

Aktivitätsrhythmen und Winterschlaf

Untersuchungen am Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L., 1766)

Von R. JAEGER und H. HEMMER

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Mainz

Eingang des Ms. 4. 10. 1979

Abstract

*Activity rhythms and hibernation. Studies on the garden dormouse (*Eliomys quercinus* L., 1766)*

Studied long-term motility patterns of garden dormice (*Eliomys quercinus* L., 1766). Analysis of auto-correlation and power spectra shows that the motoric activity in this species is governed by ultradian, circadian and infradian rhythms. The 24h rhythm appears as a beat produced by two oscillations in the 50 to 60 min range. Beat effects may also produce the infradian waves. The interaction of circadian, infradian and annual rhythms leads to a rhythmical organization of lethargy periods in winter, which explains the pattern of hibernation.

Einleitung

Obwohl der Begriff des Winterschlafes bereits den annualrhythmischen Charakter dieses Lethargieverhaltens beinhaltet, mehrten sich erst in letzter Zeit die Anhaltspunkte für eine mehrfach rhythmische Organisation dieses Phänomens. Dies gilt vornehmlich für den circannualen Rhythmus (HELLER und POULSON 1970; PENGELLY und ASMUNDSON 1972; BUTSCHKE 1975, 1977).

Das Zusammenfallen des Lethargiebeginns mit bestimmten Phasen circadianer Periodik einerseits, und die sich mehr oder minder regelhaft ändernde Dauer der Lethargiezeiten im Verlaufe der Winterschlafsaison andererseits lassen eine Synchronisation des Lethargieverhaltens mit physiologischen Rhythmen vermuten. Nach STRUMWASSER et al. (1967) laufen circadiane Rhythmen auch während tiefer Winterschlaflethargie weiter und kommen somit als Faktor für das intermittierende Aufwachen aus der Lethargie in Frage. Eine nähere Kenntnis über den Zusammenhang dieser Erscheinungen fehlt noch völlig (RATHS und KULZER 1976).

Zur Klärung dieser Fragen erscheint uns zunächst eine Analyse des rhythmischen Verhaltens der motorischen Aktivität von ausschlaggebender Bedeutung.

Material und Methode

Zu den Untersuchungen standen insgesamt 11 männliche Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L., 1766) aus der Umgebung von Ingelheim (Rheinhesen) zur Verfügung. Hiervon wurden 4 Tiere während der beiden Winterperioden 1977/78 und 1978/79 beobachtet, 2 nur in der ersteren und 5 im letzteren Zeitraum. Die Haltung erfolgte in 100 × 60 × 95 cm bzw. 100 × 50 × 80 cm großen Einzelkäfigen mit angehängten, zur Kontrolle durch Klarsichtschieber verschließbaren und abnehmbaren Nistkästen als Schlafplätze. Als Futter erhielten die Tiere ab libitum Sämereien, Äpfel und Hackfleisch. Die Käfige waren in einem unbeheizten Dachraum mit normalem Tageslichtgang und Dämpfung des Verlaufes der Außentemperatur untergebracht. Vom Januar 1978 bis zum März 1978 und vom Oktober 1978 bis zum März 1979 wurde täglich der Lethargiezustand sämtlicher Individuen überprüft und ihre jeweilige Nah-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0239 \$ 2.50/0

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 239–244

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

rungsaufnahme qualitativ kontrolliert. Während des gesamten Winterhalbjahres 1978/79 wurde ein Gartenschläfer in einem $40 \times 40 \times 20$ cm großen Käfig aus 5 mm dicken Kunststoffplatten mit Klarsichtdeckel und eingebautem Schlafkasten (auf einem ANIMEX Activity meter Typ S gehalten, mit dem die Tagessummen der motorischen Aktivität gemessen wurden. Im März 1978 erfolgten bei einem weiteren Tier mit dem gleichen Meßgerät und einem ANIMEX Counter Typ 1-X-O über 21 Tage Motilitätsregistrierungen in 5 min-Einheiten. Weitere Motilitätsmessungen im Frühjahr und Sommer 1978 dienten der Bestimmung von Temperatur- und Dauerlicht-/Dauerdunkel-Einflüssen auf die motorische Aktivität und ihre zeitliche Organisation (diese letzteren Studien durch MOHR 1978 und BECKER 1978).

Zur statistischen Auswertung der Daten stand ein Programm zur Berechnung der Autokorrelationsfunktion und des Leistungsdichtespektrums zur Verfügung, das nach VON ORLICK und MLETZKO (1975) und PELL et al. (1977) gegebenen Grundlagen durch cand. nat. B. ROSENBAUM und Dipl.-Math. B. MÜLLER im Rechenzentrum der Universität Mainz erstellt wurde.¹ Als die zur Signifikanz einer Partialschwingung zu überschreitende Grenze wurde mit BORNERT et al. (1975) der doppelte mittlere Rauschanteil des Frequenzspektrums gewählt. Zur Auflösung auch nahe beieinander liegender Maxima im Leistungsdichtespektrum auf der einen und zur Minimalisierung von Artefakten auf der anderen Seite arbeiteten die Verfasser vergleichend mit Zeitverschiebungen von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{6}$ der zu analysierenden Meßserien und mit Leistungsdichtespektrern in ungeglätteter und geglätteter Form.

Ergebnisse

Die motorische Aktivität des Gartenschläfers erweist sich als in vielfältiger Weise rhythmisch organisiert. Am schärfsten ausgeprägt ist die 24 h-Periodik, die im Leistungsdichtespektrum aus der 21 Tage langen 5 min-Intervall-Messung je nach Zeitverschiebung ($\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{6}$ der Meßserie) zu 23 h 27 min – 23 h 59 min erscheint (größte Annäherung an 24 h 00 min bei $\frac{1}{2}$ -Verschiebung). Im Dauerlicht wird sie im Sinne eines circadianen Rhythmus auf etwa $25\frac{1}{2}$ h verlängert, im Dunkel verkürzt (BECKER 1978). Das Bild der motorischen Aktivität im 24 h-Verlauf zeigt sich in der Regel als Schwingung von knapp 1 h Dauer mit zeitlich periodischer Amplitude, die nachts am höchsten ist und tagsüber auf 0 zurückgeht (Abb. 1). Ein solches Bild entspricht demjenigen einer Schwebung, also des Überlagerungs-

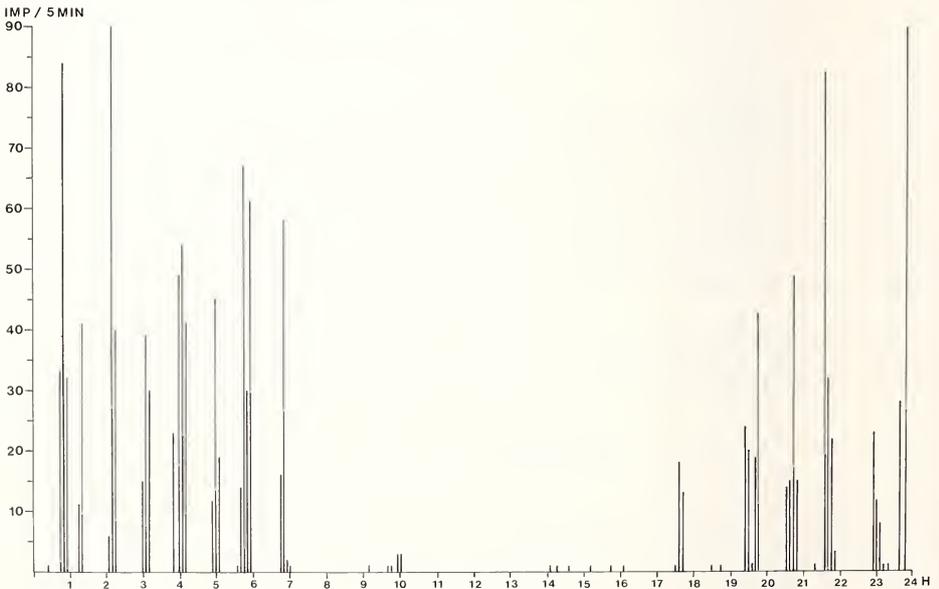


Abb. 1. Beispieldiagramm zum Tagesverlauf der motorischen Aktivität in 5 min – Werten; Sonnenaufgang hier 7.03 h, Sonnenuntergang 18.11 h. (IMP = Impulse der Aktivitätsregistrierung)

¹ Herrn B. ROSENBAUM sei für seine Mitarbeit bei den Rechenoperationen bestens gedankt.

effektes zweier harmonischer Schwingungen mit nur wenig voneinander verschiedenen Frequenzen. Tatsächlich finden sich die hierzu zu postulierenden Grundschiebungen im Bereich gegen 1 h als die beiden unter zahlreichen ultradianen ($T < 24$ h) Rhythmen im Leistungsdichtespektrum amplitudenmäßig am stärksten ausgeprägten und untereinander etwa gleich hohen Gipfel mit im Mittel (Zeitverschiebungen $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{6}$ der Meßserie) 53,81 min (53,76–53,83) und 55,74 min (55,51–55,97) Dauer, d. h. mit mittleren Frequenzen von 26,763/Tag und 25,835/Tag, was zu einer mittleren Schwebungsfrequenz von 0,928 und einer Variation von 0,819–1,024/Tag führt. Am Modell Gartenschläfer läßt sich somit der circadiane Rhythmus als Schwebungseffekt aus ultradianen Rhythmen darstellen.

Weitere, weniger stark als diejenigen im 1 h-Bereich hervortretende Ultradianrhythmen liegen bei knapp 12 h, 8 h, knapp 4 h, knapp $3\frac{1}{2}$ h, 63–66 min, 52–53 min, 46–47 min, 36–38 min, 31 min, 27–28 min und 21–24 min.

Im infradianen Bereich ($T < 24$ h) lassen sich sowohl über die Motilitätsmessungen, als auch über eine Stufenquantifizierung der Lethargie- und Nahrungsaufnahme-Beobachtungen bei nahezu allen Tieren eine Schwingung im Bereich von 3–4 Tagen und eine solche im Bereich zwischen 10 und 20 Tagen Dauer nachweisen, und zwar für die Motilität sowohl im Sommer, als auch im Winter. Weitere Rhythmen im 2-Tages- und im 5–8-Tages-Bereich treten nur teilweise hervor. Das mehrtägige Schwingungsbild bestimmend ist der 3–4-Tage-Rhythmus (Abb. 2, 3), dem der etwa zweiwöchige Rhythmus in Schwebungsform zu überliegen scheint. Für das Zustandekommen des letzteren sind wiederum nahe zusammen liegende Frequenzen im Bereich kürzerer Schwingungen zu suchen. Anhaltspunkte hierfür finden sich auf der einen Seite aus der 21-tägigen 5 min-Intervall-Registrierung. Hier tritt im ungeglätteten Leistungsdichtespektrum (bei $\frac{1}{2}$ -Zeitverschiebung der Meßserie) nahe dem 24 h-Gipfel ein unabhängiger Gipfel auf, der bei der Glättung im Abhang des 24 h-Rhythmus untergeht, und der einer Schwingung von 21 h 59 min entspricht. Mit der 24 h-Schwingung (errechnet als 23 h 59 min) zusammen ergäbe sie eine Schwebungsdauer von 11 Tagen. Eine andere mögliche Grundlage einer 14-Tage-Schwebung mag in dem das Mehrtagesbild der Aktivität bestimmenden 3–4-Tage-Rhythmus selbst bestehen. Bei 3 Tieren erscheinen im ungeglätteten, bei einem Individuum auch im geglätteten Leistungsdichtespektrum zwei benachbarte Gipfel getrennt, die im Mittel bei 3,0 und 3,9 Tagen liegen und somit eine 13-Tage-Schwebung errechnen lassen.

Die Tagessummen der Motilität korrelieren zwar hoch signifikant, aber nur sehr schwach mit der jeweiligen Minimaltemperatur ($r = 0,28$, $n = 143$, $p < 0,1\%$). Für die Minimaltemperatur wurde im Winterhalbjahr 1978/79 ein formal statistisch gesicherter, ansonsten aber unverständlicher 16-Tage-Rhythmus gefunden, der im Zusammenhang mit dieser Aktivitäts-Amplitudenmodulation durch die Temperatur für die Führung entsprechend langer Aktivitätsrhythmen diskutiert werden mag. Die zweiwöchige Aktivitäts-Periodik erscheint jedoch auch bei Registrierungen von Juli bis September bei Temperaturschwankungen von lediglich $\pm 2^\circ\text{C}$.

Das im Winter 1978/79 gleichzeitig der Tages-Motilitätsmessung und der Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrolle unterworfenen Individuum belegt mit einer hoch gesicherten Korrelation von Motilität und quantifiziertem Aktivitätsmaß ($r = 0,504$, $n = 143$, $p < 0,1\%$) und identischer Lage des infradianen Hauptrhythmus die grundsätzliche Verwendbarkeit des Beobachtungs-quantifizierenden Verfahrens zu entsprechenden Berechnungen (Abb. 2). Vor allem die Messungen bei diesem Tier zeigen, daß eine täglich während der Lichtzeit vorgenommene Lethargie-Kontrolle allein einen irreführenden Eindruck vom Verlauf des Winterschlafes vermittelt. In einer über die Tageskontrollen scheinbar zusammenhängenden Lethargiephase Ende Oktober/Anfang November von insgesamt 21 Tagen war das Tier an 15 Tagen nachts voll aktiv, einschließlich Nahrungsaufnahme, während es in einer scheinbar 17tägigen Lethargiephase im Januar tatsächlich nur zu 6 Tagen Null-Aktivität, von denen nur 2 aufeinander folgten, und zu 4 Tagen Minimalaktivität (1–5 Impulse) kam, die als zeitweiliges Aufwachen aus der Lethargie ohne darüber hinausgehende echte

Schlafunterbrechung zu verstehen ist. Die längste Gesamtphase minimaler und Null-Aktivität betrug in dieser Zeit 6 Tage.

Die aus dem Nahrungsverbrauch ermittelte längste zusammenhängende Ruhephase der anderen Gartenschläfer, die nicht in den Tod des Tieres ausmündete, betrug 9 Tage, die längste den Tagkontrolle allein zufolge scheinbare Lethargiephase jedoch 22 Tage. Im anderen Extrem blieb ein Ende Oktober erst 60 g schweres Tier den ganzen Winter über keine Nacht ganz ohne Nahrungsaufnahme, wurde aber tagsüber an 22 über die Zeit zwischen Anfang November und Ende Februar verteilten Tagen in Lethargie angetroffen. Die Aktivität in

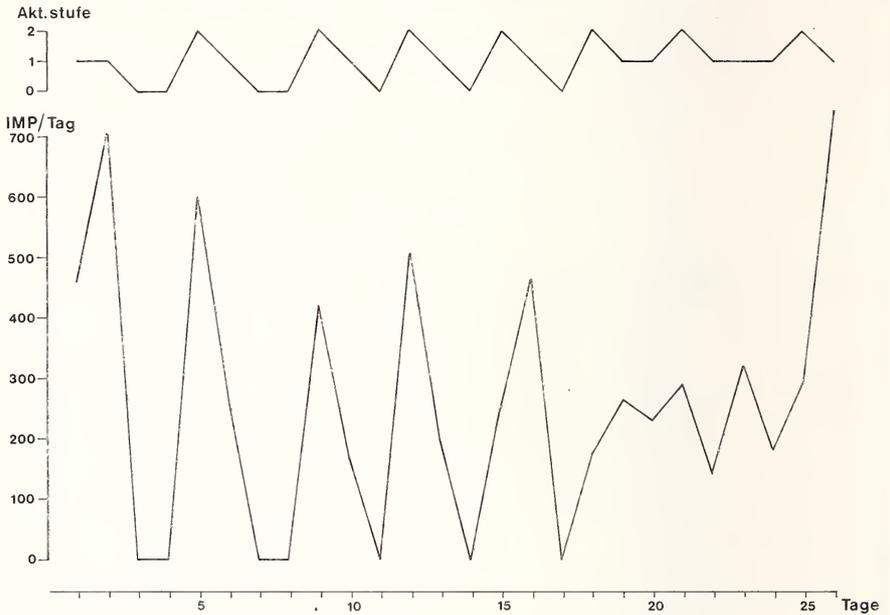


Abb. 2. Ausschnitt aus der Winterkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte im Vergleich zur Stufenquantifizierung der Aktivität nach Wach/Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrollen (oben)

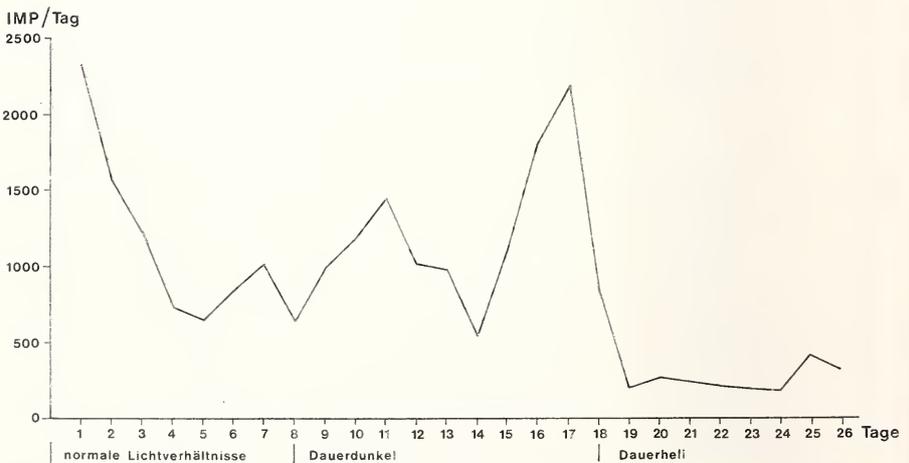


Abb. 3. Ausschnitt aus der Sommerkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte unter normalem Helligkeitsgang, Dauerdunkel und Dauerhell

Nächten mit folgender Tageslethargie unterscheidet sich nicht signifikant von derjenigen ohne nachfolgende Lethargiephase (Motilität im ersten Fall: $\bar{x} = 519$, $m = \pm 50$, $n = 69$, im zweiten Fall: $\bar{x} = 639$, $m = \pm 63$, $n = 40$), während in den Nächten ohne Nahrungsaufnahme nur in Einzelfällen geringe motorische Aktivität gefunden wurde ($\bar{x} = 9$, $m = \pm 6$, $n = 33$).

Diskussion

Das auffälligste Merkmal des Winterschlafes ist der lethargische, also bewegungslose Zustand des betreffenden Tieres. Es ist deshalb naheliegend, nach einem Zusammenhang der zeitlichen Organisation von Bewegungsgrößen, wie sie in der motorischen Aktivität eines Tieres erkennbar sind, und diesen Lethargiephasen zu suchen. Auf dem Wege zur Erstellung spezifischer Rhythmogramme zeigt sich nun, daß neben der sehr gut bekannten tagesperiodischen Aktivitätsschwankung eine Anzahl von infra- bzw. ultradianen Aktivitätsrhythmen mit unterschiedlichen Amplituden in Erscheinung treten.

Die, wenn auch willkürliche, so aber strenge Wahl einer Signifikanzschwelle bringt eine Reihe von hochsignifikanten Rhythmen lokomotorischer Aktivität an den Tag, die bisher keine Beachtung fanden. Es sind dies vor allem die starken Gipfel in den Bereichen von 3 bis 4 Tagen, 10 bis 20 Tagen bzw. im ultradianen Bereich von 50 bis 60 Minuten.

Die recht erhebliche Konsequenz aus der Möglichkeit, den tagesperiodischen Aktivitätsverlauf als Schwebungserscheinung aus Kurzzeitrhythmen errechnen zu können, mündet in der Hypothese, auch andere Langzeitrhythmen aus Kurzzeitrhythmen im Minutenbereich und darunter ableiten zu können, und damit aufgrund physiologisch-chemischer Prozesse im Zentralnervensystem erklärbar zu machen. Dies steht im Einklang mit einer schon früher vorgenommenen Deutung lunarer Rhythmen als Schwebungserscheinung (z. B. RENSING 1973).

STRUMWASSER et al. (1967) haben versucht, das Problem der zyklischen Schlaf- und Wachphasen der Tiere in der Winterschlafperiode mit Hilfe einer 3-Faktoren-Theorie zu erklären. Hierbei gehen die Autoren von der Feststellung aus, daß die circadiane Oszillation auch während des Winterschlafes mit temperaturbedingt niedriger Amplitude weiterläuft (cf. POHL 1967), und zwar unterhalb einer Schwelle zwischen Aktivität und Ruhe. Aufwachen sollte stattfinden, wenn die sinkende Schwelle die Oszillation schneidet. Die Ursachen für solche zunehmende temperaturabhängige Schwellenerniedrigung möchten die Autoren beispielsweise in einer Akkumulation von Stoffwechselprodukten oder einer Erschöpfung von Reserven auf zellulärer Ebene sehen. Mit dieser Hypothese lassen sich sowohl längere Lethargiephasen während der Winterschlafperiode, als auch die „test-drops“, d. h. kurze Lethargiephasen zu Beginn und Ende der Winterschlafsaion, erklären. Zur Deutung der Tatsache, daß aber auch bei gleicher Körpertemperatur zu verschiedenen Zeiten der Wintermonate unterschiedlich lange Schlafphasen auftreten, bemühen die Autoren mit Recht einen dritten Faktor im Sinne eines saisonalen Modulators der Amplituden-Temperatur- oder der Schwellen-Temperatur-Funktion. Hiermit ist eine Jahresperiodik angesprochen, wie sie für eine Reihe physiologischer Parameter z. B. von PENGELLY et al. (1963) an *Citellus lateralis* und von STRUMWASSER et al. (1964) an *C. tridecemlineatus* und *C. beecheyi* aufgezeigt wird.

Aus den hier vorgelegten Ergebnissen wird nun deutlich, daß es leicht möglich ist, die mutmaßlich als Schwebung auftretenden infradianen Aktivitätsrhythmen zur Erklärung von zyklischen Einschlaf- und Aufwachphasen heranzuziehen, nachdem sie zeitlich gut mit Lethargiephasen übereinstimmen. Zweifellos wirkt die Temperatur modulierend, und zwar, wie es scheint, lediglich auf die Schwingungsamplitude. Die zeitlich-rhythmische Organisation der Winterschlafperiode ergibt sich als notwendige Folge temperaturmodulierter, aber eigenständig auftretender Schwankung der Aktivitätsamplituden mit dem Charakter von Schwebungen im circadianen bis infradianen und vielleicht sogar annualen Bereich.

Über die verursachenden Rhythmen wissen wir bisher sehr wenig, sie dürften jedoch auf zellulärem Niveau anzutreffen sein, z. B. im Wirkungsbereich bestimmter Psychopharmaka, von denen wir wissen, daß sie die zeitliche Organisation des Lethargieverhaltens erheblich stören können (JAEGER 1971; DEL POZO et al. 1978; HEMMER und JAEGER in Vorbereitung).

Zusammenfassung

Langzeit-Registrierung der Motilität von Gartenschläfern (*Eliomys quercinus* L., 1766) und deren Auswertung mittels Autokorrelationsanalyse und Leistungsdichtespektrum zeigen, daß die motorische Aktivität der betreffenden Art durch zahlreiche Rhythmen im ultradianen, circadianen und infradianen Bereich bestimmt wird.

Der 24-Stundenrhythmus erscheint als Schwebung aus zwei im 50–60 min-Bereich liegenden Aktivitätsrhythmen. In ähnlicher Weise ist mit Schwebungseffekten beim Zustandekommen der infradianen Perioden zu rechnen.

Das Zusammenwirken von circadianen, infradianen und annualen Rhythmen hat im Winterhalbjahr eine rhythmische Organisation des Lethargieverhaltens zur Folge, die das unterschiedliche Erscheinungsbild des Winterschlafes zu verschiedenen Zeiten erklären läßt.

Literatur

- BECKER, B. (1978): Aktivitätsrhythmen beim Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L. 1766) nach Veränderung des Zeitgebers Licht. Staatsexamensarbeit, Mainz.
- BORNERT, D.; SCHUH, J.; TOMASELLI, G. (1975): Die Analyse biologischer Rhythmen mittels Korrelationsfunktion und Power-Spektrum. Biol. Zentralbl. **95**, 455–467.
- BUTSCHKE, H.-W. (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **68**, 139.
- BUTSCHKE, H.-W. (1977): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Kasparhauser-Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **70**, 333.
- HELLER, H. C.; POULSON, T. L. (1970): Circannual rhythmus-II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*). Comp. Biochem. Physiol. **33**, 357–383.
- JAEGER, R. (1971): Die Wirkung von Cyproheptadin auf die Winterschlafbereitschaft und die jahreszeitlichen Körpergewichtsänderungen beim sibirischen Backenhörnchen *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann, 1769. *Experientia* **27**, 1091–1092.
- MOHR, J. (1978): Einfluß der Umgebungstemperatur auf die motorische Aktivität verschiedener Winterschläfer. Staatsexamensarbeit, Mainz.
- ORLICK, M.; MLETZKO, H. G. (1975): Auswertung biologischer Zeitreihen mittels Fourier- oder Autokorrelationsanalyse. Biol. Rundschau **13**, 265–276.
- PEIL, J.; ORLICK, M.; SCHLEGEL, T. (1977): Korrelations- und korrelationsähnliche Verfahren zur Bestimmung von Periodenlängen. *Nova acta Leopoldina*, N. F. **46**, 525–541.
- PENGELLEY, E. T.; ASMUNSON, S. J. (1972): Analysis of the mechanisms by which mammalian hibernators synchronize their behaviour and physiology with the environment. In: Hibernation and Hypothermia, perspectives and challenges. Ed. by SOUTH, F. E. et al. Amsterdam, London, New York: Elsevier Publishing Comp. 637–656.
- PENGELLEY, E. T.; FISHER, K. C. (1963): The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behaviour of captive goldenmantled ground squirrel (*Citellus lateralis tescorum*). *Canad. J. Zool.* **41**, 1103–1120.
- POHL, H. (1967): Circadian rhythms in hibernation and the influence of light. In: Mammalian hibernation III. Ed. by FISHER, K. C. et al. Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 140–151.
- POZO, F. DEL; FEUDIS, F. V. DEL; JIMENEZ, J. M. (1978): Motilities of isolated and aggregated mice; a difference in ultradian rhythmicity. *Experientia* **34**, 1302–1304.
- RATHS, P.; KULZER, E. (1976): Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. *Bonner Zool. Monogr. Bonn: Zool. Forsch. Inst. u. Mus. Koenig.*
- RENSING, L. (1973): Biologische Rhythmen und Regulation. Stuttgart: Gustav Fischer.
- STRUMWASSER, F.; GILLIAM, J. J.; SMITH, I. L. (1964): Long term studies on individual hibernating animals. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV* **71**, 401–414.
- STRUMWASSER, F.; SCHLECHTE, F. R.; STREETER, J. (1967): The internal rhythms of hibernators. In: Mammalian hibernation III. Ed. by FISHER, K. C. et al. Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 110–139.

Anschrift der Verfasser: Dr. RUDOLF JAEGER, Prof. Dr. HELMUT HEMMER, Institut für Zoologie, Johannes Gutenberg-Universität, D-6500 Mainz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Jaeger Rudolf, Hemmer Helmut

Artikel/Article: [Aktivitätsrhythmen und Winterschlaf 239-244](#)