

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Seewiesen und Erling-Andechs (Obb.)

RESYNCHRONISATION DER TAGESPERIODIK VON VÖGELN NACH PHASENSPRUNG DES ZEITGEBERS

Von

JÜRGEN ASCHOFF und RÜTGER WEVER

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Oktober 1962)

Mit Hilfe eines künstlichen Zeitgebers läßt sich die Phase der biologischen 24 Std-Periodik um jeden beliebigen Betrag gegen die Ortszeit verschieben. Wird die Phase des Zeitgebers plötzlich um einige Stunden vor- oder rückverlegt, so folgt die biologische Periodik einem solchen Phasensprung meist nicht unmittelbar. Organismen, deren endogene Periodik als selbsterregt angenommen werden darf, sind im allgemeinen erst nach 6 oder mehr Tagen mit dem um 12 Std phasenverschobenen Zeitgeber resynchronisiert. Bei Phasensprüngen um weniger als 12 Std ist es zudem nicht gleichgültig für die Dauer der Resynchronisation, ob die Periode des Zeitgebers um den entsprechenden Betrag verkürzt oder verlängert wird (ASCHOFF 1963). Diese und damit verbundene Fragen sollen an Hand der unten mitgeteilten Befunde erörtert werden.

Methodik

Die Aktivität von Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.), die einzeln in Drahtkäfigen untergebracht waren, wurde mittels beweglicher Sitzstangen und Federkontakte fortlaufend gemessen. Jeder Kontaktschluß bewirkte entweder eine Strichmarke auf einem Zeitmarkenschreiber oder einen Zähler Schritt eines Zählwerkes, dessen Werte stündlich automatisch gedruckt wurden. Je vier Käfige standen in vier schallisolierten, künstlich belichteten und klimatisierten Kammern. Als Zeitgeber diente ein künstlicher Belichtungswechsel mit 12 Std Lichtzeit und 12 Std Dunkelzeit. In der Lichtzeit herrschten rund 250 Lux, in der Dunkelzeit 0,5 Lux.

In der Versuchsreihe A wurden Licht- oder Dunkelzeit einmal um 6 Std verkürzt oder verlängert, in der Versuchsreihe B Licht- oder Dunkelzeit um 12 Std verlängert. Die Aktivität wurde teils mit Zeitmarkenschreiber, teils mit Zähldruckern registriert. Als Bezugspunkt zur Bestimmung der Phasenlage der biologischen Periodik diente der in allen Versuchen stark markierte Beginn der Aktivität in jeder Periode.

Ergebnisse

1. Phasensprung um 6 Std (Versuchsreihe A)

Für die vier möglichen Arten sprunghafter Phasenverschiebungen um 6 Std enthält die Abb. 1 je ein Beispiel. Jede im linken und rechten Diagramm horizontal durchlaufende dünne Linie entspricht einem vollen

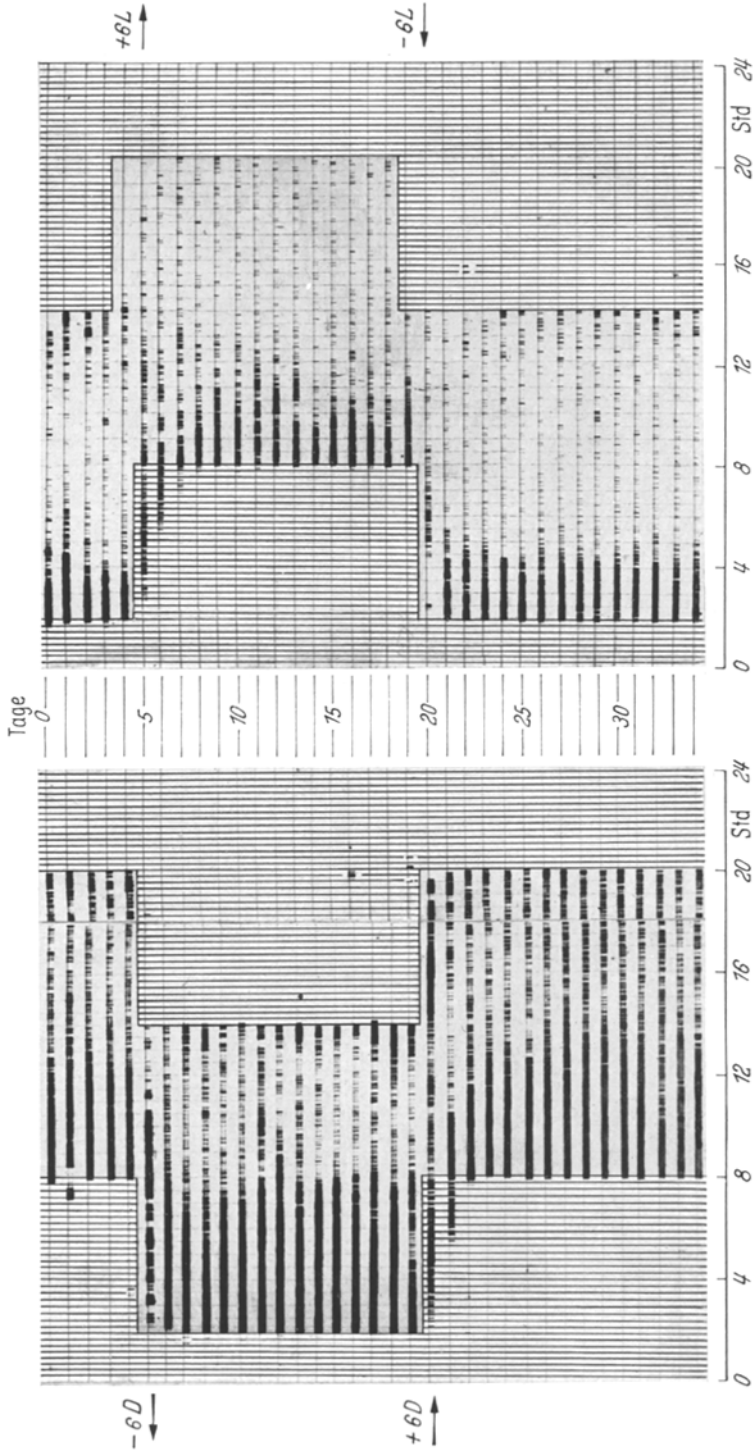


Abb. 1. Aktivitätsperiodik zweier Buchfinken im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel vor und nach Phasensprünge des Zeitgebers um 6 Std. erreicht durch einmaliges Verkürzen oder Verlängern der Dunkelzeit ($-6 D, +6 D$) bzw. der Lichtzeit ($-6 L, +6 L$). Registrierung mit Zeitmarkenschreiber. Registrierstreifen von jeweils 35 Tagen untereinander geklebt. Kurze senkrechte Striche bzw. schwarze Balken: Hüpfaktivität des Vogels im Käfig. Beleuchtungsstärken: senkrecht schraffierte Flächen 0,5 Lux, freie Flächen 250 Lux

Tag. Rechtwinklig auf ihr stehen die Strichmarken der Aktivität, zum Teil einzeln erkennbar, zum Teil (bei höherer Aktivität) zu schwarzen Bändern zusammenfließend. Die Registrierstreifen der aufeinanderfolgenden Tage sind zeitgerecht untereinandergeklebt. Alle Zeiten mit nur 0,5 Lux Beleuchtungsstärke (Dunkelzeiten) sind senkrecht schraffiert; die freigelassenen Flächen entsprechen einer Beleuchtungsstärke von rund 250 Lux (Lichtzeiten).

Das linke Registrierbeispiel von Abb. 1 zeigt das Verhalten eines Buchfinken bei plötzlicher einmaliger Verkürzung (5. Tag) und einmaliger Verlängerung (20. Tag) der Dunkelzeit. Das rechte Registrierbeispiel bringt das Verhalten eines anderen Vogels bei einmaliger Verlängerung und einmaliger Verkürzung der Lichtzeit. In allen vier Fällen wird die Phase der biologischen Periodik um 6 Std verschoben. Bei beiden Vögeln fällt der Beginn der Aktivität im synchronisierten Zustand nahezu mit dem Beginn der Lichtzeit zusammen. Daß die Aktivität nicht grundsätzlich auf die Lichtzeit beschränkt ist — etwa wegen zu geringer Beleuchtungsstärke in der Dunkelzeit —, ergibt sich aus dem Verhalten der Vögel bei Verlängerung der Zeitgeberperiode um 6 Std (2. Phasensprung im linken, 1. Phasensprung im rechten Diagramm): In beiden Fällen sind die Vögel während einiger Perioden mehr oder minder lang auch in der Dunkelzeit aktiv.

Die in Abb. 1 wiedergegebenen Phasensprünge lassen die schrittweise Resynchronisation der Vögel mit dem um 6 Std verschobenen Zeitgeber erkennen. Bei einmaliger Verlängerung der Zeitgeber-Periode ist die ursprüngliche Phasenlage nach 3 Perioden (Verlängerung einer Dunkelzeit um 6 Std = $+6 D$) bzw. nach 4 Perioden (Verlängerung einer Lichtzeit = $+6 L$) wieder erreicht. Beträchtlich schneller wird die Phase nach einmaligem Verkürzen der Zeitgeber-Periode um 6 Std verschoben: Sowohl nach Halbieren einer Dunkelzeit ($-6 D$) wie nach Halbieren einer Lichtzeit ($-6 L$) ist die Resynchronisation nach zwei vollen Perioden beendet.

Um einen Eindruck von den interindividuellen Unterschieden im Verhalten der Tiere zu ermitteln, sind in Abb. 2 die Messungen an acht Vögeln bei einmaliger Verlängerung der Dunkelzeit (oben) und von neun Vögeln bei einmaliger Verlängerung der Lichtzeit (unten) dargestellt. Die Kurven lassen die Verschiebung der Phase um 6 Std innerhalb einer Reihe von Tagen erkennen. Jeder Punkt entspricht dem Aktivitätsbeginn eines Tieres, eingezeichnet in bezug auf die Licht- und Dunkelzeiten; die Ordinate gibt die an jedem Tag erreichte Phasenverschiebung in Stunden wieder, jeweils bezogen auf die Ausgangs-Phasenlage. [0 = Zeitpunkt des Beginns der Lichtzeit vor dem Phasensprung = ursprünglicher Aktivitätsbeginn. In der Darstellung sind die individuellen Unterschiede der Phasenlage bei Versuchsbeginn nicht berücksichtigt

(vgl. weiter unten)]. In ihrem allgemeinen Verlauf ähneln sich die beiden Kurvenscharen, die Tiere sind nach annähernd gleichen Zeiten wieder synchronisiert. In dem Versuch, in dem die Phasenverschiebung durch einmalige Verlängerung der Lichtzeit erreicht wird (unteres Diagramm der Abb. 2), haben die Vögel nach Resynchronisation im Mittel dieselbe Phasenlage wie bei Versuchsbeginn (volle Verschiebung um 6 Std). Wird dagegen die Phasenverschiebung durch einmalige Verlängerung der Dunkelzeit erreicht, so sind die Phasen einiger Vögel nach Resynchronisation bis zu maximal 1 Std gegenüber Versuchsbeginn vorverlegt (Verschiebung um nur 5 Std in einem Fall; oberes Diagramm der Abb. 2).

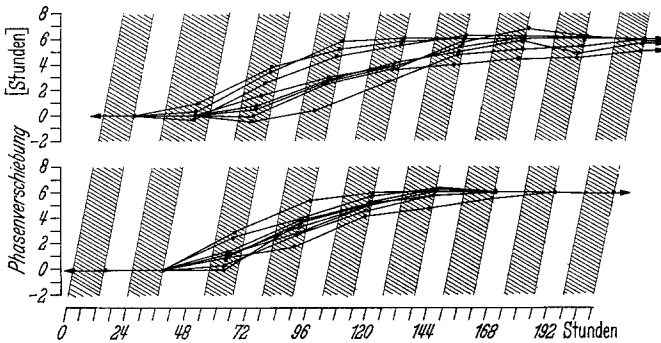


Abb. 2. Phasenverschiebung bei Buchfinken während der Resynchronisation nach einem Phasensprung des Zeitgebers um 6 Std, erreicht durch einmaliges Verlängern der Dunkelzeit (oben) bzw. der Lichtzeit (unten). Aufeinanderfolgende Aktivitätsanfänge (Punkte) für je ein Tier durch Striche verbunden. Ordinate: Verschiebung der Phase (= Aktivitätsanfang) gegen die Ausgangslage vor dem Phasensprung. Beleuchtungsstärken: schraffiert 0,5 Lux, freie Flächen 250 Lux

In diesem Versuch streuen auch die Werte interindividuell stärker als im Versuch mit Verlängerung der Lichtzeit. Die Ergebnisse beider Versuche stimmen darin überein, daß die endgültige Phasenlage mit zunächst größeren, später kleineren Schritten erreicht wird. In der ersten Dunkelzeit nach dem Phasensprung beträgt die Phasenverschiebung aller Tiere beider Versuche im Mittel weniger als 2 Std.

Ein deutlich anderes Bild bieten die Versuche, in denen Licht- oder Dunkelzeit einmal verkürzt werden (kurz: Beschleunigungsversuche). Die über alle Tiere gemittelten Ergebnisse sind in Abb. 3 denen der Versuche mit einmaliger Verlängerung der Zeitgeber-Periode („Verzögerungsversuche“) gegenübergestellt. Sowohl bei einmaligem Halbieren der Dunkelzeit (oberstes Diagramm) wie bei einmaligem Halbieren der Lichtzeit (zweitoberstes Diagramm) beträgt die erste meßbare Phasenverschiebung (in der ersten verschobenen Lichtzeit) mehr als 3 Std; die endgültigen Phasenlagen sind wesentlich früher erreicht als bei den darunter dargestellten Verzögerungsversuchen. Auch im Beschleunigungsversuch verschiebt nur eine Gruppe von Vögeln die Phase um

volle 6 Std ($-6 D$); bei der anderen Gruppe ($-6 L$) liegt der Aktivitätsbeginn nach Resynchronisation etwas später als vor dem Phasensprung (d.h.: Phasenverschiebung um etwas weniger als 6 Std). Diese Tatsache sowie die Kleinheit der letzten Schritte der Phasenverschiebung machen es schwer, eindeutig festzustellen, wann ein Vogel die endgültige Phasenlage erreicht hat. Die volle Resynchronisationszeit bietet deshalb nicht immer das geeignete Maß zum Vergleich verschiedener Versuche. Aus diesem Grund ist in Abb. 3 durch einen schrägen Pfeil jeweils der Zeitpunkt gekennzeichnet, an dem $\frac{2}{3}$ der theoretisch zu erwartenden Phasenverschiebung erreicht sind. Dieser Punkt liegt bei den Beschleunigungsversuchen 30 Std ($-6 D$) bzw. 32 Std ($-6 L$) nach dem Beginn der letzten, vor dem Phasensprung gelegenen Lichtzeit. Bei den Verzögerungsversuchen ist der gleiche Grad von Phasenverschiebung erst 76 Std ($+6 D$) bzw. 60 Std ($+6 L$) nach dem Beginn der letzten vor dem Phasensprung gelegenen Dunkelzeit erreicht (oder 58 Std bzw. 48 Std nach dem Ende dieser Dunkelzeit). Die $\frac{2}{3}$ -Resynchronisationszeit ist demnach bei den Verzögerungsversuchen rund doppelt so lang wie bei den Beschleunigungsversuchen (vgl. Abb. 1).

In den beiden Diagrammen der Abb. 2 ist für den Aktivitätsbeginn vor dem Phasensprung jeweils nur 1 Punkt für alle Vögel eingezeichnet. Dieses „Normieren“ auf gleiche Ausgangs-Phasenlage erleichtert den interindividuellen Vergleich der Kurvenverläufe während der Resynchronisation. Tatsächlich beginnen die Vögel jedoch mit ihrer Aktivität keineswegs genau bei „Licht an“, sondern meist verschieden lange vor diesem Zeitpunkt. Die Differenz zwischen Aktivitätsbeginn und Beginn der Lichtzeit, die Phasenwinkel-Differenz, ist Ausdruck der auch im synchronisierten Zustand sich auswirkenden Eigenfrequenz jedes Einzelieres. Je größer die Eigenfrequenz eines Vogels ist, desto stärker negativ

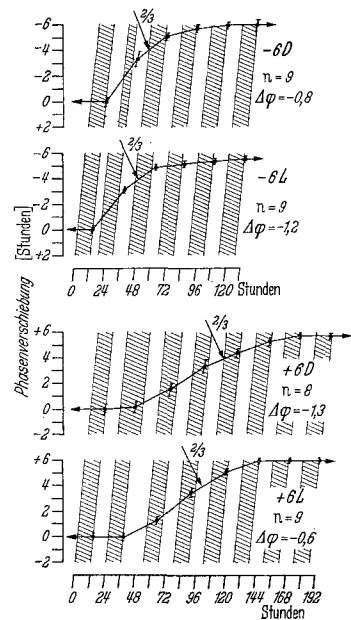


Abb. 3. Phasenverschiebung bei Buchfinken nach Phasensprung des Zeitgebers um 6 Std. Obere zwei Diagramme: Einmalige Verkürzung der Zeitgeber-Periode, untere zwei Diagramme: Einmalige Verlängerung der Zeitgeber-Periode. L Lichtstunden, (250 Lux, schraffiert), D Dunkelstunden (0,5 Lux, schraffiert). Ordinate: Verschiebung der Phase (= Aktivitätsanfang) gegen Ausgangslage. n Zahl der Versuchstiere. $\Delta\varphi$ mittlere Phasenwinkel-Differenz der n Tiere vor dem Phasensprung. (Linie im Meßpunkt: Mittlerer Fehler des Mittelwertes. Der schräge Pfeil markiert den Zeitpunkt, an dem $\frac{2}{3}$ der theoretisch zu erwartenden Phasenverschiebung erreicht sind)

ist die Phasenwinkel-Differenz. (Bezüglich der hier gültigen Gesetzmäßigkeiten vgl. ASCHOFF und WEVER 1962 a.) Diese individuell verschiedenen, an den Phasenwinkel-Differenzen erkennbaren Eigenfrequenzen wirken sich offenbar auch auf die Dauer der Resynchronisation aus. Um das zu zeigen, sind in Abb. 4 die Kurven des oberen Diagrammes von Abb. 2 in drei Gruppen je nach Größe der ursprünglichen Phasenwinkel-Differenz zusammengefaßt. Bei zwei Vögeln, die bei

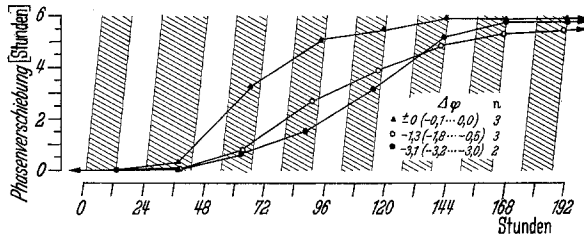


Abb. 4. Phasenverschiebung bei Buchfinken nach Phasensprung des Zeitgebers um 6 Std durch einmalige Verlängerung der Dunkelzeit. Acht Tiere, in Gruppen zu n Tieren zusammengefaßt je nach Größe der Phasenwinkel-Differenz ($\Delta\varphi$) vor dem Phasensprung. Ordinate: Verschiebung der Phase (= Aktivitätsbeginn) gegen die Ausgangslage. Schraffiert: 0,5 Lux, freigelassen 250 Lux Beleuchtungsstärke

Versuchsbeginn über 3 Std vor dem Beginn der Lichtzeit aktiv werden (Phasenwinkel-Differenz $\Delta\varphi$ im Mittel $-3,1$ Std), verschiebt sich die Phase nur sehr langsam; 24 Std nach dem Phasensprung weicht sie erst um 0,6 Std vom Ausgangswert ab. Dementgegen haben drei andere Vögel, bei denen Aktivitätsbeginn und Beginn der Lichtzeit ursprünglich fast zusammenfallen ($\Delta\varphi = \pm 0$), schon in der ersten verschobenen Dunkelzeit über 50% der endgültigen Phasenverschiebung bewältigt. Zwischen diesen beiden Extremen bewegt sich die Mittelwertskurve von drei weiteren Tieren, deren ursprüngliche Phasenwinkel-Differenz mit $-1,3$ Std etwa die Mitte zwischen denen der beiden anderen Gruppen hält. Der Befund sagt: Je größer die Eigenfrequenz eines Tieres, desto langsamer verschiebt es im Verzögerungsversuch nach dem Phasensprung des Zeitgebers seine Phase. Die Ergebnisse des Versuches mit Verlängerung der Lichtzeit enthalten entsprechende Hinweise; die Werte lassen sich jedoch schlecht zu Gruppen zusammenfassen, und die Unterschiede sind weniger klar. Bei den Beschleunigungsversuchen sollte man das Gegenteil erwarten, d.h. schnellere Resynchronisation bei den Tieren mit höherer Eigenfrequenz; die Unterlagen reichen nicht aus, das zu prüfen.

2. Phasensprung um 12 Std (Versuchsreihe B)

Bei einmaliger Verdoppelung der Dunkelzeit verhalten sich die Vögel ähnlich wie bei Verlängerung der Dunkel- oder der Lichtzeit um 6 Std. Die Aktivität beginnt mit jeder folgenden Periode etwas später, bis nach

etwa 6 Tagen die ursprüngliche Phasenlage wieder erreicht ist. In all diesen Versuchen sind also während der Resynchronisation die Perioden verlängert. Nicht so eindeutig ist das Bild bei Verdoppelung der Lichtzeit. Auch in diesen Versuchen sind zwar oft die Perioden für die Dauer der Resynchronisation länger als 24 Std; zuweilen aber treten zu Beginn der Verschiebung zwei ganz kurze Perioden auf. Die Abb. 5 bringt zwei Beispiele, gezeichnet nach den mit Zähldruckern gewonnenen Werten.

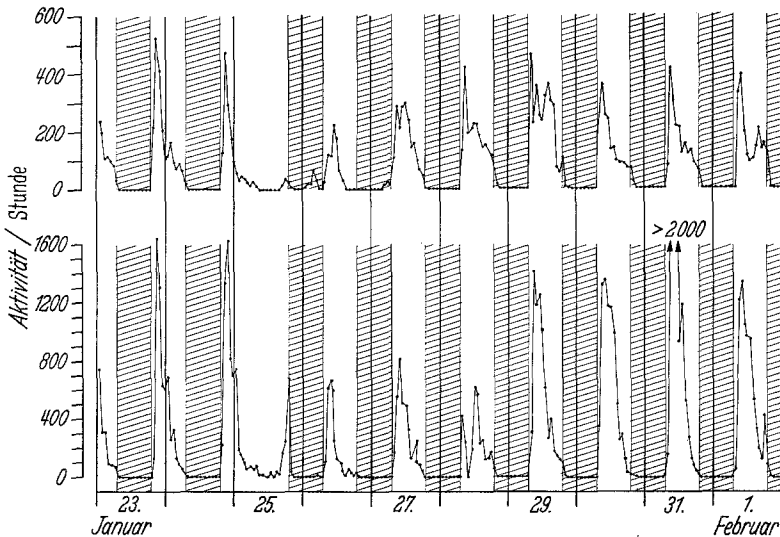


Abb. 5. Aktivitätsperiodik zweier Buchfinken, registriert mit stündlich druckenden Zählwerken, im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel bei einmaliger Verdoppelung der Lichtzeit (= Phasensprung um 12 Std). Beleuchtungsstärken: schraffierte Flächen 0,5 Lux, freie Flächen 250 Lux

Im unteren Diagramm setzt die Aktivität im letzten Drittel der verdoppelten Lichtzeit ein und steigert sich bei deren Ende zu einem Maximum, das den drei folgenden Maxima gleichkommt. Es scheint deshalb gerechtfertigt, die beiden ersten Maxima als Ausdruck zweier voller, allerdings sehr kurzer Perioden zu bewerten. Im oberen Diagramm kann dagegen die kleine Aktivitätszacke am Ende der verdoppelten Lichtzeit kaum als echtes Maximum gerechnet werden; hier beginnt die Aktivität in der Mitte der Dunkelzeit und erreicht erst in der folgenden Lichtzeit das erste Resynchronisations-Maximum. In beiden Versuchen ist die gesamte Aktivität je Periode für die Dauer der Resynchronisation verringert.

Das untere Diagramm der Abb. 5 stellt in doppelter Hinsicht einen Extremfall dar: Einmal ist das erste Maximum der Aktivität nach dem Phasensprung besonders groß, und zum anderen fällt der nächste Aktivitätsanfang mit dem Beginn der Lichtzeit zusammen. In diesem einzigen Fall ist also die Phase bereits nach $1\frac{1}{2}$ Tagen

vollständig verschoben. Im dritten, mit Druckern registrierten Fall ist das Maximum nur wenig größer als das im oberen Diagramm von Abb. 5, und der Aktivitätsanfang liegt mitten in der Dunkelzeit. Dasselbe gilt für die Registrierungen mit Zeitmarkenschreiber, von denen nur zwei einen deutlichen Aktivitätsschub in der verdoppelten Lichtzeit zeigen.

Das Urteil darüber, ob bei Verdoppelung der Lichtzeit die Phasenverschiebung mit einer besonders langen oder mit zwei sehr kurzen

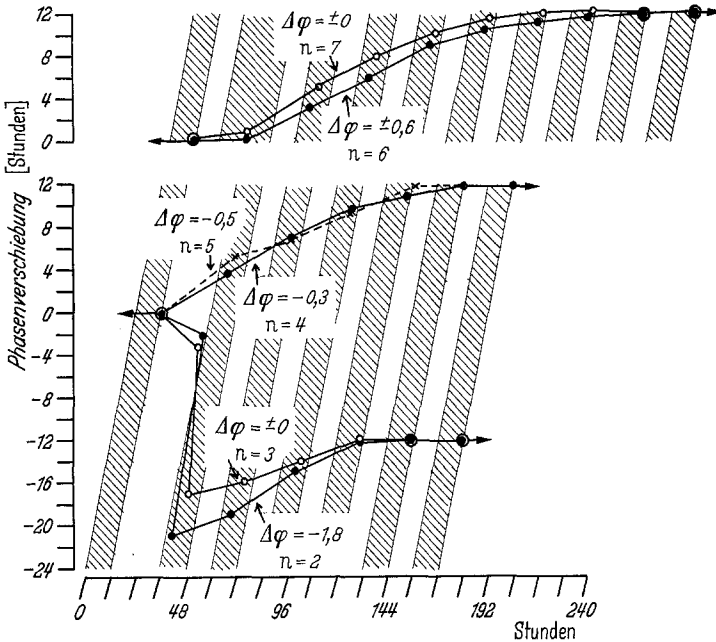


Abb. 6. Phasenverschiebung bei Buchfinken nach Phasensprung des Zeitgebers um 12 Std, erreicht durch Verdoppeln der Dunkelzeit (oben) bzw. der Lichtzeit (unten). Ordinate: Verschiebung der Phase (= Aktivitätsanfang) gegen Ausgangslage. Mittelwerte über jeweils n Tiere mit der mittleren Phasenwinkel-Differenz $\Delta\varphi$ vor dem Phasensprung. Schraffierte Flächen 0,5 Lux, freie Flächen 250 Lux Beleuchtungsstärke. Gestrichelte Kurve: Mittelwerte der Kurven $n=3$ und $n=2$, unter Vernachlässigung des ersten Aktivitätsanfanges nach dem Phasensprung

Perioden einsetzt, scheidert oft schon an der Frage, ob eine Aktivitätszacke in der verdoppelten Lichtzeit als Periode zu rechnen ist oder nicht. Aber auch dann, wenn (wie im unteren Diagramm von Abb. 5) zwei gleich große und einwandfreie Maxima aufeinanderfolgen, ist der Schluß auf zwei kurze Perioden nicht zwingend. Es könnte sein, daß die bekannten, aktivitätsfördernden Wirkungen der Lichtzeit und die hemmenden Wirkungen der Dunkelzeit („positives und negatives Maskieren“, vgl. WEVER und ASCHOFF 1962a und weiter unten) zwei Maxima und damit zwei Perioden vortäuschen. Für diese Deutung spricht die Tatsache, daß die gesamte Dauer der Resynchronisation in

diesen Versuchen immer die gleiche ist, unabhängig davon, ob ein oder zwei Maxima registriert sind und wie sie bewertet werden. Dies geht übersichtlich aus der zusammenfassenden Darstellung in Abb. 6 hervor. Im oberen Diagramm sind alle Versuche mit Verdoppelung der Dunkelzeit in zwei Mittelwertskurven dargestellt, deren eine aus den Strichregistrierungen, die andere aus den Zähldruckwerten gewonnen ist. In beiden Versuchsgruppen wird die um 12 Std verschobene Phasenlage mit 6 bzw. mit 7 eindeutig verlängerten Perioden erreicht. Das untere Diagramm enthält die Ergebnisse der Versuche mit doppelter Lichtzeit. In insgesamt vier Fällen beginnt die Phasenverschiebung einwandfrei mit einer sehr langen Periode; der Kurvenverlauf entspricht dem der beiden Kurven im oberen Diagramm. In fünf weiteren Fällen (3 mit Zähldruckwerten, 2 mit Strichmarkenregistrierung) sind zwei aufeinanderfolgende Maxima ausgebildet. Als volle Perioden gezählt, erscheinen sie in der Darstellung des unteren Diagrammes als Beschleunigung mit einem nach unten gerichteten Kurvenverlauf, der über die angestrebte Phasenlage (-12 Std) hinausführt; erst mit den folgenden, nunmehr verlängerten Perioden wird die volle Resynchronisation erreicht. Bildet man von diesen beiden Kurven das Mittel und berechnet für den Anfang der Phasenverschiebung statt zweier kurzer nur eine lange Periode, so erhält man die gestrichelt eingezeichnete Kurve. Sie gleicht in ihrem Verlauf völlig jener, deren Werte keinen Zweifel über nur eine lange Anfangsperiode zulassen. Diese Übereinstimmung und der Umstand, daß auch bei Annahme einer anfänglichen Beschleunigung die gesamte Resynchronisationszeit gar nicht kürzer wird, sprechen dafür, daß im Versuch mit verdoppelter Lichtzeit ebenso wie bei Verdoppeln der Dunkelzeit die Phasenverschiebung durch Verzögerung erreicht wird. In beiden Versuchen sind die $\frac{2}{3}$ -Resynchronisationszeiten etwa gleich lang (Verschiebung der Phase um 8 Std innerhalb rund $2\frac{1}{2}$ Perioden nach dem Phasensprung).

Besprechung

Die mitgeteilten Befunde enthalten zusammengefaßt folgende, für Buchfinken und vermutlich für andere lichtaktive Arten ebenso gültige Ergebnisse:

1. Nach einem Phasensprung des Zeitgebers erreicht die biologische Phase ihre Ausgangslage mit mehreren, unterschiedlich großen Schritten.
2. Während der Resynchronisation ist die gesamte Aktivitätsmenge je Periode geringer als bei voller Synchronisation (Abb. 5).
3. Die Dauer der Resynchronisation hängt unter anderem davon ab, ob die Zeitgeberperiode einmal um einen bestimmten Betrag verlängert wird (Verzögerungsversuch) oder ob sie verkürzt wird (Beschleunigungsversuch). Bei gleich großem Phasensprung dauert die Resynchronisation

im Verzögerungsversuch etwa doppelt so lang wie im Beschleunigungsversuch (Abb. 3).

4. Die Eigenfrequenz des Tieres, im synchronisierten Zustand indirekt erkennbar an der Phasenwinkel-Differenz, bestimmt die Geschwindigkeit der Schritte, mit denen die Phase verschoben wird (Abb. 4).

Der letzte Punkt (4) ist der am schwächsten gesicherte. Es bedarf einer größeren Zahl von Versuchen an weit mehr Individuen, bevor

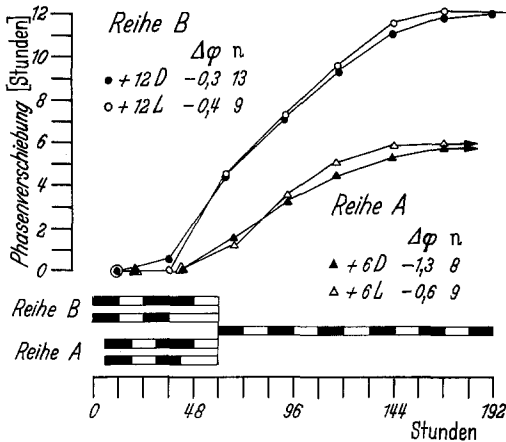


Abb. 7. Phasenverschiebung bei Buchfinken nach Phasensprung des Zeitgebers um 12 Std (Reihe B) bzw. um +6 Std (Reihe A). Mittelwerte für jeweils n Tiere mit der mittleren Phasenwinkel-Differenz $\Delta\varphi$ bei Versuchsbeginn. D Dunkelstunden (0,5 Lux), L Lichtstunden (250 Lux). Ordinate: Verschiebung der Phase (= Aktivitätsanfang) gegen Ausgangslage. Über dem Abszissenmaßstab Schemata der Licht-Dunkel-Folgen in beiden Versuchsreihen

quantitative Aussagen gemacht werden können. Die bisherigen Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, daß die in einer Versuchsgruppe gefundene Gesetzmäßigkeit allgemein gültig ist. Diese auch theoretisch zu fordernde Abhängigkeit der Resynchronisationszeit von der Eigenfrequenz, die sich hier lediglich auf Grund zufälliger individueller Verschiedenheiten der Spontanfrequenzen bemerkbar macht, muß sich mit folgendem Versuch prüfen lassen: Bei Anheben der mittleren Beleuchtungsstärke eines künstlichen Licht-Dunkel-Wechsels

wächst die Eigenfrequenz lichtaktiver Vögel an, was in Änderungen der Phasenwinkel-Differenz zum Ausdruck kommt (ASCHOFF und WEVER 1962 a); es ist demnach zu erwarten, daß mit zunehmender Beleuchtungsstärke die Resynchronisationszeiten lichtaktiver Vögel im Beschleunigungsversuch kürzer, im Verzögerungsversuch länger werden. Als Stütze für die Richtigkeit dieser Überlegung kann ein Befund von HOFFMANN (1954) gelten: Die Orientierungsperiodik von Staren folgt einem beschleunigenden Phasensprung um -6 Std bei Verwendung von Kunstlicht in 4-6 Tagen, bei natürlicher Belichtung (d.h. bei Übergang von einem um +6 Std verschobenen Kunsttag auf den sehr viel helleren Naturtag) in etwa 2 Tagen. Allerdings sind diese beiden Phasensprünge wegen der Vielfalt möglichenfalls wirksamer Faktoren im Naturtag nur bedingt vergleichbar. Versuche zur Prüfung der Hypothese unter ausschließlich künstlicher Beleuchtung sind eingeleitet.

Ein Umstand, der die Klärung dieser Frage erschwert, ist kurz zu erörtern. Sichere Aussagen über die Phasenwinkel-Differenz sind unter den hier gewählten Bedingungen (rechteckiger Licht-Dunkel-Wechsel, relativ große Beleuchtungsstärke in der Lichtzeit) nur möglich, wenn die Aktivität der Vögel mehr oder weniger lange vor Beginn der Lichtzeit einsetzt. Positive Phasenwinkel-Differenzen (d. h. Beginn der Aktivität nach dem Beginn der Lichtzeit) lassen sich wegen der starken Maskierwirkung des Lichtes meist nicht messen: Bei Vögeln mit niedriger Eigenfrequenz, die eigentlich nach Beginn der Lichtzeit aktiv werden sollten, kann das plötzliche Hellwerden unmittelbar Aktivität auslösen; diese exogene Aktivität überdeckt den endogenen Aktivitätsbeginn. Mit anderen Worten: Negative Phasenwinkel-Differenzen sind eindeutig; positive Phasenwinkel-Differenzen sind häufig verdeckt und werden dann als Phasenwinkel-Differenz Null gemessen. (Einzelheiten hierzu bei ASCHOFF und WEVER 1962a; vgl. die dort wiedergegebene Abb. 2.)

Der Einfluß der Eigenfrequenz (bzw. der Phasenwinkel-Differenz) auf Dauer und Verlauf der Resynchronisation bedingt es, daß die Verhaltensweisen von Vögeln bei verschiedenartigen Phasensprüngen nur dann sinnvoll miteinander verglichen werden können, wenn die Ausgangs-Phasenlagen im Mittel übereinstimmen. Bei den Versuchen mit einmaliger Verkürzung oder Verlängerung der Zeitgeberperiode um 6 Std ist diese Bedingung annähernd erfüllt: Die Phasenwinkel-Differenzen der vier Gruppen von Vögeln liegen innerhalb der Grenzen von $-0,6$ Std und $-1,3$ Std (vgl. Abb. 3). Diese Mittelwerte enthalten nur wenige Einzelmessungen mit dem Wert Null. Die unterschiedlichen Geschwindigkeiten der Phasenverschiebungen und die unterschiedlich langen Resynchronisationszeiten im Beschleunigungs- und im Verzögerungsversuch lassen sich demnach nicht mit Unterschieden in den Eigenfrequenzen erklären; sie sind vielmehr Folge der verschiedenen Versuchsbedingungen.

Nicht so klar liegen die Dinge bei den Versuchen mit Verdoppelung der Lichtzeit oder der Dunkelzeit. Die hierbei verwendeten Vögel haben bei Versuchsbeginn im Mittel Phasenwinkel-Differenzen von nur $-0,3$ bzw. $-0,4$ Std; über die Hälfte von ihnen hat den Wert Null. Es ist also damit zu rechnen, daß in diesen beiden Tiergruppen der Versuchsreihe B eine beträchtliche Anzahl von Vögeln mit relativ niedriger Eigenfrequenz (d. h. mit eigentlich positiver Phasenwinkel-Differenz), enthalten sind; sie beeinflussen den mittleren Verlauf der Resynchronisation, ändern jedoch nicht in entsprechender Weise den Mittelwert der Phasenwinkel-Differenz. Das ist zu berücksichtigen, wenn man diese Versuche mit denen der Versuchsreihe A vergleicht. Nach den in Abb. 7 eingezeichneten Kurvenzügen scheinen die Resynchronisationszeiten nach einem Phasensprung um 12 Std ebenso lang zu sein wie nach einem Sprung um 6 Std. Dieser Schluß wäre nur bei gleicher Ausgangs-Phasenlage beider Tiergruppen in beiden Versuchen zulässig. In den Versuchen der Reihe B sind aber die Phasenwinkel-Differenzen nicht nur weniger

negativ, sondern diese Werte drücken vermutlich die zugrunde liegenden mittleren Eigenfrequenzen nicht richtig aus, da die positiven Phasenwinkel-Differenzen nur mit Null erscheinen. Insgesamt liegt also die mittlere Eigenfrequenz der Tiere der Gruppe B beträchtlich unter der der Tiere von Gruppe A. Dies ist, wie man in Analogie zu den in Abb. 4 dargestellten Versuchen vermuten darf, der Grund für den steilen anfänglichen Kurvenanstieg in Gruppe B und für die im Vergleich zur Gruppe A relativ kurze Resynchronisationszeit. Hätten die Vögel im Versuch B im Mittel eine höhere Eigenfrequenz gehabt (also stärker negative Phasenwinkel-Differenzen), so hätten sie nach dem Phasensprung um 12 Std ihre Phase anfangs langsamer verschoben — etwa entsprechend dem Verhalten der Vögel von Gruppe A — und wären somit erst nach einer entsprechend längeren Zeit resynchronisiert worden.

Vereinzelte Angaben in der Literatur deuten darauf hin, daß die Resynchronisationszeiten — zumindest bei Vögeln, Säugetieren und Reptilien — nach einem Phasensprung um 12 Std etwa doppelt so lang sind wie nach einem verzögernden Phasensprung um +6 Std. Das heißt: Die mittlere Verschiebungsgeschwindigkeit ist in beiden Fällen annähernd dieselbe; sie liegt zwischen 1,0 und 2,0 Std/Tag. Werte in dieser Größenordnung sind in neuerer Zeit an folgenden Funktionen und Arten gemessen worden: An der Aktivität von Affen (STSCHEBAKOWA 1954; TSCHERKOWITSCH 1953) und Ratten (HOLMGREN und SWENSSON 1953; FOLK 1955); bei Mäusen an der Mitosenperiodik im Ohrepithel (HALBERG, BITTNER u. Mitarb. 1957), an der Aktivität (BRUSS u. Mitarb. 1958) und am Leberglykogengehalt (unter Hinweis auf verschiedene Verschiebungsgeschwindigkeiten während der 1. und 2. Hälfte der Resynchronisation; HALBERG, ALBRECHT u. Mitarb. 1960); an der Orientierungsperiodik von Tauben (HOFFMANN 1954) und von *Talitrus saltator* (PARDI 1953/54; PARDI und GRASSI 1955); an der Periodik der Brutablösung und der Richtungswahl von Brieftauben (SCHMIDT-KOENIG 1958); an zeitdressedierten Bienen (RENNER 1960); schließlich an der Aktivitäts- und Orientierungsperiodik von *Lacerta viridis* (FISCHER 1961). Wesentlich größere Verschiebungsgeschwindigkeiten (bis zu 8 Std/Tag) scheinen für *Velia currens* (BIRUKOW und BUSCH 1957; RENSING 1961) und für *Arctosa variata* (PARI u. Mitarb. 1957; TONGIORGI 1959) zu gelten. Dies ist möglichenfalls als Hinweis dafür zu werten, daß die endogene Periodik dieser Arten nicht wirklich selbsterregt ist.

Besondere Beachtung verdient der gut gesicherte Befund, daß Vögel nach einem Phasensprung um -6 Std doppelt so schnell resynchronisiert sind wie nach einem Sprung um +6 Std. In der Literatur fehlen vergleichbare Zahlen fast völlig, da nur wenige derartige Experimente durchgeführt worden sind. Nach Untersuchungen von SCHMIDT-KOENIG (1958) beträgt die mittlere Geschwindigkeit der Phasenverschiebung bei der Richtungswahl von Tauben nach einem Phasensprung um -6 Std rund 1,5 Std/Tag, nach einem Phasensprung um +6 Std nur etwa 1,0 Std/Tag; für die Periodik der Brutablösung soll jedoch das umgekehrte Verhältnis gelten. An der Aktivität von *Lacerta viridis* sind nach einem Phasensprung um -10 Std Verschiebungen von 5 Std/Tag gemessen

worden, nach dem entsprechenden Verzögerungsversuch nur 2,0 Std/Tag (FISCHER 1961). Weitere Experimente mit Verzögerungs- und Beschleunigungs-Phasensprüngen, möglichst auch an dunkelaktiven Arten, sind dringend erwünscht, da die genauere Kenntnis der hier gültigen Gesetzmäßigkeiten für Fragen der Praxis wichtig werden kann. Das gilt besonders für Probleme des modernen schnellen Langstreckenfluges entlang Breitengraden, bei denen Phasenverschiebungen mit den ihnen folgenden Schwierigkeiten der Resynchronisation unvermeidlich sind, und für Schichtarbeiter, die von einer Schicht auf die andere überwechseln müssen (vgl. hierzu ASCHOFF und WEVER 1962b).

Zusammenfassung

Die periodische Hüpfaktivität von Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.) läßt sich leicht mit einem als Zeitgeber wirkenden künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel von 12 Std Lichtzeit (250 Lux) und 12 Std Dunkelzeit (0,5 Lux) synchronisieren. Die Aktivität der Vögel beginnt mit dem Zeitpunkt „Licht an“ oder unterschiedlich lange davor (= mehr oder minder stark negative Phasenwinkel-Differenz). Nach einem Phasensprung des Zeitgebers durch einmaliges Verkürzen oder Verlängern der Lichtzeit oder der Dunkelzeit dauert es meist mehrere Perioden, bis der Vogel die ursprüngliche Phasenlage zum Zeitgeber wieder erreicht hat. Während dieser Resynchronisation ist die gesamte, je Periode entwickelte Aktivität verringert.

Phasensprünge des Zeitgebers um 6 Std werden vom Vogel je nach Richtung der Sprünge unterschiedlich schnell ausgeglichen: Nach einmaliger Verlängerung einer Licht- oder einer Dunkelzeit um 6 Std dauert die Resynchronisation 4—5 Tage, nach entsprechender Verkürzung der Zeitgeberperiode nur halb so lang.

Die Geschwindigkeit mit der der Vogel nach einem Phasensprung des Zeitgebers seine Phase verschiebt, richtet sich außerdem nach der ursprünglichen Phasenwinkel-Differenz: Einem Phasensprung um +6 Std folgt ein Vogel mit stark negativer Phasenwinkel-Differenz langsamer als ein Vogel mit der Phasenwinkel-Differenz Null. Diese Ergebnisse sind auch theoretisch zu erwarten, da die Phasenwinkel-Differenz Ausdruck der Eigenfrequenz des Systems ist: Stärker negative Phasenwinkel-Differenz entspricht höherer Eigenfrequenz.

Nach einem Phasensprung um 12 Std durch Verdoppeln einer Lichtzeit oder einer Dunkelzeit verhalten sich die Buchfinken ähnlich wie nach einem Phasensprung um +6 Std. Sie verschieben die Phase in beiden Fällen durch mehrfaches Verlängern der Periode. Vereinzelt Fälle, in denen bei verdoppelter Lichtzeit zunächst zwei sehr kurze Perioden

aufzutreten scheinen, lassen sich unter Berücksichtigung von Maskierwirkungen des Lichtes auf die Aktivität im gleichen Sinne deuten wie die einheitlichen Ergebnisse der Versuche mit Verdoppeln der Dunkelzeit.

In Übereinstimmung mit Angaben anderer Autoren beträgt die mittlere Geschwindigkeit der Phasenverschiebung nach einem verzögernden Phasensprung 1,0—2,0 Std./Tag. Nach einem Phasensprung mit Verkürzung der Zeitgeberperiode wird die Phase etwa doppelt so schnell verschoben.

Literatur

- ASCHOFF, J.: Diurnal rhythms. *Ann. Rev. Physiol.* **25** (1963).
- , u. R. WEVER: Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 115—128 (1962 a).
- — Spontanperiodik des Menschen bei Ausschluß aller Zeitgeber. *Naturwissenschaften* **49**, 337—342 (1962 b).
- BIUKOW, G., u. E. BUSCH: Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. II: Orientierungsrhythmik in verschiedenen Lichtbedingungen. *Z. Tierpsychol.* **14**, 184—207 (1957).
- BRUSS, R. T., E. JACOBSON, F. HALBERG, H. A. ZANDER and J. J. BITTNER: Effects of lighting regimen and blinding upon gross motor activity of mice. *Fed. Proc.* **17**, 21 (1958).
- FISCHER, K.: Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung und Laufaktivität von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis* LAUR.) *Z. Tierpsychol.* **18**, 450—470 (1961).
- FOLK jr., E.: Modification by light and feeding of the diurnal rhythm of running activity in the white rat. *Int. Ges. Rh. Forschg* 5. Konf. 1955.
- HALBERG, F., P. G. ALBRECHT and C. P. BARNUM jr.: Phase shifting of liver glycogen rhythm in intact mice. *Amer. J. Physiol.* **199**, 400—402 (1960).
- J. J. BITTNER u. D. SMITH: Belichtungswechsel und 24 Std.-Periodik von Mitosen im Hautepithel der Maus. *Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforsch.* **9**, 69—73 (1957).
- HOFFMANN, K.: Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung. *Z. Tierpsychol.* **11**, 453—475 (1954).
- HOLMGREN, H. J., u. A. SWENSSON: Der Einfluß des Lichtes auf den 24 Std.-Rhythmus der Aktivität, des Leberglykogens und der Körpertemperatur. *Acta med. scand.*, Suppl. **278**, 71—76 (1953).
- PAPI, F., L. SERRETTI e S. PARRINI: Nuove ricerche sull' orientamento e il senso del tempo di *Arctosa perita* (LATR.) (Araneae Lycosidae). *Z. vergl. Physiol.* **39**, 531—561 (1957).
- PARDI, L.: Esperienze sull' orientamento di *Talitrus saltator* (MONTAGU) (Crustacea-Amphipoda): l'orientamento al sole degli individui a ritmo nicti-emerale invertito, durante la „loro notte“. *Boll. Instit. Museo Zool. Univ. Torino* **4**, (1—8) N. 9 (1953/54).
- , and M. GRASSI: Experimental modification of direction-finding in *Talitrus saltator* (MONTAGU) and *Talorchestia deshayesii* (AUD.) (Crustacea-Amphipoda). *Experientia* (Basel) **11**, 202 (1955).
- NENNER, M.: The contribution of the Honey bee to the study of time-sense and astronomical orientation. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 361—367 (1960).
- RENSING, L.: Aktivitätsperiodik des Wasserläufers *Velia currens* F. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 292—322 (1961).

- SCHMIDT-KOENIG, K.: Experimentelle Einflußnahme auf die 24 Std-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. *Z. Tierpsychol.* **15**, 301—331 (1958).
- STSCHERBAKOWA, O.P.: Experimentelle Untersuchungen über den 24 Std-Rhythmus physiologischer Funktionen bei Affen. In BYKOW, Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen, S. 40—61 (1954).
- TONGIORGI, P.: Effects of the reversal of the rhythm of nycthemeral illumination on astronomical orientation and diurnal activity in *Arctosa variana* C.L. KOCH (Araneae, Lycosidae). *Arch. ital. Biol.* **97**, 251—265 (1959).
- TSCHERKOWITSCH, G.M.: Gehör und Rolle der Hordenbeziehungen in der Tagesperiodik bei Affen. In BYKOW, Regulation physiologischer Funktionen, Bd. 2, S. 187—198. 1953. [Russisch].

Prof. Dr. J. ASCHOFF,
8131 Erling-Andechs über Starnberg,
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie