

- 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.

1971) durchgeführt. Die meisten dieser Untersuchungen erstreckten sich über relativ kurze Zeitabschnitte.

Zusätzlich zu diesen Versuchsreihen erscheint von Interesse, wie bei Schläfern Beginn und Ende der synchronisierten Aktivitätsperiodik im natürlichen Biotop ohne Einfluß von Versuchsbedingungen und beim Zusammenwirken aller exogenen Faktoren verlaufen. Derartige Freilanduntersuchungen könnten einen Beitrag zu der Frage leisten, ob unter natürlichen Bedingungen L : D – Verhältnis und Dämmerungsdauer bei dunkelaktiven, winterschlafenden Arten jene Rolle spielen, die ihnen aufgrund von Modellvorstellungen und Laborversuchen zugeordnet worden sind (WEVER 1967; ASCHOFF 1969).

2. Material und Methode

Die Suche nach möglichst störungsfreien Methoden zur Registrierung von Aktivitätsbeginn und -ende trifft im Freiland stets auf erhebliche Schwierigkeiten. Diese Schwierigkeiten lassen sich bei Schläfern zunächst dadurch eingrenzen, daß man für die Untersuchungen solche Siebenschläfer und Haselmäuse auswählt, die zum Tagesschlaf künstliche Nistkästen aufsuchen. Beginn und Ende der täglichen Aktivitätsperiode können hier relativ einfach bestimmt werden, da das Flugloch eine gut kontrollierbare Grenze darstellt: Siebenschläfer und Haselmäuse verbringen ihre Ruhephase am Tage innerhalb des Kastens, ihre Aktivität während der Nacht außerhalb des Kastens. Das Verlassen des Kastens wurde daher als Beginn der Aktivitätsphase gewertet.

Aufsuchen und Verlassen des Kastens werden mit Infrarot-Lichtschranken registriert. Die Aufzeichnung der Photodiodensignale erfolgt mit Hilfe von Magnetschreibern (Fuess, Chronograph 109). Störungen im Verhalten der Tiere, deren Ursachen den Lichtschranken zugeschrieben werden müßten, konnten nicht beobachtet werden. Zudem ließen sich bei Fransenfledermäusen, die nach derselben Methode untersucht wurden, Beobachtungen machen, die auf eine weitgehende Störungsfreiheit der Methode schließen lassen (LAUFENS 1973a).

Zur Lichtwertmessung diente ein Spiegelgalvanometer (Lange Multiflex G. A. 18) mit einem dazu geeichten Selenelement. Das Selenelement wurde jeweils unterhalb des Untersuchungskastens in Richtung des Flugloches angebracht.

Alle angegebenen Zeitwerte entsprechen der mitteleuropäischen Zeit. Sonnenauf- und -untergangszeiten sind einer Tabelle des Deutschen Wetterdienstes für die 10 km entfernt liegende Wetterstation Bad Marienberg entnommen worden.

Die Versuche wurden in den Wäldern der Umgebung Hachenburgs (Oberwesterwald, 50° 40' N, 7° 50' O) durchgeführt.

Die Daten für die Haselmäuse stammen aus den Jahren von 1968 bis 1973. Die Zahl der in den verschiedenen Monaten insgesamt untersuchten Tiere geht aus Tabelle 2 hervor. Die Untersuchungsdauer wechselt von Tier zu Tier (vgl. 3.1. und 4.1.).

Den Ergebnissen an Siebenschläfern liegen im wesentlichen zwei Untersuchungsserien zugrunde: Die erste, kleinere Untersuchungsserie (1968) wurde mit einem Weibchen von Ende August bis Ende September durchgeführt. Die zweite, längere Serie (1969) erstreckte sich von Ende Juni bis Ende September. Während dieser Zeit bekam das untersuchte Weibchen seine Jungen. Im Anschluß an diese Serie wurden von Ende September bis Ende Oktober parallel zwei bis drei Tiere an verschiedenen Kästen untersucht.

Weitere Registrierungen mit anderen Siebenschläfern waren wegen der frühzeitigen Abwanderung der Tiere von geringem Informationswert. Alle Ergebnisse aus diesen kurzzeitigen Versuchen lassen sich jedoch ohne weiteres in die Ergebnisse der beiden längeren Untersuchungsserien einordnen.

3. Allgemeine Beobachtungen

3.1. *Muscardinus avellanarius*

Haselmäuse finden sich in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes von etwa Anfang Juli bis Mitte November. Die Zahl der gefundenen Tiere war in den verschiedenen Jahren und Jahreszeiten sehr unterschiedlich. Meist nahm sie zum Herbst hin auffällig zu. Dies stimmt mit den Beobachtungen von PIEŁOWSKI und WASILEWSKI (1960) sowie SCHULZE (1970) überein. Von Mitte Oktober an verringerte sich die Zahl der

Haselmäuse wieder. Wahrscheinlich beginnen Haselmäuse schon in dieser Zeit frostsichere Winterschlafplätze aufzusuchen. Die letzten Tiere verlassen die Nistkästen im November, oft erst geraume Zeit nach den ersten Frostnächten und Schneefällen. Vor ihrem endgültigen Auszug trifft man diese Tiere meist in tiefer Lethargie an. Sie bleiben dann 3–4 Tage und Nächte hintereinander in ihrem Nest im Kasten, erwachen schließlich abends zur Zeit des üblichen Aktivitätsbeginns und verlassen dann den Kasten endgültig.

Mit Ausnahme weniger Fälle bewohnten alle untersuchten Haselmäuse ihren Kasten allein. Die gleichen Beobachtungen machten KAHMANN und v. FRISCH (1950). Haselmäuse wechseln im Verlauf des Sommers öfter ihr Quartier. Die Aufenthaltsdauer eines Tieres im jeweils ausgesuchten Kasten ist bei den einzelnen Tieren sehr unterschiedlich. Sie schwankt in der Regel zwischen 8 Tagen minimal und 8 Wochen maximal. Eines der untersuchten Tiere wechselte in unregelmäßigen Abständen zwischen zwei ca. 100 m auseinanderliegenden Nistkästen. KAHMANN und v. FRISCH fanden, daß solche Quartierwechsel häufiger zwischen 3–4 Nestern stattfinden. Mehrmals konnte beobachtet werden, daß mit dem Beginn von Schlechtwetterperioden vorher verlassene Quartiere in Nistkästen wiederum aufgesucht wurden.

Sämtliche von Haselmäusen im Untersuchungsgebiet benutzten Kästen hängen an Stellen, an denen Buchenunterholz und Jungfichten unmittelbar oder nur wenig entfernt vorkommen. SIDOROWICZ (1959) charakterisiert das Haselmausbiotop u. a. ebenfalls durch dichtes Unterholz, Laub- und Mischwald.

Für eine Registrierung der Aktivitätsperiodik ist das Verhalten der Tiere bei Verlassen und Aufsuchen der Nisthöhle von besonderer Bedeutung. Beim abendlichen Ausgang hielten sich alle untersuchten Haselmäuse zunächst eine Zeitlang im Flugloch auf. Je nach Tier dauert dies zwischen 1–20 Minuten. Der abendliche Aktivitätsbeginn wurde deshalb mit dem ersten registrierten Erscheinen eines Tieres im Flugloch gleichgesetzt.

Während des Sommers kehrt die Mehrzahl der Haselmäuse nachts nicht oder nur sehr selten in ihr Tagesquartier zurück. Im Herbst suchen dagegen viele Haselmäuse nachts vorübergehend ihren Kasten auf.

Wenn Haselmäuse morgens in ihr Tagesquartier zurückgekehrt sind, verlassen sie dies in der Regel nicht mehr bis zum Abend. Auch im Herbst ändert sich dieses Verhalten nicht. Im Gegensatz zu manchen Labor-, Freigehege- und Freilandbeobachtungen (Zusammenfassung bei SAINT GIRONS 1966) konnte bei zahlreichen Lichtschrankenregistrierung während des Tages und bei allen Direktkontrollen bisher nie ein Verlassen des Kastens während des Tages festgestellt werden. Eine gelegentliche Aktivität von Tieren innerhalb des Kastens im Verlauf des Tages wurde dagegen beobachtet.

3.2. *Glis glis*

Die Mehrzahl der beobachteten und untersuchten Siebenschläfer bezieht schon kurz nach dem Ausschlüpfen der jungen Meisen bzw. Kleiber im Laufe des Juni deren Nistkästen.

Wie die Haselmäuse, so wechseln viele Siebenschläfer im Verlauf des Sommers und Herbstes mehrfach ihr Quartier. Dies gilt nach den bisherigen Beobachtungen insbesondere für die Männchen und im Herbst für die Jungtiere. Auch bei Siebenschläfern nimmt die Zahl der mit Tieren belegten Kästen im September und Oktober zu. Es dürfte sich dabei vor allem um dort eingewanderte Jungtiere handeln (KÖNIG 1960).

Das Verlassen der Höhle am Abend gleicht dem der Haselmäuse und wird bereits genauer bei VIETINGHOFF-RIESCH (1960) beschrieben. Eine eindeutig auswertbare Registrierung ist dabei jederzeit gewährleistet.

In den weitaus meisten Fällen kehren die Siebenschläfer nachts nicht in ihr Tagesquartier zurück. Erst in der ersten Augushälfte ändert sich dies und in vielen Nächten wird ein vorübergehender Kastenaufenthalt registriert. Diese Aufenthalte fallen dann meist in die Zeit von 23.30 bis 24.00 h.

Beim morgendlichen Eingang in die Höhle halten sich Siebenschläfer im Gegensatz zu den Haselmäusen häufig — wie abends beim Ausgang — längere Zeit im Flugloch der Höhle auf.

Obwohl ein gelegentliches Verlassen des Kastens während des Tages grundsätzlich nicht auszuschließen ist, konnte es bisher weder eindeutig registriert noch beobachtet werden. Mit der durchgehenden Tagesanwesenheit der Bilche in der Nisthöhle hängt auch zusammen, daß sich an den Rändern des Nestes oft beträchtliche Kotmengen ansammeln, die von Zeit zu Zeit nach dem abendlichen Ausgang des Tieres entfernt wurden, um so auf einen weiteren Aufenthalt des Tieres im Kasten hinzuwirken. Ähnliche Beobachtungen und Vermutungen zu diesem Tagesverhalten macht LÖHRL (1960).

Im Labor gelten Siebenschläfer im Gegensatz zu diesen Beobachtungen als nicht ausgeprägt dunkelaktive Säuger mit jahreszeitlich schwankender, aber mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Dämmerungs- oder Tagaktivität (OSTERMANN 1955; SAINT GIRONS 1966).

4. Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende

4.1. Jahresperiodischer Verlauf

In den Abbildungen 1a und 1b sind die Ergebnisse von zwei längeren Untersuchungsreihen an Haselmäusen aufgetragen. Während in Abb. 1a die Zeiten von sechs verschiedenen, im gleichen Jahr (1969) nacheinander untersuchten Haselmäusen wiedergegeben wird, stammen die Zeiten in Abb. 1b von Untersuchungen an zwei Kästen. Aufgrund äußerer Merkmale läßt sich vermuten, daß sich im Verlauf des Jahres in diesen beiden Kästen jeweils dieselben Haselmäuse aufhielten. Abb. 2 schließlich gibt die Ergebnisse von einer der beiden Untersuchungsreihen an Siebenschläfern wieder.

Folgende Gemeinsamkeiten lassen sich aus allen drei Abbildungen erkennen:

1. Im Vergleich zum Sonnenuntergang (SU) beginnen Haselmäuse und Siebenschläfer im Sommer mit ihrer Aktivzeit früher als im Herbst. Mit Ausnahme von vier Untersuchungstagen beim Siebenschläfer beenden alle untersuchten Tiere ihre Aktivität vor Sonnenaufgang (SA).
2. Die Zeitspannen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang bzw. Aktivitätsende und Sonnenaufgang werden zum Herbst hin größer. Dies gilt für Haselmäuse in stärkerem Maße als für Siebenschläfer. Die Aktivitätsdauer bleibt also immer mehr hinter der wachsenden Dunkelzeitdauer zurück.
3. Bei den meisten untersuchten Tieren ist das Aktivitätsende etwas weiter vom Sonnenaufgang entfernt als der Aktivitätsbeginn vom Sonnenuntergang.

Zu den im Sommer relativ geringen Zeitdifferenzen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang gehören entsprechend hohe Ausgangshelligkeiten. Sie lagen für zwei Haselmäuse (Tier I und II in Abb. 1a) im Juli und August zwischen 0,68 und 7 Lux. Im September waren die Ausgangshelligkeiten für eines der Tiere schon deutlich niedriger, etwa 0,16–1,7 Lux. Im Oktober schließlich wurden für eine andere Haselmaus (Tier IV in Abb. 1a) nur noch Werte zwischen 0,02 und 0,07 Lux gemessen.

Die engen Beziehungen zwischen der Lichtperiodik und der Aktivitätsperiodik lassen sich nicht nur durch die Vergleiche zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang einerseits bzw. Aktivitätsende und Sonnenaufgang andererseits ausdrücken. Besonders vorteilhaft zur Formulierung dieser Beziehungen sind Zeitvergleiche zwischen

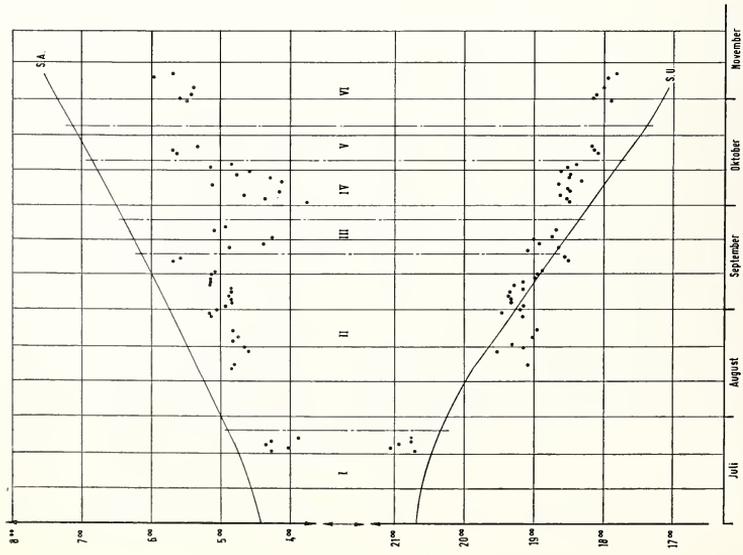


Abb. 1a. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten von Aktivitätsbeginn (unten) und Aktivitätsende (oben) bei Haselmäusen im Vergleich zu SU und SA. Die Zeiten sind von sechs (I—VI) verschiedenen, im Jahre 1969 nacheinander untersuchten Tieren zusammengestellt

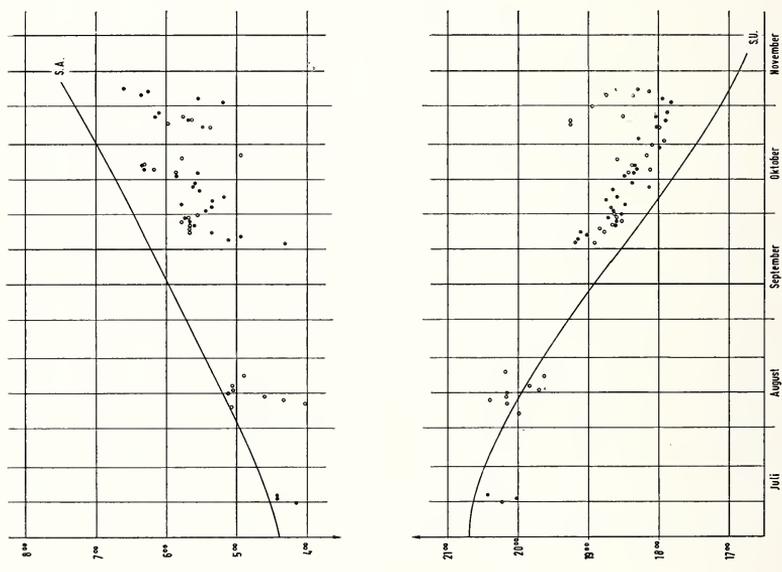


Abb. 1b. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten von Aktivitätsbeginn und -ende von zwei, im gleichen Jahr (1973) untersuchten Haselmäusen. (Gleiche Symbole repräsentieren gleiche Tiere.)

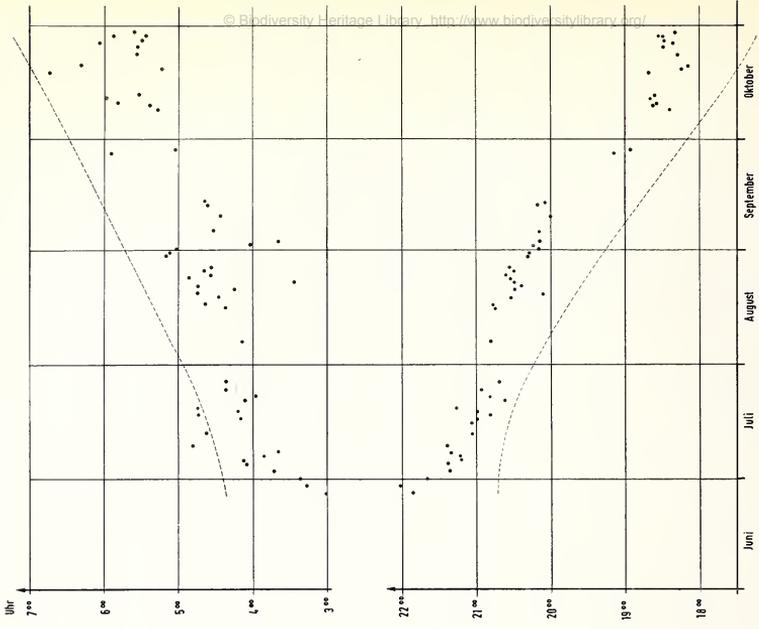


Abb. 2. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn (unten) und Aktivitätsende (oben) bei Sieben-schläfern. Die Daten bis Mitte September stammen von einem Tier, die nachfolgenden Daten von verschiedenen, im gleichen Jahr untersuchten Tieren

Tabelle 1

Mittlere Phasenwinkeldifferenzen, gemessen in Minuten von der Aktivitätsmitte bis zur wahren Dunkelzeitmitte

Monats- hälften	Siebenschläfer			Haselmäuse			2 einzeln untersuchte Haselmäuse			
	Mittl. PWD in Min.	Zahl der Werte	Zahl d. Tiere	Mittl. PWD in Min.	Zahl der Werte	Zahl d. Tiere	PWD	Zahl d. Werte	PWD	Zahl d. Werte
Juni II	0,8	3	1				16	3		
Juli I	-5,9	8	1	6,8	5	2				
II	-0,9	8	1	6,8	5	1			11,2	8
Aug. I				13,9	10	2				
II	3,3	15	2	24,1	13	2				
Sept. I	15,2	17	2	22,3	12	1				
II	14,0	6	1	20,4	20	4	16,5	6	10,6	6
Okt. I	11,4	5	2	25,1	33	6	13,5	12	11,1	5
II	10,4	10	3	18,9	19	5	19,4	4	-6,9	4
Nov. I				17,8	10	2	10,3	5		

Dunkelzeitmitte und Aktivitätszeitmitte. Eine Untersuchung dieser korrespondierenden Phasenwerte läßt nach den Vorstellungen von ASCHOFF (1965) am ehesten Rückschlüsse auf die Phasenlage der Aktivitätsperiodik im Vergleich zur synchronisierenden Licht-Dunkel-Periodik zu. Die Zeitdifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte werden als *positive* Phasenwinkeldifferenzen (PWD) bezeichnet, wenn die Phase der biologischen Periodik, also die Aktivitätszeitmitte früher eintritt als die korrespondierende Phase der Lichtperiodik. Im umgekehrten Falle bezeichnet man die Phasenwinkeldifferenzen als *negativ* (ASCHOFF et al. 1965).

Die Dunkelzeitmitte wird hier aus den täglichen Zeiten für den Sonnenauf- und den Sonnenuntergang ermittelt. Tab. 1 gibt eine Übersicht über die in zwei Untersuchungsjahren an Siebenschläfern und insgesamt in fünf Untersuchungsjahren an verschiedenen Haselmäusen erhaltenen Phasenwinkeldifferenzen.

Wie die in Tab. 1 und in Abb. 3 dargestellten mittleren Phasenwinkeldifferenzen zeigen, ändert die Aktivitätsmitte ihre Lage gegenüber der Dunkelzeitmitte im Verlauf des Sommerhalbjahres nicht sehr stark. Die minimalen Werte im Sommer und die maximalen Werte im Herbst liegen 21.1 Minuten (Siebenschläfer) bzw. 18.3 Minuten (Haselmäuse) auseinander. Insgesamt ist sowohl bei Siebenschläfern als auch bei Haselmäusen vom Sommer zum Herbst hin ein Vorrücken der Aktivitätszeitmitte gegenüber der Dunkelzeitmitte festzustellen. Im Verlauf des Herbstes verschiebt sich die Mitte der Aktivitätszeit dann wieder ganz leicht in Richtung zur Dunkelzeitmitte.

Diese Feststellungen sind für die Siebenschläfer etwas eindeutiger als für die Hasel-

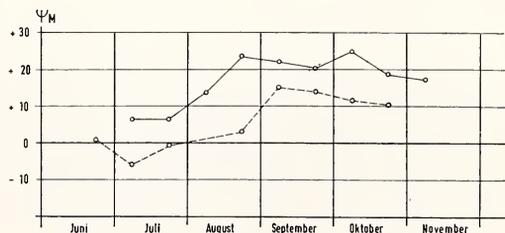


Abb. 3. Mittlere Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte in Minuten. Gestrichelte Linie = Siebenschläfer, ausgezogene Linie = Haselmäuse. Weitere Erläuterungen im Text und Tab. 1

mäuse. Denn die Annahme, daß bei den Haselmäusen von Ende August bis Mitte Oktober maximal positive Phasenwinkeldifferenzen auftreten, wird durch zwei Umstände beeinträchtigt: Einmal wurden die Mittelwerte der Monatshälften bei Haselmäusen überwiegend aus den Werten von verschiedenen Tieren gebildet, so daß alle individuellen Unterschiede in Abhängigkeit von der Zahl der Daten miteingehen und das Ergebnis unter Umständen verfälschen. Zum anderen beruhen die Mittelwerte für die zweite Julihälfte und erste Septemberhälfte jeweils nur auf den Daten von einem Tier, während die Werte für die übrige Zeit aus den Daten von 2–6 Tieren gemittelt werden konnten.

Es ist deshalb bemerkenswert, daß die beiden 1973 über längere Zeit hin untersuchten Haselmäuse keine systematischen Änderungen der Phasenwinkeldifferenzen vom Sommer zum Herbst hin zeigten (Tab. 1). Unter Umständen ändern also Haselmäuse ihre Phasenlage gegenüber der der Licht-Dunkelperiodik weit weniger deutlich, als es nach den mittleren Phasenwinkeldifferenzen aus allen Untersuchungsjahren den Anschein hat.

4.2. Streuung

Die Abb. 1 und 2 zeigen, daß neben periodischen Änderungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende zusätzlich deutliche Schwankungen dieser Zeiten von Tag zu Tag auftreten und dies wiederum in unterschiedlicher Stärke im Verlauf der verschiedenen Monate.

Diese Schwankungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende sowie die der Phasenwinkeldifferenzen von Aktivitätsmitte zu wahrer Dunkelzeitmitte können mit Hilfe der Standardabweichungen beurteilt werden. Für diese Untersuchung sind hier nur die Werte von solchen Tieren ausgewählt worden, die innerhalb einer Monatshälfte mindestens 4 Tage nacheinander beobachtet werden konnten. Bei Tieren, die länger als 15 Tage registriert werden konnten, wurde der Untersuchungszeitraum in kürzere Zeitabschnitte zerlegt. Die so erhaltenen Ergebnisse sind nach Monatshälften, Untersuchungsjahren und Individuen getrennt in Tab. 2 zusammengefaßt.

Vergleich der Streuungen von Aktivitätsbeginn und -ende

Die in Tab. 2 zusammengestellten Werte zeigen, daß bei den Siebenschläfern in 4 von insgesamt 8 Fällen die Zeiten für das Aktivitätsende signifikant stärker streuen als die Zeiten für den Aktivitätsbeginn (F-Test, $p < 0,01$). Auch in den restlichen 4 Fällen ist die Standardabweichung für die Zeiten des Aktivitätsendes jeweils größer.

Bei den Haselmäusen sind in 8 von 15 Fällen die Streuungen der Zeiten für das Aktivitätsende signifikant größer als die für den Aktivitätsbeginn (F-Test, $p < 0,05$). Nur in einem Falle streuen hier die Zeiten für den Aktivitätsbeginn gesichert stärker. Zum gleichen Ergebnis gelangt man, wenn die Streuungen mit Hilfe der Restvarianz anstelle der Standardabweichung berechnet werden.

Insgesamt kann also für beide Arten gelten, daß die Zeiten für den Aktivitätsbeginn weniger streuen als die für das Aktivitätsende.

Jahresgang der Streuung

Wie die Werte der Tab. 2 zeigen, ändern sich die Standardabweichungen im Verlauf des Jahres. Die Gemeinsamkeiten dieser Änderungen für Aktivitätsbeginn und -ende lassen sich an den Änderungen der Standardabweichungen für die Phasenwinkeldifferenzen zwischen Dunkelzeitmitte und Aktivitätszeitmitte ablesen. Tab. 2 und Abb. 4 zeigen, daß bei allen Versuchsserien mit Haselmäusen jeweils im September oder in der ersten Oktoberhälfte die niedrigsten Standardabweichungen der PWD

Tabelle 2

Standardabweichungen in Minuten für die Phasenwinkeldifferenzen

Zeitraum	Siebenschläfer			Haselmäuse		
	ψ_A	ψ_E	PWD ψ_M	ψ_A	ψ_E	PWD ψ_M
Juni II			6,5			
Juli I	7,2	20,0*	8,6			
Juli II	6,9	18,2*	10,4	a	8,5	13,6
Aug. I	—	—	—	c	15,3	23,0
Aug. II	9,5	27,8*	14,2	a	16,4	10,8
Sept. I	13,6	16,3	12,8	a	10,3	10,5
Sept. II	6,3	10,2	5,9			
	12,5	19,6	5,6	a	11,4	23,3*
Okt. I				b	12,1	26,7*
				c	2,7	10,4*
				a	8,4	22,4*
Okt. II				b	8,6	16,1*
				c	12,7	34,1*
				b	8,3	32,5*
Nov. I				c	37,2	14,2
				d	10,9	24,1*
				a	8,8	7,7
			b	15,8	33,3	24,7

Aktivitätsbeginn — SU = ψ_A ; Aktivitätensende — SA = ψ_E ; Aktivitätsmitte — Dunkelzeitmitte = PWD ψ_M ; * bedeutet S. d. von ψ_E signifikant größer als S. d. von ψ_A (Schranken im Text). a = verschiedene 1969 untersuchte Haselmäuse; b und c zwei 1973 untersuchte Haselmäuse; d = eine 1968 untersuchte Haselmaus.

Aktivitätsmitte/Dunkelzeitmitte auftreten. Bei Siebenschläfern ist in der ersten Oktoberhälfte ebenfalls eine Abnahme der Standardabweichungen für diese Phasenwinkeldifferenzen festzustellen. Die Streuungen der Aktivitätszeiten gegenüber der Lichtperiodik sind demnach um die Zeit des Äquinoktiums niedriger als im Sommer oder Spätherbst.

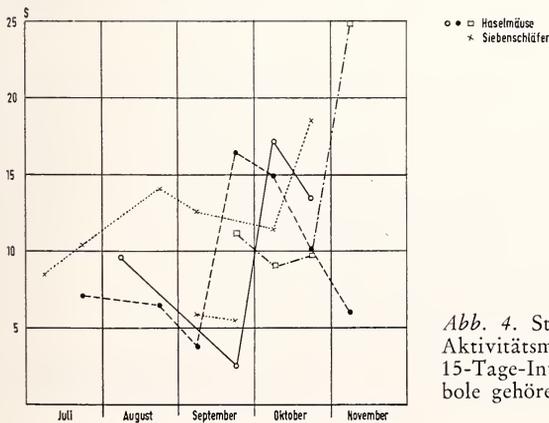


Abb. 4. Standardabweichung s der PWD von Aktivitätsmitte zu Dunkelzeitmitte für jeweils 15-Tage-Intervalle (s in Min.). (Gleiche Symbole gehören zu gleichen Tieren bzw. Versuchsjahren.)

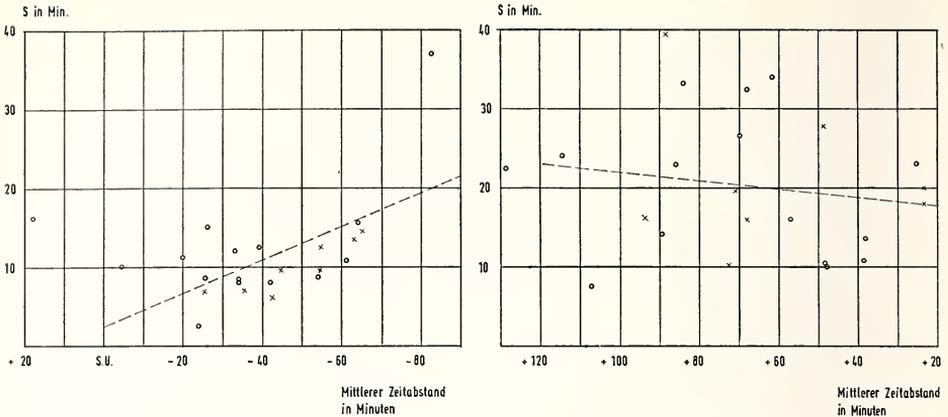


Abb. 5. Standardabweichung von Aktivitätsanfang (links) und Aktivitätensende (rechts) in Abhängigkeit von der mittleren Entfernung von Sonnenuntergang bzw. Sonnenaufgang. Die Wertepaare wurden jeweils aus den Daten einer Monatshälfte erstellt. \circ = Haselmäuse, \times = Siebenschläfer

Abhängigkeit von der mittleren Entfernung zum SU und SA

Trägt man die Standardabweichungen für den Aktivitätsbeginn als Funktion des zugehörigen mittleren Zeitabstandes vom SU auf, so ergibt sich eine weitere Bezugsgröße für die Streuung (Abb. 5): Die Streuung für den Aktivitätsbeginn ist bei geringen mittleren Zeitabständen vom SU niedriger als bei größeren mittleren Zeitabständen. Der Steigungskoeffizient dieser Korrelation beträgt 0,21. Die Korrelation ist gesichert ($r = 0,6$, $p < 0,001$).

Für die Beziehung des Aktivitätensendes zum mittleren Zeitabstand vom SU ergibt sich nach dem äußeren Eindruck ein ähnlicher, aber mit den bisherigen Daten nicht gesicherter Zusammenhang: Die meisten Wertepaare erwecken den Eindruck, daß die Streuung des Aktivitätensendes mit zunehmender mittlerer Entfernung vom SA etwas größer wird.

4.3. Einfluß der Außentemperatur

Man kann annehmen, daß als Ursache für die täglichen Streuungen neben endogenen auch exogene Faktoren eine Bedeutung haben. Außer der Lichtperiodik kommt bei Arten mit heterothermem Verhalten die Außentemperatur als bestimmender Faktor in Frage.

Im Freiland ist es schwierig, den Einfluß von Faktoren nachzuweisen, die in einem Abhängigkeitsverhältnis von der Lichtperiodik stehen. Hinweise auf die Wirkung eines derartigen Faktors kann man allenfalls dann erhalten, wenn er sich extrem stark verändert, ohne daß die übrigen Außenfaktoren in derselben Richtung in ähnlich starkem Maße mitziehen. Ein solcher Fall einer Temperaturänderung wird in Abb. 6 in bezug zum Aktivitätsverhalten einer Haselmaus dargestellt. Der Zeitraum vom 20. 8. bis 15. 9. zerfällt von den Außentemperaturbedingungen her in zwei große Abschnitte:

1. In der Zeit vom 20. 8. bis 31. 8. treten Tageshöchsttemperaturen zwischen $7-12^{\circ}\text{C}$ in Verbindung mit hohen Niederschlagsmengen auf.
2. Im Zeitraum zwischen dem 31. 8. bis 14. 9. lagen die Tageshöchsttemperaturen zwischen $14-19^{\circ}\text{C}$. Sie waren verbunden mit relativ niedrigen Niederschlagsmengen.

Diesen beiden deutlich unterschiedlichen Witterungsepochen lassen sich auch sichtbar verschiedene Zeiten für den Aktivitätsbeginn der Haselmaus zuordnen:

1. Zum kühleren ersten Zeitraum gehören vor allem Ausgangszeiten zwischen 18.50 und 19.02 h.
2. Zum nachfolgenden wärmeren Zeitraum gehören deutlich spätere Zeiten des Aktivitätsbeginns, etwa zwischen 19.09 und 19.23 h.

Der Unterschied zwischen den Zeiten für den Aktivitätsbeginn in den beiden Serien ist signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $p < 0,025$ bei einseitiger Fragestellung).

Einen sehr deutlichen Hinweis darauf, daß die beiden Zeitserien im Zusammenhang mit den beiden Epochen unterschiedlicher Außentemperaturen gesehen werden müssen, liefern die Lichtwerte für den Aktivitätsbeginn. In der kühleren Schlechtwetterperiode lagen die Lichtwerte für den Aktivitätsbeginn um ca. 4 Lux. In der nachfolgenden warmen Schönwetterperiode, in der das untersuchte Tier später den Kasten verließ, lagen die Lichtwerte nur zwischen 0,13 und 1,7 Lux. Annähernd ähnlich deutliche Unterschiede innerhalb weniger Wochen wurden sonst nie beobachtet.

Stark ansteigende Außentemperaturen bedingen also bei der untersuchten Haselmaus einen merkbar späteren Aktivitätsbeginn. Ein solches Verhalten fällt deshalb besonders auf, weil die während der gleichen Zeit untersuchten Fransenfledermäuse genau umgekehrt reagierten (LAUFENS 1973 b).

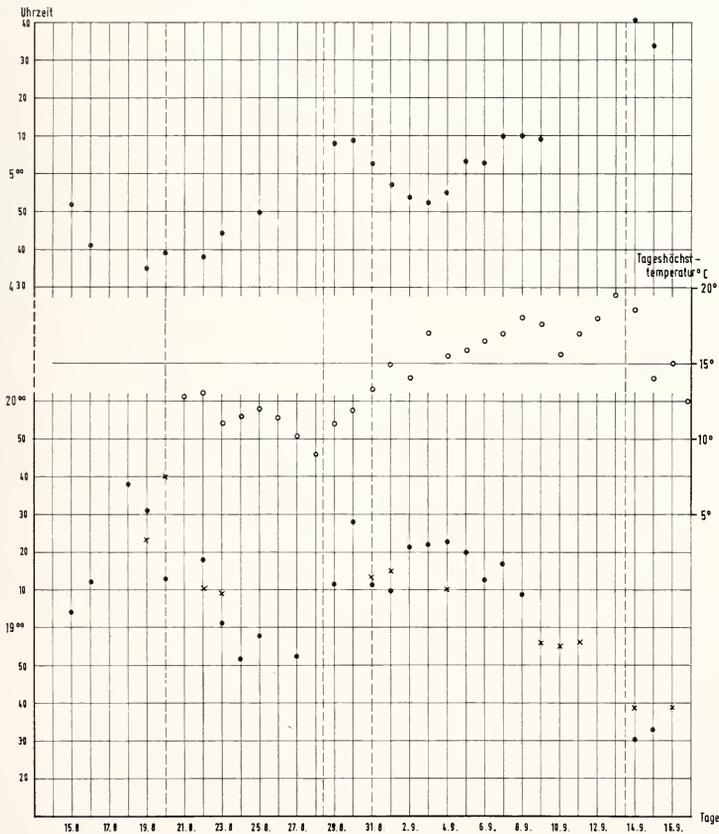


Abb. 6. Einfluß von Lichtperiodik und Außentemperatur auf Aktivitätsbeginn und -ende bei einer Haselmaus. ○ = Tageshöchsttemperaturen, ● = Zeiten des Aktivitätsbeginns bzw. -endes, × = Zeiten für die Helligkeit 1 Lux. Weitere Angaben im Text

Ein eventueller Einfluß der Außentemperaturen auf das Aktivitätensende ist aus Gründen der stärkeren Streuung des Aktivitätensendes und wegen der Verspätung des Sonnenaufgangs schwieriger abzuschätzen. Immerhin ist festzustellen, daß sich die Aktivitätsdauer zwischen dem 20. 8. bis 28. 8. einerseits und dem 31. 8. bis 8. 9. andererseits nicht signifikant änderte (Mann-Whitney-U-Test). Man könnte also annehmen, daß sich mit Erhöhung der Außentemperaturen nicht nur die Zeiten für den Aktivitätsbeginn, sondern auch die für das Aktivitätensende verspäten.

Das vorstehend beschriebene Temperaturverhalten der Haselmäuse kann nicht häufiger belegt werden, da in keiner anderen Versuchsserie ähnlich gegensätzliche Außentemperaturen nacheinander auftraten. Andeutungen für ein vergleichbares Verhalten wurden jedoch noch bei einer anderen Haselmaus erhalten.

Bei den untersuchten Siebenschläfern finden sich ebenfalls Hinweise dafür, daß sich bei stark abfallenden Außentemperaturen der Beginn der Aktivitätszeit etwas verfrüht bzw. bei stark ansteigenden Außentemperaturen verspätet. Insgesamt sind jedoch alle beobachteten Reaktionen dieser Art weit weniger auffallend als das beschriebene Verhalten der Haselmaus. Einmal ist dies wiederum dadurch begründet, daß innerhalb der Untersuchungszeit bei Siebenschläfern nur sehr kurzfristige Temperaturänderungen vorkamen. Andererseits muß man berücksichtigen, daß bei den untersuchten Siebenschläfern oft noch Jungtiere im Kasten waren (siehe 3.2.).

5. Diskussion

5.1. Freilandaktivität und Freigehege- bzw. Laboraktivität

Beginn und Ende der Aktivität von Haselmäusen und Siebenschläfern sind bereits unter recht verschiedenen äußeren Bedingungen untersucht worden. Die hier im natürlichen Biotop unter Einfluß aller Umweltfaktoren erhaltenen Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen früherer Labor- und Freigehegeuntersuchungen zwar in vielfacher Weise überein, lassen aber in mehrfacher Hinsicht auch Unterschiede erkennen.

Zunächst zeigt sich, daß die im Freiland in Nistkästen untersuchten Haselmäuse und Siebenschläfer im Gegensatz zum Labor (OSTERMANN 1955) oder Freigehege (VIETINGHOFF-RIESCH 1960; WALHOVD 1971) keine oder nur eine sehr geringe Tagaktivität zeigen.

Möglicherweise ist dieses Verhalten z. T. eine Folge des Aufenthaltes in den Nistkästen. Denn die Höhe der Kästen (3 bis 5 m), die Schwierigkeit des Herauskletterns insbesondere bei Siebenschläfern und die merkbare Helligkeitsschranke zwischen dem Kasteninneren und dem -äußeren könnten für kleinere Aktivitätsschübe außerhalb des Kastens eine Schwelle bilden.

Leider liegen bei Schläfern bisher keine Untersuchungen an ein und demselben Individuum im Labor, Freigehege und Freiland vor. Erst hierdurch würden eindeutige Schlußfolgerungen möglich.

5.2. Jahresperiodik von Aktivitätsbeginn und -ende

Der Befund, daß die eigentliche lokomotorische Aktivität der Haselmäuse und Siebenschläfer in die Dunkelzeit fällt, bedeutet nicht, daß diese Aktivität starr an die Dunkelzeitdauer gebunden ist. Dies wird deutlich, wenn man die Aktivitätsdauer als Funktion der Dunkelzeitdauer aufträgt (Abb. 7). Ein solcher Graph zeigt, daß sich die Aktivitätsdauer immer etwas weniger ändert als die Dunkelzeitdauer. Dies ist eine allgemeine Eigenschaft der Aktivitätsrhythmik, die für andere Arten schon mehrfach beschrieben wurde (z. B. ASCHOFF 1969; ASCHOFF et al. 1970).

Die Verzögerung der Aktivitätsdauer gegenüber der Dunkelzeitdauer hängt äußerlich mit den wechselnden Zeitabständen zwischen SU und Aktivitätsbeginn bzw. SA und Aktivitätsende zusammen.

Bei den meisten der hier untersuchten Tiere werden die Zeitabstände zwischen SU und Aktivitätsbeginn vom Sommer zum Herbst hin größer, aber weniger deutlich als die Zeitdifferenz zwischen Aktivitätsende und SA. Ähnliche Resultate erhielt man im entsprechenden Zeitraum für zwei im Zimmer untersuchte Gelbhalsmäuse (ERKINARO 1970) und für zwei von WALHOVD (1971) im Freigehege untersuchte Haselmäuse.

Aus den hier beschriebenen Freilandversuchen gewinnt man den Eindruck, daß der Aktivitätsbeginn bei den meisten Haselmäusen und auch bei den Siebenschläfern stärker an den SU gebunden ist als umgekehrt das Aktivitätsende an den SA. Laborversuche mit wechselnden L:D-Verhältnissen an *Eliomys quercinus* (DAAN 1973) und *Glaucomys volans* (DE COURSEY 1972) verweisen auf einen prinzipiell ähnlichen Zusammenhang. Aus einer stärkeren Bindung des Aktivitätsbeginnes an den SU und einer weniger starken Bindung des Aktivitätsendes an den SA folgt dann bei sich ändernden L:D-Verhältnissen eine Vorverlagerung der Aktivitätsmitte gegen die Dunkelzeitmitte (Abb. 3).

Nach der Erlinger Modellvorstellung sind positive Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitäts- und Dunkelzeitmitte dadurch zu erklären, daß die endogene Spontanperiodik die Tendenz zu einer kürzeren Periode als der des Zeitgebers hat (ASCHOFF und WEVER 1962; HOFFMANN 1963). Die Zunahme der Phasenwinkeldifferenzen vom Sommer zum Herbst hätte demnach ihre Ursache in einer verstärkten Tendenz zur Verkürzung der endogenen Spontanperiodik, d. h. im Vorseilen der Aktivitätsphase gegenüber der Dunkelphase. Nach den Überlegungen von ASCHOFF (1969) und WEVER (1967) müssen Phasenlagenänderungen vor allem als eine Folge von Änderungen einzelner Größen der Lichtperiodik gesehen werden. Die wichtigsten Änderungen ereignen sich hier im Verhältnis von Licht- und Dunkelzeit und in der Dauer der Dämmerungszeit. Auf niedrigen Breiten sind die jahreszeitlichen Änderungen der Dämmerungsdauer nicht sehr ausgeprägt. Sie können daher hier vernachlässigt werden. Für die Wirkung des L:D-Verhältnisses gilt, daß durch zunehmende Dunkelzeitdauer die Phase dunkelaktiver Arten nach vorne geschoben wird. Die bei den beiden Schläferarten gefundenen Ergebnisse lassen sich mit diesen Modellvorstellungen in Einklang bringen.

Eine solche Deutung wird jedoch bislang nur unvollkommen gestützt. Bei Haselmäusen ist die genaue Abhängigkeit der Aktivitätsperiodik von den Beleuchtungsbedingungen im Sinne der Circadianregel nicht bekannt. Für Siebenschläfer konnte

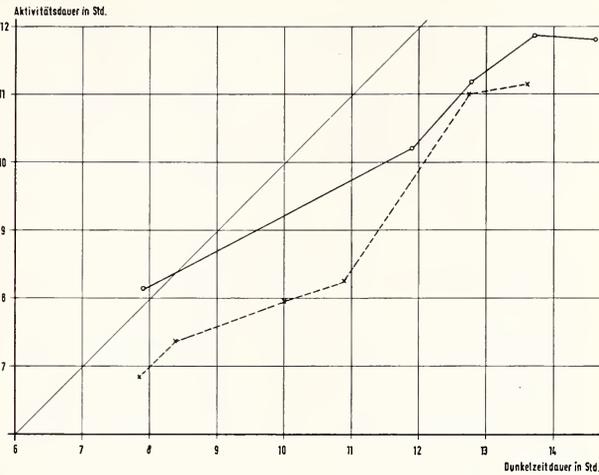


Abb. 7. Aktivitätsdauer als Funktion der Dunkelzeitdauer. Die Wertepaare wurden jeweils aus den Mittelwerten für Monatshälften erstellt. × = Siebenschläfer, ● = Werte von einer Haselmaus

unter konstanten Laborbedingungen bisher nur gezeigt werden, daß sich die Periodenlänge innerhalb bestimmter Helligkeitsbereiche im Sinne der Circadianregel ändert (POHL 1968a).

Alternative Deutungen mit Hilfe anderer oder abgewandelter Modellvorstellungen (DE COURSEY 1961, 1972) sind möglich, jedoch fehlen dazu ebenfalls spezielle Nachweise an Siebenschläfern und Haselmäusen.

5.3. Streuung

Die engere Bindung des Aktivitätsbeginnes an den SU macht sich auch bei der Streuung der Zeiten für den Aktivitätsbeginn im Vergleich zu der für das Aktivitätsende bemerkbar. Einmal streuen die Zeiten für den Aktivitätsbeginn bei den weitaus meisten der untersuchten Tiere signifikant stärker als die für das Aktivitätsende. Vor allem aber zeigt sich, daß die Streuung der Zeiten für den Aktivitätsbeginn vom mittleren Zeitabstand zum Sonnenuntergang abhängt: Die Streuung wird mit zunehmendem mittlerem Zeitabstand größer. Diese Ergebnisse stimmen mit Regeln (Regel 4 und Regel 6) überein, die von ASCHOFF und WEVER schon 1962 für Vögel aufgestellt wurden.

Die Streuung von Aktivitätsbeginn und -ende wird darüberhinaus noch von jahresperiodischen Faktoren bestimmt. Es zeigt sich, daß um die Zeit des Äquinoktiums deutlich niedrigere Streuungen für die Phasenwinkeldifferenzen aus den Zeiten für Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte auftreten. Diese Streuungswerte sind ein Abbild der Streuungen von Aktivitätsbeginn und -ende. Die Tatsache, daß im Herbst vorübergehend niedrigere Streuungen auftreten, stimmt im Prinzip mit dem Ergebnis von Zimmerversuchen an Goldhamstern überein (ASCHOFF et al. 1972). Die vermuteten jahresperiodischen Einflüsse können in einer Empfindlichkeitszunahme gegenüber Außenfaktoren ihren Grund haben. Für die Möglichkeit einer circannualen Empfindlichkeitszunahme im Verlauf des Herbstes haben HELLER und POULSON (1969) bei einigen winterschlafenden Säugern bereits Nachweise in bezug auf Temperatur und Wasserentzug erbracht.

5.4. Einfluß der Außentemperatur

Aus der Vielzahl der die Aktivität im Freiland beeinflussenden Umweltfaktoren scheint außer der Lichtperiodik noch die Außentemperatur eine maßgebliche Rolle zu spielen. Bei Haselmäusen ergeben sich Hinweise auf eine solche Temperaturabhängigkeit. Danach bewirken deutlich höhere Außentemperaturen im Anschluß an niedrige Außentemperaturen eine Verspätung des Aktivitätsbeginns. Die Aktivitätszeit wird dann verkürzt, da das Aktivitätsende nicht im gleichen Maße zurückverlagert wird. Bei Siebenschläfern ergeben sich weniger deutliche Hinweise für eine ähnliche Abhängigkeit. Das beschriebene Temperaturverhalten der Haselmaus steht in Einklang mit den Ergebnissen aus Laborversuchen an Siebenschläfern (POHL 1968 b). Temperaturerniedrigungen um 15° C bewirken hier u. a. eine Erhöhung der Laufaktivität und eine deutliche Verfrühung des Aktivitätsbeginnes. Insgesamt wird die Phase solcher „kaltaktiver Arten“ bei Temperaturerniedrigung merkbar nach vorne geschoben.

Diesem Temperaturverhalten der Haselmäuse und Siebenschläfer steht das Temperaturverhalten einiger anderer dunkelaktiver Säuger gegenüber. Bei verschiedenen Fledermausarten, wie *Myotis myotis* (BÖHME und NATUSCHKE 1967) und *Myotis nattereri* (LAUFENS 1973 b) wurde beobachtet, daß höhere Außentemperaturen auf einen deutlich früheren Aktivitätsbeginn, stark absinkende Außentemperaturen auf

einen späteren Aktivitätsbeginn hinwirken. Ein ähnliches Temperaturverhalten beschreibt SAINT GIRONS (1960) für den Gartenschläfer *Eliomys quercinus*.

Demnach scheinen bei dunkelaktiven Säugern wenigstens zwei Reaktionsweisen auf Außentemperaturänderungen vorzukommen. Der zweiten Gruppe (Fledermäuse, Gartenschläfer) ist das tägliche Absinken der Körpertemperatur im Sommer gemeinsam. Bei Fledermäusen ist dieses heterotherme Verhalten schon lange bekannt (EISEN-TRAUT 1934), für den Gartenschläfer wurde es von DAAN (1973) nachgewiesen. Bei Fransenfledermäusen läßt sich der Zusammenhang zwischen Außentemperatur, Tageslethargieverlauf und Aktivitätsbeginn verfolgen: Hier zeigt sich, daß höhere Außentemperaturen ein früheres Erwachen aus der Tageslethargie zur Folge haben und früheres Erwachen meist mit einem früheren Aktivitätsbeginn verknüpft ist (LAUFENS 1973 b). Bei Haselmäusen und Siebenschläfern ist heterothermes Verhalten im Sommer allenfalls beim Siebenschläfer als Folge einer durch Gefangenschaft bedingten, jahreszeitlich verschobenen „Winterschlafbereitschaft“ (POHL 1961) bekannt geworden. Haselmäuse und Siebenschläfer sind also in der Lage, ihre Aktivität in bzw. wegen der Kälte zu erhöhen und gleichzeitig die Körpertemperatur konstant zu halten.

Aufgrund der Hinweise, daß sich der Aktivitätsbeginn der Haselmäuse und Siebenschläfer durch Temperaturerhöhungen verzögert und möglicherweise durch Temperaturerniedrigung verfrüht, könnte man folgende Hypothese vertreten: Die zum Herbst hin absinkenden Außentemperaturen tragen zur relativen Vorverlagerung des Aktivitätsbeginnes und damit zum Anstieg positiver Phasenwinkeldifferenzen bei. Gesicherte Anhaltspunkte für die Hypothese, etwa durch Vergleich der Außentemperaturen und Phasenwinkeldifferenzen in den verschiedenen Versuchsjahren, lassen sich nicht gewinnen. Die individuellen Unterschiede verhindern hier einen echten Vergleich.

Herrn Dr. S. DAAN danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für die zahlreichen Verbesserungsvorschläge.

Zusammenfassung

1. Beginn und Ende der Aktivität einzelner Tiere von *Muscardinus avellanarius* L. und *Glis glis* L. wurden mit Hilfe von Infrarot-Lichtschranken an Nistkästen im natürlichen Biotop untersucht.
2. Haselmäuse und Siebenschläfer sind tagsüber nicht oder nur in Ausnahmefällen außerhalb ihrer Nistkastenquartiere aktiv. Siebenschläfer kehren ab August, Haselmäuse erst ab September nachts gelegentlich für kurze Zeit in den Nistkasten zurück.
3. Die Zeitspannen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang und besonders die zwischen Aktivitätsende und Sonnenaufgang werden zum Herbst hin größer. Die Aktivitätsdauer bleibt im Verlauf des Jahres mehr und mehr hinter der Dunkelzeitdauer zurück.
4. Die mittleren Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und wahrer Dunkelzeitmitte sind für *Muscardinus avellanarius* ausschließlich und für *Glis glis* überwiegend positiv. Sie werden für beide Arten zum Herbst hin etwas größer.
5. Die Zeiten für den Aktivitätsbeginn streuen insgesamt weniger als die für das Aktivitätsende. Die Streuung des Aktivitätsbeginnes wird mit zunehmender mittlerer Entfernung vom Sonnenuntergang größer. Die Streuungen erreichen um die Zeit des Äquinoktiums ein Minimum.
6. Für Haselmäuse ergeben sich Hinweise, daß durch deutlich höhere Außentemperaturen der Aktivitätsbeginn zurückverlagert wird.
7. Es wird versucht, die Änderung der Phasenlage im Verlauf des Jahres zu deuten, u. a. mit Hilfe der Modellvorstellungen von ASCHOFF und WEVER.
8. Es wird die Hypothese formuliert, daß dunkelaktive Säuger im Freiland wenigstens zwei verschiedene Verhaltensweisen auf Temperaturerhöhungen zeigen: Arten ohne Tageslethargie reagieren mit verspätetem Aktivitätsbeginn, Arten mit deutlich ausgeprägter Tageslethargie reagieren durch verfrühten Aktivitätsbeginn.

Summary

Studies on the onset and end of the daily activity in Muscardinus avellanarius L. and Glis glis L.

1. Field observations on the daily onset and end of activity in dormice (*Muscardinus avellanarius* and *Glis glis*, living individually in nest boxes are reported.
2. Daytime activity outside the nest boxes is exceptional in both species. Temporary returns to the nest box during the night are rare in summer, but occur frequently in autumn (in *G. glis* already in August).
3. Onset of activity occurs around sunset in summer, after sunset in autumn. The time interval from end of activity to sunrise increases from July to November. The total nocturnal activity therefore increases less than the duration of night.
4. Midpoint of activity usually precedes real midnight. This time interval (ψ -midpoint) increases with increasing duration of night.
5. Activity onset is usually less subject to day-to-day variations than activity end. Such variations are smallest when onset of activity occurs around sunset. Standard deviations of ψ -midpoint are minimal around the autumn equinox.
6. The seasonal changes in the phase relationships between the activity rhythms and the natural light-dark cycle are discussed in terms of a theoretical model by ASCHOFF and WEVER.
7. There is some evidence in *M. avellanarius* that high ambient temperatures result in a delayed onset of activity.
8. The hypothesis is advanced that there are two patterns of response to increased ambient temperatures in nocturnal mammals: A delayed onset of activity in species without daily torpor in summer, an advanced onset of activity in species with daily torpor.

Literatur

- ASCHOFF, J.; WEVER, R. (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Ornithologie* **103**, 1—27.
- ASCHOFF, J. (1965): The phase-angle difference in circadian periodicity. In: *Circadian Clocks*, 262—276. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.
- ASCHOFF, J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. *Oecologia (Berl.)* **3**, 125—165.
- ASCHOFF, J.; KLOTTER, K.; WEVER, R. (1965): Circadian Vocabulary. In: *Circadian Clocks*, XI—XIX. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.
- ASCHOFF, J.; GWINNER, E.; KURECK, A.; MÜLLER, K. (1970): Diel rhythms of chaffinch *Fringilla coelebs* L., tree shrews *Tupaia glis* L. and hamsters *Mesocricetus auratus* L. as a function of season at the Arctic Circle. *Oikos Suppl.* **13**, 91—100.
- ASCHOFF, J.; DAAN, S.; FIGALA, J.; MÜLLER, K. (1972): Precision of Entrained Circadian Activity Rhythms Under Natural Photoperiodic Conditions. *Naturwissenschaften* **59**, 276—277.
- BÖHME, W.; NATUSCHKE, G. (1967): Untersuchungen der Jagdflugaktivität freilebender Fledermäuse in Wochenstuben mit Hilfe einer doppelseitigen Lichtschranke und einige Ergebnisse an *Myotis myotis* (Borkhausen 1797) und *Myotis nattereri* (Kuhl 1818). *Säugetierkd. Mitt.* **15**, 129—138.
- DAAN, S. (1973): Periodicity of Heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L.). *Neth. J. Zool.* **23**, 237—265.
- DE COURSEY, P. J. (1961): Effect of Light on the Circadian Activity Rhythms of the Flying Squirrel *Glaucomys volans*. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 331—354.
- DE COURSEY, P. J. (1972): LD Rations and the Entrainment of Circadian Activity in a Nocturnal and a Diurnal Rodent. *J. comp. Physiol.* **78**, 221—235.
- EISENTRAUT, M. (1934): Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **29**, 231—267.
- ERKINARO, E. (1970): Wirkung von Tageslänge und Dämmerung auf die Phasenlage der 24-h Periodik der Waldmaus *Apodemus flavicollis* Melch. im Naturtag. *Oikos Suppl.* **13**, 101—107.
- HELLER, H. C.; POULSON, T. L. (1969): Circannian rhythms: II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*) *Comp. Biochem. Physiol.* **33**, 357—383.
- HOFFMANN, K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. *Z. Naturforsch.* **18 b**, 154—157.
- KAHMANN, H.; v. FRISCH, O. (1950): Zur Ökologie der Haselmaus. *Zool. Jahrb.* **78**, 531—546.

- KÖNIG, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers, *Glis glis* L. Z. Morph. Ökol. Tiere **48**, 545—573.
- LAUFENS, G. (1973a): Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818). Z. Säugetierkunde **38**, 1—14.
- LAUFENS, G. (1973 b): Einfluß der Außentemperaturen auf die Aktivitätsperiodik der Fransen- und Bechsteinfledermäuse (*Myotis nattereri*, Kuhl 1818 und *Myotis bechsteini*, Leisler 1818). Period. biol. **75**, 145—152.
- LÖHRL, H. (1960): Säugetiere als Nisthöhlenbewohner in Südwestdeutschland mit Bemerkungen über ihre Biologie. Z. Säugetierkunde **25**, 66—73.
- OSTERMANN, K. (1955): Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb. (Physiol.) **66**, 355—388.
- PIELOWSKI, W.; WASILEWSKI, A. (1960): Haselmäuse in Vogelnistkästen. Z. Säugetierkunde **25**, 74—80.
- POHL, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. Z. vergl. Physiol. **45**, 109—153.
- POHL, H. (1968 a): Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 364—380.
- POHL, H. (1968 b): Wirkung der Temperatur auf die mit Licht synchronisierte Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 381—394.
- SAINT GIrons, M. C. (1960): Les variations saisonnières du rythme nyctéméral d'activité chez un lérot femelle (*Eliomys quercinus*) en captivité. Mammalia **24**, 177—189.
- SAINT GIrons, M. C. (1966): Le rythme circadien de l'activité chez les mammifères holarctiques. Mémoires du Museum national Hist. Nat., Serie A, 101—187.
- SCHULZE, W. (1970): Beiträge zum Vorkommen und zur Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) und des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Südharz. Hercynia **7**, 355—371.
- SIDOROWICZ, S. (1959): Über Morphologie und Biologie der Haselmaus *Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. Acta theriol. **3**, 75—91.
- VIETINGHOFF-RIESCH, A. v. (1960): Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Monographien der Wildsäugetiere, Bd. XIV. Jena.
- WALHOVD, H. (1971): The Activity of a pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity. Oikos **22**, 358—365.
- WEVER, R. (1967): Zum Einfluß der Dämmerung auf die circadiane Periodik. Z. vergl. Physiol. **55**, 255—277.

Anschrift des Verfassers: Dr. GÜNTER LAUFENS, Zoologisches Institut der Universität Köln, D-5000 Köln 41, Weyertal 119

Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti)

Von G. FLEISCHER

Aus dem Department of Otolaryngology der University of Miami, Florida

Eingang des Ms. 2. 10. 1974

Einführung und Problemstellung

Dem akustischen System der Cetaceen wurde in den vergangenen beiden Jahrzehnten zunehmende Aufmerksamkeit gewidmet. Dabei befaßte man sich vorwiegend mit der Art der Schallaussendung sowie der Struktur der akustischen Signale und deren Reflektierung, um Einblick in den Mechanismus der Echo-Orientierung der Odontoceti

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): Laufens Günter

Artikel/Article: [Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse \(*Muscardinus avellanarius* L.\) und Siebenschläfer \(*Glis glis* L.\) 74-89](#)