

Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch¹

Von K. FISCHER, H.-W. BUTSCHKE und D. MAHLERT

I. Zoologisches Institut der Universität Göttingen

Eingang des Ms. 5. 8. 1974

Einleitung

Während im Bereich der 24stündigen Rhythmik unser Wissen über die endogenen und exogenen Anteile der Steuerung bereits recht weit fortgeschritten ist, sind unsere Kenntnisse über entsprechende Vorgänge bei längerfristigen Zyklen wie lunaren oder annualen zur Zeit noch sehr spärlich (Übersichten: ASCHOFF 1955; IMMELMANN 1963, 1967; LANG 1973). Eindeutige endogene Steuerung jahresperiodischer Prozesse konnte erst von wenigen Autoren bei wenigen Wirbeltieren zweifelsfrei nachgewiesen werden (BERTHOLD et al. 1972a, b; GOSS 1969a, b; GWINNER 1967, 1968; GWINNER et al. 1971; HELLER und POULSEN 1970; MERKEL 1963; PENGELEY und ASMUNDSON 1969, 1970; PENGELEY und FISHER 1957, 1961, 1963; PENGELEY und KELLY 1966; SCHWAB 1971).

Um zu diesem Problemkreis einen Beitrag zu leisten, halten wir seit mehreren Jahren Siebenschläfer (*Glis glis* L.) unter konstanten Umweltbedingungen. Dabei geben wir jetzt den Versuchstieren keinen LD-Wechsel mehr vor, wie dies normalerweise in solchen Experimenten geschieht. Wir überlassen es vielmehr den Tieren selbst, ob sie sich im Dunkel oder im Licht aufhalten wollen. Die Tiere entscheiden somit völlig unbeeinflusst von Variablen in der Umwelt, welche Bedingungen sie haben wollen. Solche „Selbstwähl-Versuche“ wurden bereits mit Erfolg bei der Untersuchung circadianer Prozesse angewandt (ASCHOFF et al. 1968; HEPPNER und FARNER 1971; RENSING 1972; WAHLSTRÖM 1971; WARDEN und SACHS 1974). Entsprechend erfolgreiche Untersuchungen im circannualen Bereich liegen unseres Wissens jedoch bislang nicht vor.

Material und Methode

Für unsere Versuche verwenden wir adulte Siebenschläfer (*Glis glis* L.) aus der Umgebung von Bredenbeck bei Hannover, einem der nördlichsten Teile des geschlossenen Verbreitungsgebiets der Art (VIETINGHOFF-RIESCH 1960)². Dieser Nager erweist sich als besonders geeignet für solche Langzeitexperimente, da er 1. bis zu 8 Jahre alt wird, 2. ein ausgeprägter Winterschläfer ist (EISENTRAUT 1956) und 3. sich in relativ kleinen Käfigen lange leicht halten läßt.

Als Versuchskäfige dienen uns 87 cm lange, 50 cm tiefe und 82 cm hohe Behälter aus Blech (Abb. 1). Oben sind sie mit einer Plexiglasscheibe abgedeckt. Darauf sind Tageslichtleuchtstoffröhren angebracht, deren Lichtstärke durch unterschiedliches Abdunkeln mit Isolierband reduziert werden kann. So wird eine Veränderung des Emissionsspektrums verhindert. Je nach Versuchsprogramm brannten diese Lampen dauernd oder wurden über eine Schaltuhr gesteuert. An beiden Seiten der Käfige unten und an deren Rückwand oben befinden sich mit Draht und Blenden abgedeckte Öffnungen, die eine Luftzirkulation ermöglichen. An der Rückwand unten und einer Seitenwand oben sind 2 lichtdichte Schlafkästen 25×25×20 cm

¹ Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen (II/2/4 BV 4a—33/69).

² Herrn v. ARNIM danken wir für seine Hilfe bei der Beschaffung des Tiermaterials.

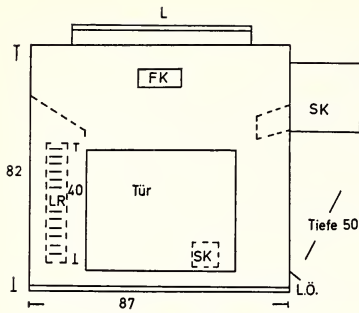


Abb. 1: Registrierkäfig in Frontansicht. FK = Futterkasten; L = Lampe; LR = Laufrad; LÖ = Lüftungsöffnung, SK = Schlupfkasten; Beschreibung: siehe „Material und Methode“

aus dicken Buchenbrettern angebracht. (Ursprünglich hatten wir die Schlafkästen ebenfalls aus Blech gefertigt, sind dann aber davon abgegangen, da die Feuchtigkeitsabgabe der Tiere das Nestmaterial schnell zum Faulen brachte.) Vor dem Eingang zu den Schlafkästen ist ein ca. 15 cm langer, 7 cm hoher und 8 cm breiter Laufgang nach unten geneigt angebracht, um so das Eindringen von Licht in die Schlafkästen zu verhindern. Der Boden der Laufgänge besteht aus einer Wippe, deren Ausschläge über ein Hebelsystem und über Elektrokontakte einem Zeitmarkenschreiber (Esterline-Angus) zugeführt werden. Drei schräg durch den Käfig gezogene Kletterstangen und ein Laufrad von 40 cm ϕ ermöglichen es den Tieren, sich ausreichend Bewegung zu verschaffen.

Als Futter bieten wir ad lib. Sonnenblumenkerne, Bucheckern, Erdnüsse, Haselnüsse, Eicheln und Hundekuchen an. Das feste Futter ist für die Tiere einmal in einem Futterkasten an der oberen Vorderseite des Käfigs und in Glasschälchen auf dem Boden erreichbar. Vor dem Futterkasten ist ebenfalls eine Wippe mit Elektrokontakt angebracht. Neben dem Festfutter erhalten die Tiere Äpfel, die sie sehr gerne nehmen. Ja, solange ein Versuchstier sich nicht im Winterschlaf befindet, wird grundsätzlich der Apfel benagt. So kann auf einen Blick bei der täglichen Kontrolle festgestellt werden, ob der Siebenschläfer aktiv ist oder sich zum Winterschlaf zurückgezogen hat. Wasser steht den Tieren ebenfalls ad lib. zur Verfügung.

Die lokomotorische Aktivität registrieren wir 1. an den Ausgängen der Schlafkästen, 2. am Futterkasten und 3. am Laufrad, auf dessen Rückseite ein starker Magnet befestigt ist, der bei jeder Umdrehung einmal einen außen am Käfig angebrachten Schutzgaskontakt schließt. (Mechanische Kontakte haben sich hier nicht bewährt, da sie viel Lärm machen.)

Diese gesamte Registrieranordnung gibt uns zwar kein quantitatives Bild der lokomotorischen Aktivität der Versuchstiere, gestattet aber sehr eindeutig, das zeitliche Muster zwischen Aktivität und Ruhe zu erkennen (Abb. 2). Beim Auswerten der Registrierstreifen zählen wir die 2-Minuten-Intervalle pro Stunde, in denen das Versuchstier einen der vorhandenen Kontakte geschlossen hat.

Die Temperatur in den Klimakammern ist auf $12 \pm 2^\circ \text{C}$ einreguliert.

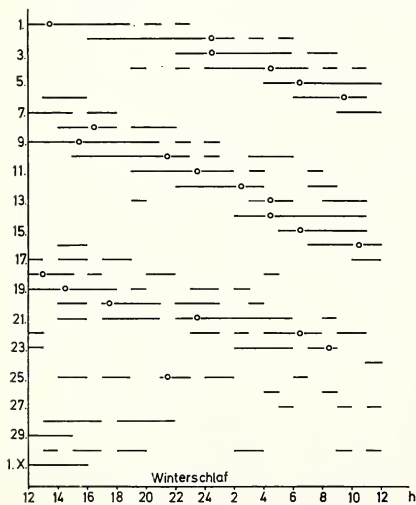


Abb. 2. Verteilung der circadianen lokomotorischen Aktivität von Tier IV im Selbstwählversuch bei 45 Lux, $12 \pm 2^\circ \text{C}$, im September 1971; Ordinate = Monatstage; Abzisse = realer 24-Stunden-Tag; leere Kreise = Stunde der stärksten Aktivität; schwarze Balken = Aktivitätszeit

Ergebnisse

A. Versuche im LD 12:12 und 8:16 bei $12 \pm 2^\circ \text{C}$

Bei diesen Versuchen erhielten wir keine klaren Ergebnisse. Im LD 12:12 vermochten sich zwar 4 von 12 Siebenschläfern vom vorgegebenen Rhythmus zu lösen und verfielen in einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Winterschlaf. Dieser setzte bei allen 4 Individuen jedoch erst nach einer Versuchsdauer von 7 bis 11 Monaten mit beträchtlicher Phasenverschiebung im Vergleich zu seinem Beginn unter natürlichen synchronisierten Bedingungen ein (Abb. 3). Da der Winterschlaf sich bei keinem der 4 Tiere wiederholte, brachen wir die Versuche ein Jahr später ab.

Im LD 8:16 verfiel kein Tier, auch nach über einjähriger Haltung in den Versuchskäfigen, in den Winterschlaf.

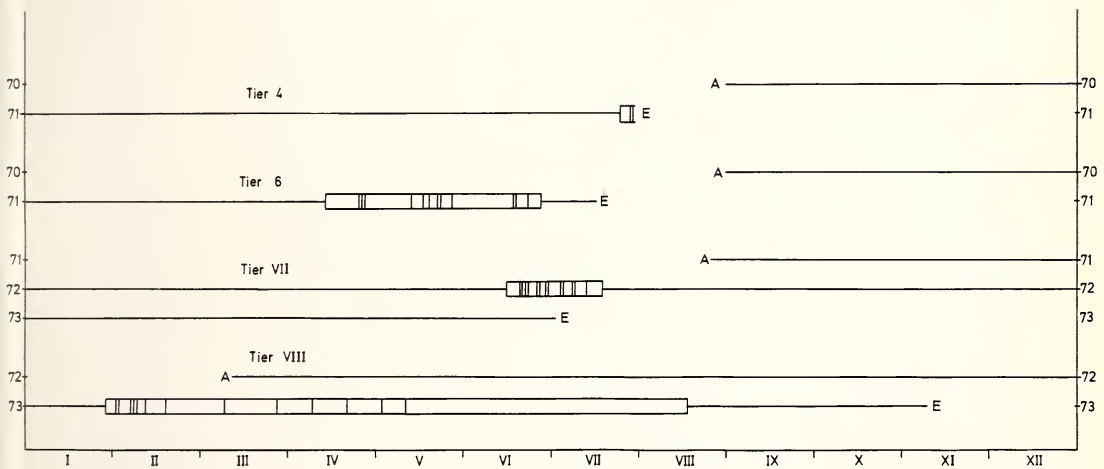


Abb. 3. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 4, 6, VII und VIII im LD 12:12 bei $12 \pm 2^\circ \text{C}$. Ordinate = Versuchsjahre; Abszisse = Monate; — = synchronisierte lokomotorische Aktivität; = Zeit des WS; senkrechte Linien = kurzfristige Unterbrechungen des WS (höchstens 4 Tage). A = Versuchsbeginn mit dem jeweiligen Tier; E = Ende des Versuchs

B. Selbstwählversuche: 45 Lux LL / 0 Lux DD bei $12 \pm 2^\circ \text{C}$

Da die Versuche mit vorgegebenen LD-Wechseln nicht sehr erfolgreich waren, ließen wir von August 1971 an eine erste Gruppe von 4 frischgefangenen Siebenschläfern selbst wählen, ob sie sich im erleuchteten Käfigraum oder in den dunklen Schlafkästen aufhalten wollten. Eine Dressur der Tiere, in der Art, wie es HEPPNER und FARNER (1971) bei Vögeln machen, war nicht gegeben. Wie aus Abb. 2 ersichtlich, zeigen die Tiere einen deutlich ausgeprägten circadianen Rhythmus der lokomotorischen Aktivität. Ihr subjektiver Tag weicht beträchtlich vom objektiven ab und ist stets länger (Tab.).

Am erfolgreichsten verliefen bislang die Versuche mit den Siebenschläfern I und IV. Beide Tiere sind in drei aufeinander folgenden Jahren in Winterschlaf gefallen. In Abb. 4 sind Versuchsbeginn, Aktivitäts- und Winterruheperioden für diese beiden Siebenschläfer dargestellt. Tier I begann in der dritten Septemberwoche 1971 seinen ersten Winterschlaf und erwachte Anfang Juni; Tier IV verfiel Anfang Oktober in

Spontanfrequenzen im Selbstwählversuch

<i>Tier I</i>			
I. Aktivitätsphase			
August	71	2. Hälfte	27,4 Stunden
September	71	1. Hälfte	32,0 Stunden
II. Aktivitätsphase			
Juli	72	1. Hälfte	36,4 Stunden
Juli	72	2. Hälfte	32,2 Stunden
August	72	1. Hälfte	28,1 Stunden
			$\bar{x}$ 31,2 $\pm$ 5,2 Stunden
<i>Tier IV</i>			
I. Aktivitätsphase			
August	71	2. Hälfte	32,4 Stunden
September	71	1. Hälfte	26,4 Stunden
II. Aktivitätsphase			
August	72	1. Hälfte	33,8 Stunden
September	72	2. Hälfte	27,4 Stunden
Oktober	72	1. Hälfte	27,4 Stunden
III. Aktivitätsphase			
September	73	2. Hälfte	26,0 Stunden
			$\bar{x}$ 28,9 $\pm$ 4,9 Stunden

den Winterschlaf und erwachte in der dritten Juliwoche des darauffolgenden Jahres. Nach dem Erwachen war zunächst ca. 24 bzw. ca 8 Tage lang keine circadiane Periodik erkennbar. Dann aber manifestierte sich erneut die Spontanfrequenz, die von Tier I über fast 2 Monate, von Tier IV sogar bis unmittelbar zum Beginn des zweiten Winterschlafs über 3 Monate hinweg beibehalten wurde. Die zweite Winterschlafperiode begann bei Tier I wieder in der dritten Septemberwoche 1972 und bei Tier IV Ende Oktober 1972 und dauerte bis gegen Ende Juni bzw. bis Ende August. Auch nach Beendigung des zweiten Winterschlafs wurde die Spontanfrequenz bei Siebenschläfer Nr. I nach etwa 8 und bei Nr. IV nach etwa 3 Wochen wieder sichtbar (Abb. 4).

Bei den Siebenschläfern II und III zeigten sich die circadianen und circannualen Erscheinungen nicht sehr deutlich. Hier zerfiel die freilaufende Rhythmik bereits jeweils 3 Wochen nach dem Versuchsbeginn im August 1971. Die lokomotorische Aktivität begann, sich in kleinen Schüben, anscheinend regellos, über den ganzen Tag zu verteilen. Tier II starb am 24. XII. 1972, ohne in den Winterschlaf gegangen zu sein. Tier III begann gegen Ende Juli 1972 mit dem Winterschlaf, der allerdings nur bis Anfang September des Jahres andauerte. Möglicherweise hat ein Ausfall der Kältemaschine, der zu einem plötzlichen starken Ansteigen der Temperatur im Versuchsraum führte, das frühzeitige Erwachen bewirkt. Immerhin liegt auch bei diesem Tier eine etwa zehnmonatige Phasenverschiebung im Einsetzen der Winterruhe vor, im Vergleich zu den Vorgängen unter natürlichen Bedingungen. Ein zweites Mal ging Tier III nicht in den Winterschlaf und starb am 15. VI. 1973.

Tier 16 brachten wir im August 1973 als Ersatz für Tier III in den Versuch. Es fiel von Ende September 1973 bis Mitte Januar 1974 mit einer Unterbrechung vom 6. bis 22. XI. in Winterschlaf und zeigte seitdem nur noch regellose Aktivität.

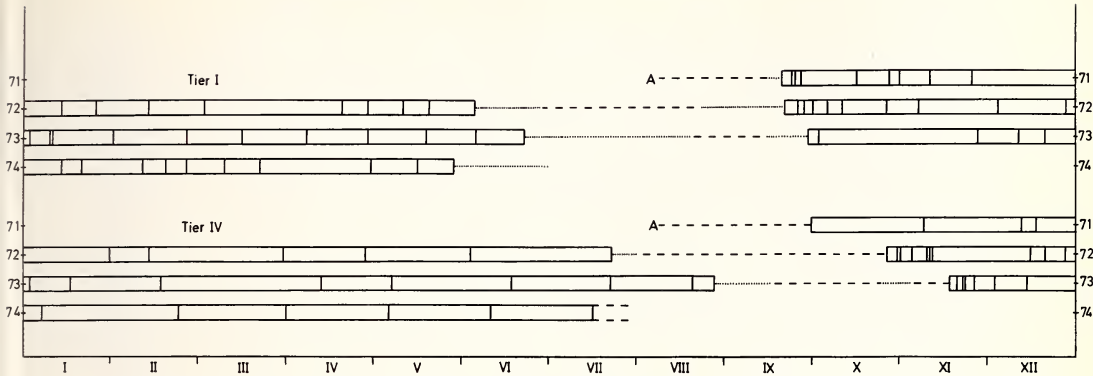


Abb. 4. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern I und IV im Selbstwählversuch bei 45 Lux, $12 \pm 2^\circ \text{C}$, 1971 ff (Ordinate); Abzisse = Monate des realen Jahres. A = Anfang des Versuchs; ---- = Phase deutlich erkennbarer circadianer lokomotorischer Aktivität (c.l.A.) (siehe Abb. 2); = Phase ohne deutlich erkennbare c.l.A.; = Winterschlafperioden; senkrechte Linien zu den WS-Perioden = kurze, höchstens 4 Tage dauernde Unterbrechungen des WS; Andauern des WS

C. Selbstwählversuche: 10 Lux LL / 0 Lux DD bei $12 \pm 2^\circ \text{C}$

Um den Einfluß der Lichtintensität untersuchen zu können, überführten wir im September 1973 drei frische Wildfänge in unsere Versuchskäfige, boten ihnen aber nur 10 Lux Beleuchtungsstärke im Vergleich zum vorigen Experiment. Alle drei Tiere gingen in der Zeit von September bis Oktober 1973 in den ersten Winterschlaf: Tier 17 Ende Oktober, Tier 18 Anfang Oktober, und Tier 19 Ende September und beendeten ihn gegen Mitte April bzw. Ende Mai bzw. Ende Juni 1974 (Abb. 5). Alle drei Siebenschläfer dieser Versuchsreihe zeigten nach dem Winterschlaf wiederum eine circadiane Rhythmik, deren genaue Auswertung bis zur Zeit der Abfassung des Manuskripts jedoch noch nicht möglich war. Ob sich diese Tiere wie I und IV aus der 45-Lux-Serie verhalten, muß erst abgewartet werden.

D. Selbstwählversuche: 0,5 Lux LL / 0 Lux DD bei $12 \pm 2^\circ \text{C}$

Die frischen Wildfänge 12 bis 14 nahmen wir im Juli 1973 in den Versuch. Sie zeigten bereits wenige Tage nach Versuchsbeginn ihre Spontanfrequenz. Alle drei Sieben-

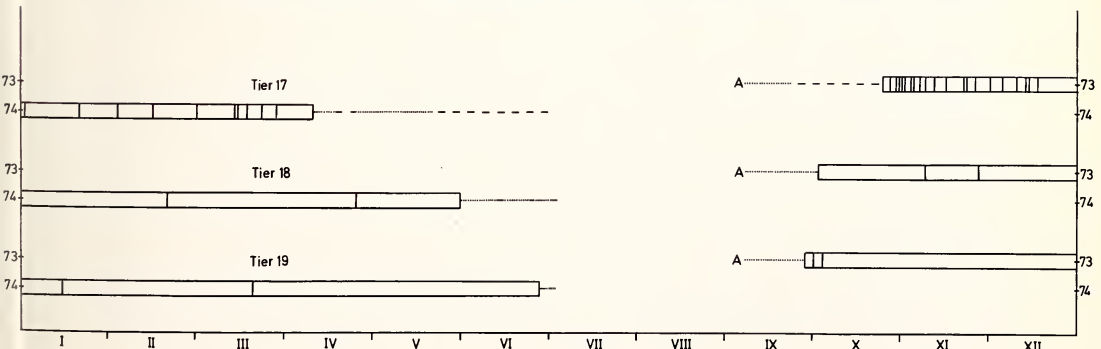


Abb. 5. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 17–19 im Selbstwählversuch bei 10 Lux, $12 \pm 2^\circ \text{C}$, 1973 ff. (Symbole = siehe Abb. 4)

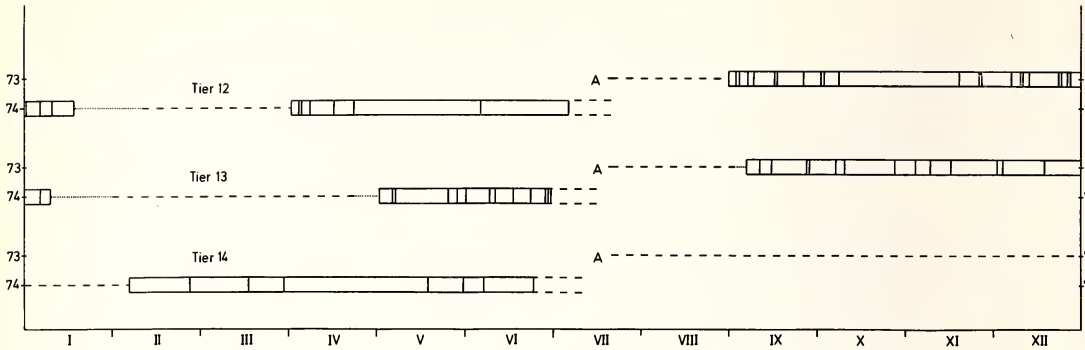


Abb. 6. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 12–14 im Selbstwählversuch bei 0,5 Lux, $12 \pm 2^\circ \text{C}$, 1973 ff, (Symbole = siehe Abb. 4)

schläfer sind in den Winterschlaf gegangen; Tier 12 und 13 Anfang September 1973 und Tier 14 Anfang Februar 1974 (Abb. 6). Die Tiere 12 und 13 wachten Mitte bzw. Anfang Januar 1974 wieder auf. Von etwa Februar 1974 an zeigte sich bei ihnen wieder ein deutlich ausgeprägter circadianer Rhythmus. Mit sehr starker Phasenverschiebung verfielen dann Tier 12 Anfang April 1974 und Tier 13 Anfang Mai 1974 in ihren zweiten Winterschlaf, der bei ihnen zur Zeit der Abfassung des Manuskriptes noch andauerte. Der Siebenschläfer Nr. 14 befindet sich noch im ersten Winterschlaf.

Diskussion

Schon seit längerer Zeit bestreiten verschiedene Autoren, daß der Winterschlaf bei den betreffenden Säugetierarten nur durch exogene Umweltfaktoren wie Tageslänge, Temperatur, Nahrungsangebot usw. ausgelöst wird. Nach den Vorstellungen von EISEN-TRAUT (1956) besteht bei diesen Vorgängen ein kompliziertes Zusammenspiel exogener und endogener Komponenten. Auch VIETINGHOFF-RIESCH (1960) fordert in seiner Monographie über den Siebenschläfer einen zumindest teilweise endogen gesteuerten Jahresrhythmus. Die von ihm im Deister bei Hannover untersuchten Individuen begannen nämlich ihren Winterschlaf zu so unterschiedlichen Zeiten und Witterungsverhältnissen, daß ihm eine rein exogene Steuerung zur Erklärung unzureichend erscheint.

Die ersten eindeutigen Nachweise zur endogenen Steuerung des Winterschlafverhaltens bei Säugern erbrachte dann eine kanadische Forschergruppe an verschiedenen Erdhörnchenarten (*Citellus spec.*) (PENGELEY und ASMUNDSON 1969, 1970; PENGELEY und FISHER 1957, 1961, 1963; PENGELEY und KELLY 1966). Diese Tiere nahmen auch bei hohen Temperaturen von ca. 20°C und in konstantem LD 12 : 12 ihren Winterschlaf auf. Beginn und Ende der Ruhephase verschoben sich dabei im Laufe mehrerer Jahre gegenüber dem synchronisierten Zustand, was nach ASCHOFF (1955) ein hinreichender Beweis für eine endogene Steuerung ist.

Nach diesen ersten Nachweisen für eine circunnuale Periodik folgten dann weitere Befunde, vor allem bei Vögeln. Hier erlangten die Untersuchungen von GWINNER (1967, 1968) am Zilpzalp und Fitislaubsänger, von BERTHOLD et al. (1972a, b) bei verschiedenen Grasmückenarten, von MERKEL (1963) bei der Dorngrasmücke und von SCHWAB (1971) beim Star Bedeutung.

Mit einer völlig anderen Versuchstechnik gelang Goss (1969a, b) am Sikahirsch der Nachweis einer endogenen Rhythmik der Geweihbildung. Goss konnte durch Ver-

doppelung, Verdreifachung usw. der Frequenz im Jahresgang der Photoperiode bei dieser Hirschart die Bildung von zwei bis vier Geweihen induzieren. Als er aber dann die Frequenz auf sechs erhöhte, war der Mitnahmebereich überschritten. Der endogene Rhythmus machte sich jetzt vom exogenen frei, und die Hirsche bildeten wieder nur ein Geweih pro Jahr.

Neben diesen experimentellen Beweisen für die Existenz einer circannualen Periodik liegen noch andere Hinweise aus der Feldforschung für ihr Vorkommen vor. So forderten z. B. MARSHALL und SERVENTY (1959) für den Sturmtaucher *Puffinus tenuirostris* einen endogenen Fortpflanzungszyklus. Dieser Vogel brütet in großen Kolonien an den Küsten Australiens. Nach der Fortpflanzungszeit durchstreift er in einer großen Schleife den Pazifik bis zu den Aläuten und kommt fast auf den Tag genau im darauffolgenden Jahr zu den Brutplätzen zurück. Da er bei seinem Zug den verschiedensten Photoperioden ausgesetzt ist, kann diese Umweltvariable für diesen Vorgang nicht verantwortlich gemacht werden.

Demnach sind für die Steuerung von jahresperiodisch wiederkehrenden Prozessen folgende Vorstellungen denkbar: 1. Sie sind rein endogen gesteuert und laufen völlig unabhängig von Umweltbedingungen ab, 2. sie sind rein umweltbedingt ohne jede endogene Komponente, oder 3. es sind nur einzelne Phasen des gesamten Zyklus zeitlich vorprogrammiert und laufen, einmal angestoßen, nach dem Sanduhrprinzip ab. Zwischen diesen drei Extremen sind nun alle Mischformen zu erwarten. Denn die Anpassung an jahresperiodische Schwankungen in Tageslänge, Temperatur, Luftfeuchte usw. in den jeweiligen Lebensräumen dürfte recht jungen Ursprungs sein, da fast alle Tierarten, die z. B. in unseren Breiten leben, erst in jüngster Zeit in diese Zonen vorgestoßen sind. Demnach mußte sich jede Tierart auf ihre Weise mit der Einpassung in den Jahresgang auseinandersetzen. Entsprechend variabel dürfte dann auch die Kombination zwischen endogener und exogener Steuerung jahresperiodischer Prozesse bei den verschiedenen Vertebratenarten sein.

Die Kunst des Experimentators ist es nun, aus der Umwelt die Bedingungen herauszugreifen, unter denen die endogene Rhythmik sich zeigen kann. Hier sind bislang zwei Wege erfolgreich beschritten worden: Einmal über Frequenzerhöhung des Jahresganges der Photoperiode, zum anderen durch Arbeiten in konstanten, aber vorgegebenen Hell-Dunkel-Zyklen über lange Zeiträume. Für unsere Untersuchungen am Siebenschläfer erwies sich dieser Weg als nicht gangbar; zwar gingen die Tiere im LD 12 : 12 teilweise ebenfalls in Winterschlaf, aber nur stark phasenverschoben im Vergleich zu ihren wildlebenden Artgenossen (Abb. 3). Eine Wiederholung des Winterschlafes konnten wir jedoch unter solchen Bedingungen nicht feststellen. Der Verlauf der lokomotorischen Aktivität war bei diesen Tieren nach Beendigung der ersten Winterruhe fast maschinenhaft genau an den LD-Wechsel angepaßt und zeigte über Monate hinweg kaum Schwankungen. Die Siebenschläfer waren auf einem bestimmten physiologischen Zustand geradezu „eingefroren“. Aus diesen Gründen gingen wir bei unseren Versuchen zum Selbstwählexperiment als einer dritten Methode über, wie sie FARNER und HEPPNER (1971) seit längerer Zeit anzuwenden versuchen. Dabei dressieren die beiden Autoren Weißkopffammerlinge (*Zonotrichia leucophrys gambelli*), sich die Lichtreize selbst zu holen. Es erscheint uns aber schwierig vorstellbar, daß diese Vögel in der Lage sind, den Lernprozeß mit jahresperiodischen Veränderungen der Aktivitätsperiodik zu assoziieren. Deshalb entschlossen wir uns, unseren Tieren die völlige Freiheit der Wahl zu lassen. Diese Methode hat sich für Siebenschläfer bewährt, denn die Tiere zeigen, wie aus den Abb. 2, 4 und 6 hervorgeht, unter unseren Versuchsbedingungen einen ausgeprägten circadianen und circannalen Rhythmus.

Verfolgt man den Verlauf der lokomotorischen Aktivität bei unseren Versuchstieren im Selbstwählversuch bis zum Einsetzen der Winterruhe, so fällt auf, daß bereits längere Zeit vor dem eigentlichen Winterschlafbeginn der Rhythmus zerfallen

kann (Abb. 4–6). Wie bei den Tieren I und IV, die wir jetzt über drei Winterruheperioden im Versuch haben, zu sehen ist, baut sich aber jedesmal nach Beendigung des Winterschlafes, über eine kürzere oder längere Zeitspanne hinweg, das alte Muster der lokomotorischen Aktivität wieder auf. Es zeigt sich jedoch, daß auch dieses Aktivitätsmuster im Laufe der Wachphase keine konstante Größe darstellt (Tab.). Ob hier Gesetzmäßigkeiten vorliegen, können wir allerdings erst entscheiden, wenn wir mehr Zahlenmaterial und eine genaue Analyse der Daten vorliegen haben.

Es hat ferner den Anschein, daß die Jahresuhr und die circadiane Rhythmik weitgehend unabhängig voneinander schwingen. Das subjektive Jahr bei Tier I nämlich würde, gemessen an einer mittleren Periodenlänge der circadianen Rhythmik von etwa 31 Stunden (Tab.), 17½ Monate dauern, bei Tier IV bei einer mittleren Periodenlänge von 28,9 Stunden, 14 bis 15 Monate. Gemessen an Beginn und Ende des Winterschlafes dagegen beträgt das subjektive Jahr beim Siebenschläfer Nr. I ca. 12 und bei Nr. IV etwa 13 Monate. Eine Stütze dieser Hypothese zeichnet sich bei den Tieren 12 und 13 ab (Abb. 6). Nach vorläufigen Schätzungen liegt hier der circadiane Rhythmus deutlich über 24 Stunden, das subjektive Jahr, gemessen am Winterschlafverhalten, jedoch bei Tier 12 bei 7 und bei Tier 13 bei 8 Monaten. Bei Tier I war zudem in seiner dritten Aktivitätsperiode kaum noch eine circadiane Rhythmik zu erkennen. Es ging aber dennoch zu seiner spezifischen Zeit in den Winterschlaf. Auch diese Frage kann endgültig erst geklärt werden, wenn wir mehr Zahlenmaterial haben.

In der Zwischenzeit haben wir vergleichbare Versuche an männlichen Mauereidechsen (*Lacerta muralis brüggemanni*) in Lichtorgeln zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt. Dabei konnten wir zeigen, daß die Versuchstiere sich im Oktober wesentlich länger im fast völlig dunklen Teil der Arena aufhielten als im Juli. Ja, mehrere Tiere zogen sich spontan für mehrere Wochen völlig ins Dauerdunkel zurück, obwohl die Temperatur $27 \pm 1^\circ \text{C}$ nicht unterschritt (FISCHER und BLIEFERNICHT 1974, in Vorber.).

Zusammenfassung

1. Ein LD 12:12 und ein LD 8:16 erwiesen sich zur Untersuchung jahresperiodischer Prozesse beim Siebenschläfer als ungeeignet.
2. Deutlich sichtbar wurden ein circadianer und ein circannueller Rhythmus im Selbstwählversuch, in dem die Tiere völlig frei entscheiden können, ob sie sich im Hellen (im Käfigraum) oder im Dunkeln (in den Schlafkästen) aufhalten wollen. a. Bei 45 Lux zeigte sich bei 2 von 5 Tieren ein endogener circannueller Rhythmus im Wechsel von Aktivitäts- und Winterschlafphase über bisher drei Jahresgänge. b. Bei 10 Lux verfielen alle 3 Siebenschläfer in den Winterschlaf. c. Die 3 Tiere, die bei 0,5 Lux gehalten werden, befinden sich zur Zeit alle im Winterschlaf, einer zum ersten, die beiden anderen zum zweiten Male.
3. Die Spontanfrequenz des circadianen Rhythmus der lokomotorischen Aktivität stellt innerhalb einer Aktivitätsphase keine konstante Größe dar.
4. Vor Beginn des Winterschlafes kann der circadiane Rhythmus der lokomotorischen Aktivität zerfallen.
5. Nach Beendigung des Winterschlafes unter Selbstwählbedingungen baut sich der circadiane Rhythmus der lokomotorischen Aktivität erst über einen längeren oder kürzeren Zeitraum wieder auf.
6. Circadianer und circannueller Rhythmus werden hier offensichtlich von zwei verschiedenen Oszillatoren gesteuert, da der subjektive Tag stets wesentlich länger als der objektive ist, das subjektive Jahr, gemessen am Einsetzen des Winterschlafes, dagegen nur unwesentlich länger oder sogar deutlich kürzer ist.

Summary

Investigation of circadian and circannian rhythms in Fat Dormice (Glis glis L.) with self-selection experiments

1. An LD 12:12 and an LD 8:16 proved to be unsuitable for the investigation of annual processes in the fat dormouse (*Glis glis* L.).

2. A circadian and circannian rhythm became clearly evident in "self-selection" experiments in which the animals were completely free to decide whether they wanted to remain in the light (cage interior) or in the dark (sleeping-niche). a. At 45 Lux an endogenous circannian rhythm was found in 2 of 5 animals in the change from active and hibernation phase, for three succeeding years up to now. b. At 10 Lux all 3 fat dormice entered hibernation. c. The animals which were maintained at 0.5 Lux are at this time in hibernation; one for the first time, the other two for the second time.
3. The spontaneous frequency of the circadian rhythm of the locomotor activity does not remain constant within an activity phase.
4. Before the beginning of hibernation the circadian rhythm of locomotor activity can disintegrate.
5. After the end of hibernation under "self-selection" conditions, the circadian rhythm of locomotor activity rebuilds itself over a longer or shorter period.
6. Circadian and circannian rhythms are apparently controlled by two different oscillators, since the subjective day is always essentially longer than the objective one. The subjective year, on the other hand, measured according to the onset of hibernation, is only insignificantly longer or even clearly shorter.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Studium Generale* 8, 742—776.
- ASCHOFF, J.; SAINT PAUL, U. v.; WEVER, R. (1968): Circadiane Periodik von Finkenvögeln unter dem Einfluß eines selbstgewählten Licht-Dunkel-Wechsels. *Z. vergl. Physiol.* 58, 304—321.
- BERTHOLD, P.; GWINNER, E.; KLEIN, H. (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornithol.* 113, 170—189.
- (1972 b): Circannuale Periodik bei Grasmücken. II. Periodik der Gonadengröße bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornithol.* 113, 407—417.
- EISENTRAUT, M. (1956): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena: VEB Gustav Fischer.
- FISCHER, K.; BLIEFERNICHT, H. (1974): Methode zur Untersuchung tages- und jahresperiodischer Schwankungen im Licht- und Temperaturpräferendum bei Mauereidechsen *Lacerta muralis brüggemanni*. Selbstwählversuche (in Vorber.).
- Goss, R. J. (1969 a): Photoperiodic Control of Antler Cycles in Deer. I. Phase Shift and Frequency Changes. *J. Exptl. Zool.* 170, 311—324.
- (1969 b): Photoperiodic Control of Antler Cycles in Deer. II. Alterations in Amplitude. *J. Exptl. Zool.* 171, 223—234.
- GWINNER, E. (1967): Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. *Naturwiss.* 15/16, 447.
- (1968): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. *J. Ornithol.* 109, 70—93.
- GWINNER, E.; BERTHOLD, P.; KLEIN, H. (1971): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. II. Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichtes und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita*. *J. Ornithol.* 112, 253—265.
- HELLER, H. C.; POULSON, Th. L. (1970): Circannian Rhythms. II. Endogenous and Exogenous Factors Controlling Reproduction and Hibernation in Chipmunks (*Eutamias*) and Ground Squirrels (*Spermophilus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 33, 351—383.
- HEPPNER, F. H.; FARNER, D. S. (1971): Periodicity in Self-Selektion of Photoperiod. *Biochronometry*. Nat. Acad. of Sci. Wash. D. C.
- IMMELMANN, K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. *Zool. Jb. Syst.* 91, 91 bis 100.
- (1967): Periodische Vorgänge in der Fortpflanzung tierischer Organismen. *Studium generale* 20, 15 ff.
- LANG, H.-J. (1973): Untersuchungen zur Tages-, Monats- und Jahresperiodik der Lichtempfindlichkeit beim Guppy (*Lebistes reticulatus*). Habil. Schrift Göttingen.
- MARSHALL, A. J.; SERVenty, D. L. (1959): Experimental Demonstration of an Internal Rhythm of Reproduction in a Transequatorial Migrant (The short-tailed Shearwater *Puffinus tenuirostris*). *Nature* 184, 1704—1705.
- MERKEL, F. W. (1962): Der Einfluß eines künstlich beibehaltenen Langtages auf Kleinvögel. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Zool. Anz.* 25, Suppl. Bd. 357—363.

- PENGELLEY, E. T.; ASMUNDSON, S. J. (1969): Free-Running Periods of Endogenous Circannian Rhythmus of the Golden-Mantled Ground Squirrel (*Citellus lateralis*). Comp. Biochem. Physiol. 30, 177—183.
- (1970): The Effect of Light on the Free Running Circannual Rhythm of the Golden-Mantled Ground Squirrel (*Citellus lateralis*). Comp. Biochem. Physiol. 32, 155—160.
- PENGELLEY, E. T.; FISHER, K. C. (1957): Onset and Cessation of Hibernation under Constant Temperature and Light in the Golden-Mantled Ground Squirrel (*Citellus lateralis*). Nature 180, 1371—1372.
- (1961): Rhythmical Arousal from Hibernation in the Golden-Mantled Ground Squirrel (*Citellus lateralis tescorum*). Can. J. Zool. 39, 105—120.
- (1963): The Effect of Temperature and Photoperiod on the Yearly Hibernating Behaviour of Captive Golden-Mantled Ground Squirrels (*Citellus lateralis tescorum*). Can. J. Zool. 41, 1103—1120.
- PENGELLEY, E. T.; KELLY, K. H. (1966): A "Circannian" Rhythm in Hibernating Species of the Genus *Citellus* with Observations on their Physiological Evolution. Comp. Biochem. Physiol. 19, 603—617.
- RENSING, L. (1972): Periodic Geophysical and Biological Signals as Zeitgeber and Exogenous Inducers in Animal Organisms. Biometeorology 5, 113—125.
- SCHWAB, R. G. (1971): Circannian Testicular Periodicity in the European Starling in the Absence of Photoperiodic Change. In "Biochronometry" (M. MENAKER ed.), Friday Harbor, Wash. D. C.
- VIETINGHOFF-RIESCH, A. (1960): Der Siebenschläfer. Monographie der Wildsäugetiere. Jena: VEB Gustav Fischer.
- WAHLSTRÖM, G. (1971): The Internal Clock of the Canary. Experiments with Self-Selection of Light and Darkness. In: Biochronometry (M. MENAKER, ed.), Friday Harbor Wash. D. C.
- WARDEN, A. W.; SACHS, B. D. (1974): Circadian Rhythms of Self-selected Lighting in Hamsters. J. Comp. Physiol. 91, 127.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. KLAUS FISCHER, Dipl.-Biol. HANS-WALTER BUTSCHKE, Stud.-Ass. DIETER MAHLERT, I. Zoologisches Institut der Universität, D-34 Göttingen, Berliner Straße 28

Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse (*Muscardinus avellanarius* L.) und Siebenschläfer (*Glis glis* L.)¹

Von G. LAUFENS

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln,
Lehrstuhl für experimentelle Morphologie*

Eingang des Ms. 30. 9. 1974

1. Einleitung

Erscheinungen der tages- und jahresperiodischen Aktivität sind bei den Gliridae bereits verschiedentlich untersucht worden. Je nach den Fragestellungen wurden diese Untersuchungen im Labor (u. a. OSTERMANN 1955; KÖNIG 1960; SAINT GIRONS 1960, 1966; POHL 1968) oder im Freigehege (u. a. VIETINGHOFF-RIESCH 1960; WALHOVD

¹ Herrn Prof. Dr. H. ENGLÄNDER zum 60. Geburtstag gewidmet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Fischer Klaus, Butschke Hans-Walter, Mahlerl Dieter

Artikel/Article: [Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern \(Glis glis L.\) im Selbstwählversuch1 65-74](#)