

Zusammenfassung

Über einen Zeitraum von mehreren Wochen wurde ein männlicher Maulwurf im Labor gehalten und beim Bau eines Maulwurfshaufens beobachtet. Es wurde festgestellt, daß *Talpa europaea* die wegzuräumende Erde mit zahlreichen Transportgängen nach oben schafft und unter dem Haufen in vorher geschaffenen Erdsammelplätzen einlagert. Sind die bestehenden Lagerkapazitäten erschöpft, werden durch seitliches und nach oben gerichtetes Verpressen neue Ablageräume geschaffen. Der Maulwurfshaufen gewinnt somit durch Einpressen und Unterschichten des Abraums von unten heraus an Größe. Das von anderen Autoren beschriebene Herauspressen größerer Erdportionen über die Haufenoberfläche hinaus ist nicht als Regelfall anzusehen.

Literatur

- ADAMS, L. E. (1903): Contribution to our knowledge of the mole (*Talpa europaea* L.). Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 47, 1–39.
- ARMSBY, A.; QUILLIAM, T. A.; SOEHNLE, H. (1966): Some observations on the ecology of the mole. J. Zool. (Lond.) 149, 110–111.
- BUCH, J. (1980): Muldvarpen. Kopenhagen: Rhodos.
- BUSCHINGER, A.; WITTE, G. R. (1976): Untersuchungen zur Periodik der lokomotorischen Aktivität des europäischen Maulwurfs (*Talpa europaea* L.) unter natürlichen Bedingungen. Bonn Zool. Beitr. 27, 7–20.
- GODFREY, G.; CROWCROFT, P. (1960): The life of the mole. London: Museum Press.
- HISAW, F. L. (1923): Observations on the burrowing habits of moles (*Scalopus aquaticus machrinoides*). J. Mammalogy 4, 79–88.
- MELLANBY, K. (1971): The mole. London: Collins.
- SKOCZEŃ, S. (1958): Tunnel diggin by the mole (*Talpa europaea* Linne). Acta theriol. 2, 235–249.
- WITTE, G. R. (1981): Erfahrungen mit der Käfighaltung von Maulwürfen (*Talpa europaea* L.). Zool. Garten (N. F.) 51, 193–215.
- WITTE, G. R. (1985): *Talpa europaea* (Talpidae) – Graben und Erdtransport. Encyclopaedia Cinematographica, Biol. 17/17, 3–19.

Anschrift der Verfasser: Dr. UWE MATTHIAS und Prof. Dr. GÜNTER R. WITTE, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel

Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik von Galagos (*Galago senegalensis*, *Galago crassicaudatus garnettii*)¹

Von F. SCHANZ und H. G. ERKERT

Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Tübingen, FRG

Eingang des Ms. 27. 7. 1986

Abstract

Re-entrainment of circadian activity rhythms in galagos (Galago senegalensis, Galago crassicaudatus garnettii)

Studied was the re-entrainment behaviour of the circadian activity rhythm in the nocturnal Prosimian species *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus garnettii* after sudden 8-hrs advance and delay shifts of an entraining LD-cycle of 12:12 and 8:16 hrs (56:0,07 lx). In both species a distinct asymmetry effect occurred. *G. senegalensis* re-entrained more rapidly after a delay shift than after an advance shift of the LD-Zeitgeber, whereas *G. crassicaudatus* responded in the opposite way. As in

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (ER 59/10).

both species the spontaneous period of free-running activity rhythm predominantly is shorter than 24 hrs, such a difference in the re-entrainment behaviour of the circadian activity rhythm is not in accordance with present hypotheses trying to explain the cause of different asymmetry effects. Therefore it is supposed that only a hypothesis considering the period length of the circadian rhythm as well as the characteristics of the phase-response curve will lead to a reasonable explanation of species specific differences in the expression of asymmetry effects.

Einleitung

Die Aktivitätsperiodik licht- und dunkelaktiver Arten wird durch ein endogenes Timing-System gesteuert, dessen Spontanperiode in der Regel von 24 h abweicht und deshalb durch Zeitgeber mit der Umweltperiodik synchronisiert werden muß. Hauptzeitgeber ist dabei das Licht bzw. der tagesperiodische Wechsel der Beleuchtungsstärke. Im synchronisierten Zustand haben die circadianen Rhythmen eine bestimmte, stabile Phasenbeziehung zum Zeitgeberzyklus. Nach einer plötzlichen Verschiebung dieser Umweltperiodik benötigt der Organismus mehrere Übergangszyklen, um wieder eine stabile Phasenlage zu ihr zu erreichen. Dabei folgt die circadiane Aktivitätsperiodik einer Vorverlagerung (advance-shift) bzw. Rückverschiebung (delay-shift) des LD-Zeitgebers in der Regel orthodrom durch eine sukzessive Vorverlagerung bzw. Rückverschiebung der Aktivitätsphase. Die Anzahl der Übergangszyklen, die nach 6- bis 8ständigen Zeitverschiebungen zur Resynchronisation notwendig sind, um wieder die ursprüngliche Phasenlage einzunehmen, hängt unter anderem von der Schwingungsbreite und der Schwingungsform des Zeitgebers ab (ASCHOFF et al. 1975; ASCHOFF 1978; ERKERT 1976). In beiden Fällen soll ein schwächerer Zeitgeber zu einer verlängerten Resynchronisationszeit führen. Unabhängig davon dauert die Resynchronisation nach advance- und delay-shifts in der Regel unterschiedlich lang (ASCHOFF 1978). Dieses Verhalten des circadianen Systems, d.h. die Abhängigkeit der Resynchronisationsgeschwindigkeit von der Richtung der Zeitgeberverschiebung, wird als Asymmetrieffekt (ASCHOFF 1969) oder Richtungseffekt (ERKERT 1976) bezeichnet.

WEVER (1966) postuliert eine Abhängigkeit des Asymmetrieffekts von der Circadianperiode und ermittelt in seinem mathematischen Modell circadianer Rhythmen eine Periodenlänge von 24,5 h, bei der die Resynchronisationszeiten nach gleich großen advance- und delay-shifts des Zeitgebers übereinstimmen sollen. Auch ERKERT (1976) vermutet einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Richtungseffekt und der Spontanperiodenlänge τ . Er nimmt an, daß Arten, bei denen τ vorwiegend >24 h liegt, nach einer Rückverschiebung des Zeitgebers schneller resynchronisieren als nach einer Vorverlagerung und sich Arten mit $\tau < 24$ h entgegengesetzt verhalten. ASCHOFF (1978) diskutiert zwar die Möglichkeit eines Zusammenhangs zwischen der Spontanperiodenlänge und/oder den Charakteristika der Phasenresponse-Kurve, nimmt dann aber eher eine kausale Beziehung zwischen der Ausprägung des Asymmetrieffekts und der licht- oder dunkelaktiven Lebensweise der betreffenden Arten an. Danach sollen dunkelaktive Spezies nach Rückverschiebung und lichtaktive Arten nach Vorverlagerungen des LD-Zeitgebers schneller resynchronisieren als nach Zeitgeberverschiebungen in umgekehrter Richtung.

Das Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik (CAP) des südamerikanischen Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*), der als einzige dunkelaktive Simiidae-Art gilt, entspricht insofern allen drei Vorstellungen, als er nach delay-shifts schneller resynchronisiert und eine zwischen 24,3 und 26,3 h gelegene Spontanperiode aufweist. Bei dem ebenfalls dunkelaktiven Senegalgalago (*Galago senegalensis*) liegt die Spontanperiode dagegen meist unter 24 h (ERKERT et al. 1984). Dementsprechend sollte er nach den Vorstellungen von WEVER (1966) und ERKERT (1976) nach Vorverlagerung des LD-Zeitgebers schneller resynchronisieren als nach Rückverschiebungen, wohingegen nach ASCHOFF (1978) das Gegenteil zu erwarten wäre. Außerdem sollte sich nach delay- und

advance-Verschiebungen eines schwächeren Zeitgebers, wie ihn ein LD 8:16 für den Nachtaffen darstellt, die Resynchronisationsdauer unabhängig vom Asymmetrieeffekt verlängern. Um dies zu überprüfen, wurde das Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik von 5 Senegalgalagos nach 8stündiger Vorverlagerung und Rückverschiebung eines LD 12:12 und eines LD 8:16 mit 56:0,07 lx ermittelt. Um zu klären, ob für die Galagidae einheitliche Resynchronisationsmechanismen des circadianen Systems charakteristisch sind, wurden die 8stündigen Phasenverschiebungen des LD 12:12 Zeitgebers zusätzlich an dem Riesengalago (*Galago crassicaudatus*) durchgeführt, dessen Synchronperiode τ wie die des Senegalgalagos ebenfalls unter 24 h liegt.

Material und Methode

Als Versuchstiere dienten 5 männliche *Galago senegalensis* und 3 *Galago crassicaudatus* (2 ♂, 1 ♀). Alle Versuche wurden in einem schall- und lichtisolierten Konstantraum bei $25 \pm 1 >C$ und $65 \pm 5\%$ relative Luftfeuchte durchgeführt. Die Tiere lebten einzeln in $80 \times 80 \times 50$ cm (*Galago senegalensis*) und $95 \times 95 \times 105$ cm (*Galago crassicaudatus*) großen Drahtkäfigen, die mit Kletterstangen und einem Schlafkasten ausgestattet waren. Die Käfige waren freischwingend in hölzernen Beleuchtungskästen nach ERKERT (1970) und KRACHT (1979) aufgehängt, die mit mehreren Tageslichtleuchtstoffröhren (Osram 20 Watt/15) bestückt waren und eine völlige optische und akustische Isolation der Tiere ermöglichten. Die Galagos wurden täglich während der Lichtzeit mit kleingeschnittenem Obst, Karotten und Tenebriolarven gefüttert. Zusätzlich erhielten sie $2 \times$ pro Woche Haferschleimbrei, dem Vitamin-Mineral-Aufbaupräparate beigemischt waren.

Zur Erfassung der lokomotorischen Aktivität diente eine elektroakustische Registriermethode nach BAY (1978). Der durch bi- oder quadrupede Fortbewegung, Putzen, Fressen und Orientierungsbewegungen des Tieres im Drahtkäfig induzierte Körperschall wurde dabei von einem speziellen Körperschallmikrophon (E. Holthausen, Merula TVJ/XL) aufgenommen. Das Mikrophonsignal triggerte über eine Verstärkerschaltung eine konstantfrequente Folge von Rechteckimpulsen. Diese wurden dann von einem elektronischen Zähler (Demel V 224) aufsummiert, über einen Kleincomputer (Apple IIe) abgerufen und in 5-min-Intervallen auf Diskette abgespeichert. Zur weiteren Verarbeitung und graphischen Darstellung der Daten diente ein zweiter Apple IIe Computer mit angeschlossenen Plotter (Watanabe).

Alle Resynchronisationsversuche wurden mit gleichbleibenden Beleuchtungsstärken von 56 ± 2 lx in der L-Zeit und $0,07 \pm 0,03$ lx in der D-Zeit durchgeführt. Vor Beginn der einzelnen Resynchronisationsversuche wurden die Galagos jeweils mehrere Wochen lang durch einen LD 12:12 synchronisiert. Damit ließen sich Nachwirkungen vorangegangener Versuchsbedingungen („aftereffects“, PITTENDRIGH und DAAN 1976; MOORE-EDE et al. 1982) weitgehend ausschließen. Einem advance-shift des LD 12:12 von $\Delta\Phi = +8$ h folgte im ersten Versuch nach 26 Tagen ein gleichlanger delay-shift von $\Delta\Phi = -8$ h des LD-Zeitgebers. Um den Einfluß der Reihenfolge solcher Zeitgebersverschiebungen auf die Resynchronisationszeit zu testen, wurde der LD 12:12 in einem ergänzenden Versuch bei 2 *Galago senegalensis* (VT 10, VT 12) zuerst um 8 h zurück und später wieder nach vorne verschoben. Zur Ermittlung der Auswirkungen eines „schwächeren Zeitgebers“ auf den Resynchronisationsverlauf wurde den Senegalgalagos dann in einem weiteren Versuch nach genügend langer Adaptationszeit ein LD 8:16 um 8 h vorverlagert und 26 Tage später wieder zurückverschoben. Bei *Galago crassicaudatus* wurde zuerst ein 8stündiger delay-shift eines LD 12:12 und 26 Tage später ein gleich großer advance-shift dieses Zeitgebers durchgeführt.

Ergebnisse

Bei allen Versuchstieren hängt die Resynchronisationsdauer von der Richtung der Zeitgebersverschiebung ab. Auch bei *Galago senegalensis* und *Galago crassicaudatus* treten also deutliche Asymmetrie- oder auch Richtungseffekte auf. Als Beispiel dafür zeigt Abb. 1 links die Aktivitätsperiodik eines *Galago senegalensis*-♂ (VT 12). Nach der zuerst vorgenommenen 8stündigen Vorverlagerung des LD 12:12 benötigt dieses Tier 9 Übergangszyklen, um wieder in die ursprüngliche Phasenlage zum Zeitgeber zu kommen, nach der späteren Rückverschiebung des LD's dagegen nur 6. Tabelle 1 faßt die ermittelten Daten aller Senegalgalagos zusammen. Während sich die durchschnittliche Resynchronisations-

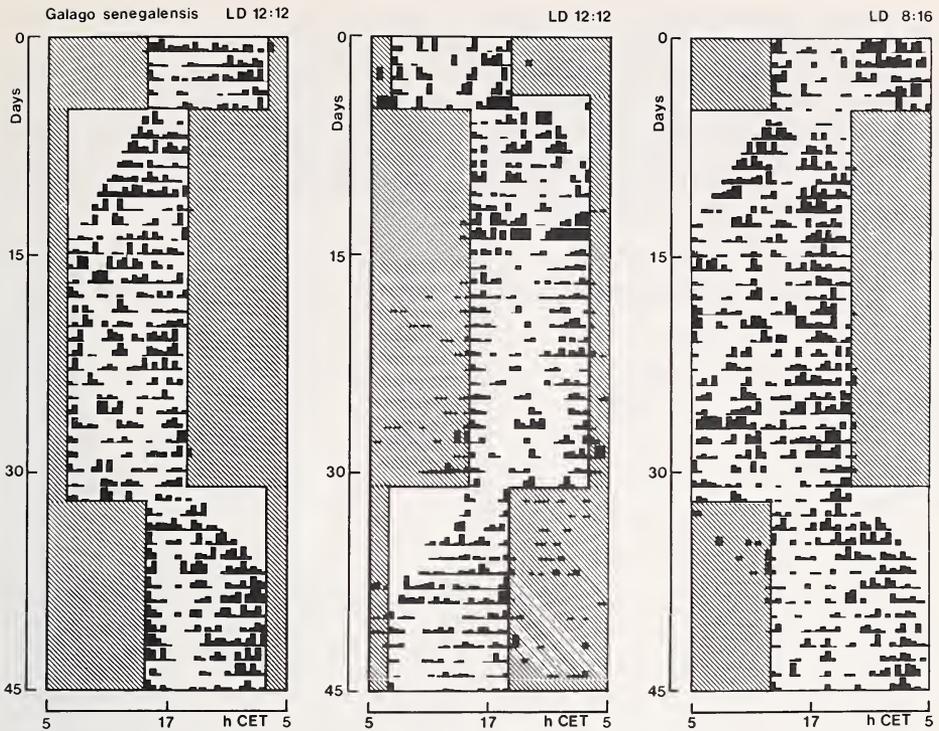


Abb. 1. Verlauf der Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik eines Senegalgalagos (VT 12) nach 8stündigen Phasenverschiebungen eines LD 12:12 (links, Mitte) und eines LD 8:16 (rechts) von jeweils 56:0,07 lx. Beim ersten Versuch (links) wurde der LD-Zeitgeber zuerst vorverlagert (rechts) und später zurückverschoben, beim zweiten Versuch (Mitte) erfolgten die Zeitverschiebungen in umgekehrter Reihenfolge. Der Aktivitätsverlauf ist jeweils in 30-min-Werten wiedergegeben. Schraffierte Flächen kennzeichnen die Lichtzeit

Tabelle 1

Spontanperiodenlänge im LL (56 lx) und Dauer der Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von *Galago senegalensis*

(nach 8stündiger Vorverlagerung ($\Delta\Phi = +8$ h) und Rückverschiebung ($\Delta\Phi = -8$ h) eines LD 12:12 (links) und eines LD 8:16 (rechts) von jeweils 56:0,07 lx)

VT	LL 0,07 lx τ (h)	Resynchronisationszeit (d)			
		LD 12:12		LD 8:16	
		$\Delta\Phi +8$	$\Delta\Phi -8$	$\Delta\Phi +8$	$\Delta\Phi -8$
7	23,5	8	5	6	5
9	24,0	9	4	8	6
10	23,4	12	5	8	6
11	23,5	8	5	7	6
12	23,6	9	6	8	5
$\bar{x} \pm s$	$23,6 \pm 0,2$	$9,2 \pm 1,6$	$5,0 \pm 0,7$	$7,4 \pm 0,8$	$5,6 \pm 0,5$

zeit nach der 8stündigen Vorverlagerung des LD 12:12 auf $9,2 \pm 1,6$ Tage beläuft, beträgt sie nach der 8stündigen Rückverschiebung $5,0 \pm 0,7$ Tage. Der Unterschied ist signifikant (Wilcoxon-Test, $p < 0,05$). Das Verhältnis zwischen der Resynchronisationsdauer nach

Vorverlagerung und Rückverschiebung des LD-Zeitgebers, das als Index für die Größe des Asymmetrieeffekts verwendet werden kann, beträgt hier im Durchschnitt 1,85:1.

Abb. 2 zeigt das Resynchronisationsverhalten bei den Riesengalagos. Auch bei ihnen tritt ein deutlicher Asymmetrieeffekt auf. Im Gegensatz zu *Galago senegalensis* sind jedoch die Resynchronisationszeiten der Riesengalagos nach der Rückverschiebung des Zeitgebers länger als nach der Vorverlagerung. Die durchschnittliche Resynchronisationszeit aller 3 Versuchstiere beträgt 6,3 Tage nach den advance-shifts und 10 Tage nach den delay-shifts. Daraus errechnet sich ein Asymmetrie-Index von 0,63.

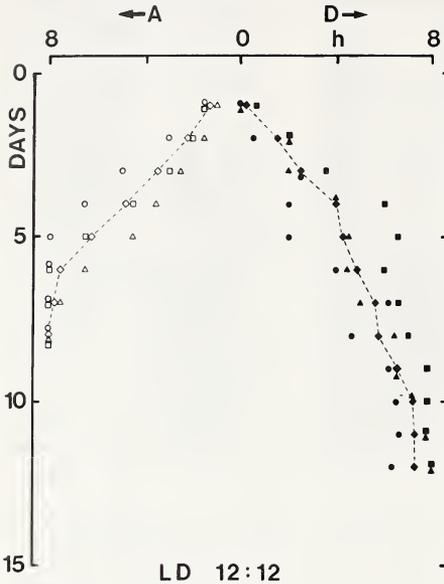


Abb. 2. Resynchronisationsverlauf der circadianen Aktivitätsperiodik von 3 *Galago crassicaudatus* (□ VT 1, ▲ VT 2, ○ VT 3) nach 8stündiger Vorverlagerung (A) und Rückverschiebung (D) eines Zeitgeber – LD 12:12 (56:0,07 lx). Wegen starker Maskierung der Aktivität durch hohe Beleuchtungsstärken während der Lichtphase der verschobenen LD-Zyklen wurde für die Darstellung des Resynchronisationsverlaufes nach dem advance-shift der Aktivitätsbeginn und nach dem delay-shift das Aktivitätssende herangezogen

Bei den beiden Senegalgalagos, bei denen die im ersten Versuch vorgenommenen Zeitgeberschiebungen zu einem späteren Zeitpunkt in umgekehrter Reihenfolge wiederholt wurden, bleibt der gezeigte Asymmetrieeffekt erhalten. Während VT 12 (Abb. 1, Mitte) hier die gleiche Resynchronisationsgeschwindigkeit hat wie zuvor, braucht VT 10 dabei zur Resynchronisation nach dem advance-shift 10 anstatt 12 Übergangszyklen und nach dem delay-shift 4 anstatt 5. Der Asymmetrie-Index der beiden Versuchstiere ändert sich dabei fast nicht. Daraus geht hervor, daß für den von *Galago senegalensis* gezeigten Asymmetrieeffekt weder die Reihenfolge der Zeitgeberschiebung verantwortlich sein kann, noch eine zu kurze Synchronisationsphase zwischen der Vorverlagerung und Rückverschiebung des LD's. Er ist deshalb als charakteristisch für das Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik dieser Art anzusehen.

Die Änderung des Lichtzeit:Dunkelzeitverhältnisses von 12:12 auf 8:16 h hat zwar andere Resynchronisationszeiten zur Folge, doch bleibt der Asymmetrieeffekt erhalten. Der Aktivitätsrhythmus von VT 12, der als Beispiel im rechten Diagramm von Abb. 1 dargestellt ist, benötigt zur Resynchronisation nach dem 8stündigen advance-shift des LD 8:16 8 Tage und nach dem delay-shift 5 Tage. In Abb. 3 ist der Resynchronisationsverlauf der circadianen Aktivitätsperiodik aller 5 Versuchstiere nach der jeweils 8stündigen Vorverlagerung und Rückverschiebung des LD 12:12 und LD 8:16 zusammengefaßt. Da das Ende der Aktivitätsphase der Galagos im LD 8:16 eine leicht positive Phasenwinkel-differenz aufweist, d.h. schon etwas vor dem Lichtwechsel auftritt, beziehen sich die in der letzten Spalte der Tabelle 1 angegebenen Resynchronisationszeiten auf den Zeitpunkt, ab dem das Aktivitätssende wieder eine stabile Phasenlage zum Beginn der verschobenen

Lichtzeit zeigt. Im Durchschnitt beläuft sich die Resynchronisationszeit aller Versuchstiere nach dem advance-shift des LD 8:16 auf $7,4 \pm 0,8$ Tage und nach dem delay-shift auf $5,6 \pm 0,5$ Tage. Das bedeutet eine Verringerung des Asymmetrie-Indexes von 1,8 auf 1,3. Sie geht im LD 8:16 primär auf eine signifikante Erhöhung der Resynchronisationsgeschwindigkeit nach dem advance-shift zurück ($p < 0,05$). Die gegenüber dem LD 12:12 auftretende Verlängerung der durchschnittlichen Resynchronisationsdauer um 0,6 Tage nach dem delay-shift ist dagegen statistisch nicht signifikant.

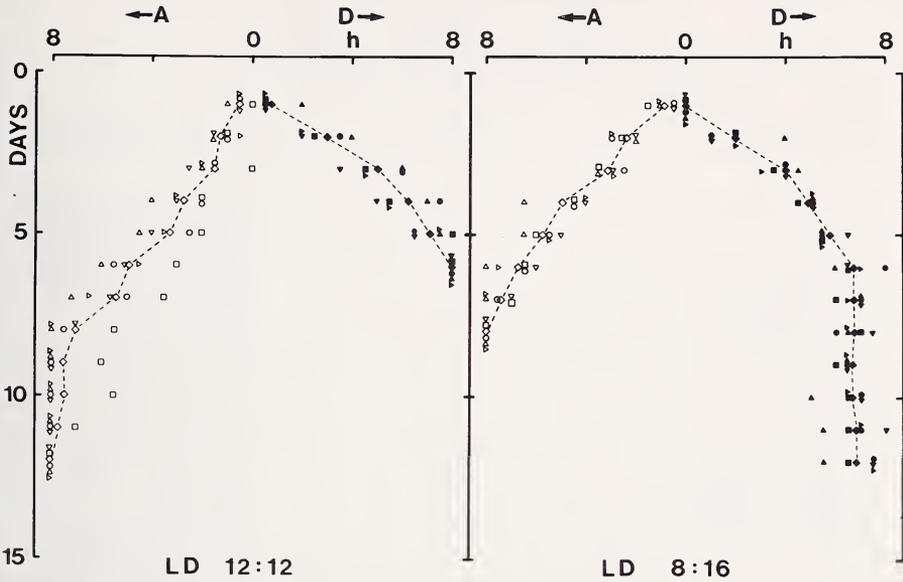


Abb. 3. Resynchronisationsverlauf der circadianen Aktivitätsperiodik von 5 *Galago senegalensis* Männchen (\blacktriangle VT 7, \circ VT 9, \square VT 10, \blacktriangleright VT 11, \blacktriangledown VT 12) nach 8stündiger Vorverlagerung (A) und Rückverschiebung (D) eines Zeitgeber – LD 12:12 (links) und im LD 8:16 (rechts) (56:0,07 lx). Wegen starker Maskierung der Aktivität durch hohe Beleuchtungsstärken während der Lichtphase der verschobenen LD-Zyklen wurde für die Darstellung des Resynchronisationsverlaufs nach dem advance-shift der Aktivitätsbeginn und nach dem delay-shift das Aktivitätseende herangezogen

Diskussion

Senegal- und Riesengalago zeigen bei der Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik nach Phasenverschiebungen des LD-Zeitgebers einen deutlichen Asymmetrie- oder Richtungseffekt. Er ist bei *Galago senegalensis* sowohl im LD 12:12 als auch im LD 8:16 durch raschere Resynchronisation nach 8stündiger Rückverschiebung als nach entsprechender Vorverlagerung des Zeitgeberzyklus gekennzeichnet. Ein solches Resynchronisationsverhalten einer Art mit unter 24 h gelegener Spontanperiode entspricht weder der von WEVER (1966) noch der von ERKERT (1976) angenommenen Kausalbeziehung zwischen der Ausprägung des Asymmetrieeffektes und der Spontanperiodenlänge. Vielmehr scheint es die ASCHOFF'sche Annahme zu bestätigen, daß lichtaktive Arten nach Vorverlagerungen und dunkelaktive nach Rückverschiebungen des LD-Zeitgebers schneller resynchronisieren als nach jeweils entgegengesetzter Zeitgeberschiebung. Der beim Riesengalago gefundene Asymmetrieeffekt läßt sich jedoch damit nicht vereinbaren und spricht dagegen eher für die vermutete Beziehung zur Spontanperiode.

Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die bei einigen licht- und dunkelaktiven Säugetierar-

Tabelle 2

Vorwiegend über (+) oder unter (-) 24 h gelegene Spontanperiodenlänge $\bar{\tau}$ bei einigen licht- und dunkelaktiven Säugetierarten und Ausprägung des jeweiligen Asymmetrie- oder Richtungseffekts bei der Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik nach positiven und negativen Phasenverschiebungen des LD Zeitgebers

Die Angaben für den Menschen (KLEIN 1975) beziehen sich auf die Resynchronisation der Kerntemperatur und anderer Parameter nach Transmeridianflügen in westlicher und östlicher Richtung

Species	Spontanperiode vorw. über (+)/ unter (-) 24 h)	Zeitgeber- verschiebung um $\Delta\Phi+/-$ (h)	tr größer (+)/ kleiner (-) nach $\Delta\Phi+$ als nach $\Delta\Phi-$	Autoren
lichtaktiv				
<i>Homo sapiens</i>	+	6/9	+	KLEIN u. Wegmann (1975)
<i>Callithrix jacchus</i>	-	8	+	ERKERT et al. (1986)
dunkelaktiv				
<i>Mesocricetus auratus</i>	+	6	-	PITTENDRIGH und DAAN (1976a), POHL (1978)
<i>Glis glis</i>	-	6	-	POHL (1968, 1978)
<i>Rattus rattus</i>	+	6	+	ASCHOFF (1978, 1979)
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	+	8	+	ERKERT (1976)
<i>Eidolon helvum</i>	-	8	-	ERKERT (1970)
<i>Molossus molossus</i>	+/-	8	-	KRACHT (1979)
<i>Molossus ater</i>	-	8	+	KRACHT (1979)
<i>Phyllostomus discolor</i>	+	8	+	KRACHT (1979)
<i>Sturnira lilium</i>	+	8	+	KRACHT (1979)
<i>Glossophaga soricina</i>	+	8	+	KRACHT (1979)
<i>Petaurus breviceps</i>	-	8	+	KLEINKECHT (1986)
<i>Galago senegalensis</i>	-	8	+	vorl. Arbeit
<i>Galago crassicaudatus gar.</i>	-	8	-	vorl. Arbeit
<i>Microcebus murinus</i>	-	8	+	ERKERT et al. (1984)
<i>Aotus trivirgatus</i>	+	8	+	ERKERT und THIEMANN- JÄGER (1983), THIEMANN- JÄGER (1986)

$\Delta\Phi+$ = Vorverlagerung, $\Delta\Phi-$ = Rückverschiebung des LD; tr = Resynchronisationszeit

ten ermittelten Asymmetrieeffekte und zeigt zugleich, ob die jeweilige circadiane Spontanperiode vorwiegend über oder unter 24,0 h liegt. Ein Vergleich dieser Daten mit den Annahmen der drei genannten Hypothesen läßt erkennen, daß keine von ihnen ausreicht, um die gefundene Abhängigkeit der Resynchronisationsgeschwindigkeit von der Richtung der Zeitgeberverschiebung in jedem Fall zu erklären. Entscheidend dürften demnach andere Zusammenhänge und Mechanismen sein. Darauf deutet auch der Befund hin, daß beim Senegalgalago im LD 8:16 der schon im LD 12:12 gezeigte Asymmetrieeffekt zwar ebenso erhalten bleibt wie bei *Rousettus aegyptiacus* (ERKERT 1976) und *Aotus trivirgatus* (ERKERT und THIEMANN 1981), daß aber dieses von 1:1 abweichende Lichtzeit:Dunkelzeit-Verhältnis bei ihm nicht, wie bei den beiden anderen Arten als „schwächere Zeitgeber“ zu einer generellen Verlängerung der Resynchronisationszeiten führt, sondern gleiche (nach Rückverschiebung) oder sogar kürzere Resynchronisationszeiten (nach Vorverlagerung des LD) zur Folge hat als nach entsprechenden Phasenverschiebungen des LD 12:12.

Einer von PITTENDRIGH entwickelten Modellvorstellung über den Mechanismus der Synchronisation circadianer Aktivitätsrhythmen zufolge (PITTENDRIGH 1960; PITTENDRIGH und DAAN 1976; MOORE-EDE et al. 1982) spielt die Phasenresponse eines aus zwei miteinander gekoppelten Oszillatoren bestehenden endogenen Schrittmachersystems auf Licht, bzw. Beleuchtungsänderungen für die synchronisierende Wirkung von Beleuchtungszyklen eine entscheidende Rolle. Zur Etablierung einer langfristig stabilen Phasenbe-

ziehung der biologischen Periodik zum Zeitgeberzyklus soll es nach diesem Modell nur dann kommen, wenn das Licht und/oder die Beleuchtungsänderungen des LD den Organismus während der frühen und späten subjektiven Nacht – dies entspricht bei dunkelaktiven Arten den ersten und letzten Stunden der Aktivitätszeit, bei lichtaktiven Arten der Ruhezeit – so treffen, daß die dadurch ausgelösten phasenspezifischen positiven und negativen Phasenverschiebungen gerade die Abweichung der Spontanperiode τ von der Zeitgeberperiode T kompensieren. Wendet man dieses Modell auf die Resynchronisation der CAP nach Phasenverschiebung des Zeitgebers an, so ergibt sich folgendes: Nach einer positiven oder negativen Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers treffen das Licht und/oder die Beleuchtungsänderungen plötzlich auf anders reagierende Phasen des circadianen Zyklus. Die dabei ausgelöste Nettoverschiebung der endogenen Periodik reicht deshalb in der Regel nicht aus, um die durch die Zeitgebersverschiebung stark vergrößerte Phasendifferenz zwischen beiden Rhythmen sofort auszugleichen. Dazu sind mehrere Übergangszyklen nötig. Während dieser Resynchronisationszeit wird der Organismus dann zu jeweils unterschiedlichen Phasen seiner Circadianperiode vom Licht, bzw. der Beleuchtungsänderung getroffen und reagiert deshalb vermutlich zum Teil auch mit unterschiedlich großen Phasenverschiebungen. Dies könnte dann die im Verlauf der Resynchronisation häufig zu beobachtende Änderung der Resynchronisationsgeschwindigkeit bewirken (Abb. 2, 3). Nach diesen Vorstellungen würde also die Resynchronisationsdauer dann nicht nur von der Größe und Richtung der Zeitgebersverschiebung, sowie von der Größe des zu kompensierenden Periodenunterschiedes und damit letztlich von der Spontanperiodenlänge abhängen. Entscheidend wären auch das Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnis, das mitbestimmt, welche Phasen des circadianen Systems vom Lichtwechsel getroffen werden, und vor allem das Phasenresponse-Verhalten des jeweiligen circadianen Schrittmachersystems, das sich im artspezifischen Verlauf der Phasenresponsekurve manifestiert. Eine befriedigende Erklärung der bei den Galagos und anderen Säugetierarten gefundenen interspezifischen Unterschiede im Resynchronisationsverhalten und der Ausprägung des Asymmetrieeffekts (Tab. 2), sowie der unterschiedlichen Auswirkungen geänderter Lichtzeit-Dunkelzeit-Relationen des LD-Zeitgebers auf die Resynchronisationsgeschwindigkeit erscheint somit möglich, wenn nicht nur von der Spontanperiodenlänge ausgegangen wird, sondern auch von der jeweiligen Phasenresponsekurve, deren Verlauf wiederum eine enge Beziehung zur Spontanperiode aufweist (PITTENDRIGH und DAAN 1976). Obwohl bei der Diskussion der Ursachen für das Auftreten des Asymmetrieeffektes bei der Resynchronisation verschiedentlich auch schon die Möglichkeit eines Zusammenhanges mit der Phasenresponsekurve in Erwägung gezogen wurde (ERKERT 1976; ASCHOFF 1978; POHL 1978; ERKERT et al. 1984), stehen konsequente Analysen dieses Phänomens auf der Basis konkreter experimenteller Daten über die Spontanperiodenlänge und die Phasenresponse-Charakteristika bislang leider immer noch aus. Solche Analysen wären aber auch insofern wichtig, als sie zugleich einen Beitrag zur Überprüfung der Relevanz des Phasenresponse-Modells für die Synchronisation circadianer Rhythmen durch LD-Zeitgeber leisten könnten.

Danksagung

Herrn PD Dr. CH. WELKER, Kassel, danken wir sehr herzlich für die Überlassung der Riesengalagos.

Zusammenfassung

Bei 5 *Galago senegalensis* und 3 *Galago crassicaudatus* wurde das Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik (CAP) nach 8stündigen Phasenverschiebungen zeitgeberwirksamer LD-Zyklen von 56:0,07 lx untersucht. Im LD 12:12 traten bei beiden Arten deutliche Asymmetrieeffekte auf. Während die Riesengalagos nach der Rückverschiebung des LD durchschnittlich 10 und nach der Vorverlagerung 6,3 Tage zur Resynchronisation benötigten, brauchten die Senegalgalagos dafür 5,0 bzw. 9,3 Tage. Nach entsprechenden Phasenverschiebungen eines LD 8:16 änderten sich

die Resynchronisationszeiten bei den Senegalgalagos auf 5,6 und 7,4 Tage. Da die Spontanperiodenlänge der CAP bei beiden Arten unter 24 h liegt, entspricht das Auftreten gegensätzlicher Asymmetrieeffekte keiner der bisher diskutierten Hypothesen über die Ursache des Einflusses der Richtung der Zeitgeberschiebung auf die Resynchronisationsgeschwindigkeit. Ausgehend vom PITTENDRIGH'schen Phasenresponse-Modell der Synchronisation circadianer Rhythmen wird diskutiert, daß sich sowohl das Zustandekommen artspezifischer Asymmetrieeffekte als auch der Einfluß des Lichtzeit:Dunkelzeit-Verhältnisses 24stündiger LD-Zyklen auf die Resynchronisationszeit erklären lassen dürfte, wenn dabei außer der Spontanperiodenlänge auch die Phasenresponse-Charakteristika der betreffenden circadianen Systeme berücksichtigt werden.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1969): Desynchronization and Resynchronization of Human Circadian Rhythms. *Aerospace Med.* **40**, 844.
- (1978): Problems of Re-entrainment of Circadian Rhythms: Asymmetry Effect, Dissociation and Partition. In: *Environmental Endocrinologie*. Ed. by J. ASSENMACHER and D. S. FARNER. Berlin-Heidelberg-New York: Springer. 185–195.
- (1979): Circadian rhythms: Influences of Internal and External Factors on the Period Measured in Constant Conditions. *Z. Tierpsychol.* **49**, 225–249.
- ASCHOFF, J.; HOFFMANN, K.; POHL, H.; WEVER, R. (1975): Reentrainment of Circadian Rhythms after Phase-shifts of the Zeitgeber. *Chronobiologia* **2**, 23–78.
- BAY, F. (1976): Untersuchungen zur Lichtsteuerung der Aktivitätsperiodik von Fledermäusen (*Myotis myotis* Borkh, 1797 und *Phyllostomus discolor* A. Wagner, 1843). Diss. Univ. Tübingen.
- ERKERT, S. (1970): Der Einfluß des Lichtes auf die Aktivität von Flughunden (Megachiroptera). *Z. vergl. Physiol.* **67**, 243–272.
- ERKERT, H. G. (1976): Der Einfluß der Schwingungsbreite von Licht-Dunkel-Cyclen auf Phasenlage und Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik dunkelaktiver Tiere. *J. interdiscipl. Cycle Res.* **7**, 1, 71–91.
- ERKERT, H. G.; NAGEL, B.; SCHANZ, F.; THIEMANN-JÄGER, A. (1984): Vergleichende Untersuchungen zur Chronobiologie nichtmenschlicher Primaten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **77**, 217.
- KLEIN, K. E.; WEGMANN, H. M. (1975): Das Verhalten des menschlichen Organismus beim Zeitzonenflug. *Fortschr. Med.* **93**, 1497–1502.
- KRACHT, S. (1979): Anpassungen circadianer Systeme – vergleichende Untersuchungen an neotropischen Fledermäusen. Diss. Univ. Tübingen.
- MOORE-EDE, M. C.; SULZMAN, F. M.; FULLER, C. A. (1982): *The Clocks that Time Us – Physiology of Circadian Timing Systems*. Cambridge, London: Harvard Univ. Press.
- PITTENDRIGH, C. S. (1960): Circadian Rhythms and the Circadian Organization of Living Systems. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 159–184.
- PITTENDRIGH, C. S.; DAAN, S. (1976a): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. I. The Stability and Lability of Spontaneous Frequency. *J. comp. Physiol.* **106**, 223–252.
- PITTENDRIGH, C. S.; DAAN, S. (1976c): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. V. Pacemaker Structure: A Clock for all Seasons. *J. comp. Physiol.* **106**, 333–355.
- POHL, H. (1968): Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütlern. *Z. vergl. Physiol.* **58**, 364–380.
- (1978): Comparative Aspects of Circadian Rhythms in Homeotherms. Re-entrainment after Phase-shift of the Zeitgeber. *Int. J. Chronobiol.* **5**, 493–517.
- THIEMANN-JÄGER, A. (1986): Charakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik von Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*, Humboldt 1811). Diss. Univ. Tübingen.
- WEVER, R. (1966): The Duration of Re-entrainment of Circadian Rhythms after Phase Shifts of the Zeitgeber. *J. Theoret. Biol.* **13**, 187–201.
- WEVER, R. (1979): *The Circadian System of Man. Results of experiments under Temporal Isolation*. New York: Springer.

Anschrift der Verfasser: F. SCHANZ und Prof. Dr. HANS G. ERKERT, Institut für Biologie III, Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen, FRG

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [52](#)

Autor(en)/Author(s): Erkert Hans G., Schanz F.

Artikel/Article: [Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik on Galago Galgo sengalensis, Galagi crassicaudatus arnettii\) 218-226](#)