

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie

Grenzen der Synchronisation circadianer Rhythmen durch Licht bei Vögeln

Von Hermann Pohl

„Der Organismus ist ein offenes System und steht deshalb immer mit der Außenwelt in Beziehung. Verhalten und Funktion sind das Ergebnis des Zusammenwirkens zwischen Innenwelt und Außenwelt.“

(Aschoff 1960)

1. Einleitung

Der tägliche Wechsel von Licht und Dunkel ist der wichtigste Zeitgeber für die Synchronisation endogener circadianer Rhythmen beim Vogel. Er bestimmt gleichzeitig die Phasenlage seiner Aktivitätsrhythmik und anderer Funktionen zum Licht-Dunkel-Zyklus (ASCHOFF 1960). Es ist schon lange bekannt, daß die Aktivität von Vögeln im Freiland zu bestimmten Helligkeiten beginnt und endet (vgl. ASCHOFF UND WEVER 1962). Der Begriff der „Arthelligkeit“ (SCHWAN 1920) wurde bereits früh diskutiert, doch erlauben die jahreszeitlichen Veränderungen in den Phasenbeziehungen keine klare Definition. In einer ersten umfassenden Übersicht über regelhafte Änderungen in den Phasenbeziehungen zwischen Aktivitätsperiodik und natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad bei Vögeln kommt ASCHOFF (1969) zu dem Schluß, daß das Licht-Dunkel-Verhältnis (d. h. die Dauer des Tages im Verhältnis zur Dauer der Nacht) und die Dämmerungsdauer im wesentlichen die Phase der Aktivitätsrhythmik bestimmen.

Jahresperiodische Änderungen in der Dauer der Tageslänge und der Dämmerung sowie in der täglichen Schwingungsbreite der Beleuchtungsstärke sind in Äquatornähe minimal, doch können sie jenseits der Polarkreise die Synchronisation circadianer Systeme mit Licht begrenzen. Neben den Lichtbedingungen in der Umwelt des Vogels sind jedoch auch endogene Faktoren, wie z. B. seine Lichtempfindlichkeit für die Synchronisation verantwortlich. Eine hohe Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems gegenüber geringfügigen Änderungen der Beleuchtungsstärke kann nicht nur ein Vorteil für einen Vogel sein, dessen Brutgebiet nördlich des Polarkreises liegt, sondern möglicherweise auch für einen Vogel, der nahe dem Äquator brütet. Es ist bekannt, daß Vögel Tageslängen mit Hilfe ihrer circadianen Uhr messen können (HAMNER 1963). Vergleichende Untersuchungen an zwei geographischen Unterarten des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata axillaris* und *Saxicola torquata rubicula*) haben gezeigt, daß tropische Arten möglicherweise auf sehr geringe Änderungen der Tageslänge im Verlauf eines Jahres reagieren (GWINNER & DITTAMI 1984).

Im folgenden ersten Abschnitt werden die Faktoren und Parameter vorgestellt, die die Phasenbeziehungen zwischen der Aktivitätsrhythmik und dem Licht-Dunkel-Zyklus bestimmen. Im zweiten Abschnitt werden Grenzfälle der Synchronisation circadianer Rhythmen bei Vögeln beschrieben, die unter extremen Lichtbedingungen untersucht wurden. Im dritten und letzten Abschnitt werden experimentelle Nachweise für extrem hohe Lichtempfindlichkeiten bei Vögeln erbracht und ihre Bedeutung diskutiert.

2. Welche Faktoren und Parameter bestimmen die Phasenbeziehungen zwischen Aktivitätsrhythmik und Licht-Dunkel-Zyklus?

2.1. Endogene Faktoren

2.1.1. Spontanperiode

Die Beziehungen zwischen der Aktivitätsperiodik eines Vogels und den periodischen Lichtänderungen seiner Umwelt lassen sich vereinfacht nach den Gesetzen der Schwingungslehre beschreiben (ASCHOFF 1967, GWINNER 1975 a). Wenn man voraussetzt, daß die endogene (spontane) Periodik des Vogels von einem circadianen „Schrittmacher“ (Oszillator) gesteuert wird und dieser vom 24-Stunden Licht-Dunkel-Zyklus synchronisiert wird, so wird die Phasenbeziehung zwischen der synchronisierten und der synchronisierenden Schwingung vom Frequenzverhältnis der beiden bestimmt. Unter natürlichen Bedingungen, d. h. wenn die Periode des Licht-Dunkel-Zyklus genau 24 Stunden beträgt, hängt die Phasenbeziehung (Synchronisation) u. a. von der Spontanperiode des circadianen Oszillators ab. Diese kann in einem bestimmten Helligkeitsbereich unter Ausschluß aller exogenen Zeitgeber gemessen werden. Die Spontanperiode ist jedoch keine konstante Größe, weder bei einem Individuum noch bei einer Art. Sie hängt sowohl von den Umweltbedingungen, z. B. von der Beleuchtungsstärke oder der Temperatur, als auch vom Funktionszustand des Organismus ab (ASCHOFF 1960, 1979). Jahresperiodische Änderungen der Spontanperiode – gemessen unter den gleichen konstanten Bedingungen – sind beim Birkenzeisig (*Carduelis flammea*) und Star (*Sturnus vulgaris*) nachgewiesen (POHL 1974; GWINNER 1975 b).

2.1.2. Aktivitätszeit

Ein weiterer wichtiger Parameter der Aktivitätsperiodik ist die Aktivitätszeit oder Dauer der Aktivität. Sie gewinnt besondere Bedeutung, wenn man annimmt, daß Beginn und Ende der Aktivität von verschiedenen, jedoch miteinander gekoppelten circadianen Schrittmachern gesteuert werden. Auf der Grundlage eines Zwei-Oszillatoren-Modells können viele Phänomene der Synchronisation – besonders unter extremen Lichtbedingungen am Polarkreis – bei Vögeln und Säugern besser erklärt werden als mit einem Ein-Oszillator-Modell (DAAN & ASCHOFF 1975). Änderungen der Spontanperiode werden nach dieser Hypothese von den Koppelungseigenschaften der beiden Oszillatoren bestimmt. Sie können sowohl gleichsinnig als auch gegensinnig oder überhaupt nicht mit Änderungen der Aktivitätszeit korreliert sein. Jahreszeitliche Änderungen der Aktivitätszeit sind bei mehreren Vogelarten beschrieben und stehen in eindeutiger funktioneller Beziehung zum physiologischen Zustand (Fortpflanzung, Mauser, etc.) (TUREK & GWINNER 1982).

2.1.3. Lichtempfindlichkeit

Die Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems eines Vogels ist ein Maß für die Fähigkeit, Änderungen der Beleuchtungsstärke in einem bestimmten Spektralbereich wahrzunehmen und entweder zur Synchronisation seiner circadianen Uhr mit der Umwelt und/oder zur Messung der Tageslänge (photoperiodische Zeitmessung) zu nutzen. Voraussetzung sowohl für die Synchronisation als auch für die Tageslängenmessung ist eine circadiane Empfindlichkeitsänderung gegenüber Lichtänderungen. Beide Funktionen beruhen auf der Wirkung von Lichtreizen oberhalb einer spezifischen Empfindlichkeitsschwelle des circadianen Systems. Dabei spielen nicht-retinale Rezeptoren und nicht-visuelle Lichtinformation bei Vögeln eine wichtige Rolle (TAKAHASHI & MENAKER 1979).

Die Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems kann mit unterschiedlichen Methoden – direkt oder indirekt – gemessen werden. Meist wird sie indirekt durch Messung von Parametern circadianer Aktivitätsrhythmen, z. B. der Spontanperiode, bei verschiedenen konstanten Beleuchtungsstärken bestimmt. Indirekte Messungen der Lichtempfindlichkeit sind zum Beispiel auch sogenannte „Phasen-Response-Kurven“ (ASCHOFF 1965), wobei Lichtreize bestimmter Intensität, Farbe

und Dauer zu definierten circadianen Phasen eine Phasenverschiebung der Aktivitätsperiodik entweder durch Beschleunigung oder Verlangsamung des circadianen Oszillators bewirken. Durch geeignete Wahl periodischer Lichtpulse kann man die Synchronisation der circadianen Periodik mit dem natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel simulieren (PITTENDRIGH 1960). Die Lichtempfindlichkeit ist jedoch keine konstante Größe. Sie kann nicht nur zwischen Arten und geographischen Rassen verschieden sein, sondern auch zwischen Individuen und Geschlechtern einer Art und beim einzelnen Individuum im Verlauf eines Jahres (ASCHOFF 1960).

2.2. Exogene Faktoren

Wenn die endogenen Faktoren, z. B. die Spontanperiode oder die Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems konstant bleiben, werden die Phasenbeziehungen zwischen der circadianen Aktivitätsperiodik eines Vogels und dem Licht-Dunkel-Zyklus allein durch die Eigenschaften des Zeitgebers bestimmt. Diese sind im wesentlichen die Schwingungsbreite des Helligkeitswechsels, das Verhältnis von Lichtzeit und Dunkelzeit und die Dämmerungsdauer, d. h. die Änderungsgeschwindigkeit zwischen definierten Helligkeitsschwellen. Mit fortschreitender Jahreszeit vom Winter zum Sommer (oder umgekehrt) und zunehmendem Breitengrad vom Äquator zu den Polen ändert sich nicht nur die Tageslänge (gemessen zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang), sondern auch die Schwingungsbreite des Helligkeitswechsels und die Dämmerungszeit sowie als weiterer wichtiger Parameter die mittlere Lichtintensität über 24 Stunden. Unter extremen Lichtbedingungen, wie z. B. im arktischen Sommer oder Winter können auch andere Parameter zur Synchronisation genutzt werden. Hierzu gehören der tagesperiodische Wechsel der spektralen Zusammensetzung des Lichtes (DEMMELEMEYER & HAARHAUS 1972) oder die Azimutposition der Sonne (KRÜLL 1976a).

3. Grenzfälle der Synchronisation

Unter natürlichen Lichtbedingungen werden die Parameter des Licht-Dunkel-Zyklus (z. B. Tageslänge, Schwingungsbreite und mittleres Niveau der Beleuchtungsstärke, Dämmerungsdauer) meist gleichzeitig im Verlauf des Jahres verändert. Eine Trennung der Wirkung einzelner Parameter auf die circadiane Rhythmik ist – insbesondere auf nördlichen Breiten – nicht möglich. Unter künstlichen Lichtbedingungen im Laboratorium können dagegen bestimmte Parameter des Licht-Dunkel-Zyklus unabhängig voneinander variiert werden. Außerdem können endogene Faktoren, wie zum Beispiel die Spontanperiode des circadianen Systems oder seine Lichtempfindlichkeit unter kontrollierten Lichtbedingungen gemessen werden. Im Grenzbereich der Synchronisation ist die Wirkung einzelner Parameter des Zeitgebers und ihr Zusammenwirken mit endogenen Faktoren besonders auffallend. Drei Beispiele sollen dies verdeutlichen.

3.1. Das erste Beispiel (Abb. 1) zeigt die kontinuierlich gemessene Hüpfaktivität eines Buchfinken (*Fringilla coelebs*) bei konstanter Schwingungsbreite der Beleuchtungsstärke (ca. 50:0,1 Lx) und konstanter Dämmerungsdauer (ca. 120 min), jedoch bei veränderter Lichtzeit des 24stündigen Licht-Dunkel-Zyklus. Bei Lichtzeiten von 12 und 20 Stunden (gemessen zwischen den Mitten der Dämmerungszeiten) ist die Aktivität des Vogels mit dem Zeitgeber synchronisiert. Seine Hauptaktivität beginnt bereits in der Dunkelzeit. Ein zweiter Aktivitätsschub erscheint während der „Abenddämmerung“ bei einer Lichtzeit von 12 Stunden; er verschwindet jedoch weitgehend bei einer Lichtzeit von 20 Stunden. Bei Verlängerung der Lichtzeit von 20 auf 22 Stunden ist die circadiane Periodik vom Zeitgeber entkoppelt und läuft mit einer Spontanperiode von etwa 21 Stunden durch die Lichtzeit. Trifft der Beginn der Aktivitätszeit mit der Dämmerungs- bzw. Dunkelzeit zusammen, wird die Periode vorübergehend verlangsamt. Unterhalb einer bestimmten Helligkeitsschwelle (etwa gegen

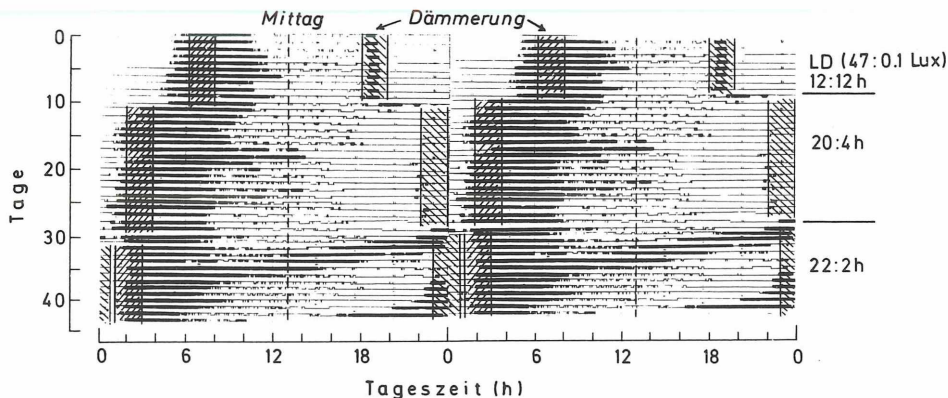


Abb. 1: Circadiane Periodik der Hüpfaktivität eines Buchfinken unter künstlichen 24-h Licht-Dunkel-Zyklen mit konstanten Beleuchtungsstärken während Lichtzeit ($L = 47$ Lux) und Dunkelzeit $D = 0,1$ Lux) und verändertem Lichtzeit:Dunkelzeit (L:D)-Verhältnis. Die Dämmerungsdauer betrug 120 min (schraffierte Bereiche).

Fig. 1: Circadian rhythm of hopping activity of a chaffinch under artificial light-dark cycles with constant light intensities during light-time ($L = 47$ lx) and dark-time ($D = 0.1$ lx) and varying light-time: dark-time (L:D) ratio. Duration of twilights was 120 min (hatched areas). The vertical broken lines indicate midpoints of light-time.

Mitte der Dämmerungszeit) wird die Aktivität völlig unterdrückt („Maskiereffekt“, ASCHOFF 1960), wodurch Synchronisation vorgetäuscht wird.

Zusammengefaßt zeigt dieses Beispiel, daß die Phasenbeziehungen zwischen der Aktivitätsperiodik und dem Licht-Dunkel-Zyklus sowohl durch Eigenschaften des circadianen Oszillators und des Zeitgebers (im gezeigten Beispiel: das Verhältnis von Lichtzeit zu Dunkelzeit) als auch durch direkte Wirkungen der Lichtintensität auf die Aktivität bestimmt werden (ASCHOFF 1960; ASCHOFF, DAAN & HONMA 1982).

3.2. Die Wirkung von Änderungen der Beleuchtungsstärke auf den Synchronisationsmechanismus ist im zweiten Beispiel (Abb. 2) besonders deutlich. Die Schwingungsbreite des Beleuchtungswechsels (9,4:1,4 Lx) ist im Vergleich zum ersten Beispiel um etwa den Faktor 70 erniedrigt. Die Aktivitätsperiodik des Buchfinken wird unter keinem der gebotenen Licht-Dunkel-Zyklen (Lichtzeiten zwischen vier und 20 Stunden) synchronisiert. Die Helligkeitsänderungen beeinflussen jedoch unter allen Lichtzeit/Dunkelzeit-Verhältnissen die „freilaufende“ circadiane Periodik. In der Lichtzeit (9,4 Lx) ist die Periode (gemessen am Aktivitätsbeginn) deutlich kürzer als in der Dunkelzeit (1,4 Lx).

Eine ähnliche Wirkung der Beleuchtungsstärke auf die circadiane Periodik kann man auch in einem Experiment beobachten, bei dem die Spontanperiode bei verschiedenen konstanten Lichtintensitäten gemessen wird.

Es muß jedoch angemerkt werden, daß der in diesem Beispiel vorgestellte Grenzfall eine Ausnahme ist, da die Mehrzahl der in demselben Experiment untersuchten Buchfinken im Bereich der Lichtzeiten zwischen 4 und 16 Stunden synchronisiert war (WEST & POHL 1973). Dieser Vogel hatte unter den gegebenen Zeitgeberbedingungen (bzw. bei gleicher „Zeitgeberstärke“) eine zu kurze Spontanperiode und/oder eine zu geringe Lichtempfindlichkeit seines circadianen Systems gegenüber den gebotenen Helligkeitsänderungen.

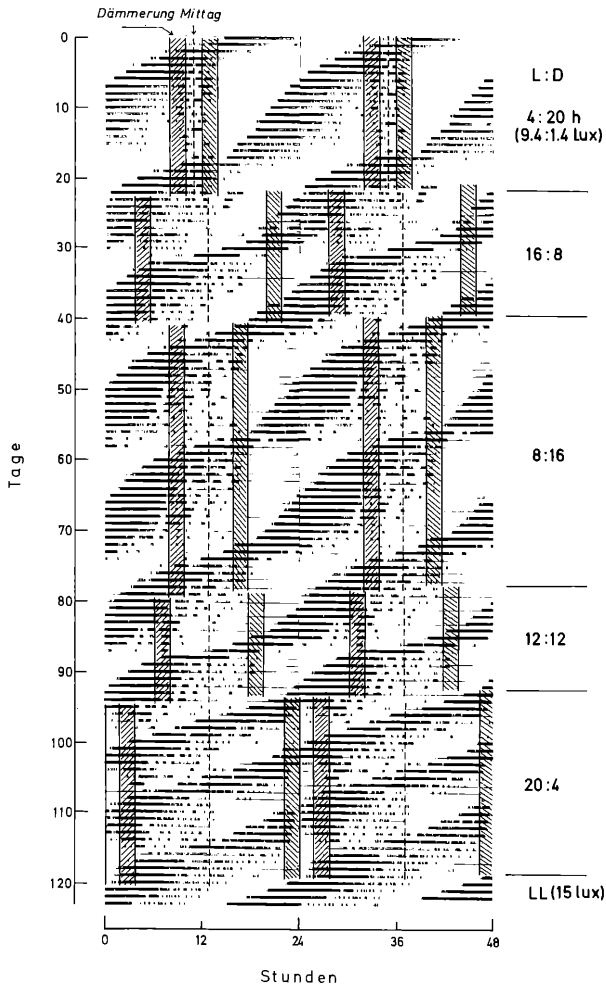


Abb. 2:
Circadiane Periodik der Hüpfaktivität eines Buchfinken unter 24-h Licht-Dunkel-Zyklen mit konstanten Beleuchtungsstärken (LD 9,4: 1,4 Lux) und verändertem L:D-Verhältnis. Übrige Bedingungen wie Abb. 1.

Fig. 2:
Circadian rhythm of hopping activity of a chaffinch under 24-h light-dark cycles with constant light intensities (LD 9,4: 1,4 lx) and varying L:D ratio. Other conditions similar to Fig. 1.

3.3. Das dritte Beispiel (Abb. 3) zeigt einen weiteren interessanten Grenzfall der Synchronisation bei einem Buchfinken. Die Schwingungsbreite und das mittlere Niveau der Beleuchtungsstärke gleichen etwa den Bedingungen des vorherigen Beispiels. Lediglich die Dämmerungsdauer war um die Hälfte verkürzt (60 anstelle von 120 min). Der Vogel wurde etwa ein halbes Jahr (von Dezember bis Mai) in einem konstanten 12:12stündigen Licht-Dunkel-Zyklus gehalten. Während dieser Zeit traten spontane, drastische Änderungen in den Phasenbeziehungen zwischen Aktivitätsperiodik und Licht-Dunkel-Zyklus sowie in Aktivitätszeit und Aktivitätsmenge auf.

Zu Beginn des Versuchs (Tag 0 bis 17) und ab etwa Tag 80 beginnt die Hüpfaktivität des Vogels bei Beginn und endet mit dem Ende der Lichtzeit. Die Phasenlage der Aktivitätsperiodik zum Zeitgeber ändert sich jedoch ab Tag 18 kontinuierlich zu einem neuen stationären Zustand der Phasenbeziehungen, der fast zwei Monate andauert. Dabei verlängert sich die Aktivitätszeit und erhöht sich die Aktivitätsmenge. Der Vogel bleibt jedoch synchronisiert, wenn auch mit einer deutlich periodischen Änderung seines Aktivitätsbeginns.

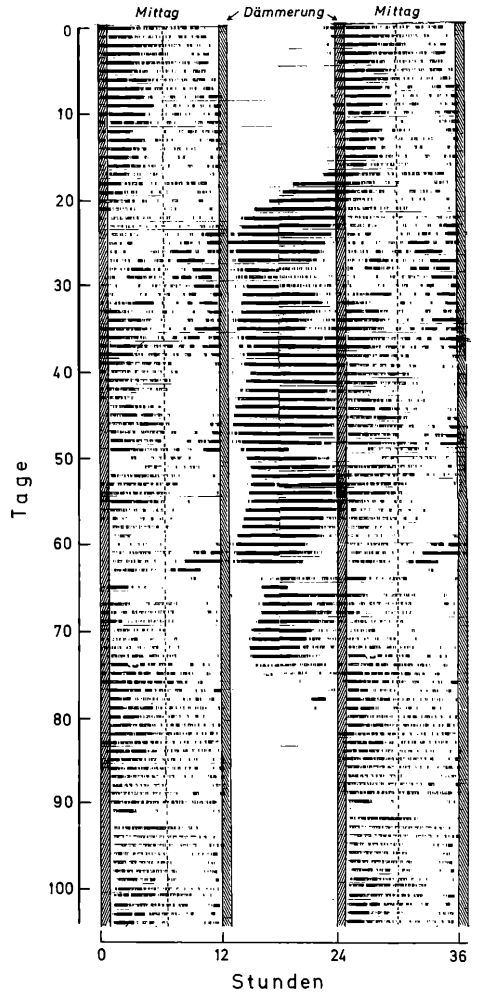


Abb. 3:

Circadiane Periodik der Hüpfaktivität eines Buchfinken unter konstanten 24-h Licht-Dunkel-Zyklen (LD 12:12 h). Die Beleuchtungsstärke betrug 6 Lux während L und 1 Lux während D; die Dämmerungsdauer betrug 60 min.

Fig. 3:

Circadian rhythm of hopping activity of a chaffinch under constant 24-h light-dark cycles (LD 12:12 h). Light intensity was 6 lx during L and 1 lx during D; duration of twilights was 60 min.

Diese sogenannte „relative Synchronisation“ kann als Zwischenstufe zwischen echter Synchronisation und „relativer Koordination“ (Beispiel in Abb. 2) betrachtet werden. Voraussetzung für eine solche Betrachtungsweise ist eine selbsterregte Schwingung (ein circadianer Oszillator oder zwei miteinander gekoppelte circadiane Oszillatoren), die in einem begrenzten Bereich („Mitnahmebereich“) von einer anderen Schwingung (dem Licht-Dunkel-Zyklus) synchronisiert wird. An der Grenze des Mitnahmebereichs können sich die Phasenbeziehungen zwischen den beiden Schwingern periodisch ändern (vgl. WEVER 1972).

Im gezeigten Beispiel wird im Frühjahr mit Beginn der progressiven Phase des Gonadenzyklus die Aktivitätszeit des Vogels verlängert und seine Aktivitätsmenge erhöht. Mit Beginn der regressiven Phase des Gonadenzyklus und der Mauser ändern sich beide Parameter wieder gegenseitig. Die physiologischen Mechanismen der diesen Änderungen zugrunde liegenden Wirkungen des endokrinen auf das circadiane System sind noch weitgehend unbekannt.

4. Extrem hohe Lichtempfindlichkeit und ihre Bedeutung für die Tageslängenmessung Eine Hypothese

Es ist schon lange bekannt, daß Vögel eine höhere Empfindlichkeit ihres circadianen Systems gegenüber geringen Helligkeitsänderungen haben als Säger (HOFFMANN 1969). Bei einigen Singvögeln (*Fringilla coelebs*, *Carduelis chloris*, *Passer domesticus* und *Serinus canaria*) wurde die Aktivitätsrhythmik von Licht-Dunkel-Zyklen mit einem Verhältnis der Beleuchtungsstärken zwischen Lichtzeit und Dunkelzeit von 2:1 noch synchronisiert, unabhängig davon, ob sinusförmige oder rechteckförmige Helligkeitsänderungen geboten wurden (KRÜLL 1976c). Die Fähigkeit zur Synchronisation war im Bereich zwischen etwa 50 und 1 Lx unabhängig von der Beleuchtungsstärke. Bei höheren Intensitäten war die Mehrzahl der untersuchten Individuen nicht synchronisiert. Da im hohen arktischen Sommer Beleuchtungsstärken im Bereich oberhalb 10^4 Lx gemessen werden und das Verhältnis zwischen maximaler und minimaler Helligkeit etwa 2:1 oder weniger beträgt, kann man davon ausgehen, daß Synchronisation ohne Wirkung anderer Faktoren, wie zum Beispiel der tagesperiodischen Änderungen der Farbtemperatur des Lichtes aufgrund des Sonnenstandes oder der Azimutposition der Sonne, nicht möglich ist (KRÜLL 1976b).

In einer neuen Untersuchung am Kanarienvogel wird gezeigt, daß im Helligkeitsbereich zwischen etwa 1 und 10 Lx bereits sehr geringe Änderungen der Lichtintensität – zwischen 12 und 10 Lx oder 1,2 und 1,0 Lx – die Aktivitätsperiodik synchronisieren, während bei gleichen relativen Helligkeitsänderungen bei höherer mittlerer Beleuchtungsstärke (ca. 100 Lx) keine Synchronisation mehr erfolgt. Das ausgewählte Beispiel zeigt die kontinuierlich gemessene Hüpfaktivität von zwei Kanarienvögeln im Dauerlicht (10 Lx) und daran anschließend unter einem Lichtzyklus von 12 zu 10 Lx. Anschließend wurde wieder Dauerlicht (10 Lx) geboten (Abb. 4). Die um fünf Minuten von 24 Stunden abweichende Periode des Zeitgebers wurde gewählt, um mögliche unbekannte Zeitgeber von 24 Stunden auszuschließen. Weitere Einzelheiten, zum Beispiel die Wirkung und Ausschaltung unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung des Lichtes, werden an anderer Stelle besprochen.

Welche Bedeutung hat diese hohe Lichtempfindlichkeit für einen Vogel?

Ein Vergleich der täglichen Helligkeitsänderungen am Äquator mit den im Laboratorium künstlich erzeugten Beleuchtungsänderungen (Abb. 4) zeigt, daß der gewählte Bereich möglicherweise eine „kritische Schwelle“ darstellt. Wird dieser Bereich durchschritten, reagieren die für die Synchronisation des circadianen Systems relevanten Lichtrezeptoren mit maximaler Empfindlichkeit. Da in Äquatornähe dieser kritische Helligkeitsbereich in nur wenigen Minuten durchmessen wird, kann ein Vogel auch geringe Unterschiede der Tageslänge, wie sie im Verlauf eines Jahres nahe dem Äquator gemessen werden, bei der photoperiodischen Zeitmessung unterscheiden. Voraussetzung hierfür ist eine sich im Laufe des Jahres ändernde Phasenbeziehung zwischen der lichtempfindlichen Phase des circadianen Systems und dem Zeitpunkt maximaler Reaktion der Lichtrezeptoren auf Helligkeitsänderungen (Abb. 5).

Nahe dem Äquator lebende Vogelarten, wie zum Beispiel eine Unterart des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata axillaris*), haben die Fähigkeit, auf Änderungen der Tageslänge in gemäßigten Breiten zu reagieren, obwohl sie in ihrer Brutheimat nur sehr geringen Änderungen der Tageslänge ausgesetzt sind. Es wird deshalb vermutet, daß afrikanische Schwarzkehlchen auch sehr geringe Änderungen der Tageslänge messen können und damit die Jahresperiodik der Gonadenentwicklung und der Mauser steuern (DITTAMI & GWINNER 1985).

Hinweise auf artspezifische Unterschiede in der Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems wurden zwischen Kanarienvogel und Haussperling gefunden. Während die Aktivitätsperiodik bei drei von sechs untersuchten Kanarienvögeln von nahezu sinusförmigen Licht-Dunkel-Zyklen mit maximalen Helligkeitsänderungen im Verhältnis 1,4:1 (LD 6,0:4,3 Lx) synchronisiert wurde,

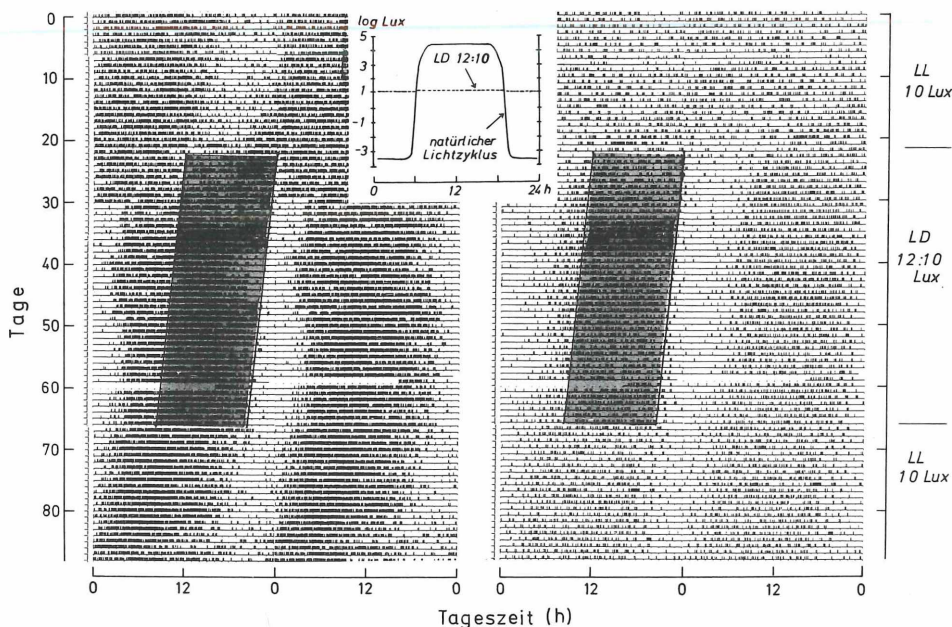


Abb. 4: Hüpfaktivität von zwei Kanarienvögeln im Dauerlicht (LL = 10 Lux) und unter Licht-Dunkel-Zyklen mit einer Periode (T) von 23 h:55 min (LD ca. 12:12 h). Die Beleuchtungsstärken während L und D betragen 12 bzw. 10 Lux. Für jeden Vogel sind die 24-h-Aktogramme doppelt dargestellt. Im ersten Abschnitt ist die hellere Farbe (L) durch Schraffierung gekennzeichnet. Das eingefügte Diagramm zeigt den experimentellen Hell-Dunkel-Zyklus im Vergleich zu Änderungen der Beleuchtungsstärke des natürlichen Licht-Dunkel-Zyklus nahe dem Äquator (bei klarem Himmel gegen den Zenit gemessen).

Fig. 4: Hopping activity of two canaries in constant light (LL = 10 lx) and under light-dark cycles with a period (T) of 23 h:55 min (LD ca. 12:12 h). Light intensity was 12 lx during L and 10 lx during D. For each bird the 24-h-actogram is double-plotted; in the first part, light-time is indicated by the hatched area. The inserted diagram shows the experimental light cycle compared with changes in light intensity during the natural light-dark cycle close to the equator (measured at the zenith under clear sky).

reichte ein Intensitätsverhältnis von 2:1 bei sonst gleichen Bedingungen nicht aus, die Aktivitätsperiodik von Haussperlingen zu synchronisieren. Vergleiche zwischen Vogelarten oder geographischen Rassen einer Art, die das ganze Jahr über entweder nur in mittleren Breiten oder nur nahe dem Äquator leben, sollten Aufschluß darüber geben, ob eine extrem hohe Empfindlichkeit des circadianen Systems gegenüber Helligkeitsänderungen im Dämmerungsbereich (zwischen etwa 1 und 10 Lx) eine spezielle Anpassung für die Messung geringer Änderungen der Tageslänge zur Steuerung jahresperiodischer Funktionen ist.

5. Zusammenfassung

Die Synchronisation circadianer Rhythmen mit dem Wechsel von Tag und Nacht wird nicht nur von exogenen Faktoren, den Parametern des Licht-Dunkel-Zyklus bestimmt, sondern auch von endogenen Faktoren. Von diesen sind die Spontanperiode und die Empfindlichkeit des circadianen Systems gegenüber Helligkeitsänderungen die wichtigsten meßbaren Größen. Obwohl die formalen Eigenschaften circadianer Uhren und ihrer Synchronisation mit Licht-Dunkel-Zyklen in den letzten drei Jahrzehnten eingehend erforscht worden sind, ist über die

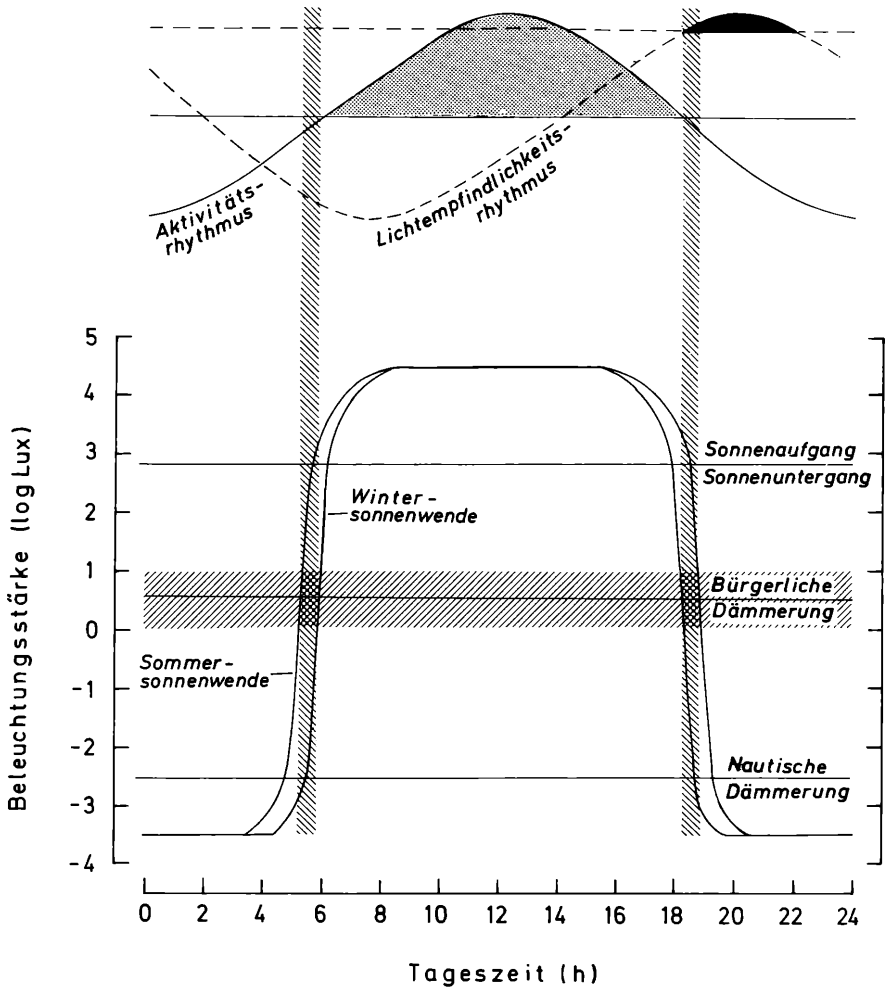


Abb. 5: Modell der Tageslängenmessung eines auf zehn Grad nördlicher Breite lebenden Vogels. Die maximale Änderung der Tageslänge (einschließlich der bürgerlichen Dämmerung) zwischen Sommer- und Wintersonnenwende beträgt etwa 1 h. Der waagrechte, schraffierte Balken zeigt den kritischen Helligkeitsbereich zwischen 1 und 10 Lux, ausgezeichnet durch hohe Empfindlichkeit des circadianen Systems gegenüber geringen Änderungen der Beleuchtungsstärke. Trifft Licht in diesem Helligkeitsbereich auf die sensible Phase des Lichtempfindlichkeitsrhythmus (geschwärzter Bereich oberhalb der Schwelle) werden jahreszeitliche Funktionen (z. B. Fortpflanzung, Mauser, etc.) induziert. Das Modell entspricht im wesentlichen dem „externen Koinzidenz“-Modell der photoperiodischen Zeitmessung (vgl. PITTENDRIGH 1972).

Fig. 5: Model of measurement of daylength by a bird living at 10 degree north latitude. The maximal change in daylength (including civil twilights) between the summer and winter solstice is ca. 1 hour. The vertical hatched bar shows the critical light intensity range between 1 and 10 lx characterized by high responsiveness of the circadian system to small changes in light intensity. If light within this range hit the sensitive phase of the rhythm of photoresponsiveness (black area above the threshold), seasonal functions (e.g. reproduction, molt, a.o.) will be induced. The model corresponds essentially to the "external coincidence" model of photoperiodic time measurement (cf. PITTENDRIGH 1972).

funktionellen Mechanismen der Lichtübertragung auf den (die) circadianen Schrittmacher und über die speziellen Anpassungen an verschiedene Lichtmodalitäten heute sehr wenig bekannt. Dabei spielen extra-retinale Lichtrezeptoren und die Epiphyse (Pineal) bei Vögeln eine wichtige Rolle (vgl. neuere Zusammenfassung: Underwood u. Goldman 1987). Das Leben unter extremen Lichtbedingungen, entweder bei großen jahresperiodischen Änderungen auf nördlichen Breiten oder bei nahezu konstanten Bedingungen am Äquator, erfordert Spezialisierung und Anpassung. Eine Hypothese über die Bedeutung hoher Lichtempfindlichkeit des circadianen Systems gegenüber geringen Helligkeitsänderungen für die Tageslängen-Messung bei Arten oder Populationen, die nahe am Äquator leben, wird hier zur Diskussion gestellt.

6. Summary

The synchronization of circadian rhythms with the changes between day and night is determined not only by exogenous factors – the parameters of the light-dark-cycle – but also by endogenous factors, of which the spontaneous period and the sensitivity of the circadian system to changes in light intensity are the most significant parameters. Although the formal properties of circadian clocks and their entrainment by light-dark-cycles have been intensively studied during the last three decades, we know little about the functional mechanisms of light transformation to the circadian pacemaker(s) as well as about the various modalities of light to which organisms are specially adapted. In birds, extra-retinal light reception and the pineal organ play significant roles (see recent review: Underwood u. Goldman 1987). Life under extreme light conditions – large seasonal changes at northern latitudes or almost constant conditions close to the equator – requires specialization and adaptation. An hypothesis is proposed about the significance of high sensitivity of the circadian system to small changes in light intensity for photoperiodic time measurement in species or populations that live close to the equator.

7. Literatur

- Aschoff, J. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 25: 11–28. * Ders. (1965): Response curves in circadian periodicity. In: *Circadian Clocks* (herausgeg. v. J. Aschoff), 95–111, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam. * Ders. (1967): Circadian rhythms in birds. In: *Proc. XIV Intern. Orn. Congr.* (herausgeg. v. D. W. Snow), 81–105, Blackwell Scientif. Publ., Oxford und Edinburgh. * Ders. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. *Oecologia (Berl.)* 3: 125–165. * Ders. (1979): Circadian rhythms: Influences of internal and external factors of the period measured in constant conditions. *Z. Tierpsychol.* 49: 225–249. * Aschoff, J., Daan, S. & K. I. Honma (1982): Zeitgeber, entrainment, and masking: Some unsettled questions. In: *Vertebrate Circadian Systems* (herausgeg. v. J. Aschoff, S. Daan & G.A. Groos), 13–24, Springer-Verlag, Berlin. * Aschoff, J. & R. Wever (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* 103: 1–27. * Daan, S. & J. Aschoff (1979): Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: Their variations with season and latitude. *Oecologia (Berl.)* 18: 269–316. * Demmelmeyer, H. & D. Haarhaus (1972): Die Lichtqualität als Zeitgeber für Zebrafinken (*Taenopygia guttata*). *J. comp. Physiol.* 78: 25–29. * Dittami, J. & E. Gwinner (1985): Annual cycles in the African stonechat *Saxicola torquata axillaris* and their relationship to environmental factors. *J. Zool., Lond. (A)* 207: 357–370. * Gwinner, E. (1975a): Circadian and circannual rhythms in birds. In: *Avian Biology* (herausgeg. v. D. S. Farner & J. A. King) Vol. 5, 221–285, Academic Press, New York. * Ders. (1975b): Effects of season and external testosterone on the freerunning circadian activity rhythm of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *J. comp. Physiol.* 103: 315–328. * Gwinner, E. & J. Dittami (1984): Photoperiodic response in temperate zone and equatorial stonechats: A contribution to the problem of photoperiodism in tropical organisms. In: *The endocrine system and the environment* (herausgeg. v. B.K. Follett, S. Ishii & A. Chandola), 279–294, Springer-Verlag, Berlin. * Hamner, W.M. (1963): Diurnal rhythm and photoperiodism in testicular recrudescence of the House Finch. *Science* 142: 1294–1295. * Hoffmann, K. (1969): Die relative Wirksamkeit von Zeitgebern. *Oecologia (Berl.)* 3: 184–206. * Krüll, F. (1976a): The position of the sun is a possible zeitgeber for arctic animals. *Oecologia (Berl.)* 24: 141–148. * Ders. (1976b): Zeitgeber for animals in the continuous daylight of high arctic summer. *Oecologia (Berl.)* 24: 149–157. * Ders. (1976c): The synchronizing effect of slight oscillations of light intensity on activity period of birds. *Oecologia (Berl.)* 25: 301–308. * Pittendrigh, C. S. (1960): Circadian rhythms and circadian organization of living systems. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 25: 159–184. * Ders. (1972): Circadian surfaces and the diversity of possible roles of circadian organization in photoperiodic induction. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 2734–2737. * Pohl, H. (1974): In-

teraction of effects of light, temperature, and season on the circadian period of *Carduelis flammea*. Naturwissenschaften 61: 406. * Schwan, A. (1920): Vogelgesang und Wetter, physikalisch-biologisch untersucht. Pflügers Arch. 180: 341–347. * Takahashi, J. S. & M. Menaker (1979): Physiology of avian circadian pace-makers. Fed. Proc. 38: 2583–2588. * Turek, F.W. & E. Gwinner (1982): Role of hormones in the circadian organization of vertebrates. In: Vertebrate Circadian Systems (herausgeg. v. J. Aschoff, S. Daan & G.A. Groos), 173–182, Springer-Verlag, Berlin. * Underwood, H. & B. D. Goldman (1987): Vertebrate circadian and photoperiodic systems: Role of the pineal gland and melatonin. J. Biol. Rhythms 2: 279–315. * West, G.C. & H. Pohl (1973): Effect of light-dark cycles with different LD time-ratios and different LD intensity-ratios on the activity rhythms of chaffinches. J. comp. Physiol 83: 289–302. * Wever, R. (1972): Virtual synchronization towards the limits of the range of entrainment. J. theor. Biol. 36: 119–132.

Anschrift des Verfassers:

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, D-8138 Andechs.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: [34_1987](#)

Autor(en)/Author(s): Pohl Hermann

Artikel/Article: [Grenzen der Synchronisation circadianer Rhythmen durch Licht bei Vögeln 291-301](#)