T. pisana* angenommen und somit in der Simulation verwendet wird (siehe Abschnitt 4.1). Bei der angeströmten Kugel ist die charakteristische Länge L_c zur Beschreibung der Geometrie der Durchmesser D der Kugel und dementsprechend, wie bereits in Abschnitt 4.1 dargelegt, der Äquivalentdurchmesser der Schneckenschale $d_{S,\text{eq}}$.

Die Simulation deckt Luftgeschwindigkeiten im Bereich von 0,2 bis 2,0 m s^{-1} ab (siehe Teilabschnitt 4.2.2). Bei den zu erwartenden maximalen Temperaturdifferenzen zwischen der Schnecke und der Umgebung von $\Delta T = 6\text{ K}$, abgeleitet aus den Temperaturprofilen in Teilabschnitt 4.2.1,

muss überprüft werden, welche Fälle der Konvektion (erzwungene, natürliche, oder gemischte) berücksichtigt werden müssen. Nachts liegen die minimalen Umgebungstemperaturen bei etwa 16 °C, wobei nur geringe Temperaturdifferenzen zwischen Schnecke und Umgebung zu erwarten sind ($\Delta T \pm 2$ K). Tagsüber werden maximale Umgebungstemperaturen von etwa 44 °C erreicht. Dabei ist davon auszugehen, dass sich die Schnecke stärker erwärmt, Körpertemperaturen von oberhalb von 50 °C sind jedoch unrealistisch, sodass eine maximale Temperaturdifferent von $\Delta T \approx 6$ K angesetzt wird.

In den genannten Temperatur- und Geschwindigkeitsbereichen liegt die Richardson-Zahl, berechnet nach Formel (2-41), zwischen 0,0003 und 0,076. Damit dominiert die erzwungene Konvektion ($Ri < 0,1$) und es liegt weder Mischkonvektion noch natürliche Konvektion ($Ri > 10$) vor und diese Fälle können vernachlässigt werden.

Erzwungene Konvektion einer angeströmten Kugel

Bei der erzwungenen Konvektion einer angeströmten Kugel ist sowohl der laminare als auch der turbulente Fall zu berücksichtigen. Abhängig von der Strömungsgeschwindigkeit und den damit verbundenen Reynoldszahlen kann die Strömung vollständig laminar, vollständig turbulent oder im Übergangsbereich angesiedelt sein. Diese Strömungscharakteristik beeinflusst maßgeblich die Ausbildung der Grenzschicht und damit die effektive Wärmeübertragung. Turbulenzen führen zu einer verstärkten Durchmischung und damit im Allgemeinen zu einem höheren Wärmeübergangskoeffizienten (Bergman und Lavine, 2017). Eine einheitlich Gleichung der Nußelt-Zahl liefert Gnielinski (1975):

$$Nu_{\text{forced}} = Nu_{\text{corr}} + [Nu_{\text{forced,turb}}^2 + Nu_{\text{forced,lam}}^2]^{1/2}, \quad (4-36)$$

mit den einzelnen Nußelt-Zahlen:

$$Nu_{\text{forced,turb}} = \frac{0,037 Re^{0,8} Pr}{1 + 2,443 Re^{-0,1} (Pr^{2/3} - 1)}, \quad (4-37)$$

$$Nu_{\text{forced,lam}} = 0,664 Re^{0,5} Pr^{1/3}. \quad (4-38)$$

Diese beiden Einzelregressionen der Nußelt-Zahlen sind in der Literatur für den Standardkörper der überströmten ebenen Platte ermittelt worden. Durch den Korrekturfaktor $Nu_{\text{corr}} = 2$ in Formel (4-36) bildet diese Gleichung den Fall der überströmten Kugel sehr gut ab und liefern gute Übereinstimmung mit den vom Autor herangezogenen Messdaten (Gnielinski, 1975). Die Gleichung ist für den Einsatz bei Reynoldszahlen $Re \in (1; 10^6)$ und Prandtl-Zahlen $Pr \in (0,7; 600)$ geeignet.

Durch Einsetzen von Formel (2-35) in (2-34) und die für die Simulation relevanten charakteristische Länge, lässt sich der Wärmeübergang durch Konvektion der Schnecke wie folgt beschreiben:

$$\dot{Q}_{\text{conv}} = -\frac{\lambda Nu}{d_{\text{S,eq}}} O_S (T_S - T_E). \quad (4-39)$$

Für die Konvektion als Simulationskomponente sind eine Vielzahl an Parametern nötig, um diese korrekt zu beschreiben. In Tabelle 4-10 sind diese Parameter aufgeführt.

Tabelle 4-10: Parameter zur Beschreibung der Konvektion im Simulationsmodell

Parameter	Formelzeichen	Einheit
Oberfläche der Schneckenschale (Kugeloberfläche)	O_S	m^2
Charakteristische Länge	$d_{S,eq}$	m
Oberflächentemperatur des Körpers (Schnecke)	T_S	K
Fluidtemperatur (Umgebungstemperatur)	T_E	K
Wärmeleitfähigkeit des Fluids	λ	$\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$
Spezifische Wärmekapazität des Fluids	c_p	$\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$
Dichte des Fluids	ρ	$\text{m}^3 \text{kg}^{-1}$
Dynamisch Viskosität des Fluids	η	$\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$
Kinematische Viskosität des Fluids	ν	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
Mittlere Geschwindigkeit des Fluids	v_{air}	m s^{-1}
Mittlere Temperatur zwischen Körper und Fluid (Filmtemperatur)	T_{film}	K

4.5 Sauerstoffverbrauch von *Theba pisana*

Im folgenden Abschnitt werden der Sauerstoffverbrauch von *Theba pisana* und der damit verbundene Energieumsatz als Maß für den Metabolismus behandelt sowie die Ergebnisse der Messungen des Sauerstoffverbrauchs dargestellt und diskutiert. Große Teile des Abschnitts (4.5.1–4.5.3) wurden bereits in Zimmermann *et al.* (2024) veröffentlicht. Die Beiträge der Autoren sind im Kapitel Veröffentlichungen dargelegt. Die Diskussion der Implementierung des Sauerstoffverbrauchs in das Simulationsmodell erfolgt in Abschnitt 6.1.

4.5.1 Quantifizierung des O_2 -Verbrauchs

Der Sauerstoffanteil in der Messkammer wird als relativer Wert in % gemessen. Um den Sauerstoffverbrauch in Stoffmenge pro Zeiteinheit zu berechnen, muss zunächst die Stoffmenge bestimmt werden. Anschließend wird die Änderungen der Stoffmenge durch die verstrichene Zeit geteilt. Dabei wird davon ausgegangen werden, dass der Sauerstoffanteil linear abnimmt. Die Stoffmenge von idealen Gasen kann mit Hilfe der bekannten idealen Gasgleichung (2-6a) berechnet werden. Daltons Gesetz (2-20) und das Mischungsverhältnis idealer Gase (2-22) werden verwendet, um die Stoffmenge von Sauerstoff als Komponenten der Luft zu berechnen. Dadurch kann die ideale Gasgleichung wie folgt umgestellt und ausgedrückt werden:

$$n_{\text{O}_2} = \frac{p_{p,\text{O}_2} V}{R T}, \quad (4-40)$$

mit der Stoffmenge von Sauerstoff n_{O_2} in mol, dem Sauerstoffpartialdruck p_{p,O_2} in Pa, dem Volumen V in m^3 und der Temperatur T in K in der Messkammer. Der Umgebungsdruck p der Luft ist die Summe aus dem Partialdruck der trockenen Luft und dem Partialdruck des Wasserdampfes. Um den Partialdruck des Sauerstoffs berechnen zu können, muss zunächst der

Partialdruck des Wasserdampfs vom Umgebungsdruck abgezogen werden. Somit kann der Sauerstoffpartialdruck anhand folgender Gleichung bestimmt werden:

$$p_{p,O_2} = (p - p_{s,v} \varphi) \frac{\varphi_{O_2}}{100}, \quad (4-41)$$

mit der relativen Luftfeuchtigkeit φ , dem Volumenanteil des Sauerstoffs φ_{O_2} in Vol.-%, sowie dem Sättigungsdampfdruck $p_{s,v}$ in Pa der mit der Magnus-Formel (2-45) berechnet werden kann.

Die Beziehung zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der schalenfreien Masse wird durch folgende allometrische Gleichung beschrieben:

$$\dot{n}_{O_2}(m_{sf}) = \beta m_{sf}^\alpha, \quad (4-42)$$

mit dem Sauerstoffverbrauch $\dot{n}_{O_2}$ in mol s⁻¹, dem allometrischen Koeffizienten des Sauerstoffverbrauchs β , im Folgenden nur noch allometrischer Koeffizient genannt, der schalenfreien Masse m_{sf} in mg sowie dem allometrischen Exponenten des Sauerstoffverbrauchs α , im Folgenden nur noch allometrischer Exponent genannt.

Für den in Formel (3-2) dargestellten Kompensationsterm wurden mit den definierten Anfangs-Umgebungsrandbedingungen $\vartheta_0 = 27,64^\circ\text{C}$, $p_0 = 96707,3\text{ Pa}$ und $\varphi_0 = 0,641$ folgende Koeffizienten ermittelt: $A_{O_2} = 1,0 \cdot 10^{-2}\text{ Vol.-% K}^{-1}$, $B_{O_2} = 3,3 \cdot 10^{-5}\text{ Vol.-% Pa}^{-1}$ und $C_{O_2} = 0,785\text{ Vol.-%}$. Die Koeffizienten wurden anhand dreier Messungen der geschlossenen Messkammer bei 23, 30 und 35 °C ermittelt, die relative Luftfeuchtigkeit war im Bereich zwischen 76,3 und 99,5 %. Die maximale Änderung der Temperatur innerhalb der Kammer betrug $\Delta T_{\max} = 1,71\text{ K}$, die des Gesamtdrucks $\Delta p_{\max} = 1396\text{ Pa}$. Die maximale Änderung des gemessenen Volumenanteil des Sauerstoffs betrug $\Delta \varphi_{O_2, \text{meas}} = 0,147\text{ \%}$, die des kompensierten (realen) $\Delta \varphi_{O_2, \text{real}} = 0,026\text{ \%}$.

Spezifischer Sauerstoffverbrauch und Einfluss der Temperatur

Um eine interspezifische Vergleichbarkeit zu gewährleisten, muss der spezifische Sauerstoffverbrauch in allen Untersuchungen auf die schalenfreie Masse bezogen werden. Für einige Schneckenarten gibt es in der Literatur keine Umrechnung aus der Gesamtmasse. In Tabelle 4-11 sind die Prozentsätze zusammengefasst, die zur Berechnung der schalenfreien Masse m_{sf} aus der Gesamtmasse m der Arten verwendet werden. Wenn keine Referenzen gefunden werden konnten, werden die Umrechnungen auf der Grundlage verwandter Arten aus ähnlichen Lebensräumen geschätzt. Aufgrund fehlender präziser Daten können diese Werte in einigen Fällen nur als grobe Schätzungen ermittelt werden. Dennoch liefern die auf diese Weise gewonnenen Daten ein Bild, das die hier vorgestellte Interpretation stützt.

Der Sauerstoffverbrauch der Schneckenarten, mit denen die Messwerte verglichen werden, leben in unterschiedlichen Habitaten mit unterschiedlichen Temperaturbereichen. Daher ist es sinnvoll, die Temperaturen, bei denen die Sauerstoffmessungen der verschiedenen Schneckenarten in der Literatur durchgeführt wurden, mit den jeweiligen maximalen Habitattertemperaturen in Beziehung zu setzen. Aus diesem Grund wird die dimensionslose Größe τ eingeführt, die das Verhältnis aus

der Temperatur des Experiments und der maximalen Habitatterperatur angibt. Tabelle 4-12 fasst die geografische Region, das Habitat und die maximale Habitatterperatur zusammen, die zur Schätzung der maximalen Lebensraumtemperatur für jede Schneckenart verwendet wurde.

Tabelle 4-11: Berechnung der schalenfreien Masse verschiedener Schneckenarten

Spezies	Schalenfreie Masse in % der Gesamtmasse	Referenz / Schätzungsbasierte Spezies
<i>Arianta arbustorum</i>	77,0 ^{*1}	Größe und Lebensraum vergleichbar mit <i>Cepaea</i>
<i>Cepaea hortensis</i>	77,0 ^{*1}	Vergleichbar mit <i>C. nemoralis</i> und <i>C. vindobonensis</i>
<i>Cepaea nemoralis</i>	77,0	Wesemeier (1960)
<i>Cepaea vindobonensis</i>	77,0	Bertalanffy und Müller (1943)
<i>Discus rotundatus</i>	82,0 ^{*1}	Schale fragil, Lebensraum in gemäßigttem Klima
<i>Helicella candicans</i>	55,0	Kienle und Ludwig (1956)
<i>Helix aspersa</i>	87,9	Vorhaben <i>et al.</i> (1984)
<i>Helix pomatia</i>	79,4	Kienle (1957)
<i>Hygromia striolata</i>	82,0 ^{*1}	Größe und Lebensraum vergleichbar mit <i>D. rotundatus</i>
<i>Otala lactea</i>	57,0	Herreid (1977)
<i>Rabdotus schiedeanus</i>	63,0	Riddle (1975)
<i>Theba pisana</i>	80,3	Vorliegende Ausarbeitung
<i>Trigonephrus</i> sp.	44,0 ^{*1}	Vergleichbar mit <i>S. zonata</i> (Schmidt-Nielsen <i>et al.</i> , 1971)
<i>Xeropicta derbentina</i>	80,0 ^{*1}	Lebensraum vergleichbar mit <i>Theba pisana</i> , etwas kleiner
<i>Zebrina detrita</i>	64,0	Kienle (1957)

^{*1} Es konnten keine Referenzen gefunden werden, daher sind die Werte auf Grundlage der angegebenen Quelle und verwandter Arten in ähnlichen Lebensräumen abgeschätzt.

Tabelle 4-12: Region, Habitat und max. Habitatterperatur verschiedener Schneckenarten

Spezies	Region ^{*1}	Habitat	T _{max} (Habitat)	Schätzungsbasierte Referenz
<i>A. arbustorum</i>	NW/CEN EU	Berge, Wälder, offene Biotope	37 °C ^{*2}	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>C. hortensis</i>	W/CEN EU	Wälder, Wiesen, Dünen, nahe Sträuchern	37 °C ^{*2}	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>C. nemoralis</i>	W/CEN EU	Gärten, Parks, Wälder, Büsche	32 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>C. vindobonensis</i>	E/CEN EU	Wiesen, Steppen, Ruderalflächen	37 °C ^{*2}	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>D. rotundatus</i>	EU	Wälder	29 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>H. candicans</i>	CEN EU	Trockene und offene Habitate, Weinberge	32 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>H. aspersa</i>	MED	Wiesen, Wälder, Dünen, Felsgebiete	40 °C ^{*3}	Ibisch <i>et al.</i> (2021)
<i>H. pomatia</i>	EU	Lichte Wälder, Büsche, offene Habitate	32 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>H. striolata</i>	NW EU	Wälder	29 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)
<i>O. lactea</i>	MED	Felsiges Buschland, Steppen, off. Gelände	40 °C ^{*3}	Ibisch <i>et al.</i> (2021)
<i>R. schiedeanus</i>	CEN Amerika	Wüsten	45 °C	Dallas <i>et al.</i> (1991)
<i>T. pisana</i>	MED	Küsten, nahe Dünen, spärliche Vegetation	45 °C	Zimmermann (2021)
<i>Trigonephrus</i> sp.	S Afrika	Wüsten	45 °C	Dallas <i>et al.</i> (1991)
<i>X. derbentina</i>	ME/S FR	Offene Habitate	45 °C	Zimmermann (2021)
<i>Z. detrita</i>	CEN/S EU	Trockene und offene Habitate, Weinberge	32 °C	Hesslerová <i>et al.</i> (2013)

^{*1} Zentral (CEN), Ost (E), Nordwest (NW), Süd (S), West (W), Europa (EU), Frankreich (FR), Mittlere Osten (ME) und Mittelmeerraum (MED).

^{*2} Meist in spärlicherer Vegetation als z. B. *C. nemoralis*, *H. pomatia* oder *H. candicans*.

^{*3} Maximale Temperatur der Referenz (32 °C) addiert mit dem Temperaturunterschied (8,2 °C) zwischen Wäldern und spärlicher Vegetation in Hesslerová *et al.* (2013).

4.5.2 Ergebnisse der Messung des O₂-Verbrauchs

Während aller Messungen nahm die Sauerstoffmenge linear ab, sodass der Sauerstoffverbrauch als Einzelwert für jedes Individuum berechnet werden konnte. Die R^2 -Werte der linearen Regressionen der einzelnen Messungen lagen im Bereich von 0,953 bis 0,999.

Die maximale Standardabweichung (σ) bei Temperatur, relativer Luftfeuchtigkeit und des Gesamtdrucks unter Berücksichtigung aller Messungen beträgt: $\sigma_{\vartheta, \max} = 0,27$ K, $\sigma_{\varphi, \max} = 6,9$ % und $\sigma_p, \max = 150$ Pa.

Alle relevanten Messdaten sind in Anhang A.10 aufgeführt.

O₂-Verbrauch als Funktion der schalenfreien Masse

Die Symbole in Abbildung 4-21 zeigen den individuellen Sauerstoffverbrauch der untersuchten Schnecken in den Tests bei 23 °C, 27 °C, 31 °C und 35 °C. Die durchgezogenen Linien zeigen die angepassten Potenzfunktionen (Power Fit) und die gestrichelten Linien die 95 %-Konfidenzintervalle der Regressionen der jeweiligen Testreihe. Die allometrischen Koeffizienten und Exponenten wurden unter Verwendung von Best-Fit-Funktionen bestimmt, wie in Teilabschnitt 4.5.1 beschrieben.

Unter Berücksichtigung der Messung 22 bei der 31 °C Regression zeigt sich folgendes: Mit steigender Temperatur zwischen 23 und 31 °C nehmen auch die Exponenten zu. Alle Exponenten, einschließlich des für 35 °C berechneten, liegen in einem Bereich von 0,619 bis 0,770. Der allometrische Koeffizient β nimmt bei Temperaturen zwischen 23 und 31 °C mit steigender Temperatur kontinuierlich ab. Wird Messung 22 bei der 31 °C Reihe vernachlässigt, hat diese folgende Korrelation: $\dot{n}_{O_2} = 7,5443 \cdot 10^{-12} m_{sf}^{0,6885}$ ($R^2 = 0,904$). Damit liegen die Exponenten in einem Bereich von 0,619 bis 0,689 und der allometrische Koeffizient nimmt mit steigender Temperatur zwischen 23 und 35 °C kontinuierlich ab. Die Regressionskurven der vier Reihen (31 °C ohne M22 und M28) sind in Abbildung 4-22A dargestellt, und es zeigt sich ein abnehmender Gesamtsauerstoffverbrauch mit steigender Temperatur.

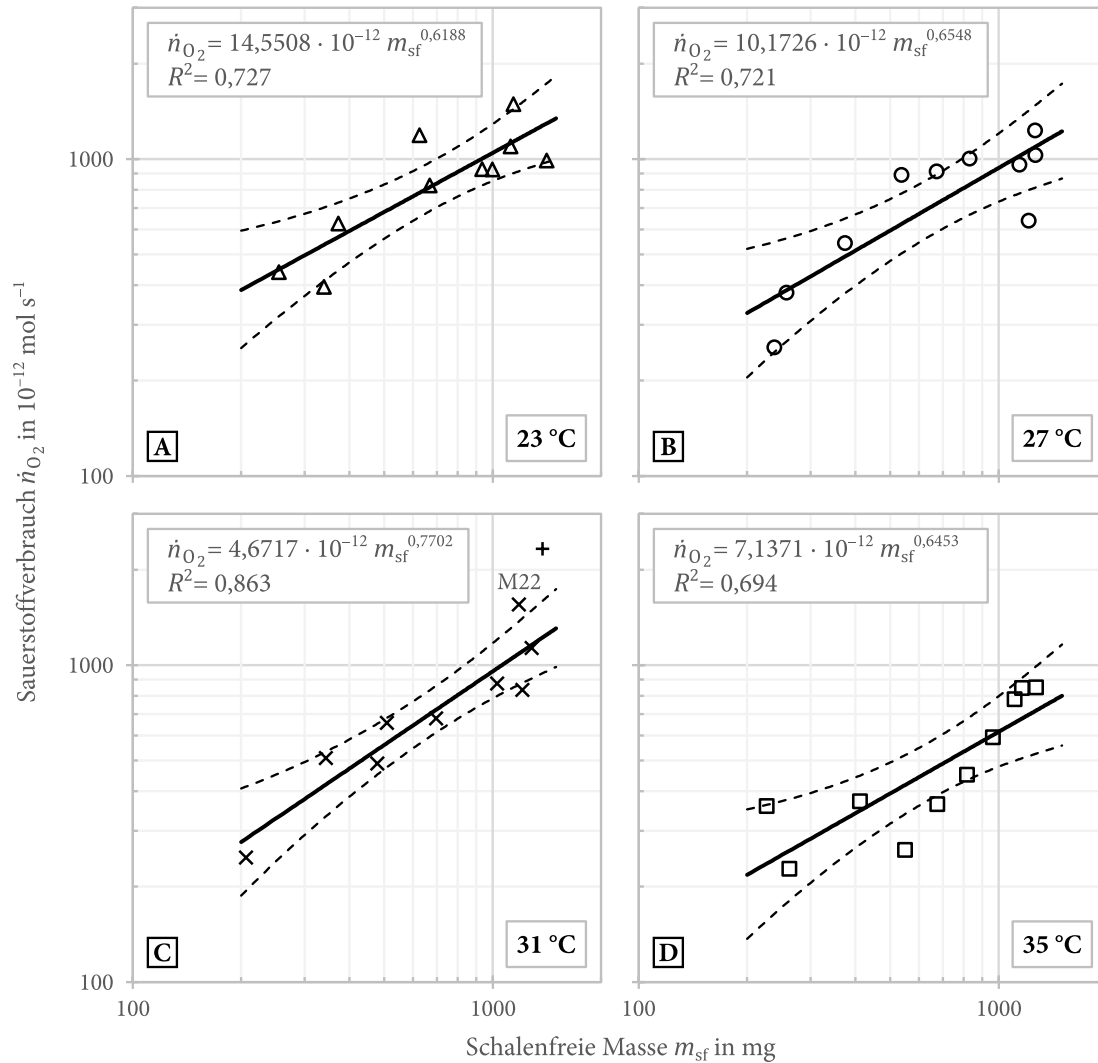


Abbildung 4-21: Sauerstoffverbrauch vs. schalenfreie Masse

Mit angepasster Potenzfunktion (durchgezogene Linien) und 95 %-Konfidenzintervallen (gestrichelte Linien) der Testreihe bei **A:** 23 °C, **B:** 27 °C, **C:** 31 °C und **D:** 35 °C. **C:** Der ausgeschlossene Wert von Messung 28 wird als Pluszeichen (+) dargestellt und der Wert von Messung 22 ist mit der Bezeichnung M22 gekennzeichnet.

Um den Einfluss der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch unabhängig von der Masse des Tieres zu ermitteln, wurde der spezifische Sauerstoffverbrauch bestimmt und auf statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Temperaturen getestet. Die Daten sind normalverteilt ($p = 0,1340$) und die Varianz der Daten ist homogen ($p = 0,6954$). Abbildung 4-22B zeigt den spezifischen Sauerstoffverbrauch als Box-Plot, auch hier nimmt dieser mit steigender Temperatur ab. Die einfaktorielle ANOVA ergab einen signifikanten Unterschied zwischen dem spezifischen Sauerstoffverbrauch bei 23 °C und 35 °C ($p = 0,0159$). Zwischen den anderen verglichenen Temperaturen gab es keine signifikanten Unterschiede (23 °C vs. 27 °C: $p = 0,8598$; 23 °C vs. 31 °C: $p = 0,8196$; 27 °C vs. 31 °C: $p = 0,9996$; 27 °C vs. 35 °C: $p = 0,0989$; 31 °C vs. 35 °C: $p = 0,1389$).

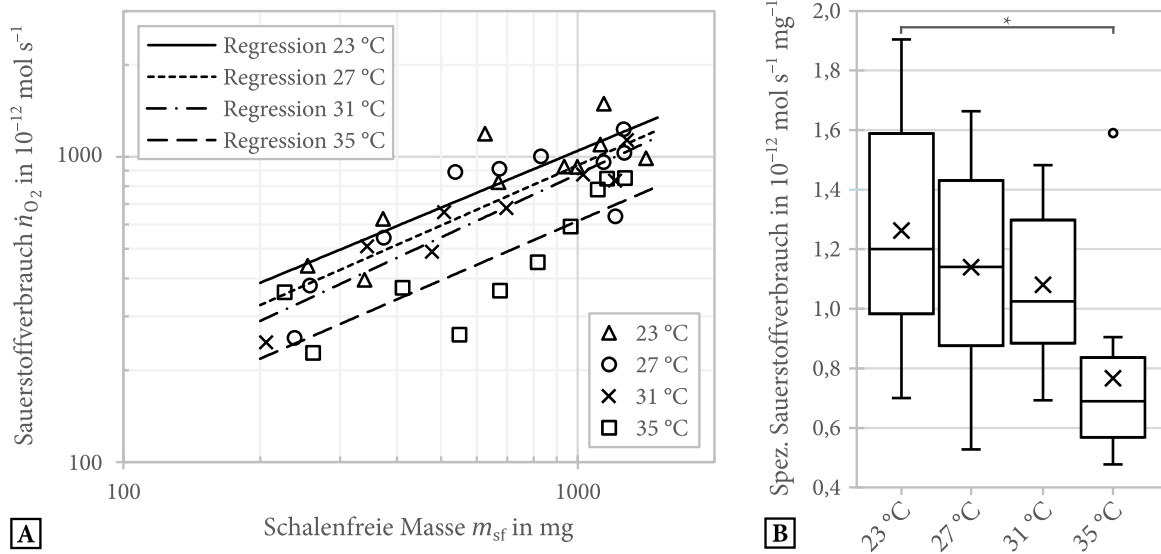


Abbildung 4-22: Sauerstoffverbrauch und spezifischer Sauerstoffverbrauch

A: Sauerstoffverbrauch ($\dot{n}_{O_2}$) vs. schalenfreie Masse (m_{sf}), mit angepassten Potenzfunktionen für alle Messungen (31 °C ohne M22 und M28). **B:** Spezifischer Sauerstoffverbrauch aller Testreihen (31 °C mit M22). Boxplots zeigen Perzentile an: oberer Whisker (Maximalwert), oberer Rand der Box (75 %), Mittellinie (50 %), unterer Rand der Box (25 %), unterer Whisker (Minimalwert), Kreuz (Mittelwert) und Kreis (Ausreißer).

Es besteht eine signifikante Korrelation zwischen dem spezifischen Sauerstoffverbrauch und der schalenfreien Masse bei 23 °C und 27 °C (23 °C: $p = 0,0163$, $R^2 = 0,535$; 27 °C: $p = 0,0109$, $R^2 = 0,576$), jedoch keine Signifikanz bei 31 °C und 35 °C (31 °C: $p = 0,0919$, $R^2 = 0,352$; 35 °C: $p = 0,1099$, $R^2 = 0,288$). Alle vier Reihen zeigen jedoch einen mit zunehmender Masse abnehmenden spezifischen Sauerstoffverbrauch, was auch durch die in Abbildung 4-21 dargestellten allometrischen Exponenten α kleiner als 1 impliziert wird.

O₂-Verbrauch als abhängige Variable

Im Folgenden wird der Sauerstoffverbrauch mittels MLR anhand der erklärenden Variablen *schalenfreie Masse* in mg, *mittlere Temperatur* in °C und *mittlere relative Luftfeuchtigkeit* in % getestet. Dafür wurden für jede Messung die Mittelwerte der Temperatur ($\bar{\vartheta}$) und der relativen Luftfeuchtigkeit ($\bar{\varphi}$) über den Zeitraum der Messung berechnet ($\Delta T_{\max} = 0,84 \text{ K}$, $\Delta T_{\min} = 0,19 \text{ K}$, $\Delta \bar{T} = 0,33 \text{ K}$, $\Delta \varphi_{\max} = 18,6 \%$, $\Delta \varphi_{\min} = 0,1 \%$, $\Delta \bar{\varphi} = 4,5 \%$). Die Varianzinflationsfaktoren liegen im Bereich $VIF = 1,1\text{--}1,3$, sodass keine problematische Multikollinearität der unabhängigen Variablen vorliegt. Die Residuen sind normalverteilt, weisen eine konstante Varianz auf (Homoskedastizität) und autokorrelieren nicht (Durbin-Watson: $d = 1,96$).

In Abbildung 4-23A ist das angepasste Regressionsmodell der MLR dargestellt, welche die vom Modell vorhergesagten Werte (Abszisse) den gemessenen Werten (Ordinate) gegenüberstellt. Die Regressionsgleichung lautet:

$$\dot{n}_{O_2} = -2,889 \cdot 10^{-11} + 5,825 \cdot 10^{-13} m_{sf} - 2,019 \cdot 10^{-11} \bar{\vartheta} + 1,029 \cdot 10^{-11} \bar{\varphi}, \quad (4-43)$$

mit dem resultierenden Sauerstoffverbrauch (abhängige Variable) $\dot{n}_{O_2}$ in mol s^{-1} und den unabhängigen Variablen in den oben genannten Einheiten.

Abbildung 4-23B–D zeigt die Leverage-Diagramme der unabhängigen Variablen der MLR. Der R^2 -Wert des gesamten Modells beträgt 0,731 und der RMSE beträgt $1,85 \cdot 10^{-10} \text{ mol s}^{-1}$. Der Parameter *schalenfreie Masse* ($p < 0,0001$, $F = 50,2469$; Abbildung 4-23B) und *mittlere Temperatur* ($p = 0,0086$, $F = 7,7502$; Abbildung 4-23C) ergaben einen hochsignifikanten (**) Beitrag zum Modell, während der Parameter *mittlere relative Luftfeuchtigkeit* ($p = 0,0175$, $F = 6,2212$; Abbildung 4-23D) einen signifikanten (*) Beitrag zum Modell ergab. Im Zusammenhang mit den Vorfaktoren in Formel (4-43), zeigt das die positive Korrelation zwischen Sauerstoffverbrauch und sowohl schalenfreier Masse als auch relativer Luftfeuchtigkeit (zwischen 67 und 100 %) und die negative Korrelation zwischen Sauerstoffverbrauch und Temperatur (zwischen 23 und 35 °C).

Die Berücksichtigung vollständiger faktorielle Wechselwirkungen zwischen allen Parametern in der MLR führt zu keiner wesentlichen Verbesserung des Modells (R^2 -Wert des gesamten vollständigen faktorielle Wechselwirkungsmodells beträgt 0,737). Darüber hinaus sind alle Kreuzungen zwischen den Parametern nicht signifikant ($0,56 < p < 0,89$). Die Signifikanzniveaus der signifikant beitragenden Parameter sind dort leicht erhöht (*schalenfreie Masse*: $p < 0,0001$; *mittlere Temperatur*: $p = 0,0147$; *mittlere relative Luftfeuchtigkeit*: $p = 0,0363$).

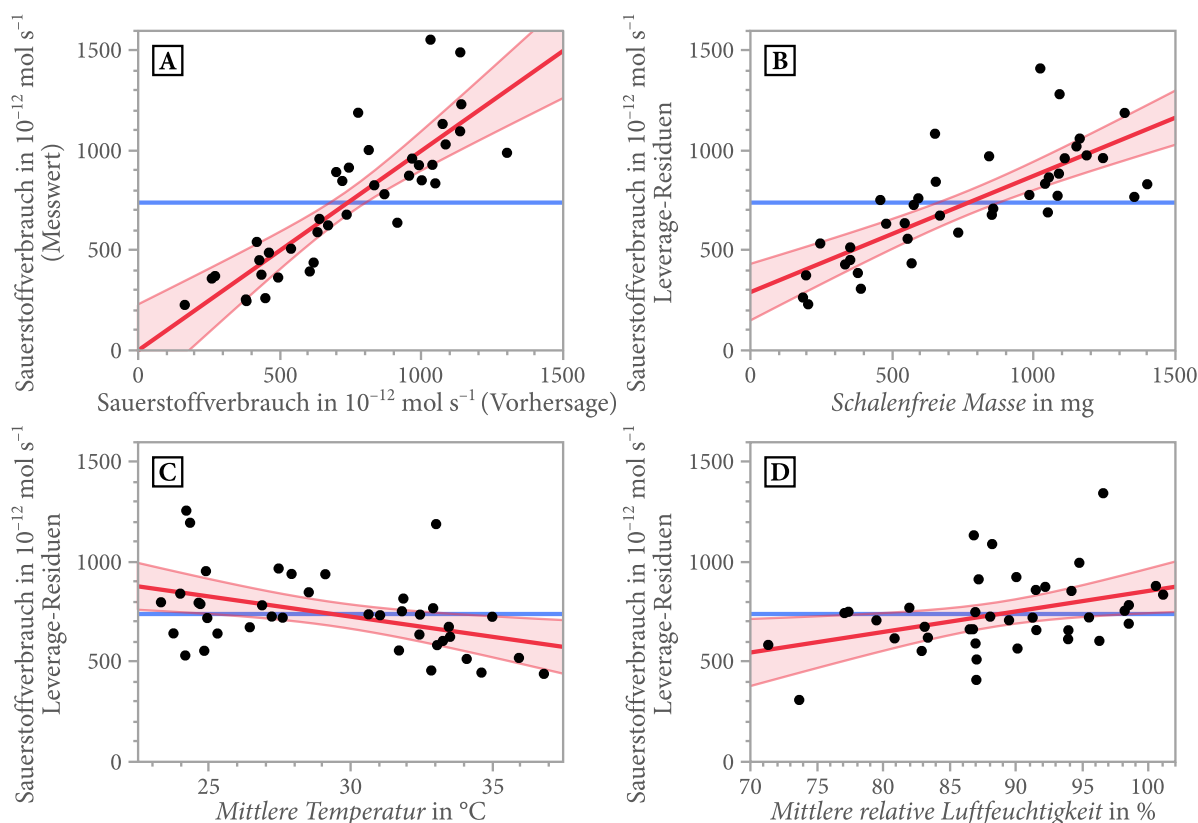


Abbildung 4-23: Sauerstoffverbrauch als abhängige Variable (MLR)

Sauerstoffverbrauch als abhängige Variable der *schalenfreien Masse*, der *mittleren Temperatur* und der *mittleren relativen Luftfeuchtigkeit* im MLR. **A:** Modell, das die vorhergesagten (Abszisse) und gemessenen Daten (Ordinate) zeigt und das Modell mit der Nullhypothese vergleicht. Leverage-Diagramm gegenüber des Sauerstoffverbrauchs der **B:** *schalenfreien Masse*, **C:** *mittleren Temperatur* und **D:** *mittleren relativen Luftfeuchtigkeit*. Alle Diagramme zeigen die lineare Regression als rote Linie, die 95 %-Konfidenzintervalle als dünne hellrote Linien und die Nullhypothese (Mittelwert der Antwort) als blaue horizontale Linie.

Aktivität und O₂-Verbrauch

Bei 23 °C waren 9 von 10 Individuen vorübergehend aktiv, bei 27 °C und 31 °C zeigten jeweils sechs Individuen in jeder Testreihe Aktivitätsphasen und bei 35 °C nur vier. Dieser Trend deutete auf eine allgemein abnehmende Aktivität der Schnecken mit steigender Temperatur bei $\vartheta \geq 23$ °C hin. Aufgrund der Anlaufphasen der Messintervalle konnten nicht alle aktiven Phasen für die Auswertung berücksichtigt werden. In Anhang A.10 ist die Aktivität der Schnecken bei den einzelnen Messungen aufgeführt. Der Sauerstoffverbrauch während der Aktivität in der 23 °C-Testreihe war um den Faktor 1,4 bis 5,5 höher als der Mittelwert des Sauerstoffverbrauchs in inaktiven Phasen bei derselben Temperatur. In der 27 °C-Testreihe betrug dieser Faktor 4,1 und in der 31 °C-Testreihe 2,1 bis 4,5. In der 35 °C-Testreihe wurden alle aktiven Tiere während der Anlaufphase beobachtet, während der eigentlichen Messungen kam es zu keiner Aktivität und ein Vergleich mit dem Mittelwert des Sauerstoffverbrauchs war nicht möglich.

4.5.3 Diskussion der Messung des O₂-Verbrauchs

Allometrischer Exponent α

Der allometrische Exponent α der Gleichung (4-42) ist ein häufig diskutierter Faktor in der Tierphysiologie. Kleiber (1947) veröffentlichte für mehrere Säugetiere den Wert 3/4. Ein weiterer Vorschlag war ein Exponent von 2/3, der auf der mathematischen Oberflächenregel basierte, die Rubner (1883) dem Stoffwechsel von Tieren zuordnete. Er untersuchte inaktive Hunde und generalisierte die gewonnenen Erkenntnisse auf die Gesamtheit inaktiver homoiothermer Tiere. Ibarrola *et al.* (2022) fanden einen Exponenten von 0,79 (nahe 3/4) für einen intraindividuellen Standardstoffwechsel von *Mytilus galloprovincialis*. Wenn jedoch die metabolischen Auswirkungen des unterschiedlichen Wachstums ausgeschlossen wurden, sank der Wert auf 0,67 (nahe 2/3). Die Allgemeingültigkeit beider Werte wurde zuletzt in Frage gestellt, da viele Veröffentlichungen zum Exponenten in verschiedenen Taxa existieren, die andere Befunde liefern. Die Streuung der veröffentlichten Werte deutet darauf hin, dass es keinen universellen α -Wert gibt, sondern vielmehr einen Bereich von Exponenten zwischen 0,2 und 1,6 (Czarńoleski *et al.*, 2008; Gaitán-Espitia, Bruning, *et al.*, 2013; Glazier, 2005, 2006, 2010, 2022; Kozłowski und Konarzewski, 2005). Dieser hängt beispielsweise vom Taxon, der Aktivität, der geografischen Verbreitung (Variation der Umgebungsbedingungen), dem ontogenetischen Zustand oder sogar von transgenerationalen Effekten abhängt. Es existieren einige wenige Publikationen zu terrestrischen Pulmonaten, in welchen die ermittelten Werte sich auf das Gesamtgewicht der Arten (inkl. Schale) beziehen. Sämtliche nachfolgende Werte beziehen sich, sofern nicht anders angegeben, auf die Masse ohne Schale (schalenfreie Masse).

Die in dieser Untersuchung erhobenen allometrischen Exponenten sind grundsätzlich mit den in der Literatur beschriebenen Werten vergleichbar, sofern die methodischen Unterschiede zwischen den Studien berücksichtigt werden. Czarńoleski *et al.* (2008) haben den Stoffwechsel von *H. aspersa* mit schnell und langsam wachsenden Gruppen über die gesamte Lebensdauer

gemessen. Sie wollten untersuchen, wie sich die verschiedenen Wachstumsphasen und die Selektion auf eine erhöhte Körpergröße auf das Verhältnis zwischen Stoffwechsel und Masse auswirken. Die allometrischen Exponenten für die langsam bis schnell wachsenden Individuen unterschieden sich von 0,737 bis 0,834 in der Kontrollgruppe bzw. von 0,709 bis 0,969 in der nach Größe selektierten Gruppe. Eine ähnliche Variation von α wurde von Gaitán-Espitia, Bruning, *et al.* (2013) bei *Cornu aspersum* in verschiedenen Entwicklungsstadien festgestellt. Wesemeier (1960) untersuchte verschiedene Molluskenarten, wobei der α von 0,73 bei *Cepaea nemoralis* und 0,79 bei *Clausilia spec.* bis zu 0,85 bei *Succinea putris* reichte. Der für *Helix pomatia* bestimmte allometrische Exponent wurde für aktive und inaktive Individuen separat ermittelt, wobei die jeweiligen Werte 0,71 und 0,80 betrugen. Dieser Anstieg des allometrischen Exponenten bei aktiven Tieren wurde von Glazier (2009) bestätigt. Er untersuchte acht luftatmende Arten und fand einen allometrischen Exponenten $\alpha = 0,829$ für inaktive und $\alpha = 0,917$ für aktive Tiere. Fischbach *et al.* (2021) fanden für die mediterrane Landschnecke *Xeropicta derbentina* einen mit steigender Temperatur abnehmende α -Werte (1,221 bei 25 °C; 1,033 bei 30 °C; 0,689 bei 38 °C). Sie verfolgten die Aktivität mit einer Kamera, konzentrierten sich ausschließlich auf die ruhenden Individuen und stellten, wie in der vorliegenden Arbeit, eine Abnahme des Exponenten mit steigender Temperatur in diesem physiologischen Zustand fest. Die Stoffwechselrate, bezogen auf die aschefreie Trockenmasse, wurde von Mason (1971) für zwanzig Waldschneckenarten gemessen. Er fand einen α -Wert von 0,74, 0,65 und 0,71 bei 5, 10 und 15 °C, was nahe am unteren Wert des Bereichs von 2/3 bis 1 für den allometrischen Exponenten liegt. Im Gegensatz dazu haben Kienle und Ludwig (1956) einen Exponenten von 1 für *Helicella candicans*, aber auch einen Wert von 0,81 für *Zebrina detrita* gemessen, wobei sie den Sauerstoffverbrauch als Funktion der Körpermasse mit Schale analysierten. Die Aktivität beider Arten wurde nicht diskutiert. Kienle (1957) analysierte in einer anderen Veröffentlichung die Lungenoberfläche als Funktion der schalenfreien Masse von *H. pomatia* und stellte fest, dass die Lungenoberfläche proportional zur Potenz 0,74 der Masse ist, was den α -Wert von Wesemeier (1960) für dieselbe Art bestätigt.

Die allometrischen Exponenten α in der vorliegenden Arbeit liegen zwischen 0,619 und 0,689 für inaktive Individuen, wenn die visuelle Analyse (31 °C-Testreihe ohne M22 und M28) verwendet wird, und zwischen 0,619 und 0,770, wenn die statistische Analyse (31 °C-Testreihe ohne M28) verwendet wird. Die Werte beider Analysen passen zur Oberflächenregel. Der oben erwähnte Einfluss der Ontogenese oder der transgenerationalen Veränderungen wird hier nicht berücksichtigt, ist aber für weitere Forschungen von Interesse. Für einen allometrischen Exponenten aktiver Individuen war die Datenlage in der vorliegenden Untersuchung nicht ausreichend, um einen α -Wert für *T. pisana* zu berechnen.

Spezifischer Sauerstoffverbrauch

Obwohl es nur einen signifikanten Unterschied im spezifischen Sauerstoffverbrauch zwischen 23 °C und 35 °C gab und zwischen den restlichen Temperaturen nicht, lässt sich ein Trend erkennen. Dieser Trend zeigt einen allgemeinen Rückgang des spezifischen Sauerstoffverbrauchs von

T. pisana mit steigender Temperatur. Ein Grund dafür könnte die Vermeidung von Wasserverlust durch Verdunstung sein, indem sie sich die Schale zurückziehen. Dies führt zu einer eingeschränkten Atmung und damit zu einem höheren CO₂-Gehalt, was wiederum zur Einleitung der Ästivation führen kann (Michaelidis *et al.*, 2007). Reuner *et al.* (2008) stellten einen allgemeinen Rückgang der Stoffwechselraten aufgrund der Ästivation bei Heliciden fest. Selbst bei Tieren die nicht in der Ästivation, sondern lediglich inaktiv sind wurde eine Tendenz zu niedrigeren Stoffwechselraten berichtet (Glazier, 2010). Marshall und McQuaid (2011) stellten bei *Echinolittorina malaccana*, einer Schneckenart die an felsigen Küsten im Eulitoral lebt, einen Stoffwechsel fest, der negativ mit der Temperatur korrelierte. Im Gegensatz dazu fanden Mason (1971) und Schmidt-Nielsen *et al.* (1971), wie bereits erwähnt, einen allgemeinen Anstieg des spezifischen Sauerstoffverbrauchs mit steigender Temperatur. Ein Grund für diese gegensätzlichen Ergebnisse könnten die Testtemperaturen in den beiden letzten genannten Studien sein, die im Vergleich zu den extremen Umgebungs- oder Letaltemperaturen der untersuchten Arten eher niedrig waren. Mason (1971) ermittelte den spezifischen Sauerstoffverbrauch bei 5, 10 und 15 °C. Die maximalen Umgebungstemperaturen europäischer Waldschnecken werden jedoch auf etwa 29 °C geschätzt. Das Gleiche gilt für die Messungen von Schmidt-Nielsen *et al.* (1971), die bei 15 und 35 °C durchgeführt wurden und damit einen Temperaturbereich abdecken, der für eine Wüstenschnecke mit einer Umgebungstemperatur im Extremfall von etwa 45 °C und einer letalen Temperatur von 50 °C eher niedrige ist (Schmidt-Nielsen *et al.*, 1971). Abbildung 4-24 zeigt den mittleren spezifischen Sauerstoffverbrauch verschiedener Schneckenarten über dem Temperaturverhältnis τ , welches als Verhältnis von Messtemperatur in °C zu (geschätzter) maximaler Habitattemperatur in °C definiert ist. Die Tendenz des spezifischen Sauerstoffverbrauchs, der durch den Temperaturbereich des vorliegenden Abschnitts beeinflusst wird, wird von Riddle (1977) bei der höheren und realistischeren relativen Luftfeuchtigkeit (60 %) von *R. schiedeanus* zwischen 30 und 40 °C und von *H. aspersa* zwischen 25 und 35 °C bestätigt. Diese Testtemperaturen stützen die Hypothese, dass die Ergebnisse von Mason (1971) und Schmidt-Nielsen *et al.* (1971) aufgrund der im Vergleich zu den Extremtemperaturen der Testarten niedrigen Testtemperatur im Widerspruch zur gefundenen Korrelation stehen. Die Art und Weise, wie sich höhere Temperaturen auf den Sauerstoffverbrauch auswirken, steht im Gegensatz zur sogenannten van't Hoff-Regel, die den Zusammenhang zwischen einer Temperaturänderung (10 K) und der Zunahme der Stoffwechselleistung beschreibt. Dieser Temperatur Koeffizient, Q_{10} genannt, variiert laut Mason (1971) zwischen 1,2 und 4,3. Der durchschnittliche Q_{10} -Wert alle von Mason (1971) untersuchten Arten beträgt unter Berücksichtigung von zwanzig verschiedenen Schneckenarten 2,21.

In Anhang A.11 ist der mittlere spezifische Sauerstoffverbrauch verschiedener Schneckenarten, die in Abbildung 4-24 verwendet werden, ausführlich dargestellt.

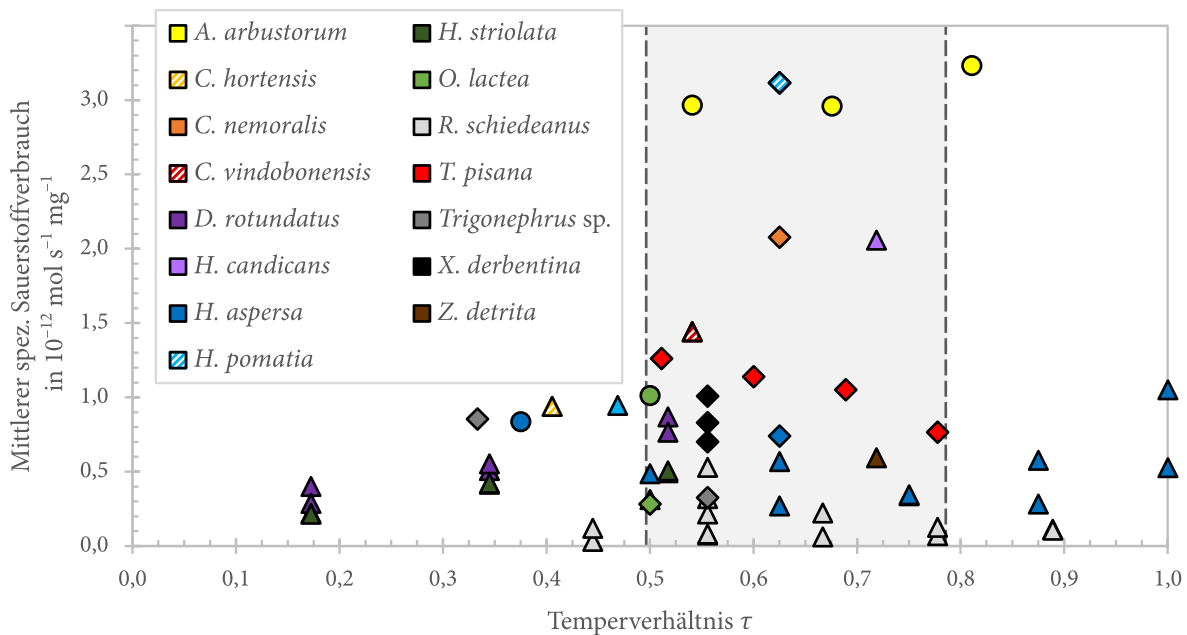


Abbildung 4-24: Spezifischer Sauerstoffverbrauch vs. Temperaturverhältnis

Mit dem Farbschema der verschiedenen Schneckenarten oben links dargestellt. Die Aktivität der Schnecken während der Messungen wird durch die Form der Datenpunkte angezeigt (aktiv: Kreis, inaktiv: Raute, nicht spezifiziert: Dreieck). Der grau schattierte Bereich markiert die abgeschätzte Übergangszone zwischen dem aktiven und inaktiven Zustand der Art.

Durch diese Korrelation und unter Bezugnahme auf die Ergebnisse des vorliegenden Abschnitts wird deutlich, dass der Sauerstoffverbrauch von mehreren temperaturabhängigen Mechanismen beeinflusst wird, wie in Abbildung 4-24 dargestellt. Bei niedrigen Temperaturen führt, wie auf der linken Seite des Diagramms zu sehen ist, die Wirkung der van't-Hoff-Regel zu einem steigenden Sauerstoffverbrauch, während auf der rechten Seite andere Effekte im Zusammenhang mit dem Einsetzen von Inaktivität oder Ruhezustand, durch z. B. verstärkte CO_2 -Effekte, entscheidend sind und zu einem sinkenden Sauerstoffverbrauch führen. Dazwischen lässt sich ein Übergangsbereich von etwa $0,5 < \tau < 0,75$ (grauer Bereich) definieren, der die Übergangsphase zwischen dem aktiven und dem inaktiven Zustand der Art symbolisiert. Eine Ausnahme bildet *A. arbustorum*, welche bei einem höheren Temperaturverhältnis noch aktiv ist. Daher ist kein Rückgang des Sauerstoffverbrauchs zu erwarten. Möglich wäre auch, dass die Berechnung des Temperaturverhältnisses für diese Art auf nicht zutreffenden Annahmen beruht. Für einzelne Werte wie *H. pomatia*, *C. nemoralis* oder *H. candicans* ist kein Trend erkennbar. Aufgrund des hohen spez. Sauerstoffverbrauchs kann davon ausgegangen werden, dass *H. candicans* in der Studie von Kienle und Ludwig (1956) aktiv war.

Diese Interpretation basiert nicht auf direkt aufgezeichneten Daten, da die Höchsttemperaturen aus der Literatur und persönlichen Erfahrungen geschätzt wurden. Daher ist der Vergleich ein erster Entwurf, zumal variable Bedingungen in Mikrohabitaten zu erwarten sind. Dennoch ist es sinnvoll, diesen Aspekt im Vergleich von *T. pisana* mit anderen terrestrischen Pulmonaten zu diskutieren.

Die Luftfeuchtigkeitsbedingungen der Messungen (67–100 %) decken nicht den gesamten Bereich der natürlich vorkommenden Luftfeuchtigkeitswerten im Lebensraum ab. Dennoch werden die Daten mit der Literatur verglichen, da auch in den dortigen Messungen die Luftfeuchtigkeitsbedingungen teils nur unzureichend dokumentiert wurde oder diese „auf Sättigung gehalten“ (Mason, 1971) beziehungsweise als „etwa 100 %“ (Nopp, 1965) beschrieben wird. Riddle (1977), der die relative Luftfeuchtigkeit während des Experiments gemessen hat, vermerkt zudem: „humidity levels were only approximate and varied with temperature, they were referred to as precise for convenience“. Der hier vorgenommene Vergleich ist daher nicht als belastbare quantitative Gegenüberstellung, sondern als orientierende Näherung zu verstehen. Dennoch erlauben die Daten eine grobe Einschätzung der Unterschiede zwischen den Arten sowie der Tendenz des Sauerstoffverbrauchs in Abhängigkeit von Änderungen der Randbedingungen.

Multiple unabhängige Variablen

Der Sauerstoffverbrauch als Funktion mehrerer unabhängigen Variablen zeigt, dass 73,1 % der Streuung im Sauerstoffverbrauch durch Variationen in der schalenfreien Masse, der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit erklärt werden können. Der Einfluss aller drei unabhängigen Variablen wurde anhand der Steigung der linearen Regression (MLR) und der *p*-Werte der multiplen linearen Regression überprüft. Die Hypothese, dass der Sauerstoffverbrauch mit steigender relativer Luftfeuchtigkeit zunimmt, die bereits von Riddle (1977) durch seine Experimente mit *R. schiedeanus* (bei 25 °C mit 10 %, 73 % und 90 % RH und bei 20–35 °C mit 10 % und 60 % RH) und *H. aspersa* (bei 20–25 °C mit 10 % und 60 % RH) aufgestellt wurde, konnte durch die vorliegende Untersuchung bestätigt werden. Der Bereich der relativen Luftfeuchtigkeit, in dem die Messungen durchgeführt wurden, stimmt teilweise mit dem von Riddle (1977) getesteten Bereich überein. Aufgrund der begrenzten Größe der Messkammer war es jedoch nicht möglich, niedrigere relative Luftfeuchtigkeiten zu testen. Die Aktivität der Schnecken führt zwangsläufig zu einer Erhöhung der relativen Luftfeuchtigkeit, da Wasser aus dem Weichkörper und dem durch Fortbewegung hinterlassenen Mukus verdunstet. Die konstant hohe Luftfeuchtigkeit steht im Gegensatz zum natürlichen Lebensraum von *T. pisana*, in welchem große Schwankungen der Luftfeuchtigkeit auftreten können. Dennoch erscheint eine Zunahme des Sauerstoffverbrauchs mit steigender Luftfeuchtigkeit plausibel, da eine trockene Umgebung bei Landschnecken Stress verursachen und somit als Schutzmechanismus zu einem verringerten Sauerstoffverbrauch führen sollte.

Einfluss der Aktivität auf den O₂-Verbrauch

Der erhöhte Sauerstoffverbrauch während der Aktivität, der von Dallas *et al.* (1991) bei *Trigonephrus* sp. und von Herreid (1977) bei *O. lactea* beobachtet wurde, konnte bei *T. pisana* bestätigt werden. Der Sauerstoffverbrauch ist 1,4- bis 5,5-mal höher als in inaktiven Phasen. Eine weitere Erkenntnis, die sich aus den vorliegenden Aktivitätsdaten ableiten lässt, ist, dass die Aktivität im Allgemeinen mit steigender Temperatur abnimmt. Diese Beobachtung steht im Einklang mit der vorherrschenden Annahme, dass Landschnecken bei hohen Temperaturen ihre Aktivität reduzieren, um den Wasserverlust zu minimieren, da dieser ab einem bestimmten Punkt

nicht mehr kompensiert werden kann. Dies lässt darauf schließen, dass die thermische Komfortzone von *T. pisana* eher im unteren Messbereich (23 °C) liegt und dass der thermische Stress mit steigender Temperatur zunimmt, was wiederum zu einem geringeren Sauerstoffverbrauch führt.

Zusammenfassung des O₂-Verbrauchs

In Abschnitt 4.5 wurde die Frage beantwortet, wie der Sauerstoffverbrauch von *T. pisana* durch die Parameter schalenfreie Masse, Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und den Aktivitätszustand von beeinflusst wird. Daraus ergeben sich mehrere Zahlenwerte, die für zukünftige Forschungen zu Landschnecken aus biologischer Sicht von Bedeutung sein können:

1. Der allometrische Exponent des Sauerstoffverbrauchs α variiert zwischen 0,62 und 0,69 bzw. 0,77 im Bereich der genannten Randbedingungen. Alle Werte liegen nahe bei 2/3 (mathematische Oberflächenregel).
2. Der Sauerstoffverbrauch nimmt mit steigender Temperatur im Bereich von 23 °C bis 35 °C ab. Dies deutet auf eine aktive Herunterregulierung des Stoffwechsels während der Inaktivität hin, wodurch physiologische Prozesse von der van't-Hoff-Regel abgekoppelt werden.
3. Die multiple lineare Regressionsmodellierung zeigt, dass der Sauerstoffverbrauch mit den drei Parametern schalenfreie Masse, Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit gut beschrieben werden kann (73,1 %).
4. Der Sauerstoffverbrauch steigt mit zunehmender relativer Luftfeuchtigkeit im Bereich von 67 % bis 100 % RH.
5. Der Sauerstoffverbrauch ist während aktiver Phasen 1,4- bis 5,5-mal höher als während inaktiven Phasen.
6. Es konnte gezeigt werden, dass der Übergang vom aktiven zum inaktiven Zustand bei etwa 0,5- bis 0,75-mal der maximalen Habitatterperatur von Landschnecken erfolgt. Dieses Erkenntnis stützt sich auf die Einordnung des spezifischen Sauerstoffverbrauchs von Landschnecken durch das Temperaturverhältnis τ , welches als Verhältnis der Temperatur, bei der der Sauerstoffverbrauch gemessen wurde, zur maximalen Habitatterperatur definiert ist.

4.5.4 Anpassung des O₂-Verbrauchs an das Simulationsmodell

Die in Formel (4-43) dargestellte Regression des Sauerstoffverbrauchs stellt für die gemessenen Daten die bestmögliche mathematische Abbildung dar. Im Simulationsmodell werden größere Temperatur und Luftfeuchtigkeitsbereiche benötigt, die von der verwendeten Regression sinnvoll abgedeckt werden müssen. Der Temperaturbereich wird auf 15 bis 43 °C festgelegt, da ein Tag mit hohen Temperaturen und intensiver Sonneneinstrahlung im Habitat von *T. pisana* in diesem Bereich liegt. Wird die Regression aus Formel (4-43) auf diesen Temperaturbereich angewandt, liegen die errechneten Werte des Sauerstoffverbrauchs bei kleinen Schnecken und niedrigen

Luftfeuchtigkeiten (30 %) weitestgehend im negativen Bereich, weshalb diese Regression für das Simulationsmodell nicht sinnvoll ist.

Wie bereits erwähnt, sind die Messungen, bedingt durch den Aufbau des Messgeräts, in einem Bereich der relativen Luftfeuchtigkeit durchgeführt worden, der am oberen Ende liegt (67–100 %). Das steht im Kontrast zu natürlichen Bedingungen an einem heißen, sonnigen Tag, welcher die Grundannahme des Simulationsmodells darstellt. Aus diesem Grund werden bei der verwendeten Regression ausschließlich Temperatur und schalenfreie Masse als Parameter berücksichtigt, da die Modellstabilität und -plausibilität sonst darunter leiden. Die Regression zweiter Ordnung, dargestellt in Abbildung 4-25, beschreibt den Sauerstoffverbrauch unter Vernachlässigung der Messungen M22 und M28 mit der höchsten Anpassungsgüte ($R^2 = 0,765$; $RMSE = 1,65 \cdot 10^{-10} \text{ mol s}^{-1}$):

$$\dot{n}_{O_2} = p_{00} + p_{01} \bar{\vartheta} + p_{10} m_{sf} + p_{11} \bar{\vartheta} m_{sf} + p_{02} \bar{\vartheta}^2 + p_{20} m_{sf}^2, \quad (4-44)$$

mit den in Tabelle 4-13 dargestellten Koeffizienten.

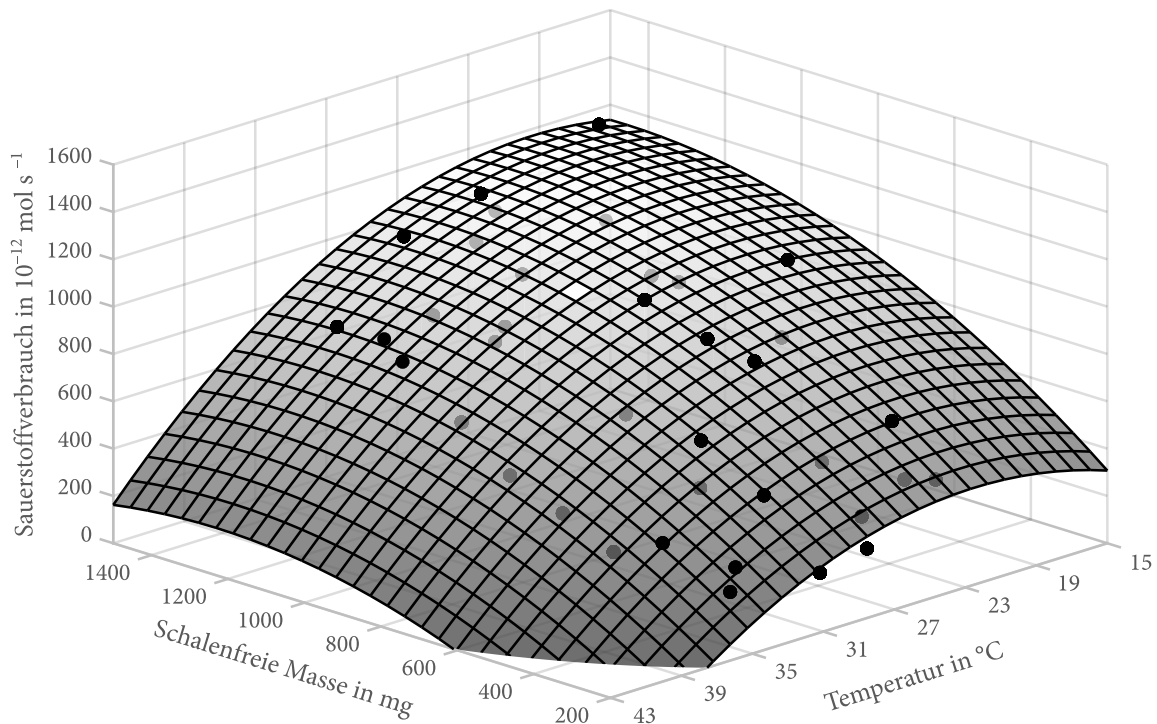


Abbildung 4-25: Regression des Sauerstoffverbrauchs

Sauerstoffverbrauch vs. Schalenfreie Masse vs. Temperatur im Temperaturbereich zwischen 15 und 43 °C und für schalenfreie Massen von 200 bis 1700 mg. Datenpunkte sind schwarz (Punkte über der Fläche) bzw. grau (Punkte unterhalb der Fläche) dargestellt.

Tabelle 4-13: Koeffizienten der Regression des Sauerstoffverbrauchs

Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit
p_{00}	$-8,1941 \cdot 10^{-10}$	mol s^{-1}	p_{11}	$-8,6727 \cdot 10^{-15}$	$\text{mol s}^{-1} \text{mg}^{-1} \text{°C}^{-1}$
p_{01}	$8,3428 \cdot 10^{-11}$	$\text{mol s}^{-1} \text{°C}^{-1}$	p_{02}	$-1,8137 \cdot 10^{-12}$	$\text{mol s}^{-1} \text{°C}^{-2}$
p_{10}	$1,6503 \cdot 10^{-12}$	$\text{mol s}^{-1} \text{mg}^{-1}$	p_{20}	$-5,1921 \cdot 10^{-16}$	$\text{mol s}^{-1} \text{mg}^{-2}$

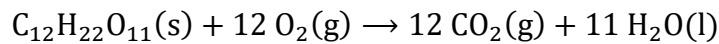
4.5.5 Wärmetransport durch Metabolismus beim Modellorganismus

Für die Wärmebilanz des Simulationsmodells muss der durch den Stoffwechsel erzeugte Wärmestrom berücksichtigt werden. Grundlage dafür ist der Sauerstoffverbrauch, da bei der aeroben Verstoffwechselung von Nahrung chemisch gebundene Energie umgesetzt und anteilig als Wärme freigesetzt wird. Die freigesetzte Wärmemenge kann über das energetische Äquivalent von Sauerstoff mit dem gemessenen Sauerstoffverbrauch verknüpft werden. Der metabolische Wärmestrom lässt sich damit wie folgt beschreiben:

$$\dot{Q}_{\text{meta}} = -\dot{n}_{\text{O}_2} \varepsilon_{\text{O}_2}, \quad (4-45)$$

mit dem energetischen Äquivalent von Sauerstoff ε_{O_2} in J mol^{-1} (Hall und Guyton, 2016). Das energetische Äquivalent von Sauerstoff geht aus der Reaktionsgleichung des oxidativen Abbaus eines Moleküls hervor. Diese Moleküle können in die drei Hauptgruppen der Makronährstoffe Kohlenhydrate, Fette und Proteine eingeteilt werden. Da die Nahrung von Landschnecken größtenteils aus Kohlenhydraten besteht und grüne Blätter hauptsächlich Saccharose enthalten, eine Verbindung aus den Molekülen Glucose und Fructose, stellt der Abbau von Saccharose eine geeignete Näherung dar. Dies gilt insbesondere, da einige andere Moleküle dieser Gruppe, wie beispielsweise Cellulose oder Lignin, von den Tieren nicht oder nur eingeschränkt verwertet werden können (Heinz-R. Köhler, persönliche Kommunikation, 20. August 2025).

Die Reaktionsgleichung von Saccharose sieht wie folgt aus:



Es werden demnach 12 mol Sauerstoff benötigt um 1 mol Saccharose zu verbrennen und die resultierende molare Standard-Reaktionsenthalpie $\Delta_r H^\circ_{\text{Saccharose}}$ ist $-5639,7 \text{ kJ mol}^{-1}$. Berechnet mit den Standardbildungsenthalpien $\Delta_f H^\circ(\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}(\text{s})) = -2226,1 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta_f H^\circ \text{CO}_2(\text{g}) = -393,5 \text{ kJ mol}^{-1}$ und $\Delta_f H^\circ(\text{H}_2\text{O}(\text{l})) = -285,8 \text{ kJ mol}^{-1}$ (Lide, 2005). Damit kann das energetische Äquivalent von Sauerstoff basierend auf der oxidativen Reaktion von Saccharose berechnet werden, indem die resultierende molare Standardreaktionsenthalpie durch 12 mol O_2 pro mol Saccharose geteilt wird. Daraus ergibt sich $\varepsilon_{\text{O}_2} = -469,98 \text{ kJ pro mol O}_2$. Dieser Wert wird im Simulationsmodell verwendet, um den gemessenen bzw. berechneten Sauerstoffverbrauch in den metabolischen Wärmestrom von *T. pisana* zu überführen.

4.6 Verdunstungsmasse von *Theba pisana*

Im folgenden Abschnitt werden die Verdunstungsmasse von *Theba pisana* und der damit verbundene Energieumsatz durch Evaporation behandelt sowie die Ergebnisse dargestellt und diskutiert. Große Teile des Abschnitts (4.6.1–4.6.3) wurden bereits in Zimmermann *et al.* (2025) veröffentlicht. Die Beiträge der Autoren sind im Kapitel Veröffentlichungen dargelegt. Die Diskussion der Implementierung der Verdunstungsrate in das Simulationsmodell erfolgt in Abschnitt 6.1.

4.6.1 Quantifizierung der Verdunstungsrate

Da die Verdunstungsrate $\dot{E}$ keine unmittelbare Aussage über die Größe der Schnecke zulässt und Messungen für Schnecken unterschiedlicher Größe nicht miteinander verglichen werden können, ist es sinnvoll, die spezifische Verdunstungsrate $\dot{e}$ anzugeben. Relevante Parameterwerte, um diese zu berechnen, sind die schalenfreie Masse m_{sf} , da diese einfach zu ermitteln ist, und die Fläche der Schalenöffnung A_{sa} , da der größte Teil der Verdunstung über diese erfolgt, vgl. Kapitel 1.

4.6.2 Ergebnis der Messung der Verdunstungsrate

Während allen Messungen nahm die Masse linear ab und die R^2 -Werte der linearen Regressionen der einzelnen Messungen lagen im Bereich von 0,953 bis 0,999.

Die maximale Standardabweichung bei Temperatur, relativer Luftfeuchtigkeit und Luftgeschwindigkeit unter Berücksichtigung aller Messungen beträgt: $\sigma_{\vartheta, \max} = 0,06$ K, $\sigma_{\varphi, \max} = 3,3$ % bei 40 % rel. Luftfeuchtigkeit und 1,2 % bei 70 % rel. Luftfeuchtigkeit sowie $\sigma_v, \max = 0,3$ m s⁻¹.

Alle relevanten Messdaten sind in Anhang A.12 aufgeführt.

Fläche der Schalenöffnung als Funktion des Durchmessers

Auf Grundlage der in Abschnitt 4.1 durchgeführten CT-Scans ($n = 12$), wurde eine quadratische Beziehung zwischen dem Durchmesser d und der Fläche der Schalenöffnung A_{sa} von *T. pisana* ermittelt ($R^2 = 0,964$; RMSE = 2,83 mm²):

$$A_{sa}(d_S) = (0,1805 \pm 0,00357) d_S^2. \quad (4-46)$$

Verdunstung und spezifische Verdunstung

Die Säulendiagramme in Abbildung 4-26 und Abbildung 4-27 zeigen für die Testreihen 23 °C, 27 °C, 31 °C und 35 °C die durchschnittliche Verdunstungsrate $\dot{E}$ bzw. die durchschnittliche spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreier Masse $\dot{e}_m$. Die spezifische Verdunstungsrate pro Fläche der Schalenöffnung weicht nur geringfügig von der spezifischen Verdunstungsrate pro schalenfreier Masse ab und der Unterschied ist vernachlässigbar. Abbildung 4-26A und Abbildung 4-27A zeigen die Messungen mit einem gerichteten Luftstrom von ca. 1,3 m s⁻¹, während die Abbildung 4-26B und Abbildung 4-27B die Messungen ohne gerichteten Luftstrom ($v_{air} \approx 0$ m s⁻¹) zeigen. Da die Evaporationen bei den 70 % Luftfeuchtigkeits-Messungen vergleichsweise niedrig sind, werden diese auf der rechten Seite des jeweiligen Diagramms in einem kleineren Maßstab dargestellt.

Die Verdunstungsrate ist bei 29 von 32 Messungen für die kleineren Schneckengruppen niedriger. In zwei Messungen sind $\dot{E}$ der Schneckengruppen *S* und der Schneckengruppen *L* nahezu identisch (Abbildung 4-26A, 23 °C bei 40 % und 70 % RH) und in einer Messung ist $\dot{E}$ für die Schneckengruppe *S* höher (Abbildung 4-26A, 31 °C bei 40 % RH). Die drei Messungen, die vom

allgemeinen Trend abweichen, sind diejenigen, die bei einer Luftgeschwindigkeit von $1,3 \text{ m s}^{-1}$ durchgeführt wurden (Abbildung 4-26A). Die höchste Verdunstungsrate bei gerichtetem Luftstrom (Abbildung 4-26A) wird bei 27°C und 40% RH in beiden Gruppen beobachtet. Bei 70% RH wird die höchste Verdunstungsrate bei 27°C in den *S*-Gruppen und bei 31°C in den *L*-Gruppe beobachtet. Die höchste Verdunstungsrate ohne gerichteten Luftstrom (Abbildung 4-26B) wird bei 23°C bei 40% und 70% RH in beiden Größenklassen beobachtet, wobei der Unterschied bei 40% RH in der *S*-Gruppe und bei 70% RH in der *L*-Gruppe zwischen 23°C und 27°C sehr gering ist.

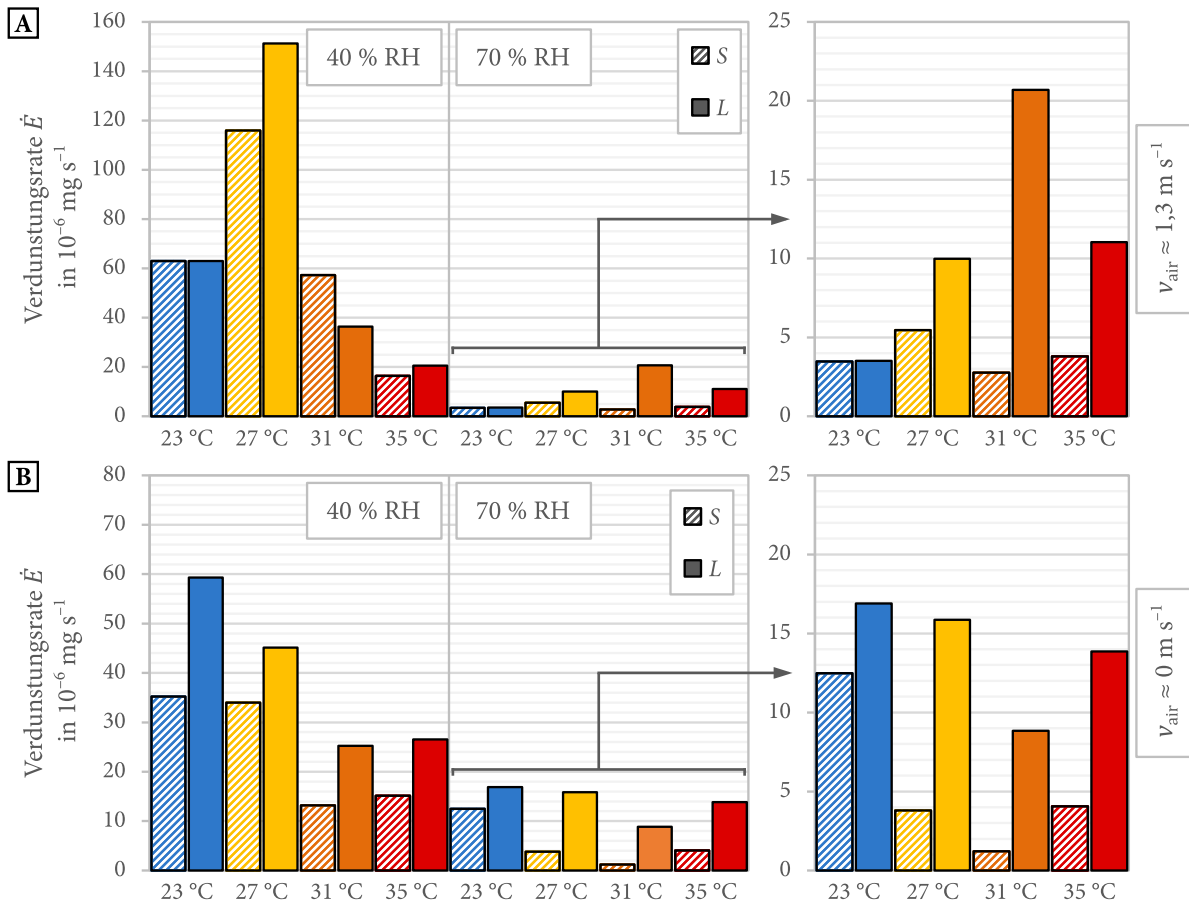


Abbildung 4-26: Verdunstungsrate

Mit einer Luftgeschwindigkeit von **A:** $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$ und **B:** $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$; in den verschiedenen Testreihen bei 23°C (blaue Balken), 27°C (gelbe Balken), 31°C (orange Balken) und 35°C (rote Balken), mit den beiden Größenklassen *S* (linker Balken, schraffiert) und *L* (rechter Balken, ausgefüllt) jeder Testreihe, getrennt nach den beiden relativen Luftfeuchtigkeiten (40% auf der linken Seite; 70% auf der rechten Seite).

Abbildung 4-27 zeigt, dass kleinere Schnecken eine höhere spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreie Massen $\dot{e}_m$ aufweisen als größere Individuen, die denselben Bedingungen bei niedrigeren Temperaturen ausgesetzt waren, wobei sich das mit steigender Temperatur ab einem bestimmten Punkt ändert. Bei 40% RH und einem gerichtetem Luftstrom (Abbildung 4-27 A) zeigen alle kleineren Schneckengruppen eine höhere spez. Verdunstungsrate, und bei 70% RH ändert sich dies zwischen 27°C und 31°C . Bei 40% RH und ohne einen gerichteten Luftstrom (Abbildung 4-27 B) zeigen alle kleineren Schnecken eine höhere spez. Verdunstungsrate, obwohl

die Werte bei 31 °C nahezu identisch waren, und bei 70 % RH ändert sich dies zwischen 23 °C und 27 °C. Die höchste spez. Verdunstungsrate bei einem gerichteten Luftstrom (Abbildung 4-27 A) wird bei 27 °C und 40 % RH in beiden Größenklassen beobachtet. Bei 70 % RH wird die höchste Verdunstungsrate bei 27 °C bei den kleinen Individuen und bei 31 °C bei den großen Individuen beobachtet. Die höchste spez. Verdunstungsrate ohne gerichteten Luftstrom (Abbildung 4-27 B) wird bei 23 °C bei 40 % und 70 % RH in beiden Größenklassen beobachtet.

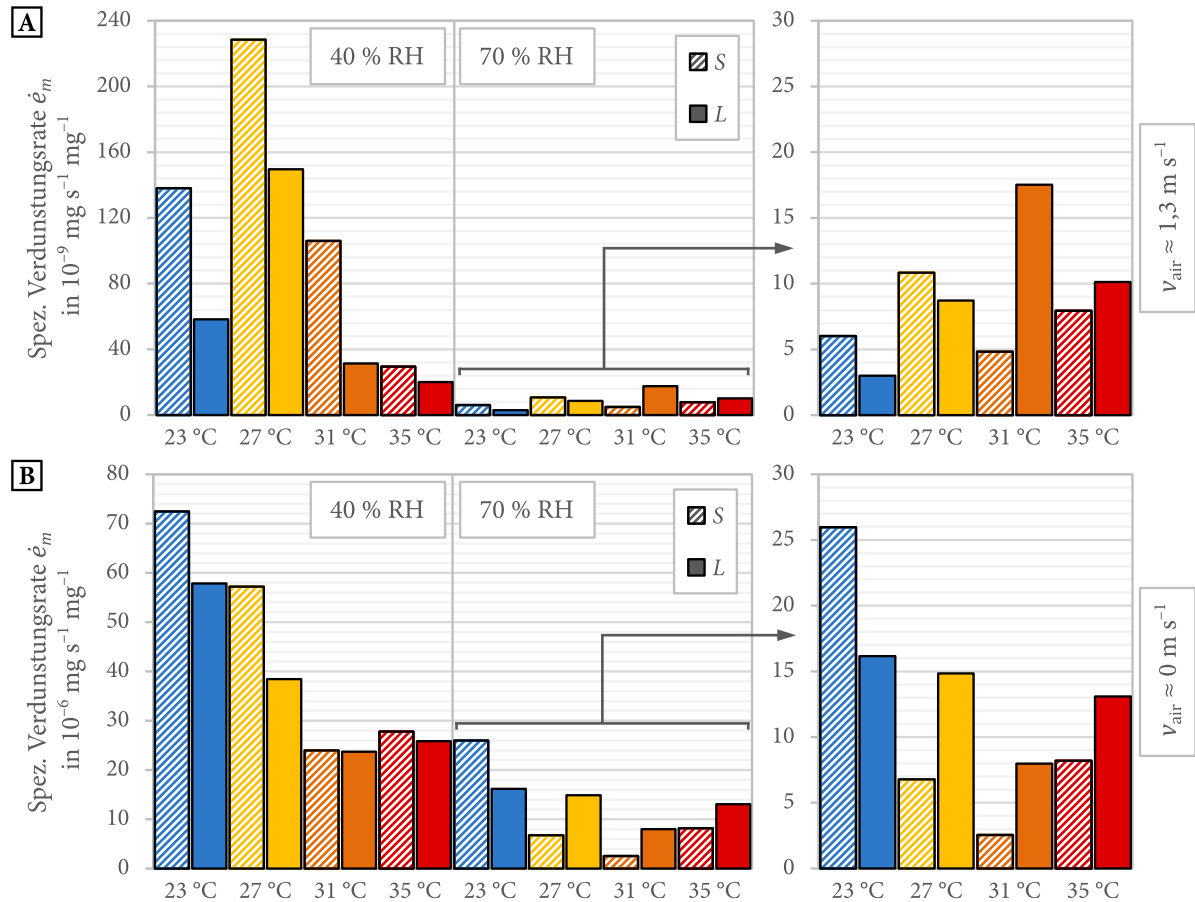


Abbildung 4-27: Spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreie Masse

Mit einer Luftgeschwindigkeit von **A:** $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$ und **B:** $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$; in den verschiedenen Testreihen bei 23 °C (blaue Balken), 27 °C (gelbe Balken), 31 °C (orange Balken) und 35 °C (rote Balken), mit den beiden Größenklassen S (linker Balken, schraffiert) und L (rechter Balken, ausgefüllt) jeder Testreihe, getrennt nach den beiden relativen Luftfeuchtigkeiten (40 % auf der linken Seite; 70 % auf der rechten Seite).

Die spezifische Verdunstungsrate pro Schalenöffnungsfläche ($\dot{\epsilon}_A$) ist in Abbildung 4-28 als Funktion des Sättigungsdefizits (Δp_s) dargestellt. Das Sättigungsdefizit lässt sich über den Zusammenhang in Formel (2-43) und der Magnus-Formel (2-45) berechnen. Die in Abbildung 4-28 dargestellten Daten sind entsprechend der Luftgeschwindigkeiten in zwei unterschiedlichen Farben dargestellt: rot für Messungen mit einem gerichteten Luftstrom und blau für Messungen ohne gerichteten Luftstrom. Gestrichelte Linien und schraffierte Kreise stehen für die Größenklasse S, während durchgezogene Linien und ausgefüllte Kreise für die Größenklasse L stehen. Die Datenpunkte unten links im Diagramm beziehen sich auf alle Messungen, die bei 70 % RH durchgeführt wurden, und die Datenpunkte oben und rechts im Diagramm beziehen sich auf diejenigen, die bei

40 % RH durchgeführt wurden. Alle 32 Datenpunkte sind (vertikal) in acht verschiedenen Sättigungsdefiziten gruppiert. Die vier Datenpunkte innerhalb jeder Gruppe auf der linken Seite der jeweiligen relativen Luftfeuchtigkeit repräsentieren die Testreihe 23 °C. Der zweite Cluster von links der jeweiligen relativen Luftfeuchtigkeit steht für die Testreihe 27 °C, der dritte Cluster von links der jeweiligen relativen Luftfeuchtigkeit steht für die Testreihe 31 °C und der Cluster auf der rechten Seite der jeweiligen relativen Luftfeuchtigkeit steht für die Testreihe 35 °C. Dies zeigt, dass die Temperaturen in den jeweiligen relativen Luftfeuchtigkeitsklassen von links nach rechts ansteigen. Bei den Messungen bei 40 % RH mit gerichtetem Luftstrom wird beobachtet, dass die spezifische Verdunstungsrate ($\dot{e}_A$) von 23 °C bis 27 °C rapide anstieg, bevor sie anschließend wieder abnimmt. Dieser Trend ist bei Messungen ohne gerichteten Luftstrom nicht zu beobachten, bei denen die Verdunstungsrate mit steigender Temperatur allgemein abnahm. Bei den Messungen bei 70 % RH sind keine erkennbaren Trends zu beobachten, die Werte bleiben relativ konstant, mit Ausnahme der großen Schnecken (L) bei gerichtetem Luftstrom. Im Allgemeinen waren die spezifischen Verdunstungsraten bei 40 % RH deutlich höher als bei 70 % RH. Darüber hinaus konnte keine Abhängigkeit der spezifischen Verdunstungsrate vom Sättigungsdefizit festgestellt werden.

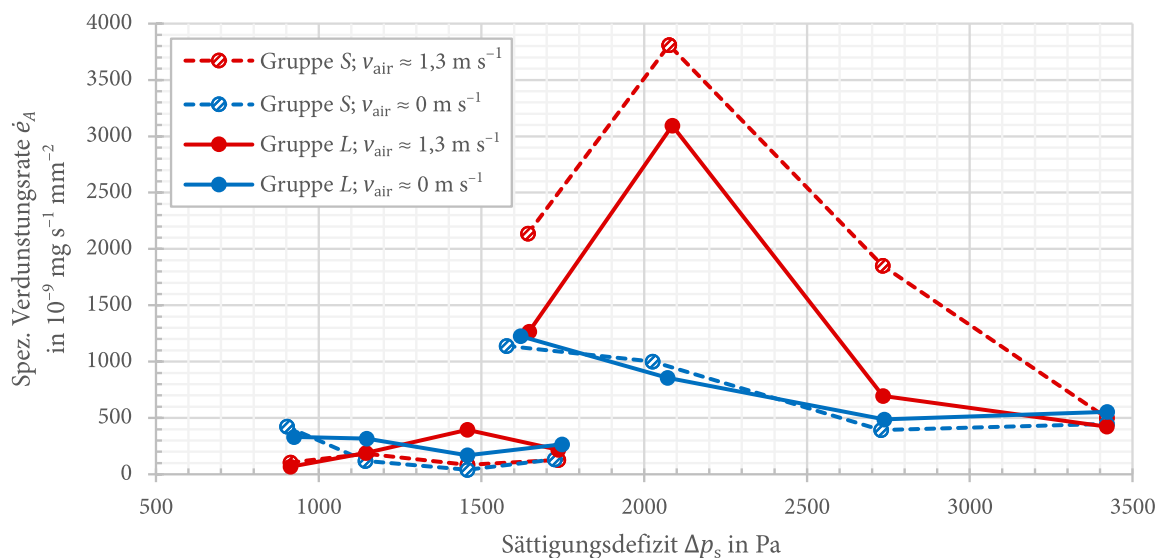


Abbildung 4-28: Spez. Verdunstungsrate pro Schalenöffnungsfläche vs. Sättigungsdefizit

Luftgeschwindigkeiten (rot: $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$; blau: $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$) in den verschiedenen Größenklassen S (gestrichelte Linien, schraffierte Kreise) und L (durchgezogene Linien, gefüllte Kreise). Die 16 Datenpunkte, die den Messungen bei 70 % RH entsprechen, sind die Datenpunkte unten links im Diagramm, während die 16 Datenpunkte, die den Messungen bei 40 % RH entsprechen, sind die Datenpunkte oben rechts.

Folgende Ergebnisse können hervorgehoben werden:

- Im Allgemeinen sind die bei 40 % RH gemessenen Werte deutlich höher als bei 70 % RH.
- Bei allen Messungen ohne gerichteten Luftstrom sind die höchsten Verdunstungs- und spezifischen Verdunstungsraten bei 23 °C zu beobachten.

- Bei 70 % RH zeigen alle größeren Schnecken bei Temperaturen $> 30\text{ °C}$ eine höhere spezifische Verdunstungsrate als die kleineren Individuen.
- Bei gerichtetem Luftstrom treten die höchsten Verdunstungs- und spezifischen Verdunstungsraten bei 40 % RH bei 27 °C auf. Bei 70 % RH werden die höchsten Raten bei 27 °C in den S-Gruppen und bei 31 °C in den L-Gruppen beobachtet.
- Es konnten keine Hinweise darauf gefunden werden, dass die spezifische Verdunstungsrate ($\dot{e}_A$) vom Sättigungsdefizit der Luft abhängt.

Spezifische Verdunstungsrate als abhängige Variable

Die spezifische Verdunstungsrate $\dot{e}_m$ wurde anhand der unabhängigen Variablen *mittlerer Temperatur* ($\bar{\vartheta}$) in $^{\circ}\text{C}$, *mittlerer relativer Luftfeuchtigkeit* ($\bar{\varphi}$) in % und *mittlerer Luftgeschwindigkeit* ($\bar{v}_{\text{air}}$) in m s^{-1} getestet, wobei die unabhängigen Variablen mittels MLR gekreuzt ($\times$) wurden. Die unzentrierte und die zentrierte Parametrisierung liefern identische Modellvorhersagen. Die Zentrierung beeinflusst somit die Parametrisierung der Koeffizienten jedoch nicht den vorhergesagten Modellverlauf. Bei der zentrierten Parametrisierung liegen die Varianzinflationsfaktoren im Bereich $\text{VIF} = 1,0\text{--}3,4$, sodass keine problematische Multikollinearität der unabhängigen Variablen vorliegt. Die Residuen sind normalverteilt, weisen eine konstante Varianz auf (Homoskedastizität) und autokorrelieren nicht (Durbin-Watson: $d = 1,84$).

In Abbildung 4-29A ist das angepasste Regressionsmodell der MLR (unzentrierte Parametrisierung) dargestellt, welche die vom Modell vorhergesagten Werte (Abszisse) gegenüber den gemessenen Werten (Ordinate) gegenüberstellt. Die MLR wird in unzentrierter Form angegeben, um die direkte Anwendung der Modellfunktion mit den ursprünglichen Messgrößen zu ermöglichen. Die Regressionsgleichung lautet:

$$\begin{aligned} \dot{e}_m = & 522,16 - 14,844 \bar{\vartheta} - 7,8027 \bar{\varphi} - 157,31 \bar{v}_{\text{air}} + 0,22823 \bar{\vartheta} \bar{\varphi} - 8,4544 \bar{\vartheta} \bar{v}_{\text{air}} \\ & - 162,19 \bar{\varphi} \bar{v}_{\text{air}} + 433,76 \bar{v}_{\text{air}}^2, \end{aligned} \quad (4-47)$$

mit der resultierenden spez. Verdunstungsrate $\dot{e}_m$ in $10^{-9} \text{ mg s}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ und den unabhängigen Variablen in den oben genannten Einheiten.

Abbildung 4-29B–D zeigt die Leverage-Plots der unabhängigen Variablen der MLR (zentrierte Parametrisierung). Der R^2 -Wert des gesamten Modells beträgt 0,728 und der RMSE beträgt $30,0 \cdot 10^{-9} \text{ mg s}^{-1} \text{ mg}^{-1}$. Die Parameter *mittlere Temperatur* ($p = 0,0004$, $F = 16,99$; Abbildung 4-29B) und *mittlere relative Luftfeuchtigkeit* ($p < 0,0001$, $F = 29,90$; Abbildung 4-29C) ergeben einen hochsignifikanten (**) und der Parameter *mittlere Luftgeschwindigkeit* ($p = 0,0333$, $F = 5,097$; Abbildung 4-29D) ergibt einen signifikanten (*) Beitrag zum Modell. Darüber hinaus sind die *mittlere Temperatur* mit der *mittleren relativen Luftfeuchtigkeit* und die *mittlere Luftgeschwindigkeit* mit allen drei unabhängigen Variablen in der MLR gekreuzt. Die Ergebnisse der Effekttests aller unabhängigen Variablen der MLR (zentrierte Parametrisierung), einschließlich Kreuzungen, sind in Tabelle 4-14 dargestellt.

Die Berücksichtigung einer Kreuzung zwischen allen unabhängigen Variablen in der MLR führt zu keiner wesentlichen Verbesserung des Modells. Das Modell ist optimiert, um eine möglichst umfassende Erklärung zu liefern, wobei alle Variablen in signifikanter Form berücksichtigt werden.

Tabelle 4-14: Effekttests der Variablen der MLR der Verdunstungsmasse

Unabhängige Variable	<i>p</i> -Wert	<i>F</i> -Wert	Signifikanz
Mittlere Temperatur	0,0004	16,99	**
Mittlere relative Luftfeuchtigkeit	< 0,0001	29,90	**
Mittlere Luftgeschwindigkeit	0,0333	5,097	*
Mittlere Temperatur × mittlere relative Luftfeuchtigkeit	0,0152	6,828	*
Mittlere Luftgeschwindigkeit × mittlere Temperatur	0,0093	8,004	**
Mittlere Luftgeschwindigkeit × mittlere relative Luftfeuchtigkeit	0,0200	6,207	*
Mittlere Luftgeschwindigkeit × mittlere Luftgeschwindigkeit	0,0084	8,233	**

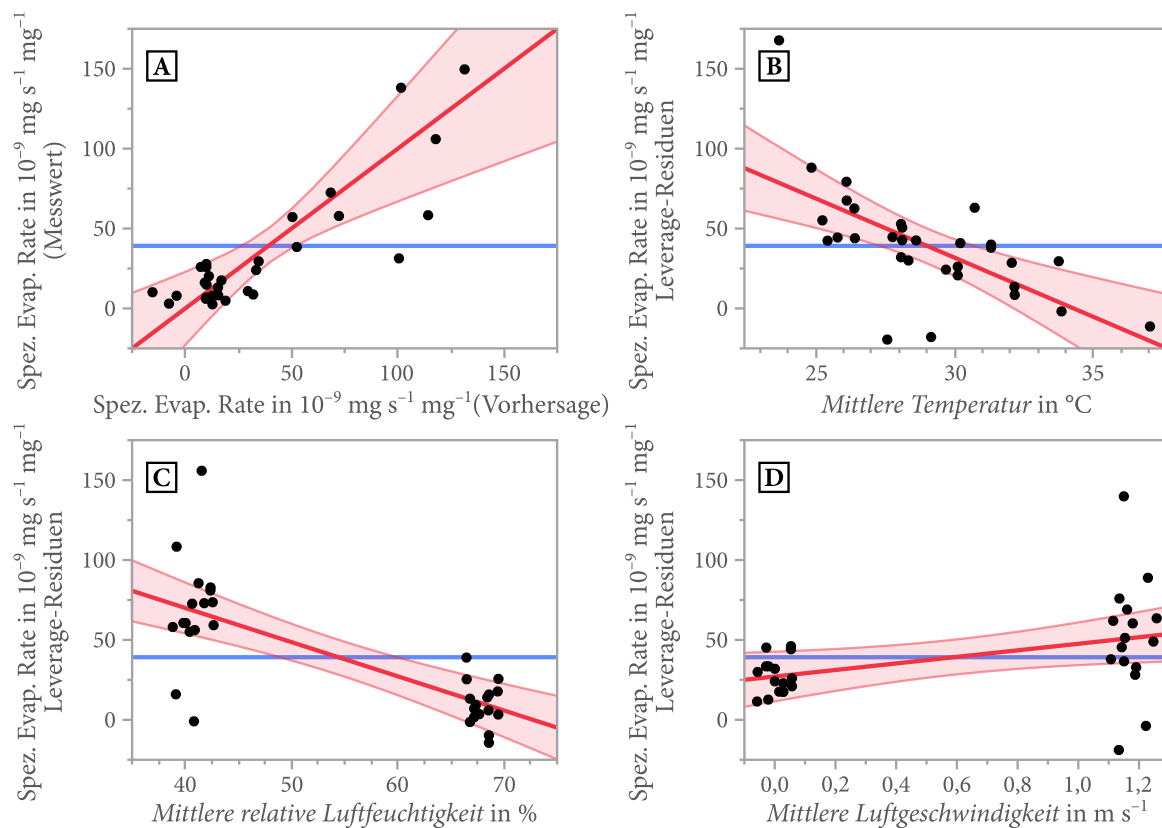


Abbildung 4-29: Spezifische Verdunstungsrate als abhängige Variable (MLR)

Spez. Verdunstungsrate als abhängige Variable der *mittleren Temperatur*, *mittleren relativen Luftfeuchtigkeit* und *mittleren Luftgeschwindigkeit* mit sich kreuzenden unabhängigen Variablen in der MLR. A: Modell, das die vorhergesagten (Abszisse) und gemessenen Werte (Ordinate) zeigt und das Modell mit der Nullhypothese vergleicht. Leverage-Diagramm gegenüber der spez. Verdunstungsrate der B: *mittleren Temperatur*, C: *mittleren relativen Luftfeuchtigkeit* und D: *mittleren Luftgeschwindigkeit*. Alle Diagramme zeigen die lineare Regression als rote Linie, die 95 %-Konfidenzintervalle als dünne hellrote Linien und die Nullhypothese (Mittelwert der Antwort) als blaue horizontale Linie.

4.6.3 Diskussion der Messung der Verdunstungsrate

Im vorliegenden Abschnitt wird eingeordnet, inwiefern *T. pisana* in der Lage ist, seine Verdunstungsrate aktiv zu reduzieren oder ob eine erhöhte Umgebungstemperatur und damit auch Körpertemperatur zu einer erhöhten Verdunstungsrate führen, um eine Überhitzung zu vermeiden.

Im Folgenden wird spezifische Verdunstungsrate pro schalenfreie Masse vereinfachend als spezifische Verdunstungsrate bezeichnet.

Die Messungen wurden über einen Zeitraum von 24 Stunden mit inaktiven Schnecken in einem gut hydrierten Zustand durchgeführt. Eine zeitabhängige Abnahme der Verdunstungsrate konnte über diesen Zeitraum nicht beobachtet werden, da die durch den Wasserverlust bedingte Massenabnahme linear verläuft. Dies steht im Einklang mit den Ergebnissen von Petschl (2013), bei der Messzeiträume zwischen einer und 96 Stunden untersucht wurden. Es könnte sein, dass längere Expositionszeiten zu einer Abnahme der Verdunstungsrate mit der Zeit führen, wie von Arad (2001) berichtet, oder dass hohe Temperaturen in Kombination mit niedrigen Luftfeuchtigkeiten nach einigen Stunden zu einer Abnahme der Verdunstungsrate führen, wie von Warburg (1965) berichtet.

Im Allgemeinen scheinen höhere relative Luftfeuchtigkeiten für Schnecken, mit ihrer feuchten Körperoberfläche, weniger kritisch hinsichtlich des Austrocknungsrisikos zu sein. Dies könnte dazu geführt haben, dass individuelle Unterschiede im Aktivitätszustand oder Verhalten stärker zum Tragen kommen und die gemessenen Verdunstungsraten deshalb stärker streuten als bei niedrigen Luftfeuchtigkeiten. Bei niedrigeren Luftfeuchtigkeiten verlieren die Schnecken mehr Wasser durch Verdunstung, sodass es für sie möglicherweise wichtiger war, auf die Umgebungsrandbedingungen zu reagieren, um Austrocknung oder Überhitzung zu vermeiden.

Einfluss der Größe

Innerhalb der jeweiligen Art weisen größere Schnecken bis zu einer bestimmten Temperatur eine geringere spezifische Verdunstungsrate auf als kleinere Schnecken. Oberhalb dieser Temperatur ist die spezifische Verdunstungsrate der größeren Schnecken höher. Diese Temperatur variierte je nachdem, ob ein gerichteter Luftstrom vorhanden ist oder nicht. Bei einem gerichteten Luftstrom scheint die Temperatur höher sein zu können als ohne Luftstrom, bis die größeren Schnecken eine höhere spezifische Verdunstungsrate aufweisen, aber der Trend ist in allen Messungen offensichtlich. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von Arad (1993) und Riddle (1983). Beide stellen fest, dass die Körpergröße eine Rolle bei der Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung spielen könnte, da größere Schnecken im Allgemeinen eine geringere spezifische Verdunstungsrate aufweisen. Ein Grund, warum Arad (1993) diesen Trend nicht beobachtete, könnte sein, dass die Temperatur in seinen Experimenten zu niedrig war, insbesondere für die untersuchten Schneckenarten, die in Wüstengebieten vorkommen. Außerdem hat er die Auswirkungen

unterschiedlicher Temperaturen innerhalb einer Art nicht gemessen. Ein identisches Experiment mit *T. pisana* wurde von Arad (1990) und (2001) durchgeführt. Während die Schnecken 1990 kleiner (leichter) waren als 2001, war die spezifische Verdunstungsrate geringer. Dies scheint ebenfalls im Gegensatz zu den Ergebnissen von Arad (1993) und Riddle (1983) zu stehen. Die Abweichungen können verschiedene Ursachen haben, beispielsweise populationspezifische Unterschiede in Morphologie, Physiologie oder thermische Vorprägung. Eine Erklärung für den festgestellten Trend könnte sein, dass größere Schnecken über ein größeres Wasserreservoir verfügen und es sich daher leisten können, bei hohen Temperaturen mehr Wasser zu verdunsten, um sich abzukühlen, und nicht direkt von Austrocknung bedroht sind. Alternativ könnte eine einfache geometrische Erklärung zutreffen: Mit zunehmender Größe (= Durchmesser) steigt das Volumen ($\propto$ Masse) um die dritte Potenz und die Verdunstungsfläche (= Schalenöffnungsfläche) nur um die zweite Potenz. Daher können größere Schnecken im Verhältnis zu ihrer Masse nicht so viel Wasser verdunsten wie kleinere Schnecken.

Einfluss der Umgebungsrandbedingungen

Wie in der Literatur angegeben, ist der Temperaturanstieg als ein Faktor identifiziert, der die Verdunstungsrate erhöht (Asami, 1993; Petschl, 2013; Warburg, 1965). Das kann in dieser Messreihe nicht allgemein bestätigt werden, da die vorliegenden Ergebnisse stark darauf hindeuten, dass die Schnecken aktiv auf die Umweltbedingungen reagieren. Es kann kein klarer Trend festgestellt werden; vielmehr zeichnet sich eine bestimmte Temperaturschwelle ab, die eine Reaktion bei den Schnecken auslöst, die zu einer Verringerung der Verdunstung führt, in Abhängigkeit der anderen Umgebungsrandbedingungen. Die durch hohe Temperaturen ausgelösten Anpassungsverhalten, wie beispielsweise die Initiierung der Sommerruhe (Arad *et al.*, 2010; Bose *et al.*, 2016), die Suche nach Schutz in unterirdischen Mikrohabitaten (Cowie, 1985; Osborne und Wright, 2018) und die Inaktivität während des Tages, sind gut dokumentierte Strategien zur Verhinderung eines übermäßigen Wasserverlusts (zusammengefasst von Schweizer *et al.* (2019)). Daher erscheint es plausibel, dass ein Temperaturanstieg an sich nicht zwangsläufig zu einer erhöhten Verdunstung führt.

Bei einem gerichteten Luftstrom sind die Maximalwerte der (spezifischen) Verdunstungsraten deutlich höher als bei den Messungen ohne Luftstrom. In Bezug auf die relative Luftfeuchtigkeit zeigen sich folgende Muster: Bei 40 % RH sind alle Werte der (spezifischen) Verdunstung mit einem gerichteten Luftstrom höher, mit Ausnahme der Werte bei 35 °C in Gruppe *L*. Bei 70 % RH sind die Werte mit einem gerichteten Luftstrom bei 23 °C und 35 °C niedriger, bei 31 °C sind die Werte höher und bei 27 °C sind die Werte in Gruppe *L* niedriger und in Gruppe *S* höher. Dies liefert Belege für die Hypothese, dass die Schnecken in der Lage sind, die Verdunstung bei Bedarf zu regulieren, insbesondere unter Berücksichtigung der Notwendigkeit dieser Anpassung bei niedriger relativer Luftfeuchtigkeit.

Im Allgemeinen wurde festgestellt, dass die (spezifische) Verdunstungsrate bei 40 % RH erheblich höher ist als bei 70 % RH. Angesichts der Tatsache, dass feuchte Luft mit einer höheren relativen Luftfeuchtigkeit weniger Wasser aufnehmen kann, scheint dieses Ergebnis mit dem erwarteten Ergebnis übereinzustimmen. Dennoch wird die Luftfeuchtigkeit in der vorhandenen Literatur in fast allen Studien vernachlässigt, da sie entweder gar nicht gemessen wird oder sich mehrere Parameter ändern. In der Studie von Warburg (1965) ist die relative Luftfeuchtigkeit mit zunehmender Temperatur gestiegen, da er das Sättigungsdefizit über den gesamten Temperaturbereich hinweg konstant gehalten hat. Aus physikalischer Sicht scheint dies der optimale Ansatz zu sein, da sich in seinen Experimenten nur ein einziger Parameter verändert hat: die Temperatur. Da der Druckgradient (Sättigungsdefizit) zwischen der wässrigen Phase innerhalb der Schnecke und der Umgebungsluft die Grundlage für die Verdunstung bildet, scheint dieser der wichtigste zu berücksichtigende Faktor zu sein. Eine andere Perspektive ergibt sich, wenn die Ergebnisse in Teilabschnitt 4.6.2 gegen das Sättigungsdefizit aufgetragen werden (Abbildung 4-28). Ein höheres Sättigungsdefizit führt zwar zu einer höheren Verdunstungsrate, werden allerdings die bei gleicher Temperatur gemessenen Datenpunkte betrachtet, ist auch offensichtlich, dass eine höhere relative Luftfeuchtigkeit (Cluster unten links in Abbildung 4-28) zu einer niedrigeren Verdunstungsrate führen.

Regressionsanalyse

Die spezifische Verdunstungsrate als Funktion mehrerer unabhängiger Variablen zeigt, dass 72,8 % aller Schwankungen der spezifischen Verdunstungsrate durch Schwankungen der Temperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit und der Luftgeschwindigkeit erklärt werden können. Der Einfluss aller drei erklärenden Variablen ist anhand der Steigung der linearen Regression und der *p*-Werte des linearen Regressionsmodells überprüft worden. Die Leverage-Diagramme der unabhängigen Variablen (Abbildung 4-29B–D) zeigen den Einfluss der jeweiligen Variablen, da alle anderen Effekte bereits im Modell berücksichtigt wurden.

Einordnung in bestehende Forschungsergebnisse

Wie die vorangehenden Abschnitte zeigen, hängt die (spezifische) Verdunstungsrate von vielen Variablen ab, und die Schnecke selbst scheint in der Lage zu sein, die Verdunstungsrate bei Bedarf aktiv zu reduzieren. Dies erschwert daher den Vergleich der Ergebnisse mit Daten aus der Literatur zu (spezifischen) Verdunstungsraten zwischen verschiedenen Schneckenarten und sogar innerhalb einer Art. Dennoch ist die intra- und interspezifische Variation dieses Parameters für die Bewertung der Biodiversität von großem Interesse, weshalb die durchschnittlichen (spezifischen) Verdunstungsraten verschiedener Schneckenarten in der Literatur in Anhang A.13 zusammengefasst sind.

Ein Vergleich der in diesem Abschnitt ermittelten durchschnittlichen Verdunstungsraten mit denen von Warburg (1965) zeigt, dass seine Werte deutlich niedriger sind. In Anbetracht der Größe (Durchmesser) der von ihm untersuchten Arten (*Pleuroxia* sp.: 11–17 mm; *Pupoides*

adelaidae, ehemals *Themapupa adelaidae*: 6–7 mm) im Vergleich zu *T. pisana* (12–25 mm) erscheint dies plausibel, da die Größe an sich für die Verdunstung relevant ist. *Pleuroxia* sp. und *T. pisana* gehören beide zur Familie der Helicoidea und weisen daher, abgesehen von der Größe, recht ähnliche Schalenformen und -proportionen auf. Angesichts des Volumens sollte *T. pisana* eine 1,3- bis 3,2-mal höhere Verdunstungsrate als *Pleuroxia* sp. aufweisen, basierend auf einer Kugel ($\propto$ Durchmesser³). Tatsächlich sind die Werte bei niedrigeren Temperaturen mehr als 22-mal höher, beim Vergleich von *T. pisana* (23 °C, 40 % RH) zu *Pleuroxia* sp. (20 °C, 49,2 % RH). Bei hohen Temperaturen sinkt das Verhältnis jedoch auf etwa 3,5, beim Vergleich von *T. pisana* (35 °C, 40 % RH) zu *Pleuroxia* sp. (35 °C, trockene Luft). Ein Hauptgrund für diesen Unterschied könnte die allgemeine Ruhephase der untersuchten Schnecken von Warburg (1965) sein, die bestenfalls mit der Inaktivität der Individuen der Messreihen bei höheren Temperaturen vergleichbar sind. *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis* und *Arianta arbustorum*, die von Cameron (1970b) untersucht worden sind, sind ähnlich groß wie *T. pisana* und alle vier Arten gehören ebenfalls zur Familie der Helicoidea. Die spezifische Verdunstungsrate von *T. pisana* ist unter ähnlichen Bedingungen (27 °C, 70 % RH; 28 °C, 60–70 % RH) 8,6- bis 15,6-mal niedriger als die der anderen drei Arten. Ein Grund dafür könnte der unterschiedliche Lebensraum sein (Wälder, Dünen und offene Biotope), wie von Arad *et al.* (1995) im Vergleich zu felsbewohnenden Schnecken angegeben und von Asami (1993), der die Unterschiede in seinen Ergebnissen zur Verdunstungsrate von drei Arten auf die unterschiedlichen physiologischen oder/und Verhaltensreaktionen auf die Austrocknung der Umwelt zurückführt. Die von Arad *et al.* (1995) untersuchten Individuen der Arten *C. genezarethana*, *R. rhodia* und *L. caesareana*, die während den Messungen kein Epiphragma gebildet haben, haben unter ähnlichen Bedingungen eine 22- bis 155-mal höhere spezifische Verdunstungsrate als *T. pisana*. Arad *et al.* (1989) berichtet, dass mediterrane Arten mit sparsamem Wasserverbrauch, wie *Sphincterochila prophetarum*, *Sphincterochila aharonii* und *Sphincterochila cariosa*, 3–4 Tage benötigen, um ihre Wasserspeichermechanismen zu aktivieren. Dies sollte auch für *T. pisana* gelten, da ihr Lebensraum ebenfalls im Mittelmeerraum liegt. Dennoch sind die in der vorliegenden Messreihe erfassten spezifischen Verdunstungsraten 1,5- bis 11,7-mal niedriger als die der oben genannten Arten unter ähnlichen Bedingungen (Arad, 1990, 2001). Ein Vergleich der Verdunstungsrate (basierend auf der anfänglichen Masse ohne Schale) von *X. derbentina*, einer Art, die mit *T. pisana* im selben Lebensraum konkurriert und von Petschl (2013) untersucht worden ist, zeigt, dass *T. pisana* besser an seinen Lebensraum angepasst zu sein scheint. Die Verdunstungsrate von *T. pisana* ist bei niedrigeren Temperaturen 3,0- bis 9,8-mal und bei höheren Temperaturen 2,0- bis 2,3-mal geringer. Wüstenarten wie *Sphincterochila zonata* (Arad *et al.*, 1989), *Trochoidea simulata* (Arad, 1990) oder *Eremina desertorum* (Arad, 1993) haben eine etwas (1,0- bis 1,6-mal) niedrigere spezifische Verdunstungsrate als *T. pisana*. Dies deutet auf eine Anpassung der untersuchten Art *T. pisana* an trockene und heiße Lebensräume hin, zumindest was die Wasserrückhaltung betrifft. Schmidt-Nielsen *et al.* (1971) haben bei der Wüstenschnecke *Sphincterochila zonata* einen Massenverlust von 0,66 mg pro Tag gemessen. Die Messungen sind unter natürlichen Bedingungen im Freiland mit inaktiven Schnecken durchgeführt worden. Im Vergleich zu diesen Ergebnissen ist die Verdunstungsrate von *T. pisana* unter naturnahen

Bedingungen (31 °C und 35 °C, 40 % RH) 2,4- bis 6,1-mal höher, unter der Annahme, dass beide Arten eine ähnliche Größe haben. Tatsächlich ist *S. zonata* im Allgemeinen etwas kleiner, aber es gibt keine Informationen über die Größe der von ihnen verwendeten Individuen, sodass der Faktor zwischen den Ergebnissen möglicherweise kleiner sein könnte.

Der Vergleich der Daten sollte mit Vorsicht behandelt werden, da einige der Schneckenarten unterschiedliche (Mikro-)Lebensräume bewohnen und unterschiedliche physiologische Anpassungen an hohe Temperaturen aufweisen.

Basierend auf der Annahme von Machin (1967), dass eine Schnecke einen Verlust von mindestens 35 % ihres Wassergehalts überleben kann, lässt sich die Überlebenszeit von *T. pisana* unter den Versuchsbedingungen abschätzen. Dabei wird angenommen, dass die Verdunstungsrate über den betrachteten Zeitraum konstant bleibt. Für kleinere Schnecken ergibt sich bei maximaler Verdunstungsbelastung (27 °C, 40 % RH, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$) eine Überlebenszeit von auf 18 Tage. Bei minimaler Verdunstungsbelastung (31 °C, 70 % RH, $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$) steigt die berechnete Überlebenszeit auf über 4 Jahre. Für größere Schnecken ergibt sich entsprechend eine Überlebenszeit von 27 Tagen bei maximaler Verdunstungsbelastung (27 °C, 40 % RH, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$) und von über 3,5 Jahre bei minimaler Verdunstungsbelastung (23 °C, 70 % RH, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$). Solche theoretisch berechneten Überlebenszeiten sind jedoch durch die weitaus kürzere Lebensdauer dieser Art biologisch nicht möglich. Diese Erkenntnis zeigt erneut, dass kleinere und größere Schnecken unterschiedlich auf Umweltbedingungen reagieren, aber auch, dass kleinere Schnecken bei Austrocknung nicht eindeutig benachteiligt sind. Die Dauer der Messungen betrug 24 Stunden, daher sind die Abschätzungen kritisch zu betrachten, da keine Rückschlüsse auf das Verhalten der Schnecken während längerer Trockenperioden gezogen werden können, in denen sich das Verhältnis zwischen Wasserspeicherung und Verdunstungskühlung möglicherweise ändert.

Es sei darauf hingewiesen, dass die Aussagekraft der erhobenen Daten durch den experimentellen Aufbau begrenzt ist. Da es sich um ein künstliches Laborexperiment handelt, sind die Ergebnisse nur eingeschränkt mit Feldmessungen vergleichbar. Zudem wird angenommen, dass sich alle Schnecken gleich verhalten, was jedoch vermutlich nicht vollständig zutrifft. Dennoch sind Daten aus einem Laborexperiment von großem Interesse, da die Anzahl der Einflussgrößen im Vergleich zu Feldmessungen deutlich reduziert und kontrolliert werden kann.

Im Zusammenhang mit der Ökologie von *Theba pisana* stellt die beobachtete Fähigkeit, den Wasserverlust zu regulieren und das interne Wasser zu bewahren, wahrscheinlich eine wichtige Anpassung an ihre trockenen und saisonal dürrer Lebensräume dar. Als mediterrane Landschnecke, die häufig hohen Temperaturen und längeren Perioden niedriger Luftfeuchtigkeit ausgesetzt ist, steht *T. pisana* unter starkem Selektionsdruck, um das Risiko der Austrocknung zu minimieren. Mechanismen wie eine verringerte Hautdurchlässigkeit, induzierte Ästivation und Schleimkonservierung können daher als entscheidende Überlebensstrategien während Dürreperioden

oder Inaktivität interpretiert werden. Die in diesem Abschnitt beobachteten physiologischen Trends können das Überleben, während der heißen, trockenen Sommermonate, verbessern, in denen die Stoffwechselaktivität reduziert und die Wasserverfügbarkeit begrenzt ist. Aus evolutionärer Sicht spiegeln solche Merkmale wahrscheinlich eine Anpassung an xerische Umgebungen wider und könnten sich unter dem Selektionsdruck der Austrocknungsresistenz entwickelt haben. Ähnliche Strategien zur Wassereinsparung sind auch bei anderen Landschnecken zu beobachten, die trockene Lebensräume besiedeln, was entweder auf eine konvergente Evolution oder auf die Erhaltung von Vorfahrensmerkmalen in den an das Leben an Land angepassten Lebensräumen der Schnecken hindeutet.

Zusammenfassung der Verdunstungsrate

Abschnitt 4.6 konzentrierte sich auf die Frage, wie die Verdunstung durch Umweltbedingungen beeinflusst wird und ob *T. pisana* in der Lage ist, ihre Verdunstungsrate aktiv zu reduzieren oder ob erhöhte Umwelt- und damit auch Körpertemperatur und andere Randbedingungen zu einer erhöhten Verdunstung führen, um eine Überhitzung zu vermeiden. In dem gegebenen Temperaturbereich neigen die Schnecken dazu, ihre Verdunstungsrate aktiv zu reduzieren, was als Strategie zur Wassereinsparung angesehen werden kann. Diese Beobachtung führt zu der Schlussfolgerung, dass die Schnecken bei höheren Temperaturen (35 °C) ihre Verdunstungsrate nicht erhöhen, um eine Überhitzung zu vermeiden.

Diese Untersuchung führt zu einer Reihe von Erkenntnissen, die für zukünftige Forschungen zu Landschnecken aus biologischer Sicht von Bedeutung sein können:

1. Die Öffnungsfläche der Schale kann berechnet werden, indem der Durchmesser quadriert und mit dem Faktor 0,1805 multipliziert wird.
2. Es konnte kein klarer Trend festgestellt werden, nach dem ein Anstieg der Temperatur grundsätzlich mit einem Anstieg der Verdunstungsraten einhergeht. Vielmehr sprechen die Ergebnisse dafür, dass oberhalb einer bestimmten Schwellentemperatur eine verhaltens- oder zustandsabhängige Reaktion von *T. pisana* einsetzt, die zu einer Verringerung der Verdunstung führt.
3. Größere Schnecken haben bis zu einer bestimmten Temperatur eine geringere spezifische Verdunstungsrate als kleinere Schnecken, oberhalb dieser Temperatur ist die spezifische Verdunstungsrate größerer Schnecken, je nach Luftgeschwindigkeit, höher.
4. Die Verdunstungsraten sind bei höherer relativer Luftfeuchtigkeit im Allgemeinen niedriger als bei niedriger relativer Luftfeuchtigkeit.
5. Die multiple Regressionsmodellierung zeigt, dass die spezifische Verdunstungsrate durch die Parameter Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Luftgeschwindigkeit gut beschrieben werden kann (72,8 %).

4.6.4 Anpassung der Verdunstungsrate an das Simulationsmodell

Die in Formel (4-47) dargestellte Regressionsgleichung der (spezifischen) Verdunstungsrate stellt für die erfassten Daten die bestmögliche mathematische Abbildung dar. Im Simulationsmodell werden größere Bereiche der Temperaturen, Luftfechtigkeiten und Luftgeschwindigkeiten benötigt und diese müssen von der verwendeten Regression sinnvoll abgedeckt werden. Der Temperaturbereich wird auf 15 bis 43 °C festgelegt, da ein Tag mit hohen Temperaturen und intensiver Sonneneinstrahlung im Habitat von *T. pisana* in diesem Bereich liegt. Wird die Regressionsgleichung aus Formel (4-47) auf diesen Temperaturbereich angewandt, liegen die errechneten Werte des Sauerstoffverbrauchs bei hohen Temperaturen und Luftgeschwindigkeiten im Übergangsbereich von 0 bis 1,3 m s⁻¹ weitestgehend im negativen Bereich, was auf den quadratischen Term der Geschwindigkeit zurückzuführen ist. Weshalb der quadratische Anteil der Luftgeschwindigkeit für das Simulationsmodell nicht sinnvoll ist, da Werte oberhalb von 1,3 m s⁻¹ überschätzt und Werte zwischen 0 und 1,3 m s⁻¹ unterschätzt, oder sogar negativ, werden. Am sinnvollsten werden die Bereiche abgedeckt, indem jeweils für die 16 Messungen bei $v_{\text{air}} = 0 \text{ m s}^{-1}$ eine Regression für die Verdunstungsrate $\dot{E}_{v0}$ und bei $v_{\text{air}} = 1,3 \text{ m s}^{-1}$ (= v_1) eine Regression für die Verdunstungsrate $\dot{E}_{v1}$ erstellt wird und diese dann linear gewichtet werden:

$$\dot{E} = \frac{v_1 - v}{v_1} \dot{E}_{v0} + \frac{v}{v_1} \dot{E}_{v1}, \quad (4-48)$$

mit den einzelnen Verdunstungsraten

$$\begin{aligned} \dot{E}_{v_i} = & p_{i,000} + p_{i,001} \bar{\vartheta} + p_{i,010} \bar{\varphi} + p_{i,100} \bar{m}_{\text{sf}} + p_{i,011} \bar{\vartheta} \bar{\varphi} + p_{i,101} \bar{\vartheta} \bar{m}_{\text{sf}} \\ & + p_{i,110} \bar{\varphi} \bar{m}_{\text{sf}}, \end{aligned} \quad (4-49)$$

und den Koeffizienten dargestellt in Tabelle 4-15. Die Koeffizienten bei $v_i = 1,3 \text{ m s}^{-1}$ wurden ohne die Daten der Messungen M05 und M06 (27 °C, 40 % RH, Gruppe S und L) ermittelt. Eine ausführliche Begründung hierfür erfolgt in Abschnitt 6.1. Für die Einzelregression $\dot{E}_{v0}$ ergeben sich $R^2 = 0,909$ und $\text{RMSE} = 6,25 \cdot 10^{-6} \text{ mg s}^{-1}$ und für die Einzelregression $\dot{E}_{v1}$ ergeben sich $R^2 = 0,932$ und $\text{RMSE} = 8,13 \cdot 10^{-6} \text{ mg s}^{-1}$.

Tabelle 4-15: Koeffizienten der Regression der Verdunstungsrate

Koeffizient	$v_i = 0 \text{ m s}^{-1} (i = 0)$		$v_i = 1,3 \text{ m s}^{-1} (i = 1)$	
	Zahlenwert	Einheit	Zahlenwert	Einheit
$p_{i,000}$	$2,0856 \cdot 10^2$	mg s ⁻¹	$4,4291 \cdot 10^2$	mg s ⁻¹
$p_{i,001}$	$-6,0871 \cdot 10^0$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹	$-1,0608 \cdot 10^1$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹
$p_{i,010}$	$-2,9668 \cdot 10^2$	mg s ⁻¹	$-6,5761 \cdot 10^2$	mg s ⁻¹
$p_{i,100}$	$5,0392 \cdot 10^{-2}$	mg s ⁻¹ mg ⁻¹	$-5,9995 \cdot 10^{-2}$	mg s ⁻¹ mg ⁻¹
$p_{i,011}$	$8,5326 \cdot 10^0$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹	$1,5654 \cdot 10^1$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹
$p_{i,101}$	$-2,8129 \cdot 10^{-4}$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹ mg ⁻¹	$6,6064 \cdot 10^{-4}$	mg s ⁻¹ °C ⁻¹ mg ⁻¹
$p_{i,110}$	$-4,1412 \cdot 10^{-2}$	mg s ⁻¹ mg ⁻¹	$7,8537 \cdot 10^{-2}$	mg s ⁻¹ mg ⁻¹

4.6.5 Wärmetransport durch Evaporation beim Modellorganismus

Wie bereits erwähnt wird durch die Verdunstung von Wasser Wärme vom Körper abgeführt. Das geschieht Aufgrund der Phasenumwandlung von flüssigem Wasser zu Wasserdampf und der dazu benötigten Energie. Diese Energie kann über die Verdampfungsenthalpie berechnet werden. Eine Näherungsformel der molaren Verdampfungsenthalpie von Wasser $H_{M,v}$ in J mol^{-1} liefert (VDI-Wärmeatlas, 2013):

$$H_{M,v} = R T_c \left(A_H \theta_H^{1/3} + B_H \theta_H^{2/3} + C_H \theta_H + D_H \theta_H^2 + E_H \theta_H^6 \right), \quad (4-50)$$

mit der $\theta_H = 1 - T/T_c$ und der kritischen Temperatur $T_c = 647,1 \text{ K}$ und den Koeffizienten dargestellt in Tabelle 4-16.

Tabelle 4-16: Koeffizienten zur Berechnung der molaren Verdampfungsenthalpie von Wasser

Koeffizient	Zahlenwert	Einheit	Koeffizient	Zahlenwert	Einheit
A_H	6,8531	-	D_H	-3,2821	-
B_H	7,4380	-	E_H	8,3974	-
C_H	-2,9376	-			

Um den abgeführten Wärmestrom der Evaporation zu berechnen wird die molare Verdampfungsenthalpie, Formel (4-50), durch die molare Masse von Wasser geteilt und mit der Verdunstungsrate multipliziert:

$$\dot{Q}_{\text{evap}} = - \frac{H_{M,v}}{M_{\text{H}_2\text{O}}} \dot{E}. \quad (4-51)$$

Damit wird die experimentell bestimmte Verdunstungsrate in einen Wärmestrom überführt. Dieser beschreibt den Wärmeverlust, der durch den Phasenübergang von flüssigem Wasser zu Wasserdampf entsteht, und bildet die Grundlage für die Berücksichtigung der evaporativen Kühlung im Simulationsmodell.

5 ANALYSE UND ERGEBNISSE DES SIMULATIONSMODELLS

Im folgenden Kapitel werden das Simulationsmodell und seine Ergebnisse analysiert. Zunächst wird die Sensitivität einzelner Eingabeparameter sowie die Größenordnung der berechneten Wärmeströme betrachtet. Anschließend werden die solaren Strahlungskomponenten sowie deren Einfluss auf die Temperaturentwicklung von *T. pisana* dargestellt. Darauf aufbauend werden Simulationsensembles ausgewertet, in denen die Überschreitung letaler Temperaturbereiche in Abhängigkeit von Höhe, Schalenpigmentierung, Beschattung und Standort analysiert wird.

Bei den dargestellten Simulationen treten stellenweise sehr kleine Zeitschritte auf, sodass eine hohe Dichte an Simulationspunkten entsteht, die die Lesbarkeit der Abbildungen beeinträchtigen kann. In diesen Fällen wird auf die Darstellung einzelner Punkte verzichtet und stattdessen werden die Verläufe durch Verbindungslinien als lineare Interpolation dargestellt.

5.1 Sensitivitätsanalyse einzelner Parameter der Simulation

Um den Einfluss einzelner Parameter der Simulation auf die Körpertemperatur der Schnecke zu ermitteln, werden diese einzeln variiert, während die restlichen konstant gehalten werden. Diese Parameter sind: Größe und Höhe der Schnecke, Pigmentierung der Schneckenschale, Startwert der relativen Feuchte der Luft sowie Orientierung der Schnecke. Die Größe wird bei $d_S = 15$ mm, die Höhe bei $h = 200$ mm und die Pigmentierung bei $\alpha_S = 0,56$ konstant gehalten. Der Startwert der relativen Luftfeuchtigkeit wird immer auf $\varphi_0 = 0,4$ bei $\vartheta_{E,0} = 20$ °C gesetzt. Als Standardorientierung wird die Orientierung *Nord-Süd (vertikal)* gewählt. In Tabelle 5-1 sind die variierten Parameter und deren Zahlenwerte aufgeführt. Abbildung 5-1 zeigt beispielhaft für die Sensitivitätsreihe des Parameters Höhe den simulierten Verlauf der Körpertemperatur der Schnecke über einen Tag. In Anhang A.14 sind die simulierten Körpertemperaturen der Schnecken dargestellt, die in den jeweiligen Sensitivitätsreihen der Parameter Größe, Höhe, Pigmentierung und Luftfeuchtigkeit simuliert wurden.

Tabelle 5-1: Variierende Parameter der Sensitivitätsanalyse

Parameter	Parameterwert	Einheit
Größe (Durchmesser) der Schnecke d_S	12; 14; 16; 18; 20	mm
Höhe der Schnecke h	30; 60; 100; 200; 500; 1000; 2000	mm
Pigmentierung der Schneckenschale α_S	0,4; 0,5; 0,6; 0,7; 0,8	-
Relative Luftfeuchtigkeit Startwert φ bei $\vartheta_{E,0} = 20$ °C	0,2; 0,4; 0,6; 0,8	-

Die Ergebnisse der Sensitivitätsanalysen zeigen, dass die maximale Änderung der Temperaturen zum Zeitpunkt der Tageshöchsttemperatur auftreten. Die maximale Änderung der Temperatur liegt für den Durchmesser der Schale bei 1,0 K, für die Höhe der Schnecke über dem Boden bei 15,1 K, für die Pigmentierung der Schale bei 2,6 K und für die relative Luftfeuchtigkeit bei 0,3 K.

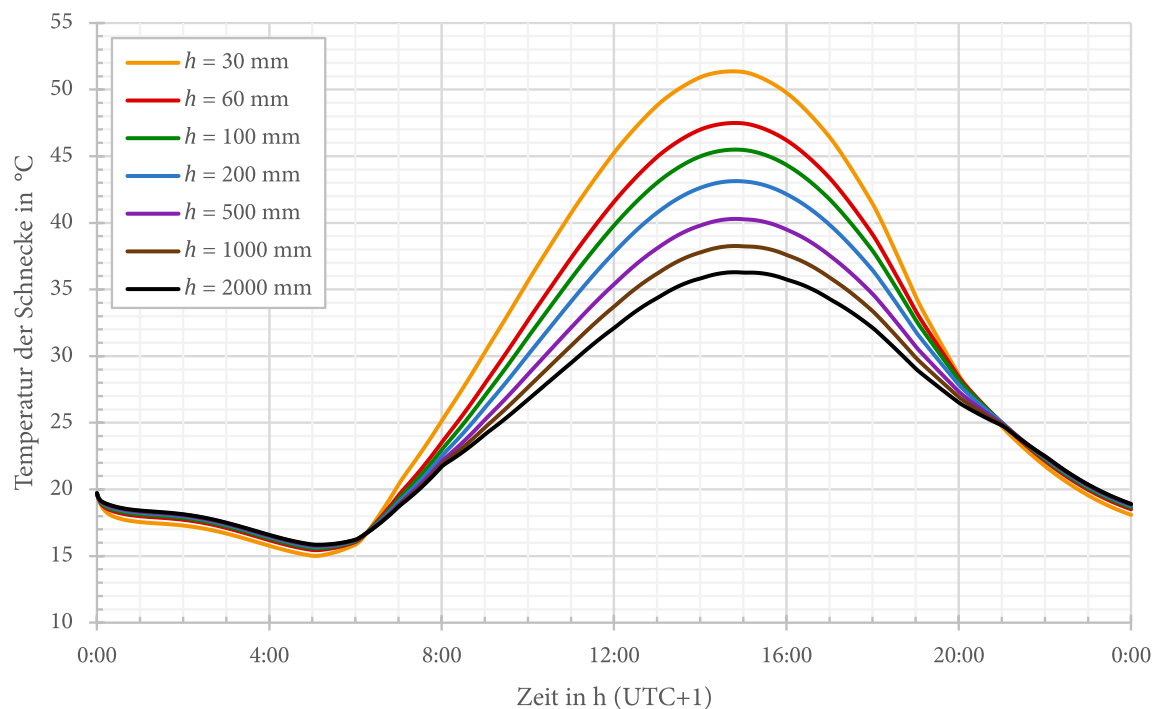


Abbildung 5-1: Sensitivitätsanalyse des Parameters der Höhe

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke getestet auf die Sensitivität des Parameters der Höhe. Alle weiteren Simulationsparameter gemäß Tabelle 5-1.

Luftgeschwindigkeit

Die Luftgeschwindigkeit wird, wie in Teilabschnitt 2.6.3 definiert, über die Reynolds-Zahl bei der Konvektion berücksichtigt und wird in der Simulation als gemittelter Wert in Abhängigkeit des Abstands zum Boden bestimmt (Formel (4-17)). Um den Einfluss der Luftgeschwindigkeit auf die Körpertemperatur höhenunabhängig zu ermitteln, wird eine zusätzliche Simulationsreihe durchgeführt bei der die Luftgeschwindigkeit im Bereich von $0,2\text{--}2\text{ m s}^{-1}$ variiert wird. In Anhang A.15 sind die simulierten Körpertemperaturen der Schnecken, die mit den jeweiligen Parametern ermittelt wurden, dargestellt. Die Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse zeigen, dass die maximale Temperaturänderung aufgrund der Luftgeschwindigkeit $5,4\text{ K}$ beträgt.

Einfluss der Orientierung

Der Einfluss der Orientierung der Schnecke und des Schattens auf die Körpertemperatur der Schnecke wird über die in Abschnitt 4.1 definierten Orientierungen und dem Schattenverlauf angewandt auf die Orientierung *Nord-Süd (vertikal)* ermittelt. In Abbildung 5-2 sind für eine Schnecke mit 15 mm Durchmesser die projizierten Flächen der Orientierungen *Nord-Süd (vertikal)*, *Nord-Süd (horizontal)*, *Ost-West (vertikal)* und *Ost-West (horizontal)* sowie der normierte Verlauf der direkten Strahlung B_n dargestellt. Die Berechnung erfolgte nach Formel (4-6) unter Verwendung der Definitionen der Orientierungen nach Tabelle 4-1 und des Richtungsvektors der Sonneneinstrahlung nach Formel (2-73). In Anhang A.16 sind die Körpertemperaturen der Schne-

cken, die mit den jeweiligen Orientierungen und den konstant gehaltenen Parametern aus dem Abschnitt davor simuliert wurden. Eine extra Simulationsreihe, bei der der Einfluss des Schattens untersucht wird, folgt in Abschnitt 5.3. Aus den Ergebnissen der Sensitivitätsanalyse geht hervor, dass die maximale Temperaturänderung aufgrund der Orientierung 0,3 K beträgt.

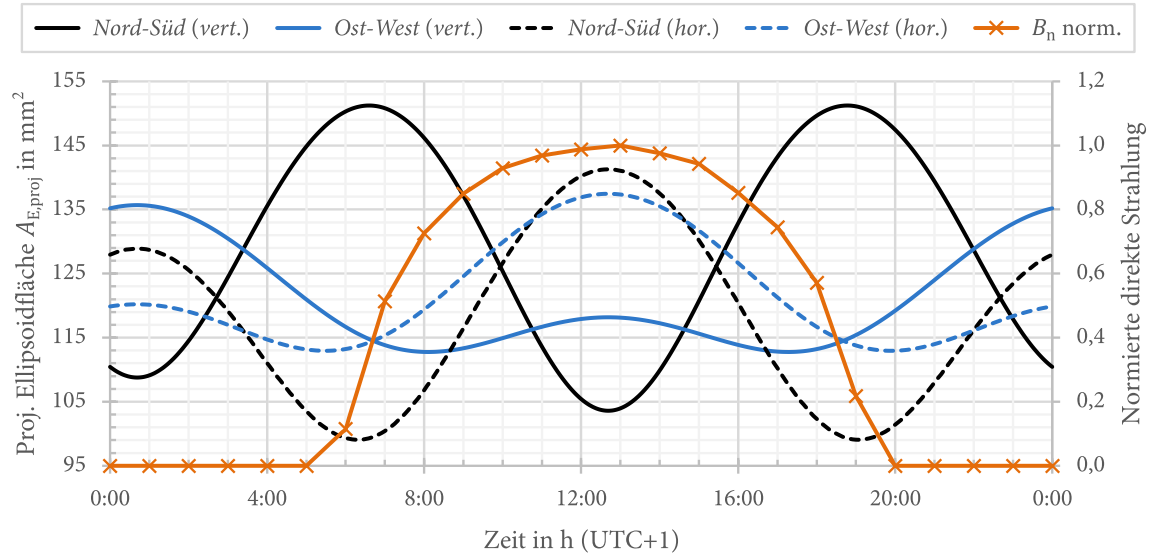


Abbildung 5-2: Projizierte Fläche der Schneckenschale bei verschiedenen Orientierungen

Die zeitlichen Verläufe der projizierten Flächen für die verschiedenen Orientierungen sind der linken Ordinate zugeordnet. Durchgezogene Linien kennzeichnen die Orientierungen *vertikal*, gestrichelte Linien die Orientierungen *horizontal*. Die normierte direkte Strahlung (orange) ist der rechten Ordinate zugeordnet.

5.2 Wärmeströme der einzelnen Komponenten der Simulation

Zur Einschätzung der Größenordnung des Einflusses der einzelnen Komponenten wird eine Simulation durchgeführt, in der sowohl die zeitlichen Verläufe der Temperaturen der Schnecke, der Umgebung und der Erdbodenoberfläche als auch die zugehörigen Wärmeströme aller Komponenten ermittelt werden. Die Ergebnisse dieser Simulation sind in Abbildung 5-3 dargestellt. Die in der Simulation verwendeten Parameter sind in Tabelle 5-2 aufgeführt.

Tabelle 5-2: Parameter der durchgeführten Simulation zur Visualisierung der Wärmeströme

Parameter	Parameterwert	Einheit
Durchmesser der Schnecke d_S	15	mm
Höhe der Schnecke h	100	mm
Pigmentierung der Schneckenschale α_S	0,56	-
Relative Luftfeuchtigkeit Startwert φ_0 bei $\vartheta_{E,0} = 20\text{ °C}$	0,2	-
Orientierung	Nord-Süd (vertikal) -	

Die Beiträge der Komponenten Metabolismus und Evaporation zur Wärmebilanz sind um zwei Größenordnungen kleiner als die der übrigen Komponenten, aus diesem Grund erschienen diese in Abbildung 5-3 näherungsweise als Nulllinie. Eine vergrößerte Darstellung der beiden Verläufe ist in Anhang A.17 dargestellt.

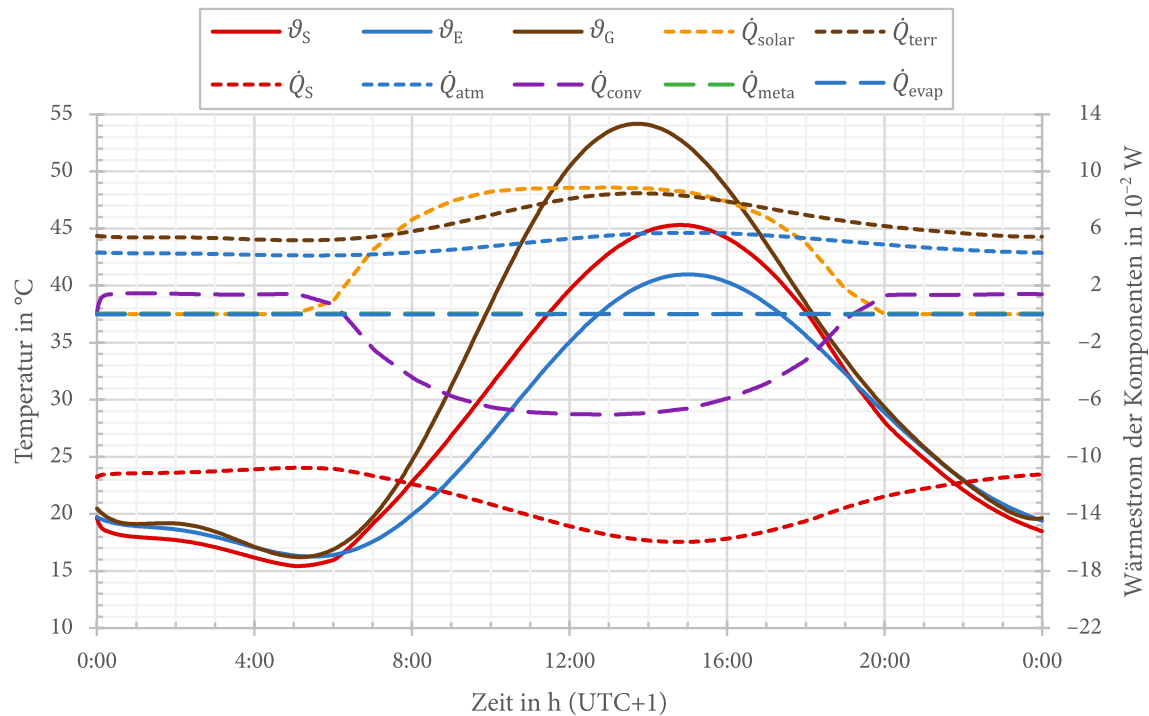


Abbildung 5-3: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,56

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke (rot), der Umgebung (blau) und der Erdbodenoberfläche (braun) sowie der zugehörigen Wärmeströme. Die Temperaturen (durchgezogene Linien) sind der linken Ordinate zugeordnet, die Wärmeströme (gestrichelte Linien) der rechten Ordinate. Die einzelnen Beiträge sind farblich wie folgt dargestellt: solare Strahlung (gelb), Strahlung und Temperatur des Erdbodens (braun), Strahlung der Atmosphäre und Evaporation (blau), Strahlung und Temperatur der Schnecke (rot), Konvektion (lila), Metabolismus (grün). Simulationsparameter gemäß Tabelle 5-2.

Die Summe aller Wärmeströme (Netto-Wärmestrom), die auf die Schnecke wirken, ist in Abbildung 5-4 dargestellt.

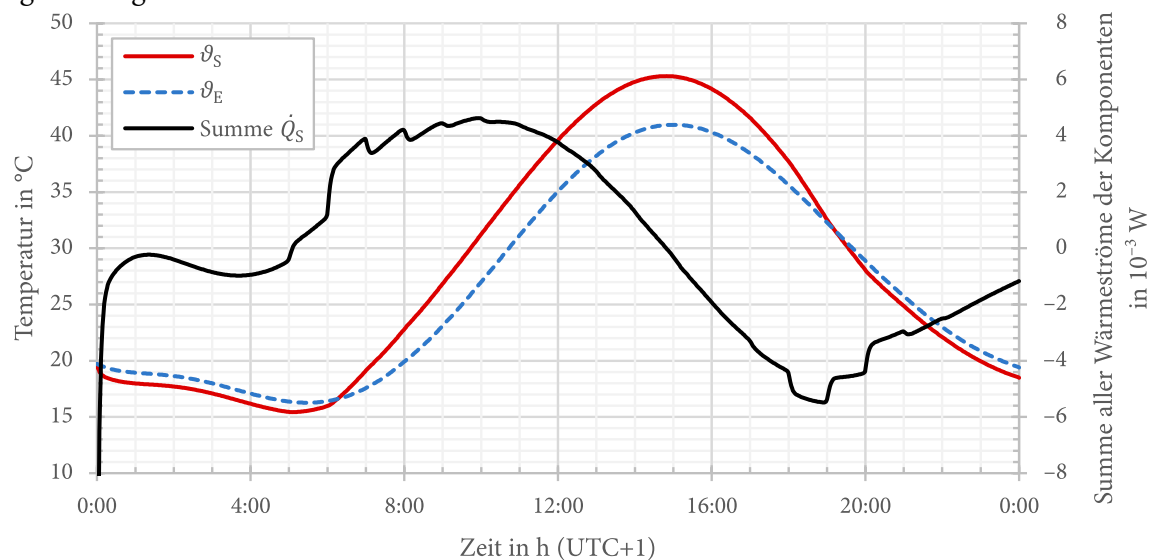


Abbildung 5-4: Netto-Wärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,56

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke (rot), der Umgebung (blau) sowie des Netto-Wärmeströms (schwarz) für die in Abbildung 5-3 dargestellte Simulation. Die Temperaturen sind der linken Ordinate zugeordnet, der Wärmestrom der rechten Ordinate.

Einfluss der Pigmentierung

Die in Abbildung 5-5 und Abbildung 5-6 dargestellten Temperatur- und Wärmestromverläufe ergeben sich aus Simulation durchgeführt mit denselben Parametern wie in Tabelle 5-2 dargestellt, jedoch mit geänderten Pigmentierungen ($\alpha_s = 0,63$ und $0,69$). Die Summe aller Wärmeströme dieser beiden Simulationen ist in Anhang A.18 dargestellt.

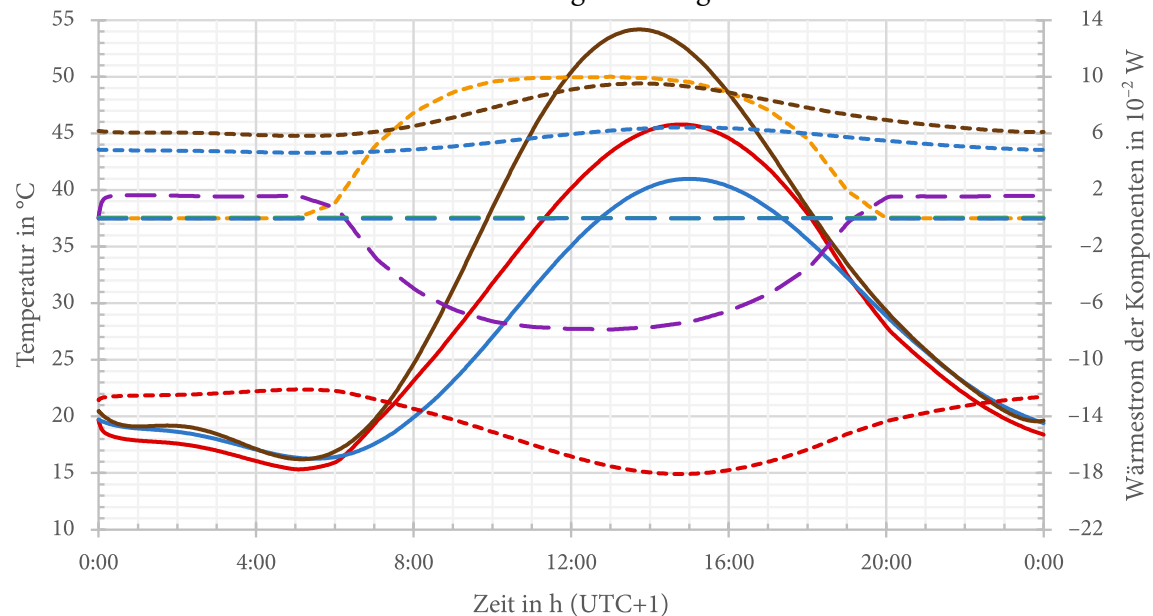


Abbildung 5-5: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,63

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke, der Umgebung und der Erdbodenoberfläche sowie der zugehörigen Wärmeströme. Absorptionsgrad der Schneckenschale (Pigmentierung): 0,63. Die Formatierung und Zuordnung der Kurven entsprechen Abbildung 5-3.

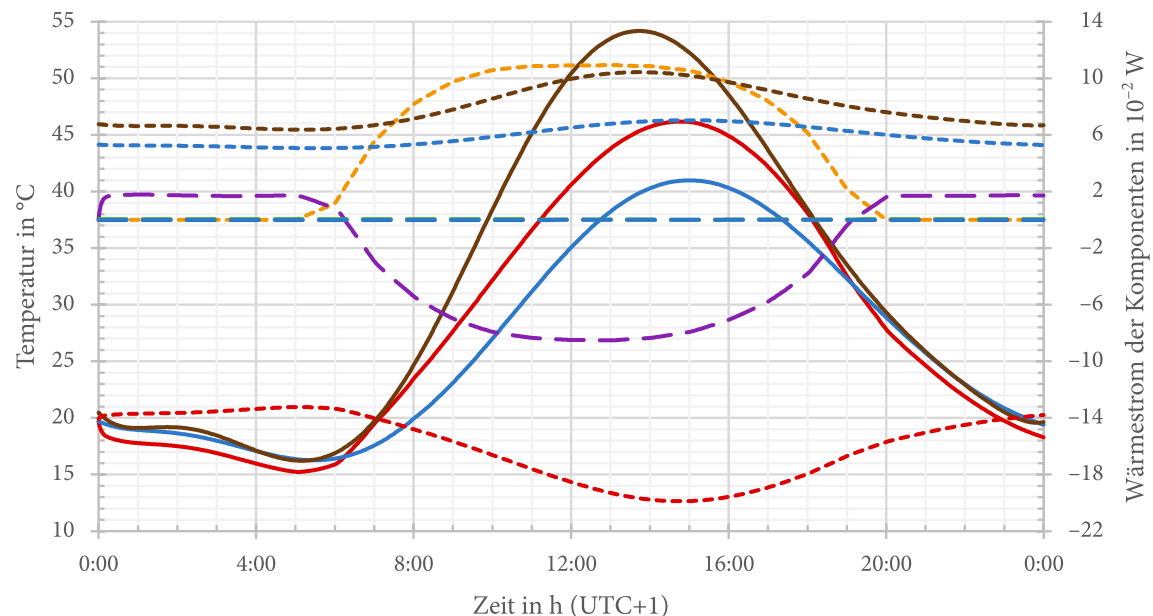


Abbildung 5-6: Verlauf der einzelnen Komponenten der Simulation mit Absorptionsgrad 0,67

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke, der Umgebung und der Erdbodenoberfläche sowie der zugehörigen Wärmeströme. Absorptionsgrad der Schneckenschale (Pigmentierung): 0,67. Die Formatierung und Zuordnung der Kurven entsprechen Abbildung 5-3.

5.3 Solare Strahlung in der Simulation

Die solare Strahlung hat einen großen Einfluss auf die Simulation. Dementsprechend werden die Verläufe der Strahlungskomponenten im Folgenden weiter untersucht. Es werden zwei Simulationsreihen erstellt, die die Strahlung bei klarem Himmel und den Einfluss von Schatten auf die Körpertemperatur der Schnecke darstellen.

Klarer Himmel

Wie bereits in Teilabschnitt 4.3.1 dargelegt, werden die zeitlichen Verläufe der Strahlungskomponenten aus gemittelten Strahlungswerten für den Monat August abgeleitet. Dementsprechend wird nicht ein Extrehtag abgebildet. In der Datenbank sind neben globalen, direkten und diffusiven Strahlungsdaten auch Daten der globalen Strahlung bei klarem Himmel (clear sky, cs) enthalten, die einen heißen Extrehtag besser abbilden. Allerdings gibt es keine Daten zu direkter und diffusiver Strahlung bei klarem Himmel die zur Berechnung des Wärmestroms (Formel (4-28)) benötigt werden. Um den Fall des klaren Himmels dennoch, zumindest näherungsweise, zu untersuchen, werden die Verläufe der direkten und diffusiven Strahlung skaliert. Dabei werden die Maximalwerte der globalen Strahlung G_i und der globalen Strahlung bei klarem Himmel $G_{i,cs}$ miteinander verglichen und die prozentuale Abweichung auf die beiden übrigen Verläufe übertragen, um die direkte Strahlung $B_{n,cs}$ und die diffusive Strahlung $D_{i,cs}$ bei klarem Himmel zu erhalten. Die Verläufe der globalen Strahlung und der globalen Strahlung bei klarem Himmel, jeweils auf eine horizontale Platte und auf eine nachgeführte Ebene Platte, sind in Anhang A.19 dargestellt. Die Skalierung der direkten und der diffusiven Strahlung bei einer horizontalen Platte erfolgt mit $G_{i,max,cs}/G_{i,max} = 1,117$ und bei einer nachgeführten ebenen Platte mit $G_{n,max,cs}/G_{n,max} = 1,125$. Zusätzlich wird der Bedeckungsgrad N_{sky} bei klarem Himmel auf null gesetzt. Durchgeführt werden je vier Simulationen bei gemittelter Strahlung (*Normalbedingungen*) und bei gemittelter Strahlung bei klarem Himmel bei einem Durchmesser d_s von 15 mm, einem Startwert der relativen Luftfeuchtigkeit von 20 % bei 20 °C Umgebungstemperatur und der Orientierung *Nord-Süd (vertikal)* der Schnecke. In Abbildung 5-7 sind die durch die Simulation ermittelten Temperaturverläufe und in Tabelle 5-3 die Parameter der durchgeführten Simulationen dargestellt.

Tabelle 5-3: Simulationsparameter zur Analyse der Strahlungsverläufe bei klarem Himmel

Kombination	Parameter		
	Strahlungsverlauf	Pigmentierung α_s	Höhe h in mm
CS6950	gem. klarer Himmel	0,69	500
K6950	gemittelt	0,69	500
CS6905	gem. klarer Himmel	0,69	50
K6905	gemittelt	0,69	50
CS5650	gem. klarer Himmel	0,56	500
K5650	gemittelt	0,56	500
CS5605	gem. klarer Himmel	0,56	50
K5605	Gemittelt	0,56	50

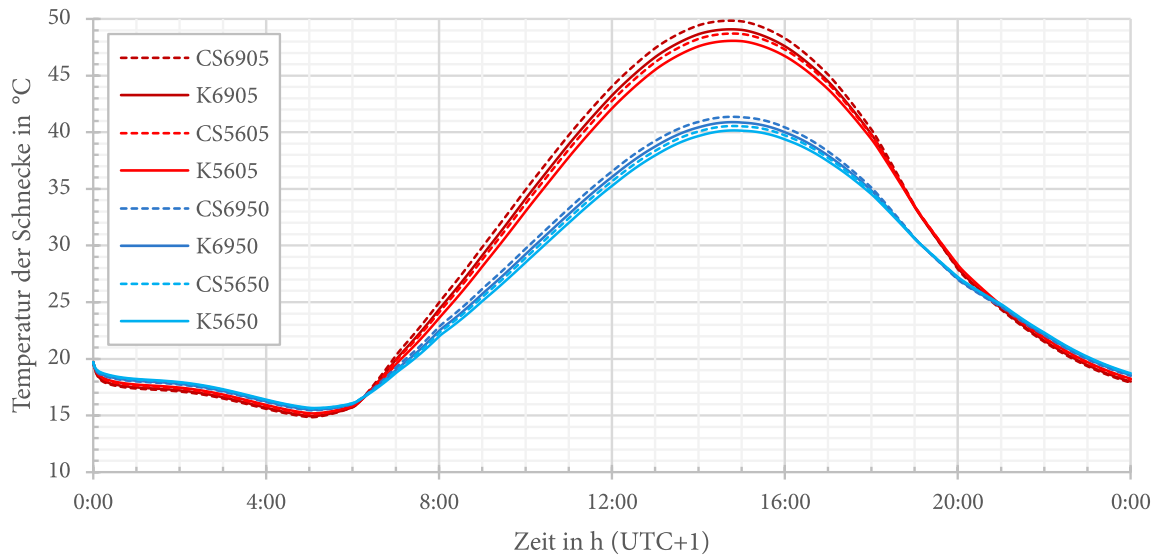


Abbildung 5-7: Ergebnis der Simulationen bei klarem Himmel

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperaturen für die in Tabelle 5-3 dargestellten Simulationen bei gemittelter Strahlung (durchgezogene Linien) sowie bei gemittelter Strahlung bei klarem Himmel (gestrichelte Linien). Simulationen mit einer Höhe $h = 500$ mm sind blau, mit einer Höhe $h = 50$ mm rot dargestellt. Helle Varianten der Farben (rot, blau) der Linien kennzeichnen Simulationen mit $\alpha_S = 0,56$ und dunkle Varianten Simulationen mit $\alpha_S = 0,69$.

Wie Abbildung 5-7 zeigt, beeinflusst die Bedeckung des Himmels die Maximaltemperatur der Schnecke in den vorliegenden Simulationen je nach Pigmentierung und Höhe um bis zum 0,8 K.

Schatten

Um den Einfluss des Schattens auf die Berechnung des Wärmestroms (Formel (4-28)) zu ermitteln, wird, wie bereits in Teilabschnitt 4.3.1 erwähnt, der Strahlungsverlauf der direkten Strahlung B_n mit einer Schattenfunktion multipliziert. Der Bereich der Schattenfunktion nach Formel (4-29) ist auf ± 2 h um den Sonnenhöchststand (12:51) gewählt. In Anhang A.20 ist der Verlauf der Schattenfunktion dargestellt. Durchgeführt werden je vier Simulationen bei Normalbedingungen und bei gemittelter Strahlung mit Schatten bei einem Durchmesser d_S von 15 mm und einem Startwert der relativen Luftfeuchtigkeit von 20 % bei 20 °C Umgebungstemperatur. In Abbildung 5-8 sind die durch die Simulation ermittelten Temperaturverläufe und in Tabelle 5-4 die Parameter der durchgeführten Simulationen dargestellt.

Der Verlauf der Schattenfunktion überschneidet sich nicht mit der Maximaltemperatur der Umgebung und damit auch nicht mit der Maximaltemperatur der Schnecke. Aus diesem Grund werden zwei zusätzliche Simulationsreihen durchgeführt, bei denen der Schattenverlauf um eine Stunde bzw. um zwei Stunden nach hinten verschoben wird, sodass der maximale Schatten um 13:51 bzw. 14:51 auftritt. In Anhang A.21 sind die jeweiligen, durch die Simulation ermittelten, Temperaturverläufe dargestellt.

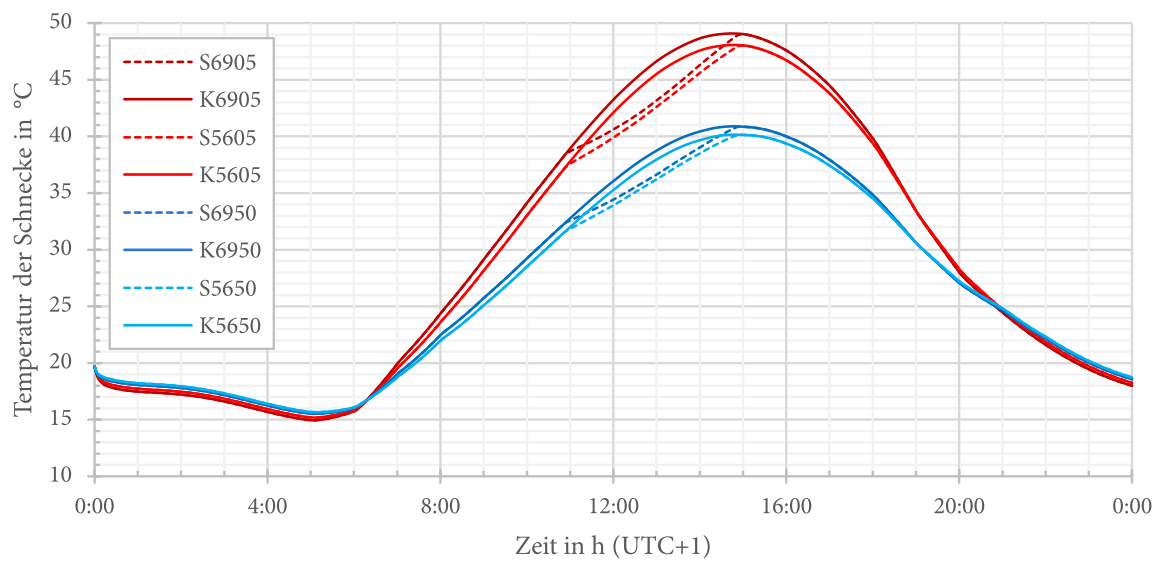


Abbildung 5-8: Ergebnis der Simulationen mit Schatten (12:51)

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperaturen für die in Tabelle 5-4 dargestellten Simulationen bei gemittelter Strahlung sowie bei gemittelter Strahlung mit Schatten. Simulationen mit einer Höhe $h = 500$ mm sind blau, mit einer Höhe $h = 50$ mm rot dargestellt. Gestrichelte Linien stellen den abweichenden Verlauf der Simulation mit Schatten dar. Helle Varianten der Farben (rot, blau) der Linien kennzeichnen Simulationen mit $\alpha_S = 0,56$ und dunkle Varianten Simulationen mit $\alpha_S = 0,69$.

Tabelle 5-4: Simulationsparameter zur Analyse des Einflusses von Schatten

Kombination	Parameter		
	Orientierung	Pigmentierung α_S	Höhe h in mm
S6950	Nord-Süd (vertikal) mit Schatten	0,69	500
K6950	Nord-Süd (vertikal)	0,69	500
S6905	Nord-Süd (vertikal) mit Schatten	0,69	50
K6905	Nord-Süd (vertikal)	0,69	50
S5650	Nord-Süd (vertikal) mit Schatten	0,56	500
K5650	Nord-Süd (vertikal)	0,56	500
S5605	Nord-Süd (vertikal) mit Schatten	0,56	50
K5605	Nord-Süd (vertikal)	0,56	50

5.4 Simulationsensemble: Letale Temperatur vs. Höhe

Zur systematischen Analyse werden Simulationsensembles durchgeführt, bei denen jeweils die Parameter Größe $\in [12; 18]$ mm und Pigmentierung $\in [0,56; 0,69]$ der Schnecke innerhalb der angegebenen Bereiche variiert werden und die Höhe so lange in 10 mm Schritten erhöht wird, bis die Körpertemperatur der Schnecke die letale Temperatur LT_{50} unterschreiten. In Abschnitt 5.1 erweisen sich die Parameter Startwert der relativen Luftfeuchtigkeit und Orientierung als nicht sensitiv, worauf in Abschnitt 6.1 noch detailliert eingegangen wird. Dementsprechend werden diese beiden Parameter nicht variiert. Die folgenden Simulationsensembles werden daher alle unter trockener *Atmosphärenbedingung* ($\varphi_0 = 0,2$ bei $\vartheta_{E,0} = 20^\circ\text{C}$) und bei Orientierung *Nord-Süd* (*vertikal*) der Schnecke durchgeführt. Insgesamt werden je 111 Simulationen bei den Ensembles *Normalbedingung* und *Schatten* sowie 133 Simulationen beim Ensemble *klarer Himmel* durchgeführt. In Abbildung 5-9 sind für das Ensemble *Normalbedingung* die maximalen Zeiträume dargestellt, in denen die simulierte Körpertemperatur der Schnecken oberhalb der letalen Temperaturen liegt. Die Datenpunkte zeigen diese Zeiträume für die jeweiligen Höhen der einzelnen Simulationen. Die LT_{50} von 45°C bei einer Expositionsdauer von 1 h stellte in allen Simulationen die kritischste Schwelle dar. Im Folgenden bezeichnet LT_{50} , sofern nicht anders angegeben, daher den Schwellenwert von 45°C bei einer Expositionsdauer von 1 h.

Um den Einfluss der letalen Temperatur zu visualisieren, zeigt Abbildung 5-10 die maximale Dauer von $T_S > LT_{50}$ der Simulationen mit einem Absorptionsgrad $\alpha_S = 0,56$. Die gestrichelten Linien bilden eine Hüllkurve um die jeweilige Kurve bei $LT_{50} \pm 0,5$ K. In Anhang A.22 sind alle einzelnen Simulationsreihen des Ensembles *Normalbedingung* mit den jeweiligen Hüllkurven dargestellt.

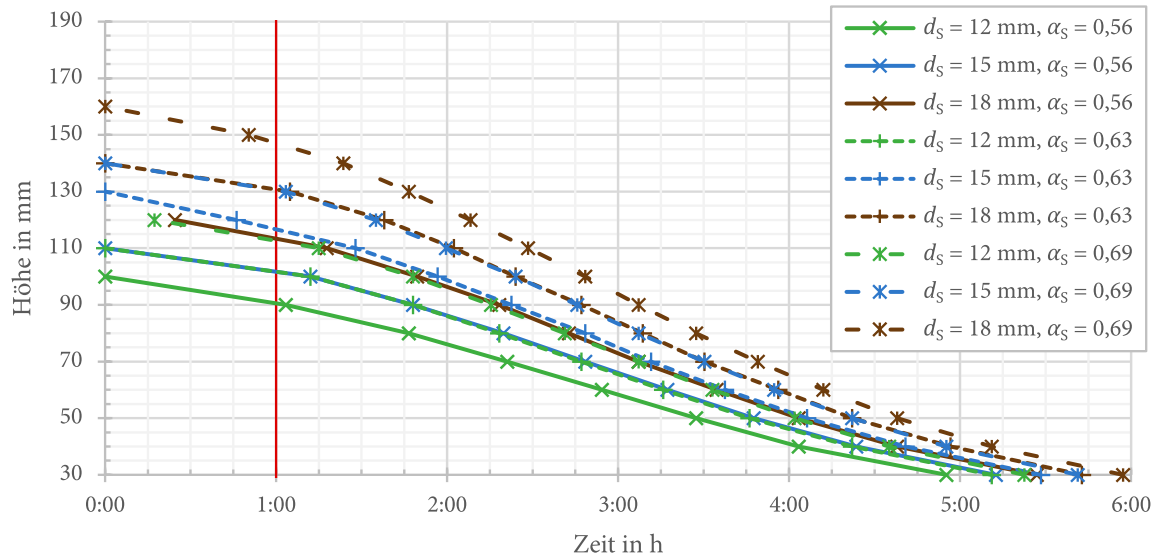


Abbildung 5-9: Ergebnis des Ensembles Normalbedingung

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Simulationen mit $d_S = 12$ mm sind grün, $d_S = 15$ mm sind blau und $d_S = 18$ mm braun dargestellt. Durchgezogene Linien mit Kreuzsymbol kennzeichnen Simulationen mit $\alpha_S = 0,56$, gestrichelte Linien mit einem Plusymbol Simulationen mit $\alpha_S = 0,63$ und Strich-Punkt-Linien mit einem Kreuzsymbol und senkrechtem Mittelstrich Simulationen mit $\alpha_S = 0,69$. Die Datenpunkte sind durch lineare Interpolation miteinander verbunden. Die senkrechte rote Linie zeigt die kritische Expositionsdauer der LT_{50} .

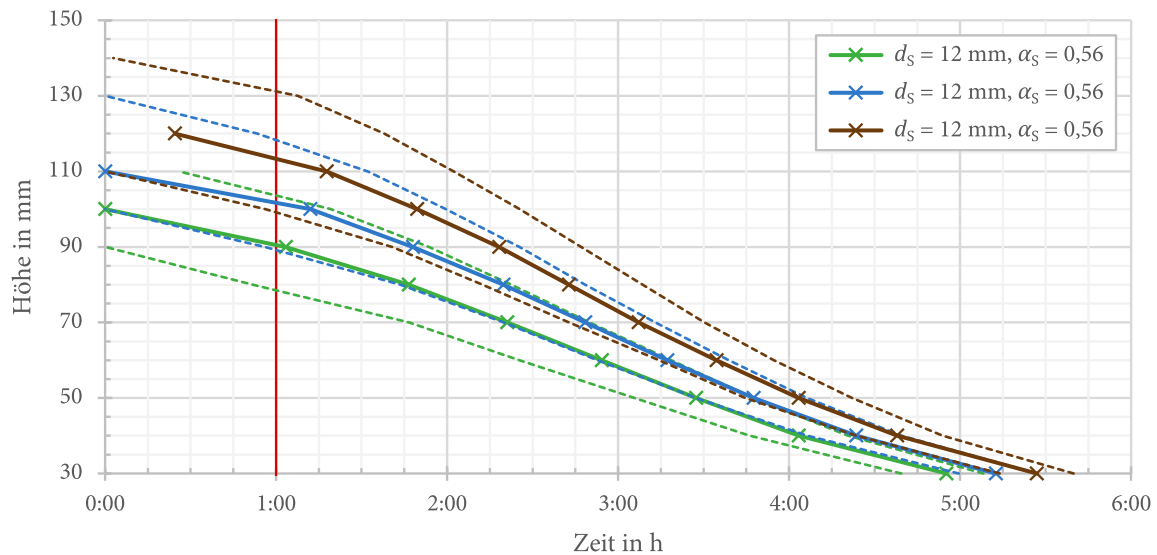


Abbildung 5-10: Ergebnis bei Absorptionsgrad 0,56 des Ensembles Normalbedingung

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Simulationen mit $d_S = 12$ mm sind grün, $d_S = 15$ mm sind blau und $d_S = 18$ mm braun dargestellt. Alle Simulationen wurden bei $\alpha_S = 0,56$ durchgeführt. Die Datenpunkte sind durch lineare Interpolation miteinander verbunden. Gestrichelte Linien stellen die jeweilige Hüllkurve bei $LT_{50} \pm 0,5$ K dar; aus Gründen der Übersichtlichkeit sind zugehörige sind für diese Kurven keine Datenpunkte dargestellt. Die senkrechte rote Linie zeigt die kritische Expositionsdauer der LT_{50} .

Populationsspezifische Unterschiede in der Thermotoleranz können in der Simulation über unterschiedliche letale Grenztemperaturen abgebildet werden. In Abbildung 5-11 sind beispielhaft Simulationen für Schnecken mit einem Durchmesser von 15 mm gegenübergestellt: $\alpha_S = 0,56$, $\alpha_S = 0,63$ und $\alpha_S = 0,69$ unter Bezugnahme auf die LT_{50} von Südpopulationen, sowie $\alpha_S = 0,56$, $\alpha_S = 0,63$ und $\alpha_S = 0,69$ unter Bezugnahme auf die LT_{50} von Nordpopulationen.

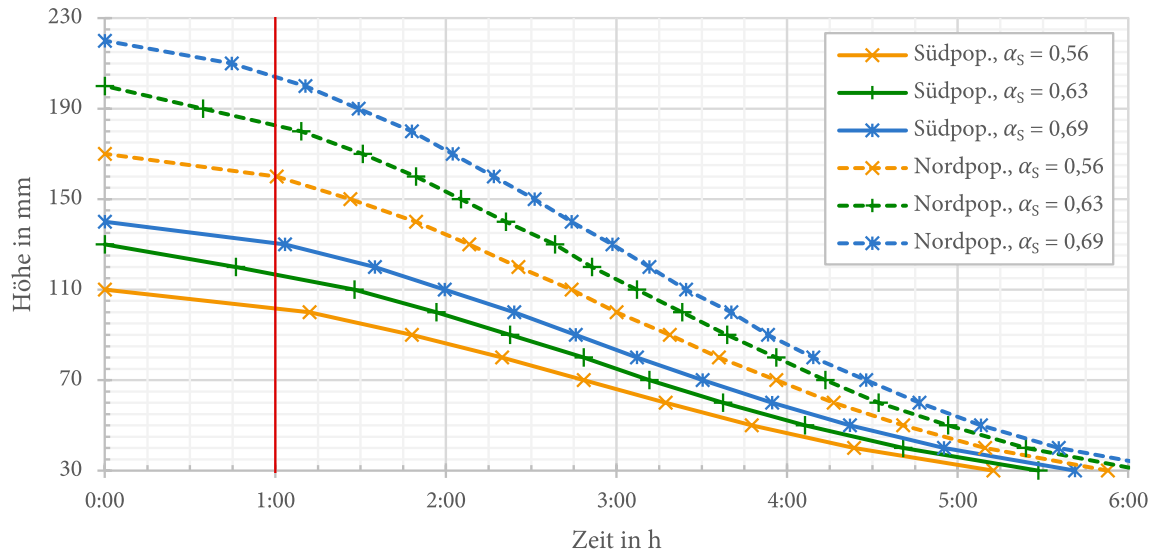


Abbildung 5-11: Populationsspezifische Unterschiede der Thermotoleranz

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Alle Simulationen wurden bei $d_S = 15$ mm durchgeführt. Durchgezogene Linien kennzeichnen Simulationen die mit den LT_{50} der Südpopulationen ausgewertet sind, gestrichelte Linien mit den LT_{50} der Nordpopulationen. Simulationen mit $\alpha_S = 0,56$ sind gelb, $\alpha_S = 0,63$ sind grün und $\alpha_S = 0,69$ sind blau dargestellt. Die Datenpunkte sind durch lineare Interpolation miteinander verbunden. Die senkrechte rote Linie zeigt die kritische Expositionsdauer der LT_{50} .

In Abbildung 5-12 und Abbildung 5-13 sind für das Ensemble *Schatten* und *klarer Himmel* die maximalen Zeiträume dargestellt, in denen die simulierte Körpertemperatur der Schnecken oberhalb der letalen Temperaturen liegt. Die Datenpunkte zeigen diese Zeiträume für die jeweiligen Höhen der einzelnen Simulationen. In Anhang A.23 sind alle einzelnen Simulationsreihen des Ensembles *Schatten* mit den jeweiligen Hüllkurven und in Anhang A.24 des Ensembles *klarer Himmel* mit den jeweiligen Hüllkurven dargestellt.

In Tabelle 5-5 sind die Ergebnisse der Simulationsensembles *Normalbedingung*, *Schatten* und *klarer Himmel* zusammengefasst. Dargestellt sind die Grenzbereiche der Höhe in denen die simulierte Körpertemperatur der Schnecke die LT_{50} überschreiten und wie lange diese jeweils überschritten wird.

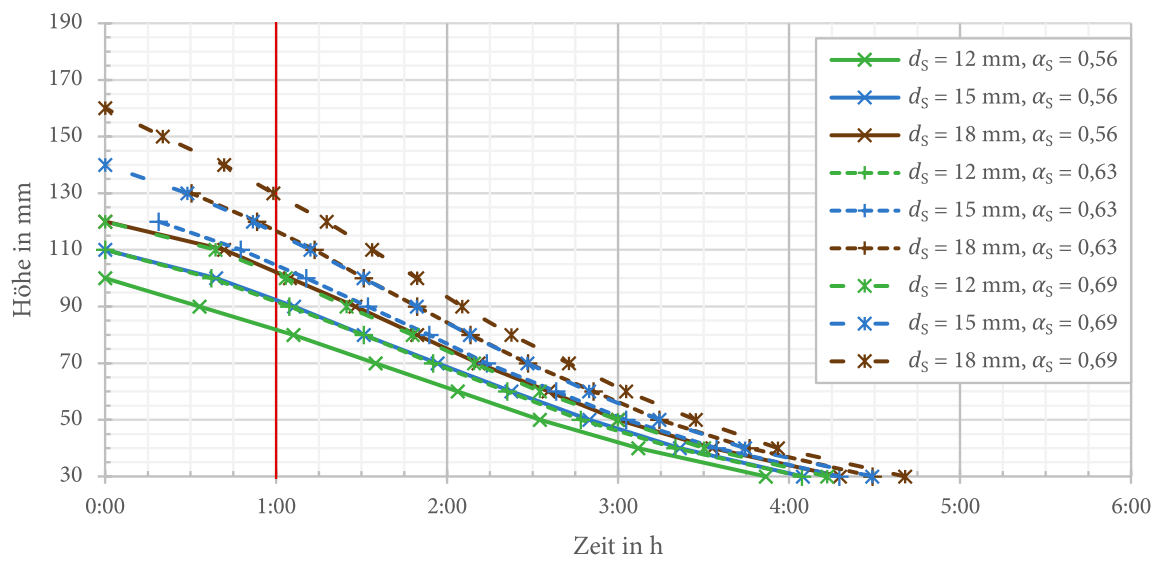


Abbildung 5-12: Ergebnis des Ensembles Schatten

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Die Formatierung der Kurven entspricht Abbildung 5-9.

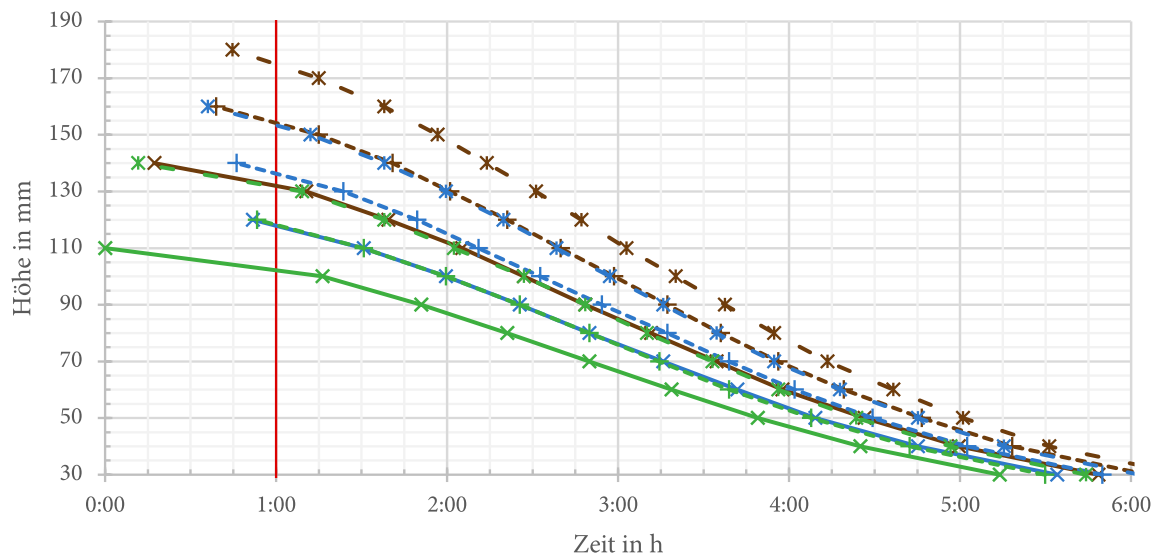


Abbildung 5-13: Ergebnis des Ensembles klarer Himmel

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Die Formatierung der Kurven entspricht Abbildung 5-9.

Tabelle 5-5: Zusammenfassung der Ergebnisse der Simulationsembles

bei	Ensemble	Durchmesser	Pigmentierung (Absorptionsgrad der Schale)		
			0,56	0,63	0,69
Existenzbedrohende Höhe und zugehörige Dauer in der $T_s > LT_{90}$	Normalbedingung	12 mm	90–100 mm 1:03–0:00 h	100–110 mm 1:12–0:00 h	110–120 mm 1:14–0:17 h
		15 mm	100–110 mm 1:12–0:00 h	110–120 mm 1:27–0:46 h	130–140 mm 1:03–0:00 h
		18 mm	110–120 mm 1:17–0:00 h	130–140 mm 1:04–0:00 h	140–150 mm 1:23–0:50 h
	Schatten	12 mm	80–90 mm 1:06–0:33 h	90–100 mm 1:04–0:37 h	100–110 mm 1:03–0:38 h
		15 mm	90–100 mm 1:06–0:38 h	100–110 mm 1:10–0:47 h	120–130 mm 1:12–0:51 h
		18 mm	100–100 mm 1:04–0:41 h	110–120 mm 1:13–0:53 h	130–140 mm 1:17–0:59 h
	klarer Himmel	12 mm	100–110 mm 1:16–0:00 h	110–120 mm 1:30–0:53 h	130–140 mm 1:09–0:11 h
		15 mm	110–120 mm 1:30–0:51 h	130–140 mm 1:23–0:46 h	150–160 mm 1:12–0:36 h
		18 mm	130–140 mm 1:10–0:17 h	150–160 mm 1:14–0:38 h	170–180 mm 1:14–0:44 h

5.5 Standortvergleich: Letale Temperatur vs. Höhe

Aus Verbreitungsmodellen aktueller sowie zukünftig prognostizierten Vorkommen von *T. pisana* (*Theba Survey Consortium (Köhler et al., unveröffentlicht)*) ergibt sich eine südliche Verbreitungsgrenze im circum-mediterranen Raum, südlich derer keine Funde von *T. pisana* mehr dokumentiert sind. Drei Vorkommen, die unmittelbar an dieser südlichen Grenze liegen, sind Be'er Scheva in Israel (31,2° N, 34,8° O), Gran Canaria auf den Kanaren (27,9° N, 15,7° W) und Bengasi in Libyen (31,8° N, 20,4° O). Zusätzlich prognostiziert das Verbreitungsmodell ein Aussterben von *T. pisana* in Sevilla in Spanien (37,419° N, 6,013° W) bis zum Jahr 2080.

Um diese Standorte in die Simulation integrieren zu können, müssen die solaren und thermischen Verläufe angepasst werden. Da keine direkten Temperaturmessungen für die einzelnen Standorte vorliegen, werden die mittleren Maximaltemperaturen des Monats August der betreffenden Orte mit der im Habitat in Avignon verglichen. Die jeweilige Differenz wird anschließend zum Temperaturverlauf (Formel (4-14)) addiert, um für jeden Standort einen entsprechenden Temperaturverlauf zu erhalten. Die mittleren Maximaltemperaturen des Monats August der Standorte sind in Tabelle 5-6 aufgeführt. Die Temperaturen stammen aus dem Photovoltaic Geographical Information System (PVGIS, Version 5.3) der Europäischen Kommission, Joint Research Centre (JRC) (European Commission, 2023). PVGIS nutzt für die Temperaturdaten den meteorologischen Datensatz ERA5-Land (Muñoz Sabater, 2019).

Tabelle 5-6: Mittlere Maximaltemperaturen des Monats August in verschiedenen Habitaten

Standort	Maximaltemperatur	Differenz der Temperatur zu Avignon
Avignon, Frankreich	30,4 °C	-
Be'er Scheva, Israel	33,7 °C	3,3 K
Gran Canaria, Kanaren	26,9 °C	-3,5 K
Bengasi, Libyen	34,1 °C	3,7 K
Sevilla, Spanien	35,5 °C	5,1 K

Wie bereits dargestellt, weisen die Schalen an der südlichen Verbreitungsgrenze kaum noch Pigmentierungen auf und sind sehr hell. Aus diesem Grund werden die folgenden Simulationsensembles ausschließlich mit einem Absorptionsgrad $\alpha_S = 0,56$ durchgeführt. Analog zu Abschnitt 5.4 werden in diesem Simulationsensemble die Höhe in Schritten von 10 mm so lange erhöht, bis die Körpertemperatur der Schnecke die letale Temperatur unterschreitet. Ebenfalls werden sämtliche Simulationen unter *trockener Atmosphärenbedingung* ($\varphi_0 = 0,2$ bei $\vartheta_{E,0} = 20$ °C) und bei Orientierung *Nord-Süd (vertikal)* der Schnecke durchgeführt. Es wird lediglich die Größe $d_S = 15$ mm berücksichtigt.

In Abbildung 5-14 sind für das Ensemble *Standorte* die maximalen Zeiträume dargestellt, in denen die simulierte Körpertemperatur der Schnecken oberhalb der letalen Temperaturen liegt. Die Datenpunkte zeigen diese Zeiträume für die jeweiligen Höhen der einzelnen Simulationen.

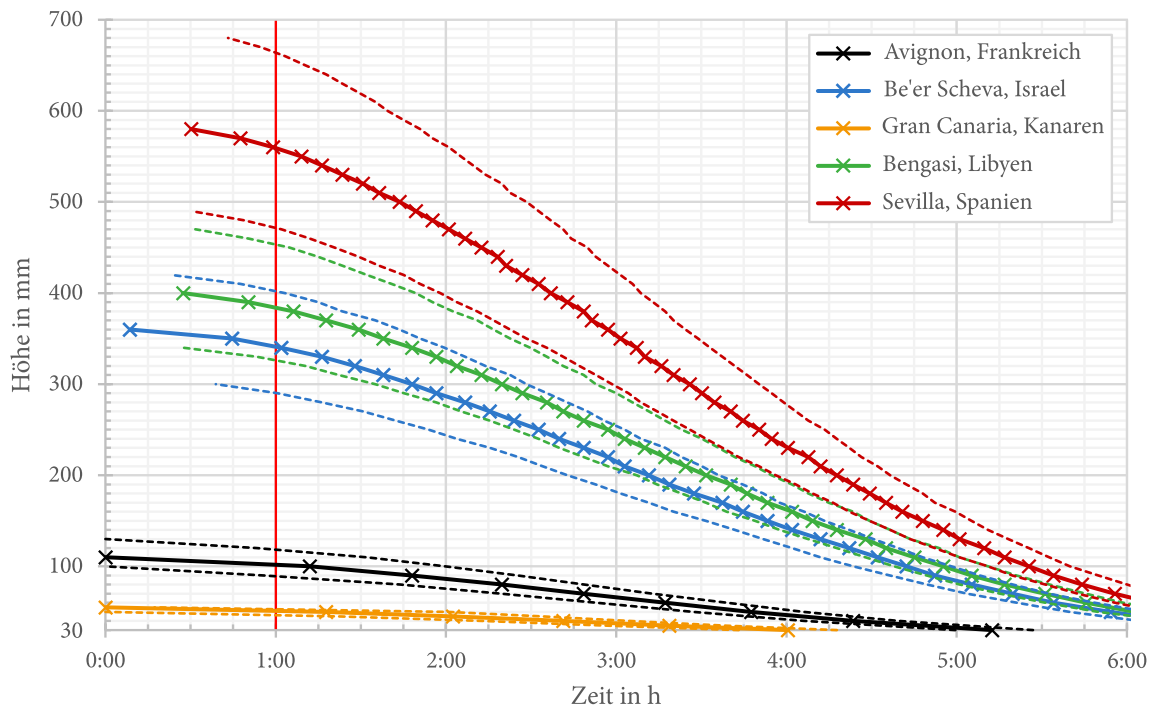


Abbildung 5-14: Ergebnis des Ensembles Standorte

Zeiträume in denen die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Die Datenpunkte sind durch lineare Interpolation miteinander verbunden. Gestrichelte Linien stellen die jeweilige Hüllkurve bei $LT_{50} \pm 0,5$ K dar; aus Gründen der Übersichtlichkeit sind zugehörige Datenpunkte der Kurven nicht dargestellt. Die senkrechte rote Linie zeigt die kritische Expositionsdauer der LT_{50} .

6 DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNG

In diesem Kapitel werden zunächst Aufbau, Methodik und Plausibilität des Simulationsmodells von *Theba pisana* kritisch eingeordnet. Anschließend werden die Ergebnisse des Simulationsmodells und deren Implikationen für die Limitation der Existenz von Landschnecken diskutiert.

6.1 Diskussion der Ausarbeitung des Simulationsmodells

Dieser Abschnitt behandelt die methodische und physikalische Einordnung des Simulationsmodells sowie dessen einzelne Komponenten. Zunächst wird die numerische Methodik der Simulation betrachtet. Anschließend werden die Sensitivität der Eingabeparameter und die Plausibilität der einzelnen Komponenten der Simulation diskutiert. Die Sensitivitätsanalyse dient dazu, den Einfluss der Parameter auf die simulierte Körpertemperatur einzuordnen. Darüber hinaus wird geprüft, inwieweit die Komponenten der Simulation, die auf physikalischen Grundgesetzen beruhen, plausible Größenordnungen und zeitliche Verläufe liefern.

Numerische Methodik der Simulation

Die verwendeten Solver- und Integrationscharakteristiken der numerischen Simulation, dargestellt in Tabelle 3-1, wurden hinsichtlich ihrer numerischen Robustheit überprüft. Bei einer Verschärfung der absoluten und relativen Toleranz von $1 \cdot 10^{-5}$ auf $1 \cdot 10^{-6}$ sowie einer Verringerung der maximalen Rechenschrittweite von 86,4 s auf 43,2 s ändert sich das Ergebnis bei der durchgeführten Referenzsimulation (Parameter nach Tabelle 5-2) nicht wesentlich. Die maximale Körpertemperatur bleibt dabei mit 45,31 °C unverändert, das Maximum verschiebt sich lediglich um 37,3 s. Die Simulation wird durch die strengeren Einstellungen rechenintensiver, da sich die Anzahl der Rechenschritte erhöht und die Rechenzeit von 0,21 s bei 1011 Schritten auf 0,40 s bei 2019 Schritten zunimmt. Somit können die gewählten Toleranzen und die maximale Rechenschrittweite für die vorliegende Simulation als geeignet angesehen werden.

Die Verwendung des Backward Differentiation Formula Verfahrens in Kombination mit dem Newton- und Gauß-Verfahren erscheint sinnvoll, da Nicht-Linearitäten und Unstetigkeiten in der Simulation vorkommen und diese Verfahren zur Lösung dieser Probleme im Allgemeinen geeignet sind. Zu nichtlinearem Verhalten kommt es bei den Komponenten der Strahlung, die aufgrund des Stefan-Boltzmann-Gesetzes proportional zu T^4 sind sowie der Konvektion, bei der die Luftgeschwindigkeit über die Reynolds-Zahl nichtlinear in die Nußelt-Zahl eingeht. Eine Unstetigkeit tritt bei den zeitlichen Verläufen des Schattens und der Anteile der solaren Strahlung auf. Zu einem definitionsbedingten Sprung kommt es beim Azimut, der nach etwa 3000 s das Vorzeichen wechselt, da dieser vom Nord-West- in den Nord-Ost-Quadranten übergeht (siehe Abbildung 2-6).

Der zeitliche Verlauf der Körpertemperatur der Schnecke ergibt sich im vorliegenden Modell aus der instationären Energiebilanz des Systems, die maßgeblich durch konvektive und durch Strahlung bedingte Wärmeaustauschprozesse bestimmt wird. Diese Wärmeströme erreichen im Tagesverlauf vergleichsweise große Beträge ($\sim 10^{-2}$ W, Abbildung 5-3), kompensieren sich jedoch über weite Zeiträume nahezu gegenseitig. Aufgrund der ausgeprägten Temperaturabhängigkeit von Konvektion und Wärmestrahlung führen bereits geringe Änderungen der Körpertemperatur zu unmittelbaren Anpassungen der Wärmeströme, wodurch eine effektive negative Rückkopplung entsteht. Infolgedessen zeigt die Körpertemperatur nur eine geringe Verzögerung gegenüber den zeitlichen Änderungen der Randbedingungen und verbleibt über große Teile des Tages nahe an einem quasi-stationären thermischen Gleichgewicht, welches durch die momentane Energiebilanz mit einem Netto-Wärmestrom in der Größenordnung $\sim 10^{-3}$ W (Abbildung 5-4) bestimmt ist.

Sensitivitätsanalysen

Die Änderungen der Temperaturen in der jeweiligen Sensitivitätsreihe sind, wie zu erwarten, um die Zeit der Tageshöchsttemperatur (~ 15 Uhr) am größten. Bei variierender Größe ändert sich die Körpertemperatur von *Theba pisana* um maximal 1,0 K, bei variierender Höhe um maximal 15,1 K, wobei die Änderungen zwischen 30 mm und 200 mm bereits 8,2 K betragen. Bei der Variation des Absorptionsgrads (Pigmentierung) ändert sich die Körpertemperatur um maximal 2,6 K und bei der relativen Luftfeuchtigkeit um maximal 0,3 K. Bei der Variation der Höhe werden jedoch zwei Einflussfaktoren der Simulation verändert: Einerseits nimmt die Umgebungstemperatur mit zunehmender Höhe ab, andererseits steigt die Luftgeschwindigkeit mit zunehmender Höhe an. Beide Effekte spiegeln sich in der Sensitivitätsanalyse der Höhe wider. Wird die Luftgeschwindigkeit auf 1 m s^{-1} festgelegt und nicht mehr mit steigender Höhe variiert, beträgt die maximale Änderung der Körpertemperatur im Bereich von 0,03 m bis 2 m noch 10,5 K, wobei die Änderung zwischen 30 mm und 200 mm bereits 4,7 K beträgt. Damit kann der Einfluss der Parameter in den betrachteten Bereichen wie folgt beschrieben werden: Die Höhe hat den größten Einfluss ($\Delta T_{S,\text{max}} = 15,1 \text{ K}$), wobei die Umgebungstemperatur allein einen größeren Einfluss (10,5 K) als die Luftgeschwindigkeit (5,4 K, siehe Abschnitt 5.1) hat. Anschließend spielt der Absorptionsgrad eine Rolle (2,6 K). Die relative Luftfeuchtigkeit (0,3 K) und die Orientierung (0,3 K) spielen, Schatten ausgenommen, eine untergeordnete Rolle. Auf den Einfluss des Schattens wird in Abschnitt 6.2 detailliert eingegangen.

Bei der relativen Luftfeuchtigkeit muss ergänzend erwähnt werden, dass der Einfluss der Evaporation im Modell aufgrund der vorliegenden Messungen eine untergeordnete Rolle spielt, da die Tiere bei höheren Temperaturen offenbar dazu neigen, Wasser einzusparen, anstatt Wasser zu verdunsten, um die Körpertemperatur zu regulieren (Teilabschnitt 4.6.2). Dementsprechend wirkt sich der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit marginal auf die Ergebnisse der Simulation aus.

Das Temperaturprofil der Umgebungstemperatur basiert auf einer realen Messung im Habitat. Um eine höhenabhängige Änderung der Umgebungstemperatur im Modell implementieren zu können, wurde auf mehrere Messungen an verschiedenen Orten in verschiedenen Höhen zurückgegriffen und eine Funktion zur Anpassung und Skalierung des Temperaturprofils erstellt. Reale Messungen im Habitat in verschiedenen Höhen über einen längeren Zeitraum könnten diese Temperaturprofile weiter verbessern.

Schnecke als Modellkomponente

Bei Inaktivität oder während der Ästivation zieht sich das Individuum in die Schale zurück. In den meisten Fällen so weit, dass ein Abstand zwischen der Oberfläche des Untergrunds, auf der die Schnecke sitzt, und dem Weichkörper entsteht. Damit beschränkt sich die Kontaktfläche, die die Schnecke mit der Umgebung hat, lediglich auf das umströmende Medium (Konvektion) und die Schneckenschale auf dem Untergrund (Konduktion), wobei hier auch nur der Saum der Schalenmündung und eventuell eine kleine Auflagefläche der Schneckenschale an der Unterseite Kontakt zum Untergrund haben. Die Schneckenschale besteht zum Großteil aus Aragonit und Calcit, zwei kristalline Phasen von Calciumcarbonat (CaCO_3) (Kim *et al.*, 2023). Messungen von Muschel- und Gezeitschneckenschalen ordnen die Wärmeleitfähigkeit dieser im Bereich von $1,0\text{--}2,9 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ein (Tremblay *et al.*, 2011; Wong und Lim, 2017). Reines, monolithisches Aragonit hat bei Raumtemperatur eine Wärmeleitfähigkeit von $2,2\text{--}2,4 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (Clauser und Huenges, 2013) und reiner, monokristalliner Calcit von $3,2\text{--}3,6 \text{ W m}^{-1} \text{ K}^{-1}$ (Brigaud und Vasseur, 1989; Momenzadeh *et al.*, 2018; Thomas *et al.*, 1973). Die Wärmeleitung zwischen Schnecke und Untergrund wird im vorliegenden Modell vernachlässigt. Aufgrund der kleinen effektiven Kontaktfläche und der moderaten Wärmeleitfähigkeit ist der entsprechende Wärmestrom gegenüber dem konvektiven Wärmeaustausch mit der Luft als gering einzuschätzen. Dieser dominiert aufgrund der größeren Austauschfläche und des damit verbundenen höheren Wärmeübergangskoeffizienten.

Die Abbildung der Schnecke als Lumped-System muss kritisch hinterfragt werden. Einerseits, liegt die berechnete Biot-Zahl (max. 0,23) oberhalb des Richtwerts (0,1). Andererseits spricht der strukturelle Aufbau der Schale mit ihren Windungen dagegen, dass sich bei stark wechselnden Temperaturen eine gleichmäßige Wärmeverteilung ausbildet. Dennoch ist die Behandlung der Schnecke als Lumped-System bei der vorliegenden Fragestellung eine sinnvolle Lösung. Das Simulationsmodell zielt nicht auf die ortaufgelöste Beschreibung lokaler Temperaturen innerhalb der Schale oder des Weichkörpers ab, sondern auf die Abschätzung der zeitlichen Entwicklung einer effektiven mittleren Körpertemperatur und damit auf die Frage, ob kritische thermische Schwellen überschritten werden. Auch wenn innerhalb der Schnecke und der Schale reale Temperaturgradienten auftreten, kann das System auf makroskopischer Ebene dennoch durch eine zusammengefasste Wärmekapazität beschrieben werden. Voraussetzung dafür ist, dass der interne Temperatúrausgleich im Vergleich zur zeitlichen Änderung der äußeren Randbedingungen ausreichend schnell erfolgt. Bei den gegebenen Zeitskalen und der Größenordnung der

Wärmekapazität ist davon auszugehen. Hinzu kommt das die komplexe Geometrie der Schalenwindungen, sowie der gekoppelten Wärmeübertragung in Schale, Weichkörper und eventuell eingeschlossener Luft den Modellaufwand erheblich erhöhen würden, ohne dass dafür experimentelle Daten zur Parametrisierung und Validierung vorhanden sind.

Die Temperaturverteilung innerhalb eines kugelförmigen Körpers bei gegebener Umgebungstemperatur ist von Heisler (1947) beschrieben. Bei einer Biot-Zahl von 0,23 beträgt die maximale Temperaturdifferenz innerhalb des Körpers (Mittelpunkt–Hülle) 10 % der Temperaturdifferenz zwischen der Körpermitte und der Umgebung. Bei zu erwartenden maximalen Temperaturdifferenzen von etwa 9 K^{10} würde die maximale interne Temperaturdifferenz entsprechend 0,9 K betragen. Da die maximale Temperaturdifferenz bei den meisten Simulationen jedoch unterhalb von 5 K liegt, beträgt die maximale interne Temperaturdifferenz 0,5 K. Dieser Wert wird in der vorliegenden Arbeit als hinreichend genau betrachtet.

Der Zusammenhang zwischen der Gesamtmasse und der schalenfreien Masse von *T. pisana* ist nach Formel (4-10) linear. Die Korrelation beider Parameter könnte durch verschiedene Faktoren beeinflusst werden, wie beispielsweise die Dicke der Schale, die Zusammensetzung des Schalenmaterials oder den Ernährungszustand der Schnecke. Die Berechnung der schalenfreien Masse über einen einzigen art- und möglicherweise auch populationsspezifischen Koeffizienten stellt eine Vereinfachung dar, da die zuvor genannten Einflussparameter innerhalb der Art bzw. zwischen Populationen variieren können. Dieser Koeffizient wird dennoch verwendet, da die zwölf CT-Scans über den für diese Arbeit relevanten Größenbereich eine lineare Beziehung zwischen Gesamtmasse und schalenfreier Masse zeigen und somit die geeignetste Grundlage zur Bestimmung des spezifischen Sauerstoffverbrauchs und der spezifischen Verdunstungsrate darstellen. Weitere Untersuchungen sollten durchgeführt werden, um eine präzisere Quantifizierung der Daten zu ermöglichen.

Der Zusammenhang zwischen der schalenfreien Masse und dem Durchmesser ist nach Formel (4-11) kubisch, wie es für eine Beziehung zwischen Masse ($\propto$ Volumen) und Durchmesser zu erwarten ist.

Zwei weitere getroffene Vereinfachungen stellen die Näherung der Schnecke als Ellipsoid für die Strahlungsbilanz und als Kugel für die Konvektion dar. Auch diese Vereinfachungen eignen sich vor allem dazu, die zeitliche Entwicklung einer effektiven mittleren Körpertemperatur abzubilden. Für die geometrische Darstellung der Komponenten der Strahlung stehen zwar experimentelle Daten der Schneckenhäuser zur Verfügung (CT-Scans), jedoch wäre der Aufwand, daraus einen geeigneten, frei im Raum beweglichen Körper zu definieren, enorm hoch. Für die

¹⁰ Maximale Umgebungstemperatur auf 30 mm Höhe ist 43,7 °C. Die auf dieser Höhe maximale simulierte Körpertemperatur beträgt 53 °C bei $d_S = 18\text{ mm}$ und $\alpha_S = 0,69$.

Konvektion wäre die Ermittlung und Validierung einer geeigneten Regression zur Bestimmung der Nußelt-Zahl hingegen praktisch unmöglich.

Strahlung als Modellkomponente

Bei der solaren Strahlung, welche nach Formel (4-28) berechnet werden kann, müssen die Anteile der solaren Strahlung (B_n , D_i , G_i) kritisch hinterfragt werden. Diese Verläufe sind die Mittelwerte für den Monat August aus den Jahren 2008–2023 an den gegebenen Koordinaten. Dementsprechend wird in diesem Fall nicht das Extrem-Szenario abgebildet. Für die globale Strahlung liegen, wie bereits in Abschnitt 5.3 dargelegt, Daten für ein Strahlungsszenarium eines Tages bei klarem Himmel vor. Die dazugehörigen Simulationen und die daraus resultierenden Probleme sind dort ebenfalls aufgeführt. Die Unterschiede zwischen den Verläufen der einzelnen Kombinationen sind in Abbildung 5-7 dargestellt.

Die globale Strahlung ist in der Umgebung von Avignon bei klarem Himmel 12–13 % höher als bei den monatlichen Mittelwerten im August (Abschnitt 5.3). Daraus resultieren Unterschiede in der maximalen Körpertemperatur von bis zu 0,6 K bei hell pigmentierten Schnecken ($\alpha_s = 0,56$; Abbildung 5-7). Dementsprechend ist nicht nur der Einfluss der Strahlungsverhältnisse von Bedeutung, sondern auch, ob die Simulation auf monatsgemittelten Daten oder auf Daten für klaren Himmel beruht. Dadurch wird zugleich der Einfluss der Bewölkung sichtbar. Die Strahlungsdaten für einen klaren Himmel werden jedoch nicht in der allgemeinen Simulation verwendet, obwohl diese ein stärkeres thermisches Belastungsszenario darstellen. Der Grund hierfür ist, wie bereits in Abschnitt 5.3 dargelegt, dass für dieses Szenario keine konsistenten Datensätze der einzelnen Strahlungsanteile vorliegen. Die Verwendung angenäherter Verläufe der direkten und der diffusen Strahlung bei klarem Himmel würde eine zusätzliche Unsicherheit in die Simulation einführen. Diese würde sich insbesondere bei der orientierungsabhängigen Berechnung der absorbierten solaren Strahlung auswirken. Aus diesem Grund werden die Monatsmittelwerte trotz der geringeren Strahlungsintensität als methodisch konsistentere und repräsentativer Datengrundlage verwendet, während das Szenario des klaren Himmels vor allem zur Abschätzung der Sensitivität gegenüber höheren Strahlungsintensitäten verwendet wird.

Für die atmosphärische Strahlung (Formel (4-31)) liefert die Sensitivitätsanalyse aus Teilabschnitt 4.3.2 eine Einschätzung welchen Einfluss der Wolkenfaktor und der Bedeckungsgrad auf den Emissionsfaktor und damit auf die atmosphärische Strahlung haben. In den Bereichen der Wolkenfaktoren (0,4–1,0) und Bedeckungsgraden (0–3/8) variiert der Emissionsgrad des Himmels um maximal 0,13, was einer Änderung des Wärmestroms um 13 % entspricht. Allerdings spielt hier der hohe Bedeckungsgrad von 3/8 eine Rolle. Bei Betrachtung von niedrigen Bedeckungsgraden (0–1/8), was im Habitat als realistisch angesehen werden kann, variiert der Emissionsgrad des Himmels nur noch um maximal 0,04, was einer Änderung des Wärmestroms um 4 % entspricht. Dadurch resultiert, dass der Wolkenfaktor keinen großen Einfluss hat und die Annahme von $\Gamma = 0,6$ kann als plausibel angesehen werden.

Für die terrestrischen Strahlung (Formel (4-30)) stellt die Temperatur der Bodenoberfläche den größten Unsicherheitsfaktor dar, da sie nicht direkt gemessen, sondern über Abschätzung der Bodenerwärmung gegenüber der Lufttemperatur bestimmt wird. Aufgrund der T^4 -Abhängigkeit des Stefan-Boltzmann-Gesetz wirken sich bereits geringe Abweichungen deutlich auf den berechneten Wärmestrom aus. Das Temperaturprofil des Bodens könnte durch reale Messungen über einen längeren Zeitraum im Habitat verbessert werden.

Allgemein ist bei der Strahlung der Absorptions-/Emissionsgrad der Schnecke ein weiterer Unsicherheitsfaktor. Die entsprechenden Werte basieren auf realen Messungen von jeweils einer hellen, einer leicht pigmentierten und einer dunkel pigmentierten Schale aus Habitaten in Spanien, Südfrankreich und Wales. Ob diese Werte für ähnliche Pigmentierung der Schalen aus anderen Regionen gelten, muss erst durch weitere Messungen bestätigt werden. Die Pigmentierung der Schalen wird in Abschnitt 6.2 ausführlicher diskutiert.

Konvektion als Modellkomponente

Bei der Konvektion nach Formel (4-39) ist der größte Unsicherheitsfaktor die Luftgeschwindigkeit, die implizit über die Reynolds-Zahl in der Nußelt-Zahl ($\propto \dot{Q}$) vorkommt. Werden Stoffdaten der Luft (c_p, ρ, λ, ν) bei 20 °C und 20 % relative Luftfeuchtigkeit sowie eine charakteristische Länge von 15 mm angenommen um die Nußelt-Zahl nach Formel (4-36) zu berechnen, dann liegt diese mit $v_{\text{air}} = 0,2 \text{ m s}^{-1}$ bei 10,5 und mit $v_{\text{air}} = 2 \text{ m s}^{-1}$ bei 31,6. Der konvektive Wärmestrom ist in diesem Szenario folglich bei 2 m s^{-1} drei Mal größer als bei $0,2 \text{ m s}^{-1}$. Auch für andere Durchmesser bleibt dieses Verhältnis nahezu unverändert und beträgt 2,9 bei 12 mm bzw. 3,1 bei 20 mm. Gerade bei niedrigen Luftgeschwindigkeiten wirkt sich eine Abweichung der Luftgeschwindigkeit stark auf die Nußelt-Zahl aus ($0,3 \text{ m s}^{-1}$: $\text{Nu} = 12,6$; $0,4 \text{ m s}^{-1}$: $\text{Nu} = 14,4$). Dementsprechend sensitiv ist der Wärmetransport durch Konvektion im Habitat. In der Simulation wird eine konstante mittlere Geschwindigkeit in Abhängigkeit der Höhe verwendet. Dies ist praktikabel, bildet die Realität jedoch nur eingeschränkt ab. In der Realität kommt es sowohl räumlich als auch zeitlich zu unterschiedlichen Luftgeschwindigkeiten. Lokal kann die Luftgeschwindigkeit in Abhängigkeit von Vegetationsstruktur, Oberflächenrauigkeit, topographischer Exposition und der unmittelbaren Position der Schnecke (Abschirmung) deutlich variieren (Foken und Mauder, 2024; Milling *et al.*, 2018; Miri *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2022). Zusätzlich weist die Luftgeschwindigkeit einen charakteristischen Tagesverlauf auf, der aus der tageszeitlich wechselnden Stabilität und Durchmischung der atmosphärischen Grenzschicht resultiert, deren Ausprägung standort- und geländeabhängig ist. Typischerweise ist dieser über Land mit höheren Luftgeschwindigkeiten am Tag und geringeren in der Nacht verbunden. Dies ist in Küstennähe besonders ausgeprägt (Du *et al.*, 2015; Fajber *et al.*, 2014; He *et al.*, 2013; Zhang und Zheng, 2004).

Die Sensitivitätsanalyse der Luftgeschwindigkeit zeigt, dass die maximale Körpertemperatur der Schnecke bei einer Variation der Luftgeschwindigkeit von $0,2$ bis $2,0 \text{ m s}^{-1}$ um $5,4 \text{ K}$ schwankt.

Zur Mittagszeit erreichen die Umgebungs- und Körpertemperatur ihr Maximum, wobei die Körpertemperatur der Schnecke höher ist als die Umgebungstemperatur. Wie eben beschrieben, führt eine höhere Luftgeschwindigkeit zu einem größeren konvektiven Wärmeübergang. Dadurch verringert sich die Temperaturdifferenz zwischen Umgebung und Körper schneller, sodass auch die Wärmeübertragung durch Konvektion (Formel (2-34)) schneller abnimmt. Die Luftgeschwindigkeit koppelt somit in der Wärmebilanz negativ auf den konvektiven Wärmestrom zurück, wodurch der Einfluss der Luftgeschwindigkeit geringer ist als im zuvor beschriebenen Szenario. Dennoch erscheint es sinnvoll, das Geschwindigkeitsprofil durch reale Messungen im Habitat zu validieren und in die Simulation einzupflegen.

Wärmetransport durch Metabolismus als Modellkomponente

Im durch die Simulation abgedeckten Größenbereich der Schnecken beträgt die theoretisch kleinste schalenfreie Masse, die in der Simulation berücksichtigt wird, 363 mg (Formel (4-11)). Die verwendete Regression zur Beschreibung des Sauerstoffverbrauchs, in Abhängigkeit der Temperatur und schalenfreien Masse, liefert bei sehr geringen schalenfreien Massen und sehr hohen Temperaturen, bezogen auf den Temperaturbereich des Habitats, einen negativen Sauerstoffverbrauch (Abbildung 4-25), was in der Realität nicht möglich ist. Deshalb wird in der Simulation der Sauerstoffverbrauch in diesem Szenario auf null gesetzt, um einen negativen Sauerstoffverbrauch und damit eine rechnerische Kühlung durch den Metabolismus zu vermeiden. Der Sauerstoffverbrauch kann streng genommen nicht auf null sinken. Allerdings ist der Einfluss des Metabolismus auf die Simulation insgesamt sehr gering (Abschnitt 5.2). Dies gilt insbesondere bei hohen Temperaturen, da der metabolische Beitrag dort relativ gesehen abnimmt. Gleichzeitig nehmen die anderen Komponenten der Wärmebilanz, beispielsweise Strahlung und Evaporation, zu und gewinnen an Bedeutung. Die dadurch entstehende Abweichung wird daher in Kauf genommen und ist aus Sicht der Simulation vernachlässigbar. Der Gültigkeitsbereich der Regression ist auf die in Abbildung 4-25 dargestellten Bereiche begrenzt.

Die Berechnung des metabolischen Wärmestroms beruht auf der Annahme, dass der Sauerstoffverbrauch näherungsweise durch die oxidative Verwertung von Saccharose beschrieben werden kann. Diese Annahme stellt eine Vereinfachung dar, da die natürliche Nahrung von Landschnecken je nach Aktivitätszustand und Nahrungsverfügbarkeit variieren kann. Insbesondere während längerer Inaktivitäts- oder Ästivationsphasen ist nicht auszuschließen, dass neben Kohlenhydraten auch körpereigene Reserven mit abweichendem energetischem Äquivalent verstoffwechselt werden. Die Wahl von Saccharose ist jedoch plausibel, da Landschnecken überwiegend pflanzliches Material fressen und damit ein kohlenhydratbasierter Stoffwechsel als geeignet angesehen werden kann. Zudem unterscheiden sich die energetischen Äquivalente verschiedener Kohlenhydrate nur begrenzt. Der hier verwendete Wert ist nicht als artspezifisch exakt bestimmter Parameter zu verstehen, sondern als begründeter Referenzwert für den überwiegend kohlenhydratbasierten Stoffwechsel von Landschnecken. Im Rahmen der Simulation ist diese Annahme vertretbar, um den Sauerstoffverbrauch thermodynamisch konsistent in die Wärmebilanz

einzubinden. Sie bildet jedoch nicht im Detail ab, welche Energieträger tatsächlich verstoffwechselt werden, und stellt damit keine vollständige Beschreibung des biochemischen Stoffwechsels von *T. pisana* dar.

Wärmetransport durch Evaporation als Modellkomponente

Die verwendete Regression beschreibt die Verdunstungsrate in Abhängigkeit von Temperatur, schalenfreier Masse, relativer Luftfeuchtigkeit und Luftgeschwindigkeit. Aufgrund der linearen Modellform (Formel (4-48) und (4-49)) können für bestimmte Parameterkombinationen negative Verdunstungsraten vorhergesagt werden. Dies tritt im Anwendungsbereich der Regression insbesondere bei Kombinationen aus geringen schalenfreien Massen und hohen Temperaturen, bezogen auf den Temperaturbereich des Habitats, bei gleichzeitiger niedriger Luftgeschwindigkeit, sowie bei hohen relativen Luftfeuchtigkeiten in Kombination mit hohen Luftgeschwindigkeiten auf. Diese Werte werden nicht als physiologisch belastbarer Hinweis auf Wasseraufnahme interpretiert, sondern als Extrapolations- bzw. Randbereichsproblem des Regressionsmodells. Zwar ist eine Massenzunahme durch Wasseraufnahme über die Körperoberfläche bei Landschnecken grundsätzlich möglich, jedoch wurde ein solcher Effekt in den durchgeführten Messungen nicht beobachtet. Hinzu kommt, dass hohe relative Luftfeuchtigkeiten im Habitat während der Mittags- und frühen Nachmittagsstunden unwahrscheinlich sind. In diesen Zeiträumen kommt es zu hoher solarer Einstrahlung und hohen Lufttemperaturen, was typischerweise mit niedrigerer relativer Luftfeuchtigkeit einher geht. Die Parameterkombinationen mit hoher Luftfeuchtigkeit sind dementsprechend für die Bewertung kritischer Körpertemperaturen nur von begrenzter Relevanz.

Die Messungen M05 und M06 (27 °C, 40 % RH, Gruppe *S* und *L*) wurden bei der Ermittlung der Regressionskoeffizienten nicht berücksichtigt. Beide Messungen zeigen deutlich höhere Verdunstungsraten als die übrigen Versuche und könnten auf eine erhöhte Aktivität der Tiere während der Messungen zurückzuführen sein. Da das Modell die Evaporation ruhender Individuen beschreiben soll, würde diese möglicherweise aktivitätsbedingten Werte die Regression systematisch verzerren. Die Einbeziehung hätte zudem die ohnehin bestehende Tendenz des linearen Modells zu negativen Vorhersagewerten verstärkt. In der Simulation wird die Verdunstungsrate deshalb auf null begrenzt, sobald das Regressionsmodell negative Werte liefert. Dadurch wird vermieden, dass negative Verdunstungsraten rechnerisch als Kondensation interpretiert werden und zu einer Erwärmung des Körpers führen. Der Einfluss der Evaporation ist bei hohen Temperaturen ohnehin begrenzt. Empirische Befunde zeigen, dass die Tiere ihre Verdunstung bei hohen Temperaturen stark reduzieren, sodass der Verdunstungsterm damit nur einen geringen Beitrag zur Wärmebilanz leistet.

Die Berechnung des Evaporationswärmestroms beruht auf der Annahme, dass die für die Phasenumwandlung benötigte Energie vollständig dem thermischen System der Schnecke entzogen wird. Diese Annahme ist für die Wärmebilanz geeignet, stellt jedoch eine Idealisierung dar, da die

benötigte Energie während der Evaporation auch durch Wärmeübergänge aus der umgebenden Luft, der Schale oder der unmittelbaren Grenzschicht beeinflusst werden kann. Da im Modell keine separaten Temperaturen der verdunstenden Oberfläche berechnet werden, wird die molare Verdampfungsenthalpie in Abhängigkeit der modellierten Körpertemperatur bestimmt. Diese Vorgehensweise ist mit der Beschreibung der Schnecke als Lumped-System konsistent, vernachlässigt jedoch mögliche Temperaturgradienten zwischen Körperinnerem, Schale und verdunstender Oberfläche. Die größte Unsicherheit des berechneten Evaporationswärmestroms liegt zudem in der Bestimmung der Verdunstungsrate. Während die Verdampfungsenthalpie von Wasser als Stoffwert gut beschrieben werden kann, hängt die Verdunstung bei Landschnecken zusätzlich von physiologischen und verhaltensbedingten Prozessen ab, etwa vom Rückzug in die Schale, der Schleimbildung zum Verschließen der Schalenöffnung sowie dem Aktivitätszustand. Der berechnete Evaporationswärmestrom ist deshalb als empirisch gestützte, aber vereinfachte Abbildung der evaporativen Wärmeabgabe zu verstehen. Das größte Optimierungspotenzial des Wärmetransports durch Evaporation liegt in einer breiteren experimentellen Datenbasis zur Verdunstungsrate unter unterschiedlichen klimatischen Randbedingungen, um Randbereichsprobleme zu vermeiden.

6.2 Implikationen der Ergebnisse für die Existenzlimitation von Landschnecken

Im vorliegenden Abschnitt werden die ermittelten Temperaturverläufe im Kontext letaler Temperaturgrenzen (LT_{50}) der Landschneckenart *T. pisana* diskutiert. Ziel ist es, die modellierten Körpertemperaturen in Relation zu physiologischen Toleranzbereichen einzuordnen und zu bewerten, beziehungsweise herauszuarbeiten, unter welchen Randbedingungen kritische Schwellenwerte erreicht oder überschritten werden. Die Diskussion berücksichtigt, auf der Grundlage von in der Literatur beschriebenen Letaltemperaturen, relevante LT_{50} -Werte sowie artspezifische Unterschiede in der thermischen Toleranz. Anhand dieser Werte wird abgeschätzt, ob die simulierten Szenarien unter realistischen Habitatbedingungen zu physiologisch kritischen Belastungen führen können und welche Rückschlüsse sich daraus auf die thermischen Grenzen der betrachteten Art ableiten lassen.

Letale Temperaturgrenzen

Die in der Literatur angegebenen letalen Temperaturen wurden in den meisten Fällen unter artifiziellen Laborbedingungen ermittelt, bei denen die Schnecken keinen zusätzlichen Wärmequellen, wie beispielsweise der solaren Strahlung, ausgesetzt waren. Dementsprechend scheint es plausibel, dass die Körpertemperatur der Schnecken etwa der Umgebungstemperatur entsprach (siehe Begleitversuch in Teilabschnitt 3.4.2). Vor diesem Hintergrund ist auch für die vorliegende Arbeit die Annahme zulässig, dass die (simulierte) Körpertemperatur der Schnecken mit der letalen Temperatur verglichen werden kann, obwohl sich diese eigentlich auf die Umgebungstemperatur bezieht.

Bei allen Simulationen, in denen die simulierte Körpertemperatur der Schnecke oberhalb der letalen Temperatur liegt, ist die einstündige Expositionsdauer kritischer als die längeren Expositionsdauern von dreieinhalb bzw. acht Stunden. Mit anderen Worten: Aufgrund des zeitlichen Verlaufs der simulierten Körpertemperatur wird die Expositionsdauer von einer Stunde bei höheren letalen Temperaturen eher erreicht und für die erforderliche Dauer überschritten ($t \geq t_{LT}$) als die längeren Expositionsdauern bei den niedrigeren letalen Temperaturen. Dies gilt für Südpopulationen bei 45 °C (1 h) gegenüber 44 °C (3,5 h) und für Nordpopulationen bei 43,5 °C (1 h) gegenüber 42 °C (8 h). Daraus lässt sich schließen, dass die kurzen Expositionsdauern bei höheren Temperaturen evolutionär bedeutsamer sein können, sofern die angenommenen letalen Temperaturen realistisch sind. Dies scheint im Hinblick auf die Temperaturverläufe der Umgebung plausibel, da sehr heiße Perioden ($T_E > T_{E,max} - 1 \text{ K}$) weniger als drei Stunden dauern. In einem realen Habitat ist für die Schnecken folglich relevanter, an kurze, intensive Hitzeperioden angepasst zu sein, da diese aus thermodynamischer Sicht die existenzbedrohenderen Ereignisse darstellen. Im Hinblick auf den Klimawandel müssen jedoch allgemein wärmere Hitzeperioden und eine zunehmende Häufigkeit von Extremtagen berücksichtigt werden. Entsprechend müsste sich die LT_{50} dieser Spezies insgesamt zu höheren Temperaturen verschieben, um ein Überleben zu begünstigen.

Wie bereits erwähnt, ist aufgrund des strukturellen Aufbaus der Schale eine gleichmäßige Wärmeverteilung innerhalb des Organismus unwahrscheinlich. Aus diesem Grund könnten kurzzeitig Extremtemperaturen ertragen werden, da der weiter innen liegende Teil des Weichkörpers und damit auch die Organe nicht unmittelbar der extremen Temperatur ausgesetzt sind. Individuen aus klimatisch vergleichbaren Habitaten, wie die in dieser Arbeit untersuchten Tiere, weisen in den Untersuchungen von McQuaid *et al.* (1979) eine sehr hohe LT_{50} auf. Die mittlere Maximaltemperatur des heißesten Monats ist im dortigen Habitat der Individuen (Langebaan, Südafrika; 32,97° S, 18,20° O) mit 29,7 °C im Februar etwas niedriger als in Südfrankreich im August mit 30,4 °C. Dennoch ertragen die Tiere eine Temperatur von 49 °C über eine Expositionsdauer von 20 Minuten. Ein Temperaturgradient innerhalb des Organismus könnte hierfür eine Erklärung sein.

Ausrichtung als thermoregulatorisches Verhalten

Es bestehen kaum Unterschiede in der simulierten Körpertemperatur der Schnecke bei der Sensitivitätsanalyse der Orientierung. Dennoch ist evident, dass die Temperaturen der beiden horizontalen Orientierungen etwas höher sind als bei den beiden vertikalen Orientierungen (Abbildung A.16-1). Dementsprechend wäre eine Optimierung der Position hinsichtlich der Orientierung und der daraus resultierenden Körpertemperatur zu erwarten, sollten die Individuen sich vertikal ausrichten. Dies deckt sich mit der Beobachtung im Feld, dass kaum Individuen angetroffen werden, die horizontal orientiert sind (Hazel und Johnson, 1990). Eine Begründung aus physikalischer Sicht liefert Abbildung 5-2. Dort ist zu erkennen, dass die projizierte Fläche der horizontalen Orientierungen im Zeitfenster, in dem die direkte Strahlung vorhanden ist, größer

ist als die der vertikalen Orientierungen. Demgegenüber zeigen die Untersuchungen von Di Lellis *et al.* (2012), an der zur selben Ordnung gehörenden Art *Xeropicta derbentina*, dass die Orientierung keinen Einfluss auf die interne Temperatur der Schnecken hat. Die Individuen wurden zur Mittagszeit in offenen Habitaten in der Provence (Südfrankreich) gesammelt. Eine weitere, naheliegende Begründung für die Beobachtung von Hazel und Johnson (1990), dass kaum horizontal orientierte Individuen gefunden wurden, könnte sein, dass die Individuen Objekte eine bestimmte Höhe erklimmen und anschließend in der eingenommenen Orientierung verbleiben. Lediglich wenn sie auf ein Hindernis stoßen, beispielsweise andere Individuen, müssen sie an diesem vorbeikriechen und könnten dadurch in einer horizontalen Orientierung verbleiben.

In den Ergebnissen der Simulation sind sowohl bei den vertikalen als auch bei den horizontalen Orientierungen keine nennenswerten Unterschiede in den simulierten Körpertemperaturen der Schnecken erkennbar, die eine bevorzugte Orientierung in eine bestimmte Himmelsrichtung nahelegen würden. Dennoch legt die Literatur eine Bevorzugung einiger Quadranten (Himmelsrichtungen) nahe. Hazel und Johnson (1990) dokumentieren für Populationen von *T. pisana* im Sommer im südlichen Westaustralien an erklommenen Objekten im offenen Habitat ($N = 228$), unabhängig von den Farbmorphen, eine erhöhte Anzahl an Individuen im westlichen Quadranten (39 %). Weitere 26 % der Schnecken sind im nördlichen Quadranten erfasst, in dem die Sonne zur Mittagszeit ihren Höchststand erreicht. Individuen von *T. pisana* in Südafrika (Langebaan) verbringen die Sommerruhe überwiegend auf Stängeln von Restionaceae (Süßgräsern) sowie auf Telegrafmasten und Zaunpfählen aus Holz (McQuaid *et al.*, 1979). Dabei zeigt sich eine Häufung ästivierender Schnecken im westlichen (33 %) und südlichen (32 %) Quadranten. In Tenby (Wales) zeigt *T. pisana* im Freiland keine eindeutig bevorzugte Orientierung, während Individuen unter Laborbedingungen die schattigen Seiten bevorzugen (Cowie, 1985). Im Freiland zeigt sich 1980 lediglich eine schwache Tendenz, den Nordwesten zu meiden (15 %), während 1981 eher der Südwesten gemieden wird (13 %). Der Autor kommt zu dem Schluss, dass die Schnecken in Tenby vermutlich nur selten Hitzestress ausgesetzt sind, was die abweichenden Ergebnisse im Vergleich zu den Schnecken aus Australien und Südafrika erklären könnte.

Eine mögliche Erklärung für die erhöhte Anzahl von Individuen im westlichen Quadranten in Australien und Südafrika ist, dass die Schnecken mit zunehmender Sonneneinstrahlung, während die Sonne von Osten nach Norden wandert, dazu veranlasst werden, geschütztere Bereiche aufzusuchen. Sie könnten daher den westlichen Quadranten bevorzugen, der zu diesem Zeitpunkt stärker beschattet ist, um dort inaktiv zu werden oder in Sommerruhe überzugehen. In der Studie aus Südafrika wird zusätzlich dokumentiert, dass die sonnengeschützte Seite (Süden) zur Sommerruhe durch die Individuen aufgesucht und bevorzugt wird. Am Nachmittag zeigt sich im Westen die höchste Sonneneinstrahlung, gleichzeitig erreichen die Umgebungstemperaturen dort ihren Höchstwert. Das von Cowie (1985), Hazel und Johnson (1990) und McQuaid *et al.* (1979) beobachtete Verhalten deutet deshalb vielmehr auf eine unmittelbare Reaktion der Individuen in

einer akuten Situation hin als auf ein bewusstes Aufsuchen des jeweils schattigsten Bereichs in Abhängigkeit der Hemisphäre.

Einfluss des Schattens

Aus thermodynamischer Sicht ist zu erwarten, dass der Aufenthalt im schattigen Bereich zum Zeitpunkt der höchsten Umgebungstemperatur am sinnvollsten ist, um eine Überlagerung hoher Umgebungstemperaturen und solare Strahlung zu verhindern und hohe Körpertemperaturen möglichst effektiv zu vermeiden. Diese Erwartung wird durch die Simulationsergebnisse weitestgehend gestützt (vgl. Abbildung 5-3, Abbildung 5-8, Abb. A.21-1 und A.21-2).

Bei den Simulationen mit Schatten in 50 mm Höhe und einem Absorptionsgrad von 0,56 reduziert Schatten die Dauer, während der die simulierte Körpertemperatur der Schnecke oberhalb der LT_{50} liegt. Dieser Effekt ist umso stärker, je später das Schattenmaximum auftritt: Gegenüber der Simulation ohne Schatten mit einer Überschreitungsdauer von 3:47 h sinkt die Dauer auf 2:49 h bei einem Schattenmaximum um 12:51 Uhr, auf 2:18 Uhr bei 13:51 Uhr und auf 1:50 h bei 14:51 Uhr (vgl. Abbildung 5-8, A.21-1 und A.21-2).

Bei einer Höhe von 50 mm und einem Absorptionsgrad von 0,69 erweist sich ein Schattenmaximum um 14:51 Uhr hingegen als nicht vorteilhaft gegenüber dem Szenario ohne Schatten, da die Körpertemperatur trotz Schatten durchgehend über 45 °C liegt, da sich der Organismus schon vor Eintritt in den Schatten stark aufgeheizt hat. In diesem Fall sind die Szenarien mit dem Schattenmaximum um 12:51 oder 13:51 Uhr vorteilhafter. Es kann somit nicht grundsätzlich angenommen werden, dass ein Schattenmaximum zur Zeit der Höchsttemperatur der Umgebung grundsätzlich optimal für den Organismus ist. Sollte die Schnecke zum Zeitpunkt des Eintretens in den Schatten bereits stark aufgeheizt sein, kann die reduzierte Belastung der solaren Strahlung unter Umständen nicht mehr ausreichen, um die Körpertemperatur rechtzeitig unter eine kritische Schwelle abzusenken. Der thermische Vorteil des Schattens hängt somit nicht allein davon ab, ob Schatten überhaupt verfügbar ist, sondern vielmehr von der zeitlichen Überlagerung von Beschattung, Umgebungstemperatur und dem bereits erreichten Temperaturniveau der Schnecke. Daraus folgt, dass schattige Bereiche aus thermodynamischer Sicht vorzugsweise in der Phase zwischen dem Maximum der solaren Strahlung und dem Maximum der Umgebungstemperatur aufgesucht werden sollten, wobei der optimale Zeitpunkt von der Umgebungstemperatur, der Pigmentierung und der thermischen Vorbelastung abhängt.

Einfluss der Windexposition

Im Laborversuch von Cowie (1985) mit *T. pisana* aus Wales zeigt sich, dass die Tiere schattige sowie windgeschützte Seiten bevorzugen. Nach den von Cowie (1985) berichteten Ergebnissen ist die Reaktion auf Wind stärker ausgeprägt als die auf Licht, da der dem Wind direkt zugewandte

Quadrant am meisten gemieden wird. Das steht im Kontrast zu den physikalischen Erkenntnissen dieser Arbeit.

Zu Zeiten kritischer Körpertemperaturen liegt die Körpertemperatur, aufgrund der einwirkenden Sonnenstrahlung, über der Umgebungstemperatur der Luft. Dadurch wird durch Wind und den damit verbundenen konvektiven Wärmeaustausch Wärme vom Organismus abgeführt. Diese Kühlung ist in dem von der Simulation abgebildeten Szenario ein wesentlicher Faktor für das Überleben der Schnecke. Fällt diese Kühlung weg oder nimmt in Folge geringerer Windgeschwindigkeiten ab, würde sich der Organismus weiter aufheizen. Wird die Simulation aus Abschnitt 5.2 (Abbildung 5-3; $v_{\text{air}} = 0,8 \text{ m s}^{-1}$) mit der minimalen Luftgeschwindigkeit von $0,2 \text{ m s}^{-1}$ durchgeführt, steigt die maximale Körpertemperatur um fast 3 K (Abbildung A.25-1).

Der Widerspruch zwischen der aus thermodynamischer Sicht zu erwartender Orientierung und der in der Literatur beschriebenen Beobachtung, dass die Individuen Wind meiden und windgeschützte Bereiche aufsuchen, kann mehrere Ursachen haben. Zunächst müssen die Individuen ihre endgültige Position erst erreichen. Während des Kriechens ist ein großer Teil des Weichkörpers, insbesondere der Fuß der Schnecke, der Umgebung ausgesetzt. Wind verstärkt dabei die Austrocknung der wässrigen Körperoberfläche, was von den Tieren offenbar vermieden wird. Dementsprechend wird die windzugewandte Seite gemieden, auch wenn dies später mit Nachteilen für den konvektiven Wärmeaustausch verbunden sein kann. Ein weiterer Grund für das Meiden von Windexposition könnte in den klimatischen Bedingungen am Herkunftsort der von Cowie (1985) untersuchten Individuen liegen. Wie bereits im vorherigen Abschnitt erwähnt, sind die Individuen aus Wales vermutlich nur selten Hitzestress ausgesetzt, sodass eine Anpassung an entsprechende thermische Belastungen weniger wahrscheinlich ist. Wind begünstigt in diesen Breitengraden eher den Wasserverlust und wird deshalb vermutlich gemieden. Darüber hinaus könnten windgeschützte Bereiche auch unabhängig von ihrer thermischen Wirkung vorteilhaft sein, da sie häufig weniger exponiert sind und mehr Deckung bieten. Die Präferenz solcher Bereiche könnte daher nicht ausschließlich auf die Vermeidung von Wasserverlust zurückzuführen sein, sondern auch mit einem geringeren Prädationsrisiko oder einer allgemein reduzierten Exposition gegenüber Umweltbelastungen wie direkter Sonneneinstrahlung, Niederschlag oder starken Schwankungen der Luftfeuchtigkeit zusammenhängen.

Klettern als thermoregulatorisches Verhalten

Aus Beobachtungen ist hinreichend bekannt, dass *Theba pisana* in heißen Habitaten dazu neigt sich an vertikalen Objekten und in der Vegetation nach oben zu bewegen. Damit meiden die Individuen hohe Temperaturen in Bodennähe (Cowie, 1985; McQuaid *et al.*, 1979). Häufig sind sie zudem in größeren Gruppen an der Vegetation zu finden (Baker und Vogelzang, 1988; McQuaid *et al.*, 1979). Bislang vorliegende Untersuchungen deuten darauf hin, dass sowohl das Klettern als auch die Bildung von Gruppen unabhängig von der Pigmentierung der Individuen erfolgen. Dabei bestehen keine Hinweise auf Konkurrenz oder ein koordiniertes Verhalten zwischen den Individuen (Köhler *et al.*, 2021). In einem Feldversuch fanden Hanache *et al.* (2021) etwa die Hälfte aller erfassten Individuen in Ansammlungen aus mindestens zwei Tieren. Aus thermodynamischer Sicht beeinflusst dieses Verhalten die Wärmebilanz in unterschiedlicher Weise. Einerseits verringert es die effektive Fläche des Individuums, die der Sonne exponiert ist und damit den Wärmeeintrag durch solare Strahlung. Andererseits reduziert es die frei angeströmte Oberfläche des Individuums und damit den konvektiven Wärmeaustausch. Für die Wärmebilanz ist dieses Verhalten deshalb nicht eindeutig als vorteilhaft oder nachteilig einzuordnen, sondern hängt von der Strahlungsintensität, der Windgeschwindigkeit, der Position innerhalb der Ansammlung und der Expositionsdauer ab. Dass die Position innerhalb einer Ansammlung thermisch relevant sein kann, zeigen Untersuchungen von McQuaid *et al.* (1979) im Freiland. Dort wiesen Individuen im unteren Bereich der Ansammlungen geringere Körpertemperaturen auf als Individuen im oberen Bereich.

Die beobachtete Aufenthaltshöhe der Schnecken, ist in einigen Studien unterschiedlich beschrieben. In einer Feldstudie in Langebaan (Südafrika) von McQuaid *et al.* (1979) befanden sich Schnecken der Art *T. pisana* sonnenexponiert an Grashalmen und Stängeln von Gräsern, im Mittel in einer Höhe von 61 cm und in der Regel am oberen Ende der Vegetation. An geschützten Stellen, wie beispielsweise in Büschen, beträgt die mittlere Höhe 25 cm, obwohl höhere Aufenthaltsorte verfügbar wären. Adulte Schnecken in Tenby bevorzugten hohe Stiele von Pflanzen (*Smyrniolum olusatrum* L. und *Raphanus maritimus* Sm.) vor niedriger Vegetation, wobei sich die meisten Individuen in einer Höhe von 20 bis 40 cm befinden (Cowie, 1985). Hazel und Johnson (1990) dokumentieren für ungebänderte und gebänderte *T. pisana* eine mittlere Höhe von 114 und 123 cm in Akaziensträuchern und im offenen Habitat eine mittlere Höhe von 18 und 21 cm im Sommer in Westaustralien. Das offene Habitat war größtenteils von niedrigwachsenden, zum Teil sukkulenter Vegetation mit einer durchschnittlichen Höhe von 20 cm bewachsen. Die Untersuchungen zur Kletterhöhe von *T. pisana* in der Literatur sind begrenzt. Allerdings lässt sich aus den Untersuchungen von McQuaid *et al.* (1979) und Hazel und Johnson (1990) ableiten, dass Individuen in offenen Habitaten tendenziell hohe Aufenthaltsorte an vorhandenen Strukturen wählen. Die mittlere Aufenthaltshöhe von 18 und 21 cm in Westaustralien (Hazel und Johnson, 1990) scheint zunächst sehr gering. Ein Vergleich der Habitate von *T. pisana* in den Küstendünen der Pampa-Region in Argentinien zeigt jedoch, dass niedrige Vegetation nicht zwangsläufig mit höherem thermischem Stress verbunden sein muss. Dort sorgen invasive Sukkulente-Arten (*Carpobrotus*

spp.) im Vergleich zu heimischen Gräsern (*Panicum* spp.) für ein günstigeres Mikroklima in Bodennähe, wodurch der thermische Stress reduziert wird und sich mehr Individuen in diesem Bereich aufhalten (Gutiérrez, 2026). Damit könnte das Überleben im Sommer auch bei geringer Kletterhöhe bei den von Hazel und Johnson (1990) untersuchten Populationen in Westaustralien erklärt werden.

Wie hoch die Individuen in der Natur tatsächlich klettern und welche Faktoren sie daran hindern, weiter zu klettern, ist bislang nicht geklärt. Wie bereits dargelegt, zeigt sich, dass die Schnecken im offenen Habitat tendenziell hohe Aufenthaltsorte wählen, wobei hier auch die verhältnismäßig geringe Höhe der Vegetation eine Erklärung sein könnte. In einem Habitat in Matera, Süditalien, das durch hohe Temperaturen und vereinzelter hoher Vegetation gekennzeichnet ist, wurden Individuen in Höhen von über 2 m beobachtet. An derselben Vegetation wurden Individuen jedoch auch in Höhen von 1 m oder darunter gefunden. Diese Beobachtung legt nahe, dass die verfügbare Vegetationshöhe zwar die obere Grenze möglicher Aufenthaltspositionen vorgibt, die tatsächliche Position der Individuen aber nicht allein durch diese Grenze bestimmt wird.

Anhand des in dieser Arbeit erstellten Modells kann eine minimale Höhe abgeleitet werden, unterhalb derer ein Überleben eines Individuums bzw. einer Population von *T. pisana* unter den jeweils simulierten Randbedingungen unwahrscheinlich ist. Es werden im vorliegenden Modell aber keine konkreten Mikrohabitate abgebildet. Dies ist eine bewusste Modellabgrenzung, da die thermischen Bedingungen innerhalb einzelner Mikrohabitate durch kleinräumige Variation von Beschattung, Windabschirmung, Umgebungs- und Bodentemperatur sowie Luftfeuchtigkeit bestimmt werden. Solche Bedingungen können innerhalb eines Habitats räumlich stark variieren und lassen sich ohne standortspezifische Messungen nur mit erheblicher Unsicherheit abbilden. Das Modell ist daher nicht als direkte Beschreibung einzelner Aufenthaltsorte im Habitat zu verstehen, sondern dient dazu, die thermische Wirkung einzelner Einflussgrößen und ihre Kombinationen systematisch zu analysieren. Reale Mikrohabitate stellen spezifische Kombinationen der in der Simulation untersuchten Randbedingungen dar. Die Ergebnisse der Simulation zeigen somit nicht, welche Körpertemperatur eine Schnecke in einem bestimmten Habitat exakt erreicht, sondern welche physikalischen Einflussgrößen die thermische Belastung grundsätzlich bestimmen. Gerade daraus ergibt sich die biologische Bedeutung der Mikrohabitatwahl. Denn durch Aufsuchen geeigneter Aufenthaltsorte können Schnecken im Rahmen der variierenden Randbedingungen die für ihre Wärmebilanz maßgeblichen Einflussgrößen verändern und dadurch die Körpertemperatur beeinflussen. Abweichungen zwischen den modelltheoretischen günstigen Randbedingungen und den tatsächlich aufgesuchten Mikrohabitaten können daher Hinweise auf biologische Zielkonflikte geben. So kann beispielsweise eine stärkere Windexposition den konvektiven Wärmeaustausch erhöhen, zugleich aber mit einer erhöhten Verdunstung und damit einem größeren Wasserverlust verbunden sein. Die Mikrohabitatwahl spiegelt somit nicht zwangsläufig ein thermisches Optimum wider, sondern kann Ausdruck unterschiedlicher

Selektionsdrücke sein, bei denen Wärmebelastung, Wasserverlust und weitere ökologische Anforderungen gegeneinander wirken.

Die Relevanz unterschiedlicher Mikrohabitate innerhalb der Art zeigt sich beispielsweise an Beobachtungen von Hazel und Johnson (1990) zur räumlichen Verteilung unterschiedlich pigmentierter *Theba pisana* in Akazienbüschen. Etwas mehr als die Hälfte der ungebänderten und drei Viertel der gebänderten Individuen hielten sich unterhalb der Krone auf. Zugleich lag die Temperatur innerhalb der Krone bei 30,9 °C, unterhalb hingegen bei 29,1 °C. Diese Differenz verdeutlicht, dass bereits unterschiedliche Teilbereiche derselben Vegetationsstruktur thermisch voneinander abweichen können. Die unterschiedliche Verteilung der Farbmorphen deutet zudem darauf hin, dass gebänderte Schnecken möglicherweise bereits bei vergleichsweise moderaten Temperaturen stärker auf kühlere und strahlungsgeschütztere Aufenthaltsorte angewiesen sind. Diese Beobachtung fügt sich in die Literatur ein, nach der die Pigmentierung und Bänderung der Schale bei *T. pisana* sowohl mit thermischen als auch mit habitatbezogenen Selektionsprozessen verbunden ist (Cowie, 1990; Heller, 1981; Johnson, 1980; Johnson, 2011). Hellere beziehungsweise ungebänderte Farbmorphen treten häufiger in offenen und stärker exponierten Habitaten auf, während gebänderte oder stärker pigmentierte Farbmorphen häufiger in geschützten Vegetationsbereichen beschrieben werden (Hazel und Johnson, 1990; Johnson, 1980; Johnson, 2011). Diese Verteilung kann als Hinweis auf klimatische Selektion interpretiert werden, da dunklere oder stärker gebänderte Schalen unter direkter Sonneneinstrahlung zu einer schnelleren Erwärmung führen (Hazel und Johnson, 1990; Johnson, 2011). Dies wird durch die Simulationen gestützt, da dunklere Farbmorphen unter sonst gleichbleibenden Randbedingungen höhere Körpertemperaturen erreichen, insbesondere bei hoher Sonneneinstrahlung. Dementsprechend ist die Schalenpigmentierung im Kontext der Wärmebilanz als funktioneller morphologischer Parameter zu verstehen. Über den Absorptionsgrad α_s beeinflusst die Schalenpigmentierung unmittelbar, welcher Anteil der einfallenden Strahlung absorbiert wird und wie stark die Schnecke abstrahlt. Damit beeinflusst die Pigmentierung, wie schnell kritische Temperaturschwellen erreicht werden und wie lange die Körpertemperatur eines Individuums oberhalb dieser Schwellen verbleibt.

Experimentelle Untersuchungen zeigen jedoch, dass die thermische Wirkung der Schalenfärbung nicht isoliert betrachtet werden darf, da Körpergröße, Aufenthaltsort, Expositionsdauer, Wind und Umgebungstemperatur die Körpertemperatur ebenfalls wesentlich beeinflussen (Hazel und Johnson, 1990; Knigge *et al.*, 2017). Auch die Simulationen zeigen, dass Größe, Aufenthaltshöhe, Schalenorientierung, Schatten, Windverhältnisse und Umgebungstemperatur pigmentierungsbedingte Unterschiede abschwächen oder verstärken können. Die unterschiedliche Wahl der Ruheplätze zwischen den Farbmorphen wird auf Basis der Literatur nicht primär als unmittelbare genetische Kopplung zwischen Schalenbänderung und Ruheplatzwahl interpretiert, sondern kann als verhaltensbezogene Reaktion auf die thermischen Folgen der unterschiedlichen Schalenphänotypen interpretiert werden. Die ökologische Bedeutung der Pigmentierung liegt daher nicht allein in ihrer Wirkung auf die Absorption/Emission, sondern in Wechselwirkung mit der

Mikrohabitatwahl und den dadurch veränderten thermischen Randbedingungen. Kleinräumige Temperaturunterschiede innerhalb der Vegetation können von den Farbmorphen so genutzt werden, dass Nachteile der jeweiligen Schalenzeichnung zumindest teilweise kompensiert werden.

Dadurch kann die Mikrohabitatwahl Selektionsunterschiede zwischen den Farbmorphen abschwächen und zu einem Erhalt der unterschiedlichen Farbmorphen innerhalb eines Habitats beitragen. Darüber hinaus kann die Pigmentierung zur Besetzung unterschiedlicher ökologischer Nischen innerhalb desselben Habitats beitragen. Die Farbmorphen würden demnach nicht zwingend dieselben thermischen Teilbereiche eines Habitats nutzen, sondern unterschiedliche Orte besetzen, an denen verschiedene Kombinationen aus Strahlung, Beschattung, Wind und Höhe vorkommen. Dadurch könnte es zu einer räumlichen Aufteilung geeigneter Ruheplätze zwischen den Farbmorphen kommen, die eine effizientere Flächenbesiedlung bei verringerter innerartlicher Konkurrenz begünstigen könnte. Gleichzeitig ist die Pigmentierung nicht ausschließlich thermisch zu bewerten, da sie auch die Sichtbarkeit der Individuen beeinflusst und damit einen Schutz vor Fressfeinden bieten kann. Insgesamt stützen die Simulationen allerdings die Annahme, dass Unterschiede in der Schalenpigmentierung thermisch relevant sind. Ob geografische Unterschiede der Pigmentierung jedoch tatsächlich als Anpassung an unterschiedliche Temperatur- und Strahlungsbedingungen, an unterschiedliche Prädationsdrücke oder an eine Kombination dieser Faktoren entstanden sind, lässt sich daraus allein nicht ableiten.

Das Aufsteigen und die dadurch gewählten thermisch günstigeren Mikrohabitate bestimmen das Überleben von Landschnecken jedoch nicht vollständig. Wüstenschnecken wie *Sphincterochila* spp. können direkte Sonneneinstrahlung aushalten, während sie unmittelbar auf dem Wüstensand verbleiben (Schmidt-Nielsen *et al.*, 1971). Wird der Absorptionsgrad einer sehr hellen Art dieser Gattung (*Sphincterochila candidissima*; $\alpha_s = 0,43$; Gompf, unveröffentlicht) in die Simulation übertragen, reicht dieser geringere Absorptionsgrad allein nicht aus, um die Aufnahme solarer Strahlung so weit zu reduzieren, dass ein Überleben am Boden allein durch die helle Schale erklärbar wäre. Unter den modellierten Randbedingungen müsste die Schnecke demnach weiterhin durch Klettern thermisch günstigere Positionen aufsuchen. Erst in Kombination mit einer erhöhten Thermotoleranz, also letalen Temperaturen oberhalb von 50 °C, die von den Individuen ertragen werden können (Schmidt-Nielsen *et al.*, 1971), ist ein Überleben am Boden möglich. Neben verhaltensbezogenen Strategien müssen daher auch physiologische Schutzmechanismen beteiligt sein. Dazu zählen insbesondere Hitzeschockproteine, die bei Landschnecken mit Hitzestress, Austrocknung und Ästivation in Verbindung gebracht werden (Arad *et al.*, 2010; Köhler *et al.*, 2009; Mizrahi *et al.*, 2010; Schweizer *et al.*, 2019). Die von Mizrahi *et al.* (2016) beschriebenen populationsspezifischen Unterschiede in der Thermotoleranz von *T. pisana* werden ebenfalls mit Unterschieden in der Expression von Hitzeschockproteinen in Verbindung gebracht. Das Überleben unter Hitzebelastung ist somit nicht allein durch die Mikrohabitatwahl zu erklären, sondern durch das Zusammenwirken von Verhaltensanpassung und physiologischer Thermotoleranz. In

der Auswertung der modellierten Körpertemperaturen wird diese physiologische Komponente über die verwendeten LT_{50} als kritischer Schwellenwert berücksichtigt.

Werden beispielsweise Schnecken mit einem Durchmesser von 15 mm miteinander verglichen, muss eine dunkel pigmentierte Schnecke, im Vergleich zur hell pigmentierten Schnecke mit derselben Thermotoleranz (*Süd-Population*) etwa eineinhalbmal so hoch klettern. Weist die dunkel pigmentierte Schnecke dagegen eine niedrigere Thermotoleranz auf (*Nord-Population*), muss sie im Vergleich zur hell pigmentierten Schnecke mehr als doppelt so hoch klettern (Abbildung 5-11).

Einfluss der Größe der Schnecken

Knigge *et al.* (2017) zeigen, dass die Körpergröße von *T. pisana* einen wesentlichen Einfluss auf die thermische Dynamik hat. Kleine Individuen erwärmen sich unter künstlicher Beleuchtung stärker, kühlen nach erhöhter thermischer Belastung aber auch schneller wieder ab. Größere Individuen reagieren langsamer auf Veränderungen der thermischen Randbedingungen. Die Größe beeinflusst demnach weniger die erreichten Gleichgewichtstemperaturen als vielmehr die Geschwindigkeit der thermischen Reaktion. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Erhitzungsexperimente in einem windgeschützten Innenhof durchgeführt wurden und damit unter Randbedingungen stattfanden, bei denen der konvektive Wärmeaustausch gegenüber natürlichen Freilandbedingungen vermutlich reduziert war. In der isolierten Betrachtung der Größe im Modell zeigt die Sensitivitätsanalyse (Abbildung A-7-1), dass ein größerer Durchmesser zu einer erhöhten Körpertemperatur führt. Dies ist darauf zurückzuführen, dass größere Schnecken aufgrund ihres geringeren Oberflächen-zu-Masse-Verhältnisses und der schwächeren konvektiven Kopplung weniger Energie pro Masse abführen können. Die konvektive Kopplung ist schwächer, da der Wärmeübergangskoeffizient mit zunehmendem Durchmesser abnimmt (vgl. Teilabschnitt 2.6.3 und Abschnitt 4.4) und somit auch die Wärmestromdichte verringert wird. Kleinere Schnecken haben zwar eine geringere Wärmekapazität, geben jedoch, hauptsächlich über Konvektion, relativ zur Masse effizienter Wärme ab.

Die Auswertung der Simulationsensembles *Normalbedingung*, *Schatten* und *klarer Himmel* in Tabelle 5-5 zeigt, dass die Höhe, in der eine Überschreitung der LT_{50} auftritt, systematisch vom Durchmesser, der Schalenpigmentierung und dem Strahlungsszenario abhängt. Mit zunehmendem Absorptionsgrad der Schale verschiebt sich der existenzbedrohende Höhenbereich im Allgemeinen nach oben. Stärker pigmentierte Individuen erreichen demnach auch in größeren Entfernungen vom Boden kritische Körpertemperaturen, da ein größerer Anteil der einfallenden Strahlung absorbiert wird. Gleichzeitig nimmt die kritische Höhe mit dem Schalendurchmesser zu. Größere Schnecken können, wie bereits erklärt, hauptsächlich aufgrund der schwächeren konvektiven Kopplung, Wärme weniger effizient abführen, wodurch sie unter vergleichbaren Randbedingungen auch in größeren Höhen thermisch stärker belastet sein können.

Der Vergleich der drei Ensembles verdeutlicht zudem den Einfluss der Strahlungsbedingungen. Während die Simulation unter Normalbedingungen mittlere kritische Höhenbereiche ergibt, verschiebt das Szenario des klaren Himmels diese Bereiche nach oben, während das Szenario des Schattens diese Bereiche nach unten verschiebt. Das Schattenensemble verhindert eine Überschreitung der LT_{50} jedoch nicht vollständig. Schatten wirkt somit zwar entlastend, reicht aber unter bestimmten Kombinationen aus Umgebungstemperatur, Körpergröße und Pigmentierung nicht aus, um eine existenzbedrohende thermische Belastung vollständig zu vermeiden.

Anpassung der Simulationen an verschiedene Habitate

Die Simulationen des Standortensembles (Abschnitt 5.5) zeigen, dass die thermische Belastung von *T. pisana* zwischen den untersuchten Habitaten stark variiert. Besonders deutlich wird dies in der Simulation für den Standort Sevilla, dessen Kurve deutlich über denen der übrigen Standorte liegt. Unter den gewählten Modellannahmen müsste eine Schnecke dort wesentlich höhere Positionen einnehmen, um die Dauer, während der die Körpertemperatur oberhalb der LT_{50} liegt, zu reduzieren. Dieser Befund ist konsistent mit der hohen mittleren Maximaltemperatur im August in Sevilla und unterstützt die Prognose des Verbreitungsmodells (*Theba Survey Consortium* (Köhler *et al.*, unveröffentlicht)), nach der *T. pisana* in Sevilla bis 2080 nicht mehr vorkommt. Die Standorte Be'er Scheva und Bengasi zeigen ebenfalls eine deutlich erhöhte thermische Belastung gegenüber Avignon, wobei Bengasi aufgrund der höheren Temperaturdifferenz zu Avignon etwas kritischer erscheint. Demgegenüber weist Gran Canaria trotz seiner südlichen Lage eine vergleichsweise geringe Belastung auf.

Die Ergebnisse sprechen dafür, dass die südliche Verbreitungsgrenze von *T. pisana* zumindest teilweise durch thermische Belastungsgrenzen erklärbar ist. Entscheidend ist dabei nicht nur, ob die LT_{50} kurzzeitig überschritten wird, sondern auch, in welcher Höhe und über welchen Zeitraum kritische Körpertemperaturen auftreten. Standorte wie Sevilla, Bengasi und Be'er Scheva erzeugen im Modell Belastungsszenarien, in denen niedrig gelegene Ruheplätze über mehrere Stunden kritisch werden können. Damit steigt die Bedeutung verhaltensbasierter thermischer Entlastung, insbesondere durch das Aufsteigen an Vegetation oder anderen Strukturen. Dieses Verhalten setzt aber voraus, dass überhaupt geeignete Objekte im Habitat vorhanden sind. Fehlen diese oder bieten nicht genug Platz, kann die thermische Belastung trotz heller Schalenpigmentierung möglicherweise nicht ausreichen kompensiert werden.

Das Simulationsensemble der Standorte ist als vergleichende Sensitivitätsanalyse und nicht als exakte Rekonstruktion der lokalen thermischen Belastung zu verstehen. Durch die Anpassung der Temperaturverläufe an die mittlere Maximaltemperatur der jeweiligen Standorte bleibt die Form des Tagesgangs aus Avignon erhalten. Standortspezifische Unterschiede in der Tagesamplitude der Umgebungstemperatur, der Bewölkung, der Windgeschwindigkeit, der Bodenoberflächentemperatur und der damit einhergehenden höhenabhängigen Änderung der Temperatur werden dadurch nicht explizit abgebildet. Gerade diese Faktoren können jedoch für die Körpertemperatur

entscheidend sein. Die Ergebnisse zeigen deshalb in erster Linie, welchen Einfluss die standort-spezifischen Unterschiede der Temperatur- und Strahlungsprofile auf die simulierte thermische Belastung haben.

Insgesamt verdeutlicht der Standortvergleich, dass die thermische Belastung an potenziellen Randbereichen der Verbreitung stark standortabhängig ist. Das Simulationsensemble unterstützt die Annahme, dass hohe Lufttemperaturen in Kombination mit direkter Sonnenexposition, wie bereits mehrfach dargelegt, eine physikalische Begrenzung für das Vorkommen von *T. pisana* darstellen können. Gleichzeitig zeigt der Vergleich mit Gran Canaria, dass südliche Lage und thermisches Risiko nicht gleichzusetzen sind. Entscheidend ist vielmehr das Zusammenspiel aus regionalem Klima, Strahlungsregime, Mikrohabitatstruktur und Verhalten. Damit liefert der Standortvergleich eine physikalische Erklärung dafür, warum bestimmte südliche Standorte trotz ähnlicher geografischer Lage unterschiedlich geeignet sein könnten.

6.3 Schlussfolgerung und Fazit

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass der Wärmehaushalt von *Theba pisana* maßgeblich durch das Zusammenspiel aus morphologischen Eigenschaften, physiologischen Prozessen und mikroklimatischen Randbedingungen bestimmt wird. Ziel war es, die physikalischen und physiologischen Einflussgrößen auf den Wärmehaushalt experimentell und modellbasiert zu untersuchen. Aus den Ergebnissen lassen sich mehrere zentrale Schlussfolgerungen ableiten:

- 1. Der Wärmehaushalt von *Theba pisana* wird vor allem physikalisch durch Strahlung und Konvektion sowie Mikrohabitatbedingungen bestimmt.**

Die Simulationen zeigen, dass die Körpertemperatur stark von externen Randbedingungen abhängt, insbesondere von solarer Strahlung, Konvektion und Umgebungstemperatur. Der Organismus reagiert somit stark auf kleinräumige Habitatstrukturen und eine mikrohabitatbedingte thermische Be-/Entlastung ergibt sich nicht aus einem einzelnen Faktor, sondern aus der Kombination dieser Randbedingungen. Mikrohabitate sind daher nicht allein als räumlicher Aufenthaltsort zu verstehen, sondern als spezifische Kombinationen aus Strahlungs-, Konvektions- und Temperaturbedingungen.

- 2. Die Aufenthaltsposition im Habitat ist ein zentraler Faktor für die thermische Belastung.**

Positionen der Tiere in deutlichem Abstand zur Bodenoberfläche können thermisch günstiger sein, da sie die lokalen Randbedingungen der Wärmebilanz verändern. Das Aufsteigen an Vegetation oder anderen Strukturen, sofern sie im Habitat vorhanden sind, stellt daher einen potenziell wichtigen Mechanismus zur Verringerung thermischer Belastung dar. Entscheidend ist dabei nicht allein die erreichte Höhe über dem Erdboden, sondern ob die Vegetation oder Struktur eine Verringerung der bodennahen Erwärmung, eine

veränderte Exposition gegenüber direkter Strahlung sowie eine ausreichende konvektive Wärmeabgabe ermöglicht.

3. Die Schalenmorphologie beeinflusst die thermische Dynamik, wirkt jedoch nicht unabhängig von den Umweltbedingungen.

Dunklere Farbmorphen erreichen unter sonst gleichen Bedingungen höhere Körpertemperaturen als hellere Farbmorphen. Auch Unterschiede im Schalendurchmesser, Masse, Volumen und Oberfläche verändern Wärmefaufnahme und Wärmekapazität. Im Gegensatz zu den untersuchten mikroklimatischen Randbedingungen, insbesondere Umgebungstemperatur, Windgeschwindigkeit und Beschattung, wirken Pigmentierung und Körpergröße jedoch vor allem modulierend. Sie beeinflussen nicht das äußere Belastungsszenario, sondern vielmehr, die thermischen Konsequenzen für das Tier und modulieren das Ausmaß des Einflusses der Randbedingungen auf den Organismus.

4. Metabolismus und Evaporation leisten nur einen geringen direkten Beitrag zur Wärmebilanz, können aber physiologisch relevant sein.

Der Sauerstoffverbrauch und die Verdunstung von Wasser wurden unter verschiedenen Expositionsbedingungen experimentell ermittelt und in das thermodynamische Modell integriert. Im Vergleich zu Strahlung und Konvektion ist ihr direkter Beitrag zur Energiebilanz um eine Größenordnung geringer. Für die thermische Belastung unter Extrembedingungen sind daher vor allem die äußeren physikalischen Randbedingungen entscheidend. Dies bedeutet jedoch nicht, dass Metabolismus und Evaporation biologisch keine Bedeutung haben. Vielmehr ist zwischen ihrem direkten energetischen Beitrag zur Wärmebilanz und ihrer (indirekten) physiologischen Bedeutung zu unterscheiden. Durch Evaporation kann ein Individuum thermisch entlastet werden, wobei diese Entlastung durch den internen Wasserhaushalt begrenzt ist. Dadurch ist eine Hitzebelastung unmittelbar an das Risiko der Austrocknung gekoppelt. Die physiologische Bedeutung des Metabolismus ergibt sich aus seiner Kopplung an den Sauerstoffbedarf ($\propto \text{CO}_2$ -Abgabe), den Wasserhaushalt und die Mobilisation von Energiereserven. Besonders während inaktiver Phasen oder Ästivation kann eine Reduktion des Stoffwechsels dazu beitragen, Wasser- und Energieverluste zu begrenzen, während grundlegende Erhaltungs- und Schutzfunktionen aufrechterhalten werden können.

5. Die südliche Verbreitungsgrenze von *Theba pisana* im mediterranen Raum lässt sich zu großen Teilen durch thermische Belastungsgrenzen erklären.

Standorte wie Sevilla (Spanien), Bengasi (Libyen) oder Be'er Scheva (Israel) erzeugen im Modell Belastungsszenarien, in denen die thermischen Bedingungen in bestimmten Mikrohabitaten kritisch für ein (zukünftiges) Überleben von *Theba pisana* werden können. Die Verbreitung der Art wird damit nicht nur durch regionale Klimawerte bestimmt, sondern durch die Kombination aus Klima, Habitatstruktur und erreichbaren

Mikrohabitaten. Das Modell ist dabei nicht als vollständige Erklärung der realen Verbreitungsgrenze zu verstehen, sondern als physikalische Plausibilitätsanalyse. Es zeigt, unter welchen Kombinationen aus Klima, Schalenmorphologie und Mikrohabitat die thermischen Randbedingungen in Bereiche gelangen, die bekannte Belastungs- und Letalitätsgrenzen widerspiegeln. Aussagen zur tatsächlichen Verbreitung erfordern darüber hinaus Informationen zur Verfügbarkeit geeigneter Mikrohabitats, zu Verhaltensreaktionen auf Hitzestress, zu physiologischen und biochemischen Anpassungsmechanismen sowie zur Frequenz und zum Ausmaß extremer Hitzeereignisse – Letzteres insbesondere vor dem Hintergrund der globalen Erderwärmung.

Das Modell bildet keine einzelnen realen Mikrohabitats direkt ab, sondern analysiert systematisch Randbedingungen und deren Wechselwirkungen. Damit erlaubt es, die Bedeutung einzelner Einflussgrößen zu bewerten und physikalisch begründete Grenzen der thermischen Belastbarkeit abzuleiten. Gleichzeitig bleibt die kleinräumige Variation innerhalb realer Mikrohabitats eine wichtige Einschränkung der Modellinterpretation. Diese Einschränkung betrifft insbesondere die Übertragung der Simulationsergebnisse auf konkrete Habitatstrukturen, da reale Mikrohabitats räumlich und zeitlich variierende Kombinationen aus Strahlung, Wind, Lufttemperatur, Bodentemperatur und Luftfeuchtigkeit darstellen. Insgesamt stützen die Ergebnisse die zentrale Annahme, dass die Existenzbedingungen von *Theba pisana* durch bauplanbedingte physikalische Grenzen zu weiten Teilen mitbestimmt werden. Schalenform, Pigmentierung, Körpergröße, begrenzte Verdunstung und die Abhängigkeit von geeigneten Mikrohabitats führen dazu, dass die Schnecke thermisch nicht beliebig flexibel reagieren kann. Ihre Überlebensfähigkeit unter Extrembedingungen hängt daher wesentlich davon ab, ob das Habitat und die eigene Körpermorphologie innerhalb dieser physikalischen Grenzen ausreichende thermische Entlastung ermöglicht.

LITERATURVERZEICHNIS

- Angilletta, M. J. J. (2009). *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Arad, Z. (1990). Resistance to desiccation and distribution patterns in bush-dwelling land snails. *Journal of Zoology*, 221(1), 113–124. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb03780.x>
- Arad, Z. (1993). Water relations and resistance to desiccation in three Israeli desert snails, *Eremina desertorum*, *Euchondrus desertorum* and *Euchondrus albulus*. *Journal of Arid Environments*, 24(4), 387–395. <https://doi.org/10.1006/jare.1993.1032>
- Arad, Z. (2001). Desiccation and rehydration in land snails—A test for distinct set points in *Theba pisana*. *Israel Journal of Zoology*, 47(1), 41–53.
- Arad, Z., Goldenberg, S. und Heller, J. (1989). Resistance to desiccation and distribution patterns in the land snail *Sphincterochila*. *Journal of Zoology*, 218(3), 353–364. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02549.x>
- Arad, Z., Goldenberg, S. und Heller, J. (1995). Water balance and resistance to desiccation in rock-dwelling snails. *International Journal of Biometeorology*, 38(2), 78–83. <https://doi.org/10.1007/bf01270663>
- Arad, Z., Mizrahi, T., Goldenberg, S. und Heller, J. (2010). Natural annual cycle of heat shock protein expression in land snails: desert versus Mediterranean species of *Sphincterochila*. *Journal of Experimental Biology*, 213(Pt 20), 3487–3495. <https://doi.org/10.1242/jeb.047670>
- Asami, T. (1993). Interspecific differences in desiccation tolerance of juvenile land snails. *Functional Ecology*, 7(5), 571–577. <https://doi.org/10.2307/2390133>
- Badescu, V. (2008). *Modeling Solar Radiation at the Earth's Surface* (V. Badescu). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-77455-6>
- Baker, G. H. (1991). Production of eggs and young snails by adult *Theba pisana* (Müller) and *Cernuella virgata* (Da Costa) (Mollusca, Helicidae) in laboratory cultures and field populations. *Australian Journal of Zoology*, 39(6), 673–679. <https://doi.org/10.1071/zo9910673>
- Baker, G. H. und Vogelzang, B. K. (1988). Life History, Population Dynamics and Polymorphism of *Theba Pisana* (Mollusca: Helicidae) in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 25, 867–887. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:85262488>
- Bednar-Friedl, B., Biesbroek, R., Schmidt, D. N., Alexander, P., Børsheim, K. Y., Carnicer, J., Georgopoulou, E., Haasnoot, M., Le Cozannet, G., Lionello, P., Lipka, O., Möllmann, C., Muccione, V., Mustonen, T., Piepenburg, D. und Whitmarsh, L. (2022). Europe. In H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem & B. Rama (Eds.), *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability* (pp. 1817–1927). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.015>
- Bejan, A. (2013). *Convection Heat Transfer* (4. Aufl.). Wiley.
-

-
- Berger, X., Buriot, D. und Garnier, F. (1984). About the equivalent radiative temperature for clear skies. *Solar Energy*, 32(6), 725–733. [https://doi.org/10.1016/0038-092X\(84\)90247-0](https://doi.org/10.1016/0038-092X(84)90247-0)
- Bergman, T. L. und Lavine, A. S. (2017). *Fundamentals of Heat and Mass Transfer* (8. Aufl.). Wiley.
- Bertalanffy, L. und Müller, I. (1943). Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. VIII: Die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße und der Zusammenhang von Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. *Rivista di Biologia*(35), 48–95.
- Blinn, W. C. (1964). Water in the mantle cavity of land snails. *Physiological Zoology*, 37(3), 329–337. <https://doi.org/10.1086/physzool.37.3.30152403>
- Bose, U., Centurion, E., Hodson, M. P., Shaw, P. N., Storey, K. B. und Cummins, S. F. (2016). Global metabolite analysis of the land snail *Theba pisana* hemolymph during active and aestivated states. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 19, 25–33. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2016.05.004>
- Brigaud, F. und Vasseur, G. (1989). Mineralogy, porosity and fluid control on thermal conductivity of sedimentary rocks. *Geophysical Journal International*, 98(3), 525–542. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.1989.tb02287.x>
- Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit (BMUV). (2021). *Neufassung der Ersten Allgemeinen Verwaltungsvorschrift zum Bundes-Immissionsschutzgesetz (Technische Anleitung zur Reinhaltung der Luft – TA Luft)*. Retrieved from https://www.verwaltungsvorschriften-im-internet.de/bsvwvbund_18082021_IGI25025005.htm
- Burton, R. F. (1966). Aspects of ionic regulation in certain terrestrial pulmonata. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 17(3), 1007–1018. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(66\)90139-3](https://doi.org/10.1016/0010-406X(66)90139-3)
- Cameron, R. A. D. (1970a). The effect of temperature on the activity of three species of Helicid snail (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Zoology*, 162(3), 303–315. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb01267.x>
- Cameron, R. A. D. (1970b). The survival, weight-loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity. *Journal of Zoology*, 160(2), 143–157. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb02900.x>
- Cameron, R. A. D. und Cook, L. M. (2012). Habitat and the shell polymorphism of *Cepaea nemoralis* (L.): interrogating the Evolution Megalab database. *Journal of Molluscan Studies*, 78(2), 179–184. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyr052>
- Çengel, Y. A. und Ghajar, A. J. (2015). *Heat and Mass Transfer: Fundamentals & Applications* (5. Aufl.). McGraw-Hill Education.
- Chen, T. S., Armaly, B. F. und Ramachandran, N. (1986). Correlations for Laminar Mixed Convection Flows on Vertical, Inclined, and Horizontal Flat Plates. *Journal of Heat Transfer*, 108(4), 835–840. <https://doi.org/10.1115/1.3247020>
- Chesnoiu, G., Ferlay, N., Chiapello, I., Auriol, F., Catalfamo, D., Compiègne, M., Elias, T. und Jankowiak, I. (2024). Influence of cloudy and clear-sky partitions, aerosols, and geometry on the recent variability in surface solar irradiance components in northern France. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 24(21), 12375–12407. <https://doi.org/10.5194/acp-24-12375-2024>
-

- Churchill, S. W. (1977). A comprehensive correlating equation for laminar, assisting, forced and free convection. *AIChE Journal*, 23(1), 10–16. <https://doi.org/10.1002/aic.690230103>
- Churchill, S. W. und Usagi, R. (1972). A general expression for the correlation of rates of transfer and other phenomena. *AIChE Journal*, 18(6), 1121–1128. <https://doi.org/10.1002/aic.690180606>
- Clauser, C. und Huenges, E. (2013). Thermal Conductivity of Rocks and Minerals. In *Rock Physics & Phase Relations* (pp. 105–126). <https://doi.org/10.1029/RF003p0105>
- Cooper, P. I. (1969). The absorption of radiation in solar stills. *Solar Energy*, 12(3), 333–346. [https://doi.org/10.1016/0038-092X\(69\)90047-4](https://doi.org/10.1016/0038-092X(69)90047-4)
- Cowie, R. H. (1984). The Life-Cycle and Productivity of the Land Snail *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae). *The Journal of Animal Ecology*, 53(1), 311–325. <https://doi.org/10.2307/4359>
- Cowie, R. H. (1985). Microhabitat choice and high temperature tolerance in the land snail *Theba pisana* (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Zoology*, 207(2), 201–211. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb04924.x>
- Cowie, R. H. (1990). Climatic selection on body colour in the land snail *Theba pisana* (Pulmonata: Helicidae). *Heredity*, 65(1), 123–126. <https://doi.org/10.1038/hdy.1990.78>
- Cowie, R. H. (2009). *Theba pisana* (white garden snail). CABI. <https://doi.org/10.1079/cabicompndium.62094>
- Czarneński, M., Kozłowski, J., Dumiot, G., Bonnet, J.-C., Mallard, J. und Dupont-Nivet, M. (2008). Scaling of metabolism in *Helix aspersa* snails: changes through ontogeny and response to selection for increased size. *Journal of Experimental Biology*, 211(3), 391–400. <https://doi.org/10.1242/jeb.013169>
- Dallas, H. F., Curtis, B. A. und Ward, D. (1991). Water exchange, temperature tolerance, oxygen consumption and activity of the Namid desert snail, *Trigonephrus* sp. *Journal of Molluscan Studies*, 57(3), 359–366. <https://doi.org/10.1093/mollus/57.3.359>
- Däumer, C., Greve, C., Hutterer, R., Misof, B. und Haase, M. (2012). Phylogeography of an invasive land snail: natural range expansion versus anthropogenic dispersal in *Theba pisana pisana*. *Biological Invasions*, 14(8), 1665–1682. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0179-z>
- Dawkins, R. (1988). The evolution of evolvability. In C. G. Langton (Ed.), *Artificial Life: The Proceedings of an Interdisciplinary Workshop on the Synthesis and Simulation of Living Systems* (pp. 201–220). Addison-Wesley Publishing Co.
- Denny, M. W. (1993). *Air and Water*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691213880>
- Deutscher Wetterdienst. (2016). *Wolken und ihre Klassifikation*. https://www.dwd.de/DE/wetter/thema_des_tages/2016/12/15.html (Abgerufen am 19.11.2025)
- Deutscher Wetterdienst. (o. J.). *Gesamtbedeckungsgrad*. <https://www.dwd.de/DE/service/lexikon/Functions/glossar.html?lv2=100932&lv3=101016> (Abgerufen am 19.11.2025)
-

-
- Di Lellis, M. A., Seifan, M., Troschinski, S., Mazzia, C., Capowiez, Y., Triebkorn, R. und Kohler, H.-R. (2012). Solar radiation stress in climbing snails: behavioural and intrinsic features define the Hsp70 level in natural populations of *Xeropicta derbentina* (Pulmonata). *Cell Stress and Chaperones*, 17(6), 717–727. <https://doi.org/10.1007/s12192-012-0344-4>
- Du, Y., Rotunno, R. und Zhang, Q. (2015). Analysis of WRF-Simulated Diurnal Boundary Layer Winds in Eastern China Using a Simple 1D Model. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 72(2), 714–727. <https://doi.org/10.1175/jas-d-14-0186.1>
- European Commission, Joint Research Centre (JRC). (2023). *Photovoltaic Geographical Information System (PCGIS), Version 5.3*. https://re.jrc.ec.europa.eu/pvg_tools/de/ (Abgerufen am 14. Oktober 2025)
- Fajber, R., Monahan, A. H. und Merryfield, W. J. (2014). At What Time of Day Do Daily Extreme Near-Surface Wind Speeds Occur? *Journal of Climate*, 27(11), 4226–4244. <https://doi.org/10.1175/jcli-d-13-00286.1>
- Fischbach, U., Köhler, H.-R., Wharam, D. und Gärtner, U. (2021). Modeling the oxygen uptake, transport and consumption in an estivating terrestrial snail, *Xeropicta derbentina*, by the Colburn analogy. *PLOS One*, 16(5), e0251379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251379>
- Foken, T. und Mauder, M. (2024). *Angewandte Meteorologie: Mikrometeorologische Methoden* (4. Aufl.).
- Gaitán-Espitia, J. D., Belén Arias, M., Lardies, M. A. und Nespolo, R. F. (2013). Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species across a climatic gradient: lessons from the land snail *Cornu aspersum*. *PLOS One*, 8(8), e70662. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070662>
- Gaitán-Espitia, J. D., Bruning, A., Mondaca, F. und Nespolo, R. F. (2013). Intraspecific variation in the metabolic scaling exponent in ectotherms: testing the effect of latitudinal cline, ontogeny and transgenerational change in the land snail *Cornu aspersum*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 165(2), 169–177. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.03.002>
- Glazier, D. S. (2005). Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(4), 611–662. <https://doi.org/10.1017/s1464793105006834>
- Glazier, D. S. (2006). The 3/4-Power Law Is Not Universal: Evolution of Isometric, Ontogenetic Metabolic Scaling in Pelagic Animals. *BioScience*, 56(4), 325–332. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[325:Tplinu\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[325:Tplinu]2.0.Co;2)
- Glazier, D. S. (2009). Activity affects intraspecific body-size scaling of metabolic rate in ectothermic animals. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systems, and Environmental Physiology*, 179(7), 821–828. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0363-3>
- Glazier, D. S. (2010). A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85(1), 111–138. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00095.x>
- Glazier, D. S. (2022). Variable metabolic scaling breaks the law: from 'Newtonian' to 'Darwinian' approaches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1985), 20221605. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1605>
-

- Gnielinski, V. (1975). Berechnung mittlerer Wärme- und Stoffübergangskoeffizienten an laminar und turbulent überströmten Einzelkörpern mit Hilfe einer einheitlichen Gleichung. *Forschung im Ingenieurwesen*, 41(5), 145–153. <https://doi.org/10.1007/BF02560793>
- Gutiérrez, J. L. (2026). Thermal refugia and summer survival of the non-native land snail *Theba pisana* in Pampean coastal dunes: the role of invasive iceplants. *Acta Oecologica*, 131. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2026.104166>
- Hall, J. E. und Guyton, A. C. (2016). *Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology* (13. Aufl.). Elsevier.
- Hanache, P., Thomann, T., Caron, V. und Desurmont, G. A. (2021). Can Estivation Preferences Be Used to Develop Novel Management Tools against Invasive Mediterranean Snails? *Insects*, 12(12). <https://doi.org/10.3390/insects12121118>
- Hansen, T. (2015). Evolutionary Constraints. In *Oxford Bibliographies in Evolutionary Biology* (pp. 1–28). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/obo/9780199941728-0061>
- Hardin, J. W. und Hilbe, J. M. (2012). *Generalized linear models and extensions* (3. Aufl.). Stata Press.
- Hazel, W. N. und Johnson, M. S. (1990). Microhabitat choice and polymorphism in the land snail *Theba pisana* (Müller). *Heredity*, 65(3), 449–454. <https://doi.org/10.1038/hdy.1990.116>
- He, Y., Monahan, A. H. und McFarlane, N. A. (2013). Diurnal variations of land surface wind speed probability distributions under clear-sky and low-cloud conditions. *Geophysical Research Letters*, 40(12), 3308–3314. <https://doi.org/10.1002/grl.50575>
- Heisler, M. P. (1947). Temperature Charts for Induction and Constant-Temperature Heating. *Journal of Fluids Engineering*, 69(3), 227–236. <https://doi.org/10.1115/1.4017360>
- Heller, J. (1981). Visual versus climatic selection of shell banding in the landsnail *Theba pisana* in Israel. *Journal of Zoology*, 194(1), 85–101. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb04580.x>
- Heller, J. (1982). Natural history of *Theba pisana* in Israel (Pulmonata: Helicidae). *Journal of Zoology*, 196(4), 475–487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb03519.x>
- Herning, F. und Zipperer, L. (1936). *Beitrag zur Berechnung der Zähigkeit technischer Gasgemische aus den Zähigkeitswerten der Einzelbestandteile*.
- Herreid, C. F. (1977). Metabolism of land snails (*Otala lactea*) during dormancy, arousal, and activity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 56(2), 211–215. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(77\)90187-6](https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90187-6)
- Hesslerová, P., Pokorný, J., Brom, J. und Rejšková – Procházková, A. (2013). Daily dynamics of radiation surface temperature of different land cover types in a temperate cultural landscape: Consequences for the local climate. *Ecological Engineering*, 54, 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.01.036>
- Hochrainer, D. und Munczak, F. (1966). Zähigkeitsmessungen von Luft verschiedener Feuchte und Temperatur. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung II*, 175, 539–550.
-

-
- Hoffmann, A. A. und Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Högström, U. (1996). Review of some basic characteristics of the atmospheric surface layer. *Boundary-Layer Meteorology*, 78(3–4), 215–246. <https://doi.org/10.1007/BF00120937>
- Huey, R. B. und Stevenson, R. D. (1979). Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357–366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>
- Humes, K. S., Kustas, W. P., Moran, M. S., Nichols, W. D. und Wertz, M. A. (1994). Variability of emissivity and surface temperature over a sparsely vegetated surface. *Water Resources Research*, 30(5), 1299–1310. <https://doi.org/10.1029/93wr03065>
- Ibarrola, I., Arranz, K., Markaide, P. und Navarro, E. (2022). Metabolic size scaling reflects growth performance effects on age-size relationships in mussels (*Mytilus galloprovincialis*). *PLOS One*, 17(9), e0268053. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268053>
- Ibisch, P. L., Gohr, C., Mann, D. und Blumroeder, J. (2021). *Der Wald in Deutschland auf dem Weg in die Heizeit. Vitalitt, Schdigung und Erwrmung in den Extremsommern 2018-2020*.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. C. U. Press.
- Iqbal, M. (1983). *An Introduction to Solar Radiation*. Academic Press Canada.
- Johnson, M. S. (1980). Association of shell banding and habitat in a colony of the land snail *Theba pisana*. *Heredity*, 45(1), 7–14. <https://doi.org/10.1038/hdy.1980.46>
- Johnson, M. S. (2011). Effects of contrasting habitats and weather on abundance of the land snail *Theba pisana* (O. F. Muller, 1774): a 34-year study. *Journal of Molluscan Studies*, 77(3), 218–225. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyr006>
- Jorritsma, A. und van den Berg, P. (2026). The evolution of plasticity and evolvability in a simple gene regulatory network. *Evolution*, 80(1), 230–239. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpaf219>
- Kempster, V. und Charwat, S. (2003). Soil surface temperature and mortality in land snails: implications for successful management. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 43(11), 1351–1356. <https://doi.org/10.1071/ea02025>
- Kerney, M. P., Riley, G. und Cameron, R. A. D. (1983). *Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas: Ein Bestimmungsbuch fr Biologen und Naturfreunde* (M. P. Kerney, J. H. Jungbluth & R. A. D. Cameron, Trans.). Parey.
- Kestin, J. K. und Whitelaw, J. H. W. (1964). The viscosity of dry and humid air. *International Journal of Heat and Mass Transfer*, 7(11), 1245–1255. [https://doi.org/10.1016/0017-9310\(64\)90066-3](https://doi.org/10.1016/0017-9310(64)90066-3)
- Kestin, J. K. und Whitelaw, J. H. W. (1965). Measurements of the Viscosity of Dry and Humid Air. In A. Wexler & W. A. Wildhack (Eds.), *Humidity and Moisture - Measurement and Control in Science and Industry - Vol. 3: Fundamentals and Standards* (pp. 301–314). Reinhold Publishing Corp.
-

- Kienle, M.-L. (1957). Über Beziehungen zwischen Körpergrösse, Lungengrösse und Energiekonsum bei Pulmonaten, insbesondere *Helix pomatia* L. und *Zebrina detrita* Müll. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 40(4), 440–450. <https://doi.org/10.1007/BF00340371>
- Kienle, M.-L. und Ludwig, W. (1956). Die Beziehung zwischen Körpergrösse und Sauerstoffkonsum bei Landpulmonaten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 39(1), 102–118. <https://doi.org/10.1007/bf00339178>
- Kim, Y., Tekawade, A., Lee, S. S. und Fenter, P. (2023). Morphological and crystallographic controls in the replacement of calcite and aragonite by cerussite and otavite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 341, 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2022.11.010>
- Kittel, C. und Kroemer, H. (1980). *Thermal Physics* (2. Aufl.). W. H. Freeman and Company.
- Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews*, 27(4), 511–541. <https://doi.org/10.1152/physrev.1947.27.4.511>
- Klose, B. (2016). *Meteorologie: Eine interdisziplinäre Einführung in die Physik der Atmosphäre* (3. Aufl.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-43622-6>
- Knigge, T., Di Lellis, M. A., Monsinjon, T. und Köhler, H.-R. (2017). Relevance of body size and shell colouration for thermal absorption and heat loss in white garden snails, *Theba pisana* (Helicidae), from Northern France. *Journal of Thermal Biology*, 69, 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.06.001>
- Köhler, H.-R., Capowiez, Y., Mazzia, C., Eckstein, H., Kaczmarek, N., Bilton, M. C., Burmester, J. K. Y., Capowiez, L., Chueca, L. J., Favilli, L., Florit Gomila, J., Manganelli, G., Mazzuca, S., Moreno-Rueda, G., Peschke, K., Piro, A., Quintana Cardona, J., Sawallich, L., Staikou, A. E., Thomassen, H. A. und Triebkorn, R. (2021). Experimental simulation of environmental warming selects against pigmented morphs of land snails. *Ecology and Evolution*, 11, 1111–1130. <https://doi.org/10.1002/ece3.7002>
- Köhler, H.-R., Lazzara, R., Dittbrenner, N., Capowiez, Y., Mazzia, C. und Triebkorn, R. (2009). Snail phenotypic variation and stress proteins: do different heat response strategies contribute to Waddington's widget in field populations? *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 312B, 136–147. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21253>
- Köhler, H.-R., Schultz, C., Scheil, A. E., Triebkorn, R., Seifan, M. und Di Lellis, M. A. (2013). Historic data analysis reveals ambient temperature as a source of phenotypic variation in populations of the land snail *Theba pisana*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(1), 241–256. <https://doi.org/10.1111/bij.12035>
- Kotsakiozi, P., Parmakelis, A., Aggeli, I.-K., Gaitanaki, C., Giokas, S. und Valakos, E. D. (2014). Water balance and expression of heat-shock protein 70 in *Codringtonia* species: a study within a phylogenetic framework. *Journal of Molluscan Studies*, 81(1), 24–36. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu042>
- Kozłowski, J. und Konarzewski, M. (2005). West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Functional Ecology*, 19(4), 739–743. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01021.x>
- Lehman, H. (1957). Wärmeleitfähigkeit von Gasgemischen. *Chem. Techn.*, 9, 530.

-
- Li, D. und Graham, L. D. (2007). Epiphragmin, the major protein of epiphragm mucus from the vineyard snail, *Cernuella virgata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 148(2), 192–200. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.05.009>
- Lide, D. R. (Ed.). (2005). *CRC Handbook of Chemistry and Physics* (85. ed.). CRC Press.
- Liebsch, W. (1929). Über die Atmung einiger Heliciden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, 46, 161–208.
- Lighton, J. R. B. (2008). *Measuring Metabolic Rates: A Manual for Scientists*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195310610.001.0001>
- Loeb, L. B. (2004). *The Kinetic Theory of Gases* (3. Aufl.). Dover Publications.
- Machin, J. (1964a). The Evaporation of Water From *Helix aspersa*: I. The Nature of the Evaporating Surface. *Journal of Experimental Biology*, 41, 759–769. <https://doi.org/10.1242/jeb.41.4.759>
- Machin, J. (1964b). The Evaporation of Water From *Helix aspersa*: II. Measurement of Air Flow and the Diffusion of Water Vapour. *Journal of Experimental Biology*, 41(4), 771–781. <https://doi.org/10.1242/jeb.41.4.771>
- Machin, J. (1965). Cutaneous regulation of evaporative water loss in the common garden snail *Helix aspersa*. *Die Naturwissenschaften*, 52(1), 18. <https://doi.org/10.1007/BF00631549>
- Machin, J. (1967). Structural adaptation for reducing water-loss in three species of terrestrial snail. *Journal of Zoology*, 152(1), 55–65. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1967.tb01638.x>
- Machin, J. (1968). The permeability of the epiphragm of terrestrial snails to water vapor. *The Biological Bulletin*, 134(1), 87–95. <https://doi.org/10.2307/1539969>
- Machin, J. (1972). Water Exchange in the Mantle of A Terrestrial Snail During Periods of Reduced Evaporative Loss. *Journal of Experimental Biology*, 57(1), 103–111. <https://doi.org/10.1242/jeb.57.1.103>
- Machin, J. (1975). Water relationships. *Pulmonates*, 1, 105–163.
- Mamajek, E., Prsa, A., Torres, G., Harmanec, P., Asplund, M., Bennett, P., Capitaine, N., Christensen-Dalsgaard, J., Depagne, É., Folkner, W., Haberreiter, M., Hekker, S., Hilton, J., Kostov, V., Kurtz, D., Laskar, J., Mason, B., Milone, E., Montgomery, M. und Stewart, S. (2015). IAU 2015 Resolution B3 on Recommended Nominal Conversion Constants for Selected Solar and Planetary Properties. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1510.07674>
- Marcoulides, K. M. und Raykov, T. (2019). Evaluation of Variance Inflation Factors in Regression Models Using Latent Variable Modeling Methods. *Educational and Psychological Measurement*, 79(5), 874–882. <https://doi.org/10.1177/0013164418817803>
- Marshall, D. J. und McQuaid, C. D. (2011). Warming reduces metabolic rate in marine snails: adaptation to fluctuating high temperatures challenges the metabolic theory of ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1703), 281–288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1414>
- Martin, M. und Berdahl, P. (1984). Characteristics of infrared sky radiation in the United States. *Solar Energy*, 33(3), 321–336. [https://doi.org/10.1016/0038-092X\(84\)90162-2](https://doi.org/10.1016/0038-092X(84)90162-2)
-

-
- Mason, C. F. (1971). Respiration rates and population metabolism of woodland snails. *Oecologia*, 7(1), 80–94. <https://doi.org/10.1007/bf00346295>
- Mason, E. A. und Monchick, L. (1965). Survey of the equation of state and transport properties of moist gases. In A. Wexler & W. A. Wildhack (Eds.), *Humidity and Moisture - Measurement and Control in Science and Industry - Vol. 3: Fundamentals and Standards* (pp. 257–272). Reinhold Publishing Corp.
- Mason, E. A. und Saxena, S. C. (1958). Approximate Formula for the Thermal Conductivity of Gas Mixtures. *The Physics of Fluids*, 1(5), 361–369. <https://doi.org/10.1063/1.1724352>
- McQuaid, C. D., Branch, G. M. und Frost, P. G. H. (1979). Aestivation behaviour and thermal relations of the pulmonate *Theba pisana* in a semi-arid environment. *Journal of Thermal Biology*, 4(1), 47–55. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(79\)90045-7](https://doi.org/10.1016/0306-4565(79)90045-7)
- Merilä, J. und Hendry, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7(1), 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.12137>
- Michaelidis, B., Vavoulidou, D., Rousou, J. und Pörtner, H. O. (2007). The Potential Role of CO₂ in Initiation and Maintenance of Estivation in the Land Snail *Helix lucorum*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(1), 113–124. <https://doi.org/10.1086/509210>
- Milling, C. R., Rachlow, J. L., Olsoy, P. J., Chappell, M. A., Johnson, T. R., Forbey, J. S., Shipley, L. A., Thornton, D. H. und Mahon, A. (2018). Habitat structure modifies microclimate: An approach for mapping fine-scale thermal refuge. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(6), 1648–1657. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13008>
- Miri, A., Dragovich, D. und Dong, Z. (2021). Wind flow and sediment flux profiles for vegetated surfaces in a wind tunnel and field-scale windbreak. *Catena*, 196. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104836>
- Mizrahi, T., Goldenberg, S., Heller, J. und Arad, Z. (2016). Geographic variation in thermal tolerance and strategies of heat shock protein expression in the land snail *Theba pisana* in relation to genetic structure. *Cell Stress and Chaperones*, 21(2), 219–238. <https://doi.org/10.1007/s12192-015-0652-6>
- Mizrahi, T., Heller, J., Goldenberg, S. und Arad, Z. (2010). Heat shock proteins and resistance to desiccation in congeneric land snails. *Cell Stress and Chaperones*, 15(4), 351–363. <https://doi.org/10.1007/s12192-009-0150-9>
- Modest, M. F. (2013). *Radiative Heat Transfer* (3. Aufl.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/c2010-0-65874-3>
- MolluscaBase eds. (2026). *Theba pisana* (O. F. Müller, 1774). <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=426411> (Abgerufen am 08.04.2026)
- Momenzadeh, L., Moghtaderi, B., Buzzi, O., Liu, X., Sloan, S. W. und Murch, G. E. (2018). The thermal conductivity decomposition of calcite calculated by molecular dynamics simulation. *Computational Materials Science*, 141, 170–179. <https://doi.org/10.1016/j.commatsci.2017.09.033>
- Monin, A. S. und Obukhov, A. M. (1954). Osnovnye zakonomernosti turbulentnogo peremesivaniya v prizemnom sloe atmosfery (Basic laws of turbulent mixing in the
-

atmosphere near the ground). *Trudy Geofizicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR*, 24, 163–187.

Monteith, J. L. und Unsworth, M. H. (2013). *Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere* (Vol. 4.). Academic Press.

Müller, R. (2023). *Thermodynamik: Von Energie und Entropie zu Wärmeübertragung und Phasenübergängen* (3. Aufl.). Walter de Gruyter GmbH & Co KG.

Muñoz Sabater, J. (2019). *ERA5-Land hourly data from 1950 to present*. European Centre for Medium-Range Weather Forecast (ECMWF). <https://doi.org/10.24381/cds.e2161bac>

Nicolai, A. und Ansart, A. (2017). Conservation at a slow pace: terrestrial gastropods facing fast-changing climate. *Conservation Physiology*, 5(1), cox007. <https://doi.org/10.1093/conphys/cox007>

Nopp, H. (1965). Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauchs und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 50(6), 641–659. <https://doi.org/10.1007/bf00365257>

Norin, T. und Metcalfe, N. B. (2019). Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 374(1768), 20180180. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0180>

O'brien, R. M. (2007). A Caution Regarding Rules of Thumb for Variance Inflation Factors. *Quality & Quantity*, 41(5), 673–690. <https://doi.org/10.1007/s11135-006-9018-6>

Odendaal, L. J., Haupt, T. M. und Griffiths, C. L. (2008). The alien invasive land snail *Theba pisana* in the West Coast National Park: Is there cause for concern? *Koedoe*, 50(1), 93–98. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v50i1.153>

Örstan, A. (2010). Activities of four species of land snails at low temperatures. *Journal of Conchology*, 40(2), 245–246.

Osborne, T. R. und Wright, J. C. (2018). Seeking refuge in subsurface microhabitats during aestivation aids avoidance of lethally high temperature and desiccation in the snail *Helminthoglypta tudiculata* (Binney, 1843) (Pulmonata: Helminthoglyptidae). *Journal of Molluscan Studies*, 84(2), 132–140. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy005>

Ozgo, M. (2012). Shell polymorphism in the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.) along a West-East transect in continental Europe. *Folia Malacologica*, 20(3), 181–253. <https://doi.org/10.2478/v10125-012-0015-1>

Panwar, A. und Kleidon, A. (2022). Evaluating the Response of Diurnal Variations in Surface and Air Temperature to Evaporative Conditions across Vegetation Types in FLUXNET and ERA5. *Journal of Climate*, 35, 1–67. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-21-0345.1>

Parmesan, C. und Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>

Pelabon, C., Agudelo-Cantero, G. A., Araya Ajoy, Y. G., Bolstad, G. H., Cheng, C., Galis, F., Guillaume, F., Haaland, T. R., Hallgrímsson, B., Hansen, T. F., Holstad, A., Houle, D., Hunt, G., Isaksen, A., Milocco, L., Mubalegh, N., Nuno de la Rosa, L., Orzack, S. H., Porto, A., Reid, J. M., Sztepanacz, J. L., Undheim, E. A. B., Villegas, C., Voje, K. L.,

- Walling, C. und Wright, J. (2025). Evolvability: progress and key questions. *BioScience*, 75(12), 1042–1057. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaf111>
- Petschl, A. (2013). *Einfluss verschiedener Temperaturen und Expeditionszeiten auf die Wasserevaporation und die Hsp70-Induktion bei Xeropicta derbentina (Krynicky 1836)* [Wissenschaftliche Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien]. University of Tübingen.
- Pfeifroth, U., Kothe, S., Drücke, J., Trentmann, J., Schröder, M., Selbach, N. und Hollmann, R. (2024). *Surface Radiation Data Set - Heliosat (SARAH) - Edition 3*. Satellite Application Facility on Climate Monitoring (CM SAF). https://doi.org/10.5676/EUM_SAF_CM/SARAH/V003
- Picard, A., Davis, R. S., Gläser, M. und Fujii, K. (2008). Revised formula for the density of moist air (CIPM-2007). *Metrologia*, 45(2), 149–155. <https://doi.org/10.1088/0026-1394/45/2/004>
- Prior, D. J. (1985). Water-regulatory behaviour in terrestrial gastropods. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 60, 403–424. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1985.tb00423.x>
- Reid, R. H., Prausnitz, J. M. und Poling, B. E. (1988). *The Properties of Gas and Liquids* (4. Aufl.). McGraw-Hill.
- Reuner, A., Brümmer, F. und Schill, R. O. (2008). Heat shock proteins (Hsp70) and water content in the estivating Mediterranean Grunt Snail (*Cantareus apertus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 151(1), 28–31. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2008.05.004>
- Rezende, E. L., Castañeda, L. E., Santos, M. und Fox, C. (2014). Tolerance landscapes in thermal ecology. *Functional Ecology*, 28(4), 799–809. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12268>
- Riddle, W. A. (1975). Water relations and humidity-related metabolism of the desert snail *Rabdotus schiedeanus* (Pfeiffer) (Helicidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 51(3), 579–583. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(75\)90344-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(75)90344-8)
- Riddle, W. A. (1977). Comparative respiratory physiology of a desert snail *Rabdotus schiedeanus*, and a garden snail, *Helix aspersa*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 56(3), 369–373. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(77\)90251-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90251-1)
- Riddle, W. A. (1983). Physiological ecology of land snails and slugs. *Ecology*.
- Rising, T. L. und Armitage, K. B. (1969). Acclimation to temperature by the terrestrial gastropods, *Limax maximus* and *Philomycus carolinianus*: oxygen consumption and temperature preference. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 30(6), 1091–1114. [https://doi.org/10.1016/0010-406x\(69\)91047-0](https://doi.org/10.1016/0010-406x(69)91047-0)
- Rohsenow, W. M., Hartnett, J. P. und Cho, Y. I. (1998). *Handbook of Heat Transfer* (3. Aufl.). McGraw-Hill.
- Rozen-Rechels, D., Dupoue, A., Lourdais, O., Chamaille-Jammes, S., Meylan, S., Clobert, J. und Le Galliard, J. F. (2019). When water interacts with temperature: Ecological and evolutionary implications of thermo-hydreregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*, 9(17), 10029–10043. <https://doi.org/10.1002/ece3.5440>
-

-
- Rubner, M. (1883). Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel. *Zeitschrift für Biologie*, 19, 535–562.
- Scheil, A. E., Gärtner, U. und Köhler, H.-R. (2012). Colour polymorphism and thermal capacities in *Theba pisana* (O.F. Müller 1774). *Journal of Thermal Biology*, 37(6), 462–467. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.03.006>
- Scheil, A. E., Köhler, H.-R. und Tribskorn, R. (2011). Heat tolerance and recovery in Mediterranean land snails after pre-exposure in the field. *Journal of Molluscan Studies*, 77(2), 165–174. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyr003>
- Schmidt-Nielsen, K., Taylor, C. R. und Shkolnik, A. (1971). Desert Snails: Problems of Heat, Water and Food. *Journal of Experimental Biology*, 55(2), 385–398. <https://doi.org/10.1242/jeb.55.2.385>
- Schweizer, M., Tribskorn, R. und Kohler, H.-R. (2019). Snails in the sun: Strategies of terrestrial gastropods to cope with hot and dry conditions. *Ecology and Evolution*, 9(22), 12940–12960. <https://doi.org/10.1002/ece3.5607>
- Şen, Z. (2008). *Solar Energy Fundamentals and Modeling Techniques: Atmosphere, Environment, Climate Change and Renewable Energy*. Springer-Verlag London Ltd. <https://doi.org/10.1007/978-1-84800-134-3>
- Snell, O. (1892). Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 23(2), 436–446. <https://doi.org/10.1007/bf01843462>
- Sonntag, D. und Heinze, D. (1982). Sättigungsdampfdruck- und Sättigungsdampfdichtetafeln für Wasser und Eis. In (1. Aufl.). VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie.
- Sridhar, V. und Elliott, R. L. (2002). On the development of a simple downwelling longwave radiation scheme. *Agricultural and Forest Meteorology*, 112(3), 237–243. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00129-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00129-6)
- Stewart, J., Kustas, W. P., Humes, K., Nichols, W. D., Moran, M. S. und de Bruin, H. (1994). Sensible Heat Flux-Radiant Surface Temperature Relationship for Semiarid Areas. *Journal of Applied Meteorology*, 33, 1110–1117.
- Strunk, C. (2017). *Moderne Thermodynamik Band 1: Physikalische Systeme und ihre Beschreibung* (2. Aufl.). Walter de Gruyter GmbH & Co KG.
- Struthers, M., Rosair, G., Buckman, J. und Viney, C. (2002). The Physical and Chemical Microstructure of the *Achatina Fulica* Epiphragm. *Journal of Molluscan Studies*, 68(2), 165–171. <https://doi.org/10.1093/mollus/68.2.165>
- Studnikov, E. L. (1970). The viscosity of moist air. *Journal of Engineering Physics*, 19(2), 1036–1037. <https://doi.org/10.1007/BF00828786>
- Stull, B. R. (1988). *An Introduction to Boundary Layer Meteorology* (1 Aufl.). Springer Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-3027-8>
- Sutherland, W. (1893). The Viscosity of Gases and Molecular Force. *Philosophical Magazine*, 5, 507–531.
-

-
- Terblanche, J. S., Hoffmann, A. A., Mitchell, K. A., Rako, L., le Roux, P. C. und Chown, S. L. (2011). Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 214(22), 3713–3725. <https://doi.org/10.1242/jeb.061283>
- Thomas, J., Frost, R. R. und Harvey, R. D. (1973). Thermal conductivity of carbonate rocks. *Engineering Geology*, 7(1), 3–12. [https://doi.org/10.1016/0013-7952\(73\)90003-3](https://doi.org/10.1016/0013-7952(73)90003-3)
- Thomsen, K. (2004). *Approximate formula for the surface area of a general ellipsoid*. <https://www.numericana.com/answer/ellipsoid.htm> (Abgerufen am 19.12.2025)
- Tomlinson, S., Dalziell, E. L., Withers, P. C., Lewandrowski, W., Dixon, K. W. und Merritt, D. J. (2018). Measuring metabolic rates of small terrestrial organisms by fluorescence-based closed-system respirometry. *Journal of Experimental Biology*, 221(7). <https://doi.org/10.1242/jeb.172874>
- Tremblay, L. P., Johnson, M. B., Werner-Zwanziger, U. und White, M. A. (2011). Relationship between thermal conductivity and structure of nacre from *Haliotis fulgens*. *Journal of Materials Research*, 26(10), 1216–1224. <https://doi.org/10.1557/jmr.2011.76>
- Trigo, I. F., Peres, L. F., DaCamara, C. C. und Freitas, S. C. (2008). Thermal Land Surface Emissivity Retrieved From SEVIRI/Meteosat. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 46(2), 307–315. <https://doi.org/10.1109/tgrs.2007.905197>
- Tutiempo Network S.L. (o. J.). *Clima CARPENTRAS: Climate data: 1982–2023 from NOAA; data reported by the weather station: 75860*. Tutiempo Network, S.L. <https://en.tutiempo.net/climate/ws-75860.html> (Abgerufen am 05.05.2026)
- Vargaftik, N. B. (1983). *Handbook of Physical Properties of Liquids and Gases - Pure Substances and Mixtures* (2. Aufl.). Hemisphere Publishing Corporation.
- VDI-Wärmeatlas. (2013). (Verein Deutscher Ingenieure e. V., 11. Aufl.). Springer Vieweg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-19981-3>
- Vickers, G. T. (1996). The projected areas of ellipsoids and cylinders. *Powder Technology*, 86(2), 195–200. [https://doi.org/10.1016/0032-5910\(95\)03049-2](https://doi.org/10.1016/0032-5910(95)03049-2)
- von Böckh, P. und Stripf, M. (2015). *Technische Thermodynamik* (2. Aufl.). Springer Vieweg.
- Vorhaben, J. E., Klotz, A. V. und Campbell, J. W. (1984). Activity and Oxidative Metabolism of the Land Snail *Helix aspersa*. *Physiological Zoology*, 57(3), 357–365. <https://doi.org/10.1086/physzool.57.3.30163725>
- Warburg, M. R. (1965). On the water economy of some australian land-snails. *Journal of Molluscan Studies*, 36(5), 297–305. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064957>
- Wassilijewa, A. (1904). Wärmeleitung in Gasgemischen. *Physikalische Zeitschrift*, 5, 737–742.
- Welter-Schultes, F. W. (2012). *European non-marine molluscs, a guide for species identification: Bestimmungsbuch für europäische Land-und Süßwassermollusken*. Planet Poster Editions.
- Wesemeier, H. (1960). Untersuchungen über die Stoffwechselreduktion. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 43(1), 1–28. <https://doi.org/10.1007/bf00351199>
- White, F. M. (2006). *Viscous Fluid Flow* (3. Aufl.). McGraw-Hill.
-

-
- Wilke, C. R. (1950). A Viscosity Equation for Gas Mixtures. *The Journal of Chemical Physics*, 18(4), 517–519. <https://doi.org/10.1063/1.1747673>
- Williams, C. M., Buckley, L. B., Sheldon, K. S., Vickers, M., Portner, H. O., Dowd, W. W., Gunderson, A. R., Marshall, K. E. und Stillman, J. H. (2016). Biological Impacts of Thermal Extremes: Mechanisms and Costs of Functional Responses Matter. *Integrative and Comparative Biology*, 56(1), 73–84. <https://doi.org/10.1093/icb/icw013>
- Wong, Y. M. und Lim, S. S. L. (2017). Influence of shell morphometry, microstructure, and thermal conductivity on thermoregulation in two tropical intertidal snails. *Invertebrate Biology*, 136(2), 228–238. <https://doi.org/10.1111/ivb.12180>
- Yu, K. und Wang, K. (2024). Diurnal to Decadal Variability in Land Surface and Air Temperature Gradient from 2002 to 2022 over the Contiguous United States. *Journal of Climate*, 37(4), 1155–1180. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-23-0143.1>
- Zhang, C., Yuan, Y., Zou, X., Wang, H., Li, Q., Wang, Z. und Wang, R. (2022). A comparison of the aerodynamic characteristics of four kinds of land surface in wind erosion areas of northern China. *Catena*, 212. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106112>
- Zhang, D.-L. und Zheng, W.-Z. (2004). Diurnal Cycles of Surface Winds and Temperatures as Simulated by Five Boundary Layer Parameterizations. *Journal of Applied Meteorology*, 43(1), 157–169. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(2004\)043<0157:DCOSWA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(2004)043<0157:DCOSWA>2.0.CO;2)
- Zhang, K., McDowell, T. P. und Kummert, M. (2017). *Sky Temperature Estimation and Measurement for Longwave Radiation Calculation* Proceedings of Building Simulation 2017: 15th Conference of IBPSA,
- Zimmermann, S. (2021). *Theoretische und experimentelle Simulation des Wärmehaushaltes eines Tieres*. Hochschule Esslingen.
- Zimmermann, S., Gärtner, U., Capowiez, Y., Köhler, H.-R. und Wharam, D. (2025). Water evaporation as a function of temperature, humidity, air velocity and body size in inactive terrestrial pulmonate *Theba pisana*. *BMC Zoology*, 10(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s40850-025-00236-0>
- Zimmermann, S., Gärtner, U., Ferreira, G. S., Köhler, H.-R. und Wharam, D. (2024). Thermal Impact and the Relevance of Body Size and Activity on the Oxygen Consumption of a Terrestrial Snail, *Theba pisana* (Helicidae) at High Ambient Temperatures. *Animals*, 14(2), 261, Article 261. <https://doi.org/10.3390/ani14020261>
-

ERKLÄRUNG ZUM EIGENANTEIL

Ich versichere, dass die vorliegende Dissertation von mir eigenständig verfasst wurde und keine weiteren als die von mir angegebenen Quellen verwendet habe.

Die Arbeit wurde im Institut für Angewandte Physik und im Institut für Evolution und Ökologie unter Betreuung von Prof. Dr. David Wharam und Prof. Dr. Heinz-R. Köhler durchgeführt. Die Konzeption der Arbeit erfolgte in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. David Wharam, Prof. Dr. Heinz-R. Köhler und Prof. Dr.-Ing. Ulrich Gärtner (Prof. i.R.).

Teile der Arbeit beruhen auf eigenen experimentellen, analytischen und modellbasierten Untersuchungen. Soweit einzelne Inhalte in Zusammenarbeit mit anderen Personen entstanden sind, ist deren Beitrag an den jeweiligen Stellen kenntlich gemacht. Die von anderen Autorinnen und Autoren übernommenen Gedanken, Daten, Abbildungen oder Textstellen sind entsprechend ausgewiesen und zitiert.

Die in die Dissertation eingeflossene Publikation wurde von mir maßgeblich erarbeitet. Mein Eigenanteil umfasst dabei insbesondere die Entwicklung des methodischen Vorgehens, die Durchführung, Datenerhebung und Datenauswertung, die Interpretation der Ergebnisse, sowie die Erstellung der Manuskripte. Prozentuale Anteile der eigenen Beiträge und der von Koautoren sind im Kapitel Veröffentlichungen kenntlich gemacht.

Bei der Erstellung der Dissertation wurden KI-gestützte Werkzeuge ausschließlich unterstützend zur sprachlichen Überarbeitung oder Strukturierung einzelner Textpassage verwendet. Die inhaltliche Konzeption, die wissenschaftliche Argumentation, die Datenauswertung, die Interpretation der Ergebnisse sowie die abschließende Verantwortung für sämtliche Inhalte der Arbeit lagen zu jeder Zeit bei mir. KI-überarbeitete Inhalte wurden von mir eigenständig geprüft und in verantwortlicher Weise in Einklang mit guter wissenschaftlicher Praxis in die Arbeit eingearbeitet. Verwendet wurde ChatGPT der OpenAI Ireland Ltd., zuletzt unter Nutzung des Modells GPT-5.4 Thinking, Google Gemini der Google Ireland Ltd., zuletzt unter Nutzung des Modells Gemini 3.1 Pro und DeepL der DeepL SE.

Tübingen, den

Sascha Zimmermann

VERÖFFENTLICHUNGEN

Teile der vorliegenden Dissertation wurden bereits in folgenden Publikationen veröffentlicht:

1. Zimmermann, S., Gärtner, U., Ferreira, G. S., Köhler, H.-R. und Wharam, D. (2024). Thermal Impact and the Relevance of Body Size and Activity on the Oxygen Consumption of a Terrestrial Snail, *Theba pisana* (Helicidae) at High Ambient Temperature. *Animals*, 14(2), Artikel 261. <https://doi.org/10.3390/ani14020261>

In Kapitel 1.2 (Abschnitt *Sauerstoffverbrauch von Landschnecken*), 3.4 sowie 4.5.1 bis 4.5.3.

2. Zimmermann, S., Gärtner, U., Capowiez, Y., Köhler, H.-R. und Wharam, D. (2025). Water evaporation as a function of temperature, humidity, air velocity and body size in inactive terrestrial pulmonate *Theba pisana*. *BMC Zoology*, 10(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s40850-025-00236-0>

In Kapitel 1.2 (Abschnitt *Evaporation bei Landschnecken*) 3.5 sowie 4.6.1 bis 4.6.3.

Nr.	Autor	Autor Po-			Analyse und Interpretation	Verfassen des Manuskripts
		sition	Konzeption	Datenerhebung		
1.	Zimmermann, S.	1	65 %	95 %	85 %	90 %
	Gärtner, U.	2	20 %	-	5 %	3 %
	Ferreira, G. S.	3	-	5 %	-	1 %
	Köhler, H.-R.	4	10 %	-	5 %	3 %
	Wharam, D	5	5 %	-	5 %	3 %
2.	Zimmermann, S.	1	70 %	100 %	85 %	90 %
	Gärtner, U.	2	15 %	-	5 %	2 %
	Capowiez, Y.	3	-	-	-	2 %
	Köhler, H.-R.	4	10 %	-	5 %	3 %
	Wharam, D	5	5 %	-	5 %	3 %

Ich bestätige, dass das oben genannte korrekt ist.

Datum und Unterschrift des Kandidaten

Wir bestätigen, dass das oben genannte korrekt ist.

Datum und Unterschrift der Betreuer

DANKSAGUNG

An dieser Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. David Wharam zunächst herzlichst für die Betreuung und Unterstützung bedanken, dass er mich bei der Arbeit durch konstruktive und persönliche Gespräche vorangebracht hat und bei Fragen immer zur Stelle war. Aber auch, dass er mir die Möglichkeit gegeben hat die Dissertation am Institut für Angewandte Physik zu schreiben.

Ein besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. Heinz-R. Köhler und Herrn Prof. Dr.-Ing. Ulrich Gärtner, die mir während der Dissertation bei Fragen zur Biologie, Thermodynamik und darüber hinaus stets weitergeholfen haben und durch deren Forschung diese Kooperation überhaupt erst möglich war.

Zusätzlich möchte ich mich bei der gesamten Arbeitsgruppe Mesoskopische Physik und Nanostrukturen, insbesondere bei Moritz Unger sowie der gesamten Arbeitsgruppe Physiologische Ökologie der Tiere, insbesondere bei Stefanie Kraus, Dr. Katharina Peschke, Dr. Victoria Drechsel, Margret Galli, Prof. Dr. Rita Triebkorn, Tobias Haasis und Julia Rafalski bedanken. Danke, dass ihr mich auf diesem Weg begleitet habt.

Ich möchte auch all meinen Freund:innen danken, die mir viel Kraft und einen großen Rückhalt gaben und mich bei dieser Arbeit unterstützt haben. An Kosta Chimonidis: Gerade in Phasen, in denen die Arbeit besonders herausfordern war, haben mir die Sport- und Werkstadthaus-Aufenthalte geholfen auf andere Gedanken zu kommen. Sehr dankbar bin ich auch meiner Familie, die mich im Laufe meines Studiums immer unterstützt hat und ohne die dies alles nicht möglich gewesen wäre.

Zu guter Letzt möchte ich mich bei Riccarda Freitag bedanken, die mir immer sehr viel Kraft und Freude spendet. Deine bedingungslose Unterstützung, die aufmunternden Worte, die gemeinsamen Momente abseits der Dissertation sowie deinen Antrieb haben wesentlich dazu beigetragen, diese Arbeit fertigzustellen.

ANHANG

A.1 Herleitung der thermischen Zustandsgleichung des idealen Gases

Es wird ein Gesamtvolumen V betrachtet, in dem sich ein Teilvolumen V_T vor einer Fläche A befinden, dargestellt in Abbildung A.1-1. Das vorliegende Gesamtvolumen enthält N Gasteilchen.

Zuerst werden die Gasteilchen eindimensional und mit konstanter Geschwindigkeit betrachtet. Sie bewegen sich senkrecht zur Wand und haben entweder die Geschwindigkeit u (Bewegung zur Wand) oder $-u$ (Bewegung von der Wand weg). Bei einer Kollision mit der Wand werden ausschließlich elastische Stöße ausgeführt. Das bedeutet vor dem Stoß ist der Impuls eines Gasteilchens $m u$ und danach $-m u$. Die Wand nimmt folglich mit jedem Stoß eine Impulsdifferenz $\Delta P = 2 m u$ auf. Die Kraft muss über einen ausreichend langen Zeitraum (T) gemittelt werden:

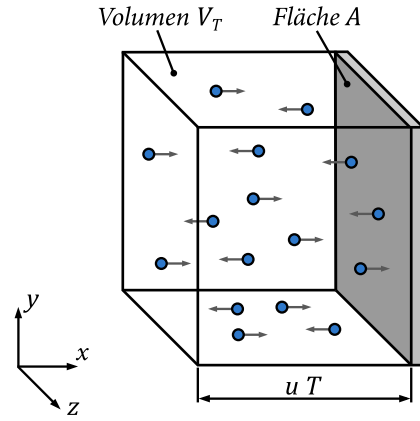


Abbildung A.1-1: Herleitung ideales Gas

Teilvolumen V_T in dem sich Gasteilchen auf eine Fläche A zubewegen oder sich davon entfernen

$$\langle F \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T F(t) dt. \quad (\text{A-1})$$

Die Kraft ist nach dem zweiten Newtonschen Gesetz durch die zeitliche Änderung des Impulses definiert, dadurch wird (A-1) zu:

$$\langle F \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T \dot{P}(t) dt \quad (\text{A-2})$$

und das Integral lässt sich folgendermaßen lösen:

$$\langle F \rangle = \frac{P(T) - P(0)}{T}. \quad (\text{A-3})$$

Im Zeitraum T kommt es zu n Stößen durch Gasteilchen mit der Wand, die alle mit der gleichen Geschwindigkeit ausgeführt werden. Somit kann der Zähler in (A-3) durch $n 2 m u$ ersetzt werden. Wird das Teilvolumen V_T gerade so groß definiert, dass die Teilchen die sich mit der Geschwindigkeit u im Zeitintervall T auf die Wand zubewegen, diese gerade noch erreichen, dann ist das Teilvolumen $V_T = u T A$. Bei einer gleichmäßigen Verteilung der Gasteilchen im Volumen ist die Anzahl der Gasteilchen im Teilvolumen entsprechend:

$$N \frac{V_T}{V} = N \frac{u T A}{V}. \quad (\text{A-4})$$

Die Hälfte der Gasteilchen bewegt sich auf die Wand zu und die andere Hälfte bewegt sich von der Wand weg. Dadurch ist die Anzahl an Stößen $n = 1/2 N V_T/V$ und (A-3) lässt sich wie folgt beschreiben:

$$\langle F \rangle = \left(\frac{1}{2} N \frac{u T A}{V} 2 m u \right) / T = N \frac{A}{V} m u^2. \quad (\text{A-5})$$

Eingesetzt in (2-7) wird der statistisch beschriebene Druck zu

$$p = \frac{N}{V} m u^2. \quad (\text{A-6})$$

Nun ist die Bewegung der Gasteilchen weiterhin eindimensional jedoch unterscheiden sich die Geschwindigkeiten. Es gibt jetzt Gruppen von Teilchen, die alle die gleiche Geschwindigkeit haben: N_1 ist die Anzahl der Gasteilchen mit Geschwindigkeit u_1 , N_2 mit der Geschwindigkeit u_2 und so weiter bis N_k Gasteilchen mit der Geschwindigkeit u_k .¹¹ Die erste Gruppe wirkt die mittlere Kraft

$$\langle F_1 \rangle = N_1 \frac{A}{V} m u_1^2 \quad (\text{A-7})$$

auf die Wand aus. Alle anderen Gruppen sind mit der entsprechenden Notation gleich. Die gesamte Kraft auf die Wand ist die Summe all dieser Kräfte:

$$\langle F \rangle = \frac{A}{V} m \sum_{i=1}^k (N_i u_i^2). \quad (\text{A-8})$$

Durch Erweitern und Ausklammern der Gesamtteilchenzahl N wird (A-8) zu:

$$\langle F \rangle = \frac{N A}{V} m \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^k (N_i u_i^2) \right]. \quad (\text{A-9})$$

Die eckige Klammer ist die mathematische Definition des Mittelwerts von u^2 , damit wird Gleichung (A-9) zu

$$\langle F \rangle = \frac{N A}{V} m \langle u^2 \rangle \quad (\text{A-10})$$

und der statistische Druck (A-6) zu

$$p = \frac{N}{V} m \langle u^2 \rangle. \quad (\text{A-11})$$

Als nächstes finden die Bewegungen der Gasteilchen im dreidimensionalen Raum mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten statt. Die Wand ist jedoch weiterhin nur von der Impulskomponente senkrecht (in x -Richtung) zu ihr betroffen. Daher gilt für die Impulsdifferent $\Delta P_x = 2 m u_x$ und für den statistischen Druck (A-11):

$$p = \frac{N}{V} m \langle u_x^2 \rangle. \quad (\text{A-12})$$

¹¹ Streng genommen müssten Geschwindigkeitsintervalle definiert werden, da die Geschwindigkeit kontinuierliche Werte annimmt. Der Einfachheit halber wird die Notation bei 1, 2, ..., k belassen.

Der Druck ist eine skalare Größe und das Vorkommen einer Vektorgröße passt nicht zur Definition einer Größe, die keine Anhängigkeit von einem Koordinatensystem haben soll. Wird hingegen die Gasteilchengeschwindigkeit quadriert, ist diese Anforderung erfüllt:

$$\vec{u}^2 = u_x^2 + u_y^2 + u_z^2. \quad (\text{A-13})$$

Da ein Gas, das nicht strömt, keine bevorzugte Raumrichtung hat muss die gemittelte Geschwindigkeitsverteilung isotrop sein ($\langle u_x^2 \rangle = \langle u_y^2 \rangle = \langle u_z^2 \rangle$), somit lässt sich (A-13) wie folgt schreiben:

$$\langle \vec{u}^2 \rangle = \langle u_x^2 \rangle + \langle u_y^2 \rangle + \langle u_z^2 \rangle = 3 \langle u_x^2 \rangle, \quad (\text{A-14})$$

und eingesetzt in Formel (A-12) ergibt dies die *mikroskopische Definition des Drucks* eines idealen Gases nach Bernoulli:

$$p = \frac{1}{3} \frac{N}{V} m \langle \vec{u}^2 \rangle. \quad (\text{A-15})$$

Der Druck ist proportional zur mittleren Geschwindigkeit der Gasteilchen im Quadrat, da mit steigender Geschwindigkeit die Anzahl und die Stärke (P) der Stöße zunimmt.

Aus der Mechanik ist bekannt, dass die kinetische Energie eines Teilchens durch $E_{kin} = 1/2 m \vec{u}^2$ beschrieben ist. Deshalb kann (A-15) auch folgendermaßen geschrieben werden:

$$p V = \frac{2}{3} N \langle E_{kin} \rangle. \quad (\text{A-16})$$

Ein Vergleich von Formel (A-16) und (2-6b) zeigt, dass die kinetische Energie wie folgt beschrieben werden kann:

$$\langle E_{kin} \rangle = \frac{3}{2} k_B T. \quad (\text{A-17})$$

Gleichung (A-17) wird auch *mikroskopische Definition der Temperatur* genannt. Die Gasteilchen besitzen folglich immer eine bestimmte mittlere kinetische Energie, mit der Ausnahme des absoluten Temperatur Nullpunkts. Das wiederum impliziert, dass die Temperatur mit einer mikroskopischen Bewegung verknüpft ist, der sogenannten Wärmebewegung.

A.2 Messdaten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors

Tabelle A.2-1: Daten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors

	Messwert	Max.	Min.	Max.-Min.	Avg.
Messung Kal1	φ_{O_2} in Vol.-% – Sensor	21,20	21,06	0,147	21,18
	φ_{O_2} in Vol.-% – korrigiert	20,84	20,81	0,0263	20,82
	ϑ in °C	34,9	33,1	1,71	34,6
	p in Pa	100755	99358	1396	100589
	φ in %	87,7	76,3	11,45	85,3
Messung Kal2	φ_{O_2} in Vol.-% – Sensor	21,31	21,22	0,092	21,28
	φ_{O_2} in Vol.-% – korrigiert	20,92	20,87	0,0450	20,90
	ϑ in °C	30,4	29,4	0,99	30,2
	p in Pa	99613	99055	557	99475
	φ in %	99,5	95,6	3,93	98,0
Messung Kal3	φ_{O_2} in Vol.-% – Sensor	21,10	21,06	0,045	21,09
	φ_{O_2} in Vol.-% – korrigiert	20,87	20,84	0,0305	20,86
	ϑ in °C	23,3	23,0	0,34	23,2
	p in Pa	96733	96543	189	96681
	φ in %	99,5	98,0	1,44	99,0

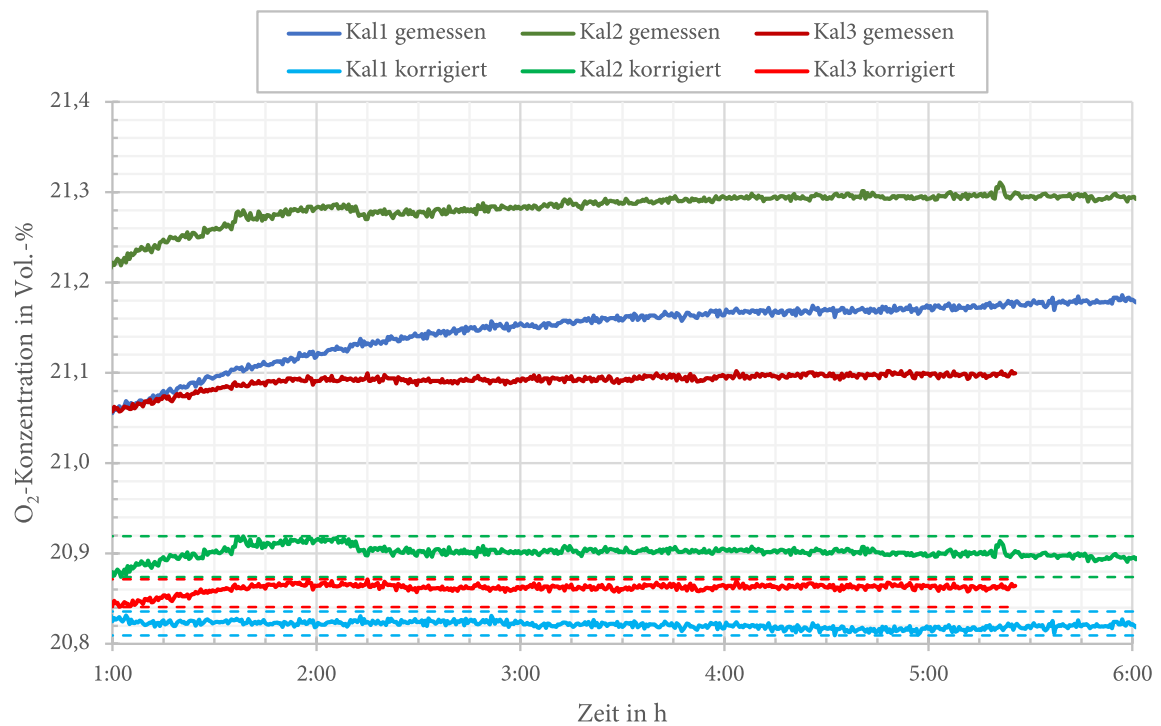


Abbildung A.2-1: Messdaten der Kalibrierung des Sauerstoffsensors

Die erste Kalibrierungsmessung, durchgeführt bei einer Durchschnittstemperatur von 34,6 °C ist blau, die zweite bei 30,2 °C grün und die dritte bei 23,2 °C rot dargestellt. Die dunklen Linien zeigen die vom Sensor gemessenen Volumenanteile des Sauerstoffs, die hellen Linien die nach Gleichung (3-2) korrigierten Werte.

A.3 Regressionen der Abmaße der Schneckenschale

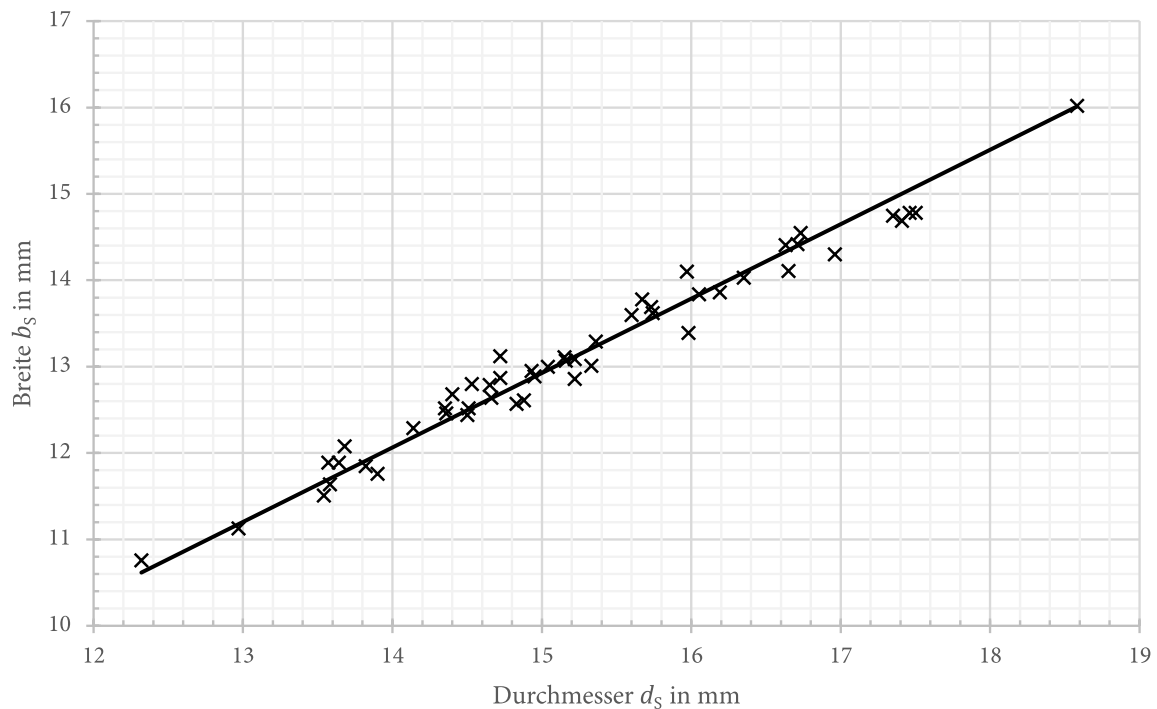


Abbildung A.3-1: Lineare Regression der Schalenbreite

Schalenbreite b_S in Abhängigkeit des Schalendurchmessers d_S von *T. pisana*. Mit angepasster linearer Regression durch den Ursprung als Linie und die einzelnen Messdaten als Kreuze dargestellt. Die lineare Regression entspricht Formel (4-1).

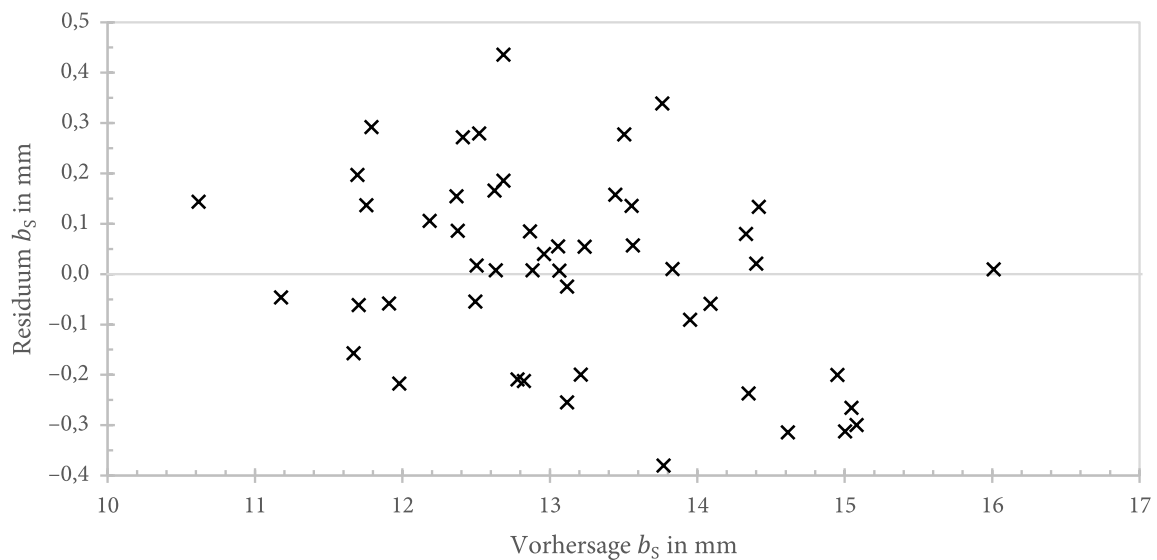


Abbildung A.3-2: Residuenplot der linearen Regression der Schalenbreite

Residuenplot der linearen Regression der Schalenbreite b_S in Abhängigkeit des Schalendurchmessers d_S nach Formel (4-1). Einzelne Residuen sind als Kreuze dargestellt.

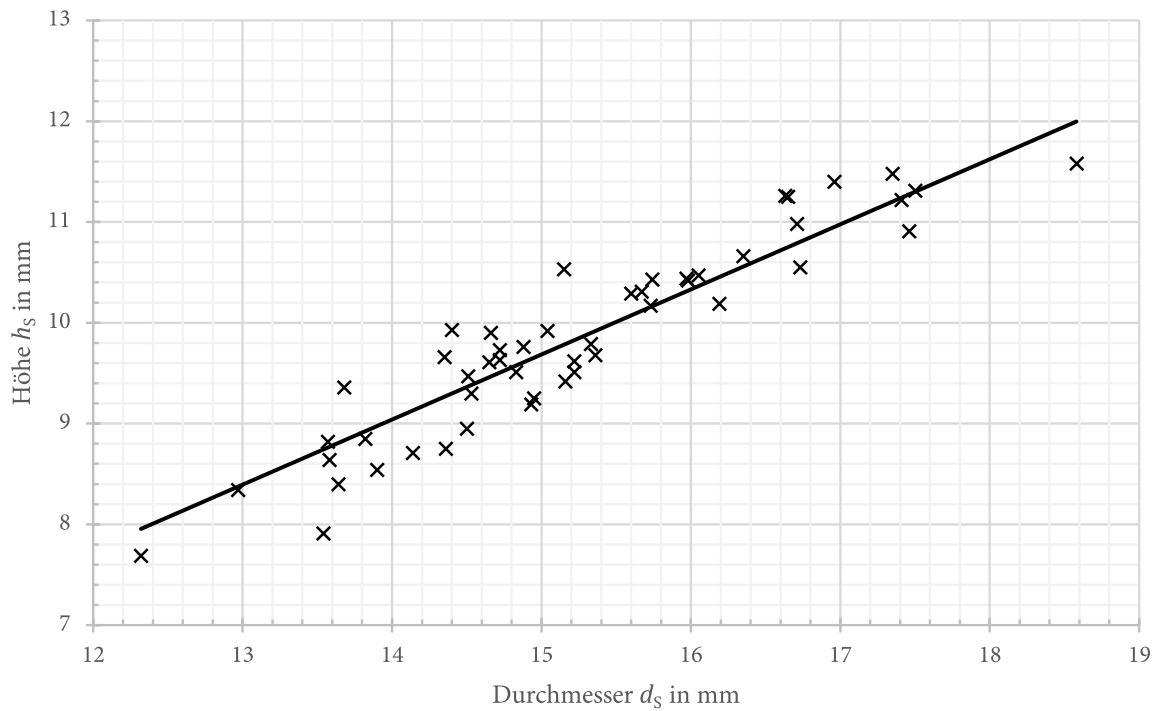


Abbildung A.3-3: Lineare Regression der Schalenhöhe

Schalenhöhe h_s in Abhängigkeit des Schalendurchmessers d_s von *T. pisana*. Mit angepasster linearer Regression durch den Ursprung als durchgezogene Linie und die einzelnen Messdaten als Kreuze dargestellt. Die lineare Regression entspricht Formel (4-2).

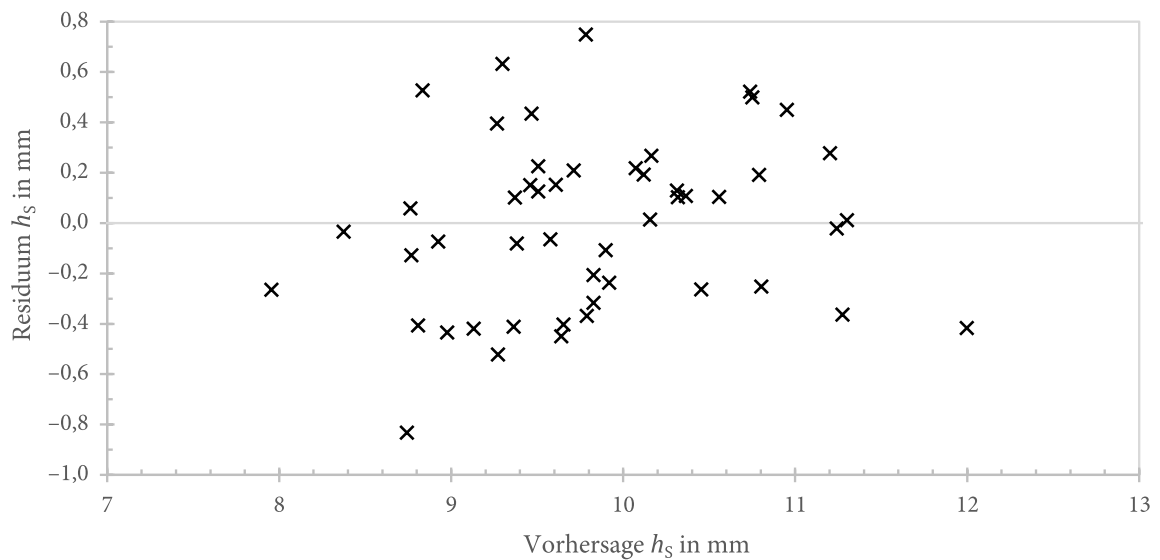


Abbildung A.3-4: Residuenplot der linearen Regression der Schalenhöhe

Residuenplot der linearen Regression der Schalenhöhe h_s in Abhängigkeit des Schalendurchmessers d_s nach Formel (4-2). Einzelne Residuen sind als Kreuze dargestellt.

A.4 Regression Durchmesser und Gesamtmasse

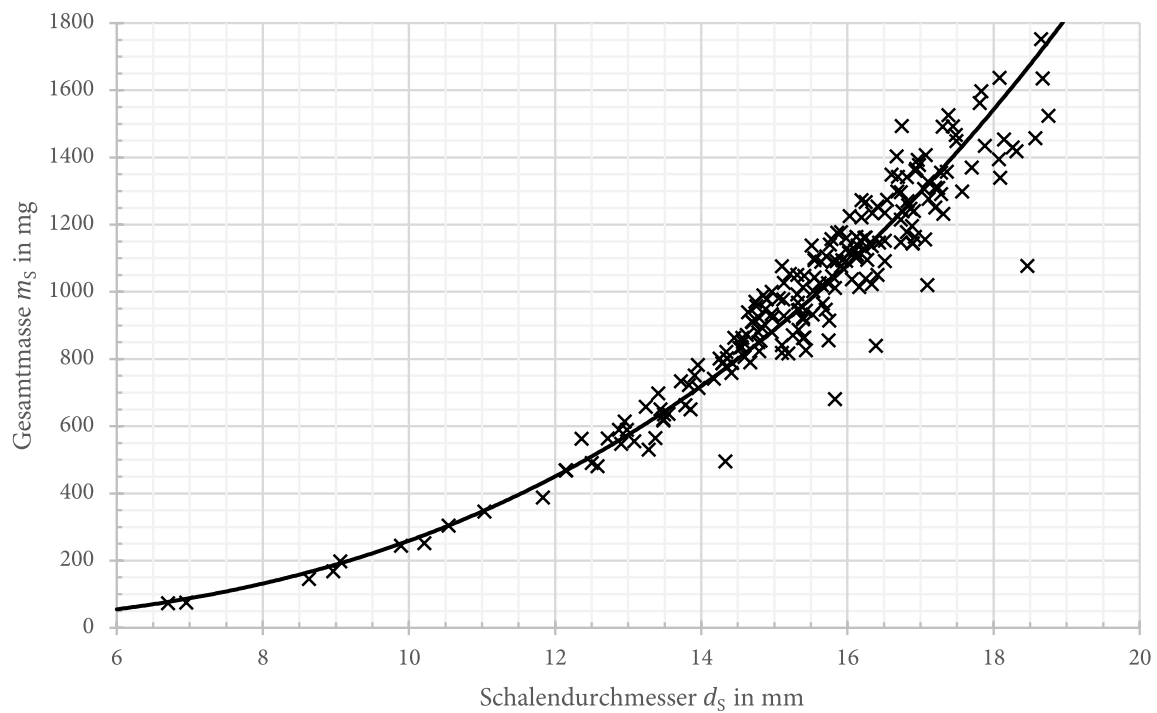


Abbildung A.4-1: Regression der Gesamtmasse der Schnecken

Gesamtmasse m_S in Abhängigkeit des Schalendurchmessers d_S von *T. pisana*. Mit einer Potenzregression als durchgezogene Linie und die einzelnen Messdaten als Kreuze dargestellt. Die Regression entspricht Formel (4-9).

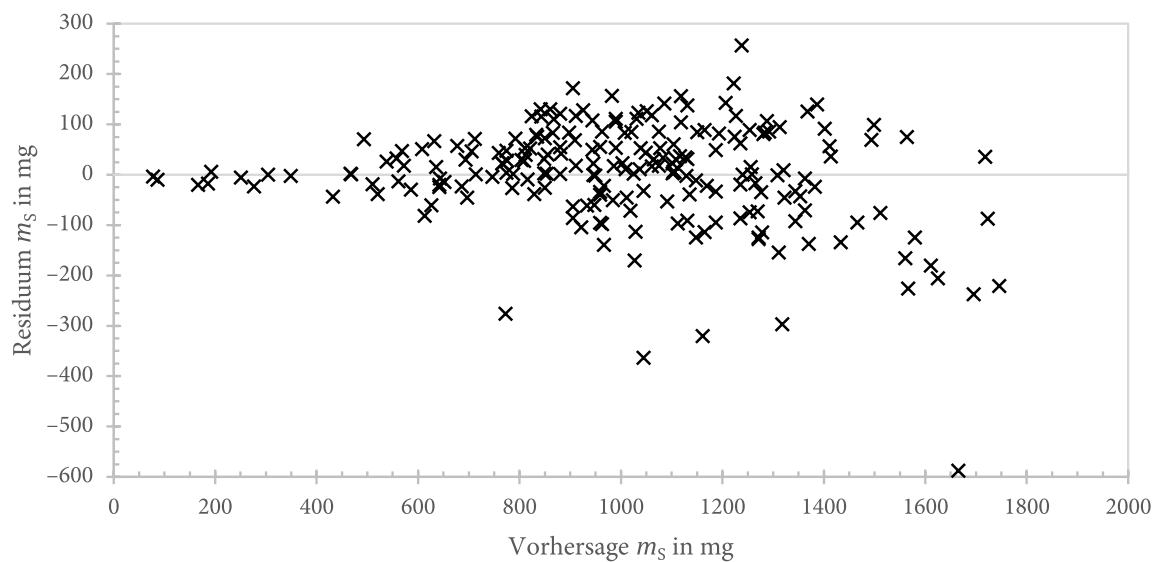


Abbildung A.4-2: Residuenplot der Regression der Gesamtmasse

Residuenplot der Potenzregression der Gesamtmasse der Schnecke (m_S) in Abhängigkeit des Schalendurchmessers (d_S) nach Formel(4-9). Einzelne Residuen sind als Kreuze dargestellt.

A.5 Regression schalenfreie Masse und Gesamtmasse

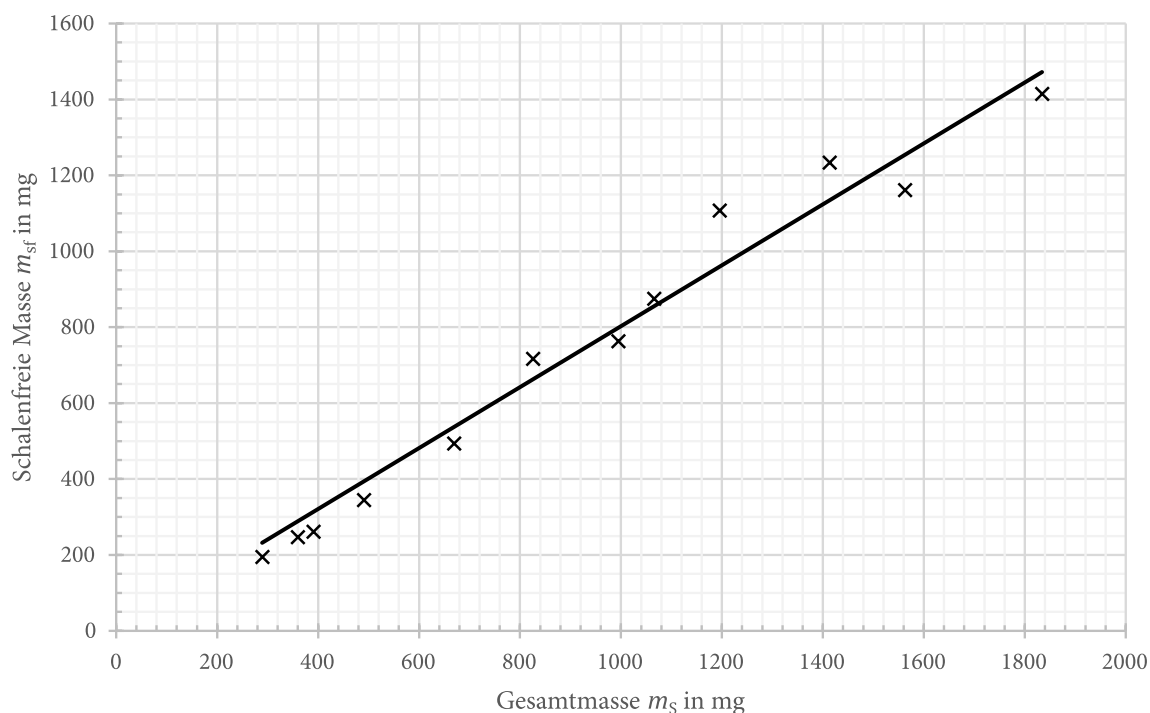


Abbildung A.5-1: Lineare Regression der schalenfreien Masse

Schalenfreie Masse m_{sf} in Abhängigkeit der Gesamtmasse m_S von *T. pisana*. Mit angepasster linearer Regression durch den Ursprung als Linie und die einzelnen Messdaten als Kreuze dargestellt. Die lineare Regression entspricht Formel (4-10).

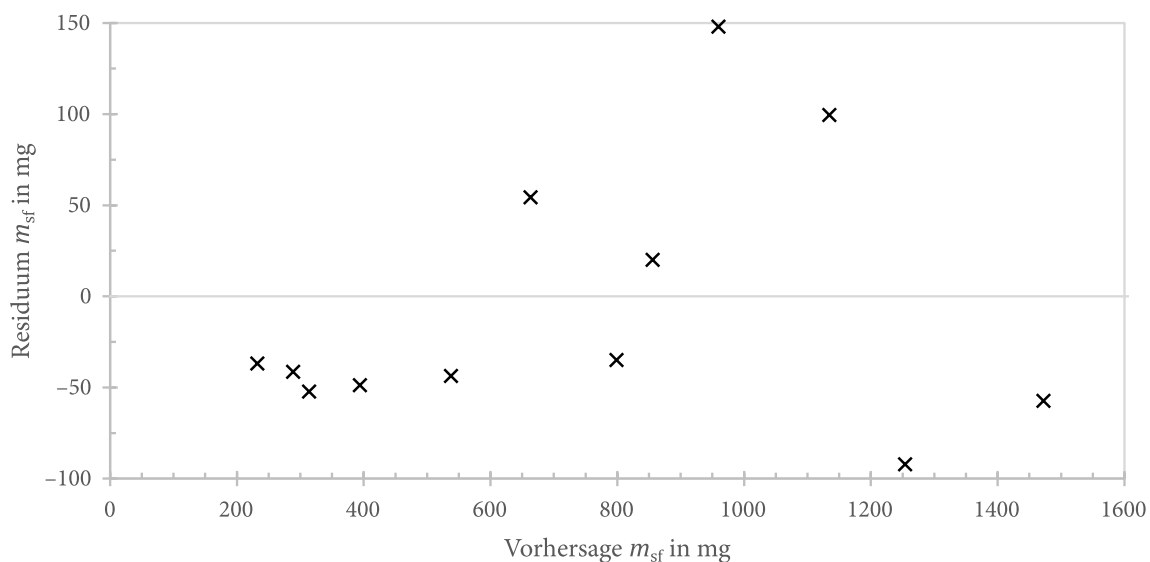


Abbildung A.5-2: Residuenplot der linearen Regression der schalenfreien Masse

Residuenplot der linearen Regression der schalenfreien Masse m_{sf} in Abhängigkeit der Gesamtmasse m_S nach Formel (4-10). Einzelne Residuen sind als Kreuze dargestellt.

A.6 Höhenabhängige Messungen im Habitat

Tabelle A.6-1: Höhenabhängige Messungen im Habitat

Im Raum Modène (Frankreich) zwischen dem 24. und dem 26. Mai 2010.

Messung	Höhe in mm	ϑ_E in °C	v_{air} in m s ⁻¹	Messung	Höhe in mm	ϑ_E in °C	v_{air} in m s ⁻¹
M1 24.05.2010 – 12:30 Modène Weinberg 44,1029° N, 7,7330° O	0	42,6	0,00	M2 (24.05.2010 – 15:20) hinter Modène 44,1065° N, 5,1172° O	0	42,5	0,00
	10	33,1	0,15		10	37,0	0,13
	20	32,5	0,23		20	34,8	0,12
	50	31,1	0,41		50	34,2	0,25
	100	30,0	0,24		100	33,5	0,57
	250	29,7	0,47		250	32,2	0,35
	500	29,0	1,18		500	31,3	0,66
	1000	28,7	0,91		1000	30,1	0,84
M3 (25.05.2010 – 10:40) St. Pierre 44,1009° N, 5,1385° O	0	39,2	0,00	M4 (25.05.2010 – 12:35) Mormoiron 44,0672° N, 5,1840° O	0	37,7	0,00
	10	33,0	0,10		10	33,8	0,14
	20	29,9	0,06		20	31,8	0,25
	50	28,8	0,08		50	30,3	0,35
	100	27,8	0,22		100	29,2	0,20
	250	27,0	0,35		250	28,2	0,26
	500	27,1	0,66		500	29,2	0,64
	1000	26,5	0,00		1000	27,5	1,58
M5 (26.05.2010 – 10:20) Mazan, Bon Remède 44,0442° N, 5,1369° O	0	33,6	0,00	M6 (26.05.2010 – 12:00) Feld hinter Mazan 44,0662° N, 5,1347° O	0	44,6	0,00
	10	31,5	0,04		10	34,8	0,20
	20	30,6	0,15		20	33,1	0,23
	50	29,8	0,43		50	32,1	0,42
	100	29,1	0,60		100	30,4	0,62
	250	27,2	1,22		250	29,3	0,57
	500	26,7	1,92		500	28,6	2,93
	1000	25,2	1,70		1000	28,5	2,86

Tabelle A.6-2: Beschreibung der Temperatur und der Luftgeschwindigkeit im Habitat

Koeffizienten zur Beschreibung der Temperaturänderung und der Luftgeschwindigkeit im Habitat durch Exponentialfunktionen und die ermittelten R^2 -Werte.

Messung	Regression $\Delta T(h)$			Regression $v(h)$		
	$h_{0,T}$ in mm	$C_{h,T}$ in K ⁻¹	R^2 -	$h_{0,v}$ in mm	$C_{h,v}$ in s m ⁻¹	R^2 -
M1	8,9992	-0,97042	0,961	15,692	3,6734	0,711
M2	7,2424	-0,71813	0,972	10,369	5,5094	0,824
M3	5,1095	-0,68096	0,839	15,068	6,8731	0,878
M4	6,6935	-0,71998	0,865	30,805	2,4753	0,555
M5	12,189	-0,73313	0,982	15,992	2,1542	0,920
M6	7,6014	-0,68138	0,959	28,101	1,1633	0,711

A.7 Wärmekapazität idealer Gase

$$C_{M,p}^{\text{id}} = B_C + (C_C - B_C) \tau^2 \left[1 - \frac{A_C}{A_C + T} (D_C + E_C \tau + F_C \tau^2 + G_C \tau^3) \right], \quad (\text{A-18})$$

mit $\tau = T/(A_C + T)$ beschreibt die spezifische molare Wärmekapazität von idealen Gasen nach (VDI-Wärmeatlas, 2013) in $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ bei gegebener Temperatur T in K. In Tabelle A.7-1 sind die Konstanten zur Berechnung der spezifischen molaren Wärmekapazität von trockener Luft und Wasserdampf dargestellt.

Tabelle A.7-1: Konstanten zur Beschreibung der spez. Wärmekapazität idealer Gase

Konstante	Luft	Wasserdampf	Konstante	Luft	Wasserdampf
A_C	2548,932	706,3032	E_C	49,8238	36,2723
B_C	3,5248	5,1703	F_C	-120,3466	-63,0965
C_C	-0,6366	-6,0865	G_C	98,8658	46,2085
D_C	-3,4281	-6,6011			

A.8 Dynamische Viskosität mit Literaturdaten

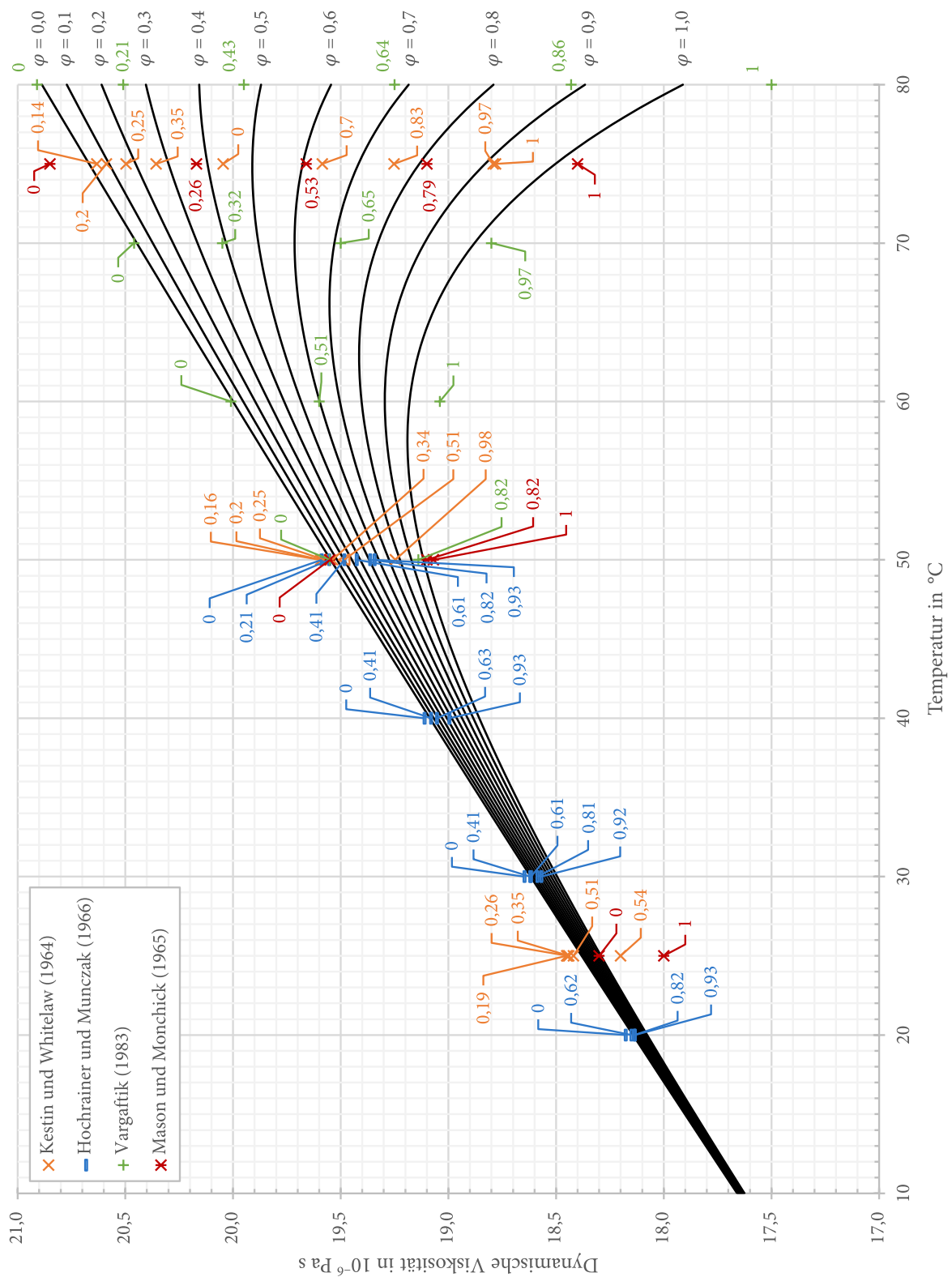


Abbildung A.8-1: Dynamische Viskosität feuchter Luft

Dargestellt sind verschiedene Zusammensetzungen feuchter Luft als schwarze Linie in Schritten von 0,1 sowie Literaturdaten.

A.9 Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung

Tabelle A.9-1: Sensitivitätsanalyse der atmosphärischen Gegenstrahlung

ϑ_E in °C	φ -	N -	ε_{cs}^{*1} -	ε_{sky}^{*2}					
				$\Gamma = 1,0$	$\Gamma = 0,8$	$\Gamma = 0,6$	$\Gamma = 0,4$	$\Gamma = 0,2$	$\Gamma = 0,0$
10	0,20	0,000	0,695	0,695	0,695	0,695	0,695	0,695	0,695
		0,125	0,695	0,733	0,726	0,718	0,710	0,703	0,695
		0,250	0,695	0,771	0,756	0,741	0,726	0,710	0,695
		0,375	0,695	0,809	0,787	0,764	0,741	0,718	0,695
	0,35	0,000	0,729	0,729	0,729	0,729	0,729	0,729	0,729
		0,125	0,729	0,763	0,756	0,750	0,743	0,736	0,729
		0,250	0,729	0,797	0,784	0,770	0,756	0,743	0,729
		0,375	0,729	0,831	0,811	0,790	0,770	0,750	0,729
	0,50	0,000	0,752	0,752	0,752	0,752	0,752	0,752	0,752
		0,125	0,752	0,783	0,777	0,771	0,765	0,759	0,752
		0,250	0,752	0,814	0,802	0,790	0,777	0,765	0,752
		0,375	0,752	0,845	0,827	0,808	0,790	0,771	0,752
20	0,05	0,000	0,653	0,653	0,653	0,653	0,653	0,653	0,653
		0,125	0,653	0,696	0,688	0,679	0,670	0,662	0,653
		0,250	0,653	0,740	0,722	0,705	0,688	0,670	0,653
		0,375	0,653	0,783	0,757	0,731	0,705	0,679	0,653
	0,20	0,000	0,735	0,735	0,735	0,735	0,735	0,735	0,735
		0,125	0,735	0,768	0,761	0,755	0,748	0,741	0,735
		0,250	0,735	0,801	0,788	0,775	0,761	0,748	0,735
		0,375	0,735	0,834	0,814	0,794	0,775	0,755	0,735
	0,35	0,000	0,772	0,772	0,772	0,772	0,772	0,772	0,772
		0,125	0,772	0,800	0,795	0,789	0,783	0,777	0,772
		0,250	0,772	0,829	0,817	0,806	0,795	0,783	0,772
		0,375	0,772	0,857	0,840	0,823	0,806	0,789	0,772
	0,50	0,000	0,797	0,797	0,797	0,797	0,797	0,797	0,797
		0,125	0,797	0,822	0,817	0,812	0,807	0,802	0,797
		0,250	0,797	0,847	0,837	0,827	0,817	0,807	0,797
		0,375	0,797	0,873	0,858	0,842	0,827	0,812	0,797
30	0,05	0,000	0,687	0,687	0,687	0,687	0,687	0,687	0,687
		0,125	0,687	0,726	0,718	0,710	0,702	0,694	0,687
		0,250	0,687	0,765	0,749	0,734	0,718	0,702	0,687
		0,375	0,687	0,804	0,781	0,757	0,734	0,710	0,687
	0,20	0,000	0,774	0,774	0,774	0,774	0,774	0,774	0,774
		0,125	0,774	0,802	0,797	0,791	0,785	0,780	0,774
		0,250	0,774	0,831	0,819	0,808	0,797	0,785	0,774
		0,375	0,774	0,859	0,842	0,825	0,808	0,791	0,774
	0,35	0,000	0,814	0,814	0,814	0,814	0,814	0,814	0,814
		0,125	0,814	0,837	0,832	0,828	0,823	0,818	0,814
		0,250	0,814	0,860	0,851	0,842	0,832	0,823	0,814
		0,375	0,814	0,884	0,870	0,856	0,842	0,828	0,814

Tabelle A.9-1 (Fortsetzung)

ϑ_E in °C	φ -	N -	ε_{cs}^{*1} -	ε_{sky}^{*2}					
				$\Gamma = 1,0$	$\Gamma = 0,8$	$\Gamma = 0,6$	$\Gamma = 0,4$	$\Gamma = 0,2$	$\Gamma = 0,0$
30	0,50	0,000	0,840	0,840	0,840	0,840	0,840	0,840	0,840
		0,125	0,840	0,860	0,856	0,852	0,848	0,844	0,840
		0,250	0,840	0,880	0,872	0,864	0,856	0,848	0,840
		0,375	0,840	0,900	0,888	0,876	0,864	0,852	0,840
40	0,05	0,000	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720	0,720
		0,125	0,720	0,755	0,748	0,741	0,734	0,727	0,720
		0,250	0,720	0,790	0,776	0,762	0,748	0,734	0,720
		0,375	0,720	0,825	0,804	0,783	0,762	0,741	0,720
	0,20	0,000	0,813	0,813	0,813	0,813	0,813	0,813	0,813
		0,125	0,813	0,837	0,832	0,827	0,823	0,818	0,813
		0,250	0,813	0,860	0,851	0,841	0,832	0,823	0,813
		0,375	0,813	0,883	0,869	0,855	0,841	0,827	0,813
	0,35	0,000	0,856	0,856	0,856	0,856	0,856	0,856	0,856
		0,125	0,856	0,874	0,870	0,866	0,863	0,859	0,856
		0,250	0,856	0,892	0,885	0,877	0,870	0,863	0,856
		0,375	0,856	0,910	0,899	0,888	0,877	0,866	0,856
	0,50	0,000	0,884	0,884	0,884	0,884	0,884	0,884	0,884
		0,125	0,884	0,899	0,896	0,893	0,890	0,887	0,884
		0,250	0,884	0,913	0,907	0,902	0,896	0,890	0,884
		0,375	0,884	0,928	0,919	0,910	0,902	0,893	0,884

*¹ berechnet nach Formel (4-33)*² berechnet nach Formel (4-32)

A.10 Messdaten des O₂-Verbrauchs

Tabelle A.10-1: Messdaten des Sauerstoffverbrauchs

Als Ausreißer identifizierte Messwerte (M22 und M28) sind rot markiert.

	M	d_s	m_{sf}	$\vartheta \pm SD$	$\varphi \pm SD$	$p \pm SD$	$\dot{n}_{O_2}$ in 10 ⁻⁹ mol s ⁻¹		Aktivität
		in mm	in mg	in °C	in %	in Pa	inaktiv	aktiv	
23 °C	11	13,63	625,1	23,86 ± 0,13	89,7 ± 6,9	96653 ± 125	1,190	1,628	Ja
	12	18,64	1413	26,36 ± 0,05	95,2 ± 0,3	96634 ± 25	0,989	-	Ja
	13	11,79	339,5	23,42 ± 0,07	88,4 ± 0,4	96582 ± 47	0,395	2,163	Ja
	14	15,65	933,4	23,34 ± 0,05	96,7 ± 0,1	97240 ± 4	0,929	-	Ja
	15	12,14	372,4	23,42 ± 0,09	92,8 ± 3,0	97374 ± 31	0,626	0,784	Ja
	16	17,15	1140	23,39 ± 0,06	94,6 ± 0,1	97456 ± 15	1,492	-	Ja
	17	16,04	997,1	23,52 ± 0,05	88,8 ± 0,6	97176 ± 17	0,928	1,405	Ja ^{*1}
	18	18,33	1121	23,43 ± 0,08	95,7 ± 0,2	97445 ± 16	1,097	-	Ja ^{*1}
	19	10,51	254,4	23,50 ± 0,10	94,7 ± 1,5	97028 ± 44	0,440	1,198	Ja
	20	14,51	668,3	23,26 ± 0,10	91,6 ± 0,6	97171 ± 37	0,827	-	Nein
27 °C	1	13,17	537,1	27,61 ± 0,17	94,5 ± 0,2	97674 ± 73	0,893	-	Ja
	2	18,36	1265	27,61 ± 0,05	90,8 ± 0,6	97900 ± 12	1,031	-	Nein
	3	10,56	238,0	27,72 ± 0,05	80,7 ± 1,3	97376 ± 33	0,255	-	Nein
	4	18,34	1210	27,73 ± 0,12	77,6 ± 1,5	96898 ± 87	0,639	-	Nein
	5	12,13	373,8	27,34 ± 0,06	76,0 ± 1,6	96392 ± 22	0,543	-	Nein
	6	17,21	1140	27,71 ± 0,05	86,6 ± 2,0	97787 ± 50	0,960	-	Ja
	7	11,13	257,0	27,62 ± 0,07	84,7 ± 1,3	97619 ± 110	0,379	-	Ja
	8	14,16	671,6	27,38 ± 0,06	90,8 ± 1,8	97666 ± 29	0,915	-	Ja
	9	15,37	830,0	27,50 ± 0,12	88,8 ± 1,3	97574 ± 118	1,003	4,077	Ja
	10	18,11	1262	27,41 ± 0,09	95,9 ± 0,5	97777 ± 30	1,232	-	Ja
31 °C	21	12,86	477,6	31,96 ± 0,12	83,3 ± 2,2	98788 ± 150	0,489	-	Nein
	22	16,49	1182	31,42 ± 0,15	97,8 ± 0,1	98707 ± 41	1,556	-	Ja
	23	14,69	695,8	31,45 ± 0,09	96,6 ± 0,7	98456 ± 62	0,680	-	Nein
	24	18,12	1282	31,32 ± 0,08	96,1 ± 0,2	98831 ± 29	1,134	2,436	Ja
	25	11,80	343,6	31,25 ± 0,08	97,1 ± 0,1	98338 ± 55	0,509	1,484	Ja
	26	17,13	1207	31,28 ± 0,14	97,7 ± 0,0	98340 ± 9	0,836	2,343	Ja
	27	13,46	507,3	31,26 ± 0,10	97,6 ± 0,9	98167 ± 49	0,659	-	Nein
	28	18,34	1373	31,13 ± 0,12	94,8 ± 1,2	99349 ± 45	2,327	-	Nein
	29	10,02	205,9	31,06 ± 0,11	89,2 ± 1,2	99051 ± 64	0,247	-	Ja
	30	16,15	1027	31,12 ± 0,09	98,6 ± 0,0	99512 ± 21	0,875	3,904	Ja
35 °C	31	10,08	226,4	35,38 ± 0,17	84,6 ± 1,9	99309 ± 95	0,360	-	Nein
	32	17,84	1106	35,18 ± 0,05	93,6 ± 1,2	99919 ± 17	0,782	-	Ja
	33	13,84	548,3	35,31 ± 0,05	84,6 ± 1,8	99980 ± 101	0,262	-	Ja
	34	18,12	1160	35,07 ± 0,12	75,9 ± 2,2	99287 ± 143	0,848	-	Nein
	35	12,76	411,6	35,49 ± 0,06	75,5 ± 2,7	99690 ± 129	0,372	-	Nein
	36	18,67	1270	35,35 ± 0,05	97,5 ± 0,5	100667 ± 16	0,852	-	Ja
	37	14,75	674,6	35,46 ± 0,07	82,2 ± 1,6	99765 ± 61	0,365	-	Nein
	38	16,62	963,8	34,93 ± 0,06	78,3 ± 1,5	97739 ± 88	0,592	-	Nein
	39	15,25	816,4	35,37 ± 0,12	67,5 ± 1,1	96460 ± 108	0,452	-	Ja ^{*1}
	40	11,42	261,6	34,92 ± 0,09	72,5 ± 0,6	96361 ± 67	0,228	-	Nein

^{*1} Die Aktivität der Schnecken wurde anhand des Anstiegs der relativen Luftfeuchtigkeit in der Messkammer bestimmt.

A.11 Spezifischer Sauerstoffverbrauch in der Literatur

Tabelle A.11-1: Mittlerer spezifischer Sauerstoffverbrauch in der Literatur

Species	Mittlerer spez. O ₂ -Verbrauch ^{*1} in 10 ⁻¹² mol s ⁻¹ mg ⁻¹	Bedingungen ^{*2}	Referenz
<i>Theba pisana</i>	1,263 (1,014)	23 °C, inaktiv, RH: ✓	Vorliegende Ausarbeitung
	1,140 (0,915)	27 °C, inaktiv, RH: ✓	
	1,081 (0,868)	31 °C, inaktiv, RH: ✓	
	0,766 (0,615)	35 °C, inaktiv, RH: ✓	
<i>Helix pomatia</i>	0,946 (0,751)	15 °C, m _{sf} , RH: NA	Liebsch (1929)
<i>Cepaea hortensis</i>	0,940 (0,724)	15 °C, m _{sf} , RH: NA	
<i>Cepaea vindobonensis</i>	1,443 (1,178)	20 °C, m _{sf} und m, RH: X	Bertalanffy und Müller (1943)
<i>Helicella candicans</i>	2,058 (1,177)	23 °C, m _{sf} und m, RH: X	Kienle und Ludwig (1956)
<i>Zebrina detrita</i>	0,594 (0,469)	23 °C, m _{sf} und m, RH: X	
<i>Helix pomatia</i>	3,118 (2,476)	20 °C, inaktiv, m _{sf} , RH: X	Wesemeier (1960)
<i>Cepaea nemoralis</i>	2,079 (1,601)	20 °C, inaktiv, m _{sf} , RH: X	
<i>Arianta arbustorum</i>	2,968 (2,285)	20 °C, aktiv, m, RH: X	Nopp (1965)
	2,961 (2,280)	25 °C, aktiv, m, RH: X	
	3,232 (2,489)	30 °C, aktiv, m, RH: X	
<i>Hygromia striolata</i>	0,221 (0,181) / 0,215 (0,177)	5 °C, 10 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	Mason (1971)
	0,415 (0,341) / 0,423 (0,347)	10 °C, 10 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	
	0,493 (0,404) / 0,506 (0,415)	15 °C, 10 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	
<i>Discus rotundatus</i>	0,401 (0,329) / 0,288 (0,236)	5 °C, 5 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	
	0,509 (0,417) / 0,554 (0,454)	10 °C, 5 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	
	0,870 (0,713) / 0,766 (0,629)	15 °C, 5 / 15 °C akkl. ^{*3} , m, RH: X	
<i>Rabdotus schiedeanus</i>	0,075 (0,047)	25 °C, m _{sf} , RH: 10 %	Riddle (1975)
	0,320 (0,201)	25 °C, m _{sf} , RH: 73 %	
	0,530 (0,334)	25 °C, m _{sf} , RH: 90 %	
<i>Otala lactea</i>	0,284 (0,162)	20 °C, dorm., m _{sf} , m, RH: 10–25 %	Herreid (1977)
	1,013 (0,577)	20 °C, aktiv, m _{sf} , m, RH: 85 %	

Tabelle A.11-1 (Fortsetzung)

Spezies	Mittlerer spez. O ₂ -Verbrauch ^{*1} in 10 ⁻¹² mol s ⁻¹ mg ⁻¹	Bedingungen ^{*2}	Referenz
<i>Rabdotus schiedeanus</i>	0,032 (0,020) / 0,120 (0,076)	20 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	Riddle (1977)
	0,081 (0,051) / 0,218 (0,137)	25 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	0,062 (0,039) / 0,222 (0,140)	30 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	0,070 (0,044) / 0,127 (0,080)	35 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	0,114 (0,072) / 0,108 (0,068)	40 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
<i>Helix aspersa</i>	0,314 (0,276) / 0,487 (0,428)	20 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	Dallas <i>et al.</i> (1991)
	0,271 (0,238) / 0,569 (0,500)	25 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	0,340 (0,298) / 0,345 (0,304)	30 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	0,577 (0,507) / 0,284 (0,250)	35 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
	1,051 (0,924) / 0,528 (0,464)	40 °C, <i>m_{sf}</i> , RH: 10 / 60 %	
<i>Trigonephrus</i> sp.	0,854 (0,376) 0,291 (0,128)	15 °C, aktiv, <i>m</i> , RH: X 25 °C, dorm., <i>m</i> , RH: X	Dallas <i>et al.</i> (1991)
<i>Helix aspersa</i>	0,837 (0,736) 0,741 (0,652)	15 °C, aktiv, <i>m</i> , RH: X 25 °C, dorm., <i>m</i> , RH: X	
<i>Xeropicta derbentina</i>	0,701 (0,561) / 0,830 (0,664) / 1,008 (0,806)	25 °C, dorm., Gr. 1–3 ^{*4} , <i>m_{sf}</i> , RH: X	Fischbach <i>et al.</i> (2021)

^{*1}Die Werte außerhalb der Klammern beziehen sich auf die Masse ohne Schale, die Werte innerhalb der Klammern auf die Gesamtmasse der Schnecken mit Schale: *m_{sf}* (*m*).

^{*2}Bedingungen unter denen die Messungen durchgeführt worden sind und worauf sich die Messwerte des Sauerstoffverbrauchs beziehen: Schalenfreie Masse (*m_{sf}*) oder Gesamtmasse (*m*). Falls angegeben, wird ergänzt ob die Tiere während des Experiments aktiv oder inaktiv/ruhend (dorm.) waren und ob für die Werte der rel. Luftfeuchtigkeit: Keine Daten verfügbar waren (NA), gemessen oder nicht gemessen wurden (✓**X**) und die Werte in %, falls angegeben.

^{*3}Die Schnecken wurden vor den Messungen bei verschiedenen Temperaturen akklimatisiert.

^{*4}Die Schnecken aus den Messungen von Fischbach *et al.* (2021) werden anhand ihres Schalendurchmessers in drei verschiedene Gruppen unterteilt. Gruppe 1 mit einem Durchmesser von 6,5–8,5 mm, Gruppe 2 mit 9,0–10,0 mm und Gruppe 3 mit 10,0–12,5 mm.

A.12 Messdaten der Verdunstungsmasse

Tabelle A.12-1: Messdaten der Verdunstungsmasse

Messung	$\dot{E}$ in 10^{-6} mg s $^{-1}$	m_{sf} in mg	$d_S \pm SD$ in mm	A_{sa} in mm ^{2}	$\vartheta \pm SD$ in °C	$\varphi \pm SD$ in %	$v_{air} \pm SD$ in m s $^{-1}$
M13	3,472	577,6	13,58 $\pm$ 0,18	33,27	23,00 $\pm$ 0,06	67,55 $\pm$ 0,37	1,07 $\pm$ 0,24
M16	3,508	1172	17,05 $\pm$ 0,16	52,48	23,00 $\pm$ 0,06	67,57 $\pm$ 0,42	1,03 $\pm$ 0,23
M15	63,00	456,1	12,78 $\pm$ 0,16	29,5	23,01 $\pm$ 0,02	41,64 $\pm$ 0,78	1,03 $\pm$ 0,25
M14	62,94	1079	16,59 $\pm$ 0,22	49,66	23,01 $\pm$ 0,02	41,52 $\pm$ 0,77	1,05 $\pm$ 0,24
M08	5,465	504,3	12,88 $\pm$ 0,35	29,96	27,00 $\pm$ 0,05	67,93 $\pm$ 0,28	1,18 $\pm$ 0,27
M07	9,992	1147	17,03 $\pm$ 0,17	52,34	27,00 $\pm$ 0,04	67,93 $\pm$ 0,20	1,19 $\pm$ 0,27
M06	116,0	507,7	12,99 $\pm$ 0,19	30,45	27,00 $\pm$ 0,06	41,84 $\pm$ 1,85	1,21 $\pm$ 0,27
M05	151,2	1011	16,45 $\pm$ 0,24	48,87	27,00 $\pm$ 0,02	41,60 $\pm$ 1,01	1,20 $\pm$ 0,27
M04	2,773	574,4	13,52 $\pm$ 0,24	32,99	31,00 $\pm$ 0,01	67,63 $\pm$ 0,07	1,23 $\pm$ 0,29
M03	20,69	1179	17,04 $\pm$ 0,25	52,42	31,00 $\pm$ 0,01	67,64 $\pm$ 0,08	1,23 $\pm$ 0,29
M02	57,28	540,7	13,09 $\pm$ 0,36	30,94	31,00 $\pm$ 0,02	39,26 $\pm$ 0,06	1,27 $\pm$ 0,30
M01	36,44	1163	17,02 $\pm$ 0,19	52,32	31,00 $\pm$ 0,02	39,26 $\pm$ 0,11	1,24 $\pm$ 0,29
M11	3,793	478,5	12,84 $\pm$ 0,20	29,77	35,00 $\pm$ 0,01	69,17 $\pm$ 0,06	1,27 $\pm$ 0,27
M12	11,03	1089	16,76 $\pm$ 0,27	50,68	35,00 $\pm$ 0,01	69,17 $\pm$ 0,05	1,25 $\pm$ 0,26
M10	16,44	558,2	13,49 $\pm$ 0,23	32,84	35,00 $\pm$ 0,02	39,23 $\pm$ 0,02	1,24 $\pm$ 0,27
M09	20,49	1015	16,39 $\pm$ 0,24	48,47	35,00 $\pm$ 0,02	39,23 $\pm$ 0,01	1,19 $\pm$ 0,27

Tabelle A.12-1 (Fortsetzung)

Messung	$\dot{E}$ in $10^{-6} \text{ mg s}^{-1}$	m_{sf} in mg	$d_s \pm \text{SD}$ in mm	A_{sa} in mm^2	$\vartheta \pm \text{SD}$ in $^{\circ}\text{C}$	$\varphi \pm \text{SD}$ in %	$v_{\text{air}} \pm \text{SD}$ in m s^{-1}
M30	12,48	480,5	$12,77 \pm 0,16$	29,46	$23,00 \pm 0,06$	$67,93 \pm 0,95$	0
M29	16,90	1047	$16,80 \pm 0,11$	50,93	$23,00 \pm 0,05$	$67,19 \pm 1,24$	0
M28	35,2	485,7	$13,08 \pm 0,08$	30,89	$23,01 \pm 0,06$	$43,97 \pm 3,32$	0
M19	59,30	1025	$16,37 \pm 0,15$	48,39	$23,01 \pm 0,06$	$42,45 \pm 2,89$	0
M20	3,793	558,7	$13,36 \pm 0,15$	32,22	$27,00 \pm 0,05$	$67,99 \pm 0,86$	0
M21	15,87	1068	$16,66 \pm 0,15$	50,12	$27,00 \pm 0,03$	$67,88 \pm 0,84$	0
M18	33,99	594,2	$13,71 \pm 0,13$	33,94	$27,00 \pm 0,05$	$43,27 \pm 2,08$	0
M17	45,10	1173	$17,09 \pm 0,16$	52,7	$27,00 \pm 0,03$	$42,00 \pm 2,27$	0
M24	1,217	475,7	$12,95 \pm 0,10$	30,25	$31,00 \pm 0,01$	$67,63 \pm 0,36$	0
M25	8,843	1108	$17,06 \pm 0,18$	52,53	$31,00 \pm 0,01$	$67,63 \pm 0,36$	0
M22	13,20	550,5	$13,64 \pm 0,12$	33,59	$31,00 \pm 0,02$	$39,37 \pm 0,37$	0
M23	25,23	1064	$16,93 \pm 0,15$	51,75	$31,00 \pm 0,02$	$39,15 \pm 0,40$	0
M32	4,052	493,8	$12,98 \pm 0,14$	30,4	$35,00 \pm 0,01$	$69,35 \pm 0,31$	0
M31	13,86	1059	$16,96 \pm 0,14$	51,9	$35,00 \pm 0,01$	$68,97 \pm 0,44$	0
M27	15,15	545,1	$13,71 \pm 0,12$	33,95	$35,00 \pm 0,02$	$39,24 \pm 0,22$	0
M26	26,53	1026	$16,28 \pm 0,13$	47,86	$35,00 \pm 0,02$	$39,22 \pm 0,25$	0

A.13 Verdunstungsraten in der Literatur

Tabelle A.13-1: Verdunstungsraten verschiedener Schneckenarten in der Literatur

Spezies	Mittlere Verdunstungs-rate ^{*1} in 10 ⁻⁶ mg s ⁻¹	Mittlere spez. Verdunstungs-rate ^{*2} in 10 ⁻⁹ mg s ⁻¹ mg ⁻¹	Bedingungen ^{*3}	Referenz
<i>Theba pisana</i>	63,0 (8,20) / 3,49 (0,399)	98,2 / 4,50	23 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$	Vorliegende Ausarbeitung
	134 (17,6) / 7,73 (0,94)	189 / 9,77	27 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$	
	46,9 (5,45) / 11,7 (1,34)	68,6 / 11,2	31 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$	
	18,5 (2,35) / 7,41 (0,964)	24,8 / 9,03	35 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 1,3 \text{ m s}^{-1}$	
	47,7 (6,25) / 14,7 (1,92)	65,2 / 21,1	23 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$	
	39,5 (4,47) / 9,83 (1,21)	47,8 / 10,8	27 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$	
	19,2 (2,38) / 5,03 (0,635)	23,8 / 5,27	31 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$	
<i>Pleuroxia</i> sp. und <i>Pupoides adalaidae</i>	20,8 (2,65) / 8,95 (1,15)	26,8 / 10,6	35 °C, inakt., RH: 40 / 70 %, $v_{\text{air}} \approx 0 \text{ m s}^{-1}$	Warburg (1965)
	2,14	-	20 °C, RH: 49,2 %, dorm., Eph., 8 h	
	2,57	-	25 °C, RH: 62,1 %, dorm., Eph., 8 h	
	3,32	-	30 °C, RH: 71,7 %, dorm., Eph., 8 h	
	5,82 / 4,20	-	35 °C, RH: dry air / 78,3 %, dorm., Eph., 8 h	
<i>Cepaea nemoralis</i> <i>Cepaea hortensis</i> <i>Ariantia arbustorum</i>	7,10	-	40 °C, RH: dry air, dorm., Eph., 8 h	Cameron (1970b)
	199 / 2264	92,5 / 1011		
	181 / 1457	121 / 990	28 °C, RH: 60–70%, inakt. / akt., #	
	242 / 2358	169 / 1153		
<i>Sphincterochila zonata</i>	87,0	39,8		Arad <i>et al.</i> (1989)
<i>Sphincterochila prophtiarum</i>	79,3	114		
<i>Sphincterochila fimbriata</i>	73,7	78,9	25 °C, RH: NA, 504 h, #	
<i>Sphincterochila aharonii</i>	61,4	126		
<i>Sphincterochila cariosa</i>	59,5	100		
<i>Trochoidea simulata</i>	47,2	39,6		Arad (1993)
<i>Xeropicta vestalis</i>	11,6	23,4		
<i>Monacha haifaensis</i>	20,3	81,1	25 °C, RH: trockene Luft, #	
<i>Theba pisana</i>	25,4	53,5		

Tabelle A.13-1 (Fortsetzung)

Spezies	Mittlere Verdunstungs-rate ^{*1} in 10 ⁻⁶ mg s ⁻¹	Mittlere spez. Verdunstungs-rate ^{*2} in 10 ⁻⁹ mg s ⁻¹ mg ⁻¹	Bedingungen ^{*3}	Referenz
<i>Eremina desertorum</i>	120	48,1		
<i>Euchondrus desertorum</i>	9	75,2	25 °C, RH: trockene Luft, #	Arad (1993)
<i>Euchondrus albulus</i>	5,4	104		
<i>Chrisataria genezarethana</i>	59,6 / 13,	1675 / 367	25 °C, RH: NA, 24 / 168 h, #	
<i>Rupestrella rhodia</i>	75,0 / 22,5	1443 / 432	25 °C, RH: NA, 24 / 168 h, #	Arad et al. (1995)
<i>Levantina caesareana</i>	5470 / 2004	591 / 217	25 °C, RH: NA, 24 / 168 h, Eph., #	
<i>Theba pisana</i>	58,5 45	63,5 54,9	25 °C, RH: NA, 504 h, # 25 °C, RH: NA, 840 h, #	Arad (2001)
<i>Xeropicta derbentina</i>	(178 / 31,6 / 18,8 / 13,4 (61,4 / 44,0 / 41,6 / 38,3 (167 / 47,8 / 43,4) (507 / 139) (999 / 351)	- - - - -	20 °C, RH: NA, inakt., 1 / 8 / 24 / 48 h, # 35 °C, RH: NA, inakt., 1 / 8 / 24 / 76 h, # 40 °C, RH: NA, inakt., 1 / 8 / 24 h, # 42 °C, RH: NA, inakt., 1 / 8 h, # 45 °C, RH: NA, inakt., 1 / 8 h, #	Petschl (2013)

^{*1} Werte in Klammern sind in 10⁻⁶ % s⁻¹ angegeben, die Rate bezieht sich auf die ursprüngliche schalenfreie Masse.

^{*2} pro schalenfreie Masse.

^{*3} Aktivität: aktiv (akt.), inaktiv (inakt.) und ruhend (dorm.); RH: Keine Daten verfügbar (NA), keine Luftfeuchtigkeit (trockene Luft, dry air); Die Bezeichnung *Eph* bedeutet, dass die Schnecken im Experiment ein Epiphrama ausgebildet haben. Die Werte in Stunden (h) geben, sofern angegeben, die Dauer des Experiments an. Die Werte der (spez.) Verdunstungsrate der Referenz, die anhand der angegebenen schalenfreien Masse und/oder der Dauer des Experiments berechnet wurden, sind mit einem # (= berechnet) gekennzeichnet.

A.14 Sensitivitätsanalyse der einzelnen Parameter

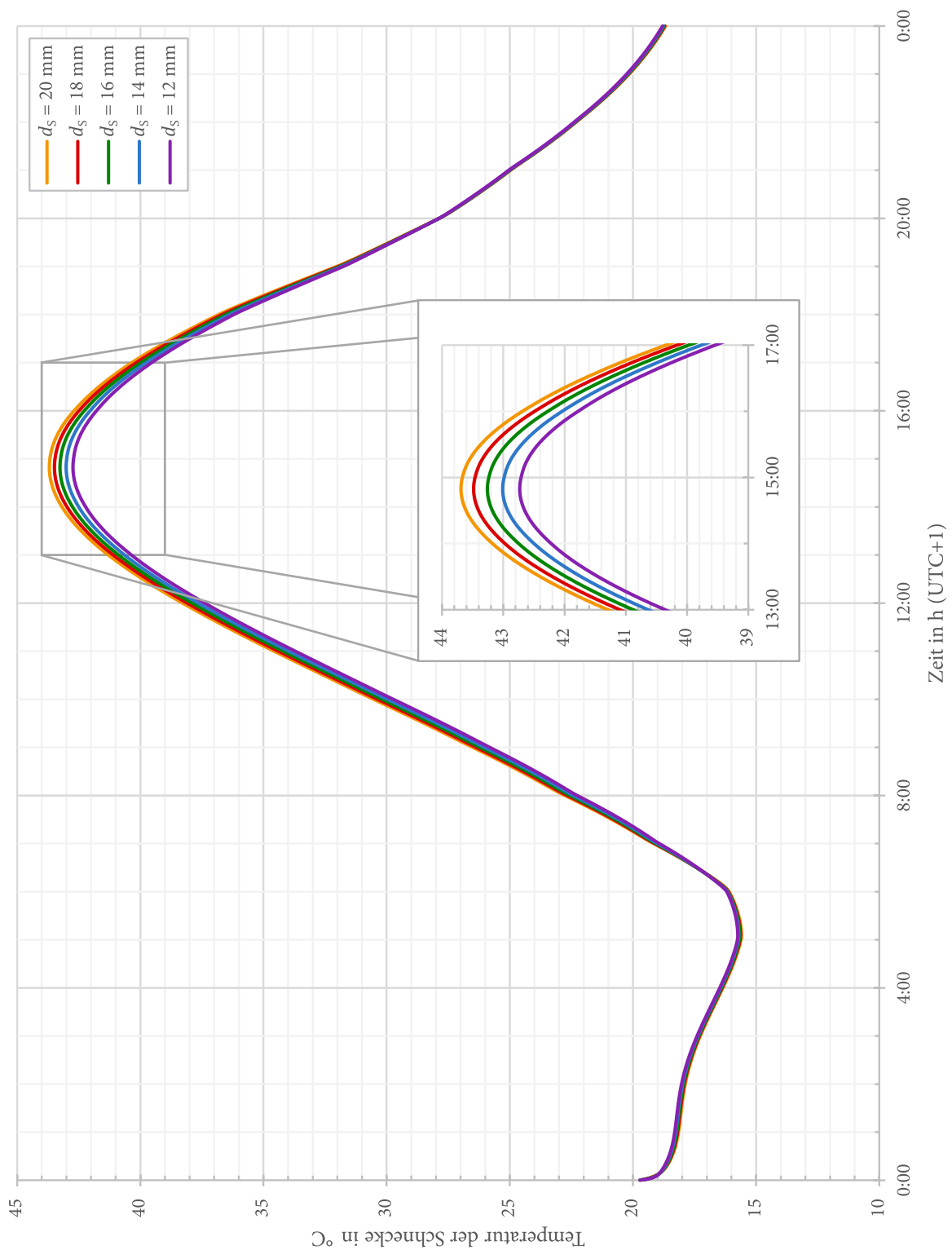


Abbildung A.14-1: Sensitivitätsanalyse Durchmesser der Schale

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Schalendurchmesser d_s (12–20 mm).

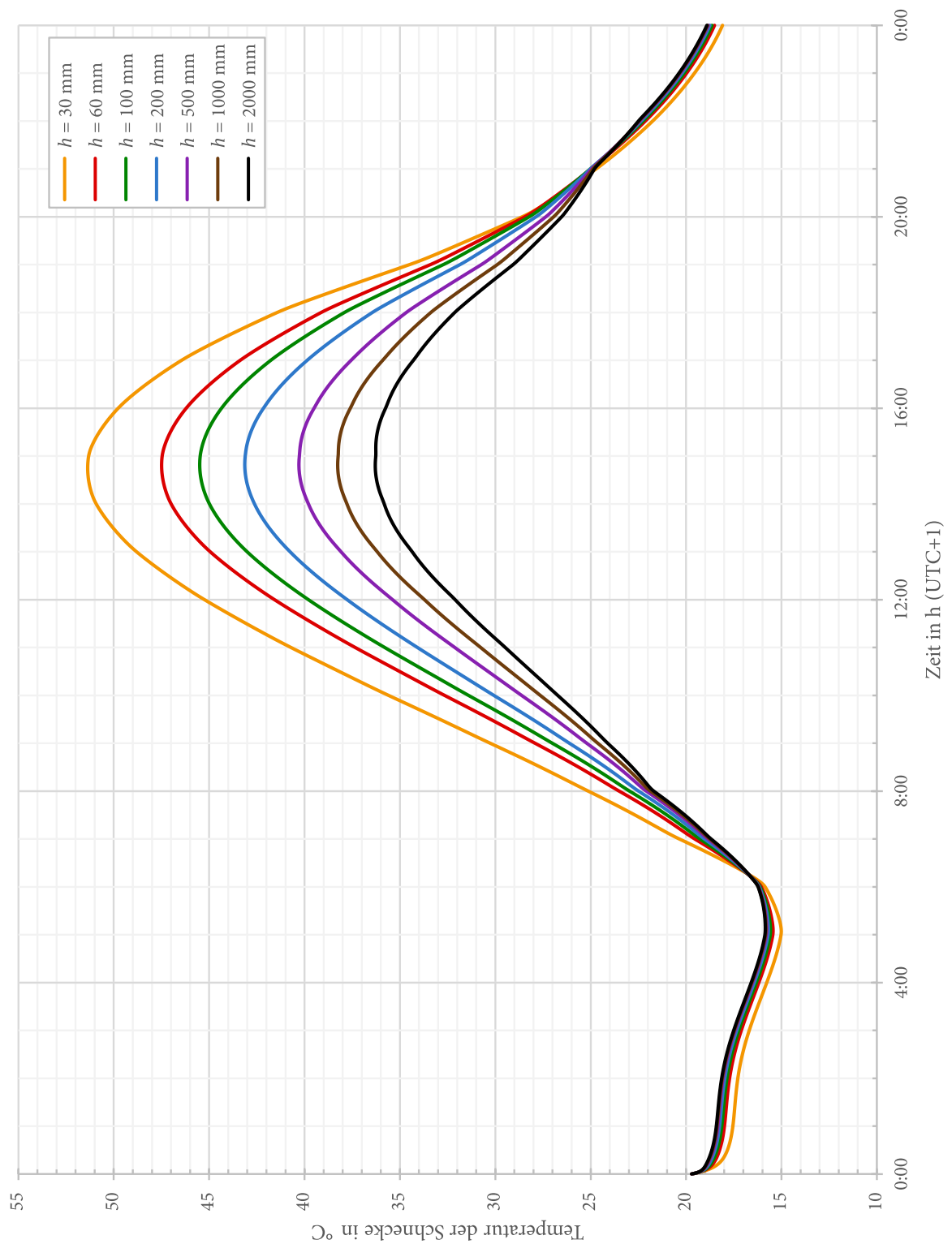


Abbildung A.14-2: Sensitivitätsanalyse Höhe der Schnecke

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Höhen h (30–2000 mm).

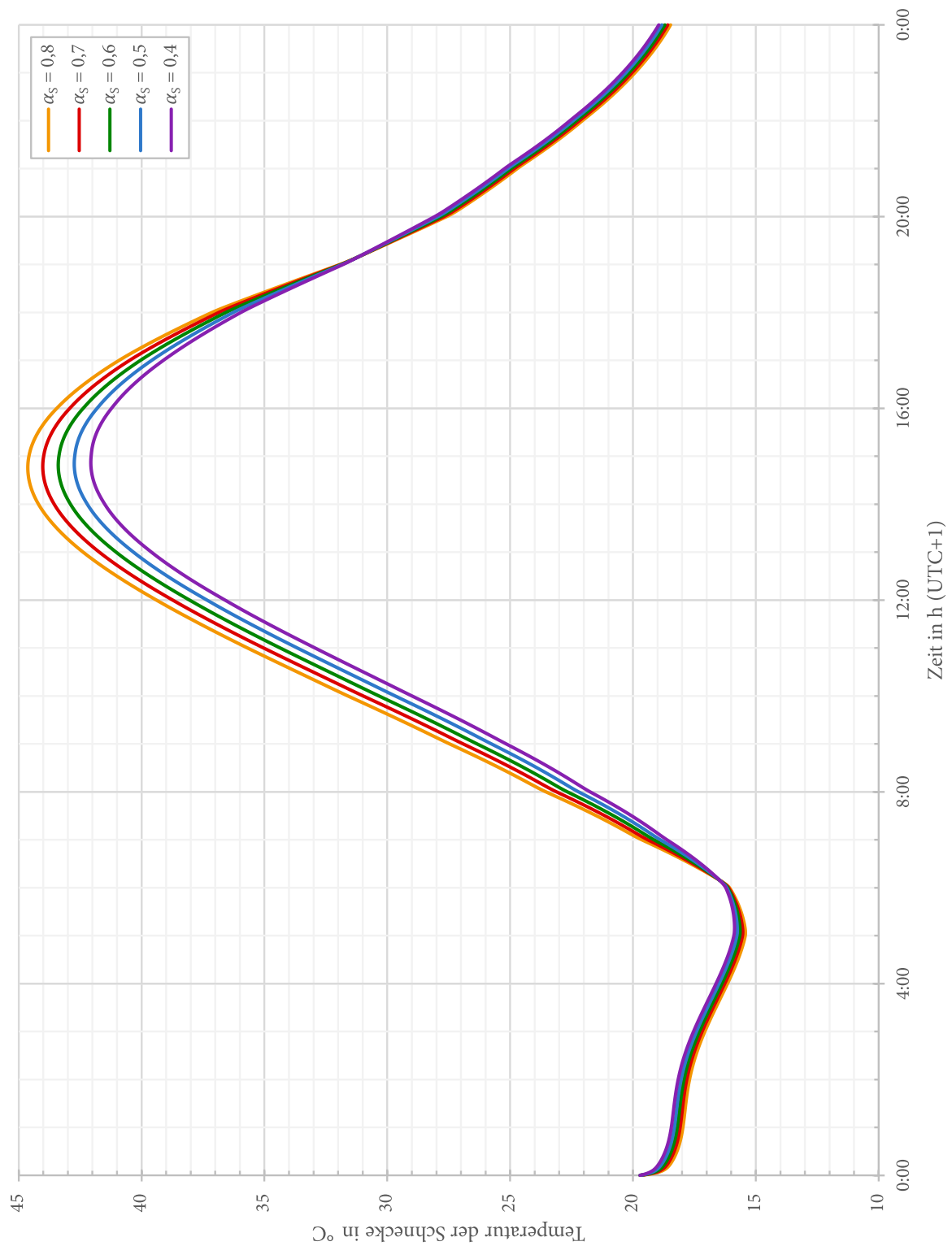


Abbildung A.14-3: Sensitivitätsanalyse Pigmentierung der Schale

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Pigmentierungen der Schale α_S (0,4–0,8).

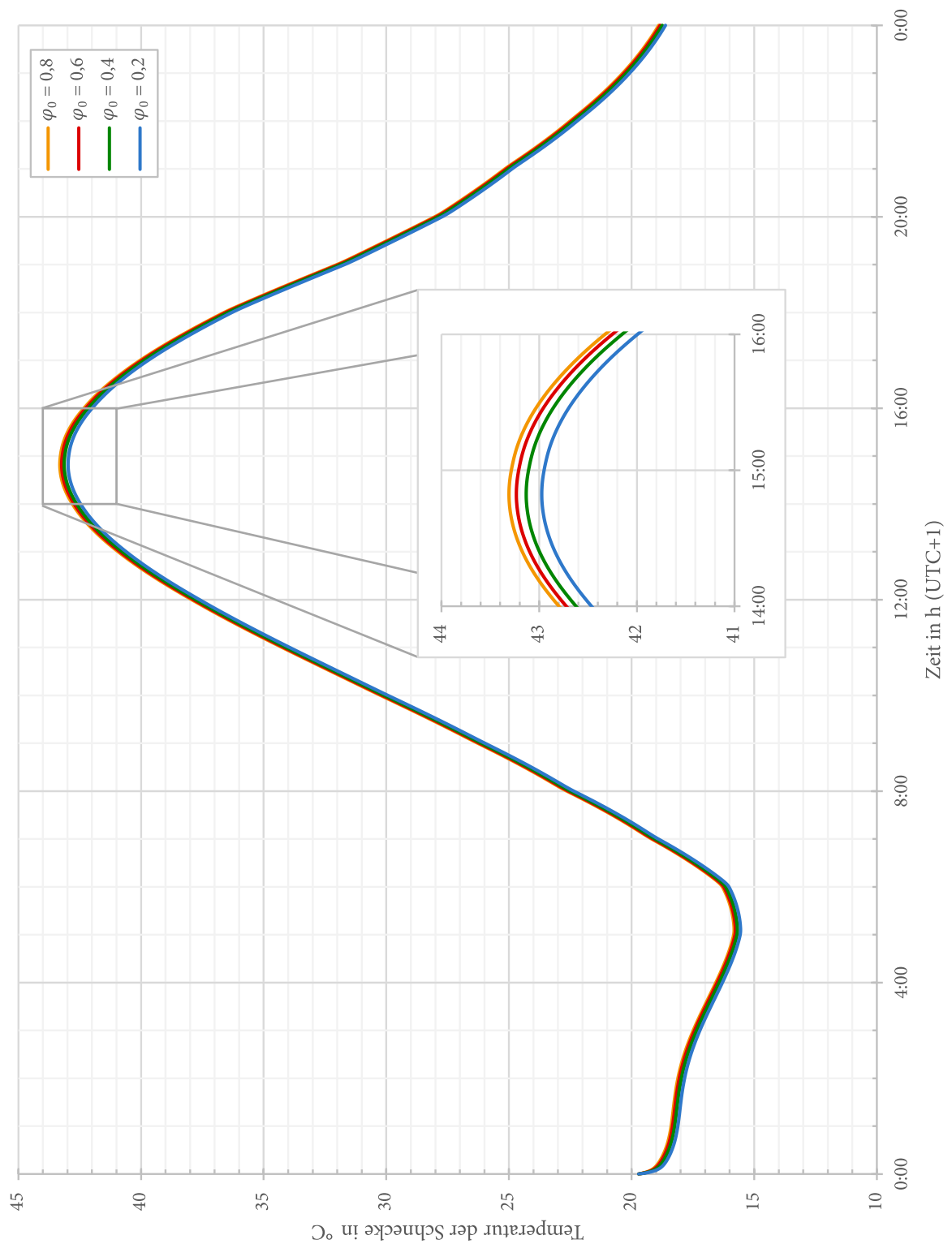


Abbildung A.14-4: Sensitivitätsanalyse Luftfeuchtigkeit

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Luftfeuchtigkeiten, von trockener Atmosphärenbedingung bis feuchter Atmosphärenbedingung: $\varphi_0(0,2-0,8$; bei $\vartheta_{E,0} = 20^\circ\text{C}$).

A.15 Sensitivitätsanalyse der Luftgeschwindigkeit

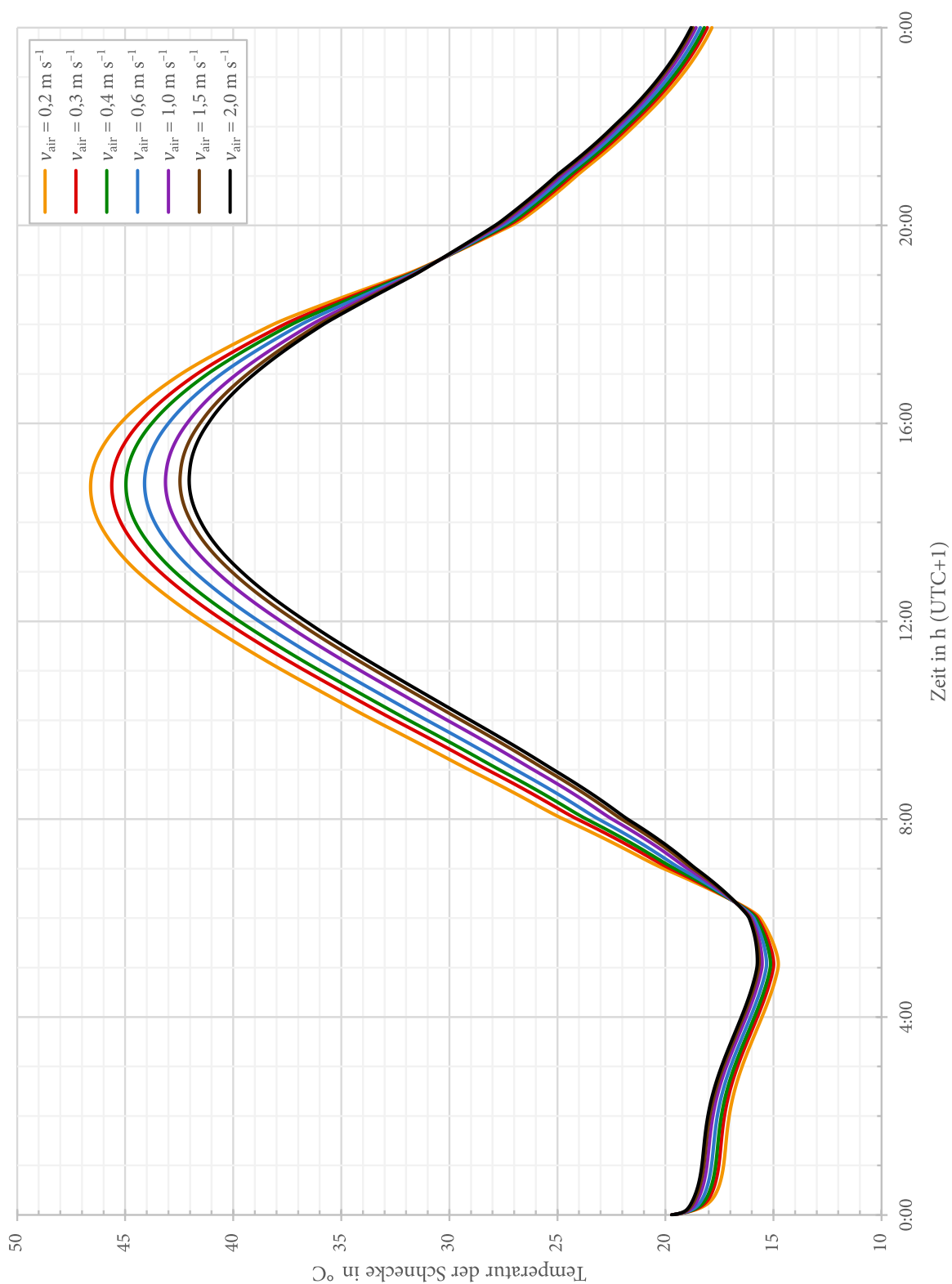


Abbildung A.15-1: Sensitivitätsanalyse Luftgeschwindigkeit

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Luftgeschwindigkeiten.

A.16 Sensitivitätsanalyse der Orientierung

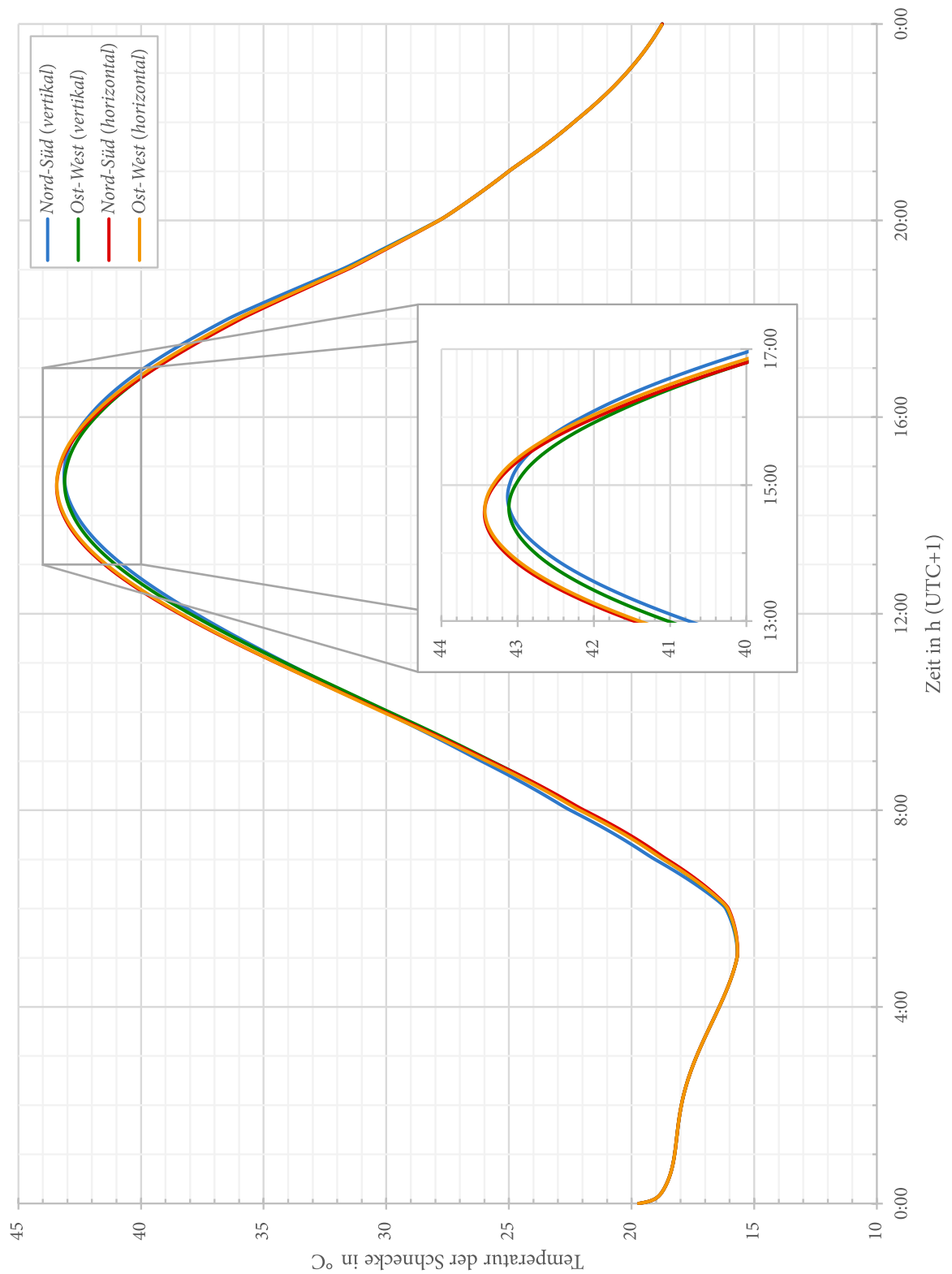


Abbildung A.16-1: Sensitivitätsanalyse Orientierung

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperatur der Schnecke für verschiedene Orientierungen.

A.17 Wärmeströme der Komponente Metabolismus und Evaporation

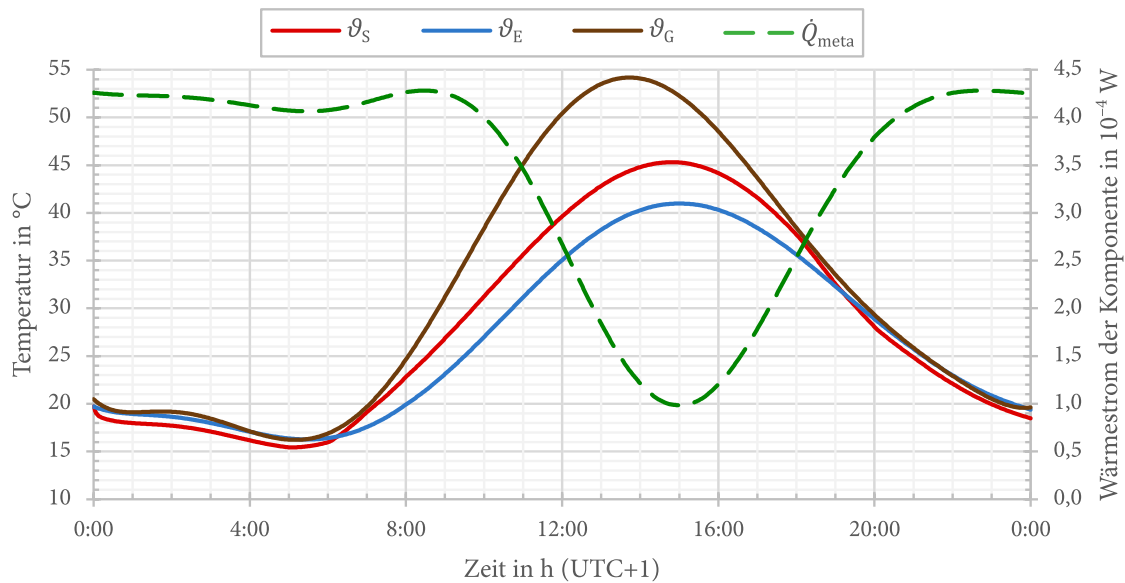


Abbildung A.17-1: Verlauf der Komponente Metabolismus

Zeitlicher Verlauf des Wärmestroms durch Metabolismus (grüne lang gestrichelte Linie) sowie der simulierten Temperaturen der Schnecke (rote durchgezogene Linie), ermittelt unter Berücksichtigung aller Wärmeströme, der Temperatur der Umgebung (blaue durchgezogene Linie) und der Erdbodenoberfläche (braune durchgezogene Linie). Die Wärmeströme in W sind der rechten Ordinate zugeordnet, die Temperaturen in °C der linken Ordinate.

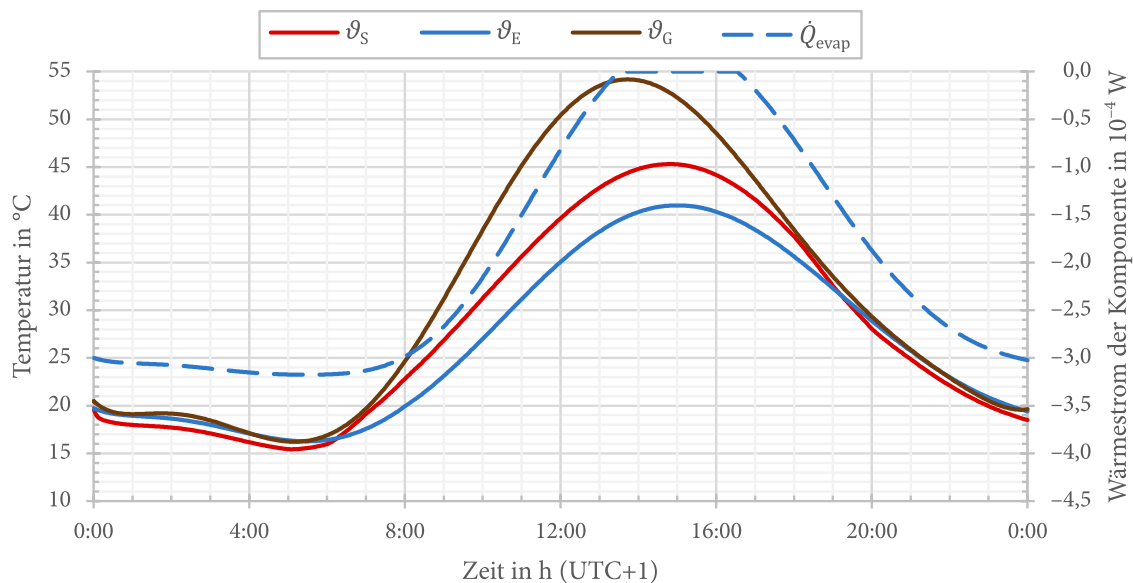


Abbildung A.17-2: Verlauf der Komponente Evaporation

Zeitlicher Verlauf des Wärmestroms durch Evaporation (blaue lang gestrichelte Linie) sowie der simulierten Temperaturen der Schnecke (rote durchgezogene Linie), ermittelt unter Berücksichtigung aller Wärmeströme, der Temperatur der Umgebung (blaue durchgezogene Linie) und der Erdbodenoberfläche (braune durchgezogene Linie). Die Wärmeströme in W sind der rechten Ordinate zugeordnet, die Temperaturen in °C der linken Ordinate.

A.18 Netto-Wärmeströme bei verschiedenen Farbmorphen

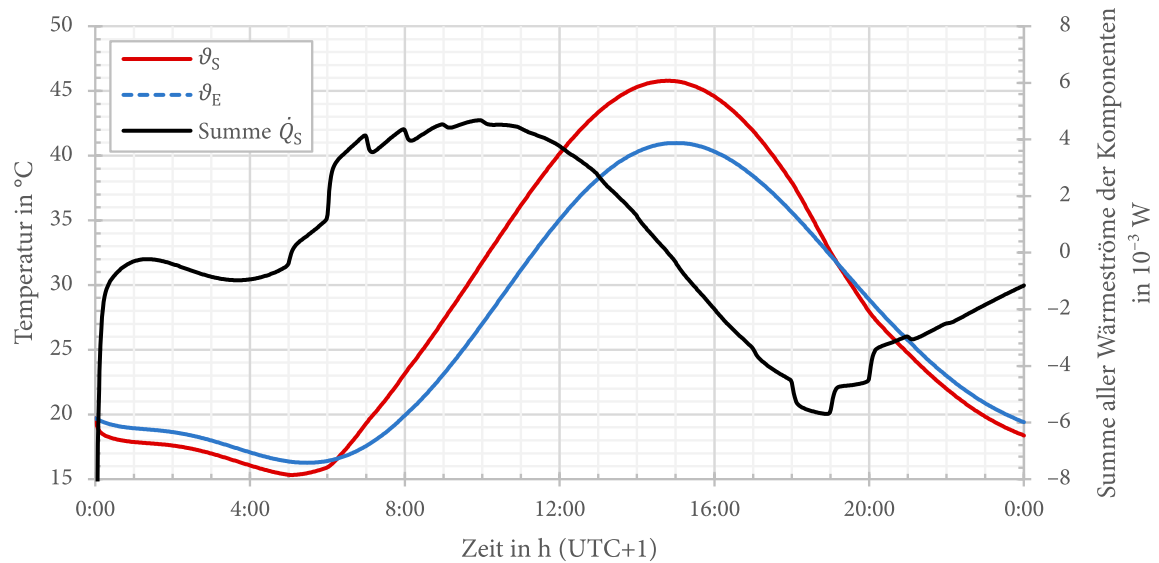


Abbildung A.18-1: Nettowärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,63

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke (rot), der Umgebung (blau) sowie des Netto-Wärmestroms (schwarz) für die in Abbildung 5-5 dargestellte Simulation. Die Temperaturen sind der linken Ordinate zugeordnet, der Wärmestrom der rechten Ordinate. Absorptionsgrad der Schneckenschale (Pigmentierung): $\alpha_S = 0,63$.

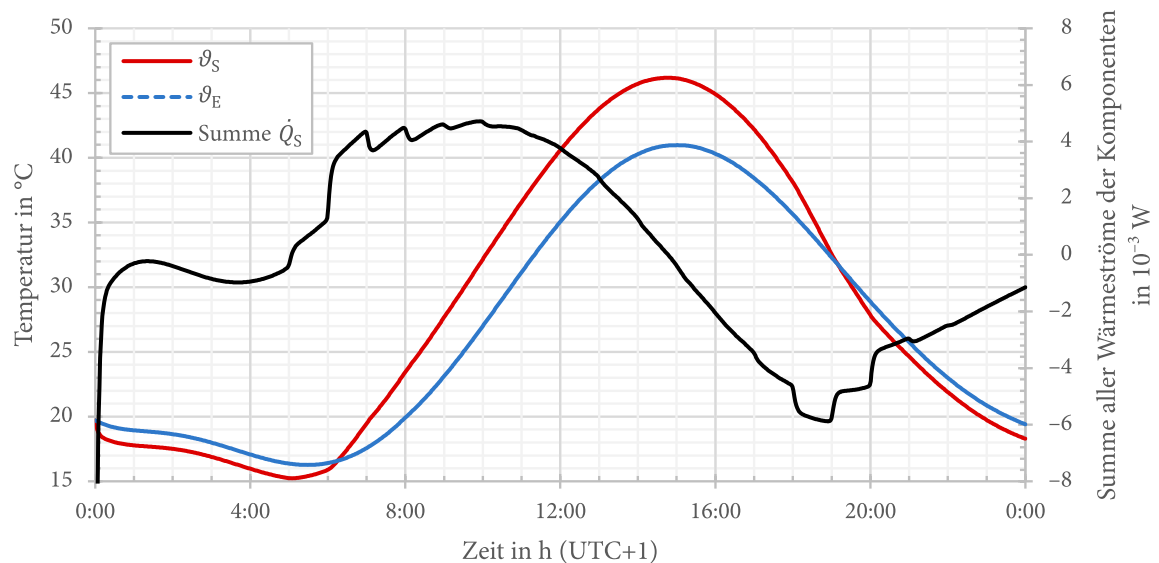


Abbildung A.18-2: Nettowärmestrom der Simulation mit Absorptionsgrad 0,69

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke (rot), der Umgebung (blau) sowie des Netto-Wärmestroms (schwarz) für die in Abbildung 5-6 dargestellte Simulation. Die Temperaturen sind der linken Ordinate zugeordnet, der Wärmestrom der rechten Ordinate. Absorptionsgrad der Schneckenschale (Pigmentierung): $\alpha_S = 0,69$.

A.19 Verlauf globaler Strahlung

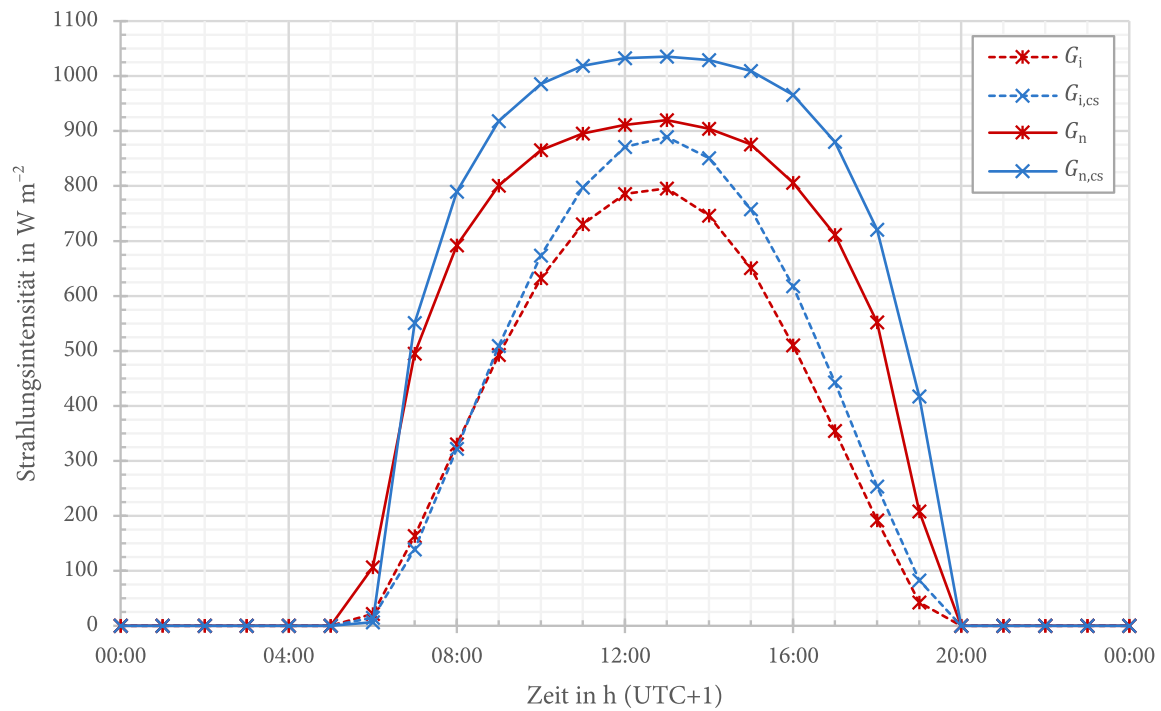


Abbildung A.19-1: Verlauf globaler Strahlung

Verläufe der globalen Strahlung und der globalen Strahlung bei klarem Himmel (cs) jeweils auf eine horizontale Platte (i) und auf eine nachgeführte Ebene Platte (n).

A.20 Schattenverlauf

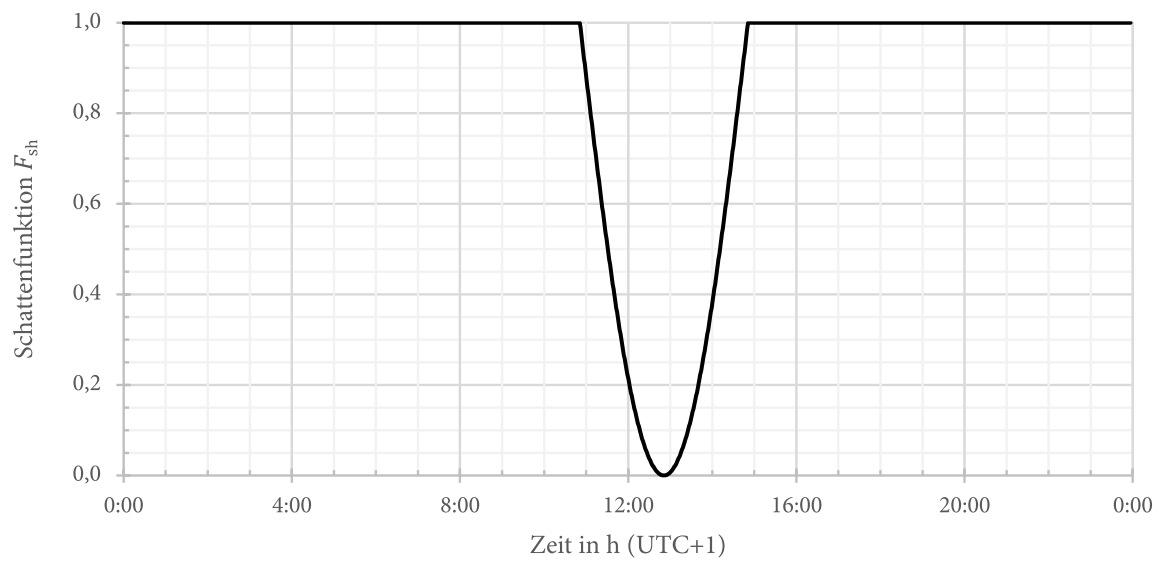


Abbildung A.20-1: Verlauf der Schattenfunktion F_{sh}
Zur Skalierung der direkten Strahlung B_n in Formel (4-28).

A.21 Simulationen mit Schatten

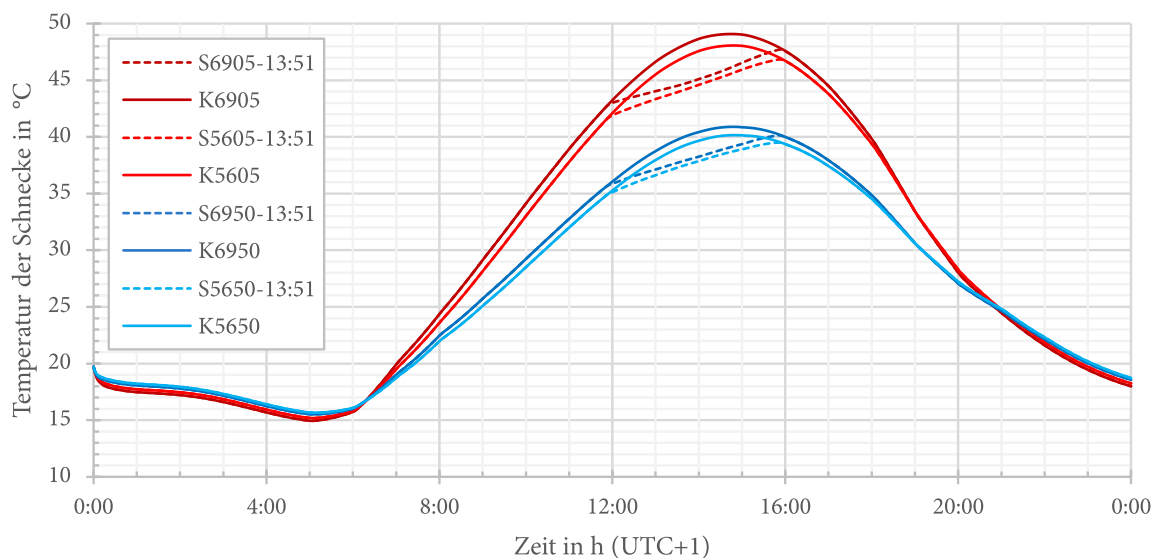


Abbildung A.21-1: Ergebnis der Simulationen mit Schattenmaximum um 13:51

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperaturen für die in Tabelle 5-3 dargestellten Simulationen bei gemittelter Strahlung sowie bei gemittelter Strahlung mit Schatten (Scheitelpunkt um 13:51). Simulationen mit einer Höhe $h = 500$ mm sind blau, mit einer Höhe $h = 50$ mm rot dargestellt. Gestrichelte Linien stellen den abweichenden Verlauf der Simulation mit Schatten dar. Helle Varianten der Farben (rot, blau) der Linien kennzeichnen Simulationen mit $\alpha_S = 0,56$ und dunkle Varianten Simulationen mit $\alpha_S = 0,69$.

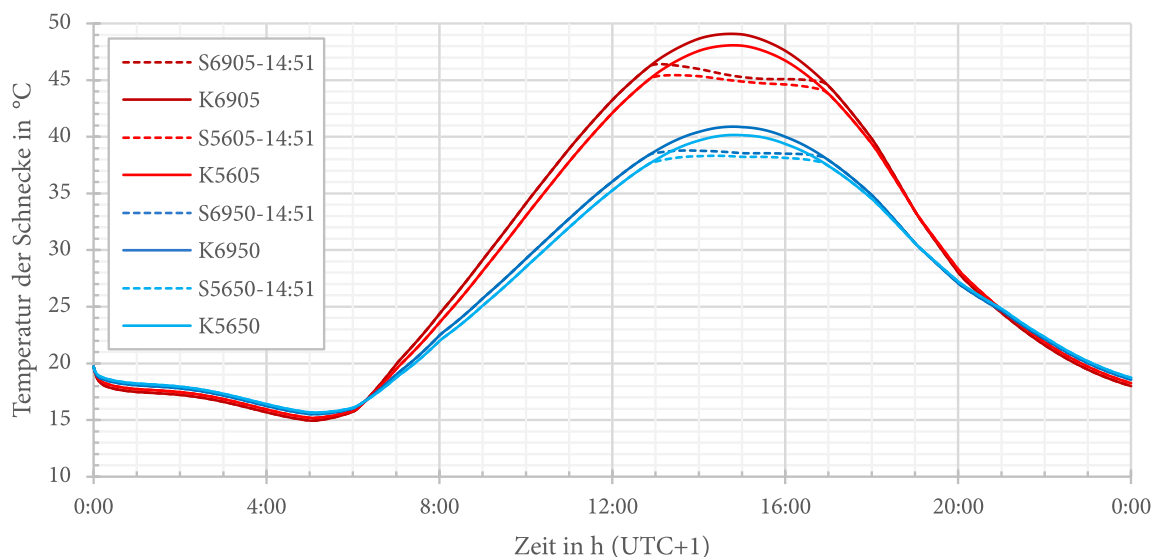


Abbildung A.21-2: Ergebnis der Simulationen mit Schattenmaximum um 14:51

Zeitlicher Verlauf der simulierten Körpertemperaturen für die in Tabelle 5-3 dargestellten Simulationen bei gemittelter Strahlung sowie bei gemittelter Strahlung mit Schatten (Scheitelpunkt um 14:51). Die Formatierung der Kurven entspricht Abbildung A.17-1.

A.22 Ensemble Normalbedingung bei $LT_{50}(1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ °C}$

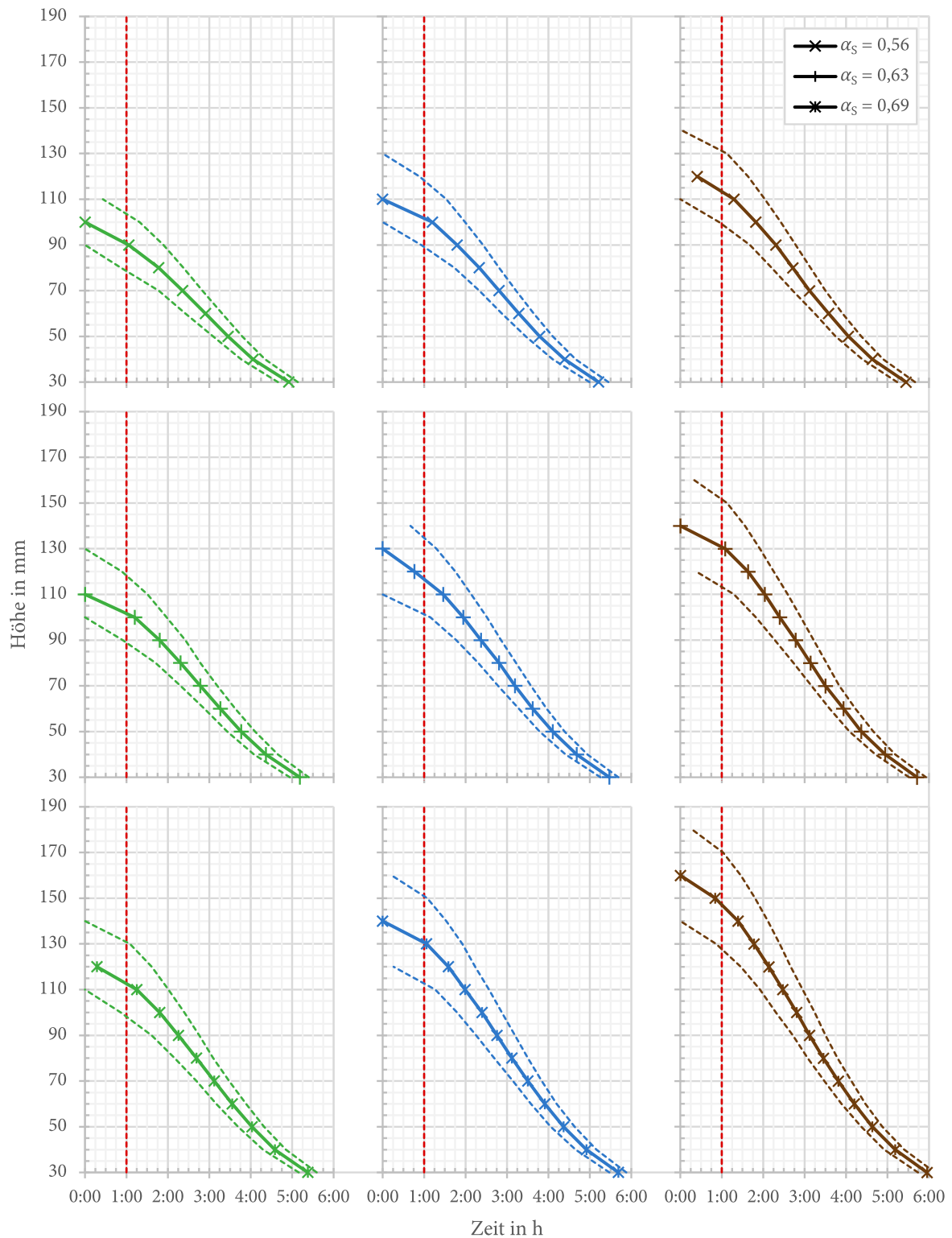


Abbildung A.22-1: Ensemble Normalbedingung

Zeit in der die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Simulationen mit $d_S = 12\text{ mm}$ sind grün, $d_S = 15\text{ mm}$ sind blau und $d_S = 18\text{ mm}$ braun dargestellt. Gestrichelte Linien stellen die jeweilige Hüllkurve bei $LT_{50} \pm 0,5\text{ K}$ dar.

A.23 Ensemble Schatten bei $LT_{50} (1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$

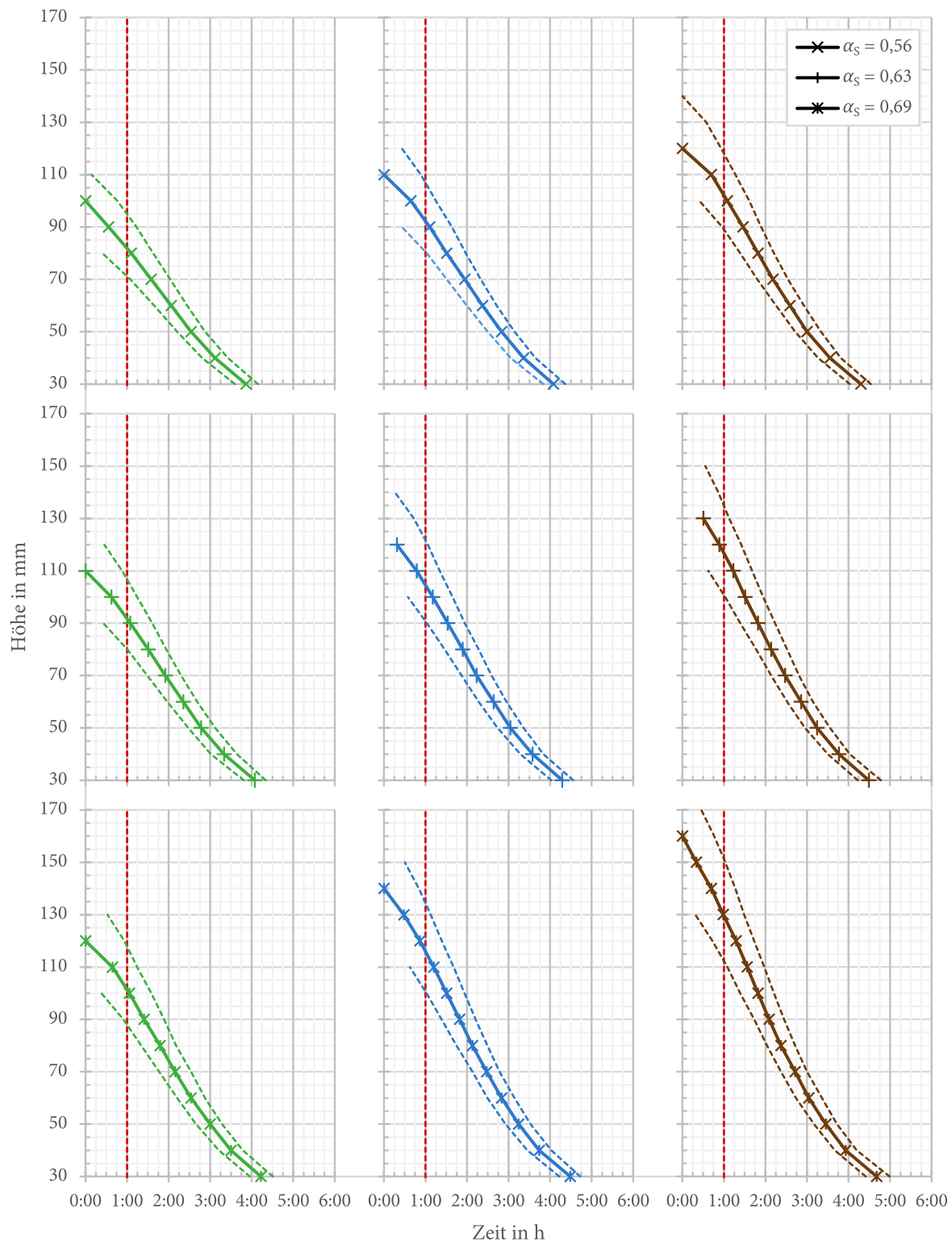


Abbildung A.23-1: Ensemble Schatten

Zeit in der die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Simulationen mit $d_S = 12\text{ mm}$ sind grün, $d_S = 15\text{ mm}$ sind blau und $d_S = 18\text{ mm}$ braun dargestellt. Gestrichelte Linien stellen die jeweilige Hüllkurve bei $LT_{50} \pm 0,5\text{ K}$ dar.

A.24 Ensemble klarer Himmel bei $LT_{50}(1\text{ h}) = 45 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$

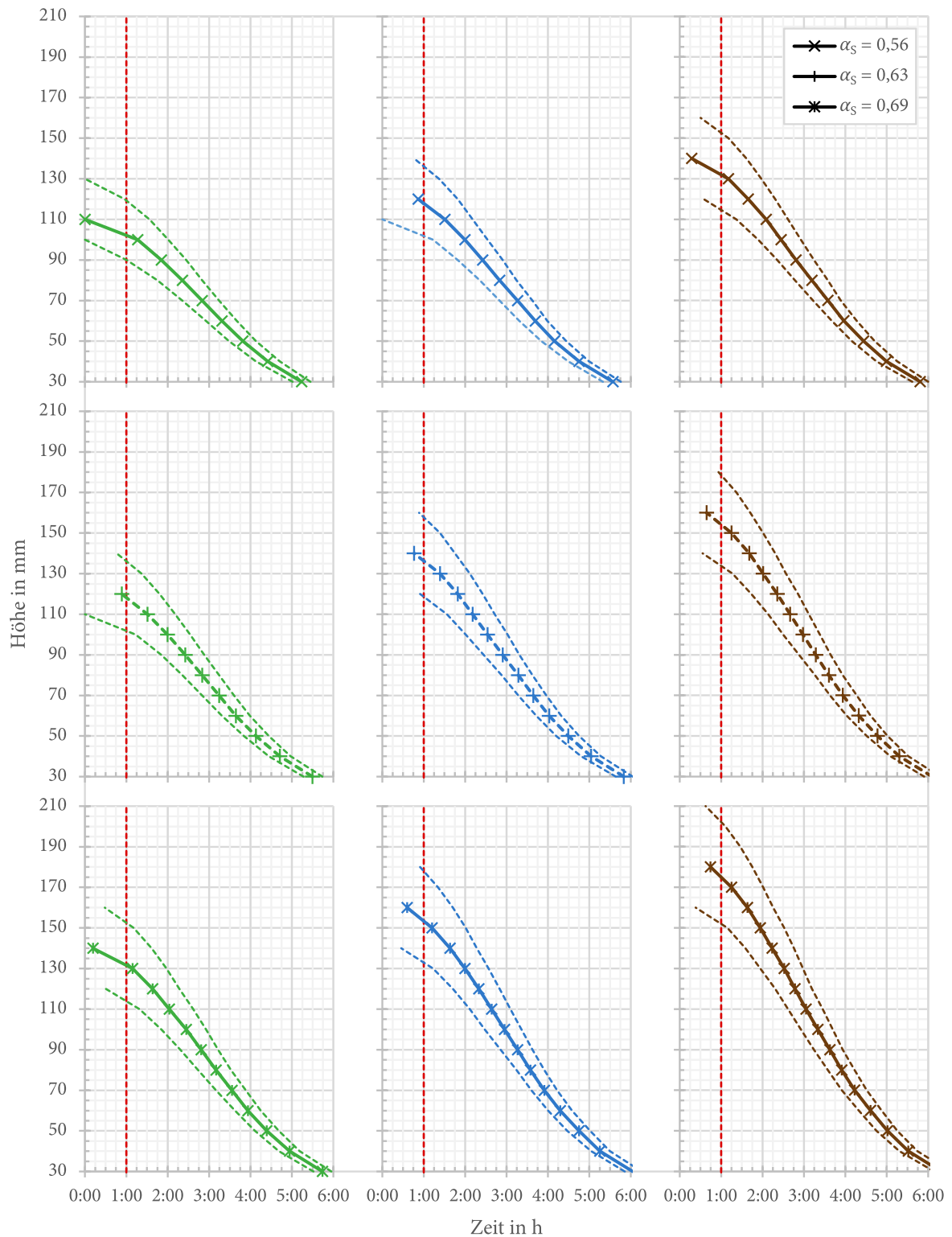


Abbildung A.24-1: Ensemble klarer Himmel

Zeit in der die simulierte Körpertemperatur $T_S > LT_{50}$ ist. Dargestellt als Höhe, bei der die jeweilige Simulation durchgeführt wurde, über der maximalen Dauer. Simulationen mit $d_S = 12\text{ mm}$ sind grün, $d_S = 15\text{ mm}$ sind blau und $d_S = 18\text{ mm}$ braun dargestellt. Gestrichelte Linien stellen die jeweilige Hüllkurve bei $LT_{50} \pm 0,5\text{ K}$ dar.

A.25 Simulation mit reduzierter Luftgeschwindigkeit

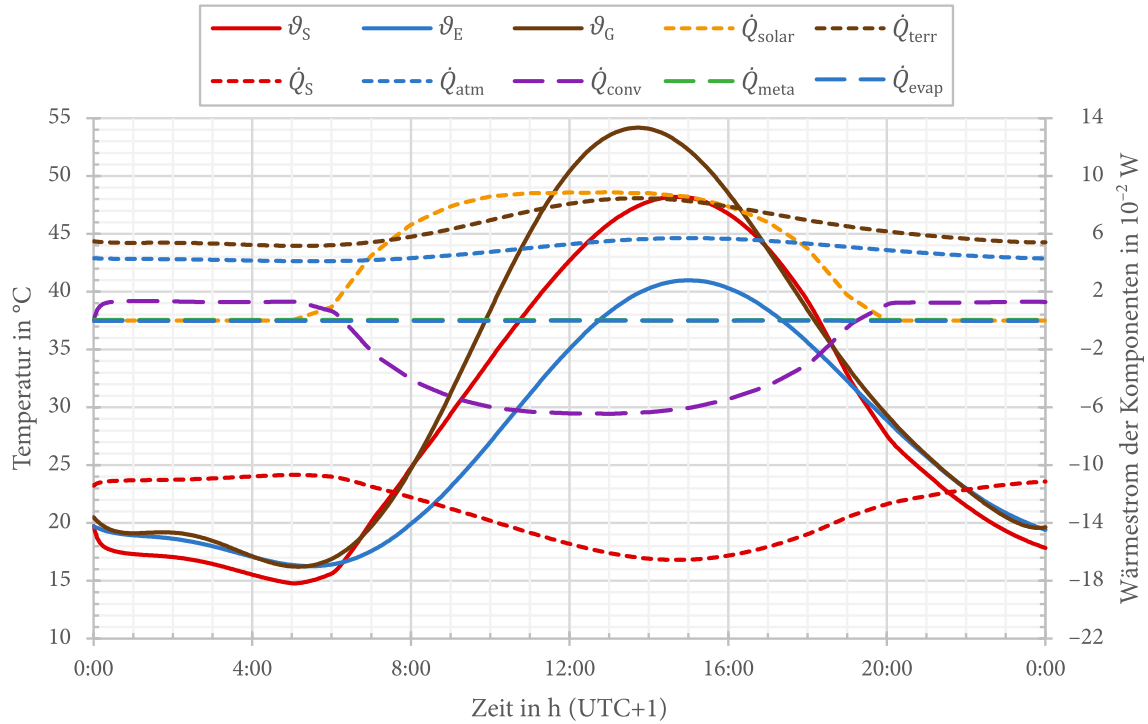


Abbildung A.25-1: Verlauf der Simulation mit reduzierter Luftgeschwindigkeit

Zeitlicher Verlauf der simulierten Temperaturen der Schnecke (rot), der Umgebung (blau) und der Erdbodenoberfläche (braun) sowie der zugehörigen Wärmeströme. Die Temperaturen (durchgezogene Linien) sind der linken Ordinate zugeordnet, die Wärmeströme (gestrichelte Linien) der rechten Ordinate. Die einzelnen Beiträge sind farblich wie folgt dargestellt: solare Strahlung (gelb), Strahlung und Temperatur des Erdbodens (braun), Strahlung der Atmosphäre und Evaporation (blau), Strahlung und Temperatur der Schnecke (rot), Konvektion (lila), Metabolismus (grün). Simulationsparameter gemäß Tabelle 5-2. Luftgeschwindigkeit von $0,8 \text{ m s}^{-1}$ (entspricht v_{air} bei $h = 50 \text{ mm}$) auf $0,2 \text{ m s}^{-1}$ reduziert.