Ökol. Vögel (Ecol. Birds): 2, 1980: 93–126

Die circadiane Aktivitätsperiodik neotropischer Vögel im Vergleich zu der arktischer Arten[1)]

Circadian Activity Rhythms of Neotropical Birds as Compared to Arctic Species

Von **Wilhelm Kienzle** und **Hans G. Erkert**

Key Words: Circadian rhythm, activity pattern, entrainment, resynchronization, ecological adaptation, *Thraupis episcopus, Tangara vitriolina, Ramphocelus dimidiatus, Saltator albicollis, Fringilla montifringilla, Acanthis flammea.*

Zusammenfassung

Unter der Fragestellung, ob es eine Anpassung circadianer Systeme an die spezifischen Zeitgeberbedingungen im Verbreitungsgebiet der betreffenden Arten gibt, wurde die freilaufende und synchronisierte Aktivitätsperiodik der vier neotropischen Vogelarten *Thraupis episcopus, Tangara vitriolina, Rhamphocelus dimidiatus* und *Saltator albicollis* im Vergleich zu der der arktischen Fringilliden *Fringilla montifringilla* und *Acanthis flammea* untersucht.

Unter konstanten Bedingungen tritt bei allen Arten eine freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik in Erscheinung. Ihre von 24 Stdn. abweichende Periodenlänge ist negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert. Sie variiert bei den tropischen Arten innerhalb des Beleuchtungsstärkebereichs von 10^{-2} bis 10^{1} lx zwischen durchschnittlich 25,6 und 21,7 Stdn. Höhere Lichtintensitäten bewirken Daueraktivität. Die Aktivitätsperiodik der neotropischen Arten läßt sich auch durch Beleuchtungszyklen von 4 : 20 und von 20 : 4 Stdn. noch voll synchronisieren. Der Mitnahmebereich der biologischen Schwingung erstreckt sich im LD $10^{2} : 10^{-2}$ lx von unter T = 20 bis über T = 27 Stdn. Die Tangaren und *Saltator albicollis* resynchronisieren nach einem Phasensprung des LD-Zeitgebers um $\Delta\Phi = +$, bzw. $-$ 8 Stdn. sehr rasch. Hierbei liegt die Resynchronisationsgeschwindigkeit geringfügig über der der nordischen Fringilliden.

Die arktischen *Fringilla montifringilla* und *Acanthis flammea* zeigen weder im Verhalten der Parameter der freilaufenden und synchronisierten Periodik noch in der Breite des Mitnahmebereichs und dem Resynchronisationsverlauf wesentliche Unterschiede gegenüber den untersuchten neotropischen Arten. Dies läßt darauf schließen, daß zumindest bei lichtaktiven Vögeln im Laufe der Evolution keine besonderen Anpassungen des circadianen Aktivitäts-Systems an die spezifischen Zeitgeberbedingungen im Verbreitungsgebiet erfolgt sind.

[1)] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Er 59, 1–5).
Anschrift der Verfasser: Institut für Biologie III.
Lehrstuhl Zoophysiologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Summary

In persuing the question, whether there is an adaptation of circadian activity systems to the specific Zeitgeber-Conditions within the distribution area of birds, freerunning and synchronized circadian activity rhythms of four neotropical bird species, namely *Thraupis episcopus, Tangara vitriolina, Ramphocelus dimidiatus* and *Saltator albicollis* were compared to those of the arctic Fringillidae *Fringilla montifringilla* and *Acanthis flammea.*

Under constant conditions, in all cases a freerunning circadian activity rhythm appears. The period length, which deviates from 24 hrs. is in negative correlation to the light intensity. Within the light intensity range from LL = 10^{-2} lx to LL = 10^{1} lx the period length varies between 25,6 and 21,7 hrs. The circadian activity rhythms of the neotropical species can synchronize completely to light dark cycles of 4 : 20 to 20 : 4 hrs. duration. The range of entrainment of the biological oscillation exceeds 20–27 hrs. (LD 10^{2} : 10^{-2} lx). The tanagers and Saltator resynchronize very fast after a phase shift of the Zeitgeber-LD of $\Delta\Phi = +$ or $-$ 8 hrs. The speed of resynchronization lies slightly above that of the northern Fringillidae.

Studying the arctic *Fringilla montifringilla* and *Acanthis flammea* showed that neither the behavior of the parameters of the freerunning and entrained rhythms (variation range of τ by LL = 10^{-2} to 10 lx : 25.3 – 21.7 hrs) nor the range of entrainment nor the course of re-entrainment differs markedly from that of the noetropical species examined. This points to the fact that during the course of evolution at least the light active birds not developped any particular adaptation of the circadian system to specific Zeitgeber conditions of their distribution area.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung 93
Summary 94

I. Einleitung 96

II. Versuchstiere und Methode 96

III. Ergebnisse 97
1. Neotropische Arten 97
1.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik (LD 12 : 12) 97
1.1.1 Aktivitätsmuster 97
1.1.2 Aktivitätsmenge 98
1.1.3 Phasenwinkeldifferenz 100
1.2 Einfluß der Dauer der Lichtzeit auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik 102
1.3 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der freilaufenden circadianen Periodik 105
1.4 Einfluß der Zeitgeberperiode T auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik – Mitnahmebereich 108
1.5 Resynchronisation nach Phasenverschiebung des Zeitgebers 109
2. Arktische Arten 110
2.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf Aktivitätsmenge und Phasenlage der synchronisierten Aktivitätsperiodik im LD 12 : 12 Stdn. 110
2.2 Einfluß der Dauer der Lichtzeit auf Aktivitätsmenge und Phasenlage 116
2.3 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der freilaufenden circadianen Periodik 116
2.4 Mitnahmebereich 118
2.5 Resynchronisation nach Phasenverschiebung des Zeitgebers 112

IV. Diskussion 123

Literatur 126

I. Einleitung

Dem tagesperiodischen Verlauf der lokomotorischen Aktivität von Tieren liegt in den meisten Fällen ein circadianer Rhythmus zugrunde. Er wird von 24stündigen Umweltperiodizitäten, die als Zeitgeber wirken (ASCHOFF 1958) synchronisiert. Dominierender Zeitgeber ist unter natürlichen Bedingungen fast immer der durch die Erddrehung verursachte tagesperiodische Licht-Dunkel-Wechsel. Seine Parameter, Amplitude, Verhältnis von Licht- zu Dunkelzeit und Dämmerungsdauer variieren im Jahresverlauf je nach geographischer Breite unterschiedlich stark. Den größten jahresperiodischen Änderungen sind Arten mit polnahem Verbreitungsgebiet unterworfen. In Äquatornähe beheimatete Arten leben dagegen unter fast konstanten Zeitgeberbedingungen (ASCHOFF 1969 a, ERKERT 1976 a, DAAN und ASCHOFF 1975). Es stellt sich die Frage, ob dies einen Einfluß auf die Ausprägung des circadianen Systems hat oder ob sich die Aktivitätsperiodik tropischer Arten ähnlich verhält wie die von Tieren aus höheren geographischen Breiten.

Zur Klärung dieser Frage führten wir vergleichende Untersuchungen zur Lichtsteuerung der circadianen Aktivitätsperiodik von vier neotropischen und zwei palaearktisch/holarktischen Vogelarten durch. Als Arten mit äquatornahem Verbreitungsgebiet dienten die mit den Fringilliden nahe verwandten Tangaren (Thraupinae) *Thraupis episcopus* (T.e), *Tangara vitriolina* (Ta.v.) und *Ramphocelus dimidiatus* (R.d.), sowie der zu den Kardinälen (Cardinalinae) gehörende *Saltator albicollis* (S.a.). Vertreter mit arktischem Verbreitungsgebiet waren die beiden Fringilliden, *Fringilla montifringilla* (F.m) und *Acanthis flammea* (A.f.).

Für die Beurteilung des Plastizitätsgrades (exogene Beeinflußbarkeit) der circadianen Aktivitätsperiodik dieser Vögel dienten der jeweilige Aktivitätsverlauf und die Größe der Parameter Aktivitätsmenge und Phasenwinkeldifferenz der synchronisierten Perodik bei verschiedenen Zeit- und Intensitätsverhältnissen eines künstlichen Licht-Dunkel-Wechsels. Untersucht wurden außerdem der Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der freilaufenden circadianen Periodik (ASCHOFF und WEVER 1962 b; ASCHOFF 1964), das Resynchronisationsverhalten nach Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers und der Mitnahmebereich der biologischen Schwingung.

II. Versuchstiere und Methode

Für die Untersuchung stand nur eine beschränkte Zahl von Registrierplätzen zur Verfügung. Deshalb wurde zunächst eine erste Versuchsserie mit den neotropischen und anschließend eine zweite mit den arktischen Vogelarten durchgeführt.

Alle vier neotropischen Arten haben ein äquatornahes Verbreitungsgebiet. Es erstreckt sich bei T.e. von rund 20° N bis 20° S, bei R.d. von 0–15° N, bei Ta.v. von 10° N bis 3° S und bei S.a. von 15° N bis 15° S (OLIVARES 1969, PETERS 1970, MEYER DE SCHAUENSEE 1964). Die Versuchstiere wurden in Zentralkolumbien (El Colegio) gefangen und vor Versuchsbeginn drei Monate lang bei natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel gehalten. Für die Versuche wurden insgesamt 8 Thraupis (T_1–T_8), 9 Tangara (Ta_1–Ta_9), 3 Ramphocelus (R_1–R_3) und 3 Saltator (S_1–S_3) verwendet.

Vom holarktischen Birkenzeisig A.f. standen 8 (A_1–A_8) und vom palaearktischen Bergfink F.m. 9 Individuen (F_1–F_9), jeweils beiderlei Geschlechts, zur Verfügung.

Sämtlichen Versuchstieren wurde jeweils Futter und Wasser ad libitum bereitgestellt. Durch Fütterung kurz nach Beginn der Dunkelzeit ließen sich störende Einflüsse auf die Aktivität der Tiere vermeiden. Die vorwiegend früchtefressenden neotropischen Arten erhielten jeden zweiten Tag eine Futterration aus Bananen, Orangen, Karotten und Äpfeln, sowie einige Tenebrio-Larven und etwas Weichfutter. Die wöchentlich verabreichte Futterration der arktischen Vögel bestand aus einem Körnermischfutter, geriebenen Karotten und Äpfeln und einem Fett-Fertigfutter (Fa. Claus, Limburger Hof).

Die Aktivitätsregistrierungen wurden in einem 2x2x2 m großen schallisolierten und lichtdichten Versuchsraum durchgeführt. Ihm war ein Lichtkasten von 2x1,2x0,4 m mit 21 Tageslicht-Leuchtstoffröhren (Osram 40 W/15) aufgesetzt. Die Beleuchtungsstärke im Versuchsraum ließ sich so stufenweise im Bereich zwischen 1650 und 0,01 lx variieren. Tab. 1 faßt die mit einem Lux- und einem Milliluxmeter der Fa. B. Lange (Berlin) ermittelten durchschnittlichen Beleuchtungsstärken bei den verschiedenen Lichtprogrammen zusammen. Die Raumtemperatur betrug 24 ±1°C, die rel. Luftfeuchtigkeit 65 ±5%.

	Durchschnittliche Beleuchtungsstärke (lx)					
	D	L_1	L_2	L_3	L_4	L_5
	10^{-2} x	10^{-1} x	10^{0} x	10^{1} x	10^{2} x	10^{3} x
Neotropische Arten	1,1 ± 0,5	1,2 ± 0,4	2,2 ± 1,1	1,6 ± 0,8	2,1 ± 1,0	0,9 ± 0,4
Arktische Arten	1,1 ± 0,2	1,4 ± 0,4	3,1 ± 1,1	1,8 ± 0,6	3,8 ± 0,8	1,2 ± 0,4

Tab. 1: Durchschnittliche Lichtintensitäten der einzelnen Beleuchtungsstufen für die neotropischen und arktischen Vogelarten (± Standardabweichung).

Die Vögel befanden sich einzeln in 45x39x24 cm großen Drahtkäfigen, die mit Kontaktsitzstangen ausgestattet und durch weiße Tücher optisch gegeneinander isoliert waren. Als Maß für die lokomotorische Aktivität der Tiere diente die jeweilige Zahl der beim Umherhüpfen ausgelösten Kontaktschlüsse. Diese wurden durch Digital-Mehrkanaldrucker (ELMEG ZDG V) gezählt und stündlich ausgedruckt. Anhand paralleler Aufzeichnungen von Zeitmarkenschreibern (Metrawatt, Miniskript Z) ließen sich die jeweiligen Zeitpunkte von Aktivitätsbeginn und -ende auf ±2 Minuten genau bestimmen. Um den Aktivitätsverlauf einzelner Individuen und Arten trotz der z.T. beträchtlichen Unterschiede im Gesamtniveau der Ativität besser vergleichen zu können, wurden die einzelnen Stundenwerte in Prozent der jeweiligen Gesamtaktivitätsmenge/Tag, bzw. pro Periode umgerechnet.

Die Terminologie folgt den Vorschlägen von ASCHOFF, KLOTTER und WEVER (1965) und ASCHOFF et al. (1975).

III. Ergebnisse

1. Neotropische Arten

1.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik (LD 12:12)

1.1.1 Aktivitätsmuster

Abb. 1 faßt die Ergebnisse eines Versuches zusammen, bei dem durch Darbietung verschiedener L:D-Relationen ($10^2:10^{-2}$, $10^1:10^{-2}$, $10^0:10^{-2}$ lx; jew. 12:12 Stdn.) geprüft wurde, in welchem Maße die Zeitgeberstärke Amplitude und Muster der synchronisierten circadianen Aktivitätsperiodik bei tropischen Vögeln beeinflußt. Entgegen den Voraussagen des Wever'schen Schwingungsmodells (WEVER 1965) steigt das Hauptmaximum des bimodalen Aktivitätsmusters von T.e. mit zunehmender Zeitgeberstärke langsamer an und fällt flacher ab. Beim Nebenmaximum liegen die Verhältnisse genau umgekehrt. Haupt- und

Nebenmaxima der Aktivitätsmuster von R.d. und Ta.v. haben dagegen ihre höchsten Werte und den steilsten Anstieg und Abfall bei der mittleren L : D-Relation. Bei einigen Ta.v. ist das Bigeminus-Aktogramm etwas labil und wechselt manchmal zum Alternans. Es ist deshalb nicht zu entscheiden, ob der in Abb. 1 (rechts) gezeigte Übergang zu einem Alternans-Muster bei L = 10^1 und 10^0 lx allein durch die Zeitgeberstärke bedingt ist. R.d. zeigt bei Variation der Zeitgeberstärke die geringsten Änderungen des Aktivitätsmusters (Abb. 1, links unten). Lediglich bei schwächstem Zeitgeber fehlt der starke Aktivitätsabfall nach dem Hauptmaximum und die Aktivität nimmt kontinuierlich bis kurz vor dem in der letzten Stunde der Lichtzeit gelegenen Nebenmaximum ab.

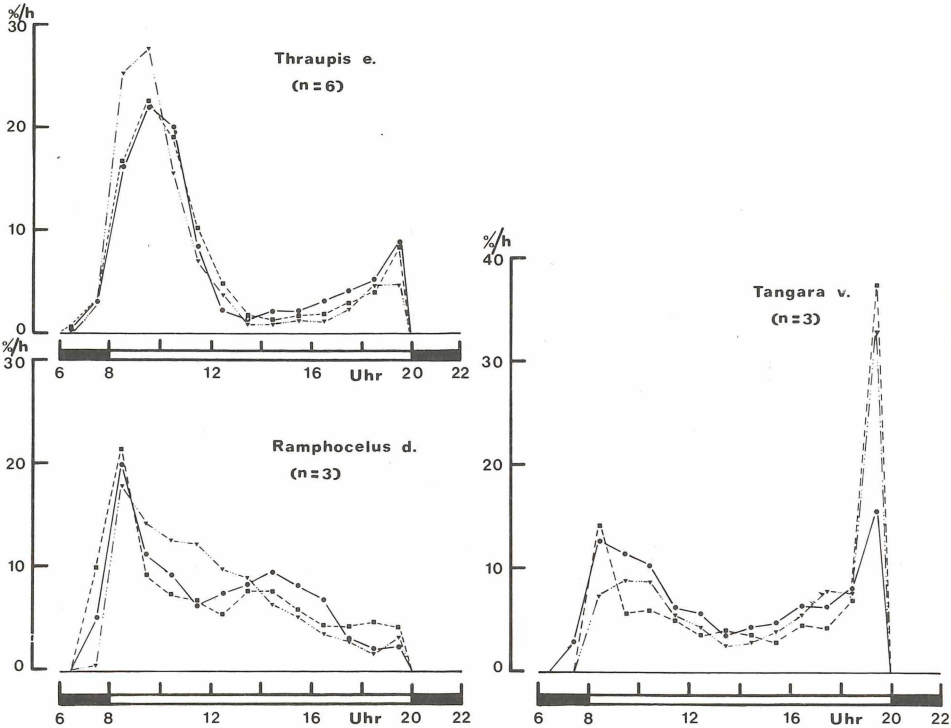

Abb. 1: Einfluß der Zeitgeberstärke auf das Aktivitätsmuster neotropischer Vögel im LD 12 : 12 Std. (●——● = $10^2 : 10^{-2}$ lx; ■ – – – – ■ = $10^1 : 10^{-2}$ lx; ▼ – . . . – ▼ = $10^0 : 10^{-2}$ lx).

1.1.2 Aktivitätsmenge

Die Zeitgeberstärke beeinflußt die Aktivitätsmenge der vier Arten in unterschiedlicher Weise. Abb. 2 bietet eine Übersicht über die für die einzelnen Versuchstiere bei mehreren L-Beleuchtungsstärken (D = jew. 10^{-2} lx) ermittelten Durchschnittswerte/Tag.

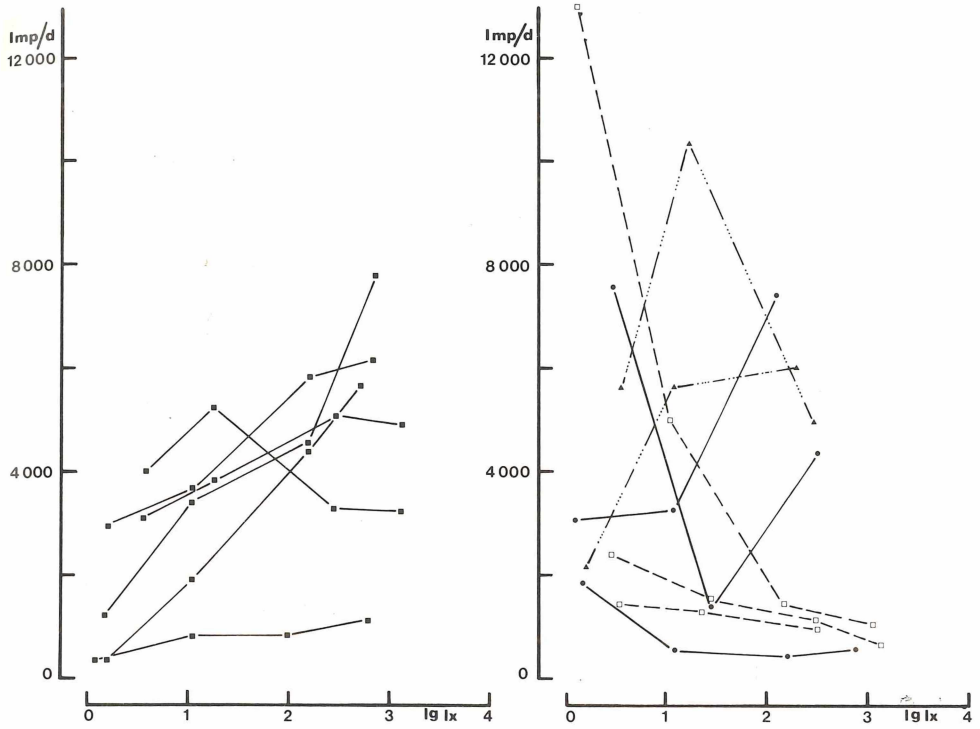

Abb. 2: Abhängigkeit der durchschnittlichen Aktivitätsmenge/24 h (n = jeweils 15 Tage) im LD 12:12 Stdn. von der L-Beleuchtungsstärke (D = 10^{-2} lx).
Links: *Thraupis episcopus.* Rechts: ●——● *Tangara vitriolina,* □ – – – – □ *Ramphocelus dimidiatus,* ▲ – . . . – ▲ *Saltator albicollis.*

Es wird deutlich, daß nur bei Thraupis eine eindeutige positive Korrelation mit der L-Beleuchtungsstärke besteht (Abb. 2, links). Allerdings zeigen sich bei 2 der 6 Versuchstiere Tendenzen zu einer Sättigungs- oder Optimumsfunktion. Eine andere Blautangare hat ein deutliches Aktivitätsmaximum bei 18 lx. Die 3 Ta.v. reagieren auf Änderungen der L-Beleuchtungsstärke so unterschiedlich (Abb. 2, rechts), daß keine allgemeine Aussage für diese Art möglich ist.

Ramphocelus verhält sich genau entgegengesetzt zu den Voraussagen des Wever'schen Modells (1965) und der Circadian-Regel (ASCHOFF 1960, 1964). Seine lokomotorische Aktivität nimmt mit zunehmender Beleuchtungsstärke ab. Auch bei Saltator führt die Variation der L-Intensität zu starken Aktivitätsänderungen. Jedoch verhalten sich die beiden Versuchstiere etwas unterschiedlich. Während S_1 bei der mittleren Beleuchtungsstärke von 17 lx ein deutliches Aktivitätsmaximum aufweist, flacht sich der Kurvenverlauf bei S_2 nach einem steilen Anstieg von 10^0 zu 10^1 lx stark ab. Dies braucht jedoch nicht auf eine

Sättigungsfunktion hinzudeuten, sondern könnte auch auf ein zwischen 10 und 100 lx gelegenes Aktivitätsmaximum zurückgehen.

1.1.3 Phasenwinkeldifferenz

Die Zeitgeberstärke beeinflußt auch die Phasenlage der synchronisierten biologischen Schwingung zum Zeitgeber-LD (Aschoff 1969, Aschoff und Wever 1966, Erkert 1976 b, Hoffmann 1969 a + b, West und Pohl 1973). Abb. 3 faßt die ermittelten Phasenwinkeldifferenzen des Aktivitätsbeginns (Ψa) von T. e. und R. d. zusammen. Bei T. e. erweist sich Ψa klar als Funktion der Beleuchtungsstärke (Friedman-Test: p = 0.012). Kleinste PWDen treten mit Ausnahme von T_5 aber nicht, wie zu erwarten, bei größter, sondern bei kleinster L : D-Relation auf. Fünf der sechs Versuchstiere haben ihre größten Ψa-Werte bei mittlerer Beleuchtungsstärke und reduzieren sie bei höheren Lichtintensitäten wieder etwas.

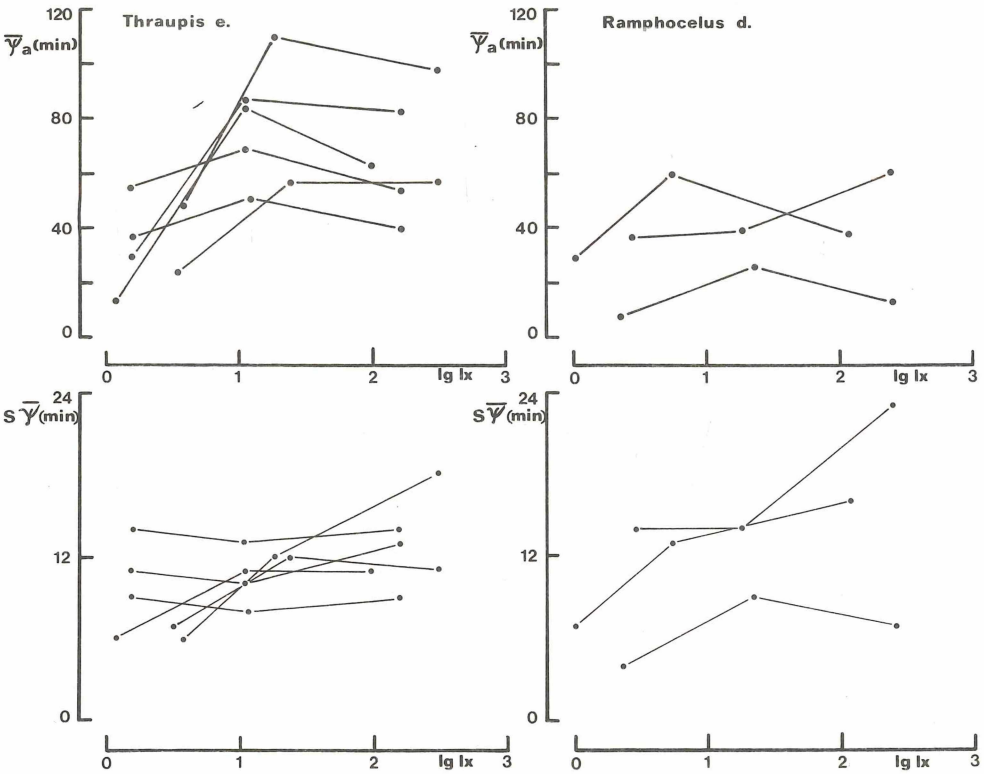

Abb. 3: Einfluß der L-Beleuchtungsstärke (D = ~ 10^{-2} lx) auf die Phasenwinkeldifferenz Ψ_a (oben) und die Präzision des Timings des Aktivitätsbeginns (≙ Kehrwert der Streuung der PWD, unten) im LD 12 : 12 Stdn. (n = jew. 10 Tage).

Auch bei Ramphocelus treten die kleinsten Ψa-Werte bei geringster L : D-Relation auf. Zwei der Tiere beginnen ihre Aktivität bei mittleren L-Intensitäten am frühesten (höchste Ψa-Werte); beim dritten ist der höchste positive Ψa-Wert bei der größten Zeitgeberamplitude zu verzeichnen.

Außer der Phasenlage sollte sich mit der Zeitgeberstärke auch die Präzision der Phasenkontrolle des Aktivitätsbeginns ändern (ASCHOFF et al. 1972, WEST und POHL 1973). Als Maß dafür gilt der Kehrwert der Standardabweichung der mittleren PWD von Ψa während einer Registrierperiode von 10 oder 14 Tagen. Aus Abb. 3, bei der in den unteren Diagrammen die Streuungen von Ψa als Funktion der L-Beleuchtungsstärke dargestellt sind, geht hervor, daß sich weder T.e. noch R.d. erwartungsgemäß verhalten. Bei keinem der Versuchstiere tritt die höchste Präzision der Phasenkontrolle des Aktivitätsbeginns bei der größten L : D-Relation auf. Die insgesamt uneinheitlichen Ergebnisse lassen vermuten, daß zumindest bei Thraupis keine Beziehung zwischen Zeitgeberstärke und Präzision des Timings des Aktivitätsbeginns besteht.

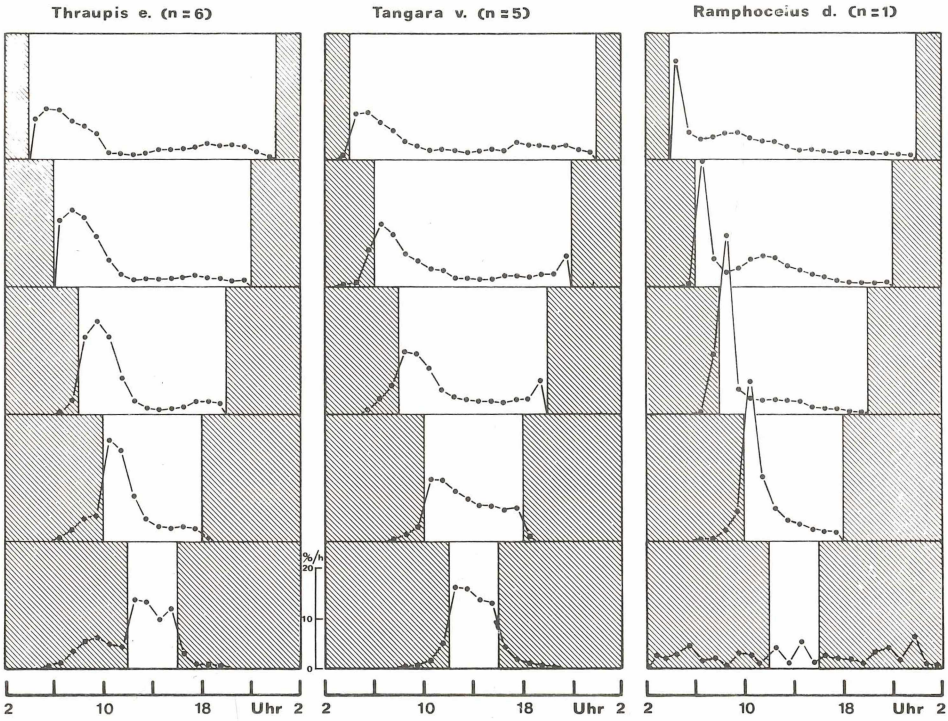

Abb. 4: Aktivitätsmuster neotropischer Vögel im 24-Stunden-Tag (L : D = $10^2 : 10^{-2}$ lx) mit unterschiedlicher Dauer der Lichtzeit.

1.2 Einfluß der Dauer der Lichtzeit auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik

Im künstlichen 24-Stunden-Tag (LD 12 : 12; $10^2 : 10^{-2}$ lx) haben alle vier neotropischen Arten ein biphasisches Aktivitätsmuster. Mindestens 96% ihrer täglichen Gesamtaktivität entfallen auf die Lichtzeit. In ihrem äquatornahen Verbreitungsgebiet sind diese Vögel das ganz Jahr über einem Beleuchtungszyklus mit fast gleich langer Licht- und Dunkelzeit ausgesetzt. Es fragt sich, wie sich bei ihnen Verlängerungen und Verkürzungen der Lichtphase, wie sie auf höheren geographischen Breiten im Jahresverlauf auftreten, auf das Muster und die Verteilung der Aktivität auf Licht- und Dunkelzeit auswirken. Dazu wird die 12stündige L-Phase (10^2 lx) zweimal um je 4 Stunden verlängert, bzw. verkürzt. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind in Abb. 4 dargestellt.

Die Aktivitätsperiodik der Tiere folgt der Verlängerung der Lichtzeit, ohne daß dabei größere Änderungen des Aktivitätsmusters auftreten. Das Hauptmaximum folgt der Vorverlagerung der Licht-an-Stufe ziemlich genau, flacht sich aber mit zunehmender L-Dauer etwas ab. Das im LD 12 : 12 kurz vor Beendigung der L-Phase gelegene Nebenmaximum von T.e. und Ta.v. ist bei extrem verlängerter Lichtzeit nicht mehr so deutlich ausgeprägt. Da seine Phasenlage zur Licht-aus-Stufe stärker variiert bewirkt die Mittelung der Werte eine weitgehende Nivellierung.

Schrittweise Verkürzung der L-Phase bis auf 4 Stdn. führt zu starken Änderungen des Aktivitätsmusters. Im LD 8 : 16 werden die Vögel, bezogen auf den Lichtbeginn, früher aktiv. Obwohl sie auch nach dem plötzlichen Licht-aus noch Hüpfaktivität zeigen, verschwindet bei der Hälfte von ihnen das Nebenmaximum. Bei einer L : D-Relation von 4 : 20 Stdn. ist R.d. nicht mehr synchronisiert. Das untersuchte Tier zeigt einen freilaufenden endogenen Rhythmus mit einer Periodenlänge von 24,9 Stdn.. T.e. und Ta.v. bleiben dagegen auch im LD 4 : 20 mit jeweils einer Ausnahme stabil synchronisiert. In beiden Ausnahmefällen treten oszillatorische Phasenverschiebungen zum Zeitgeber-LD auf. Dies deutet auf eine im Vergleich zu den anderen LD-Relationen wesentlich geringere Zeitgeberstärke des Beleuchtungszyklus hin. Im LD 4 : 20 verlagern T.e. 37,1 und Ta.v. 21,5% der täglichen Gesamtaktivität in die Dunkelphase.

Mit der Dauer der Lichtphase des 24stündigen Beleuchtungszyklus ändert sich auch die Menge der pro Periode geäußerten Hüpfaktivität (Abb. 5). Schrittweise Vergrößerung beantwortet T.e. mit nur einer Ausnahme mit einer kontinuierlichen fast linearen Steigerung der Gesamtaktivität. Im Gegensatz dazu nimmt die Aktivitätsmenge von Ta.v. vom LD 4 : 20 zum LD 8 : 16 kaum zu und steigt erst danach steil an.

Auch die Phasenlage der Aktivitätsperiodik zum LD-Zeitgeber sollte sich mit der Lichtzeitdauer ändern. Abb. 6 stellt die durchschnittlichen PWDen von Beginn (Ψa), Mitte (Ψm) und Ende (Ψe) der Aktivitätszeit von T. e. und Ta. v. dar. Ψa ist bei beiden Arten negativ mit dem L:D-Verhältnis korreliert (r =

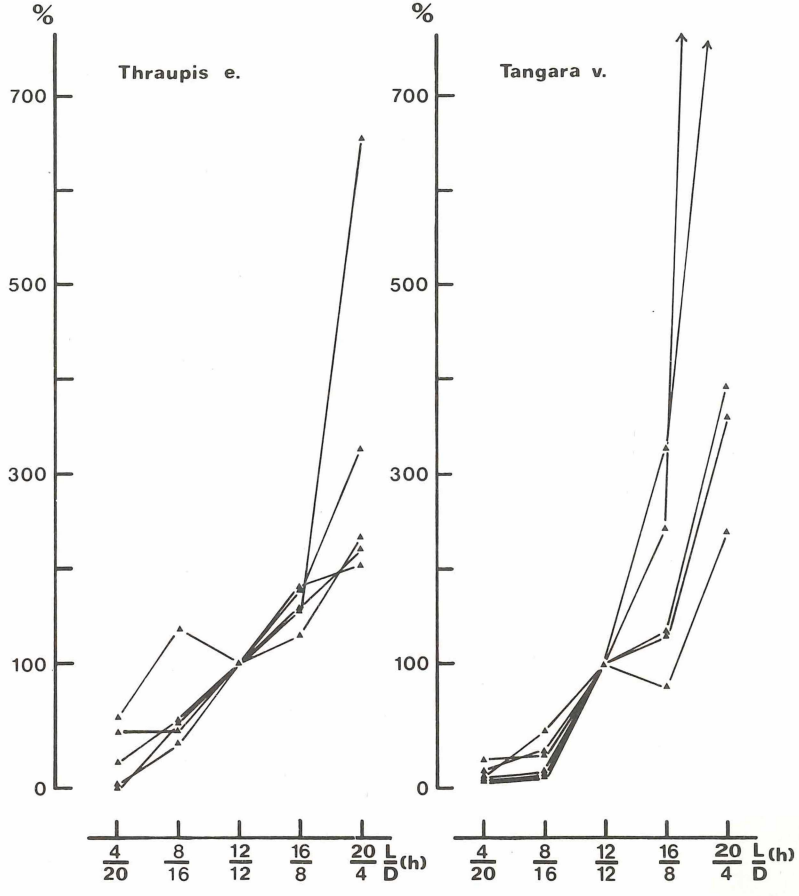

Abb. 5: Abhängigkeit der durchschnittlichen Aktivitätsmenge/24 h von der L-Dauer im 24-Stunden-Tag. (L:D = $10^2:10^{-2}$ lx). Aktivitätsmenge im LD 12:12 Stdn. = 100%.

−0,80; p <0,001, bzw. r = −0,43; p <0,05). Infolge gleichzeitiger positiver Korrelation zwischen L-Dauer und Ψe (r = 0,56; p <0,01; bzw, r = 0,55; p <0,01) bleibt jedoch die Gesamt-PWD Ψm weitgehend konstant.

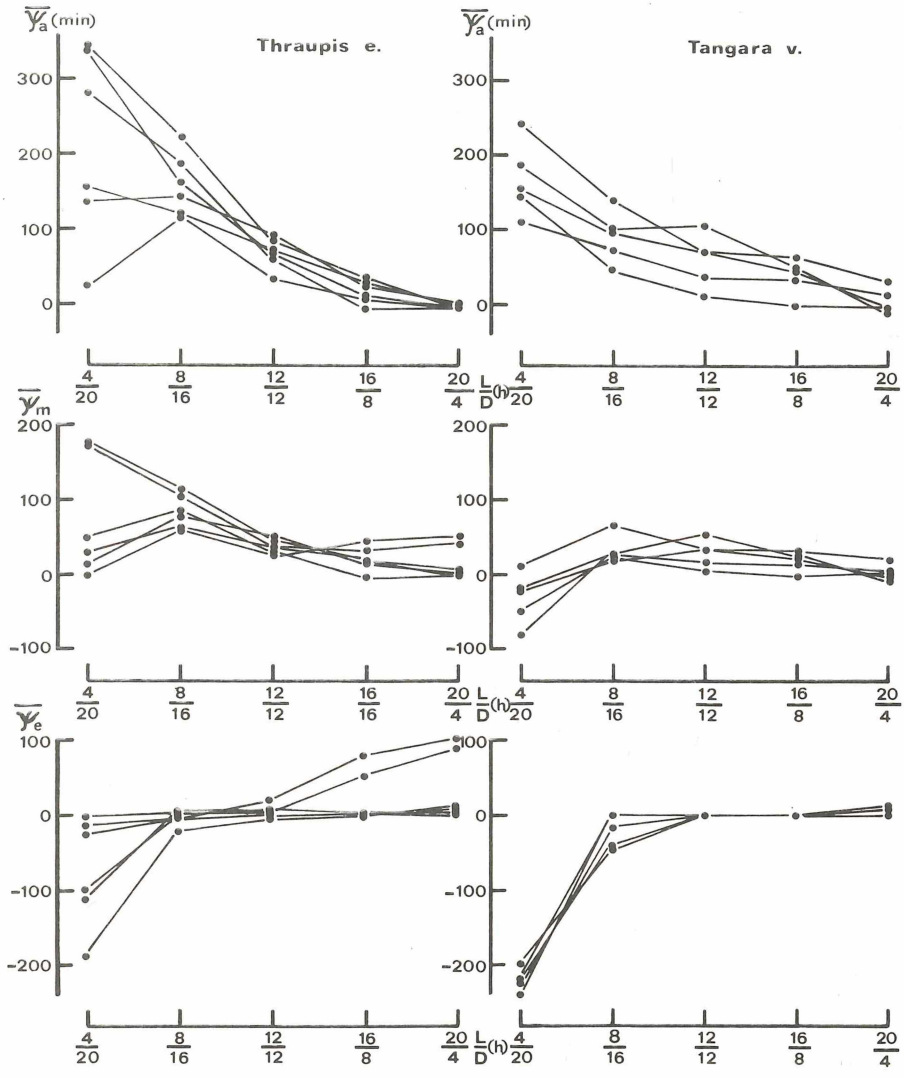

Abb. 6: Phasenwinkeldifferenz von Beginn (Ψ_a), Mitte (Ψ_m) und Ende (Ψ_e) der Aktivitätsphase neotropischer Vögel im 24-Stunden-Tag mit unterschiedlicher Dauer der Lichtzeit (L:D = $10^2:10^{-2}$ lx).

Nach gängigen Vorstellungen müßte sich mit dem L:D-Verhältnis auch die Präzision der Phasenkontrolle von Aktivitätsbeginn (sΨa) und -ende (sΨe) ändern (ASCHOFF et al. 1972; DAAN und ASCHOFF 1975). Größte Präzision, d.h. kleinste Streuungen der PWDen sollten danach im LD 12:12 auftreten. Wie aus Tab. 2 hervorgeht, entsprechen insbesondere die Ergebnisse bei sΨ_a nicht den Erwartungen. Dies dürfte z.T. durch positive Maskierung der Phasenlage des Aktivitätsbeginns im LD 20:4 bedingt sein.

1.3 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der freilaufenden circadianen Periodik

Unter konstanten Bedingungen zeigen die Vertreter aller vier neotropischen Vogelarten einen freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus, dessen Periodenlänge von 24 Stunden abweicht und negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert ist (Abb. 7 und 8). Auch das Verhältnis von Aktivitätszeit:Ruhezeit (α:ϱ) ist positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert. Der ungemein steile Anstieg des α:ϱ-Verhältnisses bei Lichtintensitäten über 1 lx spiegelt eine zunehmende Ten-

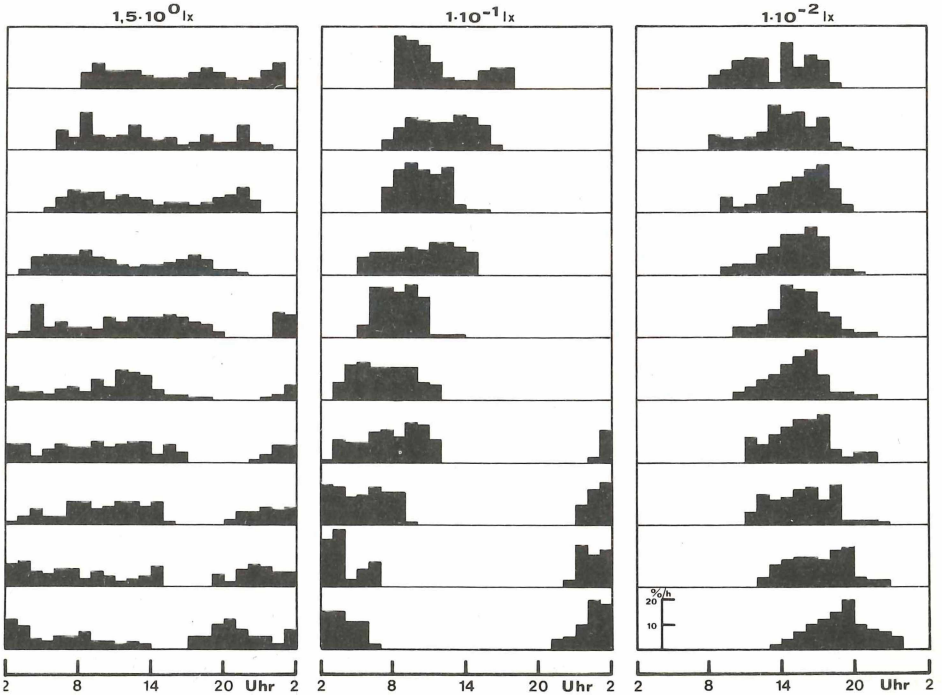

Abb. 7: Nachweis eines freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus bei der Blautangare, *Thraupis episcopus* (T_5), unter konstanten Bedingungen.

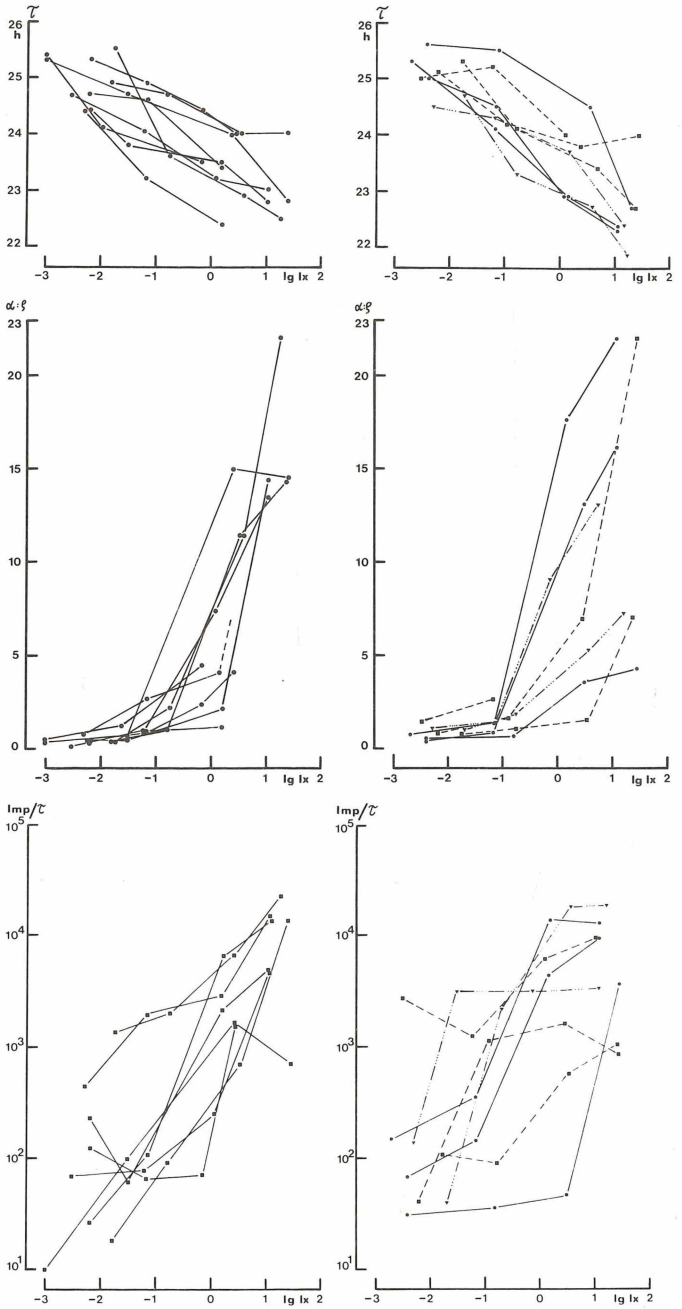

Abb. 8: Abhängigkeit der Periodenlänge (oben), des α:ϱ-Verhältnisses und der Aktivitätsmenge/Periode von der Beleuchtungsstärke des LL.
Links: *Thraupis episcopus*. Rechts: ●——● *Tangara vitriolina*, ■– – – ■ *Ramphocelus dimidiatus*, ▼– . . . –▼ *Saltator albicollis*.

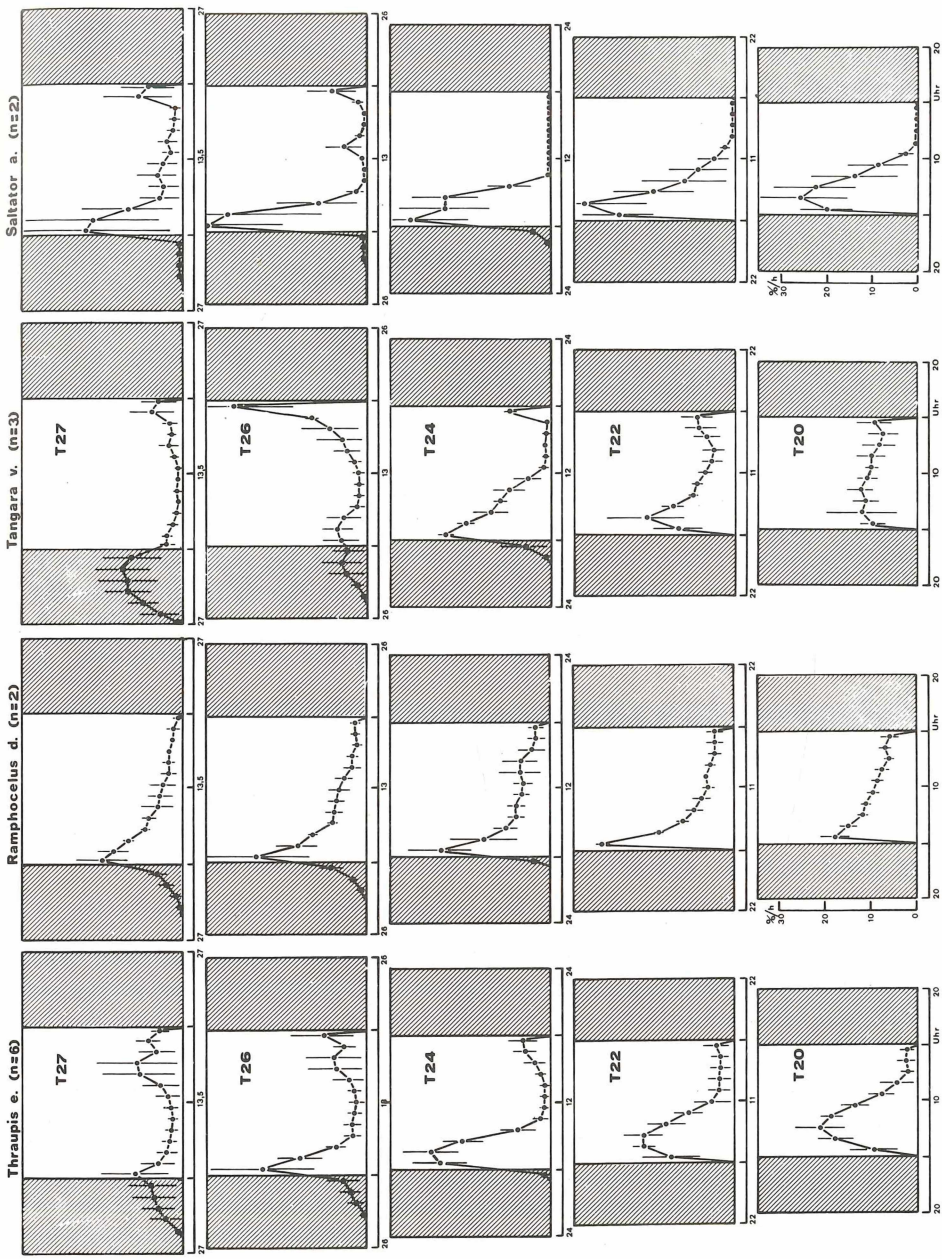

Abb. 9: Aktivitätsmuster neotropischer Vögel bei verschiedenen Periodenlängen des LD-Zeitgebers: Mitnahmebereich im LD $10^2:10^{-2}$. Gerasterte Fläche = D-Phase.

denz zur Daueraktivität wieder. Schon im LL von 10^2 lx sind alle Vögel dauer-aktiv.

Die Aktivitätsmenge/Periode (Abb. 8, unten) ist ebenfalls eine Funktion der Beleuchtungsstärke. Hierbei treten jedoch wesentlich größere interspezifische Unterschiede im Verhalten auf als bei der Periodenlänge und dem $\alpha : \varrho$-Verhältnis. Bei *Thraupis* ergibt sich innerhalb des geprüften Helligkeitsbereichs eine fast lineare Abhängigkeit der Aktivitätsmenge/Periode vom log. der Beleuchtungsstärke. Die Ergebnisse bei *Tangara, Ramphocelus* und *Saltator* deuten dagegen auf eine Sättigungsfunktion hin. Insgesamt entsprechen die Ergebnisse weitgehend den Aussagen der Circadian-Regel für lichtaktive Arten (ASCHOFF 1964).

1.4 Einfluß der Zeitgeberperiode T auf die Parameter der synchronisierten circadianen Periodik – Mitnahmebereich

Die endogene Rhythmus wird normalerweise vom äußeren Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert. Voraussetzung dafür ist jedoch u.a., daß dessen Periodenlänge einen bestimmten Bereich, der als Mitnahmebereich bezeichnet wird, nicht überschreitet. Die jeweilige Größe dieses Mitnahmebereichs kann neben der Variationsbreite der Periodenlänge als Maß für die Plastizität des circadianen Systems gelten. Deshalb wird geprüft, welche Zeitgeberperioden den Aktivitätsrhythmus der untersuchten Vogelarten noch zu synchronisieren vermögen.

Die Ergebnisse sind in Abb. 9 zusammengefaßt. Den dargestellten Mittelwertaktogrammen läßt sich entnehmen, daß bei allen dargebotenen LD-Perioden volle Synchronisation erfolgt. Der Mitnahmebereich der biologischen Schwingung erstreckt sich also in jedem Fall von unter 20 bis über 27 Stunden. Nach dem Verhalten der Tiere bei T = 27 und 20 Stdn. kann darauf geschlossen werden, daß der unter 24 Stdn. gelegene Teil des Mitnahmebereichs größer ist als der Abschnitt über 24 Stdn.

Von 24 Stunden abweichende LD-Perioden bewirken in zunehmendem Maße Verformungen des Aktivitätsmusters. Während sich die lokomotorische Aktivität im LD 10:10 in jedem Fall ganz auf die Lichtphase beschränkt, rückt sie im LD 13,5:13,5 z.T. in die letzten Stunden der Dunkelzeit. Bei Ta.v., deren Aktogramm insgesamt die stärksten Modifikationen durch die Zeitgeberperiode zeigt, verschiebt sich bei T = 27 Stdn. sogar das Hauptmaximum ganz in die Dunkelphase. Während sich die durchschnittliche Aktivitätsmenge/T in Abhängigkeit von der Zeitgeberperiode kaum ändert (Abb. 10, links; Friedman-Test: $p = 0{,}5$), ergibt sich bei der Gesamtphasenwinkeldifferenz (Ψm) die zu erwartende positive Funktion (Abb. 10, rechts). Allerdings liegen die PWDen bei $T \leqq 23$ Stdn. fast alle bei Null. Dies ist auf positive Maskierung (HOFFMANN 1969 a) durch die unmittelbar aktivitätssteigernde hohe L-Beleuchtungsstärke zurückzuführen.

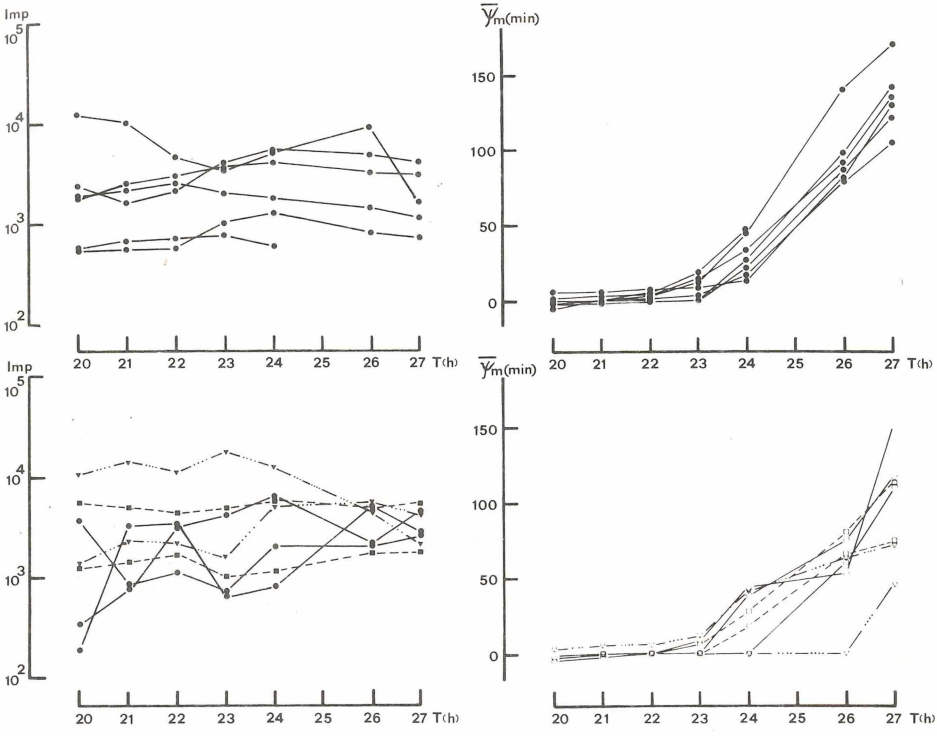

Abb. 10: Abhängigkeit der Aktivitätsmenge (links) und der Gesamtphasenwinkeldifferenz Ψ_m (rechts) von der Periodenlänge des Zeitgeberzyklus (LD $10^2:10^{-2}$ lx). Oben: *Thraupis episcopus*. Unten: ● —— ● *Tangara vitriolina*, ■ – – – ■ *Ramphocelus dimidiatus*, ▼ – . . . – ▼ *Saltator albicollis*.

1.5 Resynchronisation nach Phasenverschiebung des Zeitgebers

Der endogene Rhythmus kann plötzlichen Phasenverschiebungen des Zeitgebers nicht unmittelbar folgen. Er benötigt zur Resynchronisation eine mehr oder weniger große Anzahl von Übergangszyklen mit verlängerter oder verkürzter Periode. Diese Resynchronisationszeit hängt außer von der Schwingungsbreite des Zeitgebers und vom Grad der Koppelung zwischen biologischer und Zeitgeber-Schwingung auch von der Stärke der endogenen Komponente ab (ASCHOFF et al. 1975, ERKERT 1976 b). sie kann deshalb als weiteres Maß zur Charakterisierung der jeweiligen Ausprägung (Plastizitätsgrad) circadianer Systeme herangezogen werden. Aus diesem Grunde wird geprüft, wie schnell sich die Aktivitätsperiodik der untersuchten Arten einem um 8 Stdn. vorverlagerten ($\Delta\Phi$ = + 8 Stdn.), bzw. rückverschobenen ($\Delta\Phi$ = − 8 Stdn.) LD 12:12 unterschiedlicher Stärke anpaßt.

Über den bei verschiedenen Zeitgeberstärken ermittelten Resynchronisationsverlauf informiert Abb. 11. In ihr ist die durchschnittliche Verschiebung des Aktivitätsbeginns an aufeinanderfolgenden Tagen (von oben nach unten) nach Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers (Tag Null) um $\Delta\Phi = +8$ (Abszisse von 0 nach links) und um $\Delta\Phi = -8$ Stdn. (Abszisse von 0 nach rechts) bei drei L:D-Relationen aufgetragen. Es wird deutlich, daß alle vier Arten sehr rasch resynchronisieren, und daß die Resynchronisationsdauer von der Schwingungsbreite des Beleuchtungszyklus (Zeitgeberstärke) abhängt. Der zeitliche Verlauf der Resynchronisation ist im Grundschema überall gleich. Zunächst erfolgt eine sehr starke zeitliche Verschiebung des Aktivitätsbeginns in Richtung auf den neuen Anfang der Lichtzeit (Hauptresynchronisationsphase). Erst im Verlauf weiterer Tage pendelt sich danach eine stabile Phasenlage ein. Diese „Stabilisierungsphase" macht es schwierig, den Zeitpunkt voller Resynchronisation genau zu bestimmen. Deshalb wird die Zeit bis zum Erreichen von $^3/_4$ (= 6 Stdn.) der theoretisch zu erwartenden Phasenverschiebung errechnet. Die so ermittelten Werte sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Auch aus ihnen geht eindeutig hervor, daß die Resynchronisationsgeschwindigkeit mit der Zeitgeberstärke zunimmt und von der Richtung der Phasenverschiebung des Zeitgebers abhängt. Thraupis und Saltator resynchronisieren nach positiver Phasenverschiebung des LD schneller als nach Rückverschiebung. Bei *Ramphocelus* und *Tangara* ist es genau umgekehrt.

	L:D	4:20	8:16	12:12	16:8	20:8
Thraupis e.	$\bar{s}\,\Psi_a$	40	22	13	7	2
	$\bar{s}\,\Psi_e$	37	3	5	11	10
Tangara v.	$\bar{s}\,\Psi_a$	34	34	20	21	7
	$\bar{s}\,\Psi_e$	31	13	0	0	5

Tab. 2: Durchschnittliche Streuungen der Phasenwinkeldifferenzen des Aktivitätsbeginns (Ψa) und -endes (Ψe) neotropischer Vögel bei verschiedenen Lichtzeit- : Dunkelzeit-Verhältnissen (in Minuten).

2. Arktische Arten

2.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf Aktivitätsmenge und Phasenlage der synchronisierten Aktivitätsperiodik im LD 12:12 Stdn.

Die durchschnittliche Aktivitätsmenge/Tag hängt auch bei den Bergfinken und Birkenzeisigen sehr stark von der L-Beleuchtungsstärke des LD 12:12, d.h. von der Zeitgeberstärke ab (Abb. 12). Erhöhung der Lichtintensität in der L-Phase von 10^{-1} bis 10^{1} lx bewirkt bei F.m. einen steilen Anstieg der täglichen Aktivitätsmenge. Durch größere Helligkeit läßt sich die Aktivität dieser Vögel dann nicht mehr steigern. Insgesamt scheinen innerhalb des untersuchten Helligkeitsbereiches Sättigungsfunktionen vorzuliegen. Fast alle Birkenzeisige zeigen im LD

12 : 12 mit gleichbleibender D- (10^{-2} lx) und variierter L-Beleuchtungsstärke ein beleuchtungsabhängiges Aktivitätsoptimum. Lediglich bei einem der 8 Tiere nimmt die durchschnittliche Aktivitätsmenge/Tag kontinuierlich mit der Beleuchtungsstärke zu. Bei den anderen Tieren treten maximale Werte im mittleren Intensitätsbereich zwischen 10^0 und 10^1 lx auf. Aus den in Tab. 4 zusammengefaßten Ergebnissen einer Analyse mittels Vorzeichentest geht hervor, daß sich die Lage des Aktivitätsoptimums der Birkenzeisige bei L = 10 lx hinreichend absichern läßt.

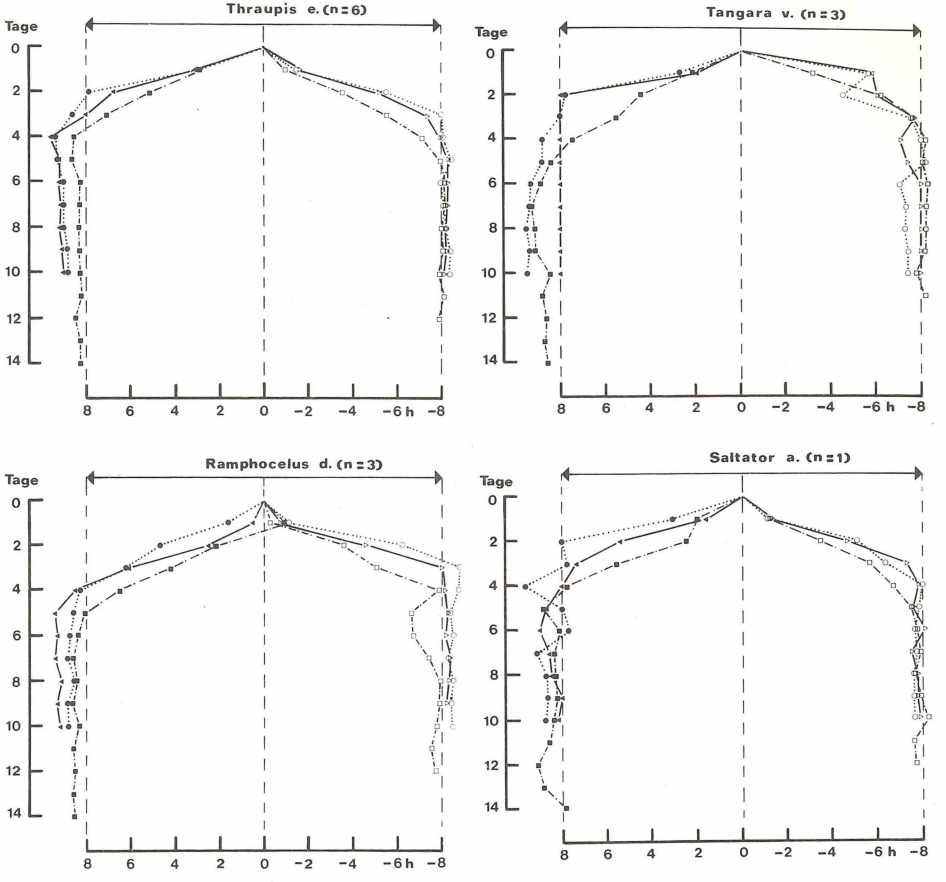

Abb. 11: Phasenverschiebung des Aktivitätsbeginns neotropischer Vögel während der Resynchronisation nach Phasensprung des Zeitgeber-LD 12 : 12 um $\Delta\Phi = +8$ Stdn. (schwarze Symbole) und um $\Delta\Phi = -8$ Stdn. (offene Symbole) bei drei Zeitgeberstärken (○ . . . . . ○ = $10^2 : 10^{-2}$ lx; △ —— △ = $10^1 : 10^{-2}$ lx; □ – . – . – □ = $10^0 : 10^{-2}$ lx).

Zeitgeberstärke	*Thraupis episcopus*		*Ramphocelus dimidiatus*		*Tangara vitriolina*		*Saltator albicollis*	
	¾ Resynchronisation (Tage)							
L:D (Lux)	$\Delta\Phi = +8$ h	$\Delta\Phi = -8$ h	$\Delta\Phi = +8$ h	$\Delta\Phi = -8$ h	$\Delta\Phi = +8$ h	$\Delta\Phi = -8$ h	$\Delta\Phi = +8$ h	$\Delta\Phi = -8$ h
$10^2 : 10^{-2}$ lx	1,7	2,3	3	2	1,8	1	1,8	2,3
$10^1 : 10^{-2}$ lx	1,8	2,4	3,3	2,5	1,8	1,5	2,3	2,6
$10^0 : 10^{-2}$ lx	2,5	3,2	4	3,3	3,3	2	3,3	3,3

Tab. 3: Resynchronisationszeiten nach einer Zeitgeberverschiebung um $\Delta\Phi = +$, bzw. $-$ 8 Stdn., bei der die Versuchstiere ¾ der theoretisch zu erwartenden neuen Phasenlage zum phasenverschobenen LD-Zeitgeber erreicht haben.

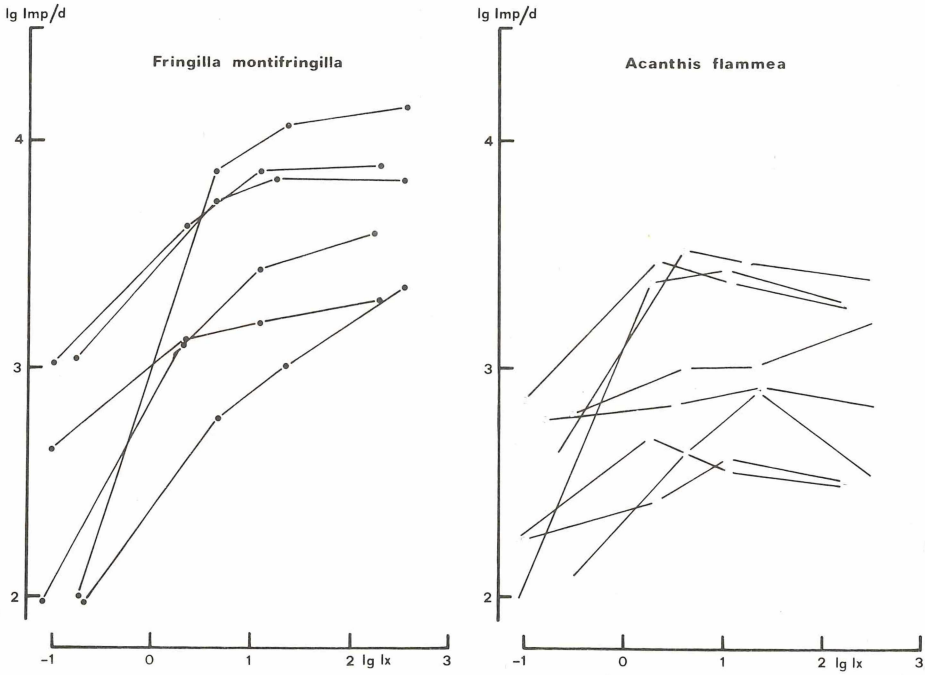

Abb. 12: Abhängigkeit der durchschnittlichen Aktivitätsmenge/Tag der arktischen Fringilliden, *Fringilla montifringilla* und *Acanthis flammea*, im LD 12:12 von der Helligkeit in der L-Phase (D = 10^{-2} lx; n = jew. 15 Tage).

Sowohl bei F. m. als auch bei A. f. ist die Phasenwinkeldifferenz des Aktivitätsbeginns (Ψa) positiv, die des Aktivitätsendes (Ψe) negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert (Abb. 13, Tab. 4).

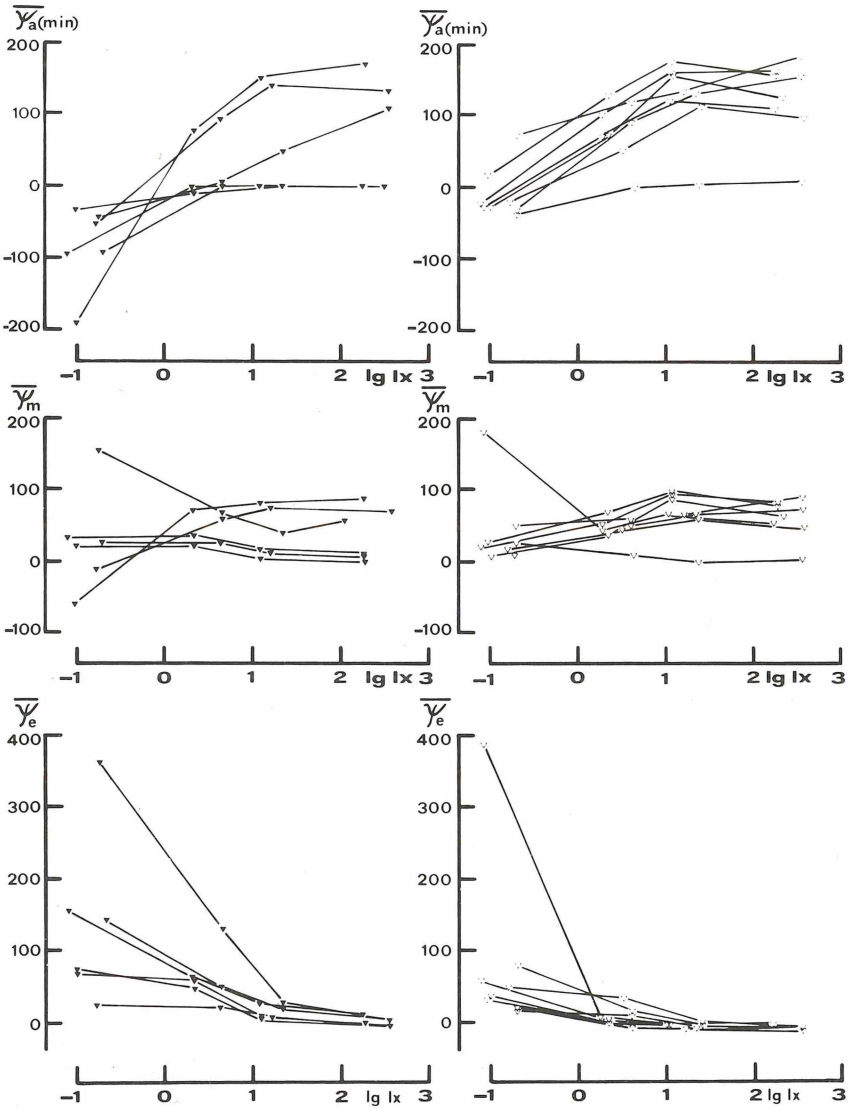

Abb. 13: Einfluß der L-Beleuchtungsstärke eines LD 12:12 (D = 10^{-2} lx) auf die Phasenlänge von Beginn (Ψ_a), Mitte (Ψ_m) und Ende (Ψ_e) der täglichen Aktivitätszeit von *Fringilla montifringilla* (links) und *Acanthis flammea* (rechts).

Für die Gesamt-PWD (Ψm) ergibt sich infolge des entgegengesetzten Verhaltens von Ψa und Ψe keine signifikante Abhängigkeit von der Lichtintensität der L-Phase. Aus Abb. 13 geht auch hervor, daß sich Ψe bei beiden Arten in Abhängigkeit von der L-Beleuchtungsstärke nicht nur weniger stark ändert als Ψa, sondern daß hier auch geringere interindividuelle Unterschiede auftreten.

Vergleich $L_1 : L_2$ (Lux)	Vorzeichen der durchschnittl. Differenz	p =
$10^{-1} - 10^{0}$	–	0,008
$10^{-1} - 10^{1}$	–	0,008
$10^{-1} - 10^{2}$	–	0,008
$10^{0} - 10^{1}$	–	0,3
$10^{0} - 10^{2}$	+	0,7
$10^{1} - 10^{2}$	+	0,07

Tab. 4: Nachweis eines beleuchtungsbedingten Aktivitätsoptimums bei *Acanthis flammea* im LD 12:12 mit gleichbleibender Beleuchtungsstärke in der D- und variierter Helligkeit in der L-Phase. ++ = signifikant, + = noch signifikant, – = nicht signifikant.

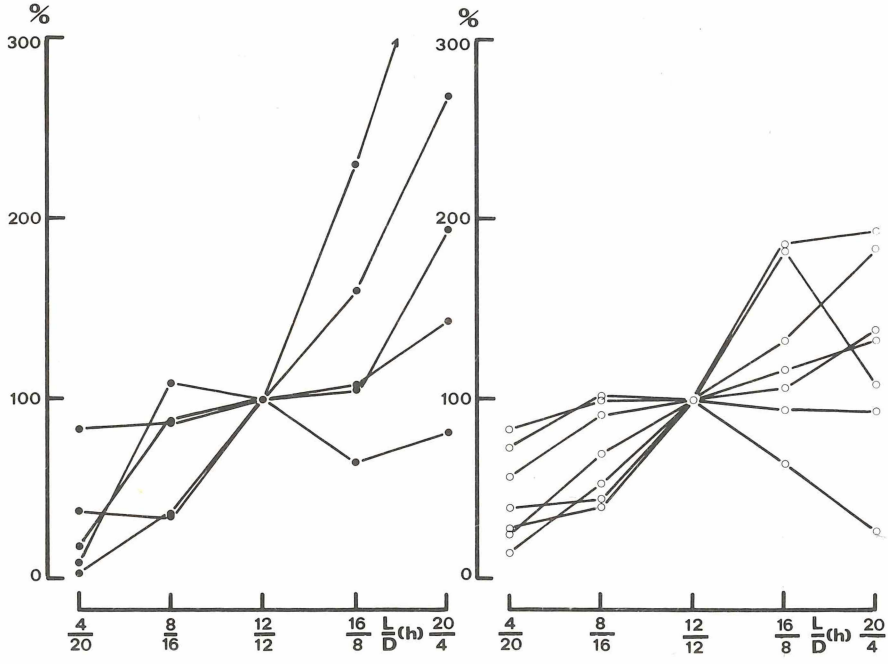

Abb. 14: Abhängigkeit der durchschnittlichen Aktivitätsmenge/Tag von der Lichtzeit-Dauer des 24-Stunden-Zyklus. Links: *Fringilla montifringilla*, rechts: *Acanthis flammea*. L:D = $10^{2} : 10^{-2}$ lx. Aktivitäsmenge im LD 12:12 = 100%.

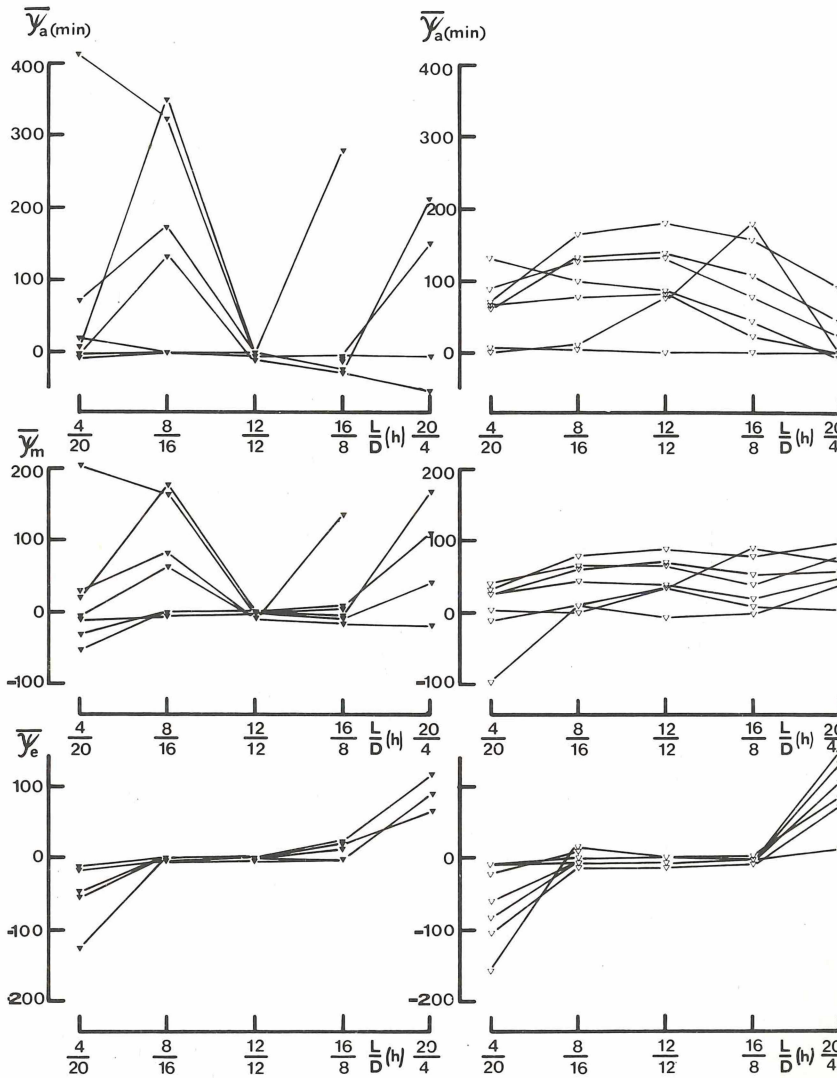

Abb. 15: Phasenlage von Beginn (Ψ_a), Mitte (Ψ_m) und Ende (Ψ_e) der täglichen Aktivitätszeit in Abhängigkeit vom Lichtzeit:Dunkelzeit-Verhältnis. (L:D = $10^2:10^{-2}$ lx). Links: *Fringilla montifringilla*. Rechts: *Acanthis flammea*.

2.2 Einfluß der Dauer der Lichtzeit auf Aktivitätsmenge und Phasenlage

Auf stufenweise Verlängerung der Lichtzeit des 24-Stunden-Tages von 4 bis 20 Stdn. reagieren auch die beiden arktischen Arten insgesamt mit einer deutlichen Aktivitätssteigerung (Abb. 14). Sie ist jedoch, vor allem beim Birkenzeisig, nicht so groß wie bei den beiden neotropischen Tangaren Te. und Ta. v. (vgl. Abb. 5). Außerdem reagieren *Fringilla* und *Acanthis* auf die Verlängerung der L-Phase über 12 Stdn. nicht so einheitlich mit einer Aktivitätszunahme wie Te. und Ta. v. Maximale Aktivitätsmenge/Tag tritt aber bei den Bergfinken in einem Fall und bei den Birkenzeisigen in drei Fällen nicht im LD 20:4 auf.

Die Änderungen der L:D-Relationen führen bei den nordischen Arten ebenfalls zu Phasenverschiebungen von Aktivitätsanfang und -ende (Abb. 15). Im Gegensatz zu den tropischen Arten ist dabei jedoch bei Ψa kein eindeutiger Trend zu erkennen. Die PWD des Aktivitätsendes (Ψe) ist sowohl bei F. m. als auch bei A. f. eine eindeutige Funktion der L-Dauer ($r = +0{,}71$, bzw. $+0{,}67$; p jew. $<0{,}001$). Daß sich der durchschnittliche Ψe-Wert im LD 8:16 und 12:12 auf -2, bzw. -1 Min. verringert, ist zumindest z. T. auf die maskierende Hemmwirkung der geringen D-Beleuchtungsstärke zurückzuführen. Entsprechend dem jeweils unterschiedlichen Verhalten von Ψa und Ψe ist die Gesamt-PWD bei F. m. nicht und bei A. f. signifikant positiv mit der L-Dauer korreliert ($r = +0{,}26$, $p < 0{,}05$, bzw. $r = +0{,}49$, $p < 0{,}01$).

	r (lg lx: Ψ_a)	Ψ_m)	Ψ_e)
Fringilla montifringilla	+ 0,652	+ 0,153	− 0,537
Acanthis flammea	+ 0,753	+ 0,327	− 0,430

Tab. 5: Korrelation von Ψa, Ψm und Ψe von *Fringilla montifringilla* und *Acanthis flammea* mit der L-Beleuchtungsstärke (lg lx) des LD 12:12.

2.3 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Parameter der freilaufenden circadianen Periodik

Im LL weicht auch der Aktivitätsrhythmus der Bergfinken und Birkenzeisige deutlich vom äußeren 24-Stunden-Rhythmus ab. Abb. 16 (oben) zeigt, daß die Periodenlänge jeweils negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert ist ($r = -0{,}95$ bzw. $-0{,}92$; p jew. $<0{,}001$). Die τ-Verkürzung von rund 25 Stdn. im LL von 10^{-2} lx auf rund 22,2 Stdn. bei 10^{1} lx entspricht weitgehend den Verhältnissen bei den neotropischen Arten (s. Abb. 8, oben). Dabei fällt jedoch auf, daß die interindividuelle Variation bei den arktischen Arten wesentlich kleiner ist als z. B. bei T. e. Das könnte auf einer stärkeren gegenseitigen sozialen Synchronisation durch Stimmfühlung beruhen.

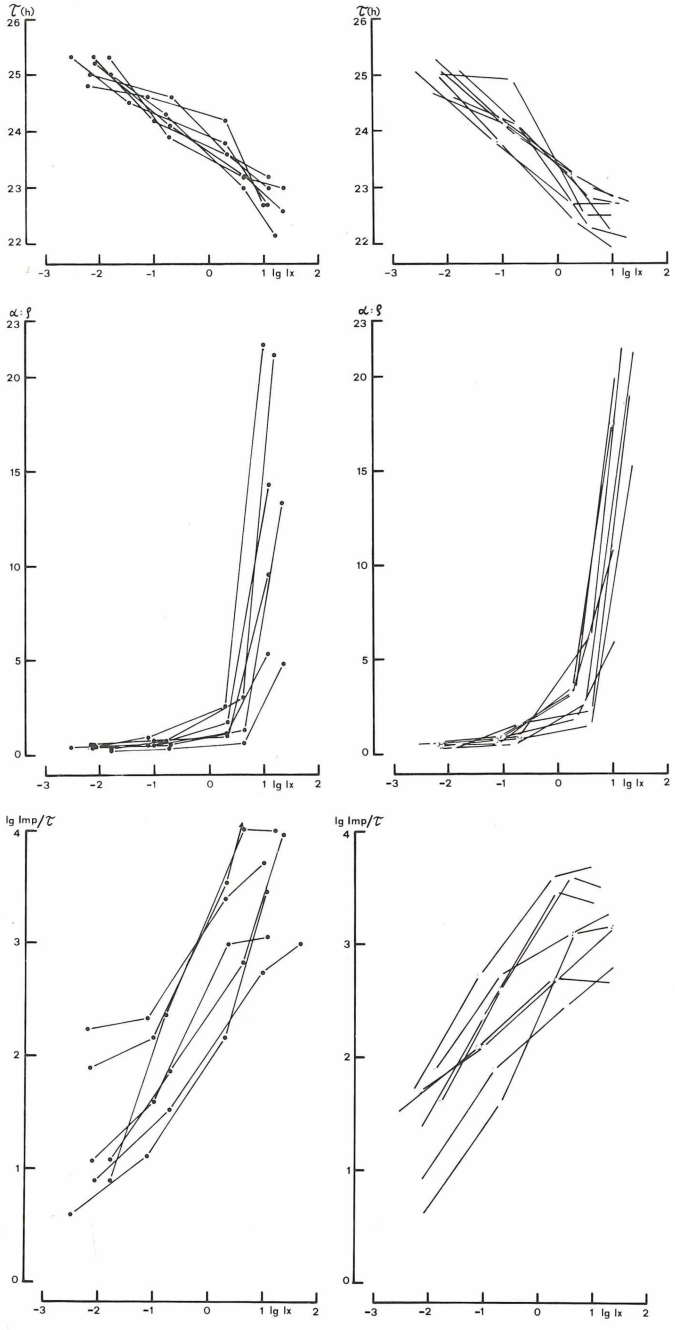

Abb. 16: Abhängigkeit der Periodenlänge (oben), des α:ϱ-Verhältnisses und der Aktivitätsmenge/Periode von der Beleuchtungsstärke des LL. Links: *Fringilla montifringilla*. Rechts: *Acanthis flammea*.

Sowohl die Bergfinken als auch die Birkenzeisige vergrößern mit zunehmender Beleuchtungsstärke ihr α:ϱ-Verhältnis (Abb. 16, Mitte). Auch die durchschnittliche Aktivitätsmenge/T wächst mit zunehmender Lichtintensität (Abb. 16, unten). Damit entspricht der Verlauf aller drei Parameter ihres endogenen Rhythmus genau den Aussagen der Circadian-Regel von ASCHOFF (1964).

2.4 Mitnahmebereich

Tab. 6 faßt die Ergebnisse der Mitnahmebereichsbestimmung bei F.m. und A.f. zusammen. Aus den Werten geht hervor, daß sich keines der Versuchstiere durch einen LD 9:9 (T = 18 Stdn.) und 15:15 (T = 30 Stdn.) synchronisieren läßt. Bei Acanthis erfolgt auch im LD 14:14 keine Synchronisation, während von Fringilla bei dieser Zeitgeberperiode immerhin noch 4 Individuen synchronisiert sind. Desynchronisation tritt im LD 10:10 bei F.m. in sechs von acht und bei A.f. in drei von sieben Fällen auf. Für die L:D-Relation von $10^{0}:10^{-2}$ lx erstreckt sich der Mitnahmebereich bei F.m. im Durchschnitt von 22–28 Stdn. und bei A.f. von 20–26 Stdn.

Versuchstier	Zeitgeberperioden (Stunden)						
Fringilla montifringilla	18	20	22	24	26	28	30
F_1	–	–	+	+	+	+	–
F_2	–	–	+	+	+	+	–
F_3	–	–	+	+	+	–	–
F_4	–	–	+	+	+	+	–
F_6	–	–	+	+	+	+	–
F_7	–	+	+	+	+	–	–
F_8	–	–	+	+	+	–	–
F_9	–	+	+	+	+	–	–
n = 8	–	2	8	8	8	4	–
	Zeitgeberperioden (Stunden)						
Acanthis flammea	18	20	22	24	26	28	30
A_2	–	+	+	+	+	–	–
A_3	–	–	+	+	+	–	–
A_4	–	+	+	+	+	–	–
A_5	–	–	+	+	+	–	–
A_6	–	–	+	+	+	–	–
A_7	–	+	+	+	+	–	–
A_8	–	+	+	+	+	–	–
n = 7	–	4	7	7	7	–	–

Tab. 6: Mitnahmebereich der circadianen Aktivitätsperiodik von *Fringilla montifringilla* und *Acanthis flammea* im LD $10^{0}:10^{-2}$ lx. + = Synchronisation bei der betreffenden Periodenlänge des Zeitgeberzyklus.

Die Aktivitätsmenge/Periode nimmt, wie aus Abb. 17 hervorgeht, weder bei *Fringilla* noch bei *Acanthis* durchgehend mit der Periodenlänge zu. Vier der Bergfinken und drei Birkenzeisige entfalten ihre höchste Aktivität nicht bei der größten Zeitgeberperiode, sondern im LD 12:12. Während die lokomotorische Aktivität der meisten Individuen von F. m. parallel zur Zeitgeberperiode kontinuierlich abnimmt, erhöht sich die Aktivitätsmenge bei 5 der 7 *Acanthis* bei dem 18stündigen Zeitgeberzyklus wieder etwas. Dies dürfte darauf beruhen, daß die Aktivitätsphase des freilaufenden Rhythmus der Tiere bei dieser Zeitgeberperiode mehrere Male vollständig auf die L-Phase fällt und das Licht dann eine starke Aktivitätssteigerung bewirkt.

Die Phasenwinkeldifferenzen Ψa, Ψm und Ψe der synchronisierten Aktivitätsperiodik der beiden Arten ändern sich mit der LD-Periode z. T. sehr stark

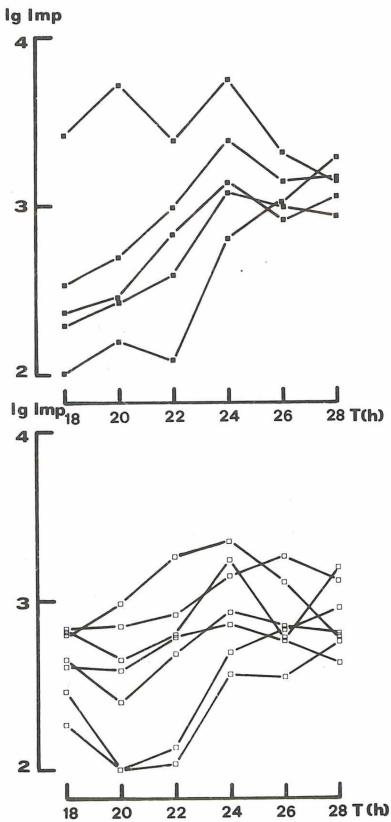

Abb. 17: Abhängigkeit der durchschnittlichen Aktivitätsmenge/T von der Zeitgeberperiode (L:D = $10^0:10^{-2}$ lx). Oben: *Fringilla montifringilla*. Unten: *Acanthis flammea*.

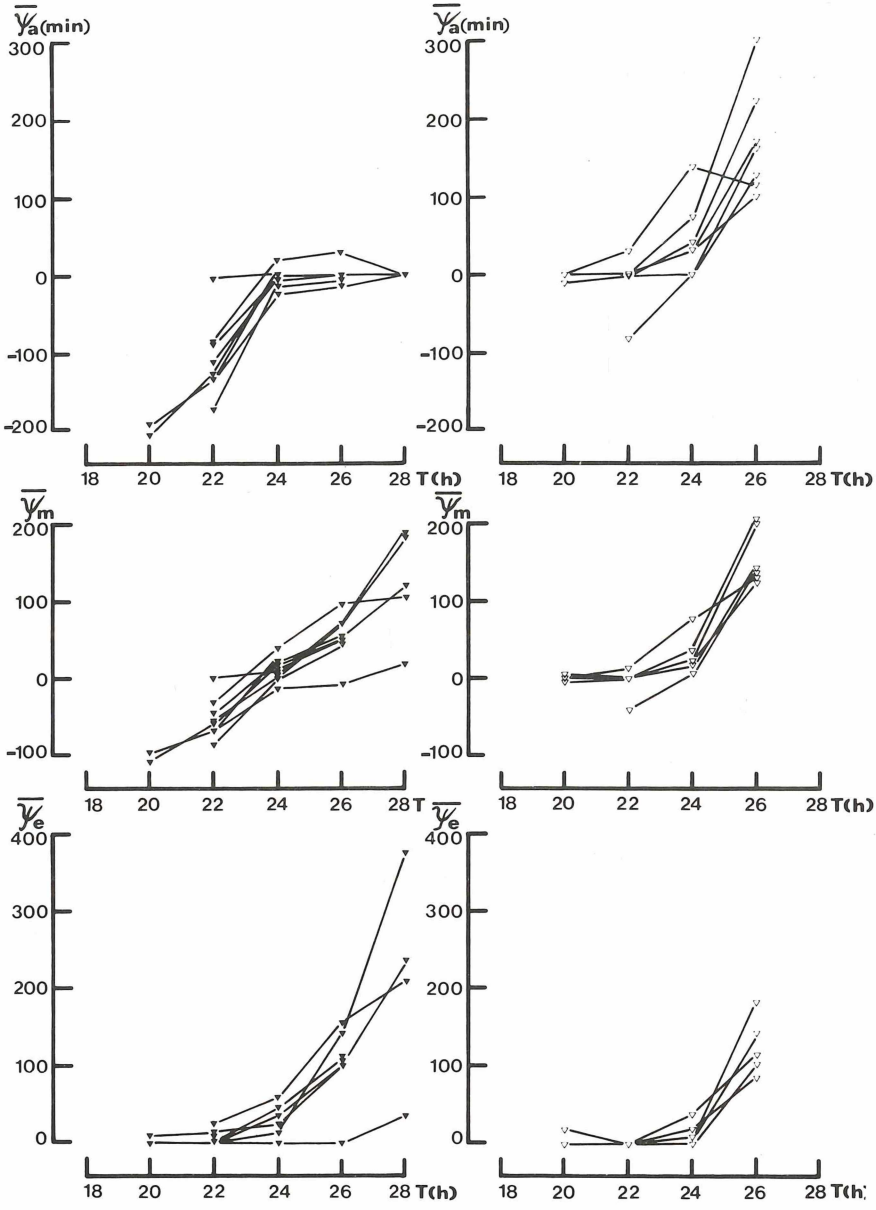

Abb. 18: Phasenlage des Beginns (Ψ_a), der Mitte (Ψ_m) und des Endes (Ψ_e) der Aktivitätszeit von *Fringilla montifringilla* (links) und *Acanthis flammea* (rechts) in Abhängigkeit von der Periodenlänge des Zeitgebers (L:D = $10^0 : 10^{-2}$ lx).

(Abb. 18). Bei über 24stündiger Zeitgeberperiode treten bei F. m. infolge positiver Maskierung beim Aktivitätsbeginn fast keine Phasenwinkeldifferenzen mehr auf. Ähnliche Maskierungseffekte dürften auch für die sehr geringen positiven PWDen des Aktivitätsendes im LD 10:10 und 11:11 verantwortlich sein. Für die Gesamtphasenwinkeldifferenz Ψm ergibt sich infolge der negativen Ψa-Werte bei 20 und 22 und zunehmend positiven Ψe-Werte ab 24 Stunden eine fast lineare Abhängigkeit von der Zeitgeberperiode. A. f. verhält sich insofern anders, als bei ihm nicht nur die Ψe, sondern auch die Ψa-Werte bei T = 20 und 22 Stdn. fast Null sind und erst dann eine mit Verlängerung der Zeitgeberperiode zunehmende Verfrühung von Aktivitätsbeginn und -ende einsetzt. Dadurch ergibt sich dann auch bei Ψm ein übereinstimmender Verlauf.

2.5 Resynchronisation nach Phasenverschiebung des Zeitgebers

Bergfinken und Birkenzeisige resynchronisieren ebenfalls sehr rasch und vergrößern dabei die tägliche Phasenverschiebung ihrer Aktivitätsperiodik mit zunehmender Zeitgeberstärke. Im Gegensatz zu den neotropischen Arten läßt sich bei F. m. und A. f. auch das Aktivitätsende während des Resynchronisationsvorganges recht genau ermitteln. In Abb. 19 ist deshalb außer der Phasenverschiebung des Aktivitätsbeginns (links) auch die des Aktivitätsendes (rechts) eingetragen. Ein Vergleich dieser Abb. mit Abb. 11 lehrt, daß sich der allgemeine Resynchronisationsverlauf bei den arktischen Arten nicht wesentlich von dem bei den neotropischen Arten unterscheidet. Auch F. m. und A. f. benötigen für die Resynchronisation nach Rückverschiebung (ΔΦ = − 8 Stdn.) des Zeitgeber-LD eine größere Anzahl von Übergangszyklen als nach der Vorverlagerung (ΔΦ = + 8Stdn.). Es tritt also gleichfalls ein deutlicher „Asymmetrie-Effekt" auf ASCHOFF et al. 1975). Die Zeiten, welche die Vögel bis zum Erreichen der theoretisch zu erwartenden Phasenverschiebung bei den 3 L-Beleuchtungsstärken 10^2, 10^1 und 10^0 lx benötigen, sind in Tab. 7 zusammengefaßt. Es ist klar zu erkennen, daß auch diese beiden Arten mit zunehmender Zeitgeberstärke (Schwingungsbreite des LD-Zyklus) schneller resynchronisieren. Aktivitätsan-

Zeitgeberstärke	¾ Resynchronisation (Tage)							
	Fringilla montefringilla				*Acanthis flammea*			
L:D (Lux)	Aktivitäts-anfang		Aktivitäts-ende		Aktivitäts-anfang		Aktivitäts-ende	
	ΔΦ = +8h	ΔΦ = −8h	ΔΦ = +8h	ΔΦ = −8h	ΔΦ = +8h	ΔΦ = −8h	ΔΦ = +8h	ΔΦ = −8h
$10^2 : 10^{-2}$ lx	2,1	2,1	2,8	2,2	2,5	3	2,5	2,1
$10^1 : 10^{-2}$ lx	2,5	3,3	2,8	2,7	3	3,5	2,8	2,5
$10^0 : 10^{-2}$ lx	3,2	4,1	2,6	3,9	3,3	5,3	1,6	3,9

Tab. 7: Resynchronisationszeiten nach einer Zeitgeberverschiebung um ΔΦ = +, bzw. − 8 Stunden, bei der die nordischen Arten ¾ der theoretisch zu erwartenden neuen Phasenlage zum phasenverschobenen LD-Zeitgeber erreicht haben.

fang und -ende verhalten sich dabei jedoch nicht gleich. Erstaunlich ist dabei, daß die $^3/_4$-Resynchronisation des Aktivitätsendes der Vorverlagerung des LD 12:12 bei der geringsten Zeitgeberstärke am schnellsten folgt.

Der Vergleich der Zeitdauer bis zur $^3/_4$-Resynchronisation zwischen den tropischen und arktischen Arten (Tab. 3, Tab. 7) zeigt, daß die arktischen Arten fast immer langsamer resynchronisieren als T.e., Ta.v. und S.a. Gegenüber R.d. erfolgt die Resynchronisation bei F.m. und A.f. nach positiver Zeitgeberverschiebung schneller, nach negativer jedoch langsamer. Dieses gegensätzliche Verhalten von R.d. ist auf den im Vergleich zu allen anderen der hier untersuchten Arten entgegengesetzten Asymmetrie-Effekt zurückzuführen (Abb. 11, links unten).

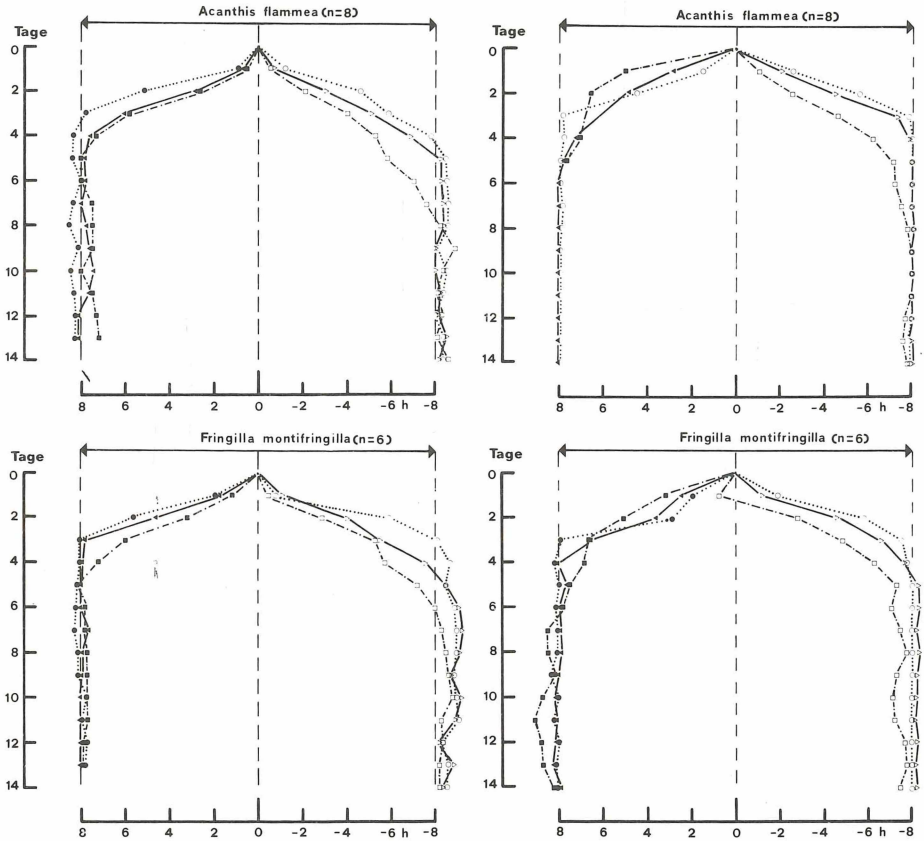

Abb. 19: Phasenverschiebung von Aktivitätsbeginn (links) und Aktivitätsende (rechts) bei *Fringilla montifringilla* (oben) und *Acanthis flammea* (unten) während der Resynchronisation nach Phasensprung des Zeitgeber-LD 12:12 um $\Delta\Phi = +8$ und -8 Stdn. bei drei Zeitgeberstärken (○ . . . . ○ = $10^2:10^{-2}$ lx; △ —— △ = $10^1:10^{-2}$ lx; □ - - - □ = $10^0:10^{-2}$ lx).

IV. Diskussion

Aus den Aktivitätsuntersuchungen bei *Thraupis episcopus, Tangara vitriolina, Ramphocelus dimidiatus* und *Saltator albicollis* geht insgesamt hervor, daß die circadiane Aktivitätsperiodik auch bei Vogelarten mit äquatornahem Verbreitungsgebiet exogen sehr stark beeinflußt werden kann. Wesentliche Unterschiede im Vergleich zu Arten, deren Verbreitungsgebiet sich über höher geographische Breiten erstreckt, treten dabei nicht auf. Die beleuchtungsbedingte Variationsbreite der Periodenlänge τ der drei Tangaren und von Saltator deckt sich weitgehend mit der nordischer Fringilliden (Tab. 8). Entsprechendes gilt auch für den Mitnahmebereich und das Resynchronisationsverhalten nach Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers. Daraus ist abzuleiten, daß das circadiane System tropischer Vögel ebenso plastisch reagiert wie das der arktischen und subarktischen Arten. Eine spezifische Anpassung an die weitgehend konstanten Zeitgeberbedingungen in Äquatornähe ist offensichtlich nicht erfolgt.

Spezies	geprüfter Bereich im LL (Lux)	Variation der Periodenlänge (h)	Autor
a) mit äquatornahem Verbreitungsgebiet			
Thraupis episcopus	0,01 – 28	25,5 – 22,4	vorl. Arbeit
Tangara vitriolina	0,01 – 28	25,6 – 22,3	vorl. Arbeit
Ramphocelus dimidiatus	0,01 – 28	25,3 – 22,7	vorl. Arbeit
Saltator albicollis	0,01 – 28	24,7 – 21,7	vorl. Arbeit
b) mit nördlichem Verbreitungsgebiet			
Pyrrhula pyrrhula	DD – LL	26,0 – 22,0	ASCHOFF 1953
Fringilla coelebs	0,2 – 120	24,9 – 21,7	ASCHOFF 1962
Acanthis flammea	0,04 – 12	24,9 – 21,7	POHL 1974
Acanthis flammea	0,01 – 28	25,2 – 21,9	vorl. Arbeit
Fringilla montifringilla	0,01 – 28	25,3 – 22,5	vorl. Arbeit
Sturnus vulgaris	0,6 – 320	24,3 – 22,5	HOFFMANN 1960

Tab. 8: Beleuchtungsbedingte Variation der Periodenlänge von Vogelarten mit äquatornahem im Vergleich zu der von Arten mit nördlichem Verbreitungsgebiet.

ERKERT und KRACHT (1978) kommen bei Fledermäusen zu einer entsprechenden Schlußfolgerung. Das circadiane System der von ihnen untersuchten neotropischen Molossiden reagiert ähnlich plastisch wie das der Mausohrfledermaus *Myotis myotis* (BAY, 1978), die in wesentlich höheren geographischen Breiten vorkommt. REMMERT (1976) weist darauf hin, daß einige tropische Arten, wie z.B. Eidechsen der Gattung *Dipsosaurus* und Eulen (*Athene brama*) unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen einen sehr plastischen Tagesrhythmus entwickeln. Aus der Aktivitätsperiodik unter Naturtagbedingungen kann zwar nur bedingt auf die Reaktionsnorm der zugrunde liegenden biologischen Schwingung geschlossen werden. Dennoch ist es wahrscheinlich, daß das circadiane System

auch bei diesen Arten eine gewisse Plastizität aufweist. Dasselbe dürfte auch für zahlreiche andere Vertebraten mit äquatornahem Verbreitungsgebiet gelten. Nachdem alle bisherigen Befunde gegen die Entwicklung spezifischer Anpassungen des circadianen Systems an die Zeitgeberbedingungen im Verbreitungsgebiet sprechen, ist anzunehmen, daß dies die Regel ist. Dort, wo bei tropischen Arten ein starres endogenes Timing-System auftritt, dürften, wie ERKERT und KRACHT (1978) ausführen, andere Anpassungsmechanismen zugrunde liegen.

Im LD 12:12 ist die Aktivitätsmenge von R.d. negativ mit der L-Beleuchtungsstärke korreliert. A.f. weist ein beleuchtungsbedingtes Aktivitätsmaximum bei L-Beleuchtungsstärken zwischen 1 und 10 lx auf. Diese Befunde lassen sich mit der Circadian-Regel (ASCHOFF 1964) nicht ohne weiteres vereinbaren. Auch unter LD-Bedingungen sollte nach der Schwellen-Niveau-Hypothese von WEVER (1965) und ASCHOFF (1964) eine positive Korrelation zwischen dem Gleichwert des Zeitgeber-LD und der Aktivitätsmenge vorliegen. Die Reduktion der Aktivitätsmenge von R.d. und A.f. bei höheren Lichtintensitäten läßt sich auch nicht mit differentiellen Lichtwirkungen erklären. Möglicherweise kommt in ihnen das Vorhandensein einer Optimumsfunktion der Abhängigkeit der Aktivitätsmenge von der Beleuchtungsstärke zum Ausdruck. Derartige Optimumsfunktionen sind bisher bei dunkelaktiven Eulen (ERKERT 1967), beim Nilflughund *Rousettus aegyptiacus* (S. ERKERT 1970), bei der Mausohrfledermaus *Myotis myotis* (BAY 1978) und dem südamerikanischen Nachtaffen *Aotus trivirgatus* (ERKERT 1976), sowie bei dem lichtaktiven *Macaca mulatta* (MARTINEZ 1972) nachgewiesen.

Nach dem Wever'schen Schwingungsmodell der biologischen Tagesperiodik (WEVER 1965) sollte die Phasenwinkeldifferenz zwischen biologischer Schwingung und Zeitgeberschwingung bei der synchronisierten circadianen Periodik mit wachsender Zeitgeberstärke (L:D-Intensitäts-Relation) kleiner werden. Dies ist jedoch weder bei den untersuchten neotropischen (Ψa) noch bei den beiden palaearktisch/holarktischen Arten (Ψa, Ψm, Ψe) der Fall. Das gleiche gilt auch für die Präzision des Timings der Aktivität ($s\Psi_a$, $s\Psi_m$, $s\Psi_e$), die mit zunehmender Zeitgeberstärke größer werden sollte. Die insbesondere bei F.m. und A.f. vorliegende positive Korrelation von Ψe mit der L-Beleuchtungsstärke des LD 12:12 ist jedoch zu erwarten, wenn man davon ausgeht, daß sich mit größer werdendem L:D-Verhältnis der Gleichwert dieser Zeitgeberschwingung anhebt und es dadurch zu einer ebenfalls von WEVER (1965) postulierten Erhöhung der Frequenz der biologischen Schwingung kommt. Das Verhalten von Ψa bei Thraupis und Ramphocelus ließe sich unter diesem Aspekt als das Ergebnis des entgegengesetzt wirkenden Einflusses der Stärke und des Gleichwerts der Zeitgeberschwingung erklären. Eine ebenso plausible Erklärung für das Verhalten der Phasenwinkeldifferenz der Tangaren und Fringilliden bei verschiedenen L:D-Intensitäts-Relationen ist auch nach dem Zwei- (M-, N-) Oszillator-System von PITTENDRIGH (1974) möglich.

Auch die Abhängigkeit von Ψa, Ψm und Ψe von der Periodenlänge T des LD-Zeitgebers und dem zeitlichen Verhältnis von L zu D stimmen größtenteils mit spezifischen Aussagen des Wever'schen Schwingungsmodells überein. Lediglich bei der Phasenwinkeldifferenz des Aktivitätsbeginns von F.m. treten bei den verschiedenen Lichtzeit- : Dunkelzeit-Relationen stark abweichende Werte auf. Sie sind vermutlich auf Auswirkungen einer insbesondere bei kleinen LD-Relationen auftretenden starken Beeinträchtigung des gesamten physiologischen Zustandes (Indikator: geringere Nahrungsaufnahme, Federverluste, usw.) dieser Vögel zurückzuführen.

Mit Ausnahme von Ramphocelus erfolgt die Resynchronisation der Aktivitätsperiodik nach einer Vorverlagerung des LD-Zeitgebers schneller als bei einer gleich großen Phasenverschiebung des Zeitgebers in anderer Richtung. Die für ein derartig unterschiedliches Resynchronisationsverhalten von ASCHOFF et al. (1975) vorgeschlagene Bezeichnung „Asymmetrie-Effekt" bezieht sich auf die auch in dieser Arbeit angewandte besondere Form der Darstellung des Resynchronisationsverlaufs (Abb. 11 und 19). Da sie nicht ohne weiteres einsichtig ist, wäre es sinnvoller, anstatt von einem Asymmetrie-" vom „Richtungseffekt" zu sprechen. Das Auftreten eines solchen Richtungseffektes, der z.B. beim Nilflughund, *Rousettus aegyptiacus*, noch wesentlich stärker ausgeprägt ist (ERKERT 1976 b), ist damit zu erklären, daß die dem betreffenden LD-Gleichwert entsprechende Periodenlänge des circadianen Aktivitätsrhythmus unter 24 Stunden liegt. Beschleunigende Phasenverschiebungen des endogenen Rhythmus werden dadurch erleichtert. Richtungseffekte bei der Resynchronisation ließen sich aber auch ohne weiteres nach dem Pittendrigh'schen Response-Kurven-Modell erklären. Hier würde man eine der ungleichen Resynchronisation entsprechende Asymmetrie der jeweiligen Responsekurven erwarten. Da sich die meisten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sowohl nach dem von ASCHOFF und WEVER als auch nach dem von PITTENDRIGH und Mitarbeitern vertretenen Modell der biologischen Tagesperiodik erklären lassen, ist eine Verifizierung oder Falsifizierung eines dieser beiden Modelle anhand unserer Daten nicht möglich.

Danksagung: Herrn Prof. Dr. F. P. Möhres danken wir für die Bereitstellung des Versuchsraumes und verschiedener Geräte. Besonderer Dank gebührt auch Herrn und Frau W. Kienzle, Nagold, für finanzielle und technische Unterstützung bei der Installation des Versuchsraumes.

Literatur

ASCHOFF, J. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. 15: 1–31 – ASCHOFF, J. (1964): Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. Rev. Suisse Zool. 71: 528–558. – ASCHOFF, J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia (Berl.) 3: 125–165. – ASCHOFF, J., S. DAAN, J. FIGALA u. K. MÜLLER (1972): Precision of entrained circadian activity rhythms under natural photoperiodic conditions. Naturwiss. 59: 276–277. – ASCHOFF, J., K. HOFFMANN, H. POHL u. R. WEVER (1975): Re-entrainment of circadian rhythms after phase-shifts of the Zeitgeber. Chronobiologia 2: 23–78. – ASCHOFF, J., K. KLOTTER u. R. WEVER (1965): Circadian vocabulary. In: Circadian clocks, J. ASCHOFF (Ed.) Amsterdam: North Holland Publ. Co. – ASCHOFF, J. u. R. WEVER (1962): Aktivitätsmenge und $\alpha:\zeta$-Verhältnis als Meßgrößen der Tagesperiodik. Z. vgl. Physiol. 46: 88–101. – ASCHOFF, J. u. R. WEVER (1966): Circadian period and phase-angle difference in chaffinches (*Fringilla coelebs L.*). Comp. Biochem. Physiol. 18: 397–404. – BAY, F. (1978): Light control of the circadian activity rhythm in mouse-eared bats (*Myotis myotis* Borkh. 1797). J. interdiscipl. Cycle Res. 9/3: 195–209. – DAAN, S. u. J. ASCHOFF (1975): Circadian rhythms of locomotor acitivty in captive birds and mammals: their variations with season and latitude. Oecologia 18: 269–316. – ERKERT, H. (1967): Beleuchtungsabhängige Aktivitätsoptima bei Eulen und circadiane Regel. Naturwiss. 54: 231–232. – ERKERT, H. (1976 a): Beleuchtungsabhängiges Aktivitätsoptimum bei Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*). Folia Primatologica 25: 186–192. – ERKERT, H. (1976 b): Der Einfluß der Schwingungsbreite von Licht-Dunkel-Zyklen auf Phasenlage und Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik dunkelaktiver Tiere. J. interdiscipl. Cycle Res. 7: 71–91. – ERKERT, H. u. S. KRACHT (1978): Evidence for ecological adaptation of circadian systems. Circadian activity rhythms of neotropical bats and their re-entrainment after phase shifts of the Zeitgeber-LD. Oecologia (Berl.) 32: 71–78. – ERKERT, S. (1970): Der Einfluß des Lichtes auf die Aktivität von Flughunden (*Megachiroptera*). Z. vgl. Physiol. 67: 243–272. – HOFFMANN, K. (1969 a): Die relative Wirksamkeit von Zeitgebern. Oecologia (Berl.) 3: 184–206. – HOFFMANN, K. (1969 b): Zum Einfluß der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik. Z. vgl. Physiol. 61: 93–110. – MARTINEZ, J. I. (1972): Effects of selected illumination levels on circadian periodicity in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). J. interdiscipl. Cycle Res. 3: 47–59. – MEYER DE SCHAUENSEE, R. (1964): The birds of Colombia. Livingston Publishing Company, Narberth Pennsylvania. – OLIVARES, A. (1969): Aves de Cundinamarca, Universidad Nacional de Colombia, Direccion de Divulgacion Cultural Publicaciones. – PETERS, J. L. (1970): Birds of the World Bd. XIII. Museum of comparative Zoology, Massachusetts. – PITTENDRIGH, C. S. (1974): Circadian oscillations in cells and the circadian organization of multicellular systems. In: The Neurosciences. F. O. SCHMITT and G. WARDEN eds. MIT Press, Cambr. Mass. London-. – REMMERT, H. (1976): Gibt es eine tageszeitliche ökologische Nische? Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976: 29–45, G. Fischer Verl. Stuttgart. – WEST, G. C. u. H. POHL (1973): Effect of light-dark cycles with different LD time-ratios and different LD intensityratios on the activity rhythm of chaffinches. J. comp. Physiol. 83: 289–302. – WEVER, R. (1965): A mathematical model for circadian rhythms. In: Circadian clocks (Ed. J. ASCHOFF) North Holland, Amsterdam: 47–63.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Kienzle Wilhelm, Erkert Hans G.

Artikel/Article: Die circadiane Aktivitätsperiodik neotropischer Vögel im Vergleich zu der arktischer Arten 93-126