

Aus dem Max-Planck-Institut für
Verhaltensphysiologie, Erling-Andechs

Über die Synchronisation circannualer Rhythmen bei Vögeln¹⁾

Von Eberhard Gwinner

1. Einleitung

Seit PENGELLEY & FISHER (1963) in ihrer grundlegenden Arbeit über die Kontrolle der Jahresperiodik beim Goldmantelziesel (*Citellus lateralis*) erstmals den Nachweis einer circannualen Rhythmik erbracht haben, sind zahlreiche Experimente zu diesem Fragenkomplex an den verschiedensten Tierarten durchgeführt worden. Auf Grund dieser Untersuchungen ist heute bekannt, daß endogene Jahresrhythmen in vielen Tiergruppen wesentlich in die Kontrolle jahresperiodischer Vorgänge eingreifen können (Übersichten: GWINNER 1971; BERTHOLD 1974). Unter den Vögeln kennen wir inzwischen 9 Arten, bei denen jahresperiodische Vorgänge wie etwa Zugdisposition, Fortpflanzungsbereitschaft oder Mauser einer circannualen Rhythmik unterliegen. Bei wenigstens 9 weiteren Arten ist die Beteiligung einer solchen Rhythmik sehr wahrscheinlich (BERTHOLD 1974, GWINNER 1975a). Wir müssen also damit rechnen, daß es sich hier um einen verhältnismäßig weit verbreiteten Mechanismus handelt, der je nach den speziellen Lebensbedingungen einer Art in unterschiedlichem Ausmaße an der Kontrolle jahresperiodischer Vorgänge beteiligt zu sein scheint (z. B. GWINNER 1971).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Frage der Synchronisation circannualer Rhythmen mit dem natürlichen Jahr, wobei hauptsächlich auf Untersuchungen über die Jahresrhythmik der Fortpflanzungsaktivität des Stars (*Sturnus vulgaris*) Bezug genommen wird. Im ersten Teil werden Ergebnisse geschildert, welche die Notwendigkeit synchronisierender Umweltreize deutlich machen. Im zweiten Teil wird die Bedeutung eines solchen Umweltfaktors (der Photoperiode) für die Synchronisation circannualer Rhythmen gezeigt; im dritten Teil schließlich werden einige Konsequenzen dieser Befunde erörtert.

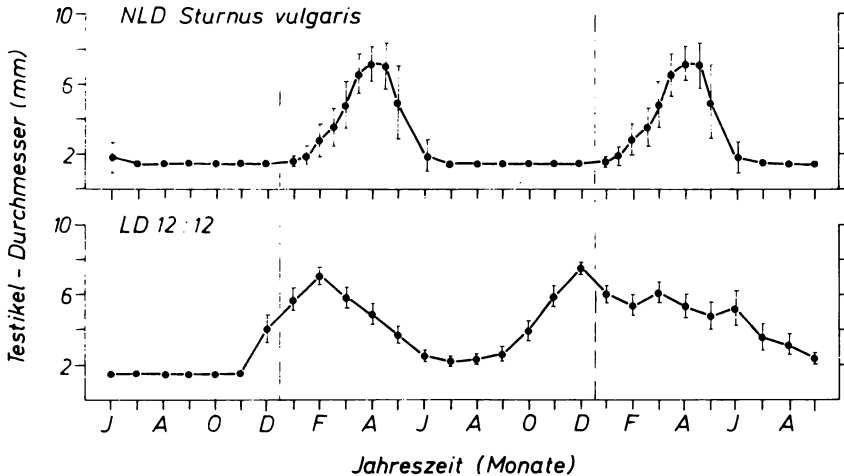


Abb. 1 Jahresperiodische Änderungen der Hodengröße von Staren, die unter den natürlichen photoperiodischen Bedingungen von Stanford, Kalifornien (oberes Diagramm, GWINNER 1973) und unter einer konstanten 12stündigen Photoperiode (unteres Diagramm, SCHWAB 1971) gehalten worden sind. — Vertikale Linien an den Symbolen: Standardabweichungen.

¹⁾ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, SPP Biologie der Zeitmessung.

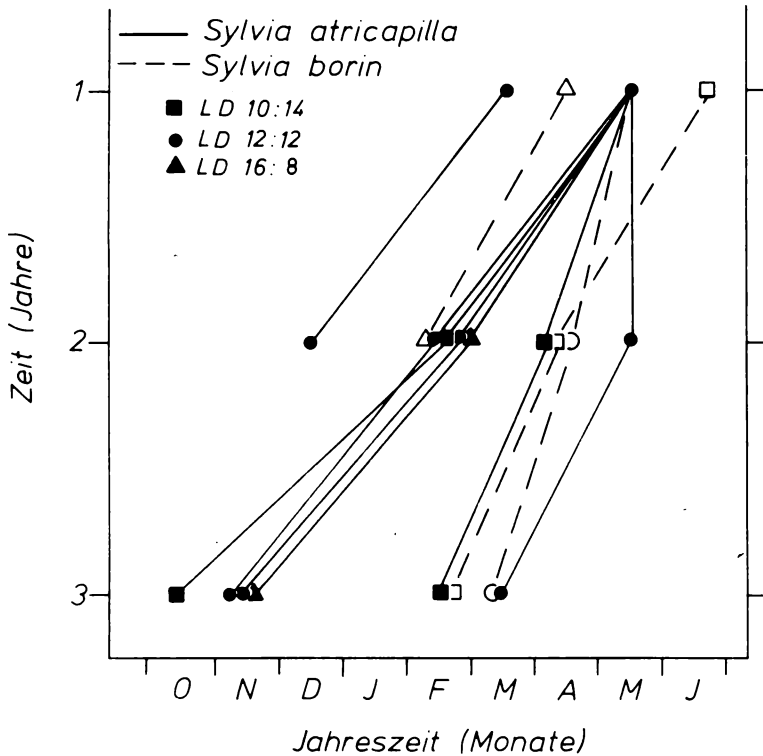


Abb. 2 Circannuale Rhythmik der Hodengröße von Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) und Garten-grasmücken (*S. borin*), die 32 Monate lang unter einer konstanten 10-, 12-, oder 16stündigen Photoperiode gelebt haben. Die durch Linien verbundenen Symbole zeigen die Daten, an denen bei individuellen Vögeln in aufeinanderfolgenden Jahren maximale Hodendurchmesser bestimmt worden sind (aus GWINNER 1975b, nach BERTHOLD et al. 1972).

2. Circannuale Rhythmen unter jahresperiodisch konstanten Umweltbedingungen

Auf dem unteren Diagramm der Abb. 1 ist einer der ersten klaren Befunde einer circannualen Rhythmik bei Vögeln dargestellt. Die Hodengröße männlicher Stare zeigt auch unter einer konstanten 12stündigen Photoperiode die für alle Vögel unserer Breiten charakteristischen, sehr drastischen jahresperiodischen Änderungen. Der Vergleich mit dem oberen Diagramm, auf dem die Rhythmik der Hodengröße von Staren unter natürlichen Umweltbedingungen dargestellt ist, zeigt, daß die Periodenlänge dieser Rhythmik unter konstanten Bedingungen erheblich von einem Jahr abweicht. Das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Hodenmaxima beträgt nicht 12 sondern nur ungefähr 10 Monate.

Ein derartiges Abweichen der Periode von der Periode des natürlichen Jahres ist bei fast allen bisher untersuchten circannualen Rhythmen unter jahresperiodisch konstanten Versuchsbedingungen beobachtet worden. Man erkennt diese Eigenschaft noch besser auf Abb. 2, auf der in anderer Darstellungsweise das Ergebnis eines Versuchs mit Mönchs- und Gartengrasmücken (*Sylvia atricapilla* und *borin*) zusammengefaßt ist, die 2½ Jahre lang unter einer konstanten 10-, 12- oder 16stündigen Photoperiode gelebt haben. Hier verbindet jeder Kurvenzug die Zeitpunkte, zu denen bei den individuellen Vögeln in aufeinanderfolgenden Jahren maximale Hodengröße gemessen worden ist. Die Verfrüherung der Hodenmaxima um im Mittel ungefähr zwei Monate pro Jahr ist klar zu erkennen. Der endogene Kalender dieser Vögel weicht also unter jahresperiodisch konstanten Versuchsbedingungen vom natürlichen Kalender ab; ihr subjektives Jahr dauert im Mittel nur ungefähr 10 Monate. Dieses Abweichen der Periode —

meist, wie hier, in Form einer Verkürzung, oft aber auch in Form einer Verlängerung — zeigt zum einen, daß diese Rhythmen in der Tat endogener Natur sind und nicht von unkontrollierten jahresperiodischen Umweltfaktoren verursacht werden. Da die Periode dieser Rhythmen unter natürlichen Bedingungen jedoch stets genau ein Jahr beträgt, führen diese Befunde aber auch zur Forderung jahresperiodischer Umweltfaktoren, welche dafür sorgen, daß die etwas zum Vor- oder Nachgehen neigenden endogenen Jahresuhren normalerweise auf den richtigen Wert von 12 Monaten eingestellt werden. Umweltrhythmen, die in der Lage sind, endogene Rhythmen zu synchronisieren, nennt man Zeitgeber. Im folgenden Abschnitt wird die Frage nach den Zeitgebern circannualer Rhythmen näher untersucht.

3. Synchronisation circannualer Rhythmen

Schon lange vor der Entdeckung circannualer Rhythmen war bekannt gewesen, daß jahresperiodische Vorgänge bei vielen Vögeln sehr drastisch durch Änderungen der Tageslichtdauer, der sogenannten Photoperiode, beeinflusst werden können. BISSONNETTE führte schon 1931, wenige Jahre nachdem ROWAN (1925) erstmals photoperiodische Effekte an Vögeln nachweisen konnte, erste Versuche am Star durch. Sie ergaben, ähnlich wie das auf Abb. 3 dargestellte Ergebnis, daß man Stare allein durch eine Verlängerung der Photoperiode auch im Winter in volle Fortpflanzungsbereitschaft bringen kann. Ähnliche Versuche, durchgeführt an einer großen Zahl der verschiedensten Vogelarten, haben inzwischen die dominierende Rolle der Photoperiode bei der Steuerung der Fortpflanzungsaktivität und vieler anderer jahresperio-

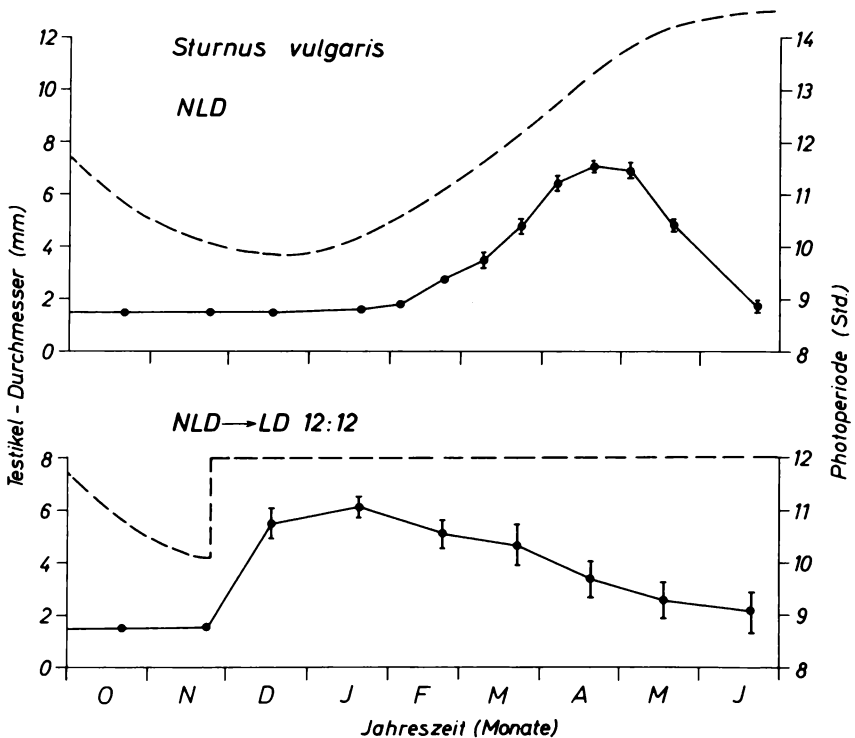


Abb. 3 Änderungen der Hodengröße bei einer Gruppe von 18 bis 70 Staren, die in Stanford, Kalifornien, den natürlichen Änderungen der Photoperiode ausgesetzt gewesen sind (NLD, oben), und einer Gruppe von 7 Staren, die Ende November aus den natürlichen photoperiodischen Bedingungen in eine konstante 12stündige Photoperiode überführt worden sind (LD 12:12, unten). Die durchgezogene Kurve zeigt die Änderungen der Hodengröße; vertikale Linien an den Symbolen: mittlere Fehler der Mittelwerte. Die gestrichelte Kurve zeigt den Verlauf der Photoperiode.

discher Vorgänge klar herausgestellt (Übersichten: FARNER & FOLLET 1966, FARNER & LEWIS 1971, FARNER *et al.* 1973, IMMELMANN 1971). Sie haben darüber hinaus zu der Annahme geführt, daß photoperiodische Umweltänderungen, zumindest bei vielen Vögeln der gemäßigten und nördlichen Breiten, für die biologische Jahresrhythmik obligatorisch sind; d. h., daß die Jahresperiodik der Tageslichtdauer auslösende Reize liefert, ohne welche die biologische Jahresrhythmik erlischt (z. B. WOLFSON 1959, FARNER & LEWIS 1971).

Nachdem klar geworden ist, daß biologische Jahresrhythmen auch unter konstanten photoperiodischen Umweltbedingungen über viele Perioden fortbestehen können (selbst bei Arten, die man, wie den Star, bis vor kurzem zu den typischen und obligatorisch photoperiodischen Vögeln gerechnet hat), ist eine solche Vorstellung heute nicht mehr generell haltbar. Die Forderung nach jahresperiodischen Umweltreizen für die Synchronisation circannualer Rhythmen legt andererseits sofort ein neues Konzept über die Rolle der Photoperiode nahe: Der Jahreszyklus der Photoperiode könnte bei vielen Arten ein Zeitgeber circannualer Rhythmen sein.

Um zu prüfen, ob ein Umweltrhythmus ein Zeitgeber einer biologischen Rhythmik ist, eignet sich unter anderem der Versuch, die Periode der Umweltrhythmik zu ändern; ist diese ein Zeitgeber, so muß die Periode der biologischen Rhythmik der veränderten Periode der Umweltrhythmik, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, folgen (ASCHOFF 1960). Abb. 4 zeigt ein erstes Ergebnis eines solchen Versuchs. Im oberen Diagramm ist zu erkennen, daß sich Stare, die im Experiment bei sonst konstanten Umweltbedingungen einem künstlichen Photoperiodezyklus ausgesetzt gewesen sind, der den natürlichen imitiert, im Hinblick auf die Jahresrhythmik der Hodengröße und der Mauser im wesentlichen wie freilebende Artgenos-

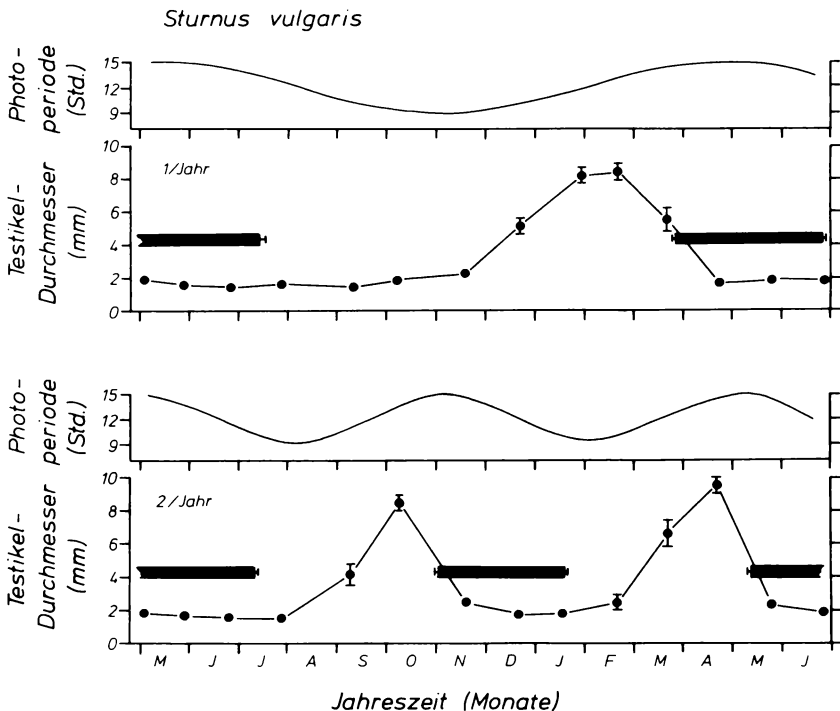


Abb. 4 Rhythmik der Hodengröße und der Mauser bei zwei Gruppen von je 10 Staren, die Photoperiode-Zyklen ausgesetzt gewesen sind, die in ihrem sinusförmigen Verlauf und in ihrer Amplitude die natürlichen Änderungen der Photoperiode simulierten, aber deren Dauer bei den beiden Versuchsgruppen verschieden war. Oberes Diagramm: Zyklenlänge 1 Jahr; unteres Diagramm: Zyklenlänge $\frac{1}{2}$ Jahr. Die jeweils obere Kurve zeigt die Änderungen der Photoperiode, die jeweils untere die Änderungen der Hodengröße. Schwarze Balken: postnuptiale Mauser. Vertikale Linien an den Symbolen und horizontale Linien an den Balken: mittlere Fehler der Mittelwerte.

sen verhalten: Sie gehen zur Zeit zunehmender Tageslänge durch einen Zyklus von Gonadenwachstum und Regression; im Anschluß daran erfolgt die postnuptiale Mauer. Das untere Diagramm zeigt das Verhalten einer anderen Gruppe von Staren, die zwei Photoperiodenzyklen pro Jahr ausgesetzt gewesen sind. Entsprechend der veränderten Periode des Umweltrhythmus gehen diese Vögel zweimal im Jahr durch einen vollen Zyklus von Hodenwachstum und -regression und mausern auch zweimal im Jahr. Die biologische Jahresrhythmik folgt also der Frequenz der Photoperioderhythmik; sie läßt sich mit ihr synchronisieren.

Man kann noch weiter gehen und Stare nicht nur einem oder zwei, sondern auch $1\frac{1}{2}$, 2, 3, 4 oder 5 Photoperiodezyklen pro Jahr aussetzen. Bei der Darstellung der Ergebnisse dieser Versuche auf Abb. 5 sind die Gonaden- und Mauerwerte nicht, wie in Abb. 4, in Bezug auf die Jahreszeit, sondern in Bezug auf die Phase des Photoperiodezyklus aufgetragen. 360° entspricht einem vollen Photoperiodezyklus, dessen Dauer aber von Versuchsgruppe zu Versuchsgruppe verschieden ist (z. B. 12 Monate in der oberen Versuchsgruppe; 2,4 Monate in der unteren Versuchsgruppe). Man erkennt, daß die Jahresrhythmik der Gonadengröße und der Mauer in allen Versuchsgruppen dem Photoperioderhythmus folgt. Selbst mit einem photoperiodischen Jahr, das nur knapp $2\frac{1}{2}$ Monate dauert, läßt sich die circannuale Rhythmik noch synchronisie-

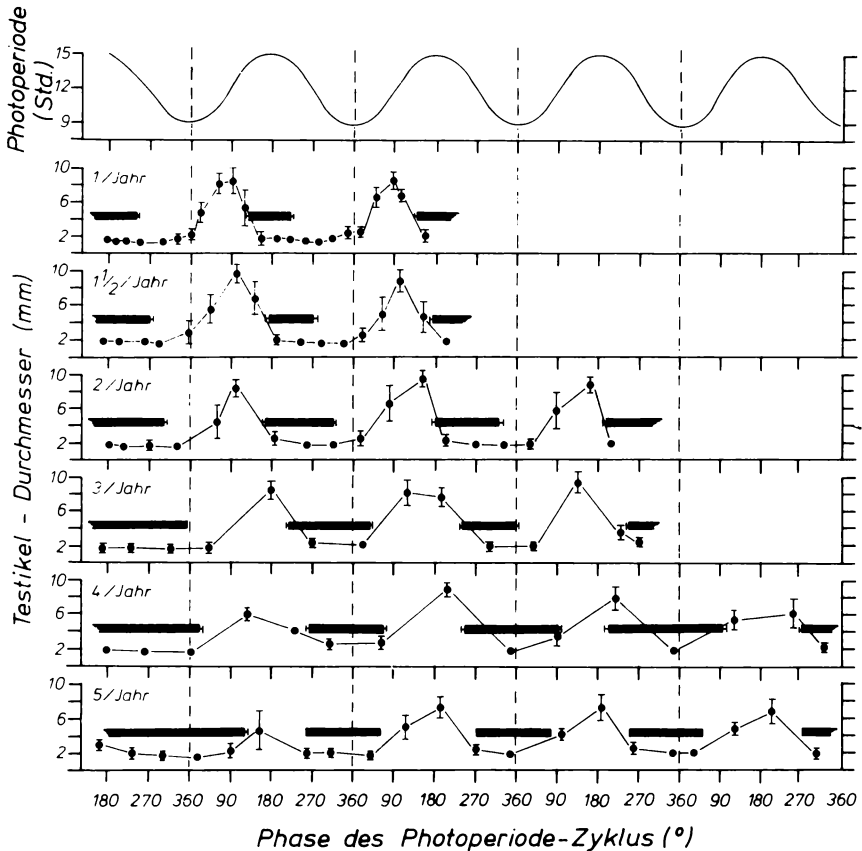


Abb. 5 Rhythmik der Hodengröße und der Mauer bei 6 Gruppen von Staren (8 bis 12 Vögel pro Gruppe), die sinusförmigen Änderungen der Photoperiode ausgesetzt gewesen sind, deren allgemeine Form und Amplitude für alle Gruppen gleich war (oberes Diagramm), aber deren Länge von 1 Zyklus pro Jahr (zweites Diagramm) bis zu 5 Zyklen pro Jahr (unteres Diagramm) variierte. Anders als in Abb. 4 ist hier die Dauer der Photoperiode Zyklen auf 360° normiert (0° = Phase der kürzesten Photoperiode; 180° = Phase der längsten Photoperiode). Für weitere Erklärungen s. Abb. 4 (nach GWINNER 1977).

ren. Mit diesem Ergebnis ist nachgewiesen, daß die Jahresrhythmik der Tageslänge ein Zeitgeber circannualer Rhythmen bei Vögeln ist.

Die Vorstellung, daß die jahresperiodischen Änderungen der Photoperiode nicht als kausale Auslöser, sondern als Zeitgeber wirken, wird wesentlich gestützt durch die Tatsache, daß sich die Phasenbeziehungen zwischen der biologischen Rhythmik und der synchronisierenden Umweltrhythmik systematisch in Abhängigkeit von der Periode der Umweltrhythmik ändern: Die Zeitpunkte für Hodenmaximum oder Mauserbeginn liegen desto später relativ zum Photoperiodezyklus, je kürzer dessen Periode ist (Abb. 5). Die Phase der synchronisierten Rhythmik verspätet sich also mit abnehmender Zeitgeberperiode gegenüber der Phase der synchronisierenden Rhythmik: Die Phasenwinkeldifferenz zwischen der biologischen Rhythmik und der Zeitgeberhythmik wird kleiner. Diese Beziehung ist noch besser auf Abb. 6 zu erkennen, auf der die Phasenwinkeldifferenz zwischen dem Mauserbeginn und der Phase der längsten Tageslichtdauer als Funktion der Zeitgeberperiode aufgetragen ist. Die hier zum Ausdruck kommende Abhängigkeit der Phasenwinkeldifferenz von der Zeitgeberperiode ist nach allgemeinen Gesetzen der Schwingungslehre immer dann zu erwarten, wenn zwei Oszillatoren unipolar aneinander gekoppelt sind, wie das im Falle der Synchronisation einer biologischen Rhythmik mit einem Zeitgeber der Fall ist (ASCHOFF 1963). Eine solche Beziehung ist bei Untersuchungen zur circadianen Rhythmik oft gefunden worden (ASCHOFF 1965b). Die in Abb. 5 und 6 dargestellten Ergebnisse zeigen, daß sich auch circannuale Rhythmen wie technische Oszillatoren verhalten. Die Befunde stimmen somit bis in Einzelheiten mit der Vorstellung überein, daß die Jahresrhythmen der Fortpflanzungsbereitschaft und der Mauser beim Star von einer endogenen Rhythmik kontrolliert werden, auf die der Jahresgang der Photoperiode als Zeitgeber synchronisierend einwirkt.

Wenn sich circannuale Rhythmen wie Oszillatoren im technischen Sinn verhalten, so müßte sich auch noch eine weitere Voraussage erfüllen. Da circannuale Rhythmen unter konstanten Versuchsbedingungen über einige Perioden weiterschwingen, kann man sie als (wenigstens bis zu einem gewissen Grade) selbsterregte Oszillatoren auffassen. Eine der Eigenschaften selbsterregter Oszillatoren besteht darin, daß der Mitnahmebereich, d. h. jener Bereich von Zeitgeberperioden, innerhalb dessen Synchronisation möglich ist, begrenzt ist

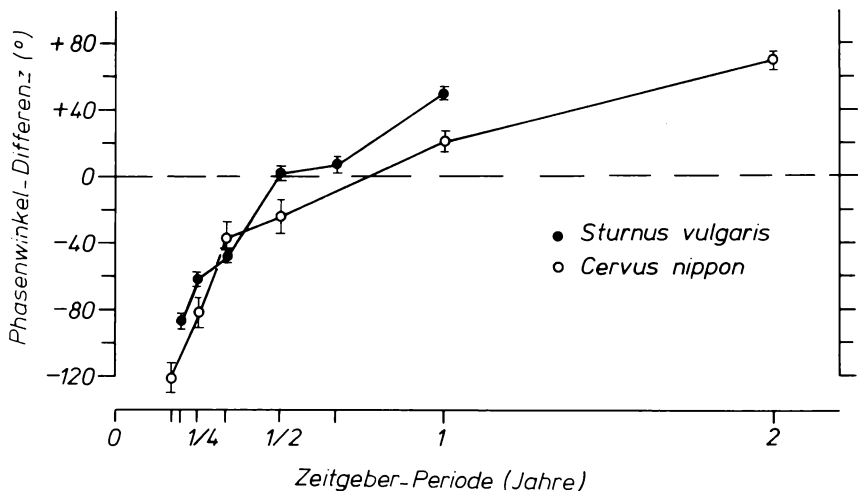


Abb. 6 Abhängigkeit der Phasenwinkeldifferenz zwischen circannualer Rhythmik und Photoperiode-Zeitgeber von der Zeitgeberperiode. ●: Star: Phasenwinkeldifferenz zwischen Mauserbeginn und Phase des längsten Tages. Die Mittelwerte wurden aus individuellen Mittelwerten aller 8 bis 12 Einzelvögel einer jeden Versuchsgruppe berechnet. ○: Sikahirsch: Phasenwinkeldifferenz zwischen dem Zeitpunkt des Geweihabwurfs und der Phase des längsten Tages. Die Mittelwerte wurden aus allen Einzelwerten der 2 bis 10 Versuchstiere jeder Gruppe berechnet. Ein + bedeutet, daß die Phase der biologischen Rhythmik vor der Phase der Zeitgeberhythmik liegt. — Vertikale Linien an den Symbolen: mittlere Fehler der Mittelwerte (nach Daten von GWINNER 1977 und Goss 1969 a).

(ASCHOFF 1960). Die auf Abb. 6 dargestellten Ergebnisse zeigen, daß der Mitnahmebereich circannualer Rhythmen, etwa im Vergleich zu dem circadianen Rhythmen, sehr groß ist; selbst mit einer Zeitgeberperiode von nur $\frac{1}{5}$ Jahr läßt sich die Rhythmik noch synchronisieren. Ob hier die für die gewählten Zeitgeberbedingungen charakteristische untere Grenze des Mitnahmebereichs erreicht ist, müssen weitere Versuche zeigen.

4. Erörterungen

Mit den hier mitgeteilten Ergebnissen ist zunächst gezeigt worden, daß die Jahresrhythmik der Tageslichtdauer ein wichtiger Zeitgeber circannualer Rhythmen bei einem Vogel ist. Ähnliche Versuche sind bisher nur an einer weiteren Wildtierart mit bekannter circannualer Rhythmik durchgeführt worden, nämlich am japanischen Sikahirsch (*Cervus nippon*), dessen Geweihwechsel einer circannualen Rhythmik unterliegt (GOSS 1969 a, b). Diese Rhythmik läßt sich noch mit einem Photoperiodezyklus mit einer Periode von $\frac{1}{3}$ Jahr voll synchronisieren. Bei Zeitgeberperioden von $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{6}$ Jahr folgt die biologische Rhythmik der Zeitgeberrhythmik nicht mehr vollständig: Es kommt zur Synchronisation auf Multiple der Zeitgeberperiode. Ebenso ist eine Zeitgeberperiode von zwei Jahren nicht mehr für alle Individuen für eine 1:1 Synchronisation ausreichend. Die Phasenbeziehungen ändern sich auf bemerkenswert ähnliche Weise mit der Zeitgeberperiode wie beim Star (Abb. 6).

Der Mitnahmebereich der bisher untersuchten circannualen Rhythmen gegenüber einem Photoperiodezeitgeber ist also, etwa im Vergleich mit dem Mitnahmebereich circadianer Rhythmen, außerordentlich groß. Die Frage, wie weit das allgemein zutrifft, muß offen bleiben. Die bisherigen Ergebnisse zeigen jedenfalls eines recht deutlich: Aus der Tatsache, daß man die Periode biologischer Jahresrhythmen durch Manipulation von Umweltfaktoren drastisch verändern kann, kann nicht zwingend auf eine rein exogene Steuerung dieser Rhythmen geschlossen werden, wie das früher aufgrund entsprechender Daten (z. B. ROWAN 1929, MIYAZAKI 1934, BURGER 1947, DAMSTÉ 1947, WOLFSON 1954) zuweilen geschehen ist (WOLFSON 1959).

Obwohl bisher direkte Nachweise für die Wirkung circannualer Zeitgeber bei anderen Vogelarten nicht vorliegen, so gibt es doch eine Reihe starker Hinweise darauf, daß der Jahresgang der Photoperiode ein weitverbreiteter Zeitgeber ist. Dafür sprechen unter anderem Versuche an Fischen (SINGH 1968) und vielen Vögeln (ASCHOFF 1955, GWINNER 1971, 1973). Unklar ist die Situation bei den meisten Säugetieren, so vor allem bei den amerikanischen Zieseln, also gerade bei jenen Arten, von denen die frühesten und nach wie vor schönsten Nachweise circannualer Rhythmen vorliegen (Zusammenfassungen: PENGELLEY 1967; PENGELLEY & ASMUNDSON 1974; HELLER & POULSON 1969). Hier ist in mehreren Untersuchungen eine bemerkenswerte Insensitivität der endogenen Rhythmen sowohl gegenüber Temperatur- als auch gegenüber Photoperiodeänderungen festgestellt worden (z. B. PENGELLEY & FISHER 1963, PENGELLEY 1967). Da allerdings die meisten dieser Versuche nur verhältnismäßig kurzfristiger Natur waren, tragen sie zu einer endgültigen Klärung dieser Fragen wenig bei, zumal als es gerade aus dieser Gruppe der Hörnchen (*Sciuridae*) gute Hinweise darauf gibt, daß circannuale Rhythmen gegenüber Zeitgeberreizen verhältnismäßig träge sein können. So dauerte es wenigstens zwei Jahre, bis die circannuale Körpergewichtsrythmik von Waldmurmeltieren (*Marmota monax*, DAVIS 1967), die von der Nordhalbkugel (USA) auf die Südhalbkugel (Australien) verfrachtet wurden, mit der um 6 Monate verschobenen Zeitgeberrhythmik resynchronisiert war (DAVIS & FINNIE 1975). Da diese Tiere am Verfrachtungsort unter Außenbedingungen lebten, ist allerdings auch in diesem Falle unklar, welche der vielen möglichen Umweltzyklen als Zeitgeber wirksam waren.

Da die Photoperiode bei praktisch allen bisher untersuchten Vogelarten der gemäßigten und polnahen Breiten einen starken Einfluß auf jahresperiodische Vorgänge ausübt (z. B. FARNER & LEWIS 1971), darf man annehmen, daß die Photoperiode auch bei den meisten Arten, bei denen jahresperiodische Vorgänge einer circannualen Rhythmik unterliegen, als Zeitgeber wirksam ist. Sehr viel schwieriger ist auf der anderen Seite die Frage zu beantworten, ob die Photoperiode immer als Zeitgeber im eigentlichen Sinne wirkt, also als Umweltzyklus, der auf eine endogene Rhythmik synchronisierend einwirkt, oder ob sie oft auch im Sinne herkömmlicher Vorstellungen nicht endogen vorgegebene jahresperiodische Prozesse direkt auslöst oder hemmt. Die direkteste Methode zur Lösung dieses Problems würde sicher darin bestehen, in

unabhängigen Untersuchungen festzustellen, ob der in Frage stehende, von der Photoperiode beeinflussbare jahresperiodische Prozeß auch unter konstanten Versuchsbedingungen gemäß einer circannualen Rhythmik fortbesteht oder nicht. Leider liefert diese Methode jedoch nur im Falle positiver Ergebnisse, in denen eine circannuale Rhythmik nachgewiesen werden kann, eine klare Antwort. Ist dagegen unter einer bestimmten Bedingung keine circannuale Rhythmik nachweisbar, so läßt sich daraus wenig schließen, denn es ist aus einer ganzen Reihe von Untersuchungen bekannt, daß circannuale Rhythmen häufig nur unter ganz bestimmten Bedingungen, die zudem bei verschiedenen Arten ganz verschieden sein können, (s. z. B. GWINNER 1971, 1975a) zum Ausdruck kommen. Negative Ergebnisse sind deshalb im Hinblick auf die Frage nach der Beteiligung circannualer Rhythmen weitgehend ohne Bedeutung.

Trotz dieser Schwierigkeiten läßt sich die Frage, ob die Photoperiode als Zeitgeber oder als auslösender Kausalreiz wirkt, recht gut beurteilen, und zwar auf Grund des charakteristischen und in vielen Fällen voraussagbaren Verhaltens endogener Rhythmen unter dem Einfluß synchronisierender Umweltrhythmen. Eine dieser Eigenschaften ist in Abschnitt 3 für ein circannuales System illustriert worden: Die charakteristischen Änderungen der Phasenwinkel-differenz zwischen der biologischen Rhythmik und der Rhythmik der Tageslichtdauer als Funktion der Periode der Umweltrhythmik sind voll vereinbar mit der Vorstellung, daß der Jahresgang der Photoperiode als Zeitgeber wirkt. Auf der anderen Seite sind solche Änderungen nur schwer unter der klassischen Annahme einer direkten Kausalwirkung photoperiodischer Reize zu verstehen.

Es wird eine der reizvollen Aufgaben für die Zukunft sein, zu untersuchen, wie weit bekannte photoperiodische Effekte besser mit der einen oder der anderen Vorstellung über die mögliche Wirkungsweise der Photoperiode in Einklang zu bringen sind. Wie schon an anderer Stelle diskutiert worden ist (ASCHOFF 1955, GWINNER 1973), sind einige wichtige allgemeine Befunde über photoperiodische Wirkungsweisen zumindest auch mit dem Zeitgeberkonzept vereinbar. Hierher gehört der sehr häufige Befund, daß die Antwort auf einen bestimmten photoperiodischen Reiz in Abhängigkeit von der Jahreszeit sehr unterschiedlich sein kann, und sogar ihr Vorzeichen ändern kann (Beispiel: beschleunigende Wirkung langer Photoperioden auf das Gonadenwachstum während der photosensitiven Phase im Spätherbst und Winter; verzögernde Wirkung zur Zeit der photorefraktären Phase im Sommer und Frühherbst). Eine solche sich periodisch ändernde Sensitivität gegenüber Zeitgeberreizen ist eine notwendige Voraussetzung für die Synchronisation einer endogenen Rhythmik mit diesem Zeitgeber (ASCHOFF 1965a). Im Bereich der circadianen Rhythmusforschung wird dieser Sachverhalt oft in Form sogenannter „Responskurven“ dargestellt. Abb. 7 zeigt in einem ersten Ansatz eine entsprechende Responskurve für die circannuale Rhythmik der Gonadengröße des Stars; die Antwort der Hodengröße von Vögeln, die ins Dauerlicht bzw. ins Dauerdunkel überführt worden sind, hängt drastisch von der Jahreszeit ab. Außerdem ist zu erkennen, daß Dauerlicht im großen Ganzen die entgegengesetzte Wirkung von Dauerdunkel hat, ein Befund, der

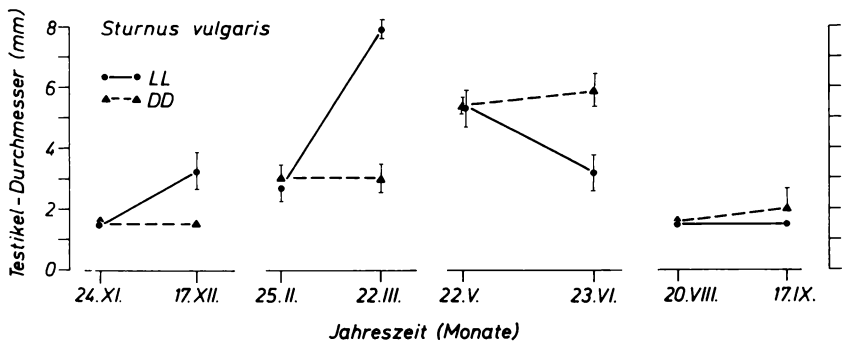


Abb. 7 Änderungen der Testikelgröße bei 8 Gruppen von Staren, die zu 4 verschiedenen Jahreszeiten ins Dauerdunkel \blacktriangle — \blacktriangle und ins Dauerlicht \bullet — \bullet (Lichtintensität ungefähr 0,7 Lux) überführt worden sind. Die Testikelgröße wurde bei allen Vögeln bei Versuchsbeginn und dann wieder nach ungefähr 4 Wochen durch Laparotomie bestimmt. — Vertikale Linien an den Symbolen: mittlere Fehler der Mittelwerte (nach GWINNER 1973).

ebenfalls im Bereich der circadianen Rhythmik seine Parallelen hat: Bei manchen Vögeln haben entgegengesetzte Reiztypen (z. B. Übergang von Licht nach Dunkel im Vergleich zum Übergang von Dunkel zu Licht) entgegengesetzte phasenverschiebende Wirkungen auf die circadiane Aktivitätsrhythmik (ASCHOFF 1965a). Theoretisch lassen sich auch die unterschiedlichen Reaktionen der Gonaden auf photoperiodische Änderungen als unterschiedliche Phasenverschiebungen der circannualen Rhythmik interpretieren (GWINNER 1971). Es erscheint deshalb wahrscheinlich, daß das auf Abb. 7 gezeigte Ergebnis am Star ebenso wie viele andere entsprechende Befunde an anderen Arten nicht nur eine zufällige Ähnlichkeit mit circadianen Responsekurven zeigt, sondern daß hier Prinzipien der Synchronisation zum Ausdruck kommen, die für beide Klassen von Rhythmen gemeinsam gelten.

5. Summary

On the synchronization of circannual rhythms in birds

It has been demonstrated in a few bird species that the annual cycles of various physiological and behavioural functions are controlled by an endogenous circannual rhythmicity. Under seasonally constant environmental conditions these rhythms persist for several cycles with a period which is usually slightly different from 12 months. This observation on the one hand demonstrates the true endogenous nature of these rhythms; on the other hand it raises the question about the Zeitgeber which, under natural conditions, synchronize (entrain) circannual rhythms with the natural year. Since it is known from many bird species that photoperiod (the light fraction of the 24 hour day) may exert drastic effects on seasonal phenomena, it appears likely that the annual cycle of photoperiod is the dominating Zeitgeber of circannual rhythms in birds. This hypothesis is tested in the European starling, a species whose annual cycles of testicular size and moult are known to be controlled by a circannual rhythmicity, by exposing birds to photoperiodic cycles with periods different from 1 year. It is shown that these rhythms can be synchronized by photoperiodic cycles drastically shorter than 12 months; even a cycle with a period of only 2,4 months is capable of synchronizing both the testicular and the moult rhythms, indicating a wide range of entrainment of these biological periodicities. Within the range of entrainment the phase-relationship between the rhythms of photoperiod and those of testis size and moult changes systematically as a function of the period of the former: as the period of the photoperiodic cycle decreases, the phase of the testicular rhythm and that of the moult rhythm become progressively delayed. This behaviour is in agreement with predictions derived from general oscillator theory and suggests that circannual rhythms — like circadian rhythms — may be described as oscillators in the technical sense.

The significance of these findings is discussed, particularly in relation to the question of whether photoperiodic effects known from other species of birds are consistent with the hypothesis that photoperiod acts as a Zeitgeber on a circannual rhythmicity rather than a causal stimulus.

6. Literatur

- Aschoff, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Studium Generale* 8: 742—776. ● Ders. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. In: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25: 11—28 (A. Chovnick, Ed.). ● Ders. (1963): Comparative Physiology: Diurnal Rhythms. *Ann. Rev. Physiol.* 25: 581—600. ● Ders. (1965a): Response curves in circadian periodicity. In: *Circadian Clocks* (J. Aschoff, Ed.), 95—111. North-Holland Publ. Co., Amsterdam. ● Ders. (1965b): The phase-angle difference in circadian periodicity. In: *Circadian Clocks*. (J. Aschoff, Ed.), 262—276. North-Holland Publ. Co., Amsterdam. ● Berthold, P. (1974): Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Universitätsverlag GmbH, Konstanz. ● Berthold, P., E. Gwinner & H. Klein (1972): Circannuale Periodik bei Grasmücken. II. Periodik der Gonadengröße bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Orn.* 113: 407—417. ● Bissonnette, T. H. (1931): Studies on the sexual cycle in birds. IV. Experimental modification of the sexual cycle in males of the European starling (*Sturnus vulgaris*) by changes in the daily period of illumination and of muscular work. *J. exp. Biol.* 58: 281—319. ● Burger, J. W. (1947): On the relation of day length to the phases of testicular involution and inactivity of the spermatogenic cycle of the Starling. *J. exp. Zool.* 105: 259—268. ● Dansté, P. H. (1947): Experimental modification of the sexual cycle of the greenfinch. *J. Exp. Biol.* 24: 20—35. ● Davis, D. E. (1967): The annual rhythm of fat deposition in woodchucks *Marmota monax*. *Physiol. Zool.* 40: 391—402. ● Davis, D. E., & E. P. Finnie (1975): Entrainment of circannual rhythm in weight of woodchucks. *J. Mammalogy* 56: 199—203. ● Farner, D. S., & B. K. Follett (1966): Light and other environmental factors affecting avian reproduction. *J. Animal Sci.* (suppl.) 25: 90—105. ● Farner, D. S., & R. A. Lewis (1971): Photoperiodism and reproductive cycles in birds. In: *Photophysiology*, Vol. VI (A. C. Giese, Ed.), 325—370. Academic Press, New York and London. ● Farner, D. S., R. A. Lewis & T. R. Darden (1973): Photoperiodic control mechanisms: homoiothermic animals. In: „Biology Data Book“ 2. Aufl. Bd. 2 (P. L. Altman und D. S. Dittmer, Ed.) — Fed. Amer.

Soc. Exper. Biol., Bethesda, Md. ● Goss, R. D. (1969a): Photoperiodic control of antler cycles in deer. I. Phase shift and frequency changes. *J. exp. Zool.* 170: 311—324. ● Ders. (1969b): Photoperiodic control of antler cycles in deer. II. Alterations in amplitude. *J. exp. Zool.* 171: 223—234. ● Gwinner, E. (1971): A comparative study of circannual rhythms in Warblers. In: *Biochronometry* (M. Menaker, Ed.), 405—427. National Academy of Sciences, Wash., D. C. ● Ders. (1973): Circannual rhythms in birds: their interaction with circadian rhythms and environmental photoperiod. *J. Reprod. Fert. suppl.* 19: 51—64. ● Ders. (1975a): Circadian and circannual rhythms in birds. In: *Avian Biology*, Bd. 5 (D. S. Farner & J. A. King, Eds.), 221—285. Academic Press, London and New York. ● Ders. (1975b): Adaptive significance of circannual rhythms in birds. In: *Physiological Adaptation to the Environment* (F. J. Vernberg, Ed.), 417—433. Intext Educational Publ., New York. ● Ders. (1977): Photoperiodic synchronization of circannual rhythms in the European starling (*Sturnus vulgaris*), *Naturwissenschaften* 64: 44. ● Heller, H. C., & T. L. Poulson (1969): Circannual rhythms II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 357—383. ● Immelmann, K. (1971): Ecological aspects of periodic reproduction. In: *Avian Biology* (D. S. Farner & J. King, Eds.), 341—389. Academic Press, Inc., New York und London. ● Miyazaki, H. (1934): On the relation of the daily period to the sexual maturity and to the moulting of *Zosterops palpebrosa japonica*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 4th Series, Biol.* 9: 183—203. ● Pengelley, E. T. (1967): The relation of external conditions to the onset and termination of hibernation and estivation. In: *Mammalian hibernation III* (K. C. Fisher, A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum, F. E. South, Eds.), 1—29. Oliver and Boyd Ltd. ● Pengelley, E. T., & K. C. Fisher (1963): The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive Golden-mantled ground squirrels (*Citellus lateralis tesorum*). *Can. J. Zool.* 41: 1103—1120. ● Pengelley, E. T., & S. J. Asmundson (1974): Circannual rhythmicity in hibernating mammals. In: *Circannual clocks* (E. T. Pengelley, Ed.), 95—160, Academic Press, New York, San Francisco, London. ● Rowan, W. (1925): Relation of light to bird migration and developmental changes. *Nature* 115: 494—495. ● Ders. (1929): Experiments in bird migration I. Manipulation of the reproductive cycle: seasonal histological changes in the gonads. *Proc. Boston, Soc. Nat. Hist.* 39: 151—208. ● Schwab, R. G. (1971): Circannual testicular periodicity in the European starling in the absence of photoperiodic change. In: *Biochronometry* (M. Menaker, Ed.), 428—447. National Academy of Sciences, Washington, D. C. ● Singh, T. P. (1968): Effects of varied photoperiods on rhythmic activity of thyroid gland in a teleost, *Mystus vittatus* (Bloch). *Experientia* 24: 93—94. ● Wolfson, A. (1954): Production of repeated gonadal, fat, and molt cycles within one year in the Junco and White-crowned Sparrow by manipulation of day length. *J. exp. Zool.* 125: 353—376. ● Ders. (1959): Role of light and darkness in regulation of refractory period in gonadal and fat cycles of migratory birds. *Physiol. Zool.* 32: 160—176.

Anschrift des Verfassers: MPIV, D-8131 Erling-Andechs

Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 25—32

Department of Zoology, University of Washington, Seattle

Zur Endokrinologie des Fortpflanzungszyklus von *Zonotrichia leucophrys pugetensis*¹⁾

Von John C. Wingfield und Donald S. Farner

1. Einleitung

Ökologen und Ethologen, die Vogelarten in der Natur untersuchen, wissen, daß Hormone eine wichtige Rolle in ihren Forschungsbereichen spielen. Aber nur sehr selten hat ein Ökologe oder Ethologe versucht, das genaue Verhältnis zwischen Hormonen und Funktionen in der Natur aufzuklären.

¹⁾ Mit Unterstützung durch National Science Foundation Grant BMS 74—13933 und National Institutes of Health Grant HD 06527. Unser besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. B. K. FOLLETT (Bangor), der uns Hühnerluteinizierungshormon- und Antihühner-LH-Antikörper-Präparate zur Verfügung gestellt hat. Herrn Prof. Dr. A. OKSCHE, Giessen, und Doz. Dr. P. BERTHOLD, Möggingen, danken wir herzlich für ihre Hilfe bei der Abfassung des Manuskriptes.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29_1977_SH](#)

Autor(en)/Author(s): Gwinner Eberhard

Artikel/Article: [Über die Synchronisation circannualer Rhythmen bei Vögeln
16-25](#)