

Aus dem Zoologischen Institut der Georg-August-Universität Göttingen

AKTIVITÄTSPERIODIK DES WASSERLÄUFERS
VELIA CURRENS F.*

Von

LUDGER RENSING

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. November 1960)

I. Einleitung

Eine endogene Tagesperiodik steuert bekanntlich bei Tieren und Pflanzen zahlreiche wichtige Lebensvorgänge (ASCHOFF 1958; BÜNNING 1958; HARKER 1958; PITTENDRIGH und BRUCE 1957 u. a.). Auf dieser „inneren Uhr“ der Tiere beruht ihr Zeitgedächtnis und ihre Fähigkeit, sich tageszeitgerecht nach Himmelsmarken zu orientieren und eine zu jeder Tageszeit gültige Kompaßrichtung einzuhalten (BELING 1929; WAHL 1932; KALMUS 1934; RENNER 1957; v. FRISCH 1951; LINDAUER 1954; PARDI und PAPI 1953 u. a.). Durch Phasenverschiebung des tagesperiodischen Hell-Dunkel-Wechsels läßt sich die Uhr verstellen (HOFFMANN 1953; PARDI 1953/54) und in Grenzen an künstliche, kürzere oder längere Hell-Dunkel-Perioden anpassen (BIRUKOW 1956; BIRUKOW und BUSCH 1957; EMEIS 1959 u. a.). Die zugrunde liegenden physiologischen Abläufe sind jedoch ebenso wie die Taxismechanismen der Kompaßorientierung im einzelnen noch ungeklärt; erst in jüngster Zeit begann man, auch die rhythmischen Abläufe bei der Orientierung stärker zu beachten. Bei der Licht- und Schwereorientierung mancher Tiere verändert sich der Orientierungswinkel spontan in 24stündigem Rhythmus, ohne daß eine Bindung an biologisch wichtige oder erlernte Richtungen erkennbar ist (BIRUKOW 1956; BIRUKOW und OBERDORFER 1959). Diese spontane Orientierungsrhythmik scheint ebenso wie die bisher meist untersuchte lokomotorische Aktivität Ausdruck der inneren Tagesperiodik zu sein.

Für die Frage nach dem zentralnervösen Mechanismus der inneren Uhr und der kompaßtremen Orientierung ist daher ein Vergleich zwischen Aktivitäts- und Orientierungsrhythmen besonders wichtig. Ein solcher ist bisher nur in wenigen Fällen versucht worden; HENKE (1930) untersuchte Laufaktivität und Phototaxis bei Asseln, WEYRAUCH (1930) das gleiche bei Hymenopteren, BIRUKOW (1954) beschrieb die Wirkung

* Meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. G. BIRUKOW danke ich für die Überlassung des Themas und seine Anregungen.

aktivitätsvermindernder Narkosen beim Mistkäfer, HOFFMANN (1954) und RAWSON (1954) verglichen die rhythmischen Abläufe in beiden Funktionskreisen bei Staren. Eine vergleichende Untersuchung der Aktivitätsperiodik beim Wasserläufer *Velia currens* F. erschien unter diesen Umständen besonders aussichtsreich; zahlreiche Eigenschaften seiner Orientierungsrhythmik waren durch die Untersuchungen BIRUKOWS und seiner Schüler bekannt. Es können jedoch bekanntlich verschiedene tagesrhythmische Vorgänge bei ein und demselben Tier verschieden stark an die synchronisierenden „Zeitgeber“ (ASCHOFF) gebunden sein (HOFFMANN 1954; RAWSON 1954). Ziel der vorliegenden Arbeit war es daher, die lokomotorische Aktivität von *Velia* unter möglichst vielen Bedingungen zu untersuchen und mit den bisher vorliegenden Daten der Orientierungsrhythmik zu vergleichen.

II. Material und Methoden

Die Versuchstiere hielt ich in Aquarien mit stehendem Wasser (vgl. BIRUKOW 1956), verwendete jedoch zur Aktivitätsregistrierung meist frisch gefangene Tiere, die während des ersten Jahres (1958) aus der Umgebung von Freiburg i. Br., später (1959) von Göttingen stammten. Einige vergleichende Untersuchungen führte ich außerdem an *Gerris lacustris* L., *G. gibbifera* SCHUM. und *Gerris najas* DE GEER durch.

Zur Registrierung der lokomotorischen Aktivität über längere Zeit diente

folgende Apparatur (Abb. 1). Die Tiere bewegten sich einzeln oder zu mehreren auf der Wasseroberfläche in einer Glasschale (*V*) von 11 cm Durchmesser. Ein schmaler Lichtstrahl (*St*) traf die Wasseroberfläche in möglichst flachem Winkel, wurde von ihr reflektiert und durch die Bewegungen der Versuchstiere in Schwingungen versetzt. Als Lichtquelle diente eine Mikroskopierlampe (*L*) mit 6 V/5 Amp., die bis auf eine schmale waagerechte Schlitzblende (*S*) abgeschirmt war. Ein Fotoobjektiv (*O*) bildete den Schlitz nach Spiegelung auf der Wasseroberfläche auf einem Kymographen (*K*) ab, der in 1 m Abstand vom Versuchsgefäß aufgestellt war. Eine senkrechte Schlitzblende (*S*₁) unmittelbar davor deckte den waagerechten Lichtstreifen von 1 mm Breite und 30—40 mm Länge bis auf einen kleinen Lichtfleck von 0,5 mm² ab. Dieser schrieb auf dem lichtempfindlichen Papier bei unbewegter Wasseroberfläche die Null-Linie, jede Bewegung der Versuchstiere ließ aber den Wasserspiegel schwingen und lenkte den Lichtstrahl nach oben und unten ab. Der Lichtschreiber war durch einen Dunkelkasten und eine schwarze Röhre (*R*) gegen Außenlicht abgeschirmt. Eine Umdrehung der Kymographentrommel dauerte meist 27 Std.

Als Maß für die Aktivität der Tiere diente die Anzahl der senkrechten Striche (Abb. 2). Die Meßwerte übertrug ich auf Millimeterpapier, indem ich 3 mm über der Null-Linie ein Lineal mit Millimetereinteilung legte und die Länge der geschwärzten Strecke ausmaß. Störschwingungen ließen sich so ausschalten, da deren Amplitude kaum mehr als 3 mm betrug; die der Aktivitätszacken blieb

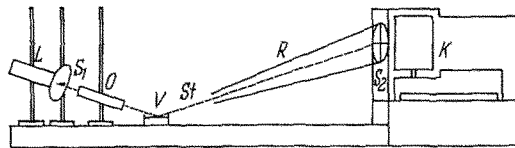


Abb. 1. Registrierungsapparat. *L* Lichtquelle; *S* Schlitzblende; *O* Objektiv; *V* Versuchsgefäß; *St* Lichtstrahl; *R* Röhre; *K* Kymograph. Nähere Erklärung s. Text

allerdings unberücksichtigt, doch hängt diese Meßgröße ohnehin von der Oberflächenbeschaffenheit des Wassers und von der Schwingungsrichtung des reflektierten Lichtstrahls ab.

Als Zeiteinheit galten 1, 2 oder 3 Std; dies entspricht bei einer Umdrehung in 27 Std einer Strecke von 14, 28 oder 42 mm. Bei höchstmöglicher Aktivität ist z. B. im ersten Fall während 1 Std 14 mm Schwärzung zu erwarten; auf einen dieser Werte wurden alle Meßergebnisse in Prozenten bezogen. Dieses Verfahren erschien vorteilhafter als die Berechnung der Aktivität in relativen Einheiten; Ungenauigkeiten lassen sich allerdings in beiden Fällen nicht vermeiden: bei Mittelung mehrerer Kurven ergab sich in unserem Fall eine größere Streuung der Werte, als bei der relativen Berechnung. Daher ist in den Aktivitätskurven als Maß der Streuung meist der 3fache mittlere Fehler des Mittelwertes angegeben:

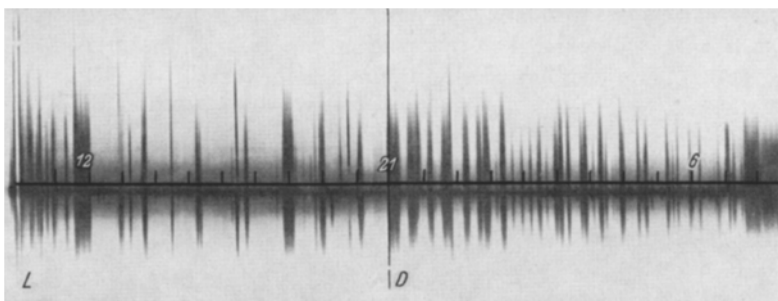


Abb. 2. Beispiel einer Registrierung über 24 Std; Aktivität eines Versuchstieres im 12:12 Std-Tag: 9—21 Uhr Licht, 21—9 Uhr Dunkelheit. Zeitmarkierung je Stunde

er erscheint als senkrechter Strich, der in den Maxima nach unten, in den Minima nach oben weist. Wenn eine Sicherung gegen andere Werte notwendig war, wurde P nach Tabellen von PÄTAU (1943) berechnet. Einige Fehlerquellen der Registrierungsmethode stören nicht allzusehr: während langdauernder Registrierung ließ sich auch bei Verwendung von destilliertem Wasser und Zugabe von antiseptischen Mitteln eine allmähliche Verschmutzung der Wasseroberfläche durch Staub und Bakterien nicht vermeiden. Bei langsamer Trommeldrehung konnte die Überlagerung einzelner Schwingungen nicht berücksichtigt werden, auch wurde ein Aktivitätsmaximum manchmal dadurch verwischt, daß es zufällig in zwei benachbarte Zeiteinheiten fiel. Diese Fehler ließen sich durch höhere Umdrehungsgeschwindigkeit und durch Mittelung zahlreicher Kurven auf ein erträgliches Maß verringern.

III. Befunde

1. Aktivität im normalen 24 Std-Tag

a) **Freilandbeobachtungen.** Im Freien findet man *Velien-Imagines* während des Tages meist an schattigen Stellen ihres Biotops, unter dichten Sträuchern, überhängenden Ufern usw.; selten dagegen in der Sonne. Oft verankern sie sich mit einem Bein an Grashalmen oder ähnlichem in einer Art Lauerstellung, wie sie EKBLÖM (1926) beschreibt, oder sie gleiten langsam auf der Wasseroberfläche hin und her. Wieviel Prozent der Gesamtpopulation dabei aktiv ist, läßt sich jedoch schwer beurteilen.

Nach Einbruch der Dämmerung und bei beginnender Nacht sind durchweg mehr Tiere in lebhafter Bewegung zu sehen; sie verlassen dabei sogar die sonst bevorzugte Ufernähe. EKBLOMS (1926) Feststellung: „*Velia* passes the night on land in its usual resting places and moves about only by day“, scheint jedenfalls für die hiesigen *Veliapopulationen* nicht zuzutreffen. Auch eine echte Winterruhe (vgl. BOLLWEG 1914; EKBLOM 1926) ist bei *Velia* nicht zu erkennen. Man findet die Tiere während des ganzen Winters selbst bei tiefen Temperaturen hier und da auf dem Wasser und kann sie jederzeit aus ihrem Schlupfwinkel heraustreiben. Ähnliches haben FALLÉN (1826—1829) und WESENBERG-LUND (1915) beobachtet.

b) Vorversuche. Ähnlich wie PARK (1931) zählte ich jede Stunde die auf dem Wasser gleitenden Tiere während 24 Std. Die Aquarien standen am Nord- oder Süd- fenster im natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel; im Wasser boten einige Steine Unterschlupf, an deren Unter- oder Seitenflächen sich die *Velien* während der Ruhezeiten aufhielten. Wie

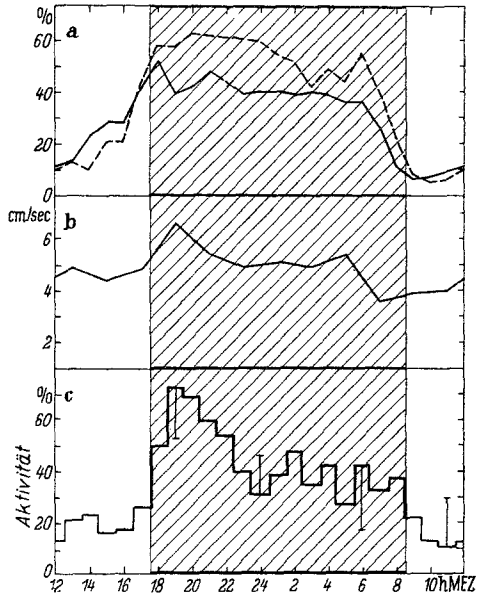


Abb. 3. a Anzahl der Tiere auf der Wasseroberfläche in Prozent der Gesamtzahl (Ordinate) während 24 Std (Abszisse) im natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel. (---) Einzelkurve von 38 Tieren (18./19. 11. 57); (—) Mittelwertskurve aus 6 Einzelkurven von je 31 Tieren (2.—7. 11. 57). b Laufgeschwindigkeit in cm/sec (Ordinate) während 24 Std (Abszisse). Jeder Punkt der Kurve ist Mittelwert aus 50—80 Messungen (15.—30. 4. 58). c Aktivität im natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel mit zusätzlicher Beleuchtung von 250 lx zwischen 8³⁰ Uhr und 17³⁰ Uhr. Mittelwerte von 13 Einzelkurven (5. 11.—17. 12. 57). Ordinate: Aktivität in Prozent der höchstmöglichen, Abszisse: Uhrzeit, senkrechte Striche: 3facher mittlerer Fehler des Mittelwertes

Abb. 3a belegt, steigt die Anzahl der lokomotorisch aktiven Tiere nach der Dämmerung von 20% zwischen 16—17 Uhr auf 64% um 20 Uhr an. Im Laufe der Nacht sinkt sie etwas ab, bleibt jedoch weitaus höher als am Tage und erreicht zur Zeit der Morgendämmerung mit 55% ein zweites kleineres Maximum. Zur Mittagszeit halten sich höchstens 10% der Tiere auf der Wasseroberfläche auf. Ganz ähnlich verläuft auch die Mittelwertskurve aus mehreren Tagen.

Bei höheren Wassertemperaturen von etwa 20° C aufwärts sind die Tiere jedoch zu beliebiger Tageszeit gleich häufig auf der Wasserober-

fläche anzutreffen; nur wenige halten sich an den Steinen auf. Offenbar werden ihre Bewegungen bei höheren Temperaturen lebhafter (vgl. auch weiter unten S. 299).

e) Laufgeschwindigkeit an Land. Ich setzte die Tiere einzeln in einem umgestülpten Glasröhrchen auf eine Holzplatte von 50×50 cm und gab den Lauf in diffuser Beleuchtung frei, sobald das Tier unter dem Röhrchen ruhig saß. Nach einigen Zentimetern setzte ich einen Kurvenmesser auf die Spur des Tieres, ließ zugleich eine Stoppuhr laufen und verfolgte den Lauf in etwa 5 cm Abstand, was die Tiere keineswegs störte. Sobald das Tier den Rand der Lauffläche erreichte oder vorher anhielt, stoppte ich die Laufzeit und las die zurückgelegte Wegstrecke ab. Ein einzelnes Individuum lief 10- oder 20mal; die rund 900 Einzelmessungen wurden dann zur Mittelwertskurve Abb. 3b zusammengefaßt, wobei die Einzelwerte allerdings ziemlich stark streuten.

Der Kurvenverlauf läßt sich mit dem der Abb. 3a vergleichen; die Laufgeschwindigkeit ist im natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel um 19 Uhr mit 6,6 cm/sec am höchsten, verringert sich gegen Mitternacht und erreicht um 5 Uhr mit 5,4 cm/sec ein zweites Maximum, dem um 7 Uhr ein Minimum mit 3,5 cm/sec folgt. Die geringen Abweichungen im Verlauf der beiden Kurven Abb. 3a und b dürften durch die relativ unnatürlichen Versuchsbedingungen im Laufversuch bedingt sein; man mußte die Tiere immer wieder einfangen und laufen lassen. Trotzdem weist der Kurvenverlauf bemerkenswerte Übereinstimmungen auf: offenbar treten in beiden Fällen während der Dunkelphase zwei Maxima auf.

d) Aktivität auf der Wasseroberfläche. Wie oben S. 293 erläutert, wurden 1—4 Tiere in die Versuchsschale gesetzt; entweder nur Männchen oder nur Weibchen. Die ersten Versuche liefen im natürlichen Hell-Dunkel-Wechsel; später gab ich am Tage von 9—18 Uhr zusätzlich diffuses Licht von etwa 250 lx. In der Versuchsschale diente ein etwa rechteckiger Stein, der etwas aus dem Wasser herausragte, als Unterschlupf und „Ankerplatz“; doch zeigte sich später, daß *Velia* anscheinend ebenso gut auch auf dem Wasser bewegungslos ruhen können.

Wie die Mittelwertskurve Abb. 3c zeigt, weist die Aktivität wiederum ein Hauptmaximum um 19 Uhr auf, während die Minima bei 24 Uhr und 11—12 Uhr liegen. Außerdem erscheinen mehrere kleinere Nebenmaxima zwischen 2—4 Uhr und 6—8 Uhr; diese prägen sich wegen der zeitlichen Unterschiede weniger aus.

Die 3 Kurven Abb. 3a—c lassen, obwohl die Registriermethoden verschieden waren, die wesentlichen Merkmale der Aktivitätsperiodik von *Velia* bereits klar erkennen: Wasserläufer sind nacht- bzw. dämmerungsaktive Tiere; ihr Aktivitätsverlauf weist 2 Gipfel auf: ein Hauptmaximum während und nach der abendlichen Dämmerung und ein Neben-

maximum zur Zeit der Morgendämmerung. Dazwischen liegt jeweils ein mehr oder weniger ausgeprägtes Minimum.

Um die Zeitgeber dieser Periodik näher kennenzulernen, hielt ich Velien im Kunsttag von 9 Std Hell- und 15 Std Dunkelzeit bei konstanter Temperatur von 15°C in einer schall- und erschütterungsfreien Temperatorkammer. Die Beleuchtungsintensität betrug 50 lx. Abb. 4 zeigt, daß die Einzeltiere starke individuelle Unterschiede in der Form und in der Amplitude der Aktivitätsperiodik aufweisen. Sie sind wahrscheinlich ebenso durch nichtkontrollierbare innere Faktoren bedingt, wie auch durch die S. 294 erörterten Grenzen der Registriermethode. Man könnte unter diesen Umständen bezweifeln, ob es einen Sinn hat, Mittelwertskurven zu bilden, wenn die 3fache mittlere Streuung des Mittelwertes σ_m im Grenzfall bis zu 27% nach oben und unten betragen kann (Abb. 4). Trotz dieser Bedenken erlaubte die Mittelwertbildung, wie weiter unten gezeigt werden soll, reproduzierbare Befunde und Vergleiche.

So zeigt die Mittelwertskurve von 10 Tieren (Abb. 4, unten), daß der Hell-Dunkel-Wechsel als Zeitgeber die Aktivität entscheidend beeinflusst: sie ist am stärksten am Anfang der Dunkelphase und der Hellphase; das eine Maximum ist steil, das andere flacher. Alle kleineren Maxima und Minima zwischen den Phasengrenzen treten dagegen regellos zu verschiedenen Uhrzeiten auf.

e) **Aktivität der Larven.** Im Freiland beobachtet man die jüngsten Larvenstadien meist auf ruhigem Wasser zwischen Grashalmen und anderem Bewuchs. Die älteren sind ebenfalls auf ruhigen, jedoch offenen Stellen des Gewässers anzutreffen, häufig sogar im Sonnenlicht auf relativ warmem Wasser. Im 2.—4. der insgesamt 5 Larvenstadien ist die Tagesaktivität tatsächlich höher als bei den Imagines; die einzelnen Stadien unterschieden sich jedoch nicht wesentlich voneinander, so daß

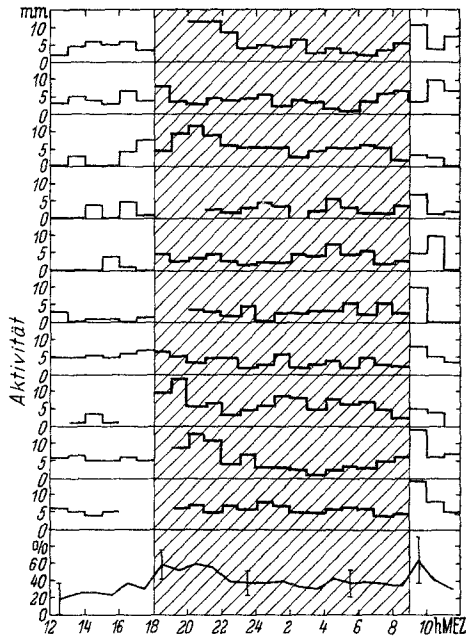


Abb. 4. 1—10. Einzelkurven der Aktivität im 9:15stündigen Kunsttag und ihre Mittelwertskurve. Beleuchtung 50 lx. Ordinate: Aktivität in Millimeter Schwärzung pro Stunde; Abszisse: Uhrzeit (28. 1.—9. 2. 59)

man die Werte aller zu einer Mittelwertskurve (Abb. 5) zusammenfassen kann. Ihr Verlauf stimmt zum Teil mit dem der Erwachsenen überein; so treten die beiden Maxima auch hier zu Beginn der Dunkel- und Hellphasen auf; das Nachtminimum ist jedoch in die Morgenstunden verschoben, das Morgenmaximum ist ausgedehnter, während das darauffolgende Tagesminimum infolge der erhöhten Aktivität kaum erscheint.

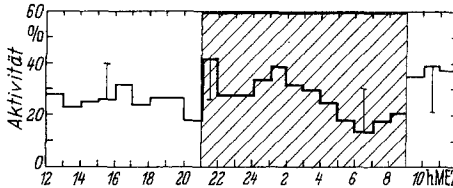


Abb. 5. Aktivität der Larven (2.—4. Stadium) im 12:12 Std-Kunsttag. Beleuchtung 250 lx. Mittelwerte von 16 Einzelkurven (Juni 1959). Ordinate: Aktivität in Prozent der höchstmöglichen; Abszisse: Uhrzeit

Soweit bekannt, verhalten sich auch andere hemimetabole Insekten ähnlich; KALMUS (1938) fand bei Larven von *Carausius morosus* weniger ausgeprägte Aktivitätsunterschiede als bei Imagines; nach

EIDMANN (1956) sind die Larven vor allem am Tage aktiver als Erwachsene, deren Nachtaktivität stärker ist. Im übrigen jedoch stimmte auch hier der Aktivitätsverlauf von Larven und Imagines in vielen Merkmalen überein.

2. Einfluß der Außenfaktoren

a) **Verschiedene Hell-Dunkel-Zeiten.** Wohl bei allen bisher geprüften Tieren hängt der Aktivitätsverlauf in unseren geographischen Breiten von der jahreszeitlich bedingten Tages- und Nachtlänge ab. So bot ich Hell-Dunkel-Zeiten von 9:15, 12:12 und 15:9 Std. Die daraus ermittelten 3 Kurven (Abb. 6a—c) glättete ich über 3 Werte, um die Hauptschwingungen besser darzustellen; dadurch erscheinen allerdings die Werte vor den Hell-Dunkel-Wechseln etwas zu hoch.

In allen 3 Fällen tritt das Abendmaximum unabhängig von der Ortszeit zu Beginn der Dunkelphase ein; dies bestätigte sich auch in allen späteren Versuchen. Das morgendliche Maximum hält dagegen anscheinend ein Intervall von 11—12 Std nach dem Abendmaximum ein; in Kurve *a* erscheint es erst in der Hellphase um 8 Uhr, in *b* fällt es genau mit dem Dunkel-Hell-Wechsel zusammen, in *c* entspricht ihm wahrscheinlich das kleine Maximum zwischen 4—5 Uhr, doch läßt es sich statistisch nicht gegen die anderen Werte sichern. Die Unabhängigkeit des Morgenmaximums vom Dunkel-Hell-Wechsel zeigte sich später auch bei Versuchen im Dauerdunkel (vgl. weiter unten, S. 309). Neben dieser anscheinend inneren Beziehung zwischen dem abendlichen Hauptmaximum und dem morgendlichen Nebenmaximum wirkt aber wohl auch der Beleuchtungsbeginn; dieser „Licht-Ein-Effekt“ macht sich vor allem in *c* bemerkbar. Auf diesen Effekt soll erst weiter unten näher eingegangen werden (vgl. S. 318). Das Minimum der Tages- und Nachtaktivität liegt ungefähr in der Mitte zwischen den beiden Maxima, außer bei *a*, wo das Nachtminimum um 1—2 Std verspätet eintritt.

b) Einfluß der Temperatur.

Ich registrierte die Aktivität von Einzeltieren in der Klimakammer bei 5°, 15°, 25° und 30° C und mittelte für jede Temperatur 10 Einzelkurven. Die Hellphase dauerte von 9—18 Uhr bei einer Beleuchtungsintensität von 50 lx.

Der Aktivitätsverlauf bei 5° C (Abb. 7) weist die schon bekannten Maxima nach 18 Uhr und 9 Uhr auf. Besonders das Nachtminimum ist sehr ausgedehnt; das Tagesminimum liegt zwischen 12—13 Uhr. Bei 15° C sind die tageszeitlichen Aktivitätsunterschiede besonders stark ausgeprägt: das 18 Uhr-Maximum erreicht 58%, das 9 Uhr-Maximum sogar 64% der höchstmöglichen Aktivität gegenüber 19% um 12 Uhr und 30% um 3 Uhr. Bei 25° erniedrigt sich die Aktivität in den Morgen- und Abendstunden und erhöht sich dafür in den Nacht- und Mittagsstunden, so daß insgesamt ihr Verlauf ausgeglichener ist. Dennoch bleibt auch hier der Einfluß des Hell-Dunkel-Wechsels durchaus bestehen, obwohl sich die Temperaturwirkung stärker geltend macht. Bei 30° C endlich steigt die Aktivität überall stark an; die Werte schwanken nur noch im Bereich zwischen 60—90%; auch hier ist jedoch noch ein Licht-aus- bzw. -an-Maximum erkennbar. Ob

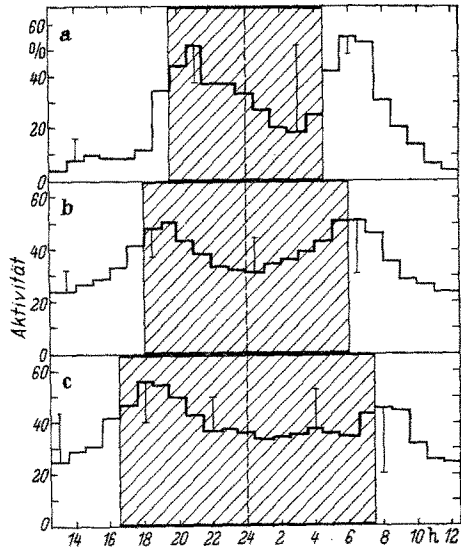


Abb. 6a—c. Aktivität bei Hell-Dunkel-Zeiten von a 15:9 Std; b 12:12 Std; c 9:15 Std im Kunsttag. Zur besseren Übersicht wurden die geglätteten Mittelwertkurven um 1—2 Std gegenüber der MEZ verschoben

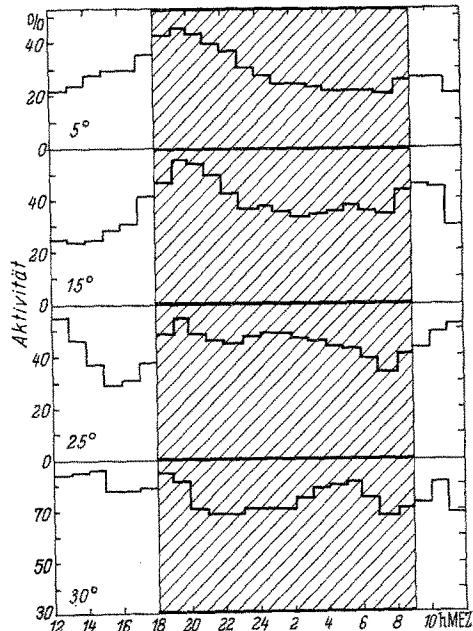


Abb. 7. Aktivität bei verschiedenen Temperaturen im 9:15 Std-Kunsttag. Geglättete Mittelwertkurven von je 10 Einzelkurven; bei 30° von 3 Einzelkurven (29.1.—16.3.59)

das Maximum zwischen 4 und 6 Uhr dem vermutlich endogenen zweiten Gipfel entspricht (vgl. Abb.6c), ist fraglich. Im ganzen zeigte sich jedenfalls, daß die verschiedenen Temperaturen die Grundformen des vom Hell-Dunkel-Wechsel gesteuerten Aktivitätsverlaufes wenig verändern. Eine Erhöhung der Temperatur bewirkt lediglich einen stärkeren Ausgleich der Aktivitäts-

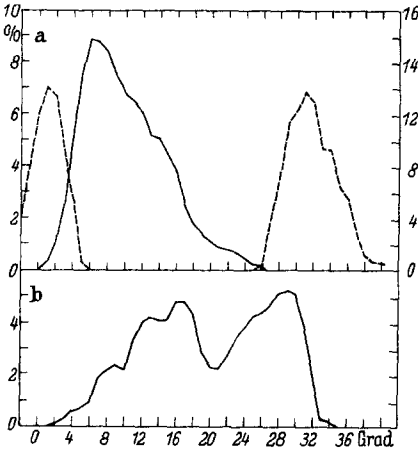


Abb. 8. a Temperaturoptimum und Schreckreaktionen von *Velia currens* F. Linke Ordinate: Prozente der Tiere (—) je Grad C der Abszisse; Mittelwertskurve aus 1000 Einzelwerten von 30 Tieren. Rechte Ordinate: Anzahl der Schreckreaktionen (---) zum kalten und zum heißen Bereich (Januar—Februar 1958); b Temperaturoptimum von *Gerris lacustris* L. Mittelwertskurve aus 400 Einzelwerten (Mai 1958)

keren Ausgleich der Aktivitätsunterschiede, die bei 30° am kleinsten sind.

c) **Temperaturoptimum und Aktivitätsverlauf; ökologische Vergleiche.** Um den Zusammenhang zwischen Temperatureinfluß, Aktivitätsverlauf und allgemeinen ökologischen Bedingungen näher kennenzulernen, untersuchte ich vergleichend das Temperaturoptimum und die Aktivität von *Velia currens* F. und von Vertretern der nah verwandten Gattung *Gerris*, die gelegentlich im selben Biotop vorkommt. Die geprüften Arten *Gerris lacustris* L., *G. gibbifera* SCHUM. und *G. najas* DE GEER sind im allgemeinen auf größeren Wasserläufen oder Teichen

anzutreffen. Ihr Vorkommen kann sich jedoch mit dem der Velien, die meist kleinere, schnell fließende Gewässer bevorzugen, überschneiden.

Die Vorzugstemperaturen. Als Temperaturorgel diente eine 85 cm × 35 cm große Metallschiene, auf der eine cm-Einteilung eingeritzt war. Die umgebogenen Enden tauchten auf der einen Seite in ein Gefäß mit festen Kohlendäurestückchen, auf der anderen in kochendes Wasser. Längs der Schiene stieg die Temperatur ungefähr linear an, bei längerer Versuchsdauer für je 2 cm um 1° C. Die ganze Apparatur war mit Glasscheiben überdeckt; am warmen und kalten Ende befand sich je ein Schälchen mit Siliciumgel, um die Feuchtigkeit einigermaßen gleichmäßig zu halten, sowie je ein Bodenthermometer. Diese einfache Methode bewährte sich trotz mancher Mängel; die auf dem Trockenen laufenden Tiere richten sich augenscheinlich vorwiegend nach der Bodentemperatur, sie betasten die Lauffläche oft mit den Antennen. Amputierte man nach und nach die Antennenglieder, so verschob sich die Grenze der Schreckreaktionen stärker zum heißen bzw. kalten Ende hin. Zur Bestimmung des Optimums setzte ich jeweils 5—10 Tiere in die Apparatur und bestimmte alle 3 min den Ort der ruhenden Tiere; laufende wurden nicht registriert, doch reizte ich längere Zeit an einem Platz sitzende Tiere leicht mit einem Pinsel, um sie zum Laufen anzuregen, ebenso solche, die in zu heiße oder zu kalte Bereiche gerieten.

Abb. 8a belegt, daß *Velien* Temperaturen zwischen 4—16° C eindeutig bevorzugen; die Verteilungskurve steigt steil von 0° auf 6° C an und fällt langsam zum wärmeren Ende hin ab. Vergleicht man damit die Häufigkeit der Schreckreaktionen (HERTER 1924), die die Tiere in bestimmten Temperaturbereichen zeigten (Abb. 8a, unterbrochene Linie), so zeigt sich, daß ihr Maximum im warmen Gebiet bei 30—32° C, im kalten aber bei 1—2° C liegt. Im „Toleranzbereich“ zwischen diesen beiden Extremen liegt, wie erwartet, das Temperatur-optimum.

Die Verteilungskurve von *Gerris lacustris* L. (Abb. 8b) verläuft ganz anders; sie weist 2 Maxima auf, nämlich bei 16—17° C und 28—30° C. Der bevorzugte Temperaturbereich ist ausgedehnter als bei *Velia*, er reicht von 12—31° C. Offenbar ist *Gerris* weit weniger als *Velia* an einen bestimmten Temperaturbereich gebunden. *Gerris lacustris* L. kommt tatsächlich sowohl auf wärmeren stehenden Gewässern, als auch auf kälteren Bächen vor.

Die Aktivität der *Gerris*arten.

In Abb. 9a sind die mit der gleichen Methode wie bei *Velien* gewonnenen Aktivitätswerte von *Gerris lacustris* L. dargestellt. Hier zeigt sich weder in den Einzelkurven noch in der Mittelwertskurve eine Abhängigkeit vom Hell-Dunkel-Wechsel oder von der Beleuchtung. Die Einzelkurven streuen allerdings noch stärker als bei *Velien* und die Mittelwertskurve verläuft daher ohne ausgeprägte Maxima und Minima. Vergleicht man jedoch die Einzelkurven genauer, so finden sich häufig Maxima zwischen 12—15 Uhr, 0—3 Uhr oder 3—6 Uhr; Aktivitätsminima können zwischen 21—24 Uhr und 9—12 Uhr liegen. *Gerris lacustris* L. kann also sowohl am Tage als auch in der Nacht aktiv sein. STEINIGER (1933) beobachtete dagegen nachts bei *Gerriden* nur selten Bewegungen.

Die Aktivität von *Gerris lacustris* L. hängt also weit weniger als bei *Velien* von den Hell-Dunkel-Phasen und von der Temperatur ab. *Velien*

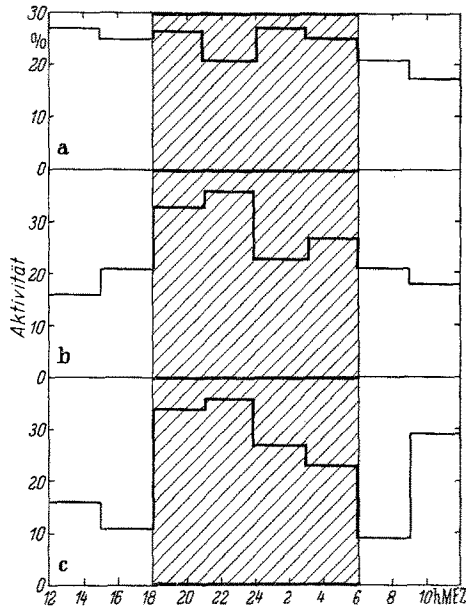


Abb. 9. a Aktivität von *Gerris lacustris* L. in einem 12:12 Std.-Kunsttag. Mittelwerte aus 13 Einzelkurven (Mai 1958); b Aktivität von *Gerris gibbifera* SCHUM. Mittelwerte aus 7 Einzelkurven (Mai 1958). c Aktivität von *Gerris noxas* DE GEEF. Mittelwerte aus 5 Einzelkurven (Oktober 1958)

sind dagegen nachtaktiv, was gut zu ihrem scharf begrenzten Optimum bei tieferen Temperaturen paßt. Die unterschiedliche Aktivitätsverteilung und die verschiedenen Temperatur-Optima sorgen wohl dafür, daß die beiden verwandten, auf die gleichen Beutetiere angewiesenen Gattungen nebeneinander im gleichen Biotop bestehen können. Eine ähnliche physiologische Abgrenzung hatte PARK (1940) bei der nächtlichen Aktivität und Ökologie waldbewohnender Tiere vermutet. Bei *Velia* und *Gerris* sorgt außerdem auch die Beschaffenheit des Gewässers für eine räumliche Trennung der beiden Gattungen.

Gerris gibbifera SCHUM., die ich selten mit *Velia* vergesellschaftet fand, ist dagegen vorwiegend nachtaktiv (Abb. 9b). Bei *Gerris najas* DE GEER, eine der großen Gerrisarten, findet sich je ein Maximum zur Nachtzeit und am Tage (Abb. 9c).

Die Befunde zu *Gerris lacustris* L. stimmen gut mit den Beobachtungen von STEINIGER (1933) überein, der bei dieser Art ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen der Auslösung und Dauer der Katalepsie und dem Tag-Nacht-Wechsel feststellen konnte. Dagegen besteht eine solche Abhängigkeit bei *Dixippus morosus* L. (EIDMANN 1955; STEINIGER 1933), deren Aktivitätsverlauf mit dem von *Velia* gut vergleichbar ist.

d) Der Einfluß der Lichtintensität. Aus den bisherigen Befunden geht nicht hervor, ob *Velia* ein Dämmerungs- bzw. ein Nachttier ist oder vielleicht einen bestimmten Intensitätsbereich der absoluten Dunkelheit vorzieht. Auch ist zu fragen, ob die Aktivitätsunterschiede am Tage und in der Nacht auf absoluten oder relativen Helligkeitsdifferenzen beruhen bzw. welchen Schwellenwert die Intensitätsverminderung haben muß, um ein abendliches Maximum hervorzurufen.

Ich hielt die Tiere im normalen 12:12 Std-Kunsttag bei einer Beleuchtungsintensität von 50 lx. 1—2 Std vor dem Ausschalten der Lampe verringerte ich die Beleuchtungsintensität durch Wegrücken der Lichtquelle um bestimmte Beträge oder durch einen Schiebewiderstand und las später im Aktogramm ab, wie sich die Intensitätsverminderung ausgewirkt hatte. Dabei wertete ich nur den unmittelbar auf die Intensitätsveränderung folgenden Aktivitätsschub aus.

Erniedrigt man die Intensität von 50 auf 2—5 lx (Abb. 10), so reagieren die Tiere mit einem deutlichen, allerdings kurzen Aktivitätsschub; 1—2 Std später wiederholt er sich nach totaler Verdunkelung, dauert dann aber länger. Verdunkelt man um einen geringeren Betrag, z. B. von 50 auf 20 oder 30 lx, dann bleibt das Ergebnis ungefähr gleich; beträgt aber der Unterschied nur 10 lx, so bleibt die Reaktion aus oder wird undeutlich. Der „Aus-Effekt“ läßt sich also in Grenzen auch durch Intensitätsverminderung auslösen; quantitative Beziehungen zwischen dem Ausmaß der Beschattung und der Stärke des Effektes ließen sich jedoch nicht ermitteln. Auch im Freiland dürfte ein überschwelliger Intensitätsabfall in der Abenddämmerung bereits ausreichen; vermutlich stellt sich das Abendmaximum der Aktivität mit zunehmender

Dunkelheit allmählich ein. Man kann daher Velien den dämmerungs- und nachtaktiven Tieren zurechnen.

Ähnlich wie bei der Orientierungsperiodik der Velien (EMEIS 1959) kommt es auch beim Aktivitätsverlauf auf *relative* Helligkeitsunterschiede zwischen den beiden Phasen an; bietet man als Tagesintensität 50 lx, in der Nacht 3 lx, danach am Tage 3 lx und zur Nachtzeit völlige Dunkelheit, so stimmt der Aktivitätsverlauf, wie Abb. 11 zeigt, in beiden Fällen weitgehend überein. Vermutlich dürfte dabei auch der Adaptationszustand des Auges eine Rolle spielen.

e) Inversion der Hell-Dunkel-Phasen. Die Aktivität der Versuchstiere wurde zuerst im Kunsttag von 15 Std hell zu 9 Std dunkel registriert, da die Versuche im Juni stattfanden. In der ersten Versuchsreihe verlängerte ich die D-Phase um 12 Std und bot anschließend den inversen Tag mit den gleichen Hell-Dunkelzeiten; in der zweiten Versuchsreihe verlängerte ich die H-Phase um 12 Std; in der dritten unterbrach ich die lange Dunkel- bzw. Hellphase durch je eine Hell- bzw. Dunkelzeit von 3 Std.

Wie Abb. 12 zeigt, trat in der ersten Versuchsreihe zu Beginn der langen D-Phase zunächst das normale hohe Abendmaximum auf, danach ein zweites zwischen 6—9 Uhr, das dem normalen Morgenmaximum entspricht. Die erste inverse Hellphase beginnt mit sehr niedriger Aktivität, die dann aber schnell zu einem Gipfel um 24 Uhr ansteigt. Nach Verdunkelung um 9 Uhr tritt trotzdem noch ein hohes Lichtaus-Maximum auf, das bis zum Anfang der nächsten Hell-Phase

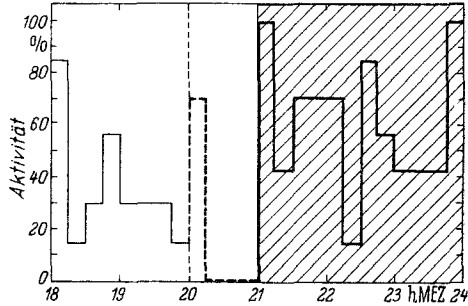


Abb. 10. Aktivität im 12:12 Std-Kunsttag. Um 20 Uhr wird die Beleuchtungsintensität von 50 auf 2—5 lx vermindert, um 21 Uhr wird vollständig verdunkelt (6./7. 7. 59)

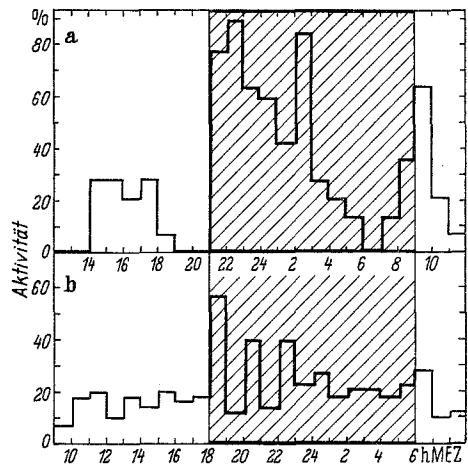


Abb. 11. a Aktivität im 12:12 Std-Kunsttag bei einem Tag-Nacht-Lichtverhältnis von 50:3 lx (Einzelkurve 18./19. 9. 59); b Aktivität im 12:12 Std-Kunsttag bei einem Tag-Nacht-Lichtverhältnis von 3:0 lx (Einzelkurve 12./13. 9. 59)

wieder abklingt. In dieser erscheint nach 24 Std nur noch ein kleines Maximum; in der nachfolgenden inversen D-Phase erhöht sich die Aktivität abermals. Nimmt man 6 Uhr der verlängerten Dunkelphase als den Beginn der Inversion an, so hat sich der Aktivitätsrhythmus schon nach 15 Std merklich umgestellt; das frühere Abendmaximum ist um 3 Std verschoben und kleiner als sonst. Nach 39 Std ist die Anpassung noch deutlicher, nach 51 Std vollkommen; während dieser Zeit verschwindet das ursprüngliche Abendmaximum nach und nach.

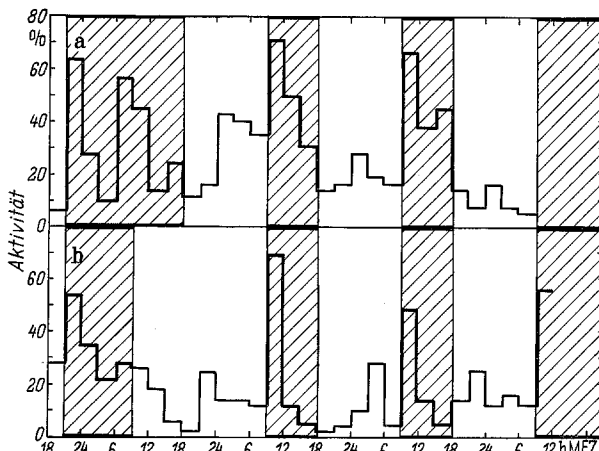


Abb. 12. a Aktivität nach Inversion des 15:9 Std-Kunsttages durch Verlängerung der Dunkelphase. (Einzelkurve 17.—21. 6. 58); b Ebenso durch Verlängerung der Hellphase (Einzelkurve 1.—5. 7. 58)

Verlängert man zu Beginn der Inversion die Hellphase (Abb. 12b), so erscheint um 21 Uhr ein kleines Maximum, das dem Licht-aus-Maximum im normalen Phasenwechsel entspricht. Die erste inverse D-Phase um 9 Uhr beginnt mit einem starken Maximum, das rasch abklingt. In der darauffolgenden Hellzeit erscheint wieder zwischen 3—6 Uhr ein kleineres Maximum vor dem inversen Licht-aus-Gipfel um 9 Uhr. Schließlich setzt sich die neue Rhythmik durch, und nach dem dritten Durchgang ist die Tagesaktivität nur noch gering. Auch hier beginnt die Anpassung an den verkehrten Tag praktisch sofort; nach etwa 52 Std ist sie vollkommen.

Die dritte Versuchsreihe brachte gegenüber den oben geschilderten keine wesentlichen Unterschiede; die vollständige Inversion verlief etwas rascher.

Nach ASCHOFF (1958) beträgt die Inversionszeit für die meisten Rhythmen im Mittel 3,8—8,5 Tage, *Velia* brauchte nach BRUKOW u. BUSCH (1957) für die Umstimmung der Orientierungsrhythmik 36—54 Std, wobei die endgültige Inversion nach 54 Std eintrat. Die für die Aktivität gefundenen Umstimmungszeiten von 51—52 Std stimmen damit gut überein und bestätigen die starke Außenbedingtheit der Velienrhythmik.

f) **Einfluß verschiedener Hell-Dunkel-Zeiten. 8:8 Std.** Die einzelnen Hell-Dunkel-Phasen lagen in der Zeit von 2—10 Uhr, 10—18 Uhr und 18—2 Uhr; die Hell- bzw. Dunkel-Phasen wiederholten sich alle zur

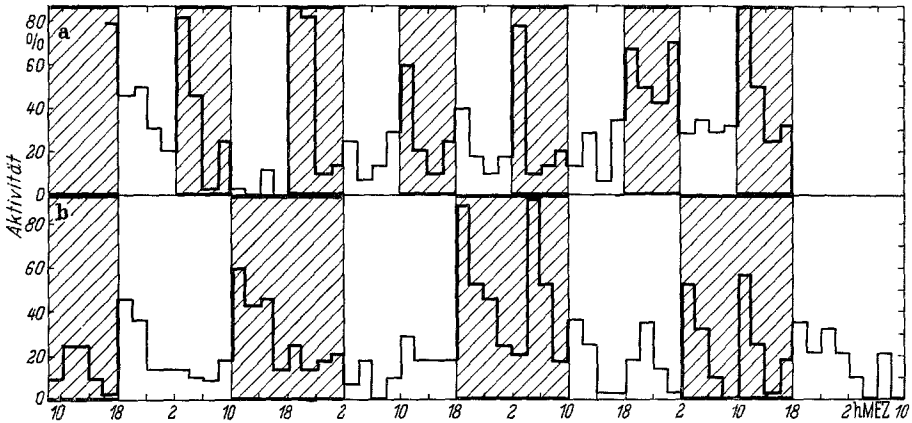


Abb. 13. a Aktivität im 8stündigen Phasenwechsel. Einzelkurve 2.—6. 2. 59).
 b Aktivität im 16stündigen Phasenwechsel. Einzelkurve 7.—12. 3. 59)

gleichen Uhrzeit. Der Versuch begann meist um 10 Uhr zu Anfang einer Hell-Phase und dauerte mehrere Tage bis zu sieben, stets mit einem Einzeltier. Die Temperatur schwankte in einigen Versuchen um wenige Grade (3—4° C) gemäß dem Temperaturgang des Versuchsraumes. Die Beleuchtungsintensität betrug in den Sommerversuchen etwa 250 lx, in den Frühjahrsversuchen 200 lx.

Wie Abb. 13a als Beispiel für eine Einzelkurve zeigt, sind von Anfang an die Dunkelmaxima höher als die der Hellzeiten, unabhängig davon, ob die Verdunkelung in die Zeit des natürlichen Hell-Dunkel-Wechsels fällt oder nicht. Dies ist vom ersten bis zum letzten 8 Std-Phasenwechsel der Fall; nichts deutet darauf hin, daß die Tiere sich erst allmählich an den neuen Rhythmus anpassen. Nicht ganz so regelmäßig folgen die Licht-an-Maxima aufeinander: am stärksten prägen sie sich aus, wenn die Hellphase um 8 Uhr beginnt, d. h. zur Zeit des „natürlichen“ Abendmaximums. Verhältnismäßig klein sind sie, wenn die Hellzeit um 2 Uhr oder um 10 Uhr beginnt. Dasselbe zeigt sich auch in der Mittelwertskurve (Abb. 14).

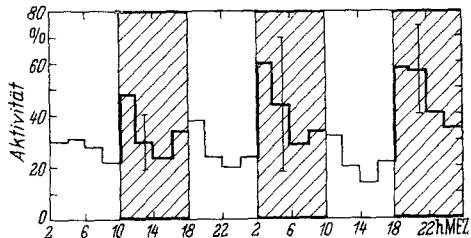


Abb. 14. Aktivität im 8stündigen Phasenwechsel. Mittelwerte aus 17 Einzelkurven (Juli—August 1958, März 1959)

Dies ist vom ersten bis zum letzten 8 Std-Phasenwechsel der Fall; nichts deutet darauf hin, daß die Tiere sich erst allmählich an den neuen Rhythmus anpassen. Nicht ganz so regelmäßig folgen die Licht-an-Maxima aufeinander: am stärksten prägen sie sich aus, wenn die Hellphase um 8 Uhr beginnt, d. h. zur Zeit des „natürlichen“ Abendmaximums. Verhältnismäßig klein sind sie, wenn die Hellzeit um 2 Uhr oder um 10 Uhr beginnt. Dasselbe zeigt sich auch in der Mittelwertskurve (Abb. 14).

So scheint also im 8stündigen Phasenwechsel eine endogene Komponente des Aktivitätsrhythmus mitzuwirken, die die neuen Maxima und Minima im Sinne des „natürlichen“ 24stündigen Aktivitätsverlaufes beeinflußt. Die Möglichkeit, daß nicht alle Zeitgeber ausgeschaltet waren, glaube ich ausschließen zu können.

16:16 Std. Die Hell- bzw. Dunkelzeiten liegen jetzt von 18—10 Uhr, 10—2 Uhr und 2—18 Uhr und wiederholen sich alle 4 Tage. Im übrigen gelten die gleichen Bedingungen wie oben; auch hier soll eine Einzelkurve als Beispiel dienen (Abb. 13b). Ebenso wie im 8 Std-Wechsel sind die Maxima bei Verdunkelung stets höher als in jeder Hellphase; wenn die D-Phase um 18 Uhr beginnt, ist das Maximum besonders ausgeprägt. Auch während der Hellzeit erhöht sich die Aktivität um 18 Uhr, sogar auch dann, wenn kein Dunkel-Hell-Wechsel voranging. Auch dies spricht für das Fortbestehen eines endogenen Rhythmus, der sich gegen die starke Wirkung des Außenfaktors durchsetzt.

6:6 Std. Es wurden 2 Versuchsreihen durchgeführt; in der ersten dauerte die Dunkelperiode von 6—12 Uhr und von 18—24 Uhr; in der zweiten von 0—6 Uhr und von 12—18 Uhr. Die Versuche der ersten Reihe begannen meist um 18 Uhr, die der zweiten meist um 12 Uhr, doch wurde die erste 6:6 Std-Periode bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da sie häufig zu hohe Aktivitätswerte ergab. Die Beleuchtung war im ersten Fall 500 lx, im zweiten etwa 250 lx.

Auch hier sind die Einzelkurven keineswegs einheitlich; es gibt Tiere, die eine nahezu ideale 6:6 Std-Rhythmik zeigen, während andere dem neuen Rhythmus nur schwach folgen. In der ersten Versuchsreihe (Abb. 15a) liegen die Dunkelmaxima um 18 Uhr bzw. 6 Uhr; die Lichtan-Maxima sind zwar an sich niedrig, doch von den übrigen Werten der Hellphase gut zu unterscheiden. In den Versuchen der zweiten Reihe (Abb. 15b) liegen die Dunkelmaxima entsprechend der verschobenen Dunkelphase um 12 Uhr und 24 Uhr; im übrigen verläuft die Aktivität ähnlich wie in Abb. 15a.

In beiden Fällen paßt sich also der Aktivitätsverlauf dem 6 Std-Phasenwechsel sehr gut an; bei den Einzelversuchen war die Umstellung schon in der ersten Periode zu erkennen. Diesem Wechsel folgen die Veliien sogar besser als dem 8stündigen, vermutlich weil er dem normalen diphasischen Ablauf besser entspricht und keine Interferenzen mit dem 24 Std-Rhythmus aufweist (vgl. BÜNNING 1958). Eine merkliche Amplitudenverringering der Dunkelmaxima, wie sie bei Annahme eines Kipp-schwingungssystemes zu fordern wäre, war jedoch noch nicht festzustellen; daher prüfte ich den Einfluß noch kürzerer Hell-Dunkel-Wechsel.

4:4 Std. Die Dunkelzeiten lagen von 4—8 Uhr, 12—16 Uhr und 20—24 Uhr; die Versuche begannen meist um 20 Uhr. Es wurden jeweils 1—2 Tiere registriert bei einer Beleuchtung von 500 lx.

Die Einzelkurven waren wiederum uneinheitlich; in einigen war die Umstellung fast vollkommen, in anderen kaum zu erkennen. In einem Versuch vom 20. bis 23. 2. 59 waren z. B. die Dunkelmaxima nach 4, 12 und 20 Uhr während 56 Std ungefähr gleich hoch, und nur der ausgedehntere Gipfel des 20 Uhr-Maximums ließ auf einen fortlaufenden endogenen 24stündigen Rhythmus schließen. Dieser prägt sich in anderen Kurven ganz deutlich aus; zuweilen trat nur das 20 Uhr-Maximum auf, während das 12 Uhr-Maximum fast völlig verschwand. Die Mittelwertskurve (Abb. 15c) läßt sich daher als eine normale 24stündige Aktivitätskurve auffassen, der sich eine 4:4stündige Periodik überlagert; das 20 Uhr-Maximum dominiert eindeutig, und auch die Verteilung der Hellminima paßt gut dazu: das Minimum zwischen 3 und 4 Uhr ist am schwächsten ausgeprägt, jenes zwischen 11—12 Uhr am stärksten. Licht-ein-Effekte treten überhaupt nicht mehr auf, aber auch die auf die vorangegangene Hellphase bezogene Amplitude des Licht-aus-Effekts verringert sich deutlich.

Die Aktivitätsrhythmik von *Velien* läßt sich also ebenso rasch auf andere, von normalen abweichende Hell-Dunkel-Rhythmen umstellen, wie ihre Orientierungsrhythmik (BIRUKOW u. BUSCH 1957). Dort lag die Grenze wohl bei 5:5 Std, denn in diesem Rhythmus wechselten die Tiere nicht mehr zwischen Rechts- und Linkswinkeln ab. Ebenso verläuft auch der 4:4 Std-Aktivitätsrhythmus nicht mehr „diphasisch“, d. h. mit Licht-aus- und Licht-an-Effekten, sondern „monophasisch“, d. h. allein mit Dunkelmaxima. In allen Fällen tritt aber die Umstellung auf den neuen Rhythmus praktisch sofort ein und erlischt ebenso rasch unter konstanten Bedingungen. Dies spricht für eine direkte Wirkung des Außenfaktors, während die endogene Komponente hiervon unbeeinflusst bleibt; ihr Einfluß macht sich besonders bei kurzen Hell-Dunkel-Wechseln bemerkbar. Immerhin ist eine so starke Modulierbarkeit der Aktivitätsperiodik durch äußere Zeitgeber nicht allzu häufig.

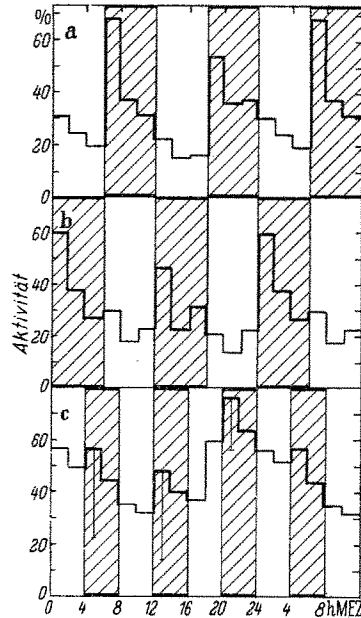


Abb. 15. a Aktivität im 6stündigen Phasenwechsel. Mittelwerte von 11 Einzelkurven (Januar 1959), b Ebenso; gegenüber a um 6 Std verschoben. Mittelwerte von 18 Einzelkurven (September/Oktober 1958), c Aktivität im 4stündigen Phasenwechsel. Mittelwerte von 15 Einzelkurven (Februar 1959). Zur Verdeutlichung des Ablaufes wurden die Aktivitätswerte zwischen 0—12 Uhr zweimal dargestellt

Eine vorwiegend außenbedingte Rhythmik wird für Affen (Rhesus und Mantel-pavian) angegeben (STSCHERBAKOWA 1954); die Umstellung auf 6:6 Std soll bei der Aktivität 3 Tage, bei der Körpertemperatur 3—8 Tage dauern. Bemerkenswert ist, daß auch die Rückumstellung auf Normalbedingungen bis zu 2 Tagen dauerte; der Außenfaktor muß also hier einen inneren Mechanismus nachhaltig verändert haben. Im übrigen scheint jedoch auch bei diesen Versuchen, wie aus den Kurven der Körpertemperatur hervorgeht, ein 24 Std-Rhythmus fortzubestehen, den der neue Rhythmus lediglich moduliert.

Für Insekten konnte CLOUDSLEY-THOMPSON (1956) einen starken Einfluß äußerer Faktoren bei dem Carabiden *Anthea venator* nachweisen, der seine Aktivität rasch an einen 9:9 Std-Rhythmus anpaßte; zum Teil erfolgreich war auch BROWMAN (1952) bei Umstimmungen von Ratten auf einen 8:8 Std-Rhythmus. SCHALLEK (1942) konnte bei *Cambarus* sogar einen 4:4 Std-Aktivitätsrhythmus induzieren, dem jedoch ebenfalls ein 24 Std-Rhythmus überlagert war.

In manchen Fällen beobachtete man bei den verkürzten Rhythmen abnormes oder inverses Verhalten, wie es *Velia* gelegentlich auch zeigte. Bei Tauben (SCHMIDT-KOENIG 1958) bewirkt ein 10:10stündiger Phasenwechsel nach 3 Tagen Umkehr der Rollen beider Partner während der periodischen Brutablösung; das Männchen brütet über Nacht, das Weibchen am Tage. Offenbar spielt auch hier der 24 Std-Rhythmus noch mit, denn die Anpassung an die neue Frequenz bleibt unvollkommen. *Euglena* (POHL 1948) ist normalerweise während des Tages am stärksten photopositiv; im 8:8 Std-Tag erscheint dieses Maximum stets kurz nach der Verdunkelung. KLEITMAN (1940) erhielt ebenfalls einen inversen Rhythmus, wenn er *Ligia baudiniana* einen 10:8 Std-Rhythmus bot: die Konzentration des Pigmentes tritt dann nicht wie gewöhnlich während der Dunkelheit, sondern zur Hellzeit ein. Ähnliches berichtet auch CLOUDSLEY-THOMPSON (1953) von *Periplaneta*, deren Aktivität durch einen 15:3 Std-Hell-Dunkel-Wechsel aus der Dunkel- in die Hell-Phase verschoben wird.

Diesen Ergebnissen stehen andere gegenüber, in denen der endogene 24 Std-Rhythmus dominiert und nur wenig durch äußere Einflüsse zu verändern ist. So fanden BROWN u. WEBB (1949) bei dem Farbwechsel von *Uca*, daß durch einen 6:6 Std-Phasenwechsel nur die Kontraktionsphase der Melanophoren um 6 Std verschoben und unter konstanten Bedingungen der alte Rhythmus rasch wiederhergestellt wird. Bei 16:16 Std zeigte sich ein Wechsel von rhythmischen und arrhythmischen Pigmentbewegungen, je nachdem ob die künstlichen Hell-Dunkel-Zeiten mit den natürlichen übereinstimmten oder nicht (WEBB 1950). Völlig erfolglos waren Versuche mit gleicher Periodenlänge, die HEMPEL u. BREHM (1952) bei *Pterostichus* durchführten; hier wurde der alte Rhythmus anscheinend unbeirrt beibehalten, während *Carausius morosus* (KALMUS 1938) unter 8:8 und 14:14 Std-Rhythmen völlig arrhythmische Aktivität zeigte.

So läßt sich eine ganze Skala verschiedener Anpassungen zusammenstellen, deren Bereich auf der einen Seite durch die Dominanz der Außenfaktoren, auf der anderen durch die der inneren Periodik begrenzt wird.

Auf diese Zusammenhänge soll weiter unten näher eingegangen werden. *Velia* wäre einer Gruppe zuzuordnen, deren endogene Tagesperiodik zwar rasch und stark vom Zeitgeber Licht-Dunkel-Wechsel moduliert, jedoch nicht nachhaltig verformt wird. Eine stärkere Nachwirkung der aufgezwungenen Periodik ist bisher nur bei Affen, Brieftauben, der Alge *Hydrodictyon* (PIRSON u. Mitarb. 1954) und bei dem Pilz *Pilobolus* (ÜBELMESSER 1954) nachgewiesen worden. Zur entgegengesetzten Gruppe würde *Uca*, *Pterostichus* u. a. gehören, bei denen die endogene Komponente überwiegt. Zwischen diesen Extremen dürfte es viele Übergänge geben.

3. Die Aktivität in konstanten Lichtbedingungen

Die Versuche fanden in einer Temperaturkammer bei 15° C statt; sie war gegen Schall und Erschütterungen gut isoliert. Zum Auswechseln des Registrierpapierstreifens in den Dauerdunkel-Versuchen schaltete ich anfangs für kurze Zeit Rotlicht ein, arbeitete jedoch später in völliger Dunkelheit. In Versuchen bei Beleuchtungsintensitäten unter 0,5 lx wirkte nur das schwache Licht ein, das seitwärts aus der Versuchsanordnung drang und sich mit dem Luxmeter nicht mehr messen ließ. Die Beleuchtungsintensität von 0,5—1 lx lieferte eine 15 W-Birne, die das Versuchsgefäß indirekt anstrahlte. Bei 20 und 40 lx wurde dieselbe Lichtquelle direkt auf das Gefäß gerichtet und durch einen Schiebewiderstand geregelt, bei 700 lx brannte eine 100 W-Lampe. Bei den Dauerdunkel-Versuchen dichtete ich die Apparatur sorgfältig ab und lackierte außerdem meist die Augen der Velien, um den Einfluß des registrierenden Lichtstrahls auszuschalten. Da dies bei den *Dauerhell*-Versuchen natürlich unmöglich war, ist er dort als mögliche Fehlerquelle nicht auszuschließen. Exakt lassen sich daher nur die Dauerdunkel- gegen die Dauerhell-Versuche, nicht so gut dagegen jene mit verschiedenen Intensitäten gegeneinander sichern.

a) Dauerdunkel. Läßt man den Versuch mit dem normalen abendlichen Hell-Dunkel-Wechsel beginnen, so tritt zunächst das zu erwartende Abendmaximum der Aktivität auf. Nach etwa 12—15 Std, also zur Zeit des natürlichen Tagesbeginns, folgt ein zweites Maximum; es entspricht dem zweiten Gipfel des normalen Bigeminus. Abermals zeigt sich dabei, daß das Morgenmaximum nicht unmittelbar von einem Dunkel-Hell-Wechsel abhängt, obschon es häufig damit zusammenfällt; vielmehr steht es in bestimmter Beziehung zum vorangegangenen Abendmaximum; diese soll erst weiter unten erörtert werden.

Beginnt der Versuch morgens um 9 Uhr, d. h. nach einer Hellzeit von etwa 2—3 Std, so resultiert nach Verdunkelung und ebenso auch unter dem Einfluß der taktilen und mechanischen Reizung ein neues Hauptmaximum, dem nach ebenfalls 12—15 Std ein hohes Nebenmaximum folgt (Abb. 16 a). Auch dies beweist die schnelle Umstimbarkeit der Velienaktivität. Nur in wenigen Fällen setzt sich das tageszeitgemäße abendliche Maximum als Hauptmaximum durch.

Wie Abb. 16 a weiterhin zeigt, folgen im Dauerdunkel dem ersten Hauptmaximum die weiteren Hauptmaxima im Abstand von ungefähr 24 Std; etwa ebenso groß ist der Abstand von einem Nebenmaximum zum nächsten. Im Mittel der Abstände von 24 Maxima erhält man 24,2 Std mit Extremwerten von 21 und 27 Std, die allerdings selten sind (Tabelle 1). Kleinere Abweichungen liegen außerhalb der Registrierungsgenauigkeit, zumal die Tiere selten länger als 5 Tage völlig ungestört bleiben konnten. So mögen kleinere Abweichungen von etwa $\frac{1}{2}$ Std ($\sigma_m = 0,5$ Std) bestehen, die sich innerhalb dieser 5 Tage nicht durchsetzen konnten. Diese endogene 24 Std-Periodik ließ sich bis zu 15 Tagen verfolgen (Abb. 17 a), wobei die Tiere erst nach etwa 10 Tagen Dunkelhaft in die Versuchsanordnung gesetzt wurden.

Tabelle 1. *Mittlere Periodenlänge F der Aktivität in Dauerdunkel (0 lx) und Dauerhell bei verschiedenen Lichtintensitäten*

Gemessen wurde der Abstand zweier Hauptmaxima. n Zahl der addierten Perioden; σ_m einfacher mittlerer Fehler des Mittelwerts.

	0 lx	0,5 lx	0,5—1 lx	20 lx	40 lx	700 lx
F	$1/24,2$	$1/26,2$	$1/27$	$1/26,1$	$1/26$	$1/27,5$
n	24	18	3	9	8	3
σ_m	0,5	0,76				

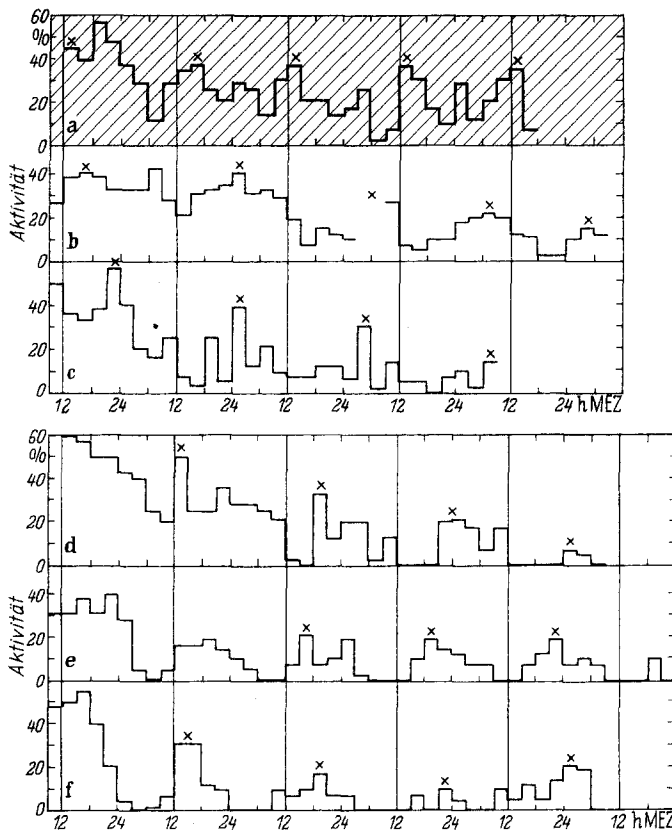


Abb. 16 a—f. Aktivität je eines Tieres unter konstanten Bedingungen. Vermutlich zusammengehörige Maxima sind mit einem \times bezeichnet (April/Oktober 1959). a Dauerdunkel 1.—5. Tag; b Dauerhell bei einer Grundintensität von 0,5 lx, 1.—5. Tag; c Dauerhell bei einer Grundintensität von 1 lx, 1.—4. Tag. d Dauerhell bei 20 lx, 1.—5. Tag. e Dauerhell bei 40 lx, 1.—6. Tag. f ebenso bei 700 lx, 1.—5. Tag

b) Dauerhell. Die Versuche begannen meist um 9 Uhr; auch hierbei konnte die taktile und mechanische Reizung ein so hohes Maximum induzieren, daß die Velien das Maximum der Aktivität zwischen 9 bis 12 Uhr als Hauptmaximum beibehielten. In der Zeit von 18—24 Uhr

kann dann ein weiteres Maximum folgen (Abb. 16e). Unter Dauerlichtbedingungen treten die Aktivitätsmaxima stets mit einem Intervall auf, das länger als 24 Std ist (Abb. 16b—f); bei allen untersuchten Lichtintensitäten von 0,5 lx bis zu 700 lx zeigte sich eine Periodenlänge von 26—27 Std. (Tabelle 1). Die Mittelwerte liegen relativ eng beisammen und sind statistisch nicht gegeneinander zu sichern, was allerdings an der störenden Wirkung des registrierenden Lichtstrahls liegen mag. Gut gegeneinander gesichert ist dagegen die Periodenlänge von Dauerdunkel- und Dauerhell-Aktivität. Diese 27 Std-Perioden ließen sich

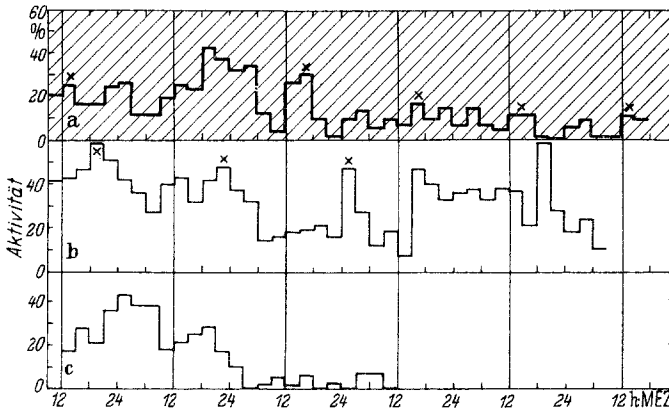


Abb. 17. a Dauerdunkel 11.—16. Tag. b Dauerhell bei einer Grundintensität von 0,5 lx, 8.—12. Tag. c Ebenso bei 0,5 lx, 26.—28. Tag

ebenfalls, wenigstens bei der niedrigsten Lichtintensität, bis zu 15 Tagen verfolgen (Abb. 17b); bei einigen Tieren allerdings konnte ich nach 2—3 Tagen oder bei Stichproben nach 3—4 Wochen Dauerlicht keinen oder nur einen sehr schwachen Rhythmus feststellen (Abb. 17c).

Es fällt auf, daß die Amplitude der Aktivität in Dauerdunkel und Dauerhell zu Beginn des Versuches stets am höchsten ist, dann aber im Verlauf von 3—6 Tagen auf Werte nahe der Null-Linie absinkt. Zuweilen beobachtet man nach diesem Minimum wieder ein leichtes Ansteigen der Aktivität. Diese Amplitudenverringering läßt sich nicht allein auf die Verschmutzung der Wasseroberfläche zurückführen, obschon sich diese immer etwas störend bemerkbar machte. Teilt man nun die Höhe des ersten Aktivitätsmaximums durch die des vierten, so kann man den Quotienten als Maß der Amplitudenverringering für diesen Zeitraum betrachten. Er beträgt im Mittel von 5 Dauerdunkel-Versuchen 2 und von 9 Dauerhell-Versuchen 3,7; im Dauerhell nimmt also die Aktivität rascher ab (Abb. 18). Lange Zeit in Dauerhell gehaltene Tiere zeigen nach anfänglich hoher Aktivität häufig eine schnelle Verringering der Amplitude innerhalb von 2—3 Tagen (Abb. 17c).

Die Registriermethode erlaubt, wie schon erwähnt, leider keine ungestörte Aufzeichnung der Aktivität über längere Zeiträume; spätestens nach 6 Tagen muß das Wasser gewechselt werden. Dieser Eingriff kann ein neues Maximum induzieren und den vielleicht ausklingenden Aktivitätsrhythmus wieder zum Schwingen bringen. Als gesichert kann nur gelten, daß der Rhythmus während 6 Tagen Dauerdunkel bzw. Dauerhell mit etwa konstanter Frequenz weiterläuft; dasselbe läßt sich noch nach 14 Tagen und 3 Wochen nachweisen bzw. induzieren.

Die Ergebnisse der Dauerdunkel- und Dauerhell-Versuche entsprechen im ganzen der Regel ASCHOFFS (1958), wonach bei dunkel-

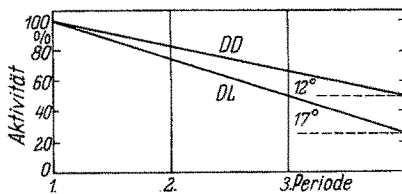


Abb. 18. Mittlere Abnahme der Aktivitätsamplitude in konstanten Bedingungen während der ersten 3 Perioden. Ordinate: Aktivität in Prozent des ersten Maximums. Abszisse: Periodenzahl

aktiven Tieren die Periode im Dauerdunkel kürzer, im Dauerhell länger als 24 Std ist. Wenn man den mittleren Fehler des Mittelwertes miteinbezieht, scheint es möglich, daß sich auch der Velienrhythmus in Dauerdunkel verkürzt, zumal in den meisten von ASCHOFF (1958) angeführten Fällen die Verlängerung im Dauerlicht wesentlich ausgeprägter ist als die

Verkürzung im Dauerdunkel (im Mittel 1,2 Std in Dauerlicht und 0,5 Std in Dauerdunkel). Außerdem schwankt bei jedem Versuchstier die Periodenlänge auch unter gleichen Bedingungen (vgl. HOFFMANN 1960).

e) **Aktivitätsperiodik nach Opticusdurchtrennung.** Um den Einfluß der Sinneszellen, bzw. der optischen Ganglien auf den Verlauf des Aktivitätsrhythmus zu prüfen, durchschnitt ich in einer Versuchsserie den Tieren den Opticus auf beiden Seiten. Für solche Versuche eignet sich *Velia* besonders; ebenso wie bei Gerriden liegt hier das Protocerebrum nicht in der Kopfkapsel, sondern innerhalb der Brustsegmente; es ist mit dem Suboesophagialganglion und den 3 Thorakalganglien verschmolzen. Vom Protocerebrum ziehen die beiden Sehnerven nach vorn zu den Facettenaugen; nach Abschneiden des Kopfes werden nur die Augen, ihre Nerven und ein oder zwei optische Ganglien entfernt.

Da ich den Operationsschnitt an Versuchstieren nicht nachprüfen konnte, untersuchte ich parallele Schnittserien an ebenso operierten Tieren. Vor dem Eingriff kühlte ich die Tiere auf etwa 0° C ab, betäubte sie dann mit Äther und schnitt unter dem Binokular die Kopfkapsel ab. Sobald die ausgetretene Hämolymphe etwas eingetrocknet war, klebte ich darauf ein passendes Stückchen Deckglas mit einem Gel (Tyrocid X mit 2 Antibiotica) und befestigte es mit einem schnell trocknenden Kunstharz am Thorax — anderenfalls starben die Tiere durch Austrocknen innerhalb von 12 Std. Nach der Operation kamen sie wieder für 1 Std in den Eisschrank, dann für einige Zeit in einem feuchten Schälchen in die Versuchskammer. Nach 2—3 Std setzten normale Geh- und Schwimmbewegungen,

Umdrehreaktionen, Putzbewegungen usw. ein. Fünf der insgesamt 20 operierten Tiere lebten bis zu 60 Std nach der Operation und konnten zur Registrierung der Aktivität verwandt werden.

Die Mittelwertskurve (Abb. 19), bei der das erste auftretende Maximum als Null-Punkt der Zeitskala gilt, zeigt im ganzen eine 24 Std-Periodizität. Dem ersten Maximum folgt von 9—12 Uhr ein schwaches

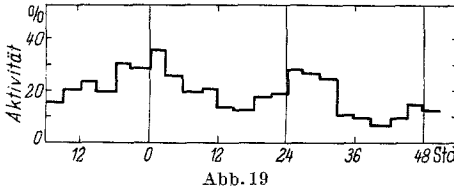
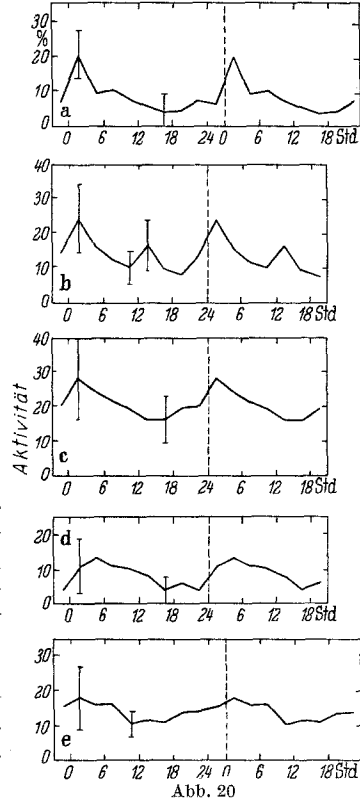


Abb. 19. Aktivität nach Durchtrennung des Opticus. Mittelwerte von 5 Einzelkurven (November 1959). Ordinate: Aktivität in Prozent der höchstmöglichen; Abszisse: Zeit in Stunden bezogen auf das erste Maximum als Null-Zeit

Abb. 20. a Aktivität in Dauerhell. Mittelwerte von 18 Einzelperioden von einer Länge von 27 Std bei einer Beleuchtungsintensität von 1—700 lx. b Aktivität in Dauerdunkel. Mittelwerte von 18 Einzelperioden mit einer Länge von 24 Std. c Aktivität nach Durchtrennung des Opticus. Mittelwerte von 10 Einzelperioden mit einer Länge von 24 Std. d Aktivität in Dauerhell. Mittelwerte von 20 Einzelperioden mit einer Länge von 24 Std (gleiche Werte wie in 20a). e Aktivität in Dauerdunkel. Mittelwerte von 17 Einzelperioden mit einer Länge von 27 Std (gleiche Werte wie in Abb. 20b). Zur Verdeutlichung des Verlaufes wurden alle Werte zweimal hintereinander aufgezeichnet. Ordinate: Aktivität in Prozent; Abszisse: Zeit in Stunden bezogen auf das erste Maximum als Null-Zeit

Nebenmaximum, das von 2 Einzelkurven stammt, die ein solches erkennen ließen. Der Aktivitätsverlauf ist vorwiegend monophasisch, was sich auch in einer weiteren Mittelwertskurve (Abb. 20c) zeigt.

Vergleicht man alle Ergebnisse in Dauerdunkel und Dauerhell von 1 lx an aufwärts miteinander, indem man alle Einzelperioden addiert und mittelt, so ergibt sich folgendes: zunächst läßt sich abermals der Unterschied in der Periodenlänge sichern. Mittelt man die Dauerdunkel-Versuche durch Addition von 24 Std-Perioden, so erhält man ausgeprägte Maxima und Minima, deren Werte außerhalb des 3fachen mittleren Fehlers σ_m liegen (Abb. 20b). Addiert man dagegen die 27 Std-Perioden, so lassen sich die Maxima und Minima nicht gegeneinander sichern (Abb. 20e). Für die Dauerhell-Versuche gilt aber das Umgekehrte: hier sind nur die Werte bei der Addition von 27 Std-Perioden statistisch



gesichert (Abb. 20a und 21d). Weiterhin zeigt sich, daß nur im Dauerdunkel ein Nebenmaximum etwa 12—15 Std nach dem Hauptmaximum auftritt (Abb. 20b).

Gegen die Annahme eines monophasischen, sinusförmigen Verlaufs der Aktivitätskurve ist das Nebenmaximum an dieser Stelle statistisch gut gesichert: sein 3facher mittlerer Fehler liegt außerhalb einer angenommenen Sinusschwingung ($P = 0,008$). Dagegen ist der Aktivitätsverlauf sowohl im Dauerhell (Abb. 20a) als auch bei geköpften Tieren monophasisch (Abb. 20c). Vor allem in den Versuchen mit höherer Beleuchtungsintensität fehlte ein Nebenmaximum stets. Bei den operierten Tieren trat es so selten auf, daß es den Mittelwert nicht beeinflusste.

IV. Erörterung der Befunde

1. Die endogenen Anteile der Aktivitätsperiodik

Wie aus den bisherigen Versuchen hervorgeht, liegt auch der Aktivitätsrhythmik von *Velia* ein endogener 24 Std-Rhythmus zugrunde. Im normalen Tag-Nacht-Wechsel ist er diphasisch; dem Hauptmaximum folgt in etwa 12 Std Abstand ein Nebenmaximum. Dies entspricht dem „Bigeminus“-Typ, den ASCHOFF (1957) als Grundmuster der Aktivität bei vielen Tierarten ansieht.

Bei *Velia* bleibt nun der Bigeminus auch in Dauerdunkel bestehen, was bei anderen Arten bisher selten beschrieben worden ist. Die beiden Aktivitätsgipfel des Bigeminus sind jedoch nicht gleichwertig; schon ASCHOFF (1957) wies auf den labileren Charakter des Nebenmaximums hin, was auch für *Velia* zutrifft: in Dauerhell bleibt nämlich ein stabiler monophasischer Rhythmus bestehen, dessen Frequenz und Amplitude sich allmählich verringern; das Nebenmaximum verschwindet dabei völlig. Unerwarteterweise bleibt das Nebenmaximum auch nach der Opticusdurchtrennung aus. Der Aktivitätsrhythmus nach Opticusdurchtrennung ist also nicht ohne weiteres mit demjenigen in Dauerdunkel zu vergleichen. Wenn andererseits auch Dauerlicht das Nebenmaximum unterdrückt, so wäre vielleicht an eine hemmende Wirkung der optischen Ganglien im Licht zu denken; umgekehrt müßten sie den zweiten Gipfel im Dunkeln fördern, denn nach ihrer Ausschaltung bleibt er auch in Dauerdunkel aus. Die wenigen Fälle, wo das Nebenmaximum auch bei operierten Tieren auftrat, sind vermutlich auf unvollständige Ausschaltung der verantwortlichen zentralnervösen Strukturen zurückzuführen. Zur Klärung ihrer Einflüsse sind weitere Versuche abzuwarten. Ähnlich hemmend scheinen auch tiefe Temperaturen zu wirken; bei 5° C (vgl. Abb. 7) stieg die Aktivität im normalen Tag-Nacht-Wechsel während der Nacht nicht nochmals an. Der monophasische

24 Std.-Rhythmus dürfte jedenfalls der stabilere sein, er scheint einen zweiten rhythmischen Prozeß zu steuern, der weit stärker als der erste von Außenfaktoren abhängt.

Die Bigeminusform eines endogenen Rhythmus läßt sich mit den neueren Modellvorstellungen über die Oszillatoreigenschaften der endogenen Rhythmen (BETHE 1941; PITTENDRIGH 1957; BÜNNING 1958; PITTENDRIGH u. BRUCE 1959) in Einklang bringen, wenn man einige zusätzliche Regelmechanismen, die der Abhängigkeit des Nebenmaximums vom Hauptmaximum Rechnung tragen, einführt. Bei *Velia* kommt noch hinzu, daß die höchste Spannung des Oszillators nicht inmitten einer der beiden Phasen, sondern unmittelbar an den Lichtphasengrenzen erreicht wird. Der Außenreiz führt die in der vorhergegangenen Phase begonnene Spannung rasch zu Ende und bewirkt innerhalb kurzer Zeit die Entspannung. Die „Eigenfrequenz“ (KALMUS 1938) ist jedoch 24stündig; sie behauptet sich in konstanten Bedingungen ebenso wie in sehr kurzen Hell-Dunkel-Wechseln, obwohl sie innerhalb bestimmter Grenzen durch den Außenfaktor sehr stark modulierbar ist.

2. Untereinheiten der Aktivität und ihre Integration

Physiologisch betrachtet ist jeder Aktivitätsrhythmus das Ergebnis einer Summation und Integration von einzelnen Bewegungsimpulsen, bis zu den Aktionen einzelner Motoneurone herab. So liegt es nahe zu

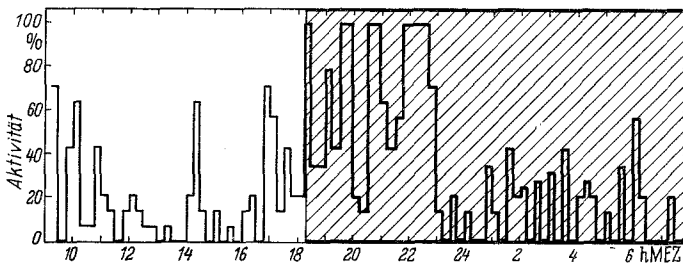


Abb. 21. Aktivitätsmuster im 9:15 Std.-Kunstag bei Registrierung in Abständen von 15 min (20./21. 11. 59)

fragen, aus welchen räumlich und zeitlich definierten funktionellen Untereinheiten sich die lokomotorische Aktivität der *Velien* aufbaut.

Verändert man das Zeitraster der Registrierung, indem man die Umdrehungsgeschwindigkeit der Registriertrommel erhöht und bei der Auswertung entsprechend kleinere Zeiteinheiten wählt, so ergibt sich naturgemäß ein anderes Aktivitätsmuster. Jeweils über 15 min zusammengefaßt, zerfällt der 24 Std.-Rhythmus in viele kleine Maxima und Minima von verschiedener Dauer (Abb. 21). Die Schubfolgen der Aktivität sind verschieden lang und von verschiedener Frequenz. Beide Größen variieren anscheinend während 24 Std. gemeinsam; in der ersten Nachthälfte sind die Aktivitätsschübe länger und folgen schneller aufeinander als in der zweiten Hälfte und während des Tages (Tabelle 2).

Tabelle 2. Durchschnittliche Länge der Aktivitätszeit \bar{A} und der Ruhezeit \bar{R} von Versuch Abb. 21

	1. Nachthälfte	2. Nachthälfte	Tag
\bar{A}	15 min	4 min	6 min
\bar{R}	12,3 min	20,5 min	21,8 min

Die einzelnen Werte für Dauer und Frequenz der Schübe schwanken sehr stark je nach äußeren und inneren Bedingungen; eine allgemeine Regel läßt sich hier nicht aufstellen. Kürzere Rhythmen von etwa 2 Std Dauer, wie sie ASCHOFF (1957) für einige Mäusearten beschrieb, konnte ich nicht beobachten. Auch dort

folgten die Schübe in den Dunkelstunden dichter und mit längerer Zeitdauer aufeinander als in den Lichtstunden.

Genauer ließen sich die einzelnen Aktivitätsschübe mit einer Registriermethodik auflösen, die von CORTI, WEBER u.a. (1950ff.) entwickelt wurde¹. Dabei mißt man feinste Schwingungen mit Hilfe einer Tauchspule über Verstärker und Kathodenstrahloszillograph; die Ausschläge des Meßgerätes können über beliebige Zeiträume integriert und abgelesen werden. Die Tiere untersuchte ich einzeln in einem Kunststoffschälchen von etwa 4 cm Durchmesser bei einer Wasserhöhe

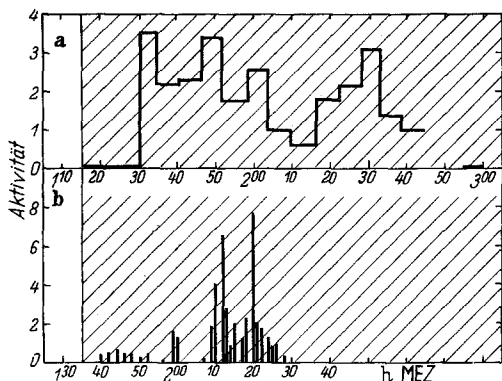


Abb. 22 a u. b. Beginn der Aktivitätsschübe nach Verdunkelung; Registrierung mit einem Tarachometer (Oktober 1958). a Summation der Aktivität über 5 min; b Summation der Aktivität über 1 min. Ordinate: Aktivität in willkürlichen Einheiten; Abszisse: Uhrzeit

von 0,5 cm. Wegen der starken akustischen Störungen mußten die Versuche nachts laufen; die Beleuchtung wurde gegen 1 Uhr ausgeschaltet und danach der Verlauf der Schwingungen auf dem Oszillographenschirm beobachtet und während 5 oder 1 min registriert.

Abb. 22 a, b zeigt, daß die Aktivitätsschübe von 15–30 min Dauer der Kurve Abb. 21 sich in noch kleinere Schübe von 3–4 min Dauer aufteilen lassen. Als kleinste Aktivitätszeichen erkennt man auf dem Oszillographenschirm kurze Schwingungen von einigen Sekunden Dauer. Diese Befunde zeigten außerdem, daß die Aktivität nicht unmittelbar nach dem Verdunkeln einsetzt, sondern erst nach einer längeren Latenzzeit von einigen Minuten. Dies beweist, daß man den „Aus-Effekt“ nicht etwa mit dem „Schattenreflex“ vieler Tiere vergleichen kann.

Die kleinsten lokomotorischen Einheiten, bei Veliien mehrere Ruderbewegungen des mittleren Beinpaars von einigen Sekunden Dauer, folgen je nach dem zentralen Erregungsniveau in kürzeren oder längeren

¹ Für die Überlassung des Gerätes für die Dauer meiner Versuche sei hier Herrn Dr. CORTI und Herrn DIETIKER, Zürich, gedankt.

Abständen aufeinander. Diese kleinsten Schübe kann man wieder zu einer Gruppe von einigen Minuten Dauer zusammenfassen; die nächste folgt nach einem längeren Intervall. Durch weitere Zusammenfassung erhält man Aktivitätsschübe von $\frac{1}{4}$ Std und länger; doch sind die Pausen zwischen den einzelnen Untereinheiten keineswegs gleich lang. Man gewinnt den Eindruck, daß es sich bei den motorischen Zentren um unselbständige Systeme handelt, die von einem dominanten Rhythmus „angestoßen“ werden (BETHE 1941). Über den Mechanismus dieser Koordination läßt sich vorerst wenig aussagen; man könnte z. B. eine salvenartige Antwort der motorischen Zentren auf rhythmische Impulse des Zentralnervensystems nach Art der v. Holstschen Automatismen annehmen (v. HOLST 1938).

Da das Zentralnervensystem der Arthropoden zweifellos an ihrer endogenen Rhythmik beteiligt ist (HARKER 1958 u. a.), könnte ein zentralnervöser automatischer Rhythmus Ursache des lokomotorischen sein. Nach JAHN (1940), WOLFF und JAHN (1943) scheinen solche endogenen zentralen Rhythmen im Gehirn von Insekten auch die Afferenzen der Lichtrezeptoren zu beeinflussen; das ERG verschiedener Käfer verändert sich rhythmisch am Tage und in der Nacht. Ein gemeinsamer automatischer „Grundrhythmus“ könnte auf diese Weise efferente und afferente Regelsysteme modulieren; so bestehen offenbar auch zwischen dem Aktivitätszustand und der Orientierungsweise von Insekten gesetzmäßige Beziehungen (RENSING, OBERDORFER, BIRUKOW 1959; BIRUKOW 1960).

3. Die exogenen Anteile

Hemmende und fördernde Wirkungen von Außenfaktoren auf autorhythmische Vorgänge sind bei biologischen Rhythmen (z. B. Hirnrhythmen nach ADRIAN u. MATTHEWS 1934) ebenso wie bei physikalisch-chemischen Modellen (BETHE 1948 u. a.) bekannt. Unsere Befunde an *Velia* zeigen eindeutig, daß ihre lokomotorische Aktivität sich in kürzester Zeit neuen Hell-Dunkel-Rhythmen von verschiedener Frequenz und Phasenlage anpassen kann. Dabei setzt das Licht offenbar eine Hemmung in Gang, ähnlich wie bei den Hirnrhythmen von Insekten und den α -Wellen beim Menschen (ADRIAN u. MATTHEWS 1934). Dunkelheit wirkt bei *Velien* entgegengesetzt; durch diesen Antagonismus kann der endogene Rhythmus in Grenzen jederzeit durch den Hell-Dunkel-Wechsel „verformt“ werden. Die Wirkung des Außenfaktors hängt jedoch mit davon ab, in welcher Phase des endogenen Rhythmus er einwirkt; bei niedriger endogener Aktivität wirkt z. B. Verdunkelung weniger stark und nachhaltig als bei hoher (vgl. Abb. 14). In sehr raschen Hell-Dunkel-Wechseln (4:4 Std, Abb. 15c) zeigen sich die Grenzen der Außenbedingtheit: der endogene 24 Std-Rhythmus macht sich vom Außenfaktor mehr und mehr unabhängig (vgl. auch SCHALLEK 1942).

Gelegentlich beobachtet man aber auch eine „Licht-an-Reaktion“, d. h. eine kleine Aktivitätserhöhung beim Übergang zur Hellphase. Bei

näherer Betrachtung zeigt sich, daß diese Aktivitätssteigerung vor allem nach längeren Dunkelzeiten eintritt. Rechnet man als „Licht-an-Reaktion“ einen Aktivitätsanstieg um das 1,5fache des letzten Dunkelwertes, so tritt sie in verschiedenen Hell-Dunkel-Wechseln in folgender prozentualer Häufigkeit auf: bei 4:4 Std 21%, 6:6 Std 16%, 8:8 Std 36%, 12:12 Std 43% und 9:15 Std 75%. Diese Abhängigkeit von der Länge

der Dunkelphase läßt vermuten, daß ein Lichtreiz erst dann wirksam werden kann, wenn eine genügend lange Dunkelzeit vorangegangen war. Diese Beziehungen bedürfen jedoch noch näherer Analyse.

Sowohl der Licht-an- als auch der Licht-aus-Effekt klingen mehr oder weniger schnell ab; hier sind wahrscheinlich Adaptationsvorgänge beteiligt, die sich noch nicht näher lokalisieren lassen. Auch Intensitätsverminderungen sind wirksam; zuerst wird die innere Schwelle für die Motorik offenbar gesenkt, danach steigt sie allmählich wieder an. Ähnlich ist auch die Wirkung relativer Lichtintensitäten bei *Velia* zu verstehen. Der Effekt eines Helligkeitsunterschiedes hängt wohl vor allem vom Adaptationszustand ab. Insgesamt macht die Akti-

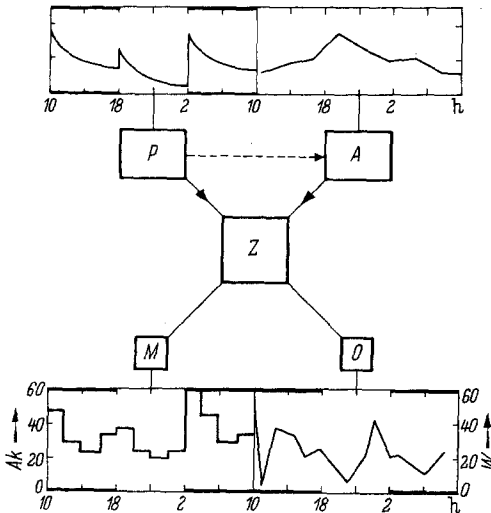


Abb. 23. Theoretisches Funktionsschema für den Zusammenhang zwischen peripheren Einwirkungen und endogenem Rhythmus. *A* endogener Rhythmus (Automatismus) in Dauerdunkel; *P* periphere Hell-Dunkel-Reize und ihre mutmaßliche hemmende bzw. enthemmende Einwirkung auf den endogenen Rhythmus *A*; *Z* koordinierende Zentren; *M* motorische Unterzentren; *O* Orientierungszentren. Der untere Teil des Schemas stellt den resultierenden Verlauf der Aktivitätsrhythmik (*Ak*) und die rhythmischen Änderungen des Orientierungswinkels (*W*) im 8stündigen Phasenwechsel dar

vitätsperiodik der *Velia* den Zusammenwirken endogener und exogener Faktoren besonders anschaulich. — So lassen sich die bisherigen Befunde zu einem theoretischen Schema vereinigen (Abb. 23), in dem die bisher bekannten Faktoren wie folgt zusammenwirken. Der Automatismus (*A*), der hier den endogenen Rhythmus veranschaulicht, ist für die Erregungsbildung verantwortlich, deren Entladungsfrequenz während 24 Std in Form eines „Bigeminus“ periodisch schwankt. Er wird durch periphere Hell-Dunkel-Reize (*P*) gehemmt oder enthemmt; im Schema sind diese Wirkungen für einen 8stündigen Phasenwechsel dargestellt. Licht-Dunkel-Wechsel haben die stärkste enthemmende, längere Lichtphasen

die stärkste hemmende Wirkung. Aus dem Zusammenwirken von *A* und *P* entsteht das Muster der Aktivitäts(*M*)- und Orientierungsrhythmik (*O*) im 8stündigen Phasenwechsel (vgl. BIRUKOW und BUSCH 1957). Die Beziehungen zwischen der Aktivitätsperiodik und den rhythmischen Änderungen des Orientierungswinkels der Velien (vgl. RENSING, OBERDORFER, BIRUKOW 1959; BIRUKOW 1960) sind jedoch zur Zeit noch Gegenstand laufender Untersuchungen.

Zusammenfassung

1. Der Wasserläufer *Velia currens* F. ist nachtaktiv und zeigt abends ein Haupt-, morgens ein Nebenmaximum der Aktivität nach Art eines „Bigeminus“; ersteres erscheint immer zu Beginn einer Dunkelperiode eines 24stündigen Hell-Dunkel-Wechsels. Larven des 2.—4. Stadiums verhalten sich ebenso; ihre Tagesaktivität ist jedoch höher.

2. Erhöhung der Temperatur bis auf 25—30° C bewirkt in einem 15:9 Std-Kunsttag eine relative Aktivitätssteigerung vor allem um Mittag und Mitternacht, doch bleibt der Einfluß des Zeitgebers weiterhin erkennbar.

3. In der Temperaturorgel erweist sich *Velia* als stenotherm kälte liebend, mit einem Vorzugsbereich von 4—16° C, während *Gerris lacustris* L. in einem Bereich von 12—31° C eurytherm ist. Die Aktivität von *Gerris lacustris* L., *G. gibbifera* SCHUM. und *G. najas* DE GEER wird durch den Hell-Dunkel-Wechsel weniger als bei Velien beeinflusst.

4. Verminderung der Lichtintensität und nachfolgende Verdunkelung lösen jedesmal Aktivitätsschübe aus. Der Tag-Nacht-Rhythmus der Aktivität wird durch relative Intensitätsunterschiede gesteuert.

5. An einen inversen Tag-Nacht-Rhythmus passen sich Velien binnen etwa 52 Std an; ihre Aktivität läßt sich leicht durch künstliche Hell-Dunkel-Rhythmen von 16:16, 8:8, 6:6 und 4:4 Std Dauer modulieren, doch bleibt daneben der Einfluß eines endogenen 24 Std-Rhythmus erkennbar.

6. In Dauerdunkel bleibt der Aktivitätsrhythmus bis zu 15 Tagen mit einer Periodendauer von etwa 24 Std bestehen; in Dauerhell bei verschiedenen Lichtintensitäten beträgt die Periodendauer 26—27 Std. Die Amplitude der Aktivität nimmt während des Aufenthaltes in Dauerdunkel und Dauerhell laufend ab, in Dauerhell besonders stark.

7. Der Bigeminus bleibt auch in Dauerdunkel bestehen, in Dauerhell entfällt dagegen sein Nebengipfel. Nach Blendung durch Opticusschnitt ändert sich der Verlauf der Aktivität ebenso: nur der Hauptgipfel bleibt erhalten.

8. Die Velienrhythmik wird durch endogene und exogene Faktoren reguliert, deren Wirkung an Hand einiger Modellvorstellungen diskutiert und mit der Orientierungsrhythmik verglichen wird.

Literatur

- ADRIAN, E. D., and B. H. C. MATTHEWS: The Berger rhythm. Potential changes from the occipal lobes in man. *Brain* **57**, 356 (1934).
- ASCHOFF, J.: Die 24-Stunden-Periodik der Maus unter konstanten Umgebungsbedingungen. *Naturwissenschaften* **38**, 506 (1951).
- Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **41**, 49 (1954).
- Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **44**, 361 (1957).
- Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* **15**, 1 (1958).
- BELING, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **9**, 259 (1941).
- BETHE, A.: Die biologischen Rhythmusphänomene als selbständige bzw. erzwungene Kippvorgänge betrachtet. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **244** (1941).
- Beobachtungen über die Bredigsche rhythmische Katalyse des Wasserstoffperoxyds an einer Quecksilberoberfläche. *Z. Naturforsch.* **3b**, 69 (1948).
- BIRUKOW, G.: Photogeomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 176 (1954).
- Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. am Tage und zur Nachtzeit. I. Herbst- und Winterversuche. *Z. Tierpsychol.* **13**, 463 (1956).
- Innate types of chronometry in insect-orientation. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* (1960, im Druck).
- , u. E. BUSCH: Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. II. Orientierungsrhythmik in verschiedenen Lichtbedingungen. *Z. Tierpsychol.* **14**, 184 (1957).
- , u. H. OBERDORFER: Schwerkraftorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. *Z. Tierpsychol.* **16**, 693 (1959).
- BOLLWEG, G.: Beiträge zur Faunistik und Ökologie der aquatilen Rhynchoten usw. *Verh. naturhist. Ver. Rheinland u. Westf.* **71** (1914).
- BROWMAN, L.: Artificial sixteen-hour-day activity rhythm in the white rat. *Amer. J. Physiol.* **168**, 694 (1952).
- BROWN, F. A., and H. M. WEBB: Studies of the daily rhythmicity in the fiddler crab, *Uca*. Modifications by light. *Physiol. Zool.* **22**, 136 (1949).
- BÜNNING, E.: Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Tieren und Pflanzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **53**, 594 (1935).
- Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: LXIX. Studies in diurnal rhythms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, XII. ser. **6**, 705 (1953).
- XXXIII. Studies in diurnal rhythms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, XII. ser. **9**, 305 (1956).
- CORTI, U. A., F. GASSMANN u. M. WEBER: Unruhebestimmung bei Menschen und Tieren. *Verh. schweiz. Naturforsch. Ges.* 164 (1955).
- EIDMANN, H.: Über rhythmische Erscheinungen bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* BR. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 370 (1955).
- EMETS, D.: Untersuchungen zur Lichtkompaßorientierung des Wasserläufers *Velia currens* F. *Z. Tierpsychol.* **16**, 129 (1959).
- FALLEN, C.: Hemiptera Sveciae. *Londine Gothorum* 1826—1829.
- FRISCH, K. v.: Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. *Naturwissenschaften* **38**, 105 (1951).
- , u. M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. *Naturwissenschaften* **41**, 245 (1954).
- HARKER, E. J.: Diurnal rhythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.* **33**, 1 (1958).
- HEMPEL, G., u. E. BREHM: Untersuchungen tagesperiodischer Aktivitätsschwankungen bei Käfern. *Naturwissenschaften* **39**, 265 (1952).

- HENKE, K.: Die Lichtorientierung und die Bedingungen der Lichtstimmung bei der Rollassel *Armadillidium cinereum* Zenker. Z. vergl. Physiol. **13**, 534 (1930).
- HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. vergl. Physiol. **1**, 221 (1924).
- HOFFMANN, K.: Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeiteinschätzung. Z. Tierpsychol. **11**, 453 (1954).
- Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Z. vergl. Physiol. **43**, 544 (1960).
- HOLST, E. v.: Zentralnervensystem. Fortschr. Zool. **4**, 472 (1938).
- Entwurf eines Systems der lokomotorischen Periodenbildung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **26**, 481 (1939).
- , u. H. MITTELSTAED: Das Reafferenzprinzip. Naturwissenschaften **37**, 464 (1950).
- JAHN, T. L.: Diurnal changes in the electric response of the compound eye. Biol. Bull. **78** (1940).
- KALMUS, H.: Über die Natur des Zeitgedächtnisses bei Bienen. Z. vergl. Physiol. **20**, 405 (1934).
- Über das Problem der sog. exogenen, endogenen, sowie der erblichen Rhythmik und über organische Periodizität überhaupt. Riv. Biol. **24**, 191 (1938).
- Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge an der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*) und ihre experimentelle Beeinflussung. Z. vergl. Physiol. **25**, 494 (1938).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152 (1943).
- PAPF, F., e L. PARDI: Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* (Montagu). II. Sue fattori che regolano la variazione dell' angolo di orientamento nel corso del giorno. L'orientamento di notte, l'orientamento diurno di altre popolazioni. Z. vergl. Physiol. **35**, 490 (1953).
- PARK, O.: Nocturnalism—the development of a problem. *Ecolog. Monogr.* **10** (1940).
- , and J. G. KELLER: Studies in nocturnal ecology. II. Analysis of activity rhythms in nocturnal forest insects. *Ecology* **13**, 335 (1932).
- J. A. LOCKETT and D. J. MYERS: Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest. *Ecology* **12**, 709 (1931).
- PIRSON, A., W. J. SCHÖN u. H. DÖRING: Wachstums- und Stoffwechselperiodik bei *Hydrodictyon*. Z. Naturforsch. **9b**, 349 (1954).
- PITTENDRIGH, C. S., and V. G. BRUCE: An oscillator model for biological clocks. Rhythmic and synthetic processes in growth. Princeton: University Press 1957.
- — Daily rhythms as coupled oscillator systems and their relation to thermoperiodism and photoperiodism. Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Amer. Ass. Advancement of Science Washington 1959.
- POHL, R.: Tagesrhythmus im phototaktischen Verhalten der *Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. **3b**, 367 (1948).
- RAWSON, K.: Sun compass orientation and endogenous activity rhythms of the starling. Z. Tierpsychol. **11**, 446 (1954).
- RENNER, M.: Der Zeitsinn der Arthropoden. *Ergebn. Biol.* **20** (1958).
- RENSING, L., H. OBERDORFER u. G. BIRUKOW: Orientierungsrhythmik und tagesperiodische Aktivität beim Wasserläufer *Velia currens* F. *Naturwissenschaften* **46** (1959).
- ROEDER, K. D.: Spontaneous activity and behavior. *Sci. Monthly* **80**, 362 (1955).
- SCHALLEK, W.: Some mechanisms controlling locomotor activity in the crayfish. *J. exp. Zool.* **91**, 155 (1942).
- SCHMIDT-KOENIG, K.: Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Std-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. Z. Tierpsychol. **15**, 301 (1958).

- STEINIGER, F.: Die Erscheinungen der Katalepsie bei Stabheuschrecken und Wasserläufern. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **26**, 591 (1933).
- STSCHERBAKOWA, O. P.: Experimentelle Untersuchungen über den 24-Std Rhythmus physiologischer Funktionen bei Affen. *Studien über periodische Veränderung physiologischer Funktionen des Organismus*, S. 40. Berlin: Akademie-Verlag 1954.
- WAHL, O.: Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 529 (1932).
- WEBB, M.: Diurnal variations of response to light in the fiddler crab *Uca*. *Physiologic Zool.* **23**, 316 (1950).
- WESENBERG-LUND, C.: *Insektlivet i ferske Vande*. Kopenhagen 1915.
- WEYRAUCH, W.: Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **47**, 291 (1930).
- WULFF, V. J., and T. L. JAHN: Intensity-EMF-relationship of the ERG of beetles possessing a visual diurnal rhythm. *J. cell. comp. Physiol.* **22** (1943).

Dr. L. RENSING,
Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Berliner Straße 28