

Phasenlage der Tagesperiodik von drei freilebenden Vogelarten (*Turdus merula* L., *Parus major* L., *Passer montanus* (L.)) auf 51° nördlicher Breite in Abhängigkeit von der Jahreszeit

Eine Prüfung des WEVERschen Synchronisations-Modells

Mit 2 Abbildungen und 3 Tabellen

NORBERT HÖSER

Summary. Seasonal changes of phasing of diurnal rhythms has been measured under natural conditions in three bird-species. The measured data are compared with seasonal changes of two properties of the Zeitgeber (synchronizer): with L:D ratio (time relation of light time and dark time) and duration of the twilights. It is studied, to what extent are correlated the changes of examined properties of the Zeitgeber and the diurnal rhythms in these three species. These results correspond with predictions derived from the model proposed by WEVER (1962, 1963, 1964a) for circadian rhythms.

Zusammenfassung. Die jahreszeitliche Änderung der Phasenlage der Tagesrhythmen von drei freilebenden Vogelarten wurde gemessen. Die gemessenen Daten werden mit den jahreszeitlichen Änderungen von zwei Zeitgeber-Parametern verglichen: mit dem Licht-Dunkel-Verhältnis (= Lichtzeit) und mit der Dämmerungsdauer. Es wird untersucht, in welchem Maße die Änderungen der geprüften Parameter des Zeitgebers und der Tagesrhythmen der drei Arten miteinander in korrelativem Verhältnis stehen. Diese Ergebnisse stimmen mit den Voraussagen überein, die vom WEVERschen Modell (1962, 1963, 1964a) der circadianen Periodik ableitbar sind.

1. Einleitung

Es gibt heute zwei Hypothesen vom Entstehen der Tagesperiodik biologischer Körperfunktionen, eine weitverbreitete und eine, die nur in der Schule von BROWN (1962, 1965, 1969) vertreten wird. Die erstgenannte beruht auf Laborexperimenten, aus denen geschlossen wurde,

daß der Organismus eine natürliche endogene circadiane¹⁾ Periodik besitzt. Sie erklärt die Phänomene der biologischen Tagesperiodik als Wirkungsergebnis von Synchronisationsmechanismen, nach denen jene im Labor beobachtete Periodik des Organismus von der synchronisierenden 24-Stunden-Periodik der natürlichen Umwelt in einer bestimmten Phasenlage (Phasenwinkel-Differenz) zur Erddrehung gehalten wird. Auf der Grundlage dieser Hypothese und der Circadianen Regel von ASCHOFF (1959, 1960) entwickelte WEVER (1962, 1963, 1964a, b, 1965a, 1966a) das bisher detaillierteste und fruchtbarste Modell vom Mechanismus der circadianen Periodik, ein Ein-Oscillator-Modell.

Die spätere Kritik dieses Modells (HOFFMANN 1967, BRUNKEN 1967, RENSING & BRUNKEN 1967) forderte, die Modell-Prämissen und einige spezielle Modellvorstellungen anhand neuer Beobachtungen und Experimente zu prüfen. Deshalb soll hier an drei freilebenden Vogelarten festgestellt werden, wieweit die jahreszeitliche Änderung der Phasenwinkel-Differenz zwischen synchronisierter 24-Stunden-Periodik der Körperfunktionen und synchronisierender Umwelt-Periodik mit dem am genannten Modell erarbeiteten Voraussagen übereinstimmt oder sich durch dieses Modell erklären läßt.

2. Material und Methodik

Die Phasenwinkel-Differenz zwischen den beiden eben genannten Periodizitäten ist der Abstand zwischen den Mittagspunkten der lokomotorischen Aktivitätszeit der Vögel und der natürlichen täglichen Lichtzeit der Umwelt. Sie wurde als Monatsmittel aus den mittleren monatlichen Differenzen zwischen Lichtzeitbeginn und Aktivitätsbeginn und zwischen Lichtzeitende und Aktivitätsende nach ASCHOFF et alii (1965) errechnet. Als Aktivitätsbeginn gilt der Zeitpunkt der ersten, als Aktivitätsende der Zeitpunkt der letzten bemerkbaren Zeichen der täglichen lokomotorischen Aktivität der Vogelart (d. h. Rufe, Gesang, Flüge). Die astronomischen Zeitpunkte von Sonnenaufgang und Sonnenuntergang am Beobachtungsort stellen die Lichtzeitgrenzen dar.

Die Aktivitätszeitgrenzen der drei freilebenden Vogelarten wurden von August 1969 bis August 1971 im Windischleubaer Schloßpark (51°01' N, 12°29' E) gemessen. Das so gewonnene Datenmaterial umfaßt die Ergebnisse von 225 Beobachtungen am Morgen und 208 Beobachtungen am Abend.

3. Ergebnisse

Die biologische 24-Stunden-Periodik wird auch im Modell von WEVER als Schwingung dargestellt. Folglich müssen in diesem Modell zwei Arten von Wirkungsmechanismen unterschieden werden: solche, die gemäß

¹⁾ circadian — von lat. „circa — dies“ = ungefähr einen Tag lang (F. HALBERG 1959).

den Gesetzen der Schwingungslehre zu fordern sind und unabhängig von speziellen Modellvorstellungen über das circadiane System gelten (ASCHOFF 1969), und solche, deren Einfluß anhand spezieller Modellvorstellungen erklärt wird. Die Spontanperiode des Organismus (Repräsentant der Physiologie) und die Zeitgeberstärke werden durch die erste, das L:D-Verhältnis und die Dämmerungsdauer durch die zweite Art von Modell-Mechanismen wirksam.

Wir erörtern alle vier Parameter:

Spontanperiode: Da sich die Phasenlage der synchronisierten biologischen Tagesperiodik nach dem Verhältnis zwischen, der ihr zugrunde liegenden Spontanperiode und der Zeitgeberperiode richtet (HOFFMANN 1963, ASCHOFF & WEVER 1962, 1966), ist in ihr die relative Größe der Spontanperiode des Organismus erkennbar. Folglich kann aus den Ergebnissen in Tab. 1—3 geschlossen werden, daß jede der drei Vogelarten eine Spontanperiode besitzt, die weniger als 24 Stunden beträgt. Wenn alle drei Arten einander in ihrer Empfindlichkeit dem Zeitgeber gegenüber gleichen, dann ist die Spontanperiode beim Feldsperling (*Passer montanus*) größer als bei den beiden anderen Arten.

Zeitgeberstärke: Mit wachsender Zeitgeberstärke muß die Phasenwinkel-Differenz zwischen Zeitgeberperiodik und biologischer Periodik kleiner werden (HOFFMANN 1969). Der Zeitgeber ist dann am stärksten, wenn er gleich lange tägliche Licht- und Dunkelzeiten besitzt, also im Frühjahr und im Herbst (WEVER 1964a). Das ist bei allen drei Arten bestätigt, wenn auch nur bedingt erkennbar, weil die Spontanperiode der Organismen im Jahreslauf offenbar nicht gleichbleibt (vgl. unter L:D-Verhältnis). Es kann aber auch sein, daß sich in dieser Abnahme der positiven Phasenwinkel-Differenz zu beiden Jahreszeiten die Abnahme des Lichtzeit-Einflusses (vgl. unter Dämmerung und unter L:D-Verhältnis) in der Form widerspiegelt, daß sich die Dauer der Spontanperiode der Dauer der Zeitgeberperiode annähert.

L:D-Verhältnis (außer Wirkung über Zeitgeberstärke): Nehmen wir an, die Zeitgeberstärke bleibe dieselbe, dann erzeugt ein wachsendes (fallendes) L:D-Verhältnis bei Arten, deren Spontanfrequenz positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert ist²⁾, positivere (negativere) Phasenwinkel-Differenzen. Das ist der im Labor beobachtete „Parameter-effekt“. Ein wachsendes L:D-Verhältnis sollte dieselbe Wirkung auf die Phasenlage haben wie die wachsende Beleuchtungsstärke unter den konstanten Bedingungen eines Laborexperimentes (WEVER 1966a, ASCHOFF 1966, 1969)³⁾. Daraus allein folgt, daß bei positiver Spontanfrequenz-

²⁾ Nach ASCHOFF (1960) definiert diese Korrelation die lichtaktiven Arten — HOFFMANN (1967) bringt Belege dafür, daß diese Definition falsch ist.

³⁾ Vergl. dazu Kritik von HOFFMANN (1967).

Beleuchtungsstärke-Korrelation die Phasenwinkel-Differenz vom Winter zum Sommer positiver und vom Sommer zum Winter hin negativer werden muß. Dieses Verhalten ist bei jeder der drei beobachteten Vogelarten sichtbar, aber nicht gleichermaßen (vgl. Tab. 1—3). Diese Unterschiede geben uns jedoch keinen Anlaß, zu schlußfolgern, daß bei einer der drei Arten keine positive Korrelation zwischen Beleuchtungsstärke und Spontanfrequenz bestehe. (Vgl. im Gegensatz dazu Belege von HOFFMANN 1967 für andere Arten.)

Gleichwert⁴⁾ und Schwelle bestimmen im Modell von WEVER (1964a, 1966a, b) die Dauer der Aktivitäts- und der Ruhezeit. Der variable von beiden, der Gleichwert, hängt unter natürlichen, periodisch wechselnden, Umweltbedingungen von der Beleuchtungsstärke ab und ist positiv mit der Spontanfrequenz korreliert, die durch den Parametereffekt gleichfalls von der Beleuchtungsstärke (= L:D-Verhältnis) beeinflußt werden kann (doppelte Steuermöglichkeit — WEVER 1966a). Daraus werden für lichtaktive Organismen unter natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel zwei Voraussagen entwickelt (WEVER): a) mit wachsendem (abnehmendem) L:D-Verhältnis wird die Aktivitätszeit länger (kürzer) und b) je länger (kürzer) die Aktivitätszeit, desto positiver (negativer) die Phasenwinkel-Differenz. Beide Voraussagen stimmen mit den Beobachtungen an den drei Arten überein, wie die Tab. 1 bis 3 und die Abb. 1 und 2 zeigen.

Dämmerungsdauer: WEVERS mathematisches Modell (WEVER 1963, 1964a, b), eine Schwingungsgleichung, fordert, daß mit Zunahme (Ab-

Tabelle 1. Phasenlage der Tagesperiodik der Amsel (*Turdus merula* L.)

Monat	Zeitabstand				Phasenlage [min]
	am Aktivitätsbeginn [min]	n	am Aktivitätseende [min]	n	
I	+44,6	21	-29,4	24	+ 7,6
II	+37,6	21	-19,4	17	+ 9,1
III	+43,4	18	-26,8	17	+ 8,3
IV	+55,4	18	-33,0	19	+11,2
V	+59,6	14	-35,4	14	+12,1
VI	+61,0	8	-34,1	8	+13,45
VII	+52,4	15	-25,1	18	+13,65
VIII	+37,8	23	-21,3	14	+ 8,25
IX	+47,2	12	-23,9	15	+11,65
X	+35,8	21	-27,3	17	+ 4,25
XI	+38,6	21	-28,3	18	+ 5,15
XII	+43,3	23	-31,1	24	+ 6,1

⁴⁾ Gleichwert = arithmetisches Mittel über alle Augenblickswerte einer Periode der biologischen Schwingung

Tabelle 2. Phasenlage der Tagesperiodik der Kohlmeise (*Parus major* L.)

Monat	Zeitabstand				Phasenlage [min]
	am Aktivitätsbeginn [min]	n	am Aktivitätssende [min]	n	
I	+32,0	21	-10,6	21	+10,7
II	+20,5	21	+ 1,5	12	+11,0
III	+24,3	19	- 5,6	13	+ 9,35
IV	+38,6	18	- 7,6	18	+15,5
V	+39,4	14	+ 2,8	8	+21,2
VI	+42,8	7	+16,0	7	+29,4
VII	+20,6	11	+16,4	7	+18,5
VIII	+ 8,1	22	- 6,2	9	+ 0,95
IX	+16,4	13	+ 2,1	9	+ 9,45
X	+18,9	22	- 8,5	15	+ 5,2
XI	+26,4	21	-16,2	14	+ 5,1
XII	+31,8	28	-17,7	21	+ 7,05

Tabelle 3. Phasenlage der Tagesperiodik des Feldsperlings (*Passer montanus* (L.))

Monat	Zeitabstand				Phasenlage [min]
	am Aktivitätsbeginn [min]	n	am Aktivitätssende [min]	n	
I	+29,1	21	-31,1	24	-1,0
II	+16,8	19	-15,5	18	+0,65
III	+14,6	19	-15,4	18	-0,4
IV	+14,1	17	-10,5	18	+1,8
V	+18,1	5	- 5,9	8	+6,1
VI	+12,0	5	+ 6,7	7	+9,35
VII	+16,7	9	+ 2,5	8	+9,6
VIII	+10,8	13	+ 2,8	5	+6,8
IX	+10,6	13	- 4,5	10	+3,05
X	+15,9	22	-18,9	16	-1,5
XI	+24,4	21	-23,7	18	+0,35
XII	+31,6	28	-31,5	24	+0,05

nahme) der Dämmerungsdauer a) die Phasenwinkel-Differenz positiver (negativer) wird und b) sich der Einfluß des L:D-Verhältnisses auf die Phasenlage der biologischen Periodik verstärkt (verringert). Der Teil b dieser Voraussage, verknüpft mit den Voraussagen a und b über das

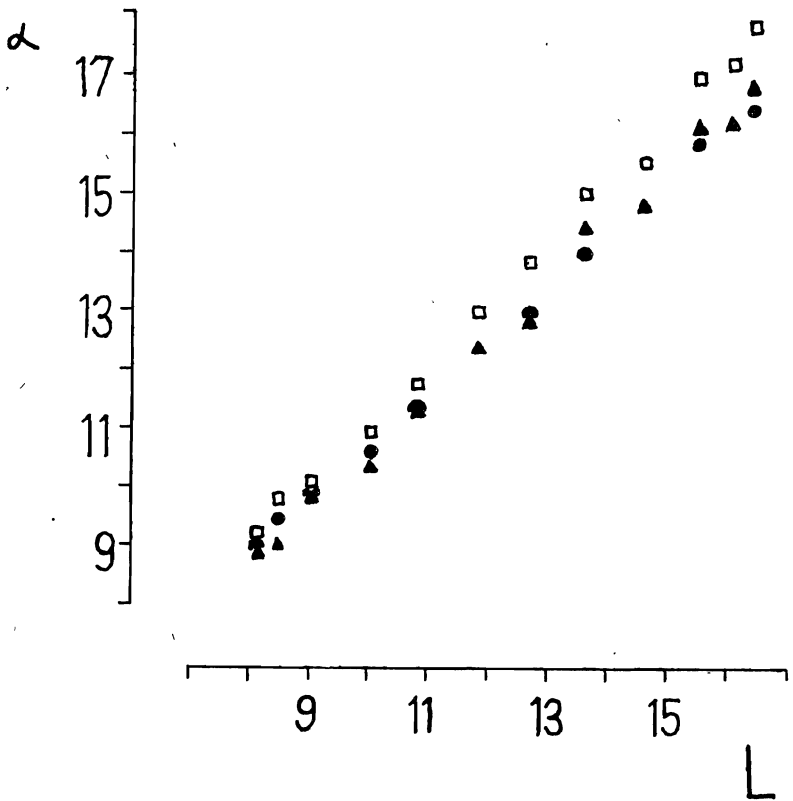
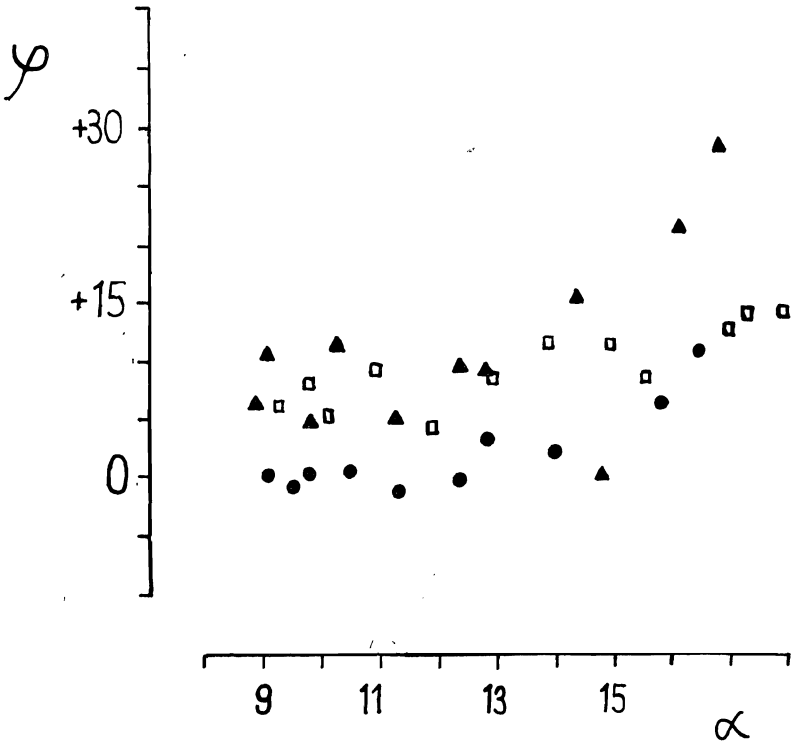


Abb. 1. Aktivitätszeit (α) als Funktion der Lichtzeit (L) bei Amsel (\square), Kohlmeise (\blacktriangle) und Feldsperling (\bullet). Alle Angaben in Stunden.

L:D-Verhältnis (s. o.), bedeutet, daß sich solche Fälle, in denen sowohl die Lichtzeit (L:D-Verhältnis) als auch die Dämmerung zunehmen (Anfang Mai), von jenen, in denen die Lichtzeit wächst und die Dämmerung abnimmt (Februar), theoretisch durch eine größere Aktivitätszeit und eine positivere Phasenwinkel-Differenz unterscheiden. Das ist nicht nur im Laborexperiment (ASCHOFF & WEVER 1965, WEVER 1965 b), sondern auch durch die vorliegenden Ergebnisse aus dem Freiland bestätigt (Tab. 1—3). Der Teil a dieser Voraussage könnte sich naturgemäß — so auch bei den Tab. 1—3 vorauszusetzen — nur im Zeitraum März bis September mit relativer Sicherheit widerspiegeln, weil im Winter die kurze Lichtzeit gegensinnig wirkt.



ablesbar, zu welcher Zeit welcher der beiden Umweltparameter bei den einzelnen Arten mehr an der Steuerung der Tagesperiodik beteiligt ist als der andere: So müßte im Winter die Phasenlage der Kohlmeise (*Parus major*) vorrangig von der Dämmerungsdauer gesteuert sein. Das scheint dem Gedanken, daß eine Steigerung der Empfindlichkeit der Lichtzeit gegenüber vorliegt, nicht zu widersprechen (vgl. Voraussage b unter Dämmerungsdauer).

4. Diskussion

Die biologischen Prozesse der Tagesperiodik sind bisher noch unbekannt. Folglich ist die Beobachtung des biologischen Tagesperiodik-Mechanismus die Beobachtung eines „Schwarzen Kastens“ (black-box), gleich ob im Freiland oder im aktiven Experiment: Wir wählen von den Eingangsgrößen (inputs) des Schwarzen Kastens zwei, das L:D-Verhältnis und die Dämmerungsdauer, und von den Ausgangsgrößen (outputs) eine, die Phasenlage der biologischen Tagesperiodik, und beobachten, welche Werte der Eingangsgrößen welchen Ausgangsgrößen-Wert hervorrufen. Das Modell, das wir aus den Befunden dieser Beobachtungen bilden können, wird der Auswahl der Parameter wegen nur ein Teilmodell sein. Methodisch ist es zweckmäßig, aus diesem Teil-Modell die theoretischen Schlußfolgerungen abzuleiten und diese dann auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen. Letzteres ist das Anliegen der vorliegenden Arbeit gewesen.

Wir finden keinen Beleg für einen Widerspruch zwischen den Modellvorstellungen von WEVER und den Schlußfolgerungen, die aus den vorliegenden Ergebnissen von Freilandbeobachtungen gezogen werden dürfen. Diese Schlußfolgerungen stützen die Hypothese ASCHOFFS (1969), die besagt, daß die regelhaften jahreszeitlichen Änderungen der Phasenbeziehung zwischen täglicher Aktivitätsperiodik und natürlichem täglichen Licht-Dunkel-Wechsel als Wirkungsergebnis der von WEVER modellierten Synchronisationsmechanismen erklärt werden können.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1959): Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsbedingungen. *Pflügers Arch.* **270**, 9.
- ASCHOFF, J. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harb. Symp. Quantit. Biol. **25**, 11–28.
- ASCHOFF, J. (1966): Circadian activity rhythms in chaffinches (*Fringilla coelebs*) under constant conditions. *Japan. J. Physiol.* **16**, 363–370.

- ASCHOFF, J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. *Oecologia* (Berlin) **3**, 125—165.
- ASCHOFF, J., K. KLOTTER und R. WEVER (1965): Circadian Vocabulary. In: *Circadian Clocks* (J. ASCHOFF ed.). North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, pp. X—XIX.
- ASCHOFF, J. & R. WEVER (1962): Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 115—128.
- ASCHOFF, J. & R. WEVER (1965): Circadian rhythms of finches in light-dark cycles with interposed twilights. *Comp. Biochem. Physiol.* **16**, 507—514
- ASCHOFF, J. & R. WEVER (1966): Circadian period and phase-angle difference in chaffinches (*Fringilla coelebs* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **18**, 397—404.
- BROWN, F. A. jr. (1962): Extrinsic rhythmicity: A reference frame for biological rhythms under so-called constant conditions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **98**, 775—787.
- BROWN, F. A. jr. (1965): A unified theory for biological rhythms. In: *Circadian Clocks* (J. ASCHOFF ed.). North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, pp. 231—261.
- BROWN, F. A. jr. (1969): A hypothesis for extrinsic timing of circadian rhythms. *Canad. J. Botany* **47**, 287—298.
- BRUNKEN, W. (1967): Zur Relation zwischen Gegenstandsbereich und Theoriebildung im Rahmen der verhaltensphysiologischen Analyse von Synchronisationsmechanismen. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. II Math.-Phys. Kl.* **1967**, Nr. 10, 142—145.
- HALBERG, F. (1959): Physiologic 24-hour-periodicity. *Z. Vitamin-, Hormon- und Fermentforsch.* **10**, 225—296.
- HOFFMANN, K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. *Z. Naturforsch.* **18b**, 154—157.
- HOFFMANN, K. (1967): Kritik des Erlinger Modells. *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen II. Math.-Phys. Kl.* **1967**, Nr. 10, 132—133.
- HOFFMANN, K. (1969): Zum Einfluß der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik. *Z. vergl. Physiol.* **62**, 93—110
- RENSING, L. & W. BRUNKEN: Zur Frage der Allgemeingültigkeit circadianer Gesetzmäßigkeiten. *Biol. Zentralbl.* **86**, 545—565.
- WEVER, R. (1962): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. *Kybernetik* **1**, 139—154.
- WEVER, R. (1963): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. II. Mitteilung. Der Einfluß des Gleichwertes auf die Eigenschaften selbsterregter Schwingungen. *Kybernetik* **1**, 213—231.
- WEVER, R. (1964a): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. III. Mitteilung. Anwendung der Modell-Gleichung. *Kybernetik* **2**, 127—144.
- WEVER, R. (1964b): Ein mathematisches Modell für biologische Schwingungen. *Z. Tierpsychol.* **21**, 359—372.
- WEVER, R. (1965a): A mathematical model for circadian rhythms. In: *Circadian Clocks* (J. ASCHOFF ed.). North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, pp. 47—63.
- WEVER, R. (1965b): Gesetzmäßigkeiten circadianer Aktivitäts-Rhythmen bei Tier und Mensch. In: *La distribution temporelle des activites animales et humaines* (R. CHAUVIN ed.). Masson & Cie., Paris, pp. 4—17.

- WEVER, R. (1966a): Ein mathematisches Modell für die circadiane Periodik. Z. Angew. Math. Mech. **46**, T148—T157.
- WEVER, R. (1966b): Das Schwingungsgesetz der biologischen Tagesperiodik. Umschau Wiss. Techn. **66**, 462—469.
- WEVER, R. (1967): Zum Einfluß der Dämmerung auf die circadiane Periodik. Z. vergl. Physiol. **55**, 255—277.

Eingang: 22. 6. 71 (Tab. 1—3 ergänzt: 24. 8. 71)

Verfasser: NORBERT HÖSER, DDR — 7401 Windischleuba, An der Mühle 2