

Der Einfluß des Lichtes auf die Aktivität von Flughunden (*Megachiroptera*)

SIGLIND ERKERT

Zoophysiolgisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 24. Dezember 1969

The Effect of Light on the Activity of Fruit Bats (*Megachiroptera*)

Summary. 1. We investigated the influence of light on the activities of two species of fruit bats: one, *Rousettus aegyptiacus* lives in caverns and the other, *Eidolon helvum*, lives in trees.

2. Both *Rousettus* and *Eidolon* are dark active and show a monophasic activity pattern. The daily period of main activity for *Eidolon* was at the beginning of dark time whereas *Rousettus* showed its main activity during the second half of dark time.

3. When the dark phase was prolonged (LD 4:20) there was almost no alteration of the activity period; when it was shortened (LD 22:2) the activity period could be compressed to two hours.

4. In continuous light *Rousettus* as well as *Eidolon* exhibited a circadian activity rhythm. The period for *Rousettus* lasted more than 24 hours (Fig. 15), for *Eidolon* less than 24 hours (Table 5).

5. After shifting the dark phase the time of resynchronization depended upon the direction of shifting and upon the difference of light intensity between light and dark phase.

6. With small light intensities *Rousettus* could be synchronized by an intensity difference of 0.006 lx only (LD 12:12; 0.041:0.035 lx). With high light intensities a desynchronization could be partly observed in LD of 31:3,9 lx.

7. With an LD having constant intensity in the light phase and having varied intensities in the dark phase, and also with an LL having different intensities the flying bats investigated showed light dependent maxima of activity (Figs. 14 and 15). The $\alpha:\varrho$ relation complied only with the circadian rule of Aschoff whereas length of period and phase difference were not clearly correlated with light intensity.

8. The dark inhibition of the activity of dark active animals was not primarily related to reduced orientation but to inhibition by small light intensities. This finding was discussed.

Zusammenfassung. 1. Es wird untersucht, welchen Einfluß das Licht auf die Aktivität einer höhlenbewohnenden (*Rousettus aegyptiacus*) und einer baumbewohnenden Flughundart (*Eidolon helvum*) hat.

2. *Rousettus* und *Eidolon* sind dunkelaktiv und haben ein monophasisches Aktivitätsmuster. Bei *Eidolon* liegt die tägliche Hauptaktivität zu Beginn, bei *Rousettus* in der zweiten Hälfte der Dunkelzeit.

3. Bei verlängerter Dunkelphase (LD 4:20) ändert sich die Aktivitätszeit kaum; durch eine Verkürzung der Dunkelphase (LD 22:2) kann sie auf 2 Std komprimiert werden.

4. *Rousettus* und *Eidolon* zeigen im Dauerlicht einen circadianen Aktivitätsrhythmus, dessen Periodenlänge bei *Rousettus* über (Abb. 15), bei *Eidolon* unter 24 Std liegt (Tabelle 5).

5. Die Resynchronisationszeit nach einer Verschiebung der Dunkelphase ist abhängig von der Richtung der Verschiebung und von der Intensitätsdifferenz zwischen Licht- und Dunkelphase.

6. Im Bereich geringer Beleuchtungsstärken kann bei *Rousettus* noch ein Intensitätsunterschied von 0,006 lx synchronisierend wirken (LD 12:12; 0,041: 0,035 lx), bei hohen Beleuchtungsstärken tritt zum Teil im LD von 31:3,9 lx eine Desynchronisation auf.

7. Im LD mit gleichbleibender Helligkeit in der Lichtphase und variiertes Beleuchtungsstärke in der Dunkelzeit und im LL verschiedener Beleuchtungsstärken zeigen die untersuchten Flughunde beleuchtungsabhängige Maxima der Aktivitätsmenge (Abb. 14 und 15). Der Circadian-Regel Aschoffs folgt nur das $\alpha:\rho$ -Verhältnis; Periodenlänge und Phasendifferenz sind nicht eindeutig mit der Beleuchtungsstärke korreliert.

8. Es wird diskutiert, daß die Dunkelhemmung der Aktivität dunkelaktiver Tiere nicht primär auf ein vermindertes Orientierungsvermögen zurückgeht, sondern daß geringe Beleuchtungsstärken direkt hemmend auf den Organismus wirken.

A. Einleitung

Flughunde besitzen besonders ausgeprägte Nachtaugen. Dennoch lassen ihre Sehleistungen bei sehr geringen Beleuchtungsstärken erheblich nach (Neuweiler, 1962). Aktivitätsuntersuchungen an Eulen, deren Augen ebenfalls gut an die nächtliche Lebensweise angepaßt sind, ergaben, daß zunehmende Dunkelheit auch die Aktivität beeinträchtigt (Erkert, 1969). Es fragt sich, ob diese Abnahme der Aktivität auf dem bei verminderter Sehleistung nachlassenden Orientierungsvermögen beruht, oder ob zunehmende Dunkelheit direkt hemmend auf die Aktivität nachtaktiver Tiere wirkt. Um dies zu klären, sollte das Aktivitätsverhalten eines Nachtieres untersucht werden, das sich bei völliger Dunkelheit durch Schallpeilung zurechtfinden kann und dadurch bei der Orientierung nicht grundsätzlich auf den Lichtsinn angewiesen ist.

Der Nilflughund (*Rousettus aegyptiacus*) eignet sich für eine solche Untersuchung besonders gut. Er kann sich im Gegensatz zu anderen Flughundarten optisch und akustisch orientieren. Bei ausreichender Helligkeit herrscht die optische Orientierung vor; mit zunehmender Dunkelheit geht er zur Ultraschallpeilung über (Möhres u. Kulzer, 1956). Dadurch könnte seine Aktivität von den nachts herrschenden Lichtintensitäten unabhängig sein.

Da *Rousettus* unter den Megachiroptera auch insofern eine Sonderstellung einnimmt, als er den Tag in dunklen Höhlen verbringt, während die meisten anderen Gattungen ihr Tagesquartier auf Bäumen haben und dadurch tagsüber wesentlich höheren Lichtintensitäten ausgesetzt sind, schien ein Vergleich mit einem Vertreter dieser Gruppe angebracht. Hierfür wurde *Eidolon helvum*, eine in Zentralafrika beheimatete Art, herangezogen. Weil bisher noch keine Aktivitätsmessungen an Flughunden durchgeführt wurden, war zunächst eine allgemeine Untersuchung des Aktivitätsverhaltens erforderlich.

B. Material und Methode

Die vier Versuchstiere der Art *Rousettus aegyptiacus* (Geoffroy) (R_1, R_2, R_4, R_6) stammen aus einer Kolonie, die seit 1954 im Zoophysiologicalen Institut erfolgreich gehalten und gezüchtet wird. Es waren adulte ♂♂, die während der ganzen Versuchszeit einzeln in den Registrierkästen untergebracht waren. Zum Vergleich stand ein Pärchen der Art *Eidolon helvum* (Kerr) aus Zentralafrika zur Verfügung. Für die Aktivitätsregistrierungen eignete sich nur das ♀ (E_2); das ♂ zeigte zu geringe Aktivität, und sein Aktogramm löste sich im Dauerlicht auf.

Alle Versuchstiere wurden täglich mit so viel Bananen und Haferflocken gefüttert, daß stets etwas übrigblieb. Die Fütterung erfolgte während der Ruhephase zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten. Dadurch konnten störende Einflüsse auf die Aktivität der Tiere vermieden werden.

Flughunde bewegen sich mit großer Geschicklichkeit nach der Methode des „Hangelkletterns“. Sie benützen dazu alternierend ihre mit scharfen Krallen versehenen Füße und die Daumen der Handschwingen. Ihre Bewegungsaktivität wurde deshalb in $100 \times 100 \times 60$ cm großen Kletterkästen registriert (Abb. 1, a).

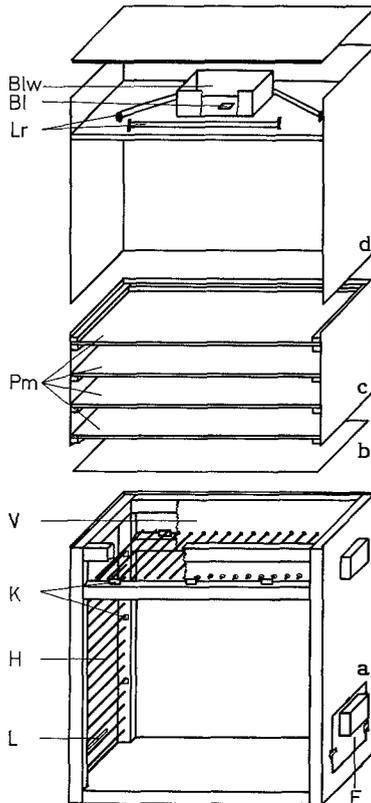


Abb. 1. Versuchsapparatur zur Registrierung der Bewegungsaktivität von Flughunden (s. Text). a Registrierkasten, b Mattglasscheibe, c Mattscheibenkasten, d Lichtkasten, Bl Blende, Blw Blechwanne, F Futtertürchen, K Kippschalter, H Hangelstäbe, Lr Leuchtstoffröhren, L Luftschlitz, Pm Pergamentmattscheiben, V Verschalung

An den Schmalseiten jedes Kastens und 10 cm unterhalb der Decke waren im Abstand von 5 cm, 5 mm dicke Holzstäbe eingezogen. Jeder 5. Stab lag mit den Enden auf elektrischen Kippschaltern. Der Abstand dieser Kontaktstäbe war so gewählt, daß die Flughunde auch mit weit ausholenden Daumenkrallen nicht zwei Kontakte zugleich schließen konnten. Eine Holzverschalung schützte die Schalter vor Verschmutzung (in Abb. 1 an der Seite nicht eingezeichnet). Zur Belüftung dienten vier lichtdichte Luftschlitze. Die Decke des Versuchskastens bildete eine Mattglasscheibe (b). Darüber befand sich, in die hochgezogenen Seitenwände des Kastens a eingepaßt, ein Mattscheibenkasten (c) mit vier Mattscheiben aus Pergamentpapier. In den Kasten c wurde ein 80 cm hoher Lichtkasten (d) eingefügt. 14 cm von seinem oberen Rand war ein Brett befestigt, das auf der Oberseite drei und auf der Unterseite eine Tageslicht-Leuchtstoffröhre (Osram 20 W/15) trug. Zur „Glättung des Lichtes“ wurden die einzelnen Leuchtstoffröhren auf der Oberseite des Brettes an je eine der Phasen des Drehstromnetzes angeschlossen (Sternschaltung).

In der Mitte des Brettes war eine $20 \times 30 \times 10$ cm große Blechwanne aufgeschraubt. In deren Zentrum befand sich eine kreisrunde Öffnung mit 3 cm Durchmesser und eine Halterung für 5×5 cm große Neutralgrau-Reduktionsfilter (Schott NG9 und NG4; $1/10$, $1/100$, $1/1000$ und $1/10000$). Dadurch war gewährleistet, daß nur von der weißen Decke reflektiertes Licht durch die Blendenöffnung fiel. Auf diese Weise und durch die stark streuenden Mattscheiben von c wurde eine gleichmäßige Ausleuchtung des Versuchskastens erzielt, dessen Innenflächen wie die der Kästen c und d mit weißer Dispersionsfarbe gestrichen waren. Mit besonderer Sorgfalt wurden alle Fugen der Versuchsanlage durch schwarzgefärbte Tesamollstreifen abgedichtet, so daß weder Licht aus den Lichtkästen noch äußeres Störlicht in die Versuchskästen kommen konnte. Dieses ermöglichte 1. eine genaue Berechnung der Luxzahlen in nichtmeßbaren Bereichen und 2. Messungen bei absoluter Dunkelheit. Die im Kasten herrschende Beleuchtungsstärke wurde mit einem Milliluxmeter der Firma Lange, Berlin, vom Boden aus gegen die Decke gemessen. Für die einzelnen Kästen ergaben sich folgende Werte:

Versuchstier	L	D
R ₁	15	2×10^{-2} (lx)
R ₂	31	$6,8 \times 10^{-2}$ (lx)
R ₄	30	8×10^{-2} (lx)
R ₆	25	4×10^{-2} (lx)
E ₂	80	$3,7 \times 10^{-2}$ (lx)

Die Registrierkästen von R₂ und R₄ standen in zwei Klimakammern, in denen eine Temperatur von $23,5 \pm 0,5^\circ$ C herrschte. Die Kästen von R₁, R₆ und E₂ waren in einem vollkommen abgedunkelten Dachraum untergebracht (Erkert, 1969). Elektrische Regelheizer und eine Dachberieselungsanlage glichen hier tagesperiodische Temperaturschwankungen weitgehend aus. Jahreszeitlich bedingte Schwankungen der Außentemperatur bewirkten jedoch Änderungen des Temperaturniveaus im Bereich von $22,5$ — 27° C.

Als Maß für die Bewegungsaktivität diente die Betätigung der Kontaktstäbe¹. Die elektrischen Kontaktschlüsse wurden durch Zähldruck-Geräte der Firma Elmeg,

¹ Beobachtungen des Verhaltens der Flughunde in den Versuchskästen zeigten, daß bei *Rousettus* etwa die Hälfte der registrierten Impulse auf Hangelaktivität, die andere auf Flugaktivität zurückgeht. Angeflogen wurden fast nur die Kontaktstäbe in den oberen Ecken. *Eidolon* konnte im Versuchskasten nicht fliegen; bei ihm wurde nur Hangelaktivität registriert.

Peine, summiert und alle 30 min ausgedruckt. Auf diese Weise konnten Halbstundenwerte berechnet und die Gesamtaktivität/24 Std abgelesen werden.

Erst wenn sich zeigte, daß sich das Versuchstier neuen Beleuchtungsverhältnissen angepaßt hatte, wurden die folgenden 10 Tage zur Auswertung genommen. Alle in der Arbeit angegebenen Werte sind über 10 Tage gemittelt. Auf Ausnahmen wird besonders hingewiesen.

Die Nomenklatur folgt weitgehend den Vorschlägen von Aschoff, Klotter und Wever (1965). Als „Dauerdunkel“ (DD) werden nur Beleuchtungsstärken im Bereich physiologischer Dunkelheit ($\ll 10^{-6}$ lx) bezeichnet. Die Zeit vom Beginn einer Aktivitätsphase bis zum Beginn der nächsten gilt als Periode.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Kulzer, danke ich für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit und für wertvolle Ratschläge. Herrn Prof. Dr. F. P. Möhres habe ich für die Überlassung von Versuchsräumen zu danken und Herrn Prof. Dr. E. Bünning für die Erlaubnis zur Benutzung des Elektronenrechners seines Institutes.

C. Versuche und Ergebnisse

I. Das Aktivitätsmuster

1. Im Naturtag

Für die Versuche im natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel (nLD) standen zwei Räume des Institutes zur Verfügung, in die das Tageslicht von oben einfiel. Um die Versuchstiere nicht zu stören, wurden die Lichtmessungen in einem Vorraum gegen die auch hier vorhandene Riffelglasdecke durchgeführt. Vergleichsmessungen in den Kästen (*a* + Mattscheibe *b*) lieferten die Reduktionsfaktoren, mit deren Hilfe die dem Versuchstier (VT) gebotene Beleuchtungsstärke errechnet wurde.

Die durch Mittelung der Meßwerte von 7 bzw. 10 Tagen gewonnenen Aktogramme von R_2 und E_2 sind in Abb. 2 dargestellt. Sowohl bei *Rousettus* als auch bei *Eidolon* fällt die Hauptaktivität in die Dunkelzeit. Beide Arten zeigen ein typisch monophasisches Aktivitätsmuster. Während sich dieses bei *Rousettus* durch einen gleichmäßigen Anstieg und Abfall auszeichnet, liegt der Schwerpunkt der Aktivität von *Eidolon* schon zu Beginn der Dunkelphase. Vergleichsmessungen zu verschiedenen Jahreszeiten (Sommer, Herbst und Winter) ergaben bei R_2 einige Unterschiede. Im Juli (oberes Aktogramm) beginnt die Aktivität 20 min nach Sonnenuntergang (SU) und endet abrupt etwa 15 min vor Sonnenaufgang (SA) bei einer Helligkeit von 0,1 lx (s. Tabelle 1). Im September bei 12 Std Dunkelheit zeigt das Tier ein ausgewogenes Aktogramm. Der Aktivitätsbeginn liegt $1/2$ —1 Std nach SU, das Aktivitätsende $1/2$ —1 Std vor SA. Ende Dezember beträgt die Zeit zwischen SU und SA rd. 16 Std. Trotzdem bleibt R_2 bei einer 11stündigen Aktivitätszeit, wenn man die geringe Vor- und Nachaktivität unberücksichtigt läßt. Im Aktogramm dieser Wintermessung scheint das Aktivitätsmaximum nach rechts gerückt. Das beruht darauf, daß sich die Aktivitätsphase täglich

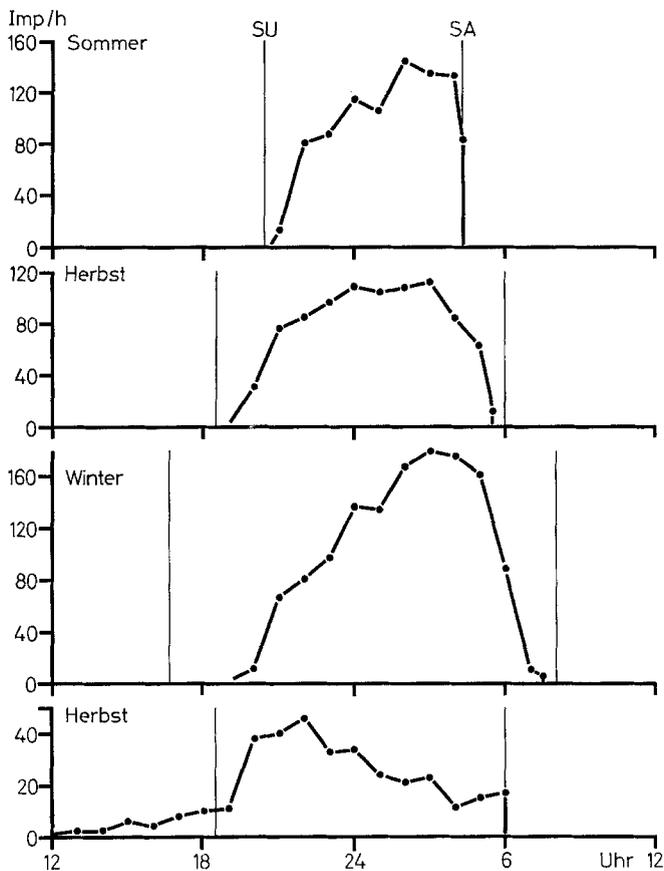


Abb. 2. Aktivitätsmuster von *Rousettus aegyptiacus* und *Eidolon helvum* (unten) im Naturtag. Sommer: Messung vom 10.—17. 7. 1967; Herbst: 16.—26. 9. 1968; Winter: 27. 12. 1967—4. 1. 1968. SU Sonnenuntergang, SA Sonnenaufgang

Tabelle 1. Daten zu den Versuchen im nLD

VT	Jahreszeit	Mondphase	n	SU	Aktivitätsbeginn		SA	Aktivitätsende		Aktivitätsmenge Imp./d	± S
					Zeit	lx		Zeit	lx		
R ₂	Sommer	☉	7	20,25	20,45	0,06	4,35	4,20	0,101	883	87
R ₂	Herbst	●	10	18,25	19,00	0,01	6,10	5,30	0,005	874	—
R ₂	Winter	●	7	16,35	~ 19,00	0,001	8,15	~ 7,30	0,001	1306	110
E ₂	Herbst	●	10	18,25	17,00	0,01	6,10	6,00	0,6	348	—

um 10—15 min gegen das Ende der Dunkelzeit hin verschob, was bei Mittelung der Werte unberücksichtigt blieb. Das Aktogramm von *Eidolon* (Abb. 2 unten) zeigt, daß diese Flughundart schon mittags aktiv wird, doch beginnt die Hauptaktivität erst nach SU. Einem steilen Anstieg folgt eine allmähliche Abnahme der Aktivität bis SA.

2. Das Aktivitätsmuster im Kunsttag (LD 12:12)

Um festzustellen, ob das an nur einem Nilflughund im nLD ermittelte Aktivitätsmuster repräsentativ ist, wurde mit allen VTn dieser Art Vergleichsmessungen im Kunsttag (kLD) durchgeführt. Gleichzeitig wurde geprüft, ob bei gleichbleibender Helligkeit in der Lichtphase (L) und verschiedenen Beleuchtungsstärken der Dunkelzeit (D) Änderungen des Aktivitätsmusters auftreten.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in Abb. 3 dargestellt. Es zeigt sich, daß das Aktivitätsmuster auch im kLD weitgehend monophasisch ist. Bei 7 der 12 Aktogramme liegt die Hauptaktivität in der zweiten Hälfte der Dunkelzeit. Nur R_1 entfaltet seine höchste Aktivität früher. Außerdem bleibt bei diesem Flughund und bei R_6 die Aktivität bei größerer Helligkeit in der Dunkelzeit über 4—5 Std gleich hoch. Während der Verlauf der Kurven bei 10^{-2} und 10^{-4} lx in der Dunkelphase sehr unterschiedlich ist, liegt die Kurvenschar im Bereich von 10^{-6} lx nahe beieinander. Aus der Darstellung geht weiter hervor, daß die Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase die Aktivitätsmenge beeinflusst. Mit Ausnahme von R_6 zeigen alle Versuchstiere bei 10^{-6} lx die geringste Aktivität.

Die bei *Eidolon* im nLD beobachtete Voraktivität tritt, wenngleich um 3—4 Std verkürzt, im kLD ebenfalls auf (Abb. 4). Auch der rasche Anstieg der Kurven zu Beginn und ihr flacheres Abfallen gegen Ende der Dunkelzeit sind vorhanden. Das Aktogramm bei $D = x \cdot 10^{-2}$ lx unterscheidet sich kaum von dem bei $x \cdot 10^{-4}$ lx.

Sowohl im natürlichen als auch im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel tritt das gleiche Grundmuster der Aktivität auf. Es zeigt sich auch bei verschiedenen Individuen der gleichen Art. Auch wenn bei Messungen unter konstanten Bedingungen der zeitgebende Licht-Dunkel-Wechsel wegfällt, bleibt das monophasische Aktivitätsmuster erhalten. Diese Übereinstimmungen deuten darauf hin, daß ein *arteigenes Grundmuster* der Aktivität vorliegt, das durch äußere Faktoren nur in geringem Maße beeinflusst wird.

II. Aktivität bei verlängerter und verkürzter Dunkelzeit

In welcher Weise ein Einfluß durch äußere Faktoren möglich ist, sollten Versuche mit R_1 und E_2 zeigen, in denen die Dunkelzeit verlängert oder verkürzt wird.

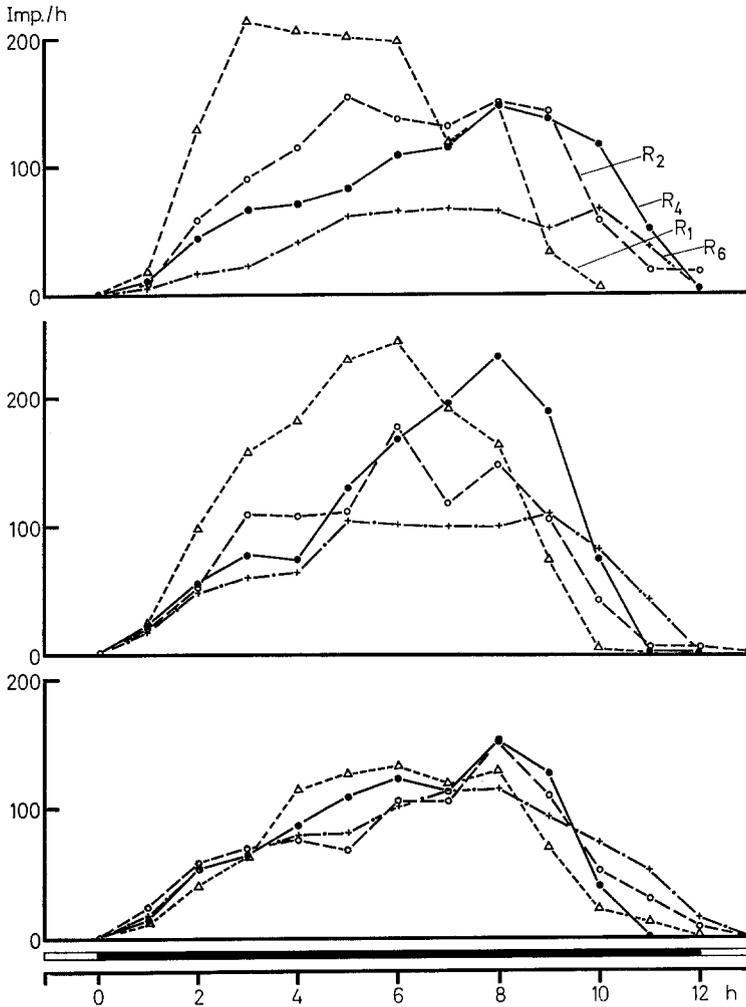


Abb. 3. Aktivitätsmuster von vier Nilflughunden im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel (LD 12:12) mit gleichbleibender Beleuchtungsstärke in der Lichtphase und variierter Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase (schwarzer Balken). Oben:

$D = x \times 10^{-2}$ lx; Mitte: $x \times 10^{-4}$ lx; unten: $D = x \times 10^{-6}$ lx. Δ -...- Δ R₁;

\circ -...- \circ R₂; \bullet -...- \bullet R₄; +...+ R₆

1. Verlängerung der Dunkelzeit

Im kLD mit verlängerter Dunkelphase nimmt die Dauer der Hauptaktivität von R₁ wie bei der Wintermessung im nLD kaum zu (Abb. 5). Lediglich eine geringe Vor- und Nachaktivität verteilt sich über die ganze Dunkelzeit. Ähnlich wie bei R₂ im nLD vom Winter ist auch bei R₁ in der auf 20 Std verlängerten Dunkelzeit eine beginnende

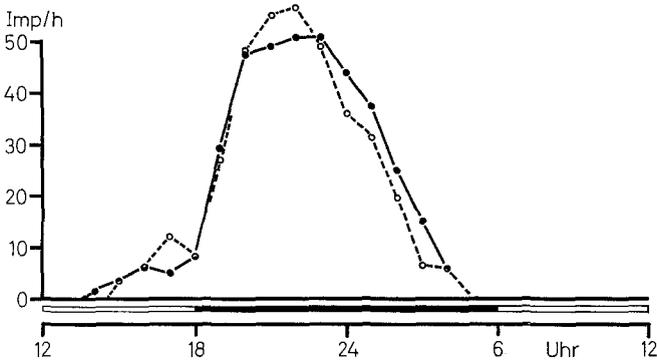


Abb. 4. Aktivitätsmuster von *Eidolon helvum* im kLD 12:12 ($80:3,7 \times 10^{-2} \text{ lx} =$ ausgezogen und $80:3,7 \times 10^{-4} =$ gestrichelt). Schwarzer Balken = Dunkelzeit

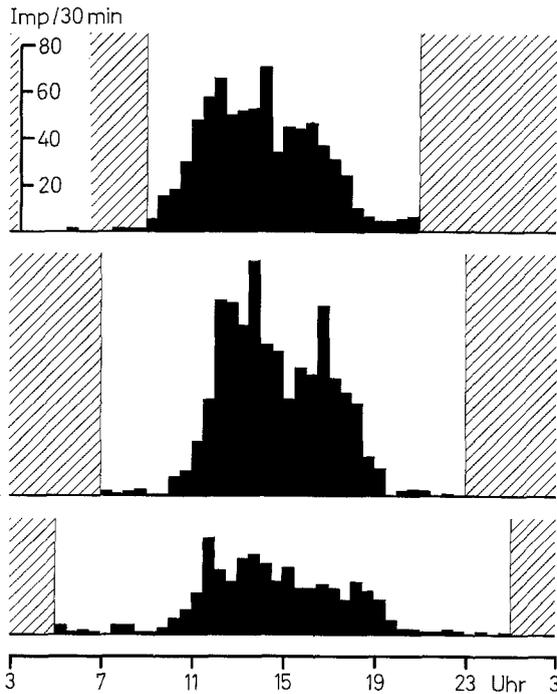


Abb. 5. Aktivitätsverteilung von *Rousettus aegyptiacus* (R_1) bei verlängerter Dunkelzeit (L = schraffiert). LD ($15:2 \times 10^{-2} \text{ lx}$)

Verschiebung der Aktivitätsphase zu erkennen (aus dem Aktogramm nicht zu ersehen).

Bei den nLD-Messungen trat im Winter die größte Aktivitätsmenge auf. Demgegenüber war R_1 im LD 4:20 viel weniger aktiv als im LD 8:16.

Diese Abnahme der Aktivität in der verlängerten Dunkelphase kann auf einer Eigenart von R_1 beruhen. Es war das einzige Versuchstier, das bei allen Versuchen im LL eine geringere Aktivitätsmenge aufwies als in den entsprechenden LD-Versuchen. Die lange Dunkelzeit könnte bei ihm wie Dauerlicht wirken. Dafür spricht auch die beginnende Verschiebung der Aktivitätsphase.

2. Verkürzung der Dunkelzeit

Das bei R_2 ermittelte nLD-Aktogramm vom Juli (Abb. 2, oben) zeigt ein abruptes Ende. Dies kann auf einer stark hemmenden Wirkung des Lichtes beruhen. Daher wurde untersucht, wie stufenweise Verkürzung der Dunkelzeit wirkt.

Das Ergebnis einer Versuchserie ist in Abb. 6 dargestellt. Die Mittelwert-Diagramme ($n =$ jeweils 10 Tage) zeigen, daß das Licht die Aktivität von *Rousettus* scharf begrenzt. Vor Beginn der Dunkelzeit treten nur wenige Impulse auf. Bei „Licht an“ hört R_1 , wie R_2 im nLD-Versuch, sofort auf, aktiv zu sein. *Durch Verkürzung der Dunkelzeit läßt sich die Aktivität von Rousettus auf 2 Std komprimieren.* Dabei nimmt die durchschnittliche Aktivitätsmenge/d von 971 Imp. im LD 12:12 auf 184 Imp. im LD 22:2 ab. Wie stark die hemmende Wirkung des Lichtes ist, wird aus einem Versuch deutlich, bei dem LL von 12,5 lx geboten wurde. Nach 6 Tagen war die Aktivität des Tieres von 439 Imp./d (im LD) auf 3 Imp./d gesunken. Es nahm keine Nahrung mehr zu sich, und der Versuch mußte abgebrochen werden.

Eidolon ist in seiner Aktivität nicht so streng an die Dunkelzeit gebunden wie *Rousettus*. Es war daher denkbar, daß das Licht seine Aktivität nicht so stark beeinträchtigt. Das sollte im Parallelversuch geklärt werden.

Wie Abb. 7 zeigt, bleibt auch bei *Eidolon* die Hauptaktivität an die Dunkelzeit gebunden. Die Voraktivität wird durchgehend beibehalten. Im LD 20:4 ist das Versuchstier auch nach Einschalten des Lichtes noch aktiv. Bei weiterer Verringerung der Dunkelzeit tritt diese Nachaktivität noch deutlicher hervor.

Im Anschluß an den LD 22:2 erhielt E_2 Dauerlicht von $3,7 \times 10^{-2}$ lx (= Beleuchtungsstärke von D der vorangegangenen LD-Versuche). Hierbei zeigte sich, daß der Aktivitätsanfang mit dem vorherigen Beginn der Dunkelphase übereinstimmte. Ein normales 9stündiges Aktogramm baute sich sofort auf. Es entsprach genau der Haupt- und Nachaktivität im LD 22:2. Dieser Befund deutet darauf hin, daß die Hauptaktivität im LD lediglich den Anfang der eigentlichen Aktivitätsphase des Tieres darstellt. Der übrige Teil tritt stark gedämpft als Nachaktivität hervor. Trotz Verringerung der Dunkelzeit nimmt die Aktivitätsmenge von *Eidolon* zu. Das geht auf einen allgemeinen Anstieg des Aktivitätsniveaus zurück (s. Kap. V, 2).

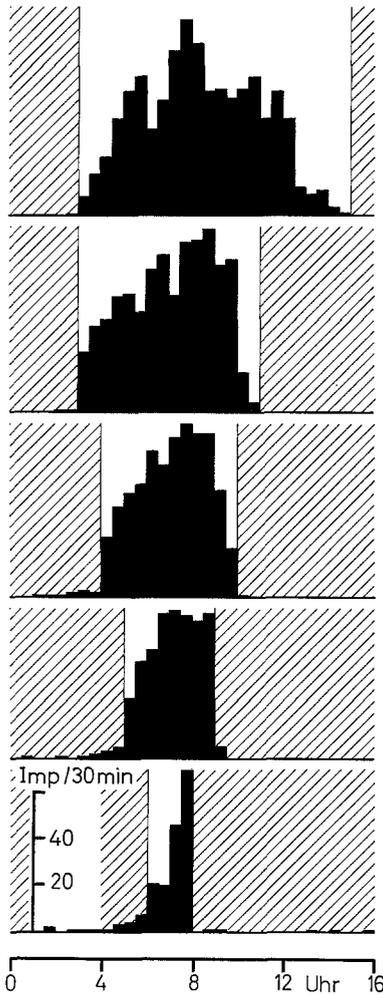


Abb. 6. Aktivitätsverteilung von *Rousettus aegyptiacus* (R_1) bei verkürzter Dunkelzeit (L = schraffiert). LD (35:6,8 $\times 10^{-3}$ lx)

III. Nachweis eines circadianen Rhythmus

Bei den vorangegangenen Versuchen bestimmte der Licht-Dunkel-Wechsel auch die zeitliche Verteilung der Aktivität. Fällt im Dauerlicht² dieser Faktor weg, so tritt der dem Tier eigene *endogene Rhythmus* hervor. Wie die Abb. 8 und 9 zeigen, weicht dieser bei *Rousettus* und *Eidolon* deutlich vom normalen Tagesgang ab. Die Aktivitätszeit von R_6 beginnt jeden Tag ungefähr eine $\frac{1}{2}$ Std später (Periodenlänge τ

² Als Dauerlicht werden alle LL-Beleuchtungsstärken bis 10^{-6} lx bezeichnet.

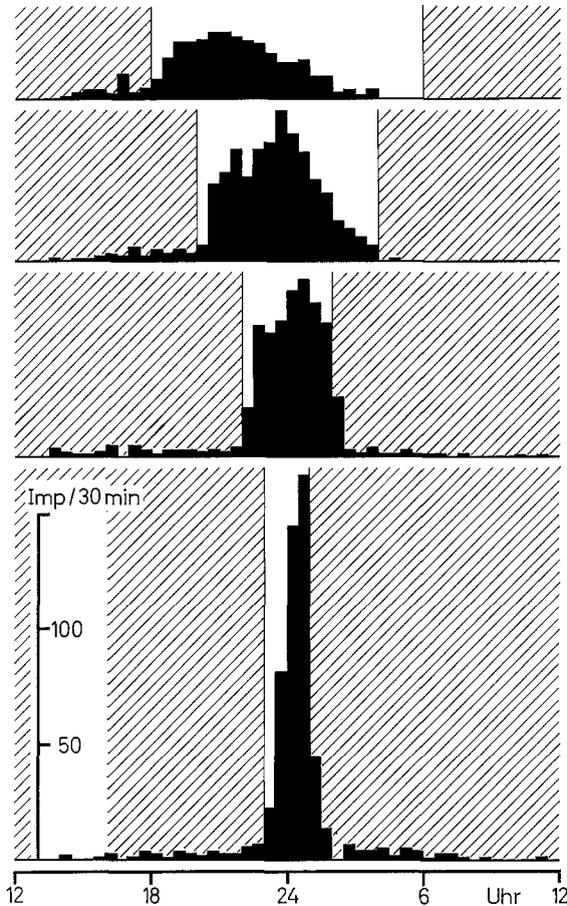


Abb. 7. Verteilung der Aktivität von *Eidolon helvum* bei verkürzter Dunkelzeit (L = schraffiert) im LD ($80:3,7 \times 10^{-2}$ lx)

24 Std, 30 min). *Eidolon* hingegen zeigt eine Periodenlänge, die unter 24 Std liegt ($\tau = 23$ Std, 6 min).

IV. Synchronisationsversuche

Der circadiane Rhythmus wird durch den Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert. Die Eigenrhythmik des Tieres tritt dabei in eine bestimmte Phasenbeziehung zum Zeitgeber (Aschoff, 1960, 1965). Dieser Vorgang wird sichtbar, wenn man eine unter konstanten Bedingungen freilaufende Periodik plötzlich mit einer phasenverschobenen Zeitgeberperiodik konfrontiert oder den Zeitgeber bei einem synchronisierten Tier verschiebt. Die Reaktion des Versuchstieres läßt dabei auch Rück-

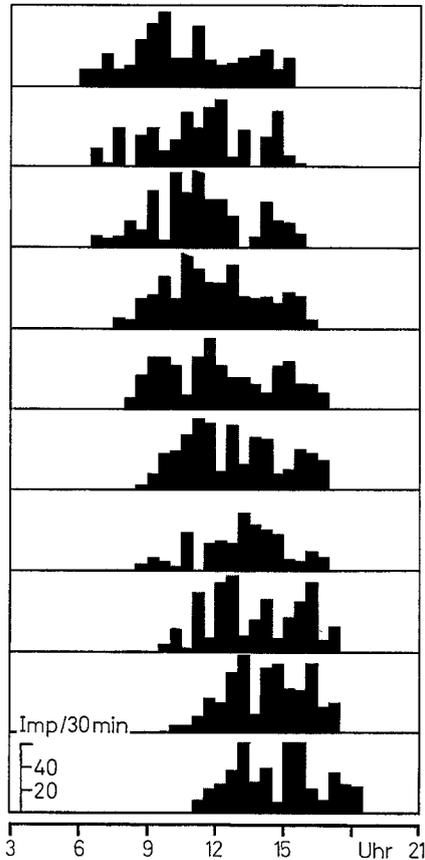


Abb. 8. Nachweis eines circadianen Aktivitätsrhythmus von *Rousettus aegyptiacus* (R_0) im LL von 4×10^{-2} lx

schlüsse auf die Art der Beziehungen zwischen „innerer Uhr“ und Umweltperiodik zu.

1. Synchronisation eines freilaufenden Rhythmus

In einem Dauerlichtversuch ($6,8 \times 10^{-4}$ lx) wurde zweimal eine 12stündige Lichtzeit von 30 lx so eingeblendet, daß einmal der Aktivitätsbeginn, das andere Mal das Aktivitätsende der freilaufenden Periodik von R_2 in die Lichtzeit fiel (Abb. 10). Es zeigt sich, daß zwar das Licht auch hier die Aktivität des Tieres vollkommen unterdrückt, daß sich aber der Flughund nicht sofort auf die neue Dunkelzeit einstellt. Sein Eigenrhythmus steht einer raschen Synchronisation entgegen. Wenn diese im Sinne des endogenen Rhythmus erfolgt, also eine Verlängerung der Periode erforderlich ist (1. LD der Abb. 10), geht sie schneller vonstatten

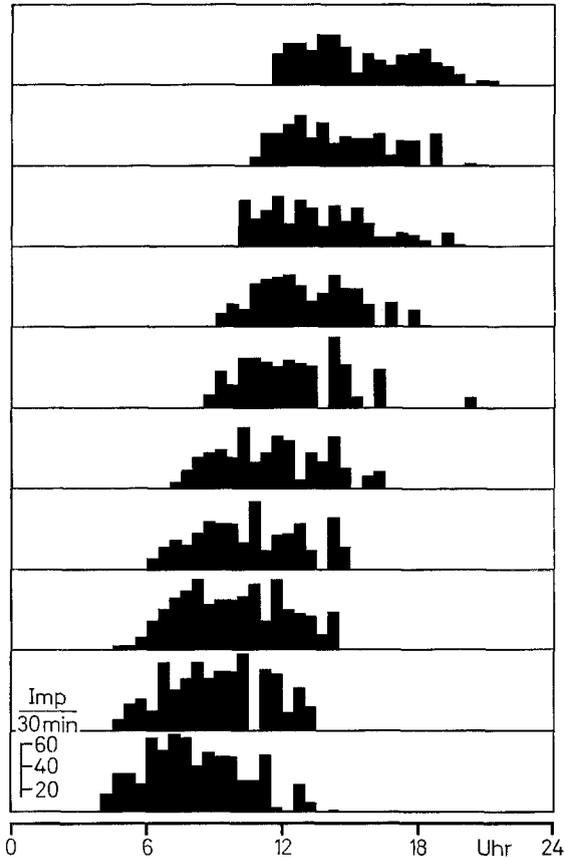


Abb. 9. Nachweis eines circadianen Aktivitätsrhythmus von *Eidolon helvum* im LL von $1,5 \times 10^{-2}$ lx

(6 Tage), als wenn die Periode verkürzt werden muß (2. LD; 9 Tage Synchronisationszeit).

2. Resynchronisation nach Verschiebung der Dunkelphase um + 8 bzw. -8 Std

Um das Ergebnis des vorhergehenden Versuches zu überprüfen, schien es günstiger, Phasenverschiebungen des Zeitgebers bei bereits synchronisierten Tieren vorzunehmen. Dabei müßte sich *Rousettus* gleich verhalten wie bei der Synchronisation des freilaufenden Rhythmus. *Eidolon* hingegen, dessen Periodenlänge im LL unter 24 Std liegt, müßte bei einer Verschiebung der Dunkelzeit um + 8 Std eine längere Resynchronisationszeit haben als bei einer Verschiebung um - 8 Std.

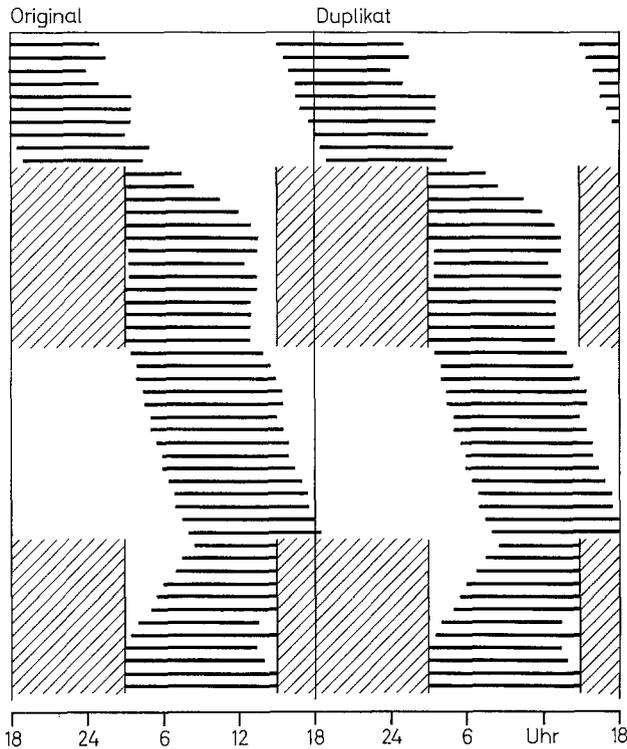


Abb. 10. Synchronisation des freilaufenden endogenen Aktivitätsrhythmus von R_2 . $LL = 6,8 \times 10^{-4} \text{ lx}$; $LD = 30:6,8 \times 10^{-4} \text{ lx}$ ($L = \text{schraffiert}$). Zur besseren Übersicht wurden die Meßergebnisse doppelt dargestellt

Die mit R_1 gewonnenen Ergebnisse (Abb. 11) zeigen noch deutlicher den Unterschied zwischen der Resynchronisation im Sinne der endogenen Rhythmik und der Resynchronisation in einem dem endogenen Rhythmus gegenläufigen Sinne. Bei einer Verschiebung der Dunkelzeit von $+8$ Std dauert es bis zur vollen Synchronisation 9, bei einer Vorverlagerung der Dunkelperiode um -8 Std 20 Tage.

Aus Abb. 11 geht weiter hervor, daß hier, im Gegensatz zu R_2 (Abb. 10), eine Aktivitätshemmung durch das Licht nur am Anfang der Aktivitätszeit auftritt. Das Aktivitätssende ragt zunächst noch in die Lichtzeit hinein. Dann wird die Aktivitätsphase, die beim vollsynchronisierten Tier 9—10 Std beträgt, stark verkürzt und so täglich um eine $\frac{1}{2}$ Std vorverlagert. Erst nach 11 Tagen dehnt sie sich langsam wieder aus. Bei dieser Messung trat keine vollständige Hemmung der Aktivität während der Lichtzeit auf. Das kann auf den relativ geringen

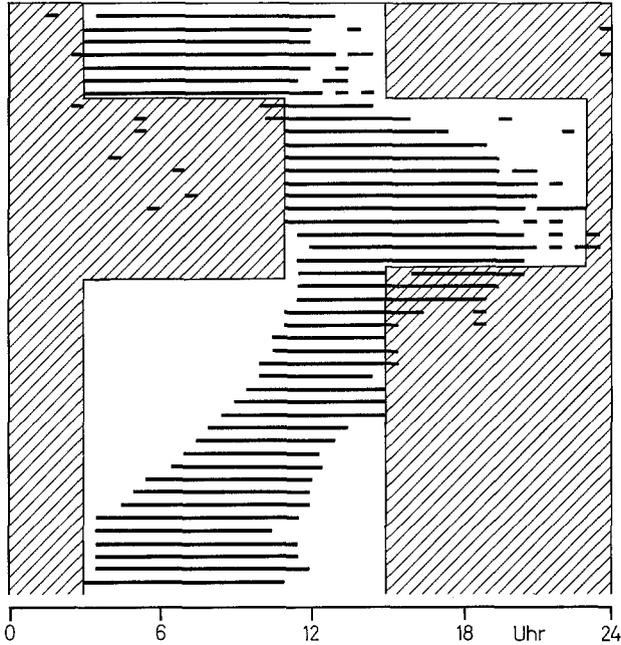


Abb. 11. Resynchronisation des Aktivitätsrhythmus von *Rousettus aegyptiacus* (R_1) nach Verschiebung der Dunkelphase um +8 bzw. -8 Std. LD 12:12 ($15:2 \times 10^{-2}$ lx). L = schraffiert

Intensitätsunterschied zwischen L und D zurückgehen ($15:2 \times 10^{-2}$ lx im Gegensatz zu $30:6,8 \times 10^{-4}$ lx bei R_2).

Das Ergebnis der Resynchronisationsversuche bei E_2 (Abb. 12) entspricht ebenfalls den Erwartungen. Bei einer Zeitgeberschiebung um +8 Std braucht das Tier 14 Tage bis es wieder voll synchronisiert ist. Bei einer Verschiebung um -8 Std genügen schon 10 Tage.

3. Abhängigkeit der Resynchronisationszeit von der Beleuchtungsstärke

Die vorhergehenden Versuche zeigen eine enge Beziehung zwischen dem endogenen Rhythmus und der Resynchronisationszeit. Nach der circadianen Regel Aschoffs (1964) wird bei dunkelaktiven Tieren die Periodenlänge mit zunehmender Dunkelheit kürzer. Eine solche Änderung der Periodenlänge könnte sich auch auf die Resynchronisationszeit auswirken. Daher wurde geprüft, ob verschiedene Beleuchtungsstärken in der Dunkelphase (Reduktion der mittleren Beleuchtungsstärke) einen Einfluß auf die Resynchronisationszeit haben.

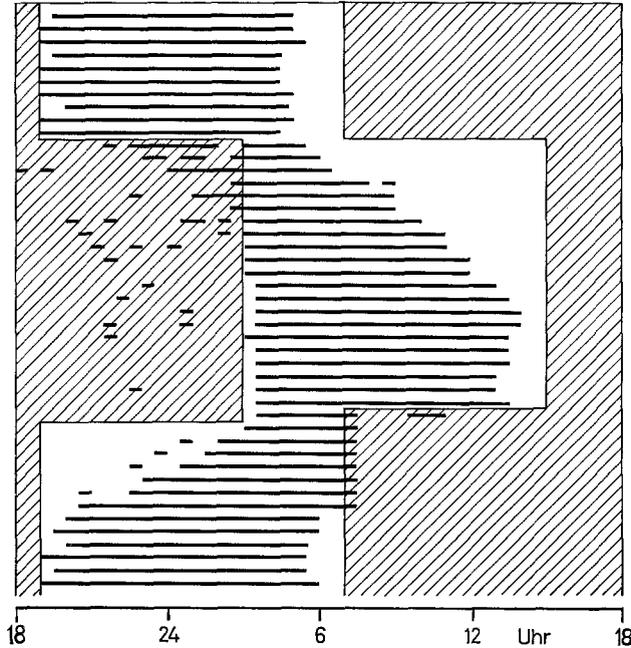


Abb. 12. Resynchronisation des Aktivitätsrhythmus von *Eidolon helvum* nach Verschiebung der Dunkelphase um +8 bzw. -8 Std. LD 12:12 ($80:3,7 \times 10^{-2}$ lx). L = schraffiert

Tabelle 2. Abhängigkeit der Resynchronisationszeit von der Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase des Zeitgebers

Versuchstier	Verschiebung um	Resynchronisationszeit bei $D = y \times 10^{-x}$				
		$x = 6$	5	4	3	2
R ₁	+8 Std	7		8		9
	-8 Std	12		15		20
R ₂	+8 Std		9		9	
	-8 Std		10		13	
R ₄	+8 Std		8		7	
	-8 Std		20		15	
E ₂	+8 Std	11				14
	-8 Std	7				10

Tabelle 2 faßt die Ergebnisse der hierzu durchgeführten Messungen zusammen. Aus ihr geht hervor, daß R₁, R₂ und E₂ bei geringen Lichtintensitäten in der Dunkelphase dem Zeitgeber schneller folgen als bei höheren Intensitäten. Dabei ist die Abnahme der Resynchronisationszeit

von R_1 und R_2 bei Phasenverschiebungen um -8 Std größer als bei Phasenverschiebungen um $+8$ Std. R_4 verhält sich konträr. Er hat bei 8×10^{-5} lx in der Dunkelphase eine längere Resynchronisationszeit als bei 10^{-3} lx. Erst weitere Versuche werden zeigen, ob dies eine Ausnahme ist oder ob die obige Annahme revidiert werden muß.

4. Synchronisation bei schwachem Zeitgeber

Für die Beurteilung der Zeitgeberfunktion des Lichtes ist es wichtig, zu wissen, welche Intensitätsunterschiede noch synchronisierend wirken können. Mit dem Flughund R_2 wurden daher 2 Versuchsserien durchgeführt: 1. die Helligkeit der Lichtphase blieb konstant, die Beleuchtungsstärke der Dunkelphase wurde erhöht; 2. bei gleichbleibender Beleuchtungsstärke der Dunkelphase wurde die Helligkeit der Lichtphase schrittweise reduziert.

Das Ergebnis des ersten Versuches ist in Abb. 13 dargestellt. R_2 war im LD 12:12 ($31:6,8 \times 10^{-3}$ lx) voll synchronisiert. Als die Lichtintensität in der gleichbleibenden Dunkelzeit (3.00 bis 15.00 Uhr) auf 3,9 lx erhöht wurde, zeigte sich sofort eine deutliche Veränderung: die Aktivitätsphase verkürzte und verschob sich. Das Tier war nicht mehr synchronisiert. In der Zeit vom 8. bis zum 15. Versuchstag trat ein eigenartiger „Wechselrhythmus“ auf. Zeitlich stark verzögerte kurze Aktivitätsphasen wechselten mit annähernd normalen Perioden. Danach blieben die Aktivitätszeit und die Periodenlänge mehr oder weniger konstant (ungefähr 9,5 Std bzw. rd. 24,5 Std). Am 25. und am 32. Tag erfolgten spontane Phasensprünge. Mit Beginn des Dauerlichtes von 3,9 lx am 40. Tag erschien der Wechselrhythmus nochmals. In den darauffolgenden 5 Tagen zeigte sich eine gleichmäßige Verschiebung der Aktivitätszeit um 1—1,5 Std/Periode. Dann traten erneut Unregelmäßigkeiten auf. Der vom 57. Tag an gebotene LD 12:12 ($31:6,8 \times 10^{-3}$ lx) synchronisierte den freilaufenden Aktivitätsrhythmus des Versuchstieres wieder³.

Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse der zweiten Versuchsserie. Im LD 12:12 (0,041:0,035 lx) war das Versuchstier noch voll synchronisiert. Erst im anschließenden LL von 0,035 lx trat eine langsame Verschiebung der Aktivitätsphase auf, woraus hervorgeht, daß hier tatsächlich die äußerst geringe Intensitätsdifferenz des Licht-Dunkel-Wechsels den circadianen Aktivitätsrhythmus synchronisierte. Auch in dieser Versuchsreihe fiel

³ Im Gegensatz zu R_2 war R_4 in einer Vergleichsmessung (LD 12:12; 35:4,3 lx) noch synchronisiert. Es wurde jedoch erst 1—4,5 Std nach Ausschalten des Lichtes aktiv. Die Aktivitätszeit war auf 7 Std verkürzt. Im anschließenden LL-Versuch betrug sie 8—8,5 Std. Die Periodenlänge schwankte zwischen 23,5 und 25,5 Std. Die Aktivitätsmenge dieses Tieres war im Vergleich zu der von R_2 bei dieser Lichtintensität noch sehr hoch.

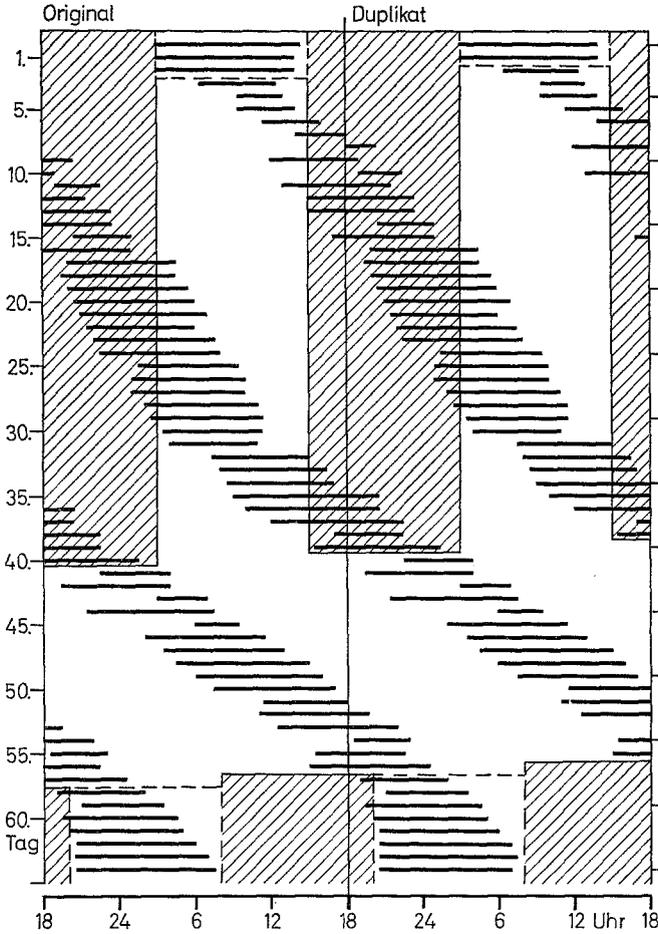


Abb. 13. Desynchronisation des Aktivitätsrhythmus eines Nilflughundes (R_2) im LD 12:12 (31:3,9 lx). L = schraffiert, horizontale Strichelung = Änderung der Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase. Weiteres s. Text

auf, daß sich die Aktivitätszeit mit abnehmendem Intensitätsunterschied verkürzte. Da das hauptsächlich auf einer Verzögerung des Aktivitätsbeginns beruhte, änderte sich auch die Phasendifferenz zwischen Zeitgeber- und Aktivitätsperiode (Tabelle 3).

Im Bereich hoher Beleuchtungsstärken wirkt also ein Intensitätsunterschied von fast einer Zehnerpotenz z.T. schon nicht mehr synchronisierend. In dem zwei Zehnerpotenzen darunter gelegenen Helligkeitsbereich war das Tier noch bei einer Intensitätsdifferenz von nur 0,006 lx (1,17:1) synchronisiert.

Tabelle 3. *Änderung der Aktivität bei Verringerung der Intensitätsdifferenz des Zeitgebers*

Zeitgeber (LD 12:12) (lx)	Aktivitäts- beginn (Std nach „Licht an“)	Aktivitäts- ende (Std vor „Licht aus“)	Phasendifferenz zum Zeitgeber (Std)
1,800:0,035	1,0	1,5	- 0,25
0,600:0,035	1,5	1,0	+ 0,25
0,300:0,035	3,0	1,0	+ 1,00
0,080:0,035	4,0	0,5	+ 1,75
0,041:0,035	4,5	0,5	+ 2,03

Tabelle 4. *Reihenfolge der LD- und LL-Versuche (Genauere lx-Werte s. S. 246)*

Versuchs- tier	D	6 Beleuchtungsstärke im D bzw. LL in lx						
	$\ll 10^{-6}$	10^{-6}	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}	10^{-0}
R ₁	4	3		2		1		
R ₂	7	4	2	3	5	1		6
R ₄	7	6	4	5	2	1		3
R ₆	6	5	4	3	2	1		
E ₂				3		1	2	

V. Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Aktivitätsmenge und andere Parameter der Aktivitätsperiodik

Die zentrale Bedeutung des Lichtes für den Aktivitätsverlauf der untersuchten Flughundarten geht aus den Versuchen klar hervor. Aussagen darüber, ob sich die Fähigkeit zu einer nichtoptischen Orientierungsweise bei *Rousettus* in irgendeiner Form auf die Aktivität auswirkt, sind jedoch erst anhand ausgedehnter quantitativer Messungen möglich. Diese müssen sich über einen weiten Bereich der Lichtintensitätsskala bis hin zu physiologischer Dunkelheit erstrecken (Erkert, 1969). Um jede Änderung des Aktivitätsverlaufs zu erfassen, sollten dabei alle Parameter der Aktivitätsperiodik (Aktivitätsmenge, $\alpha: \varrho$ -Verhältnis, Periodenlänge τ und Phasendifferenz $\Delta \varphi$; Aschoff, 1962, 1965) berücksichtigt werden.

Die verschiedenen Lichtintensitäten wurden nicht nur im LL, sondern auch im LD geboten. L blieb dabei konstant, variiert wurde die Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase ($\ll 10^{-6}$ bis 12,5 lx). Jede Lichtintensität wurde zuerst im LD geboten, anschließend als LL⁴ (= vorangegangenem D). R₂, R₄ und E₂ erhielten die verschiedenen Beleuchtungsstärken in zufälliger, R₁ und R₆ in gleichmäßig abnehmender Reihenfolge (Tabelle 4). Zur Bestimmung von α , ϱ und τ wurden nur Halbstundenwerte herangezogen, die über 1% der Gesamtaktivität der Periode lagen. Bei der Berechnung der Phasendifferenz wurde die Mitte der Aktivitätsphasen auf die Mitte der Dunkelzeit bezogen.

⁴ DD = $\ll 10^{-6}$ lx.

1. Versuche mit *Rousettus*

Aktivität im LD. Die Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase hat einen deutlichen Einfluß auf die Aktivitätsmenge von *Rousettus*. Aus Abb. 14 ist zu ersehen, daß die Aktivität jedes Versuchstieres bei einer bestimmten Lichtintensität im Bereich zwischen 10^{-5} und 10^{-2} lx ein Maximum erreicht und bei höheren und geringeren Helligkeiten wieder abnimmt. Die Gipfel der Aktivitätskurven von R_2 und R_4 liegen nahe beieinander, etwas unterhalb von 10^{-2} lx. Während die beiden Schenkel der Kurve von R_4 gleichmäßig abfallen, zeigt R_2 bei 10^{-5} lx noch einmal einen geringen Anstieg der Aktivität. Das Aktivitätsmaximum von R_1 ist etwas weiter in den Dunkelbereich verschoben. Das gleiche gilt für R_6 , dessen höchste Aktivität bei 4×10^{-5} lx liegt. Bei diesem Tier fallen besonders der lineare Anstieg und Abfall der Kurve auf.

Eine eindeutige Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke in der Dunkelphase und Phasendifferenz ist bei keinem der Versuchstiere zu erkennen (Abb. 14, Mitte). Beim $\alpha:\rho$ -Verhältnis streuen die Werte stärker. Die Kurven von R_2 und R_4 sind unregelmäßig, die von R_1 und R_6 hingegen steigen bis 10^{-5} lx gleichmäßig an und fallen erst im Bereich physiologischer Dunkelheit ab. Insgesamt läßt sich jedoch bei abnehmender Helligkeit eine ansteigende Tendenz des $\alpha:\rho$ -Verhältnisses erkennen.

Aktivität im LL. Auch im Dauerlicht verschiedener Beleuchtungsstärke zeigen alle Nilflughunde Aktivitätsmaxima. Allerdings verteilen sie sich hier über einen größeren Bereich der Lichtintensitätsskala (Abb. 15). Die Hochpunkte der Kurven von R_2 und R_4 liegen wiederum nahe zusammen. Sie sind gegenüber den entsprechenden LD-Werten um eine Zehnerpotenz weiter in den Hellbereich verschoben. In ihrem Verlauf unterscheiden sich die Kurven sehr. Die Aktivität des Versuchstieres R_4 nimmt von 8×10^{-2} lx bis zum DD fast linear ab. R_2 hingegen scheint zwischen 10^{-3} und 10^{-4} lx ein zweites Maximum zu haben. Ein solches war andeutungsweise auch im LD vorhanden. R_1 und R_6 entfalten ihre höchste Aktivität bei noch geringeren Beleuchtungsstärken. Dabei zeigt R_6 einen deutlichen Gipfel. Bei R_1 ändert sich das Aktivitätsniveau kaum. Vermutlich wird der Höchstwert bei 10^{-5} lx liegen.

Die Periodenlänge τ ändert sich bei den verschiedenen Lichtintensitäten nur in geringem Maße. Eine eindeutige Beziehung zur Beleuchtungsstärke ist nicht zu erkennen. Zwei Kurven (R_4 und R_6) zeigen ein Minimum im Bereich von 10^{-4} bis 10^{-3} lx. Bei R_1 verlängert sich die Periode mit zunehmender Dunkelheit, wird aber nach 10^{-6} lx wieder etwas kürzer. R_2 hält mit einigen Schwankungen ein Niveau ein. *Keines-*

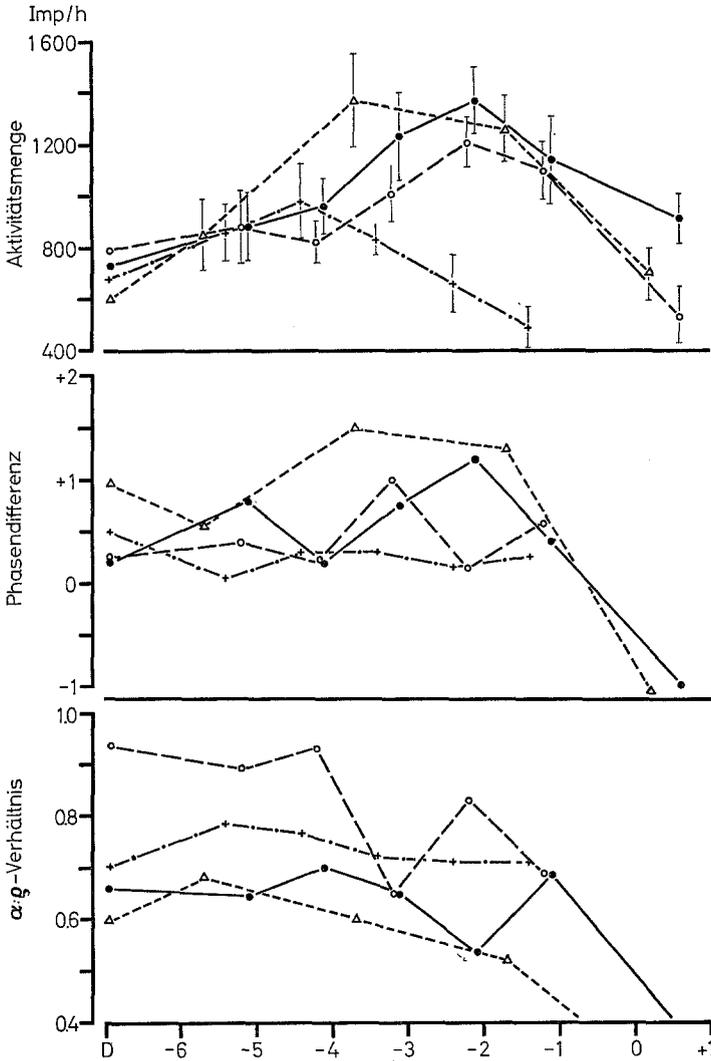


Abb. 14. Einfluß der Beleuchtungsstärke der Dunkelphase eines LD 12:12 (Abszisse) auf Aktivitätsmenge/d (oben), Phasendifferenz (Mitte) und $\alpha:q$ -Verhältnis (unten) bei *Roussetus aegyptiacus*. Δ - - - - R_1 ; \circ - - - R_2 ; \bullet - - - R_3 ; $+$ - - - R_4

falls läßt sich sagen, daß die Periodenlänge des dunkelaktiven Nilflughundes mit der Beleuchtungsstärke abnimmt.

Das Verhältnis von Aktivitätszeit zur Ruhezeit ist bei R_1 negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert. Auch bei R_2 ist eine allgemeine

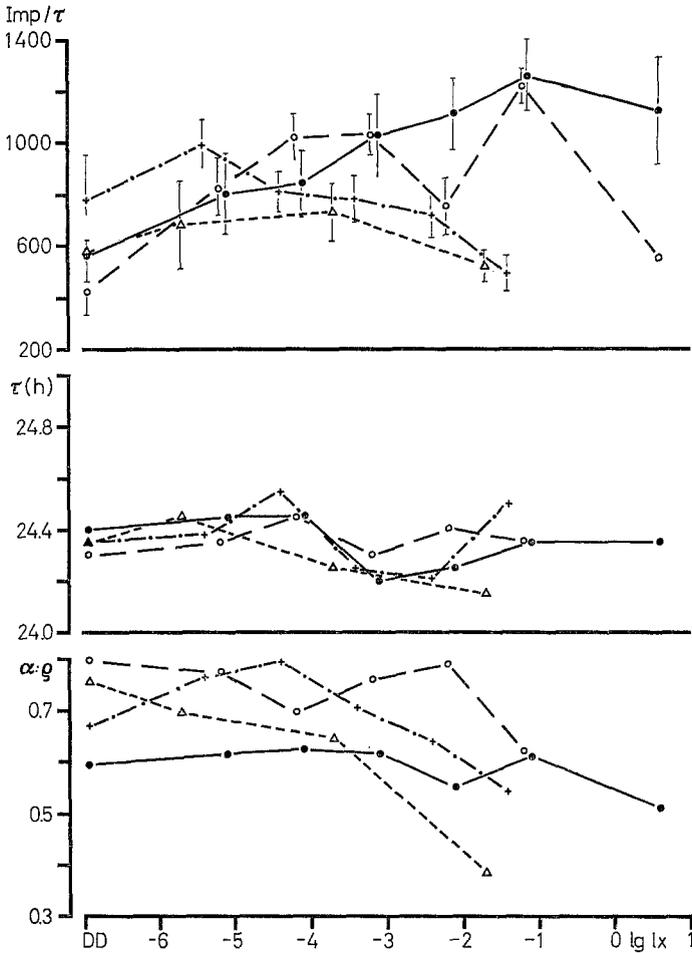


Abb. 15. Einfluß der Beleuchtungsstärke im LL auf die Aktivitätsmenge/ τ , Periodenlänge und $\alpha:\rho$ -Verhältnis von *Rousettus aegyptiacus*. \triangle ----- \triangle R₁; \circ — \circ R₂; \bullet — \bullet R₄; +—·—+ R₆

Tendenz zur Vergrößerung von $\alpha:\rho$ mit zunehmender Dunkelheit festzustellen. R₄ bleibt in den verschiedenen Messungen auf einem Niveau. R₆ weist zwischen 10^{-5} und 10^{-4} lx ein deutliches Maximum auf. Werden alle Werte zusammengefaßt, so ist auch im Dauerlicht eine ansteigende Tendenz des $\alpha:\rho$ -Verhältnisses zu beobachten.

Bei allen Parametern fällt auf, daß die einzelnen Versuchstiere sehr unterschiedlich auf die verschiedenen Beleuchtungsstärken reagieren.

2. Versuche mit *Eidolon*

Das Eidolonweibchen E_2 erwies sich während der mehrere Monate dauernden Versuche zur Bestimmung der Abhängigkeit der Aktivitätsparameter von der Beleuchtungsstärke als ungeeignet. Im Laufe der Messung stieg das Aktivitätsniveau des Tieres plötzlich auf ein Vielfaches der zuvor gemessenen Werte an. Aus diesem Grund wurde nur die Messung vor dem ersten Aktivitätsanstieg verwertet. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Für die Aktivitätsmenge ergibt sich auch bei *Eidolon* ein beleuchtungsabhängiges Maximum. Ein solches deutet sich auch bei der Spontanfrequenz (definiert als $1/\tau$) an. Das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis nimmt bei abnehmender Lichtintensität zu. Vergleicht man die Aktivitätsparameter von *Eidolon* und *Rousettus*, so zeigt sich, daß sie im gleichen Helligkeitsbereich ähnlich verlaufen.

Tabelle 5. Der Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Aktivitätsmenge, das $\alpha:\varrho$ -Verhältnis und die Periodenlänge von *Eidolon*

Beleuchtungsstärke (lx)	Reihenfolge	Aktivitätsmenge (Imp/ τ)		Aktivitätszeit zu Ruhezeit		Periodenlänge	
		\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$
$6,2 \times 10^{-1}$	2	317	60	0,44	0,07	23,7	0,42
$1,5 \times 10^{-2}$	1	542	117	0,64	0,07	23,1	0,34
$3,7 \times 10^{-4}$	3	421	68	0,75	0,14	23,2	0,54

VI. Der Mitnahmebereich

Gegenüber anderen Säugetieren (Zusammenfassung bei Lohmann, 1967) verändert *Rousettus* seine circadiane Periode nur innerhalb eines sehr engen Bereiches. Auch die relativ langen Resynchronisationszeiten bei den Phasenverschiebungen des Zeitgebers deuten darauf hin, daß die Periodenlänge nicht sehr stark variiert werden kann. Demzufolge müßte auch der Mitnahmebereich sehr klein sein. Das wurde bei R_4 in einem LD 11:11 ($30:8 \times 10^{-2}$ lx), also einer Zeitgeberperiode von 22 Std, und einem LD 13:13 mit gleichen Helligkeitswerten überprüft.

In Abb. 16 ist dieser abschließende Versuch dargestellt. Er bestätigt, daß *Rousettus* einen relativ engen Mitnahmebereich hat, der zwischen 23 und 25 Std liegt.

Im LD 11:11 wird die Aktivität des Tieres durch die täglich um 2 Std vorrückende Lichtzeit vom Ende her abgeschnitten und baut sich auch von dort her wieder auf, sobald der Beginn der voranschreitenden Dunkelzeit wieder in die Aktivitätsphase des Tieres fällt. Der Aktivitätsrhythmus wird gewissermaßen vom Zeitgeber überholt. Der Versuch LD 13:13 mußte aus technischen Gründen abgebrochen werden. Bevor er wiederholt werden konnte, starb das Versuchstier.

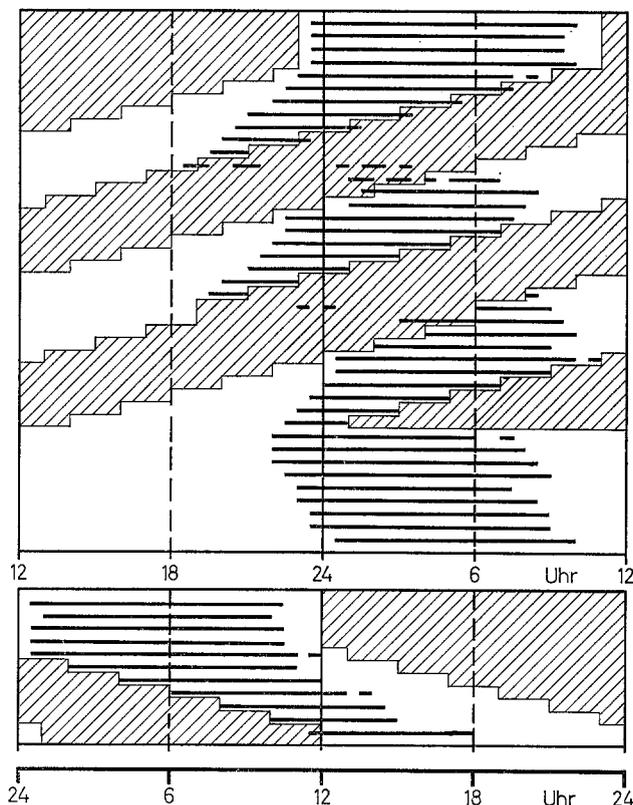


Abb. 16. Die Verteilung der Aktivität von *Rousettus* (R_4) im LD 11:11 (oben) und im LD 13:13 (unten). $L = 30 \text{ lx}$, $D = 8 \times 10^{-2} \text{ lx}$ ($L =$ schraffiert)

D. Diskussion

Rousettus und *Eidolon* sind dunkelaktiv. Der Nilflughund hat sowohl im natürlichen und künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel als auch im Dauerlicht eine scharf begrenzte Aktivitätsphase, an der die Parameter der Aktivität genau zu bestimmen sind. Daher eignet er sich für Aktivitätsmessungen besonders gut. *Eidolon* hingegen zeigt eine Voraktivität, die sich manchmal nicht von der Hauptaktivität trennen läßt und dadurch die Auswertung erschwert.

Das *Aktivitätsmuster* beider Flughundarten ist monophasisch. *Eidolon* entfaltet seine höchste Aktivität zu Beginn, *Rousettus* erst gegen Ende der Dunkelphase. Kulzer (1958) zählte bei einer in Gefangenschaft gehaltenen *Rousettus*-Kolonie die meisten Flüge am Anfang der Dunkelzeit. Diese Vorverlagerung der Hauptaktivität kann auf die regelmäßige Fütterung zu Beginn der Dunkelperiode zurückgehen. Eingehendere

Beobachtungen im Biotop, die einen Vergleich des normalen Aktivitätsverhaltens des Nilflughundes mit dem von mir registrierten ermöglichten, fehlen. Für *Eidolon* liegen sowohl umfassende Freilandbeobachtungen (Huggel, 1965) als auch Beschreibungen des Verhaltens unter Laborbedingungen vor (Kulzer, 1969). In jedem Fall beginnt die Hauptaktivität mit hereinbrechender Dunkelheit und nimmt bis zum Morgen ab. Die Voraktivität kann unterschiedlich lang sein. Nach Kulzer wurde das *Eidolon*-Pärchen bereits mittags aktiv, die von Huggel beobachtete Kolonie erst nach 16.00 Uhr. Das hier untersuchte *Eidolon*-Weibchen zeigte bei 10^{-1} lx in der Dunkelphase keine, bei 10^{-6} lx in der Dunkelphase bis zu 7 Std Voraktivität. Deren Dauer scheint von der Beleuchtungsstärke der Licht- und Dunkelphase abhängig zu sein. Aus dem Vergleich mit den Literaturangaben wird deutlich, daß die angewandte Registriermethode den Aktivitätsverlauf der Flughunde sehr gut erfaßt.

Rousettus und *Eidolon* haben, wie die meisten bisher untersuchten Tierarten, einen *endogenen Aktivitätsrhythmus*, der durch den periodischen Wechsel der Beleuchtungsstärke mit dem Tagesgang synchronisiert wird. Das Licht wirkt als Zeitgeber. In welchem Maße dieser das circadiane System beeinflußt, hängt von den Eigenschaften des biologischen Rhythmus, verschiedenen Parametern des Zeitgebers und von der Art der Koppelung beider ab.

Die Dauerlichtversuche mit *Rousettus* ergaben eine Periodenlänge, die nur wenig von 24 Std abweicht und im Gegensatz zu anderen Arten (Zusammenstellung bei Hoffmann, 1965, und Lohmann, 1967) in verschiedenen Beleuchtungsstärken kaum verändert wird. Bei der *Resynchronisation* und in Versuchen mit verkürzter bzw. verlängerter Zeitgeberperiode (Mitnahmebereich) zeigt der Aktivitätsrhythmus der Versuchstiere eine starke Beharrungstendenz. Aus beidem geht hervor, daß beim Nilflughund ein erstaunlich *starres circadianes System* vorliegt. Synchronisierend wirkt nur ein Licht-Dunkel-Wechsel, dessen Periodenlänge den Bereich zwischen 23 und 25 Std nicht überschreitet. Innerhalb dieses Bereiches lassen sich die anderen Parameter des Zeitgebers ziemlich stark variieren.

Verändert man bei gleichbleibender Periodenlänge ($T = 24$ Std) das *Verhältnis zwischen Licht- und Dunkelzeit*, so wirkt eine 2stündige Dunkelzeit noch voll synchronisierend, während sich die Aktivität von *Rousettus* bei einer Verlängerung der Dunkelphase auf 20 Std langsam verschiebt. Das gleiche Phänomen tritt im nLD auf. In den langen Winternächten war die Desynchronisation noch deutlicher. Zu gleichen Ergebnissen kamen Rahmann u. Weber (1967) bei entsprechenden Versuchen mit nordischen Waldlemmingen. Die Aktivitätsperiodik dieses Nagers ist im kLD ($T = 24$ Std) mit 1,5stündiger Dunkelzeit noch voll synchronisiert, bei 22,5stündiger Dunkelzeit dagegen nicht mehr. Auch

Fledermäuse zeigen unter den extremen Bedingungen des nordischen Langtages eine streng an die kurze Dunkelzeit gebundene Aktivitätsphase (Verkürzung bis auf 1 Std; Nyholm, 1965). Entsprechende Freilandbeobachtungen über das Verhalten dunkelaktiver Tiere im arktischen Kurztag stehen noch aus.

Obwohl *Rousettus* im natürlichen Biotop geringeren Schwankungen der Tageslänge ausgesetzt ist, als die erwähnten nordischen Tierarten, reagiert er unter Laborbedingungen wie diese. Es kann sein, daß dunkelaktive Arten auf Änderungen der Tageslänge gleich reagieren und kein spezieller Anpassungsmechanismus an die Variation dieser Umgebungsbedingung in verschiedenen geographischen Breiten ausgebildet wurde.

Bei einer *Veränderung der Intensitätsdifferenz* des zeitgebenden LD-Wechsels zeigt sich, daß im Bereich schwacher Beleuchtungsstärken viel geringere Helligkeitsunterschiede synchronisierend wirken als im helleren Bereich. Es liegen hier ähnliche Beziehungen vor, wie sie zwischen Unterschiedsschwelle und Grundbeleuchtungsstärke bestehen.

Ausschlaggebend für die *Dauer der Resynchronisation* nach einem Phasensprung des Zeitgebers sind bei *Rousettus* und *Eidolon* 1. die Richtung der Verschiebung und 2. der Unterschied zwischen den Beleuchtungsstärken der Licht- und Dunkelphasen. Die Periodenlänge des endogenen Rhythmus von *Rousettus* liegt bei allen Lichtintensitäten im Dauerlicht über 24 Std. Deshalb folgt er dem Zeitgeber schneller, wenn für die Resynchronisation eine Verlängerung der endogenen Periode erforderlich ist. Da die Periodenlänge von *Eidolon* 24 Std nicht überschreitet, ist hier die Resynchronisationszeit kleiner, wenn die Zeitgeberperiode vorverlagert wird. Ähnliche Beziehungen zwischen Eigenfrequenz und Dauer der Resynchronisation fanden Aschoff u. Wever (1963) beim lichtaktiven Buchfinken.

Eine Abhängigkeit der Resynchronisationszeit von der Helligkeit der Lichtphase ist bei licht- und dunkelaktiven Tieren wiederholt nachgewiesen worden (Aschoff u. Wever, 1963; Warnecke, 1966; Weber, 1966; Wobus, 1966 u.a.). In der vorliegenden Arbeit wurde dagegen bei konstanter Helligkeit der Lichtphase die Beleuchtungsstärke der Dunkelzeit variiert. Es zeigt sich, daß auch hier die Dauer der Resynchronisation von der Beleuchtungsstärke abhängt. Die Versuche sprechen dafür, daß weniger eine beleuchtungsabhängige Änderung von τ (s. Abb. 15) ausschlaggebend ist, sondern der *Intensitätsunterschied* zwischen Licht- und Dunkelphase (=Zeitgeberstärke).

Die *Parameter der Aktivitätsperiodik* unter konstanten Bedingungen gehaltener Tiere sind nach einer von Aschoff (1964) aufgestellten Regel bei lichtaktiven Arten positiv, bei dunkelaktiven Arten negativ mit der Beleuchtungsstärke korreliert. Innerhalb eines mittleren Helligkeitsbereiches wurde die Gültigkeit dieser Regel bei Säugern und Vögeln

wiederholt bestätigt (Zusammenfassung s. Hoffmann, 1965; Pohl, 1968a, b). Messungen, die sich über einen weiten Bereich der Lichtintensitätsskala (200— 10^{-4} lx) erstreckten, ergaben jedoch bei Eulen, daß die Parameter der Aktivität bei bestimmten Helligkeiten Maximalwerte erreichen (Erkert, 1967, 1969). *Rousettus* wurde Beleuchtungsstärken vom Bereich physiologischer Dunkelheit bis zu aktivitätshemmenden Helligkeiten (> 5 lx) ausgesetzt. Die Ergebnisse (Abb. 15) lassen sich kaum mit der Regel Aschoffs vereinbaren (vgl. auch Rensing u. Brunken, 1967; Weber, 1968). Lediglich beim $\alpha:\rho$ -Verhältnis deutet sich der geforderte Anstieg bei abnehmender Lichtintensität an. Der Annahme von Erkert (1967) entsprechen nur die Maximumkurven der Aktivitätsmenge. Sie treten bei allen Flughunden sowohl unter konstanten Bedingungen als auch im Licht-Dunkel-Wechsel auf.

Dabei zeigt sich, daß die beleuchtungsabhängigen Aktivitätsmaxima in den LD-Versuchen deutlicher hervortreten und weniger streuen als im Dauerlicht. Ursache hierfür können einerseits langfristige Adaptationen unter den konstanten Bedingungen des Dauerlichtes sein, die zu einer Annäherung der einzelnen beleuchtungsbedingten Aktivitätsniveaus führen. Auf der anderen Seite können bei den LD-Versuchen spezifische Zeitgeberwirkungen (periodischer Wechsel von Licht und Dunkel und jeweilige Intensitätsdifferenz) dazu führen, daß die Individuen einheitlicher reagieren.

In Abb. 14 u. 15 fällt außerdem auf, daß sich die Flughunde R_1 und R_6 deutlich anders verhalten als R_2 und R_4 . Das ist nicht allein auf individuelle Unterschiede zurückzuführen, sondern auch auf die Reihenfolge der gebotenen Beleuchtungsstärken. R_1 und R_6 , die schrittweise abnehmende Lichtintensitäten erhielten, konnten sich langsam an die zunehmende Dunkelheit gewöhnen. In verschiedenen Zeitabständen durchgeführte Vergleichsmessungen am selben Tier brachten zudem Hinweise darauf, daß die Aktivität der Flughunde außer durch die vorangegangenen Versuche auch durch länger periodische Schwankungen des Reaktionsniveaus beeinflußt wird.

Durch die Fähigkeit zur Ultraschallpeilung kann sich *Rousettus* im Gegensatz zu rein optisch orientierten Tierarten auch bei physiologischer Dunkelheit noch gut zurechtfinden (Möhres u. Kulzer, 1956; Griffin, Novick u. Kornfield, 1958). Trotzdem nimmt auch seine Aktivität bei geringen Beleuchtungsstärken ab. Das ist ein deutlicher Hinweis darauf, daß die Dunkelhemmung der Aktivität nicht primär auf eine Verminderung des Orientierungsvermögens zurückgeht, sondern daß das Licht das Aktivitätsniveau über das optische System direkt beeinflußt.

Nilflughunde verbringen den Tag in Höhlen und fliegen erst in der Dunkelheit auf Nahrungssuche. Der Tagesgang der Beleuchtungsstärke an ihrem Ruheplatz in der Nähe der Höhleneingänge ist gegenüber dem

natürlichen Lichtintensitätswechsel im Freien weit in den Dunkelbereich verschoben. Dadurch herrscht am Ruheplatz bereits eine für die Aktivität optimale Beleuchtungsstärke, wenn die Außenhelligkeit noch im aktivitätshemmenden Bereich liegt. Höhlenbewohnende Fledermäuse, bei denen die gleiche oder eine noch stärkere Diskrepanz zwischen Beleuchtungsstärke am Ruheplatz und im Jagdrevier im Freien besteht, erwachen aufgrund ihres endogenen Rhythmus gegen Abend und orientieren sich durch wiederholte Flüge zum Höhleneingang über die außen herrschende Beleuchtungsstärke. Sie fliegen erst aus, wenn diese unter einen bestimmten Wert gesunken ist. Dieses „light sampling behaviour“ (De Coursey, 1964; Nyholm, 1965; Twente, 1955; Herreid u. Davies, 1966) tritt auf, wenn die circadiane Periode höhlenbewohnender Nachttiere unter 24 Std liegt und bei verhältnismäßig geringen Helligkeiten eine Lichthemmung der Aktivität eintritt. *Rousettus* ist durch die nur wenig über 24 Std liegende Periodenlänge seines endogenen Aktivitätsrhythmus so gut dem natürlichen Tagesgang angepaßt, daß sich bei ihm ein „light sampling behaviour“ erübrigen kann. Der relativ starre circadiane Rhythmus des Nilflughundes stellt somit neben der Ultraschallpeilung eine ausgezeichnete Anpassung an Nachtaktivität und Höhlenleben dar.

Literatur

- Aschoff, J.: Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **25**, 11—28 (1960).
- Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. Rev. suisse Zool. **71**, 528—558 (1964).
- The phase-angle difference in circadian periodicity. In: Circadian clocks (ed. by Aschoff), p. 262—276. Amsterdam: North Holland 1965.
- Klotter, K., Wever, R.: Circadian vocabulary. In: Circadian clocks (ed. by Aschoff). Amsterdam: North Holland 1965.
- Wever, R.: Aktivitätsmenge und $\alpha:\rho$ -Verhältnis als Meßgrößen der Tagesperiodik. Z. vergl. Physiol. **46**, 88—101 (1962).
- — Resynchronisation der Tagesperiodik von Vögeln nach Phasensprung des Zeitgebers. Z. vergl. Physiol. **46**, 321—335 (1963).
- De Coursey, P. and G.: Adaptive aspects of activity rhythms in bats. Biol. Bull. **126** (1), 14—27 (1964).
- Erkert, H.: Beleuchtungsabhängige Aktivitätsoptima bei Eulen und circadiane Regel. Naturwissenschaften **9**, 231—232 (1967).
- Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule (*Tyto alba guttata* Brehm). Z. vergl. Physiol. **64**, 37—70 (1969).
- Griffin, D. R., Novick, A., Kornfield, M.: The sensitivity of echolocation in the fruit bat, *Rousettus*. Biol. Bull. **115**, 107—113 (1958).
- Herreid, C. F., Davis, R. B.: Flight patterns of bats. J. Mammal. **47**, 78—86 (1966).
- Hoffmann, K.: Overt circadian frequencies and circadian rule. In: Circadian clocks (ed. by J. Aschoff), p. 87—94. Amsterdam: North Holland 1965.
- Huggel, W.: H. J. u. M. L.: La biologie d'*Eidolon helvum* (Kerr), (Megachiroptera). Acta trop. (Basel) **22**, 1—10 (1965).

- Kulzer, E.: Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* (Gray.) Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 374—402 (1958).
- Das Verhalten von *Eidolon helvum* (Kerr) in Gefangenschaft. Z. Säugetierk. **34**, 129—148 (1969).
- Lohmann, M.: Der Einfluß von Beleuchtungsstärke und Temperatur auf die tagesperiodische Laufaktivität des Mehlkäfers *Tenebrio molitor* L. Z. vergl. Physiol. **49**, 341—389 (1964).
- Ranges of circadian period length. Experientia (Basel) **23**, 788—789 (1967).
- Möhres, F. P., Kulzer, E.: Über die Orientierung der Flughunde (*Chiroptera* — *Pteropodidae*). Z. vergl. Physiol. **38**, 1—29 (1956).
- Neuweiler, G.: Bau und Leistung des Flughundauges (*Pteropus gig. gig.* Brunn). Z. vergl. Physiol. **46**, 13—56 (1962).
- Nyholm, E. S.: Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *M. daubentoni* (Leisl.) (Chiroptera). Ann. zool. fenn. **2**, 77—123 (1965).
- Pohl, H.: Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 364—380 (1968).
- Wirkung der Temperatur auf die mit Licht synchronisierte Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 381—394 (1968).
- Rahmann, H., Weber, F.: Die Steuerung der diurnalen Aktivität des Waldlemmings (*Myopus schisticolor*) durch natürliche und künstliche Lichtbedingungen (Laboratoriumsversuche). Z. Morph. Ökol. Tiere **58**, 290—300 (1967).
- Rensing, L., Brunken, W.: Zur Frage der Allgemeingültigkeit circadianer Gesetzmäßigkeiten. Biol. Zbl. **86**, 545—565 (1967).
- Twente, J. W., Jr.: Some aspects of habitat selection and other behaviour of cavern dwelling bats. Ecology **36**, 706—732 (1955).
- Warnecke, H.: Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von drei Geotrupes-Arten (Coleoptera, Scarabaeidae). Z. Tierpsychol. **23**, 513—536 (1966).
- Weber, F.: Die tageszeitliche Aktivitätsverteilung des dunkelaktiven *Carabus problematicus* (Coleoptera) nach Phasenumkehr des Zeitgebers. Zool. Beitr. **12** (2), 161—179 (1966).
- Circadian-Regel und Laufaktivität der Caraben (Ins. Coleoptera). Oecologia (Berl.) **1**, 155—170 (1968).
- Wobus, U.: Der Einfluß der Lichtintensität auf die Resynchronisation der circadianen Laufaktivität der Schabe *Blaberus craniifer*. Z. vergl. Physiol. **52**, 276—289 (1966).

Siglind Erkert
7400 Tübingen
Peter Goessler-Straße 2