

4 Diskussion

4.1 Voraussagen des Modells

In diesem Kapitel sollen die Ergebnisse vor dem Hintergrund des in Kap. 1 erläuterten PRC-Synchronisationsmodells ausgewertet und mit entsprechenden Literaturdaten verglichen werden. Dazu scheint es sinnvoll, zunächst noch einmal die aus dem Modell abgeleiteten Voraussagen bzw. Erwartungen zu wiederholen:

- (1) Bei Gültigkeit des Modells sollte bei einer nur einstündigen Lichtphase die täglich wiederkehrende Laufaktivität eines dunkelaktiven Versuchstieres, dessen Spontanperiode größer ist als die Zeitgeberperiode, nicht mehr im Anschluß an diese kurze Lichtphase einsetzen, sondern einige Stunden entfernt davon "mitten" in der Dunkelphase liegen, und zwar als stabiler Synchronisationszustand, der täglich zur gleichen Zeit wiederkehrt. Sollte sich eine solche "Mittellage" provozieren lassen, wäre das Synchronisationsmodell in einem Bereich bestätigt, für den bisher keine kritischen Tests vorlagen: für die Möglichkeit einer Advance-Synchronisation bei dunkelaktiven Tieren.
- (2) Die nach (1) erwartete Mittellage sollte sich im Verlauf eines Resynchronisationsprozesses einstellen, bei dem das Versuchstier mit Perioden aktiv ist, die größer als die Zeitgeberperiode (T) sind.
- (3) Es sollte eine voraussagbare Beziehung zwischen der Länge der Spontanperiode des Versuchstieres (τ) und dem zeitlichen Abstand zwischen dem Zeitgebersignal und dem Einsetzen der Aktivität des Versuchstieres bestehen: Je größer die Differenz $\tau - T$ ist, umso größer sollte (gemessen über die Neutralphase) der Abstand zwischen dem Zeitgebersignal „Licht aus“ und dem folgenden Aktivitätseinsetz sein

(da der Advance-Effekt umso stärker sein muss, d.h. der absteigende Ast der Advance-Phase wird umso näher am Maximum belichtet; vgl. PITTENDRIGH & DAAN (1976 b); ASCHOFF & WEVER, 1963; HOFFMANN, 1963).

Im folgenden werden die Versuchsserien (3.1–3.3) daraufhin überprüft, inwieweit sie mit den Postulaten des Synchronisationsmodelles konsistent sind oder ob sich Abweichungen ergeben. Zunächst nicht deutbare Ergebnisse werden als Sonderfälle (unerwartetes Resynchronisationsverhalten bzw. „SF“ 1-5: Mittellagen unerwarteter Phasenwinkeldifferenzen mit ihren vorausgehenden Periodenlängen) gesammelt und abschließend besprochen.

4.2 Die Vorversuche (Resynchronisation im LDW 1:23 ohne Hintergrundbeleuchtung: $\tau < T$)

Grundsätzlich bestätigen die Ergebnisse der Vorversuche die Grundannahmen des Synchronisationsmodelles: Die Mehrzahl der Versuchstiere resynchronisierte mit Periodenlängen, die unterhalb von 24 h liegen, bis zur PWD Null (Aktivitätsbeginn bei „Licht aus“; vgl. Abb. 13). Nach der ASCHOFF-Regel (ASCHOFF, 1959, 1960; PITTENDRIGH, 1960; vgl. WOBUS, 1966 a) ist für nachtaktive Tiere die Spontanperiode im Dauerdunkel (DD) kleiner als 24 h. Da die einstündige Lichtphase während des Resynchronisationsprozesses in die Neutralphase der Versuchstiere fällt, bestätigt das Ergebnis, dass die Versuchstiere im DD eine Spontanperiode unterhalb von 24 h haben (KREFT-KOHLHAGE, 1992; vgl. dagegen WOBUS, 1966 a).

Abb. 14 gibt Auskunft darüber, in welchem Bereich offenbar die Neutralphase von der einstündigen Lichtphase überstrichen wird: Bei Phasenwinkeldifferenzen von -4 h

bis -12 h bleibt die Mehrzahl der freilaufenden Perioden konstant, so dass hier kaum sensible Bereiche der Phasen-Respons-Kurve berührt werden.

Allerdings zeigt die Übersicht in Abb. 13, dass sich bei acht von zehn Versuchstieren im Verlaufe des Resynchronisationsprozesses die Periodenlänge vergrößert (als Beispiel vgl. Abb. 10). Scheinbar kommt hier nach einiger Zeit des Resynchronisationsprozesses bereits ein schwacher Delay-Effekt zum Tragen, der die freilaufende Periode jedoch noch nicht auf 24 Stunden verlängert. Da der Effekt bei mehreren Tieren beobachtet wurde, kann nicht von einer spontanen individuellen Änderung der Resynchronisationsperiode ausgegangen werden, sondern es muss nach einer Begründung im Sinne des Modells gesucht werden: Möglicherweise beginnt die Delay-Phase mit einem langen „Vorlauf“ relativ schwacher Wirksamkeit.

Während über diese Modifikation des Modells Verlängerungen der Periode schon einige Zeit vor Einnahme der PWD „0“ erklärt werden könnten, lassen sich zwischenzeitliche Verkürzungen der Periode bei der Resynchronisation, wie sie in den Abbildungen 8 und 9 deutlich werden, nicht im Sinne des Modells deuten (s.4.5.3.1).

Einen Ausnahmefall stellt das Verhalten des Tieres in Abb. 12 dar: Nach Abschalten der einstündigen Lichtphase wird es im Dauerdunkel mit Periodenlängen > 24 h aktiv, mit Einschalten der um 12 Stunden verschobenen Lichtphase ist es zunächst inaktiv, dann aber weist sein Aktivitätseintritt eine stabile Phasenwinkeldifferenz von $-9,24$ h auf. Dieses Tier zeigt offenbar das Verhalten, das KREFT-KOHLHAGE (1992) als „oszillierende Mittellage“ beobachtet hat. Da seine Periodenlänge im Dauerdunkel länger als die des Zeitgebers ist, kann das Tier nur durch einen Advance-Effekt synchronisiert werden. Es findet sich hier somit ein erster Hinweis auf die Gültigkeit des postulierten Synchronisationsmodells. Warum dieses Tier im DD ausnahmsweise eine Spontanperiode > 24 h zeigt, bleibt allerdings unklar, entspricht

aber dem Befund von WOBUS (1966 a), der für *Blaberus craniifer* eine mittlere Spontanperiodenlänge von 24,17 h fand.

Insgesamt konnte aus den Vorversuchen für die weitere Versuchsplanung geschlossen werden, dass die zeitgebende, d.h. phasenhaltende Wirkung einer einstündigen Lichtphase hinreichend stark ist. Andererseits ist ihre resynchronisierende Wirkung jedoch so schwach, dass die Folgeversuche eine entsprechend lange Versuchsdauer aufweisen mussten, bis der stabile Synchronisationszustand erreicht war. Es bestätigte sich ferner, dass die Dauerdunkel-Periodenlänge der Versuchstiere bei ca. 23,5 h liegt, so dass auf dieser Grundlage die Versuche mit hinreichend verkürzten Zeitgeberperioden (3.3) geplant werden konnten.

4.3 Versuche mit Hintergrundbeleuchtung

4.3.1 Versuch 3: LDW 1:23, HGB 10^{-2} lx, darauf 10^{-4} lx.

Dieser Versuch begann mit einer stärkeren HGB von 10^{-2} lx, die nach 57 Tagen auf 10^{-4} lx reduziert wurde. Alle auswertbaren Versuchstiere haben in diesem Belichtungsprogramm einen Synchronisationszustand mit einer Phasenwinkeldifferenz um 12 Stunden (eine stabile Mittellage) eingenommen. Vor Einnahme dieses Synchronisationszustandes traten Periodenlängen auf, die größer als die des Zeitgebers waren. Eine Gruppe von Versuchstieren nahm schon bei der stärkeren Hintergrundbeleuchtung die Mittellage ein (Gruppe A), eine zweite Gruppe erst nach Reduktion der Hintergrundbeleuchtung (Gruppe B). Damit ist die Erwartung des Modells erfüllt, jedoch muss ein Grund für das unterschiedliche Verhalten der beiden Gruppen gesucht werden. Die Versuchstiere der ersten Gruppe verließen nach der Verminderung der Hintergrundbeleuchtung wieder ihren Synchronisationszustand, und zwar mit Periodenlängen, die kürzer als die Zeitgeberperiode waren. Diese Befunde lassen sich so deuten, dass

sich die beiden Versuchstiergruppen unter dem Einfluss der Hintergrundbeleuchtung in ihren freilaufenden Perioden unterscheiden: Tiere der Gruppe A haben eine freilaufende Periode, die bei starker HGB wenig länger als die Zeitgeberperiode ist, und reagieren zu dem Zeitpunkt, da die Lichtphase den stabilen Gleichgewichtsbereich im Advance-Abschnitt der Phasen-Respons-Kurve überstreicht, mit der Einnahme eines stabilen Synchronisationszustandes. Hingegen haben Versuchstiere der Gruppe B bei starker HGB eine längere freilaufende Periode, die durch Belichtung des Advance-Abschnittes nicht bis auf 24 Stunden verkürzt wird. Dieser Erklärung entspricht das in Abb. 18 repräsentierte Versuchstier: In eben dem Bereich, in dem bei den Versuchstieren der Gruppe A eine Mittellage eingenommen wird, zeigt dieses Versuchstier kurzzeitig eine relative Koordination (v. HOLST, 1939; vgl. SWADE & PITTENDRIGH, 1967; ENRIGHT, 1980).

Für diese Erklärung spricht auch die Beobachtung, dass Versuchstiere der Gruppe B unter der stärkeren HGB tendenziell größere Periodenlängen als die Versuchstiere der Gruppe A haben (vgl. Abb. 21 und nachstehende Tabelle).

Gruppe A	Gruppe B
24,37 h	24,63 h
24,40 h	24,66 h
24,43 h	24,73 h
24,49 h	
24,63 h	24,63 h
24,74 h	

Das in Abb. 17 vorgestellte Versuchstier der Gruppe A zeigt ein „biphasisches“ Aktivitätsmuster, bei dem Anfang und Ende der Phase der Aktivitätsbereitschaft durch Aktivitätsschübe gekennzeichnet sind (Beispiele für biphasisches Verhalten s. TRIBUKAIT; 1954; LAZZARI, 1992; ABE et al., 1999; bei Schaben: ROBERTS, 1960). Im Kap. 1 wurde erläutert, dass nach der Modellvorstellung die Phase der Aktivitätsbereitschaft mit der sensiblen Phase der Phasen-Respons-Kurve (der subjektiven Nacht) zusammenfällt: An dem Aktogramm

dieses biphasisch aktiven Versuchstieres kann unmittelbar abgelesen werden, dass nach Einnahme der stabilen Mittellage die Lichtphase das Ende der Phase der Aktivitätsbereitschaft belichtet – an dieser Stelle liegt nach dem Modell der stabile Gleichgewichtsbereich im Advance-Teil der Phasen-Respons-Kurve.

Das in Abb. 16 gezeigte Aktogramm ist allerdings nicht ohne weiteres mit der Modellvorstellung in Einklang zu bringen. Das Versuchstier ist im ersten Versuchsabschnitt zunächst freilaufend aktiv ($> T$), dann nimmt es eine Mittellage ein, wie es der Modellvorstellung entspricht. Mit Reduktion der Hintergrundbeleuchtung aber verlässt das Versuchstier diesen Synchronisationszustand mit einer Periodenlänge, die kleiner als 24 Stunden ist. Dieses Verhalten entspricht nicht der Erwartung und kann als ein Hinweis auf interindividuelle Unterschiede in der Lichtsensitivität gewertet werden: In diesem individuellen Fall reicht die (reduzierte) Lichtintensität der Hintergrundbeleuchtung nicht aus, um die Periode auf über 24 Stunden zu verlängern.

Entsprechend der Modellvorstellung müsste das Versuchstier nun allerdings solange Resynchronisationsperioden durchlaufen, bis es mit dem Beginn seiner Phase der Aktivitätsbereitschaft das Ende der Lichtphase berührt: Dort würde dann wieder der stabile Gleichgewichtspunkt im Delay-Bereich der Phasen-Respons-Kurve belichtet und die für die Synchronisation erforderliche Periodenverlängerung bewirkt werden. Stattdessen nimmt das Versuchstier einen stabilen Synchronisationszustand ein, bei dem nach der bei Schaben gemessenen Phasen-Respons-Kurve die „lichtunempfindliche“ Neutralphase liegt (PWD = -9,49 h). Dennoch bewirkt die Belichtung dieses Bereiches merkwürdigerweise in diesem individuellen Fall eine Delay-Synchronisation. Eine Erweiterung des Modells, die diese Abweichung („SF 1“) erklärt, wird in Kap. 4.6 entwickelt.

Die Ergebnisse von Versuch 3 haben gezeigt, dass es grundsätzlich möglich ist, die Periodenlänge der eingesetzten dun-

kelaktiven Schabenart durch Applikation einer schwachen Hintergrundbeleuchtung über die Periodenlänge des Zeitgebers (hier: $T = 24$ h) hinaus zu verlängern. Die Einnahme eines Synchronisationszustandes, der durch eine Mittellage, d.h. einen Aktivitätseinsatz ungefähr in der Mitte der „Dunkelphase“ gekennzeichnet ist (KREFT-KOHLHAGE, 1992), konnte damit gezielt provoziert werden. Nach der Modellvorstellung ist dazu die Synchronisation durch Belichtung des stabilen Gleichgewichtspunktes im Advance-Abschnitt der Phasen-Respons-Kurve erforderlich – das beobachtete Phänomen ist ein deutlicher Hinweis auf die Gültigkeit des Synchronisationsmodelles.

Das Auftreten interindividueller Unterschiede in der Lichtperzeption, die offenbar eine unterschiedliche Fähigkeit der Versuchstiere bedingen, Zeitgeber und Hintergrundbeleuchtung voneinander zu trennen, ist für biologische Systeme nichts Ungewöhnliches. Auf dem Gebiet der Chronobiologie stützen die jüngeren Untersuchungen an Cryptochromen diese Vorstellung einer interindividuell unterschiedlichen Lichtsensitivität (EMERY, et al., 1998; STANEWSKY et al., 1998; SOMERS, DEVLIN & KAY, 1998; PETIT et al., 1998; THRESHER et al., 1998; VITATERNA et al., 1999).

4.3.2 Versuch 4: LDW 1:23 h, HGB-Abfolge $10^{-4} - 10^{-6} - 10^{-4} - 10^{-6}$ lx

Im vierten Versuch sind wiederum zwei Gruppen von Versuchstieren zu unterscheiden. Zum einen gab es eine Gruppe, die sich gegenüber Einflüssen der applizierten schwachen HGB weitgehend resistent erwies, eine zweite Gruppe von Versuchstieren zeigte Mittellagen unterschiedlicher Phasenwinkeldifferenz bei den verschiedenen Hintergrundbeleuchtungen.

Auffällig an den Aktogrammen der ersten, HGB-resistenten Versuchstiergruppe ist das hohe Maß an Aktivität sowohl in der Phase der Aktivitätsbereitschaft als auch – mit geringerer Intensität – in der „Ruhe-

phase“. Das untersuchte Synchronisationsmodell bietet keine Erklärung dafür, warum hochaktive Versuchstiere auf eine applizierte Hintergrundbeleuchtung praktisch nicht reagieren. Dieses Verhalten wird als Sonderfall SF b am Ende der Diskussion wieder aufgegriffen (s.u. Kap. 4.5.1).

Für die zweite Gruppe von Versuchstieren, die bei den beiden unterschiedlichen Hintergrundbeleuchtungen jeweils Mittellagen unterschiedlicher Phasenwinkeldifferenz einnehmen, lässt sich verallgemeinern, was in Abb. 23 repräsentativ dargestellt ist: Bei starker Hintergrundbeleuchtung (10^{-4} lx) sind die Versuchstiere freilaufend aktiv ($> T$), bei Reduktion der HGB auf 10^{-6} lx nehmen sie eine Mittellage mit einer Phasenwinkeldifferenz vergleichsweise geringen Absolutbetrags ($PWD = -1,82$ h bis $-5,47$ h; vgl. Abb. 25) ein; bei abermaliger Erhöhung der Hintergrundbeleuchtung auf 10^{-4} lx werden sie wieder freilaufend aktiv ($> T$), nehmen dann aber eine Mittellage mit einer Phasenwinkeldifferenz größeren Absolutbetrags ein ($PWD = -6,23$ h bis $+10,63$ h; vgl. Abb. 25). Diese Mittellage konnte offenbar im ersten Versuchsabschnitt noch nicht eingenommen werden, da der stabile Gleichgewichtspunkt im Advance-Bereich der Phasen-Respons-Kurve noch nicht erreicht war. Nach der letzten Reduktion der Hintergrundbeleuchtung auf 10^{-6} lx verlassen die Versuchstiere diesen Synchronisationszustand mit Periodenlängen, die kleiner als die Zeitgeberperiode sind ($< T$).

Die als erster Synchronisationszustand im Versuchsverlauf eingenommene Mittellage mit vergleichsweise geringer Phasenwinkeldifferenz kann nur als Ausdruck einer Advance-Synchronisation verstanden werden, da sie nach einem Freilaufen der Aktivität mit $> T$ erreicht wird.

Nach der Verstärkung der HGB wird erneut eine Mittellage eingenommen, erwartungsgemäß mit größerer Phasenwinkeldifferenz. Auch dieser Synchronisationszustand deutet auf einen Advance-

Effekt, da die vorausgehende Freilaufperiode größer als die Zeitgeberperiode war ($> T$). Angesichts der bekannten Grundstruktur der Phasen-Respons-Kurve der untersuchten Schabenart (vgl. KREFT-KOHLHAGE, 1992) ist es unwahrscheinlich, dass die um den Faktor 100 verschiedenen starken Hintergrundbeleuchtungen eine Differenz von mehreren Stunden im zur Synchronisation erforderlichen Advance-Betrag ausmachen. Das Phänomen, dass bei der ersten Reduktion der HGB fast schlagartig eine Mittellage mit einer PWD relativ geringen Absolutbetrags eingenommen wird, soll daher als nicht ohne weiteres mit dem Modell vereinbarer Sonderfall SF 2 unten wieder aufgegriffen werden.

Nach Einnahme der zweiten Mittellage bei der HGB 10^{-4} lx wurde die Hintergrundbeleuchtung wieder auf 10^{-6} lx reduziert, die Mittellagen wurden aufgegeben und es folgten Resynchronisationszyklen mit $< T$. Diese Periodenlängen sind dadurch erklärbar, dass bei einer Hintergrundbeleuchtung, die die Periode des Versuchstiers nicht mehr über die Zeitgeberperiode hinaus verlängern kann, die Dauerdunkelperiode der Versuchstiere zum Tragen kommt, während die Neutralphase von der einstündigen Lichtphase überstrichen wird; dann wäre zuvor der stabile Gleichgewichtspunkt im Advance-Bereich der Phasen-Respons-Kurve belichtet worden. Ebenso ist jedoch denkbar, dass nach Aufgabe der zweiten Mittellage – falls diese durch Belichtung des labilen Advance-Gleichgewichtes eingenommen worden wäre – bei Periodenlängen mit $< T$ zunächst der gesamte Advance-Bereich von der einstündigen Lichtphase überstrichen wird: auch das würde sich in jeweils täglich früheren Aktivitätseinsätzen ausdrük-

ken. Die gegen Versuchsende beobachteten Resynchronisationszyklen führten nicht zu einer Einnahme einer weiteren Mittellage in der HGB von 10^{-6} lx; dies kann darauf zurückgeführt werden, dass dafür die Versuchsdauer nicht mehr ausreichte. Allerdings kann aus diesem Grunde auch nicht ausgeschlossen werden, dass die Versuchstiere bis zum vollständigen Erreichen der einstündigen Lichtphase resynchronisiert wären.

Grundsätzlich kann für den vierten Versuch festgehalten werden, dass die Ergebnisse der Versuchstiergruppe B durch die Annahmen des Modells erklärt werden können. Mittellagen werden nach Periodenlängenverhältnissen von $> T$ eingenommen, und unterschiedliche Phasenwinkeldifferenzen bei verschiedenen Hintergrundbeleuchtungen können mit einer unterschiedlich starken Periodenverlängerung erklärt werden: Die Phasenwinkeldifferenz – gemessen über die Neutralphase als Abstand zwischen „Licht aus“ und folgendem Aktivitätseinsatz – ist umso größer, je größer die Differenz $-T$ ist. Im vorliegenden Versuch treten die größeren Phasenwinkeldifferenzen unter den stärkeren Hintergrundbeleuchtungen auf, die aufgrund ihrer stärkeren periodenverlängernden Wirkung auch die größere Differenz $-T$ verursachen.

Das Phänomen einer schlagartig bei HGB-Reduktion eingenommenen Mittellage geringer Phasenwinkeldifferenz muss allerdings weiter unten als Sonderfall besprochen werden; möglicherweise bieten sich dann Parallelen zu weiteren Versuchen an.

4.3.3 Versuch 5: LDW 1:23 h, HGB: 10^{-4} lx – 10^{-2} lx – 10^{-4} lx – 10^{-2} lx

Die Versuchstiere dieses Versuches ließen sich wie schon in den vorangegangenen Versuchen nach ihrer Reaktion auf das Belichtungsprogramm gruppieren. Versuchstiere der Gruppe A blieben in der schwächeren Hintergrundbeleuchtung des ersten Versuchsabschnitts noch mit PWD um Null synchronisiert und wurden erst bei einer Verstärkung der Hintergrundbeleuchtung freilaufend aktiv; Tiere der Gruppe B wurden bereits in der schwächeren Hintergrundbeleuchtung freilaufend aktiv; Tiere der Gruppe C waren biphasisch aktiv und erwiesen sich gegenüber den applizierten Hintergrundbeleuchtungen als weitgehend „resistent“.

Aus der Gruppe A soll kurz auf die drei unter 3.2.3 vorgestellten Aktogramme hingewiesen werden, da sie das Verhalten in dieser Gruppe gut repräsentieren. So zeigt das Aktogramm in Abb. 26 ein Verhalten wie es auch schon in vorausgegangenen Versuchen als „typisch“ angesehen wurde: Das Versuchstier ist zunächst in der Hintergrundbeleuchtung von 10^{-4} lx mit der Phasenwinkeldifferenz „0“ synchronisiert. Erst bei Erhöhung der Hintergrundbeleuchtung wird das Tier bis zur Einnahme einer Mittellage mit einer Phasenwinkeldifferenz von ca. $1/2$ (Belichtung des absteigenden Astes der Advance-Phase) freilaufend aktiv. Bei einer Reduktion der Hintergrundbeleuchtung wird die Mittellage wieder aufgegeben, nach Resynchronisationszyklen mit $<T$ wird auch in der schwächeren Hintergrundbeleuchtung eine Mittellage (PWD = -8,42 h) eingenommen. Bei dem Versuchstier, dessen Aktogramm in Abb. 26 dargestellt ist, ist dieser Prozess sogar noch ein weiteres Mal umkehrbar.

Das beobachtete Verhalten ist anhand des Synchronisationsmodelles ohne weiteres erklärbar: Die zu Versuchsbeginn applizierte schwächere Hintergrundbeleuchtung reicht nicht aus, um die Eigenperiode des Versuchstieres so stark zu verlängern, dass es sich aus seinem Synchronisati-

onszustand mit der Phasenwinkeldifferenz „0“ löst. Dieses bewirkt aber die stärkere Hintergrundbeleuchtung des zweiten Versuchsabschnittes: Die mit $>T$ freilaufende Aktivität kann nur durch einen Advance-Effekt synchronisiert werden. Dies geschieht, sobald der Advance-Bereich der Phasen-Respons-Kurve des Versuchstieres belichtet wird. Im vorliegenden Fall ist dies besonders deutlich daran zu erkennen, dass die nach dem Modell zu erwartende Mittellage genau dann eingenommen wird, wenn der zweite Aktivitätsschub des Versuchstieres, der das Ende der Phase der Aktivitätsbereitschaft markiert, belichtet wird: Hier liegt der stabile Gleichgewichtsbereich im Advance-Teil der Phasen-Respons-Kurve. Die durch die stärkere Hintergrundbeleuchtung provozierte längere Eigenperiode des Versuchstieres wird durch Belichtung dieses Gleichgewichtspunktes auf die Zeitgeberperiode verkürzt, es stellt sich der stabile Synchronisationszustand ein. Sobald diese periodenverlängernde Hintergrundbeleuchtung wieder auf 10^{-4} lx reduziert wird, kann das Tier mit $<T$ Resynchronisationszyklen aufnehmen. Allerdings findet nun wider Erwarten keine vollständige Resynchronisation bis zur Phasenwinkeldifferenz „0“ statt, sondern nur bis zu einer Mittellage mit einer Phasenwinkeldifferenz geringeren Absolutbetrags (PWD = -8,42 h). Hierfür sind zwei Erklärungen denkbar:

- (1) Zur Synchronisation ist nach Verlängerung der Periodenlänge des Versuchstieres ein Delay-Effekt erforderlich, der die Annahme einer langen und zunächst nur langsam ansteigenden Delay-Phase bedeutete (s.o. 4.2 Vorversuche).
- (2) Es wäre jedoch auch vorstellbar, dass nach einigen Tagen der „Adaptation“ an die schwächere Hintergrundbeleuchtung auch diese einen periodenverlängernden Effekt entwickelt hat (,der allerdings im Aktogramm nicht durch Zwischenschritte erkennbar

wird,) und bei Einnahme der Mittellage mit geringerer Phasenwinkeldifferenz genau der geringere Betrag an Belichtung des Advance-Abschnittes der Phasen-Respons-Kurve erreicht ist, der die abermalige Einnahme eines Synchronisationszustandes durch Advance-Synchronisation ermöglicht. In diesem Fall müsste von einem relativ langen Advance-Abschnitt der Phasen-Respons-Kurve ausgegangen werden

Innerhalb der Versuchstiergruppe A treten Unterschiede in der Reaktion gegenüber den HGB auf: Das Tier, dessen Aktogramm in Abb. 27 dargestellt ist, reagiert auf die Erhöhung der Hintergrundbeleuchtung mit einer so starken Periodenverlängerung, dass bei Überstreichen der Advance-Phase kein Advance-Betrag zur Synchronisation ausreicht. Lediglich eine gewisse kurzzeitige Verringerung der Periodenlänge äußert sich als relative Koordination (v. HOLST, 1939).

Das Aktogramm in Abb. 28 ist nicht ohne weiteres im Sinne des Modells zu deuten. Wie die übrigen Versuchstiere der Gruppe A bleibt das hier dargestellte Tier in der schwächeren Hintergrundbeleuchtung mit der Phasenwinkeldifferenz „0“ synchronisiert und verlässt diese Einstellung nach Erhöhung der Hintergrundbeleuchtung. Allerdings wird dann ein Synchronisationszustand ähnlich einer Mittellage eingenommen, dessen Phasenwinkeldifferenz nur etwa einem Viertel der Länge der freilaufenden Periode entspricht. Dieser Synchronisationszustand wird noch während des Versuchsabschnittes mit der erhöhten Hintergrundbeleuchtung wieder aufgegeben, indem das Tier Perioden von $>T$ zeigt. Die Deutung des Aktogramms dieses Versuchstieres wird als Sonderfall „SF 3“ zurückgestellt und in einem späteren Abschnitt (s.u. Kap. 4.5.3) vorgestellt.

Charakteristisch für die Aktogramme der Versuchstiergruppe B ist, dass bereits die schwächere Hintergrundbeleuchtung des ersten Versuchsabschnittes so stark periodenverlängernd wirkt, dass die Versuchstiere hier freilaufend aktiv werden.

Am Aktogramm der Abb. 29 ist an der nochmaligen Zunahme der Periodenlänge in der erhöhten Hintergrundbeleuchtung deutlich abzulesen, wie verschieden starke Hintergrundbeleuchtungen verschieden starke Periodenverlängerungen bewirken können. Dass das Versuchstier dieses Aktogramms im dritten Versuchsabschnitt sehr zügig eine Mittellage (PWD = -11,36 h) einnimmt, lässt sich dadurch erklären, dass es während seiner freilaufenden Aktivität gerade zufällig den Bereich seiner Phasen-Respons-Kurve erreicht hatte, bei dem die einstündige Lichtphase genau in den stabilen Gleichgewichtsbereich des Advance-Abschnittes fällt. Bei genauer Betrachtung kann im übrigen das Aktogramm auch so gelesen werden, dass die Mittellage nicht unmittelbar aus der freilaufenden Aktivität hervorgeht, sondern das Tier zunächst mit einer kurzfristigen Periodenverkürzung auf die Reduktion der Hintergrundbeleuchtung reagiert. Nach 2 bis 3 Tagen jedoch, die für eine Bestimmung der Periodenlänge nicht ausreichen, ist der erwähnte stabile Gleichgewichtsbereich erreicht.

Während sich die Mittellage dieses Versuchstieres ganz im Sinne des Modells deuten lässt, besteht für das Aktogramm des zweiten Versuchstieres der Gruppe B die gleiche Schwierigkeit wie bei einem Tier der Gruppe A: die Erklärung der Einnahme einer Mittellage mit einer Phasenwinkeldifferenz geringen Absolutbetrags (PWD = -5,31 h). Das Aktogramm dieses Tieres wird der Gruppe des Sonderfalles „SF 3“ zugeordnet und in der Besprechung zunächst zurückgestellt, möglicherweise kann hier der gleiche Erklärungsversuch herangezogen werden wie im obigen Fall (s.o. „SF 3“); eine weitergehende Interpretation verbietet sich wegen des frühen Aktivitätendes dieses Versuchstieres.

Eine Gruppe von drei Versuchstieren zeigte sich in diesem Versuch weitgehend „resistent“ gegenüber den Hintergrundbeleuchtungen wechselnder Intensität. Anders als die ebenfalls „resistente“ Gruppe von Versuchstieren aus Versuch 4 (s.o. 3.2.2 & 3.2.3) waren die hier beob-

achteten Versuchstiere jedoch nicht „hyperaktiv“, sondern zeigten ein biphasisches Aktivitätsmuster. Die Resistenz biphasisch aktiver Versuchstiere gegenüber Hintergrundbeleuchtungen, die bei anderen Tieren eine Periodenverlängerung bewirken, ist nicht ohne weiteres mit den Grundannahmen des Synchronisationsmodelles bzw. der ASCHOFF-Regel (ASCHOFF, 1960) erklärbar. Daher sollen die Ergebnisse aus dieser Versuchstiergruppe ebenfalls zur Besprechung zurückgestellt werden, möglicherweise bietet sich eine gemeinsame Deutung für das Phänomen der „HGB-Resistenz“ an (s.u. Kap. 4.5.1).

Abschließend kann festgehalten werden, dass auch die Ergebnisse des Versuches 5 die Voraussagen des Synchronisationsmodelles im wesentlichen bestätigen. So werden unter dem Einfluss bestimmter Hintergrundbeleuchtungen, die eine Periodenverlängerung bewirken, Mittellagen nach vorausgehenden freilaufenden Perioden mit $> T$ eingenommen. Nach Tab. 2 (s.o. 3.2.3.) treten bei geringeren Hintergrundbeleuchtungen im Mittel geringere Phasenwinkeldifferenzen auf; dies entspricht der Theorie, dass bei weniger stark verlängerter Periodenlänge der ausgleichende Advance-Effekt geringer ist. Andererseits erfordern die dargestellten Versuchsergebnisse einige Zusatzannahmen, die in einer am Ende der Diskussion (Kap. 4.6.) darzustellenden Modifikation des Modells Berücksichtigung finden.

4.3.4 Versuch 6: LDW 1:23 h – LL (10^{-1} lx) – LDW 1:23 h invers; HGB: 10^{-1} lx – 10^{-3} lx

In den Versuchen 6 und 7 wurden Hintergrundbeleuchtungen von 10^{-1} und 10^{-3} lx hinsichtlich ihres Einflusses auf die Synchronisation von *Blaberus craniifer* überprüft. Versuch 6 begann mit einer langen Phase der Applikation eines 1:23h-LDW mit einer HGB von 10^{-1} lx; es folgte ein Abschnitt, in dem LL von der Intensität dieser

HGB appliziert wurde. Anschließend wurde ein 1:23 h-LDW mit einer inversen Phasenlage und reduzierter HGB (10^{-3} lx) appliziert.

Auffallend waren in diesem Versuch relativ lange freilaufende Perioden (um 24,4 h); die Mehrzahl der Versuchstiere wurde in keinem der Versuchsabschnitte synchronisiert (vgl. Abb. 34). Lediglich ein biphasisch aktives Versuchstier zeigte eine Mittellage (Abb. 35: PWD = +11,27 h), drei weitere Versuchstiere zeigten relative Koordinationen mit absolut etwas größerer PWD (vgl. Abb. 37). Offenbar überschritten die Periodenlängen, die in diesem Versuch sowohl bei der HGB von 10^{-1} lx, als auch von 10^{-3} lx relativ lang waren, die Grenzen des Mitnahmebereiches: Die Advance-Effekte bei Belichtung des absteigenden Astes der Advance-Phase der PRC reichten nicht aus, um die Periode der Versuchstiere auf die Zeitgeberperiode zu verkürzen. Eine relativ geringfügige Periodenverkürzung gibt sich bei drei Tieren als relative Koordination zu erkennen. Der Absolutwert der (negativen) PWD ist bei diesen Tieren etwas größer als bei der einzigen aufgetretenen Mittellage. Dies ist der deutliche Hinweis darauf, dass zur Synchronisation ein größerer Advance-Effekt notwendig gewesen wäre, als ihn die Phasen-Respons-Kurve der Versuchstiere zu leisten vermochte.

Die vergleichsweise engen Grenzen des Mitnahmebereiches erklären sich nach der von ENRIGHT (1965) formulierten Regelmäßigkeit: „*For a given organism, a response curve and a range of entrainment are not unique properties (...). Different phase response curves, and hence, different ranges of entrainment, apparently apply (...) to light stimuli of different durations, light intensity held constant.*“ Enge Grenzen des Mitnahmebereiches sind offenbar in unseren Versuchen eine Folge der kurzen Lichtphase von nur einer Stunde: Da nur ein Ausschnitt der Advance- (bzw. Delay-) Phase belichtet wird, ist der maximal mögliche Betrag der Verkürzung (bzw. Verlängerung) der Periode klein.

Festzuhalten bleibt wiederum die Beobachtung, dass bei dem biphasisch aktiven Tier, das die Mittellage einnimmt, diese genau dann auftrat, als das Tier mit dem Ende seiner Aktivitätsphase die zeitgebende Lichtphase berührte (Abb. 35): Zu diesem Zeitpunkt fällt nach dem Modell Licht auf den stabilen Gleichgewichtsbe- reich des Advance-Abschnittes der Pha- sen-Respons-Kurve.

4.3.5 Versuch 7: LDW 1:23 h, HGB: 10^{-3} lx - 10^{-1} lx - 10^{-3} lx

Als Komplementärversuch zum vorange- gangenen begann Versuch 7 mit der schwächeren HGB von 10^{-3} lx, diese wurde auf 10^{-1} lx erhöht und abschließend wieder auf den Anfangswert gesenkt. LL wurde allerdings nicht appliziert, auch wurde die Lichtphase nicht invertiert.

Auch in diesem Versuch verhielten sich die Tiere unterschiedlich. Biphasisch bzw. intensiv aktive Versuchstiere (Gruppe A) weichen weder bei der niedrigen noch bei der höheren HGB mit ihrer PWD vom Wert „0“ ab. Diese Versuchstiere entsprechen einem Sonderfall (vgl. Kap. 4.5.1).

Versuchstiere der Gruppe B lösen sich erst nach Erhöhung der HGB aus dem Syn- chronisationszustand mit der PWD „0“, Tiere der Gruppe C bereits im ersten Ver- suchsabschnitt mit der niedrigeren HGB. Die drei Gruppen unterscheiden sich of- fenbar in der Empfindlichkeit ihres circa- dianen Systems gegenüber den appli- zierten HGB. Interindividuelle Unterschie- de in der Reizwahrnehmung bzw. -beantwortung sind für biologische Orga- nismen nicht ungewöhnlich und bedürfen keiner weiteren Deutung.

Auf zwei Phänomene, die für den Ansatz zur Überprüfung des vorgestellten Syn- chronisationsmodelles von grundsätzlicher Bedeutung sind, sei am Beispiel eines Tie- res der Gruppe B (Abb. 39) noch einmal hingewiesen. Einerseits zeigt dieses Tier

deutlich, dass biphasische Aktivität nicht zwangsläufig mit einer Resistenz gegen- über applizierter HGB gekoppelt ist: Die periodenverlängernde Wirkung einer ap- plizierten HGB tritt in diesem Aktogramm im zweiten Versuchsabschnitt bei der HGB von 10^{-1} lx deutlich hervor. Die Perioden- verlängerung ist konsistent mit der ASCHOFF-Regel. Damit bestätigt das Ver- halten dieses Versuchstieres, dass die Aussonderung der resistenten biphasisch aktiven Versuchstiere als „Sonderfälle“ gerechtfertigt ist. Andererseits sei am Bei- spiel des Aktogramms Abb. 39 noch ein- mal darauf hingewiesen, dass der zweite Aktivitätsschub biphasisch aktiver Ver- suchstiere, die auf die PWD „0“ synchroni- siert sind, etwa in dem Bereich liegt, in dem sich bei anderen Versuchstieren Mit- tellagen einstellen. Der Absolutwert der negativen PWD des zweiten Aktivitäts- schubes biphasisch aktiver Versuchstiere ist etwas kleiner als der Absolutwert der PWD von Mittellagen; vgl. unten Kap. 4.3.6, Abb. 45 & 49.

Die Versuchstiere der Gruppe C lösen sich bereits in der schwächeren HGB von 10^{-3} lx aus der PWD „0“ und nehmen in einigen Fällen Mittellagen bei beiden applizierten HGB ein. Dabei tritt erneut ein Versuchstier auf, das vorübergehend eine Mittellage absolut kleiner PWD (-3,28 h, Abb. 40) ein- nimmt; es ist damit dem Sonderfall SF 4 zuzurechnen (vgl. unten Kap. 4.5.3.2). Die übrigen aufgetretenen Mittellagen bestäti- gen die Erwartungen des Synchronisati- onsmodelles. Das Aktogramm in Abb. 42 verdient in dieser Hinsicht besondere Be- achtung: Der Absolutbetrag der (negati- ven) PWD der Mittellage ist bei der schwä- cheren HGB etwas kleiner als bei der stär- keren HGB; nach dem Modell übt eine schwächere HGB einen geringeren peri- odenverlängernden Effekt aus, so dass es zur Synchronisation auch eines geringe- ren Advance-Effektes bedarf. Obwohl die Mittellage nur für kurze Dauer aufrechter- halten wird, bestätigt dieses Phänomen die Voraussagen des Modells.

4.3.6 Gesamtbewertung der Versuche mit Hintergrundbeleuchtung

Die Ergebnisse der Versuche mit Applikation einer HGB zeigen grundsätzlich, dass der Versuchsansatz richtig gewählt war: schwache HGB kann entsprechend der ASCHOFF-Regel die Periode der dunkelaktiven Versuchstiere verlängern, so dass eine Synchronisation nur über einen Advance-Effekt erfolgen kann. Hinweise auf die periodenverlängernde Wirkung einer schwachen HGB finden sich u.a. bei JOHNSON, 1939; ASCHOFF, 1960; DECOURSEY, 1964; WOBUS, 1966 a; DREISIG & NIELSEN, 1971; ENRIGHT, 1980.

Die Tatsache, dass von einem Großteil der Versuchstiere Mittellagen mit absolut großer PWD zum Zeitgebersignal eingenommen werden können, bestätigt die Voraussetzungen des Modells: Es sagt PWD voraus, bei denen der stabile Gleichgewichtsbereich der Advance-Phase der Phasen-Respons-Kurve belichtet wird. Bei biphasisch aktiven Tieren, die eine Mittellage eingenommen haben, tritt dieser Umstand deutlich dadurch hervor, dass Mittellagen genau dann eingenommen werden, wenn der zweite Aktivitätsschub belichtet wird: der zweite Aktivitätsschub markiert das Ende der Phase der Aktivitätsbereitschaft der Versuchstiere und damit den stabilen Gleichgewichtsbereich des Advance-Abschnittes der PRC.

Die aus dem Modell abgeleiteten Erwartungen stützen sich auf die von KREFT-KOHLHAGE (1992) für *Blaberus craniifer* ermittelte Phasen-Respons-Kurve. Meine Versuchsergebnisse erlauben für Teilbereiche bzw. Eckpunkte der PRC eine Bestätigung bzw. Präzisierung. Zwischen Mittellagen und relativer Koordination wurde ein signifikanter Unterschied in der Absolutgröße der PWD von ungefähr zwei Stunden beobachtet (s.o. Kap. 3.2.6). Während die Mittellagen auftreten, wenn der stabile Gleichgewichtsbereich im Advance-Abschnitt (der absteigende Ast) der PRC belichtet wird, bietet sich für relative

Koordinationen folgende Erklärung an (vgl. ENRIGHT, 1980): sie treten bei Applikation einer HGB als kurzzeitige Verkürzung der Periode bei Tieren mit verhältnismäßig langen freilaufenden Perioden auf. Zur Synchronisation wäre ein relativ starker Advance-Effekt erforderlich, den die individuelle PRC nicht zu leisten vermag. Offenbar kommt es nur zu einer relativ geringen und nicht dauerhaften Verkürzung der Periodenlänge, wenn das Maximum der Advance-Phase die einstündige Lichtphase überstreicht. Relative Koordinationen markieren offenbar die Lage des Maximums des Advance-Abschnittes der Phasen-Respons-Kurve, dessen Abstand vom Beginn des Aktivitätseinsatzes etwas kleiner ist als der des stabilen Gleichgewichtsbereiches.

Aus der zusammenfassenden Abb. 47 geht hervor, dass in einem PWD-Bereich von +1 bis +7 h keine Mittellagen oder relativen Koordinationen auftreten: dies ist der Bereich, in dem nach der Modellvorstellung die labilen Gleichgewichtsbereiche der Delay- und der Advance-Phase der PRC von der einstündigen Lichtphase überstrichen werden. Hier können keine stabilen Synchronisationszustände auftreten, ihr Fehlen in den Versuchsergebnissen ist eine weitere Bestätigung des Synchronisationsmodelles.

Zwei Ergebnisse sind jedoch nach dem Synchronisationsmodell unerwartet:

- (1) Drei Tiere, die eine freilaufende Periode $< T$ exprimierten, nahmen PWD von -8,42, -9,49 bzw. -11,36 h ein, obwohl die Synchronisation offenbar einen Delay-Effekt erforderte. Die Einnahme von Mittellagen als Folge einer Delay-Synchronisation ist mit den Annahmen des Modells zunächst nicht vereinbar. Diese Sonderfälle (SF 1) werden mit den folgenden Sonderfällen in Kap. 4.5 noch einmal ausführlich erörtert. Die Ad-hoc-Erweiterung des Modells postuliert Bereiche in der Neutralphase der PRC, deren Belichtung zu schwachen Delay- bzw. Advance-Effekten führt.

(2) Es gibt eine größere Anzahl (Abb. 45: $n=9/40$; Abb. 47 $n=7/40$) von Versuchstieren, die Mittellagen bzw. relative Koordinationen im Bereich der PWD von -2 bis -6 Stunden einnehmen. Nach der Modellvorstellung sollte hier die Neutralphase der PRC liegen. Stark vertreten sind in dieser Gruppe, deren Angehörige als Sonderfälle 2 bis 4 ausgewiesen wurden, fünf Tiere aus Versuch 4, die diese unerwartete PWD bei der schwächsten applizierten HGB von 10^{-6} lx zeigen. Dies macht eine Deutung des Phänomens wahrscheinlich, die ebenfalls in Kap. 4. 5 entwickelt wird.

Es war auch in anderen Fällen deutlich geworden, dass sich Individuen der Art *Blaberus craniifer* hinsichtlich der Schwelle unterscheiden, ab der Reaktionen auf HGB auftreten (vgl. z.B. oben 4.3.5). Neben interindividuellen Unterschieden wurden auch intraindividuelle Änderungen im Versuchsverlauf beobachtet. So veränderte sich bei einigen Tieren bei unveränderter HGB und konstant einständiger Lichtphase die PWD einer Mittellage im Versuchsverlauf. Diesem Phänomen könnte eine leichte Änderung der Periodenlänge oder des Advance-Integrals der Phasen-Respons-Kurve zugrunde liegen. Änderungen der Periodenlänge beschreibt auch WOBUS (1966 a) für *Blaberus craniifer*, weiter unten wird darauf zurückgekommen.

Nicht trivial ist die Erscheinung der HGB-Resistenz bei hyperaktiven Tieren (Versuche 4 & 7) und bei einigen biphasisch aktiven (Versuche 5 & 7) Tieren. Möglicherweise liegt beiden Gruppen derselbe Mechanismus zugrunde, da beide Gruppen durch Aktivitätsschübe am Ende der Phase der Aktivitätsbereitschaft gekennzeichnet ist. Der Grund, weshalb Versuchstiere, die dieses Phänomen zeigen, von der ASCHOFF-Regel abweichen, bleibt ungeklärt. Vielleicht ist bei hyperaktiven Versuchstieren die Laufradaktivität von der inneren Uhr abgekoppelt und wird im Sinne eines „Sanduhr-Mechanismus“ (vgl.

BINKLEY, 1990; LINN et al., 1996; s.u. Kap. 4.5) täglich neu durch die einständige Lichtphase angestoßen.

4.4 Versuche mit kürzeren Zeitgeberperioden

Die zweite Versuchsserie diente der Überprüfung einer weiteren theoretischen Möglichkeit, die Testbedingung „ $> T$ “ herzustellen: Die äußere Zeitgeberperiode wurde experimentell so weit verkürzt, dass sie unter der mutmaßlichen DD-Periode der Versuchstiere lag. Da in den Versuchen dieser Serie die Zeitgeberperiode (T) variiert wurde, ist ein sinnvoller Vergleich der Versuche untereinander wie auch mit den Versuchen mit 1:23 h LDW und HGB-Applikation nur mit kreisstatistischen Analysen möglich (Vollkreis = 1 Zeitgeberperiode).

4.4.1 Versuch 8: LDW 1:22 h (T= 23h)– DD

Die Zeitgeberperiode dieses Versuches betrug $T = 23$ h (LDW = 1:22 h), nach etwa zehn Wochen Versuchsdauer wurde der Versuch mit knapp zwei Wochen Dauerdunkel (DD) abgeschlossen, um die Spontanperiode der Versuchstiere zu bestimmen. Tiere der Gruppe A waren im DD nicht mehr aktiv, Tiere der Gruppe B zeigten Spontanperioden mit $> T$, das einzige Tier der Gruppe C eine Spontanperiode von $< T$.

Gemeinsames Merkmal aller auswertbaren Aktogramme ist eine freilaufende Periode von $> T$ zu Beginn der Registrierung vor Einnahme der Mittellage (vgl. Abb. 56; Abb. 50-54); damit war die Bedingung für eine Überprüfung des Synchronisationsmodelles erfüllt.

Gemeinsames Merkmal der Mehrzahl der Aktogramme der Gruppen A und B ist die Einnahme von Mittellagen (vgl. Abb. 56), deren PWD (Absolutwert) sich im Versuchsverlauf zunehmend durch „Sprünge“ vergrößert (vgl. Abb. 50 – 52). Schließlich werden diese Mittellagen noch im LDW