©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Die circadiane Laufperiodik der Carabus-Arten bei konstanten Umweltbedingungen *

Von Friedrich Weber

Einleitung

In den letzten Jahren wurde die tageszeitliche Aktivitätsverteilung der Vertebraten sehr intensiv untersucht. Vor allem an Hand der an Vögeln und Säugern ermittelten Befunde stellte ASCHOFF Regeln über die Lichtabhängigkeit der tageszeitlichen Aktivitätsrhythmik auf. Es handelt sich dabei um die sogenannte ASCHOFF- und Circadian-Regel (ASCHOFF, 1964, HOFFMANN, 1965). Diese Regeln dienten WEVER (1965) als Grundlage für die Aufstellung eines mathematischen Modelles, das alle Erscheinungen der Cicadian-Periodizität zu beschreiben versucht. Eine Überprüfung der Regeln an Vertretern anderer Tierstämme war aus diesem Grunde sehr wünschenswert. Von den Arthropoden wurden bisher *Tenebrio, Geotrupes, Euscorpius* und verschiedene Schabenarten untersucht (LOHMANN, 1964, 1967, WARNECKE, 1966, WOBUS, 1966, WUTTKE, 1966). Die langwierigen Experimente werden von mir seit einigen Jahren an *Carabus*-Arten durchgeführt (WEBER, 1968).

Methode

Als Aktographen dienen Zylinder mit einem Durchmesser von 15 cm. An der Peripherie der Bodenfläche befindet sich eine Senkplatte, die bei Belastung einen elektrischen Kontakt schließt. Dadurch wird ein Reizmarkierer betätigt, der auf der Rußtrommel eines Kymographen schreibt. Mit Hilfe dieser Methode können sehr gut Anfang und Ende der Aktivitätsphasen bestimmt werden. Messungen der Aktivitätsmenge erfordern eine andere Apparatur, bei der die von den Aktographen ausgehenden Impulse von Relais gezählt werden, deren Stand in konstanten Zeitabständen (hier 15 min) ausgedruckt wird. Die Versuche fanden in temperaturkonstanten Räumen mit 18 bis 21° C statt.

Ergebnisse

Auf den täglichen Wechsel von Tag und Nacht bzw. Licht- und Dunkelphase reagieren die meisten Tierarten, indem sie nur bei bestimmten Belichtungsintensitäten aktiv sind. Gewisse Arten sind tagsüber mobil, während sie nachts ruhen. Zu ihnen gehört *Carabus nitens*. Andere Arten sind nur in der Dunkelheit aktiv. Zu dieser Gruppe zählen *Carabus problematicus, coriaceus, glabratus* u. a. Gewisse *Carabus*-Arten sind in ihrer jahreszeitlichen Fortpflanzungsphase weniger streng an den Licht-Dunkel-Wechsel gebunden. Neben einer relativ starken Nachtaktivität zeigen sie eine mehr oder weniger hohe Aktivität am Tage. Zu diesen nachtaktiven Arten mit akzessorischer Tagaktivität gehören *C. auratus, auronitens, cancellatus, granulatus* u. a. Dämmerungsaktive Arten, die sowohl am Tage als des Nachts ein Aktivitätsminimum zeigen, wurden innerhalb der Gattung *Carabus* nicht aufgefunden.

---

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Abb. 1 demonstriert die Abhängigkeit der Aktivitätsverteilung einer *C. problematicus*-Gruppe vom künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel. Die Aktivität beginnt kurz nach dem Reiz „Licht aus" und endet noch in der Dunkelphase. Einer Verschiebung der Licht- und Dunkelphasen folgte in diesem Versuch die Aktivitätsperiodik sofort. Abb. 2 zeigt im 1. Versuchsabschnitt dieselbe Abhängigkeit für 1 *C. cancellatus*-Tier. Solange also die Licht- und Dunkelphasen nicht verschoben werden, sondern täglich zur selben Uhrzeit einsetzen, beträgt die Länge der Aktivitätsperiodik im Mittel 24 Std. Der Licht-Dunkel-Wechsel ist Zeitgeber der Aktivitätsperiodik.

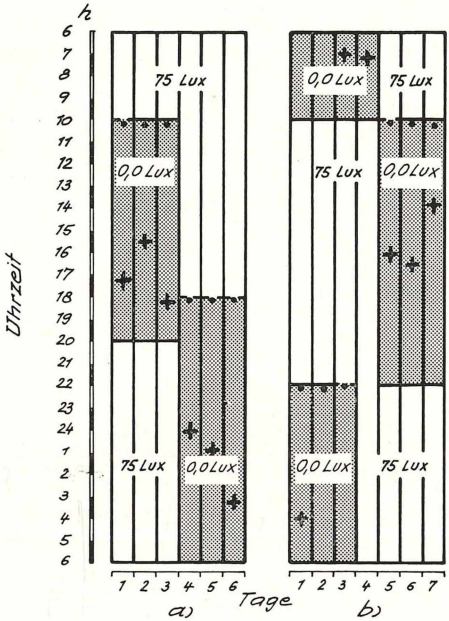

Abb. 1. Aktivitätsregistrierungen an 2 Gruppen von je 6 *Carabus problematicus*. O Beginn, + Ende der Aktivitätsphasen. Abszisse Versuchstage, Ordinate Uhrzeit. In a am 4. Tag eine achtstündige Verschiebung des Beginns der Dunkelphase, in b am 4. und 5. Tag Phasenumkehr des Licht-Dunkel-Wechsels durch ein zwölfstündige Verlängerung der Lichtphase. Die Aktivitätsperiodik folgt den Zeitverschiebungen unmittelbar (aus WEBER, 1966).

Löst man den Licht-Dunkel-Wechsel durch eine Dauerbelichtung oder Dauerdunkelheit ab, so wird die Länge der Aktivitätsperiodik größer oder kleiner als 24 Std. Im 2. Abschnitt des in Abb. 2 dargestellten Versuches wurde das *C. cancellatus*-Tier dauernd mit 4 Lux belichtet. Der Käfer wurde jetzt jeden Tag um einen relativ konstanten Betrag später aktiv. Seine Aktivitätsperiode war länger als 24 Std geworden.

Unter konstanten Umweltbedingungen können die organismischen Aktivitätsperioden zwischen etwa 20 und 28 Std lang sein. Nur bei Synchronisation durch einen 24-Std-Zeitgeber ist die Periodenlänge genau gleich 24 Std. Die bei der Untersuchung der Tagesperiodizität der Organismen zu berücksichtigenden Periodenlängen von etwa 20 bis 28 Std bezeichnet man als circadian (abgeleitet von „circa diem").

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

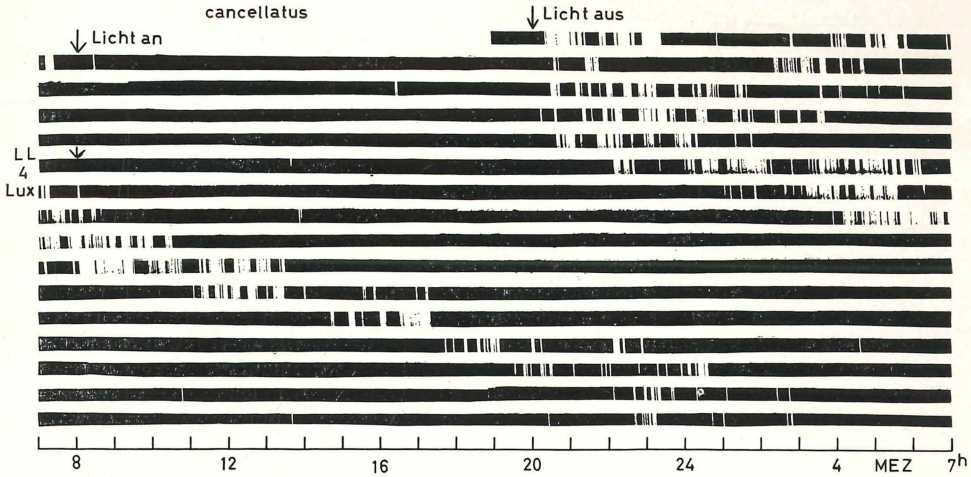

Abb. 2. Laufperiodik eines *Carabus cancellatus* im 12 : 12-Std-Licht-Dunkel-Wechsel und anschließendem Dauerlicht (4 Lux, LL). Rußpapiermarkierungen. Die hellen Banden stellen die Aktivitätsschübe dar. Im Licht-Dunkel-Wechsel ist die Aktivitätsperiode im Mittel 24 Std lang. Im Dauerlicht ist sie länger als 24 Std.

Aschoff hat nun als erster darauf hingewiesen, daß die von 24 Std abweichenden Periodenlängen ausschließlich autonom durch den Organismus gesteuert werden. Man spricht deshalb auch von einer Spontanperiodik. Wollte man z. B. für den in Abb. 2 dargestellten Konstantversuch eine Steuerung durch einen Umweltfaktor annehmen, so müßte man nach einem solchen Faktor suchen, der sich mit einer Periodenlänge verändert, die größer als 24 Std ist. Alle in Frage kommenden Umweltfaktoren sind aber mit der Erdumdrehung synchronisiert und haben eine Periodenlänge von 24 Std. Lediglich an einen Einfluß der Mondgravitation könnte man denken, die sich für uns mit einer Periodenlänge von 24,9 Std verändert. Da nun aber die Spontanperiode auch kürzer als 24 Std sein kann, ist eine an sich schon unwahrscheinliche Einflußnahme der Mondgravitation auszuschließen.

Aktivitätsperioden, deren Länge von 24 Std abweicht, entstehen aber auch dann, wenn man die Phasen eines künstlichen 24-Std-Zeitgebers plötzlich verschiebt. Abb. 3 zeigt die Aktivitätsperiodik einer C. problematicus-Gruppe nach einer einmaligen Verlängerung der Dunkel- bzw. Lichtphase. Im Gegensatz zu dem in Abb. 1 dargestellten Versuch folgten die Käfer der Phaseninversion nicht sofort, sondern zeigten 3 sogenannte Übergangsperioden mit Längen von mehr als 24 Std. Der Unterschied zu dem in Abb. 1 dargestellten Versuch ist durch die unterschiedlich hohe Lichtintensität in der Hellphase bedingt (Weber, 1966).

Auch bei dem in Abb. 2 dargestellten Versuch könnte man daran denken, daß sich der Käfer im Dauerlicht auf einen 24-Std-Zeitgeber anderer Natur und anderer Phasenlage umstellte. Jedoch wäre dann nach einer gewissen Anzahl von Übergangsperioden eine Rückkehr zur 24-Std-Periodik zu erwarten. Dies wurde jedoch nicht beobachtet. Vielmehr blieb die tägliche Verschiebung des Aktivitätseinsatzes konstant. Die Gesamtverschiebung der Aktivitätsphase war am letzten Versuchstag größer als 24 Std.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

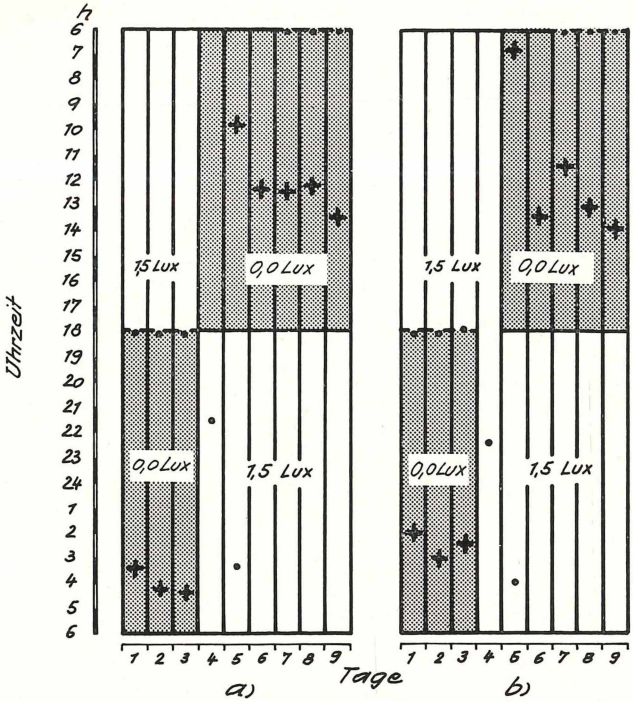

Abb. 3. Phasenumkehr des Licht-Dunkel-Wechsels durch zwölfstündige Verlängerung einer Dunkelphase (a, am 4. Tag) bzw. zwölfstündige Verlängerung einer Lichtphase (b, am 4. Tag) bei 1,5 Lux in der Lichtphase. Weiteres s. Abb. 1. Nach der Phasenumkehr des Zeitgebers treten bis zur erneuten Synchronisation der Aktivitätsperiodik je 3 Übergangsperioden mit einer Länge von mehr als 24 Std auf (aus Weber, 1966).

Nach diesen erstmals von Aschoff angestellten Überlegungen ist die Steuerung einer Periodik mit einer Länge, die um einen relativ kleinen Betrag, aber signifikant von 24 Std abweicht, durch äußere Zeitgeber unwahrscheinlich. Eine ausschließlich autonome Steuerung kann dann als erwiesen gelten. Umgekehrt ist das Auftreten sauberer Spontanperioden ein Beweis dafür, daß alle als Zeitgeber wirksamen Umweltfaktoren konstant gehalten werden. Erhält man in Konstantversuchen Periodenlängen, die nicht deutlich von 24 Std abweichen, ist immer daran zu denken, daß unerkannt gebliebene Zeitgeber noch im Spiele sein könnten.

Die Länge der Spontanperiodik ist in hohem Maße von der Lichtintensität abhängig. Hingegen ist sie merkwürdigerweise sowohl bei homoithermen als auch poikilothermen Tieren von der Temperatur unabhängig, obwohl ihr ohne Zweifel periodisch ablaufende Stoffwechselprozesse zugrunde liegen. Für Insekten wiesen die Temperaturunabhängigkeit Lohmann (1964) und Roberts (1960) nach.

Für die Lichtabhängigkeit der Spontanperiodik formulierte Aschoff (z. B. 1964) die nach ihm benannte Regel. Mit zunehmender Beleuchtungsstärke soll bei lichtaktiven

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Arten die Periode kürzer, bei nachtaktiven länger werden. Mit abnehmender Beleuchtungsstärke soll bei nachtaktiven Arten die Periode kürzer, bei tagaktiven länger werden.

a) lichtaktive Arten: $I_1 > I_2 \rightarrow T_1 < T_2$ dunkelaktive Arten: $I_1 > I_2 \rightarrow T_1 > T_2$

(I = Beleuchtungsstärke,
T = Periodenlänge).

Eine Überprüfung der Regel an *C. problematicus* und *cancellatus* erbrachte folgendes (Abb. 4). Wenn man alle bei einer Helligkeitsstufe gewonnenen Werte zusammenfaßt, zeigen beide Arten maximale Periodenlängen bei Luxwerten um 1 bzw. 4 Lux. Bei abnehmender Lichtintensität werden die Perioden im Durchschnitt kürzer, um bei 0,0 Lux (Dauerdunkel) Minimalwerte zu erreichen. Auch oberhalb von 1–2 bzw. 4 Lux werden die Perioden kürzer, wobei aber besonders in diesem Bereich die Periodenlängen intra- und interindividuell stark schwanken. Nur im Maximum- und Minimumbereich weichen die für alle Versuche gebildeten Durchschnittswerte und auch die Durchschnittswerte der meisten Einzelversuche signifikant von 24 Std ab.

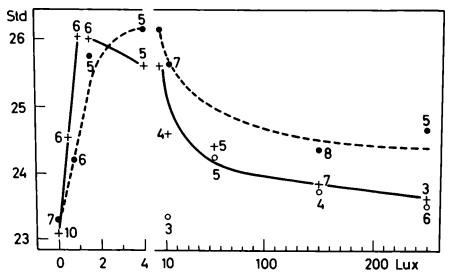

Abb. 4. Die durchschnittliche Periodenlänge (Ordinate) in Abhängigkeit von der Lichtintensität (Abszisse, Maßstabwechsel). +, —— *C. problematicus*. ●, - - - - *C. cancellatus*, O *C. nitens* (ohne Verbindungslinie). Die Zahlen geben die untersuchten Individuen an (aus WEBER, 1968).

C. problematicus und *cancellatus* sind dunkelaktiv. *C. cancellatus* zeigt in der jahreszeitlichen Fortpflanzungsphase aber auch akzessorische Lichtaktivität. Die beiden Arten verhielten sich in Konstant-Versuchen sehr ähnlich (Abb. 4). Das Maximum der Periodenlänge scheint für *C. cancellatus* lediglich bei etwas höheren Luxwerten erreicht zu werden.

Nach Abb. 4 ist die ASCHOFF-Regel für *C. problematicus* und *cancellatus* nur beschränkt gültig. Oberhalb von 1–2 bzw. 4 Lux wird sie ungültig. Auch für andere Arthropodenarten, z. B. Schaben, scheint die Regel nur innerhalb eines gewissen Luxbereiches zu gelten (ROBERTS, 1960). Völlig ungültig ist sie bei *Geotrupes*-Arten (WARNECKE, 1966).

Das Verhalten des tagaktiven *C. nitens* unter konstanten Bedingungen unterschiedlicher Lichtintensität ist noch unklar (Abb. 4). Bei Luxwerten unter 12 war er überhaupt nicht aktiv. Zwischen 10 und 250 Lux bestand keine deutliche Lichtabhängigkeit der Periodenlänge. Höhere Lichtintensitäten konnten noch nicht appliziert werden.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Aschoff und Mitarbeiter untersuchten außer der Periodenlänge noch zwei weitere Parameter der Aktivitätsperiodik, den Quotienten Länge der Aktivitätsphase durch Länge der Ruhephase (α/ϱ) sowie die Aktivitätsmenge (M) pro Aktivitätsphase. M ist die Anzahl der registrierten Impulse pro Aktivitätsphase. Da die Anzahl der Impulse nicht nur von der Aktivitätsintensität des Tieres, sondern auch von der Empfindlichkeit des Aktographen abhängt, dürfen Mengenvergleiche nur zwischen den an einem Tier gewonnenen Befunden durchgeführt werden, wobei dieses Tier immer in ein und demselben Aktographen zu belassen ist.

Auf Grund ihrer Ergebnisse an Säugern und Vögeln formulierten Aschoff und Mitarbeiter folgende Regelhaftigkeiten. Wird die Periodenlänge T kleiner, wird der Quotient α/ϱ größer, d. h. T und α/ϱ sind negativ miteinander korreliert.

$$\text{b)}\quad T_1 < T_2 \longleftrightarrow \alpha_1/\varrho_1 > \alpha_2/\varrho_2$$

Auch T und M sollen negativ miteinander korreliert sein. Wird T kleiner, soll M größer werden.

$$\text{c)}\quad T_1 < T_2 \longleftrightarrow M_1 > M_2$$

Regel b) und c) werden meist im Sinne der Aschoff-Regel formuliert, obwohl die Gültigkeit der Aschoff-Regel nicht Vorbedingung für die Gültigkeit der Regeln b) und c) ist.

d)

lichtaktive Arten:

$$I_1 > I_2 \rightarrow \begin{cases} {}^1/T_1 > {}^1/T_2 \\ \alpha_1/\varrho_1 > \alpha_2/\varrho_2 \\ M_1 > M_2 \end{cases}$$

dunkelaktive Arten:

$$I_1 > I_2 \rightarrow \begin{cases} {}^1/T_1 < {}^1/T_2 \\ \alpha_1/\varrho_1 < \alpha_2/\varrho_2 \\ M_1 < M_2 \end{cases}$$

Aschoff und Wever (z. B. Wever, 1965) unterlegten den Regeln b) und c) folgendes Modell. Der Wechsel zwischen Ruhe und Aktivität verläuft unstetig. Es wird jedoch eine im Organismus ablaufende kontinuierliche Schwingung angenommen, die durch eine Schwelle in einen oberen und unteren Teil zerlegt wird. Erreicht die Schwingung Werte über der Schwelle, wird das Tier aktiv, sonst ist es inaktiv (Abb. 5).

Je höher die Schwelle liegt, um so kleiner werden α/ϱ und M. Regel b) und c) können zu einer einzigen Regel, der sogenannten Circadian-Regel zusammengefaßt werden: T und H (= Schwellenhöhe) sind positiv miteinander korreliert. Die Schwellenhöhe kann als Abstand vom Niveau (= Durchschnittswert) der Schwingung gemessen werden.

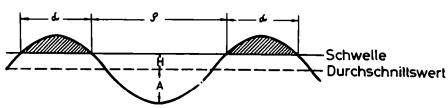

Abb. 5. Das Schwingungsmodell. A = Schwingungsamplitude, H = Höhe der Schwelle, bezogen auf den Durchschnittswert der Schwingung, α = Aktivitätszeit, ϱ = Ruhezeit. Der schraffierte Flächeninhalt über der Schwelle ist gleich M (Aktivitätsmenge). $\alpha + \varrho = T$ (Periodenlänge).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

e) $T_1 > T_2 \longleftrightarrow H_1 > H_2$

Regel e) sagt nur dann dasselbe aus wie die Regeln b) und c), wenn die Amplitude der angenommenen Schwingung konstant ist. Kommt es zu Veränderungen der Schwingungsamplitude, können Regel b) und c) verletzt werden. Nimmt man Amplitudenkonstanz an, besteht aber nach der Circadian-Regel ein funktionaler Zusammenhang zwischen T, α/ϱ, und M.

In bezug auf die Aktivitätsmenge M ist noch folgendes zu sagen. Bei einer Periodenverlängerung würde M bei Konstantbleiben der Schwellenhöhe zunehmen. Die durch die Schwellenerhöhung bedingte Mengenabnahme muß also größer sein als die durch die Periodenverlängerung bewirkte Mengenzunahme.

Einige Ergebnisse, die die Ungültigkeit der Circadian-Regel für *Carabus problematicus* erwiesen, wurden bereits veröffentlicht (Weber, 1968).

Hier seien die Befunde neuer Versuche an *C. problematicus* erwähnt, die eine Simultanmessung aller 3 Parameter der Aktivitätsperiodik erlaubten. Einzeltiere wurden 2 verschiedenen Konstantbedingungen ausgesetzt, und zwar ließ ich jeweils Dauerdunkel- und Dauerlichtversuche (2 Lux) aufeinanderfolgen. Für jeden Konstantversuch wurden Mittelwerte gebildet (Abb. 6).

Die lichtbedingten Veränderungen von T stimmten mit den Voraussagen der Regel a) überein. Auch α/ϱ zeigte die Tendenz, sich gemäß Regel b) zu verändern. Regel e)

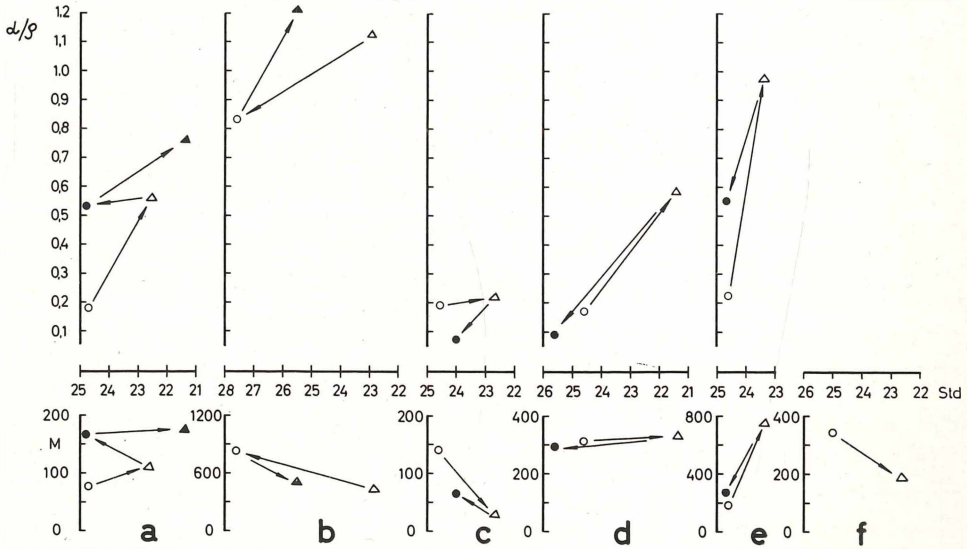

Abb. 6. Der Zusammenhang zwischen T und α/ϱ bzw. T und M nach Messungen an je einem *C. problematicus*. Jeder Punkt repräsentiert einen Durchschnittswert von 5 bis 17 Einzelwerten, O und ● bedeuten Dauerlichtversuche (2 Lux), △ und ▲ bedeuten Dauerdunkelversuche (0,0 Lux). Die Pfeile geben die Versuchsfolge an. Bei Abb. 6a wurde einem Käfer also folgendes Belichtungsprogramm gegeben: zuerst Dauerlicht, dann Dauerdunkel, anschließend wieder Dauerlicht, schließlich wieder Dauerdunkel. Jeder einzelne Konstantversuch dauerte 14 bis 21 Tage. Bei Abb. 6e konnte α/ϱ wegen Unschärfe der Aktivitätsenden nicht bestimmt werden.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

und Schwingungsmodell fordern nun aber einen funktionalen Zusammenhang zwischen der Periodenlänge T und der Schwellenhöhe H (d. h. zwischen T und α/ϱ sowie zwischen T und M), der jedoch nach Abb. 6 nicht besteht. Ein bestimmter T-Wert sollte z. B. immer nur zusammen mit einem bestimmten α/ϱ-Wert auftreten. In Abb. 6a aber wurde für T gleich 24,8 α/ϱ-Werte von 0,18 und 0,53 gemessen. In Abb. 6b ist der bei T gleich 25,5 Std aufgetretene α/ϱ-Wert zwar größer als der bei T gleich 27,6 Std, aber entgegen der Voraussage der Circadian-Regel auch größer als der bei T gleich 22,9 Std gemessene α/ϱ-Wert. Von 5 Experimenten erfüllen nur die Ergebnisse des in Abb. 6d dargestellten Versuches die Circadian-Regel völlig.

Bei den lichtbedingten Veränderungen von T zeigte M nur in 6 von 12 Fällen die Tendenz, sich gemäß Regel c) zu verändern (Abb. 6). Während also Regel b) nur sehr eingeschränkt gilt, erwies sich Regel c) als ganz ungültig.

Die (eingeschränkte) Gültigkeit der Regel b) könnte eine Folge davon sein, daß bei einer Periodenverkürzung α größer und/oder ϱ kleiner wird. Um diese Möglichkeiten zu prüfen, wurden für aufeinanderfolgende DD- und LL-Versuche an ein und demselben Tier die Quotienten α_{DD}/α_{LL} und $\varrho_{DD}/\varrho_{LL}$ gebildet (Abb. 7). Von den insgesamt 11 $\varrho_{DD}/\varrho_{LL}$-Werten liegen alle unter 1. Von den 11 α_{DD}/α_{LL}-Werten sind 8 größer als 1, 2 sind gleich 1, 1 Wert beträgt 0,9. Der Quotient α/ϱ ist in 8 von 11 Fällen also deshalb im DD größer als im LL, weil ϱ im DD kleiner, α im DD aber größer als im LL sind. In den 2 Fällen, in denen α_{DD}/α_{LL} gleich 1 ist, ist ϱ_{DD} kleiner als ϱ_{LL}, so daß $(\alpha/\varrho)_{DD}$ ebenfalls größer als $(\alpha/\varrho)_{LL}$ wird. Im 11. Fall sind ϱ *und* α im DD kleiner als im LL, dennoch ist $(\alpha/\varrho)_{DD}$ etwas größer als $(\alpha/\varrho)_{LL}$.

In 10 von 11 Fällen wird die Periodenverkürzung im DD also allein durch die Abnahme des ϱ-Wertes bewirkt, wobei sich in 8 Fällen der α-Wert entgegengesetzt zum ϱ-Wert verändert. Nur in einem Fall ist die Periodenverkürzung im DD durch die Abnahme von ϱ *und* α bedingt.

Für T_{DD} kann gesetzt werden $\alpha_{LL}y+\varrho_{LL}x$, wobei x und y diejenigen Faktoren sind, um die sich ϱ bzw. α bei einer lichtbedingten Periodenverkürzung verändern. y ist nun α_{DD}/α_{LL}, x ist $\varrho_{DD}/\varrho_{LL}$. Bei Betrachtung je zweier aufeinanderfolgender Versuche an ein und demselben Tier nahm x Werte zwischen 0,6 und 0,9 an. x_{min}/x_{max} betrug also 0,7. y nahm Werte zwischen 0,9 und 3,5 an. y_{min}/y_{max} betrug 0,3 (Abb. 7). Die lichtbedingten Veränderungen von ϱ sind also regelmäßiger als die von α.

Der Quotient M_{DD}/M_{LL} stand in keiner regelhaften Beziehung zu den Quotienten α_{DD}/α_{LL} oder $\varrho_{DD}/\varrho_{LL}$.

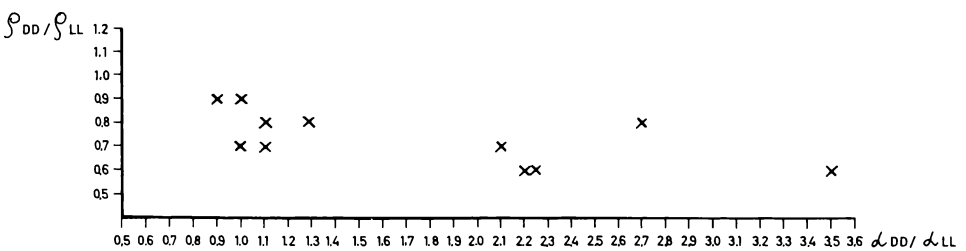

Abb. 7. Von je 2 aufeinanderfolgenden Versuchen an ein und demselben Tier wurden die Quotienten α_{DD}/α_{LL} und $\varrho_{DD}/\varrho_{LL}$ gebildet und gegeneinander aufgetragen.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Bei einem intraindividuellen Vergleich zwischen aufeinanderfolgenden Versuchen gelten also für Carabus problematicus innerhalb des Bereiches von 0 bis 2 Lux folgende Regeln:

1. $T_{DD} < T_{LL}$ (ohne Einschränkung),
2. $\alpha_{DD} > \alpha_{LL}$ (nicht in allen Fällen),
3. $\varrho_{DD} < \varrho_{LL}$ (ohne Einschränkung),
4. $(\alpha/\varrho)_{DD} > (\alpha/\varrho)_{LL}$ (ohne Einschränkung),
5. $\varrho_{LL} - \varrho_{DD} > \alpha_{DD} - \alpha_{LL}$ (ohne Einschränkung),
6. $y_{min}/y_{max} < x_{min}/x_{max}$.

Bei interindividuellen Vergleichen gilt Regel 1 nur für Durchschnittswerte von mehreren Käfern. Die übrigen Regeln gelten bei interindividuellen Vergleichen nicht (WEBER, 1968).

Die hier aufgedeckten Regelhaftigkeiten können im Sinne der Vorstellung interpretiert werden, die der ASCHOFF- und Circadian-Regel zugrunde liegt: bei zunehmendem Photoreiz (d. h. für dunkelaktive Arten mit Abnahme der Beleuchtungsstärke, vgl. LOHMANN, 1967) sind die Tiere pro Zeiteinheit öfter und länger aktiv. Eine Einbeziehung der Aktivitätsintensität (-menge) in diese Aussage ist aber für *Carabus*-Arten unstatthaft. Weiterhin zeigte sich, daß entgegen der Aussage der Circadian-Regel ein Zusammenhang zwischen T und α/ϱ im Sinne einer mathematischen Funktion nicht besteht.

Da die Aktivitätsmenge pro 1/4 Std gemessen wurde, ergab sich die Möglichkeit, den Aktivitätsverlauf innerhalb der Aktivitätsphasen zu untersuchen. Innerhalb von Einzelphasen zeigte die Aktivität nun aber einen sehr unregelmäßigen Verlauf, der allerdings meßtechnisch bedingt sein könnte. Durch die Errechnung eines mittleren Aktivitätsverlaufes aus mehreren Einzelphasen müßten sich meßtechnisch bedingte Intensitätsschwankungen glätten. In Abb. 8 wurde aus 6 Aktivitätsphasen etwa gleicher Länge und gleicher Gesamtaktivität der mittlere Aktivitätsverlauf gebildet. Dieser bietet nun

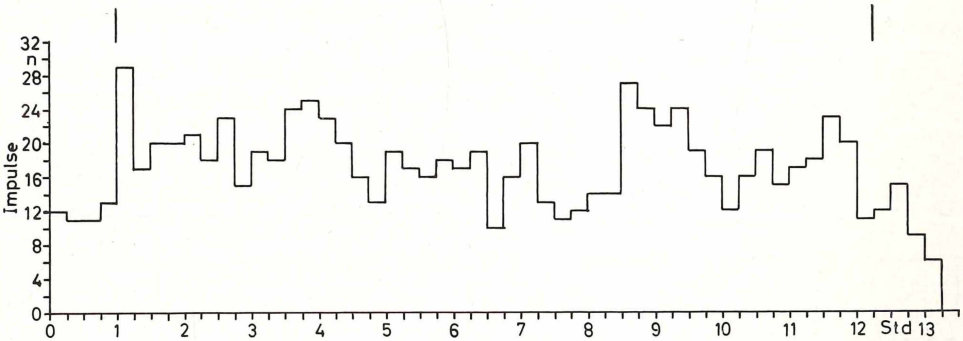

Abb. 8. Der durchschnittliche Aktivitätsverlauf eines im Dauerdunkel gehaltenen Tieres, errechnet aus 6 einzelnen Aktivitätsphasen etwa gleicher Länge und gleicher Gesamtaktivität. Die senkrechten Striche oben markieren Anfang und Ende der kürzesten Aktivitätsphase. Die Mitte der durchschnittlichen Aktivitätsphase und die der Einzelphasen sind identisch. Abszisse: Std nach Beginn der mittleren Aktivitätsphase, Ordinate: durchschnittliche Anzahl der Impulse pro 1/4 Std.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

keinen Hinweis auf das Vorliegen einer kontinuierlichen Schwingung, wie sie das Modell annimmt (Abb. 5). Die Aktivitätsphasen scheinen schon mit einer hohen Aktivitätsintensität einzusetzen, die im Verlaufe der Aktivitätsphase keine höheren Werte erreicht. In Abb. 8 ist die Impulsrate in der 1. Std deshalb relativ niedrig, weil die Aktivitätsphasen nicht genau die gleiche Länge hatten.

Diskussion

Circadian-Regel und Schwingungsmodell vermögen nicht die Aktivitätsperiodik von *Carabus problematicus* und *cancellatus* zu beschreiben. Dies entspricht Befunden an anderen Arthropoden-Arten (Literatur in der Einleitung).

Die Periodenlänge der Spontanperiodik und die Aktivitätsmenge scheinen von 2 verschiedenen physiologischen Prozessen gesteuert zu werden. Darauf hin deutet ihre unterschiedliche Abhängigkeit von den Umweltfaktoren. Die Periodenlänge ist bei Arthropoden temperaturkompensiert und lichtabhängig. Die Aktivitätsmenge aber ist temperaturabhängig und lichtindifferent. Die weitaus interessanteren Prozesse sind diejenigen, die die Frequenz der Spontanperiodik steuern. Ihre Erforschung hat noch keine wesentlichen Fortschritte gemacht. Die bei allen Organismen verbreitete Fähigkeit, die Zeit zu messen, stellt ein immer noch ungelöstes Problem dar.

Zusammenfassung

Die Aschoff-Regel ist für den streng dunkelaktiven Carabus problematicus und den überwiegend dunkelaktiven Carabus cancellatus nur zwischen 0 und 1–2 bzw. 4 Lux gültig. Oberhalb dieser Werte nimmt die Periodenlänge der Aktivität entgegen der Aussage der Regel wieder ab. C problematicus folgt in seinem Aktivitätsverhalten auch nicht der Circadian-Regel, die einen funktionalen Zusammenhang zwischen der Periodenlänge, dem Quotienten „Länge der Aktivitätsphase / Länge der Ruhephase" und der Aktivitätsmenge fordert. Bei einem Vergleich zwischen unmittelbar aufeinanderfolgenden Versuchen an einem Tier gilt jedoch bei Carabus problematicus innerhalb des Gültigkeitsbereiches der Aschoff-Regel, daß mit abnehmender Beleuchtungsstärke die Aktivitätsphase länger, die Ruhephase kürzer wird.

Summary

The circadian activity of species of the genus Carabus in constant environments.

The Aschoff-rule is valid for the rigorously darkactive Carabus problematicus and the chiefly darkactive Carabus cancellatus only between 0 and 1–2, respectively 4 lux. For higher values the periodicity-length decreases contrary to the rule. Moreover, C. problematicus does not follow the circadian rule, which states a functional connection between the periodicitylength, the quotient „length of the activity-phase / length of the rest-phase" and the activity amount. Comparing experiments immediately following each other it becomes obvious that within the range of 0–2 lux a decreasing light-intensity lengthens the activity-phase and shortens the rest-phase of a specimen of Carabus problematicus.

Diskussionsfragen:

1. Wurden außer der Laufaktivität noch andere tageszeitliche Periodizitäten (z. B. die Periodik der Nahrungsaufnahme) untersucht?
2. Wodurch ist gewährleistet, daß das Untersuchungsmaterial einheitlich war?
3. Aktivität dient verschiedenen biologischen Zwecken. Bei Libellen finden z. B. die

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Begattungsflüge zu anderen Tageszeiten statt als die Flüge, die dem Nahrungserwerb dienen. Findet sich entsprechendes auch bei den Caraben?

4. Haben die verschiedenen Muster der Tagesperiodik der *Carabus*-Arten adaptive Bedeutung?

Antworten:

Zu 1.: Nein.

Zu 2.: Es wurden jeweils nur frisch eingetragene Tiere (aus Westfalen) während der jeweiligen jahreszeitlichen Fortpflanzungsphase untersucht. Auf Grund der den Carabiden eigentümlichen Jahresperiodität kann somit vorausgesetzt werden, daß die Tiere einer Art bei der Untersuchung etwa gleich alt waren.

Zu 3.: Es liegen keine Hinweise dafür vor, daß bei Caraben die zum Nahrungserwerbsinstinkt gehörende Laufappetenz von der zum Forpflanzungsinstinkt gehörenden tageszeitlich gesondert ist. Dies gilt auch für Arten, die in der jahreszeitlichen Fortpflanzungsphase diphasisch aktiv sind. Bei diesen Arten wurden am Tage und des Nachts Begattung und Nahrungsaufnahme beobachtet.

Zu 4.: Die Mustertypen der Tagesaktivität der Caraben und der Carabiden insgesamt stehen in Zusammenhang mit der ökologischen und geographischen Verbreitung (vgl. THIELE u. WEBER, Oecologia, 1, 1968). In Mitteleuropa sind 60 % der Waldcarabiden fast ausschließlich nachtaktiv, 5 % tagaktiv. 42 % der Feldcarabiden sind ausgeprägt tagaktiv. Hochnordische Populationen von *Carabus violaceus* und *glabratus* sind im Hellen aktiv, die mitteleuropäischen Populationen dieser beiden Arten sind streng nachtaktiv.

Literatur

ASCHOFF, J.: Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. Rev. suisse Zool. 71, 528–558 (1964). – HOFFMANN, K.: Overt circadian frequencies and circadian rule. In: J. ASCHOFF (ed.), Circadian Clocks, p. 87–94. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965. – LOHMANN, M.: Der Einfluß der Beleuchtungsstärke und Temperatur auf die tageszeitliche Laufaktivität des Mehlkäfers *Tenebrio molitor* L. Z. vergl. Physiol. 49, 341–389 (1964); ders.: Zur Bedeutung der lokomotorischen Aktivität in circadianen Systemen. Z. vergl. Physiol. 55, 307–332 (1967). – ROBERTS, S. K. de F.: Circadian activity rhythms in cockroaches. I. The freerunning rhythm in steadystate. J. cell. comp. Physiol. 55, 99–110 (1960). – WARNECKE, H.: Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von drei *Geotrupes*-Arten (Coleoptera, Scarabidae). Z. Tierpsychol. 23, 513–536 (1966). – WEBER, F.: Die tageszeitliche Aktivitätsverteilung des dunkelaktiven *Carabus problematicus* (Coleoptera, Ins.) nach Phasenumkehr des Zeitgebers. Zool. Beitr. N.F. 12, 161–179 (1966); ders.: Circadian-Regel und Laufaktivität des Caraben. Oecologia (Berl.) 1, 155–170 (1968).– WEVER, R.: A mathematical model for circadian rhythms. In: J. ASCHOFF (ed.), Circadian Clocks, p. 47–63. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965. – WOBUS, U.: Über den Einfluß der Lichtintensität auf die circadiane Laufaktivität der Schabe *Blaberus craniifer* BURM. (Insecta: Blattariae). Biol. Zbl. 85, 305–323 (1966). – WUTTKE, W.: Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik bei *Euscoupius carpathicus* L. (Chactidae). Z. vergl. Physiol. 53, 405–448 (1966).

Dr. Friedrich Weber, Zoologisches Institut der Universität
44 Münster, Badestraße 9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 1967-1970

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Weber Friedrich

Artikel/Article: Die circadiane Laufperiodik der Carabus-Arten bei konstanten Umweltbedingungen 337-347