

Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe „Ultimate Factor“, „Proximate Factor“ und „Zeitgeber“

Klaus Immelmann *

Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig

Eingegangen am 1. Oktober 1971

Definition and Use of the Terms “Ultimate Factor”, “Proximate Factor” and “Zeitgeber”

Summary. The use of the terms, which have not always been employed uniformly throughout the literature, is discussed and an exact definition is tried. Application of the terms “ultimate” and “proximate factors” should not be restricted to annual and circadian periodicities. Instead they should be used for all temporally or spatially restricted processes for which a difference between selecting and regulating mechanisms is to be found. “Ultimate factors” are environmental factors which in the course of evolution have led, through natural selection, to the relevant restriction. Proximate factors may be defined as those external stimuli which initiate or maintain biological processes under most favourable ecological conditions. The term “Zeitgeber” finally, should only be used where endogenous circadian or circennial periodicities are synchronized with environmental changes through external factors. In this sense “Zeitgeber” is merely a special case of “proximate factor”.

Die Begriffe „Ultimate Factor“, „Proximate Factor“ und „Zeitgeber“ werden seit längerer Zeit im zoologischen Schrifttum verwandt, doch wurde in bezug auf den Bereich ihrer Anwendbarkeit und die exakte inhaltliche Abgrenzung der beiden letztgenannten Termini nicht immer gleichsinnig verfahren. Nachfolgend soll daher eine kurze Klarstellung versucht werden.

Die Bezeichnungen „Ultimate Factor“ und „Proximate Factor“ wurden von Baker (1938) eingeführt und von Aschoff (1955) in „mittelbare“ und „unmittelbare Faktoren“ übersetzt. Baker bezeichnete als „Ultimate Factors“ diejenigen Umweltfaktoren, die die Fortpflanzungszeit einer Tierart durch natürliche Selektion im Laufe der Stammesgeschichte auf die günstigste Jahreszeit festgelegt haben (z. B. Nahrungsangebot, Temperatur, Feinddruck, interspezifische Konkurrenz etc.),

* Ich danke den Herren Prof. Dr. J. Aschoff, Dr. E. Gwinner und Dr. K. Hoffmann, Erling-Andechs, und Prof. Dr. D. S. Farner, Seattle, für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und viele wertvolle Hinweise und Anregungen.

während „Proximate Factors“ den Beginn dieser Zeit (u. U. schon lange im voraus) ankündigen und damit die für die Fortpflanzung erforderlichen physiologischen Reifungsprozesse und Verhaltensweisen zeitlich vorprogrammieren. Beide Faktorengruppen können theoretisch miteinander identisch sein, z. B. in immerfeuchten Tropengebieten, in denen die Zeit günstiger Lebensbedingungen so ausgedehnt ist, daß eine „vorwarnende“ Regulation der Fortpflanzung nicht nötig erscheint. Genaue Untersuchungen hierüber liegen jedoch noch nicht vor. In den meisten Fällen haben sich die beiden Faktorengruppen dagegen zeitlich auseinanderentwickelt (Diskussion s. Immelmann, 1967). In höheren geographischen Breiten sind Änderungen der Tageslänge der wichtigste „Proximate Factor“ für die Regulation der hauptsächlich durch den „Ultimate Factor“ Nahrung festgelegten Fortpflanzungsperiode.

Die Begriffe „Ultimate“ und „Proximate Factor“ wurden anfänglich nur auf die Fortpflanzungszeiten angewandt, später aber auch für andere jahresperiodische Vorgänge (z. B. Mauser, Winterschlaf) benutzt und schließlich von Cullen (1954) auf *alle* Faktoren ausgedehnt, die irgendein adaptives Verhalten zeitlich festlegen („...factors determining the time of occurrence of any kind of adaptive behaviour“). So schreibt Cullen: „If an animal performs a certain activity at a certain time, the ultimate factors are those which give survival value to the performance of the activity *at that time*; the proximate factors are the actual stimuli which initiate the activity.“

Der wesentliche Grund für eine Unterscheidung von „ultimate“ und „proximate“ liegt definitionsgemäß in der Divergenz zwischen stammesgeschichtlich selektionierenden und aktuell regulierenden Faktoren¹. Es erscheint daher berechtigt, den Anwendungsbereich beider Begriffe über die periodischen Vorgänge im weitesten Sinne hinaus noch weiter auszudehnen und auf die *Gesamtheit* aller physiologischen Prozesse, Entwicklungsphasen und Verhaltensweisen anzuwenden, für die ursächliche und auslösende Faktorengruppen nicht miteinander identisch sind. Das sei anhand einiger Beispiele verdeutlicht.

In bestimmten Lebensräumen und bei einer bestimmten Verteilung der vorhandenen Nahrungsquellen bietet für Vögel verschiedener Verwandtschaftsgruppen eine soziale Nistweise deutliche Selektionsvorteile. Innerhalb dieser Gruppe der Koloniebrüter kann sich darüber hinaus wiederum eine weitgehende Synchronisation aller Paare der Kolonie oder

¹ Diese Zweiteilung bedeutet selbstverständlich *nicht*, daß die aktuell regulierenden Faktoren nicht ihrerseits ebenfalls wieder natürlicher Selektion unterliegen. Vielmehr hat jede Tierart bzw. jede Population im Laufe der Stammesgeschichte ein Reaktionsvermögen auf *diejenigen* Umweltfaktoren entwickelt, die sich für die zeitliche Regulation bestimmter Prozesse als am besten geeignet (i. e. am zuverlässigsten, am leichtesten wahrnehmbar etc.) erwiesen haben.

eines Teils der Kolonie als vorteilhaft erweisen (Diskussion s. Ashmole, 1963; Crook, 1964). In solchen Fällen sind „Ultimate“ und „Proximate Factors“ klar unterscheidbar: Zu den mittelbaren Faktoren, die zur Entwicklung des geselligen Brütens und der Synchronisation innerhalb einer Brutkolonie geführt haben, gehören u.a. verminderter Feinddruck, erleichterte Nahrungssuche, verbesserte Ausnutzung relativ kurzer Zeiten günstiger Fortpflanzungsbedingungen durch gegenseitige Stimulation und (in solchen Fällen, in denen die Fortpflanzungszyklen innerhalb einer Brutkolonie oder eines Teiles derselben weitgehend synchronisiert sind) geringere gegenseitige Störungen zwischen denjenigen Brutpaaren, die sich auf dem gleichen Stadium des Fortpflanzungszyklus befinden (Diskussion u.a. bei Orians, 1961; Ashmole, 1963; Horn, 1968; Nelson, 1968). Alle genannten Faktoren können dazu führen, daß der Bruterfolg gesellig und synchron brütender Paare höher ist als der einzelbrütender Artgenossen. Sie können damit die zunehmende Entwicklung einer sozialen Nistweise begünstigen. Unmittelbare Faktoren für soziale Lebensweise sind dagegen die von Artgenossen ausgehenden optischen und akustischen Reize und — besonders bei den in bezug auf ihre Brutplatzansprüche sehr spezialisierten Arten — möglicherweise manche Charakteristika des Brutplatzes, auf die alle Artgenossen in gleicher Weise positiv reagieren.

Eine ganz entsprechende Divergenz beider Faktorengruppen ergibt sich beispielsweise für die Auswahl eines geeigneten *Ortes* für die Fortpflanzung. Ein gut untersuchtes Beispiel liefert der bodenbrütende Kiebitz in Holland (Klomp, 1954). Er benötigt Brutplätze in nicht zu hoher Vegetation. Diese Bedingung ist bei der Besetzung der Reviere im zeitigen Frühjahr *überall* gegeben, doch werden auch um diese Zeit *nur* solche Gebiete besiedelt, in denen die Vegetation auch *später* relativ kurz bleibt. Klomp konnte durch Beobachtungen und quantitative Analysen wahrscheinlich machen, daß die Auswahl der Reviere offenbar traditionsbedingt nach der (auf unterschiedlicher Düngung beruhenden) *Farbe* des Bodens erfolgt. „Mittelbar“, d.h. ursächlich sind in diesem Fall alle Faktoren, die einen höheren Bruterfolg in kurzer Vegetation bewirken (erleichterte Nahrungssuche, früheres Erkennen von Gefahren etc.) und zur Entwicklung dieser Nistweise geführt haben; „unmittelbar“ sind die vom künftigen Nistplatz ausgehenden optischen Reize.

Ähnliche Verhältnisse beschreibt Koskimies (1957) für die Nistweise einiger Enten, Taucher und Limicolen, die in Skandinavien bevorzugt innerhalb der Brutkolonien wehrhafter Möwen- und Seeschwalbenarten nisten. Wiederum hat als „ultimate factor“ derjenige Faktor zu gelten, der zu einem höheren Bruterfolg der in Lariden-Nähe brütenden Paare führt (verminderter Feinddruck), während als „proximate factors“ einige von den Lariden selbst ausgehende optische und/oder akustische

Reize wirken, deren Kenntnis wahrscheinlich in früher Jugend erworben wird (weitere Beispiele s. Bongiorno, 1970).

Ein ganz entsprechender Unterschied zwischen stammesgeschichtlich selektionierenden und aktuell regulierenden Faktorengruppen läßt sich darüber hinaus in vielen weiteren Bereichen feststellen. So verlassen viele Zugvögel ihre Brutheimat bereits zu einer Zeit, zu der die Lebensbedingungen noch nahezu optimal sind. Ihre Wanderungen müssen daher durch andere Faktoren ausgelöst werden, als für die phylogenetische Entwicklung des Zuggeschehens verantwortlich waren (vgl. Lack, 1954). Das gleiche gilt für die Auslösung und Beendigung verschiedener Formen der Dormanz bei Arthropoden, namentlich der prospektiven Dormanz (vgl. Müller, 1970) und möglicherweise auch für die Einschaltung entsprechender Ruhestadien bei anderen Tiergruppen. Schließlich scheint eine ähnliche Divergenz auch in der Regulation der Populationsdichte und der Ausbildung artspezifischer Sozialsysteme aufzutreten (vgl. Lack, 1954; Koskimies, 1955; Crook 1964). Die Beispiele, die sich weiter vermehren ließen, zeigen, daß der Anwendungsbereich des Begriffs „Proximate Factor“ alle Situationen umfaßt, in denen die aktuelle auslösenden Reize nicht mit denjenigen Faktoren identisch sind, die einen Selektionsdruck auf die Entwicklung einer bestimmten Reaktion ausgeübt haben oder ausüben. Ich schlage daher vor, „Proximate Factor“ ganz allgemein zu definieren als einen Außenreiz, der einen biologischen Vorgang unter den (als Folge der selektionierenden mittelbaren Faktoren stammesgeschichtlich herausgebildeten) ökologisch vorteilhaftesten Bedingungen in Gang setzt oder weiterführt. Diese Bedingungen können sich sowohl auf zeitliche (Lebensalter, Phasenlage zu periodischen Umweltänderungen) als auch auf räumliche Faktoren im weitesten Sinne beziehen (Auswahl eines geeigneten Ortes für die Fortpflanzung, räumliche Nähe zu Artgenossen oder zu wehrhaften Arten etc.).

Hieraus folgt, daß als „Proximate Factors“ die *Gesamtheit* der Reize bezeichnet werden kann, die Reifungsprozesse, Entwicklungsphasen oder Verhaltensweisen eines Tieres zeitlich und räumlich regulierend beeinflussen. In diesem Sinne fallen unter den Oberbegriff „Proximate Factor“:

1. Auslöser (intraspezifische Signale nach Lorenz 1935).
2. Schlüssel-, Signal- oder Kennreize (interspezifische Signale oder Umgebungsreize).
3. Zeitgeber.

Der Begriff des Zeitgebers wurde von Aschoff (1954) für solche Umweltreize eingeführt, die eine endogene Periodik mit einer Umweltperiodik ähnlicher Frequenz synchronisieren, d.h. eine bestimmte, den Bedürfnissen des Organismus entsprechende Phasenlage zwischen beiden

gewährleisten. Er wurde zunächst auf tagesperiodische (circadiane) Rhythmen bezogen, später jedoch auch für jahresperiodische (circannuale und lunarperiodische Vorgänge angewandt (Aschoff, 1958; Immelmann, 1963, 1967; Neumann, 1969). Zeitgeber stellen in gewisser Weise das „klassische“ Beispiel eines „Proximate Factors“ dar. Trotzdem dürfen beide Begriffe nicht gleichgesetzt werden, vielmehr ist Zeitgeber nur ein Spezialfall eines „Proximate Factors“, der sich ausschließlich auf periodische Vorgänge bezieht.

Für den Bereich der *jahresperiodischen* Prozesse ist für die Anwendbarkeit des Begriffs Zeitgeber noch auf eine praktische Schwierigkeit hinzuweisen. Definitionsgemäß kann der Terminus nur dann angewandt werden, wenn der durch den betreffenden Außenreiz mit der Umweltperiodik synchronisierte periodische Vorgang *endogener* Natur ist. Während jedoch im circadianen Bereich endogene Rhythmen in großer Zahl nachgewiesen werden konnten, ist dieser Nachweis für jahresperiodische Vorgänge erst in neuerer Zeit und bislang nur in wenigen Fällen gelungen (vgl. Gwinner, 1972). Im Sinne einer möglichst klaren Begriffsbestimmung erscheint es dennoch vorteilhaft, auch im Bereich der circannualen Periodik nur dann von Zeitgebern zu sprechen, wenn ihr tatsächlich endogene Vorgänge zugrundeliegen, auch wenn diese Beschränkung dazu führt, daß der Begriff auf diesem Gebiet gegenwärtig nur in wenigen Fällen angewandt werden kann und obwohl er vorher mehrfach in einem weiteren Sinne benutzt wurde (vgl. Immelmann, 1967, 1971). Bei allen jahresperiodischen Vorgängen, deren endogene Natur noch nicht erwiesen ist, sollten die synchronisierenden Umweltfaktoren daher nur mit dem neutralen Oberbegriff „proximate factor“ belegt werden.

Literatur

- Aschoff, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **41**, 49—56 (1954).
- Aschoff, J.: Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Studium gen.* **8**, 742—776 (1955).
- Aschoff, J.: Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* **15**, 1—30 (1958).
- Ashmole, N. P.: The biology of the Wideawake or Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. *Ibis* **103b**, 297—364 (1963).
- Baker, J. R.: The evolution of breeding seasons. In: *Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology*, p. 161—177. Oxford: Clarendon Press 1938.
- Bongiorno, S. F.: Nest-site selection by adult Laughing Gulls (*Larus atricilla*). *Anim. Behav.* **18**, 434—444 (1971).
- Crook, J. H.: The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). *Behaviour, Suppl.* **10**, 1—178 (1964).
- Cullen, J. M.: The diurnal rhythm of birds in the Arctic summer. *Ibis* **96**, 31—46 (1954).

- Gerlach, S. A.: Tierwanderungen. In: Handbuch der Biologie, Bd. 5, S. 413—472. Konstanz: Athenaion 1965.
- Gwinner, E.: A comparative study of circannual rhythms in warblers. In: Biochronometry, p. 405—427. Washington: National Academy of Sciences 1972.
- Horn, H. S.: The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). Ecology **49**, 682—694 (1968).
- Immelmann, K.: Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. Zool. Jb. Abt. System., Ökol. u. Geogr. **91**, 91—200 (1963).
- Immelmann, K.: Periodische Vorgänge in der Fortpflanzung tierischer Organismen. Studium gen. **20**, 15—33 (1967).
- Immelmann, K.: Ecologic aspects of avian periodicities. In: Avian biology, p. 341—389. New York: Academic Press 1971.
- Klomp, H.: De teereinkeus van de Kievit, *Vanellus vanellus* (L.). Ardea **42**, 1—139 (1954).
- Koskimies, J.: Ultimate causes of cyclic fluctuations in numbers in animal populations. Pap. Game Research **15**, 1—29 (1955).
- Koskimies, J.: Terns and gulls as features of habitat recognition for birds nesting in their territories. Ornis Fennica **34**, 1—6 (1957).
- Lack, D.: The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press 1954.
- Lorenz, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. **83**, 137—213, 289—413 (1935).
- Müller, H. J.: Formen der Dormanz bei Insekten. Nova Acta Leopoldina **35**, No 191 (1970).
- Nelson, J. D.: Breeding behaviour of the Swallow-tailed Gull in the Galapagos. Behaviour **30**, 146—174 (1968).
- Neumann, D.: Die Kombination verschiedener endogener Rhythmen bei der zeitlichen Programmierung von Entwicklung und Verhalten. Oecologia (Berl.) **3**, 166—183 (1969).
- Orians, G. M.: Social stimulation within blackbird colonies. Condor **63**, 330—337 (1961).

Prof. Dr. K. Immelmann
Zoologisches Institut
der Technischen Universität
D-3300 Braunschweig, Pockelsstr. 10a
Deutschland