

(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

1:22 h mit freilaufenden Periodenlängen von $> T$ verlassen; auch im abschließenden DD-Abschnitt liegen die Spontanperioden oberhalb der Zeitgeberperiode, teilweise um mehr als eine Stunde. Die Kombination der Phänomene legt den Schluss nahe, dass sich die eingenommenen Mittellagen dieser Versuchstiere nah an der unteren Grenze des Mitnahmebereiches des circadianen Systems befanden, die demnach bei einer einstündigen Lichtphase nach unten hin bei einer Zeitgeberperiode von 23 Stunden liegt (d.h. der erzielbare Advance-Betrag ist in der Regel bereits maximal). Leichte Veränderungen (hier: Verlängerungen) in der Periodenlänge der Versuchstiere (vgl. oben Kap. 4.3.6 und WOBUS, 1966 a) genügen offenbar, um den stabilisierten Gleichgewichtsbereich zu verlassen (vgl. Abb. 50 bis 52). Die Validität dieser Erklärung wird auch durch einen Vergleich der Abbildungen 50 bis 52 mit den Aktogrammen in Abb. 53 und 54 gestützt: Die Spontanperioden im abschließenden DD-Abschnitt sind bei den Versuchstieren, die „Sprünge“ in ihrer Mittellage mit (absolut) größer werdender PWD aufweisen, vergleichsweise lang; stets werden schließlich Periodenlängen oberhalb von 24 h erreicht (Abb. 50-52). Dagegen liegt die Spontanperiode des Versuchstieres, das zweimal eine Mittellage einnimmt (Abb. 53), mit $= 23,36$ h um bis zu über eine Stunde unterhalb der Spontanperioden dieser Versuchstiere mit labiler Mittellage. Ein wichtiges Ergebnis ist vor allem, dass mehrere biphasisch aktive Versuchstiere auftraten, an deren Aktogrammen sehr deutlich abzulesen war, dass der zweite Aktivitätsschub an den Advance-Bereich der Phasen-Response-Kurve gekoppelt ist (vgl. Abb. 50 - 54): Mittellagen werden eingenommen, sobald der zweite Aktivitätsschub die zeitgebende Lichtphase berührt. Das Verlassen dieses Gleichgewichtsbereiches wird deutlich in der Lage des zweiten Aktivitätsschubes gespiegelt: er verschiebt sich über die Lichtphase hinaus.

Auch das Verhalten des Tieres (Gruppe C), dessen Aktogramm in Abb. 54 wiedergegeben ist, deutet auf Veränderungen der Periodenlänge im Versuchsverlauf. So beginnt das Aktogramm des Tieres wie die der anderen Gruppen mit einer Periodenlänge $> T$ (23,86 h). Bei der PWD von $-11,42$ h verkürzt sich die Periodenlänge auf die Zeitgeberperiode, das Versuchstier nimmt eine Mittellage als Ausdruck einer Advance-Synchronisation ein; und zwar zu dem Zeitpunkt, als ein schwach ausgeprägter zweiter Aktivitätsschub in die Lichtphase eintaucht. Nach ca. 35 Tagen wird der Betrag der (negativen) PWD der Mittellage um 52 Minuten kleiner, eine Mittellage wird aber beibehalten. Nach der Modellvorstellung ist diese Erscheinung so zu erklären, dass - aufgrund einer Änderung im circadianen System (vermutlich einer Verkürzung der Periode) - ab diesem Zeitpunkt ein geringerer Advance-Effekt ausreichend ist, um die Periodenlänge des Tieres auf die Zeitgeberperiode zu verkürzen. Die Spontanperiode am Versuchsende liegt sogar unterhalb der Zeitgeberperiode, zu ihrer Synchronisation wäre ein Delay statt eines Advances notwendig gewesen. Demnach scheint sich die Periodenlänge des Versuchstieres gegen Versuchsende noch weiter verkürzt zu haben. Eine Erklärung könnte eine altersbedingte Periodenverkürzung sein (vgl. ESKIN, 1971; PITTENDRIGH & DAAN, 1974 & 1976 I; s.u. Kap. 4.5.2.2).

Grundsätzlich bestätigt dieser Versuch die Voraussagen des Modells: Die experimentelle Verkürzung der Zeitgeberperiode T unter die mutmaßliche Eigenperiode der Versuchstiere kann die Einnahme von Mittellagen als Folge einer Advance-Synchronisation provozieren. Die durchschnittliche PWD der Mittellagen aller Versuche mit HGB-Applikation betrug $+172,3^\circ$ ($+11,49$ h; Abb. 45). Die durchschnittliche PWD der Mittellagen dieses Versuches liegt mit $+165,3^\circ$ im gleichen Bereich (Abb. 55, Tab. 5).

Für die Konzeption der Folgeversuche ergab dieser erste Versuch mit veränderter Zeitgebermatrix folgende Hinweise:

Die untere Grenze des Mitnahmebereiches von *Blaberus craniifer* liegt bei Licht-Dunkel-Wechseln mit einstündiger Lichtphase offenbar im Bereich von 23 h, da die in diesem Versuch eingenommenen Mittellagen in der Mehrzahl der Fälle nach schrittweiser Vergrößerung des Absolutbetrags der PWD schließlich noch im LDW 1:22 h wieder aufgegeben wurden.

Da sich Hinweise auf Veränderungen der Periodenlängen der Versuchstiere im Versuchsverlauf ergeben haben, sollten Spontanperioden nicht nur am Ende, sondern auch zu Beginn eines Versuches gemessen werden.

4.4.2 Versuch 9: LDW 12:12 h – DD – LDW 1:22 h (T = 23 h) – DD

Im 12:12h-Tag waren die Tiere erwartungsgemäß mit der PWD „Null“ synchronisiert (vgl. Abb. 57, 58). Im folgenden DD-Abschnitt waren zehn von elf Tieren mit Perioden aktiv, die kürzer waren als 24 Stunden ($\tau_{DD} = 23,34$ bis $23,79$ h); die Periodenlänge des elften Tieres war von 24 h nicht zu unterscheiden. Im zweiten DD-Abschnitt waren die Spontanperioden mit hoher Signifikanz kürzer als im ersten (U-Test: $< 0,002$; vgl. Abb. 60). Wie oben bereits vermutet (Kap. 4.4.1, Kap. 4.3.6; vgl. unten Kap. 4.5) kann dieses Phänomen durch Alterung bedingt sein. In der Literatur werden auch sog. „after effects“ diskutiert: Nach Synchronisation durch einen LDW ist die Spontanperiode dessen Periode angenähert (vgl. ESKIN, 1971; PIT-TENDRIGH & DAAN, 1976).

Aktogramme mit relativen Koordinationen wurden in Versuch 9 nicht beobachtet. Die vier Versuchstiere der Gruppe A, von denen sich durch den LDW 1:22 h ein Tier

gar nicht und drei Tiere nur vorübergehend in Mittellagen synchronisieren ließen (vgl. Abb. 57), stützen die zum vorangegangenen Versuch geäußerte Vermutung: Ein LDW 1:22 h (T = 23 h) liegt nah an der unteren Grenze des Mitnahmebereiches des circadianen Systems von *Blaberus craniifer*. Unter den zwölf Versuchstieren, die eine Mittellage einnahmen (Gruppe B), traten wie in Versuch 8 (vgl. 4.4.1) drei Tiere auf, bei denen sich der Absolutbetrag der PWD im Versuchsverlauf vergrößerte (vgl. Abb. 59). Im Sinne des Modells wäre dies so zu deuten, dass sich bei diesen Tieren im Versuchsverlauf die individuelle Spontanperiode verlängert hat; tatsächlich aber weisen alle drei Versuchstiere - wie oben bereits gezeigt - im zweiten DD-Abschnitt des Versuches eine kürzere Spontanperiode auf als im ersten DD-Abschnitt. Damit ist die Erscheinung einer sich im Versuchsverlauf (absolut) vergrößernden PWD der eingenommenen Mittellagen nicht geklärt; eine Verlängerung der Spontanperiode kann offenbar ausgeschlossen werden.

Insgesamt aber bestätigen beide Versuchstiergruppen die Voraussagen des Modells: Bei einer Zeitgeberperiode, die kürzer als die Spontanperiode der Versuchstiere ist, können Mittellagen als mehr oder weniger stabiler Synchronisationszustand durch Belichtung des stabilen Gleichgewichtsbereiches der Advance-Phase der PRC eingenommen werden. Die Belichtung des Advance-Bereiches wird durch biphasisch aktive Versuchstiere angezeigt, bei denen sich die Mittellage einstellt, wenn ihr zweiter Aktivitätsschub belichtet wird (vgl. Abb. 58).

Die durchschnittliche PWD (vgl. Abb. 59) liegt mit $-175,7^\circ$ nahe am Durchschnittswert der PWD, die in den Versuchen mit HGB gemessen wurden ($-187,7^\circ$; Abb. 45). Dies muss als deutlicher Hinweis darauf gewertet werden, dass es sich um den selben Synchronisationszustand handelt.

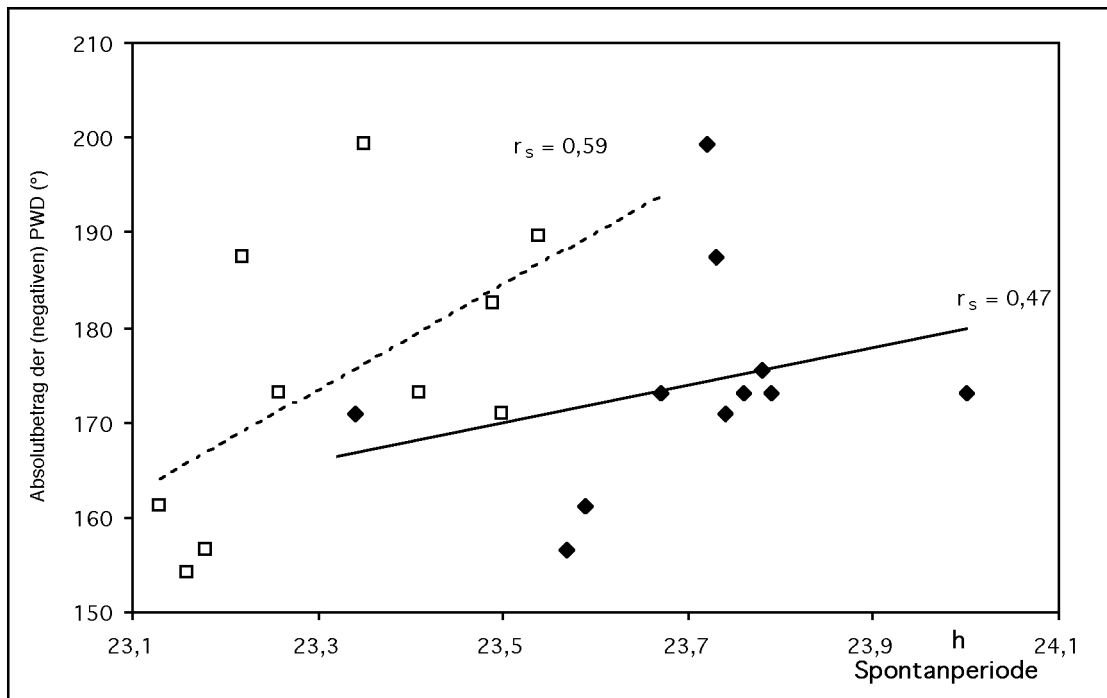


Abb. 76: Beziehung zwischen dem Absolutbetrag der negativen PWD der Mittellagen und den im DD gemessenen Spontanperioden (Versuch 9). ◆, — Beziehung zwischen der PWD und der im 1. DD-Abschnitt gemessenen Spontanperiode; □, --- Beziehung zwischen der PWD und der im 2. DD-Abschnitt gemessenen Spontanperiode. r_s – Korrelationskoeffizient nach SPEARMAN, s.o. 2.5.

Eine Beziehung zwischen dem Absolutbetrag der negativen PWD der Mittellagen und der im ersten DD-Abschnitt gemessenen Spontanperiode besteht nicht ($r_s = +0,47$, $n = 11$, $p > 0,1$; Abb. 76). Demgegenüber war die PWD mit der im zweiten DD-Abschnitt exprimierten Spontanperiode mit $p < 0,10$ signifikant korreliert ($r_s = 0,59$, $n = 10$; Abb. 76). Diese Beziehung entspricht der Erwartung: Je stärker die

Spontanperiode nach oben von der Zeitgeberperiode abweicht, um so größer muss der Advance-Effekt sein, der zur Synchronisation führt, d.h. umso näher liegt der belichtete Abschnitt des Gleichgewichtsbereiches am Maximum der Advance-Phase und umso größer wird der Abstand zwischen dem Signal „Licht aus“ und dem Beginn der Aktivität (gemessen über die Neutralphase der PRC).

4.4.3 Versuch 10: LDW 12:12 h – DD – LDW 1:22h (T= 23h) – LDW 1:21,5h (T= 22,5 h)

In einem weiteren Versuch wurde zunächst noch einmal die Zeitgeberperiode $T = 23$ h (LDW 1:22 h) appliziert, diese dann aber noch weiter auf $T = 22,5$ h (LDW 1:21,5 h) verkürzt. Sollte sich die Grenze des Mitnahmebereiches bei einstündiger Lichtphase (LDW 1:22 h) nahe $T = 23$ h befinden, ist in diesem LDW ein höherer Anteil an Versuchstieren zu erwarten, die eine relative Koordination mit einer nach dem Modell zu erwartenden absolut großen (negativen) PWD zeigen.

Der Anteil der Tiere, die in keinem der applizierten Zeitgeberregime Mittellagen einnahmen, war mit neun von fünfzehn Tieren vergleichsweise hoch (Gruppe A;

vgl. Abb. 61). Diese Tiere zeigten relative Koordinationen, die bei $T = 22,5$ h undeutlicher waren als bei $T = 23$ h (vgl. Abb. 61).

Von den sechs Versuchstieren der Gruppe B, die Mittellagen bei $T = 23$ h einnahmen, gaben vier Versuchstiere diese nach Reduktion der Zeitgeberperiode auf (vgl. Abb. 62); die zwei Versuchstiere, die bei $T = 22,5$ h zunächst in einer Mittellage synchronisiert blieben, wurden ebenfalls nach zwei bis drei Wochen freilaufend aktiv (vgl. Abb. 63). Auch dieser Befund spricht dafür, dass etwa bei LDW 1:21,5 h ($T = 22,5$ h) die Grenze des Mitnahmebereiches erreicht ist.

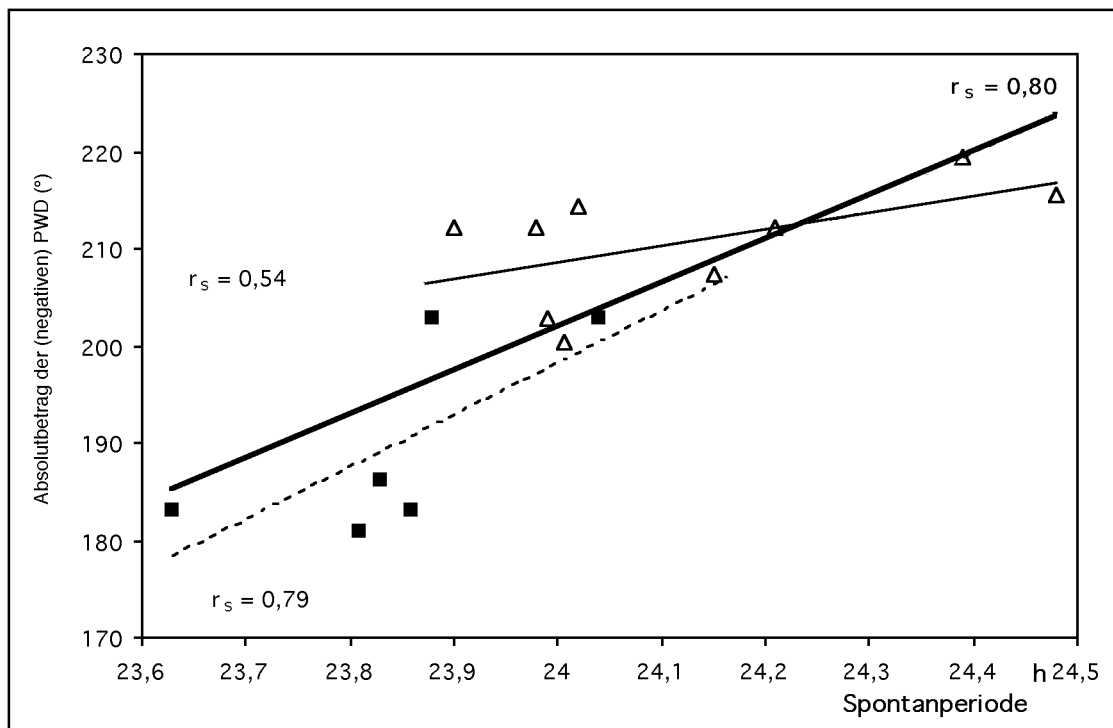


Abb. 77: Beziehung zwischen Spontanperiode im DD und Absolutbetrag der negativen PWD im nachfolgenden LDW 1:22 h (Versuch 10). ■, --- Mittellagen; △, — relative Koordinationen; — Werte der Tiere mit Mittellage und relativer Koordination zusammengefasst. r_s – Korrelationskoeffizient nach SPEARMAN, s.o. 2.5.

Der Vergleich der PWD der eingenommenen Mittellagen (Gruppe B) ist aufschlussreich (vgl. Abb. 64; Tab. 6). So ist der Mittelwert der PWD im LDW 1:22 h mit $-187,4^\circ$ praktisch identisch mit dem Mittelwert aller in den HGB-Versuchen aufgetretenen PWD von $-187,7^\circ$ (Abb. 45). Im LDW 1:21,5 h liegt die durchschnittliche negative PWD (Gruppe B: Mittellagen und relative Koordinationen) bei $-224,5^\circ$; dieser größere Absolutbetrag erklärt sich nach dem Synchronisationsmodell durch die größere Differenz $-T$. Weiterhin weisen im LDW 1:22 h Aktogramme mit relativen Koordinationen (Gruppe A) gegenüber dem Durchschnittswert der PWD der Mittellagen (Gruppe B) im Mittel einen um ca. 20° größeren Absolutbetrag der PWD auf (vgl. Abb. 64; Tab. 6); dies ist derselbe Unterschied wie in den Versuchen mit HGB-Applikation (Kap. 3.2.6; für den LDW 1:21,5 h liegen aus Gruppe A keine Werte vor). Die größeren Absolutbeträge der PWD bei relativer Koordination lassen sich so deuten, dass die Spontanperiode dieser Tiere länger ist als bei den Tieren, die eine Mittellage einnehmen; diese Erwartung ist mit hoher Signifikanz erfüllt (U-Test: $p = 0,01$; vgl. Abb. 77). Zur Verkürzung relativ langer Perioden auf die Zeitgeberperiode T ist ein so großer Advance-Betrag notwendig, wie er durch Belichtung des stabilen Gleichgewichtsbereiches der Advance-Phase nicht erreicht wird. Bei Belichtung des Maximums der Advance-Phase kommt es lediglich vorübergehend zu einer Verkürzung der freilaufenden Periode auf die Zeitgeberperiode, bevor die Lichtphase in den instabilen Bereich der Advance-Phase „rutscht“. Spontanperiode und Absolutbetrag der negativen PWD der Mittellagen bzw. der relativen Koordinationen sind erwartungsgemäß positiv, allerdings nicht signifikant korreliert ($r_s = +0,79$, $n = 6$, $p > 0,05$; $r_s = +0,54$, $n = 9$, $p > 0,1$); fasst man die Aktogramme mit Mittellagen und relativen Koordinationen zusammen, ist die Beziehung zwischen Spontanperiode und PWD hoch signifikant ($r_s = +0,80$, $n = 15$, $p < 0,001$; Abb. 77).

Die Analyse bestätigt die in Kap. 1 bzw. 4.1 nach dem Modell vorausgesagte regelhafte Beziehung zwischen der PWD im Synchronisationszustand und der Länge der Spontanperiode des Versuchstieres. Nach dem Modell muss nach einer Verkürzung der Zeitgeberperiode der für die Aufrechterhaltung einer Synchronisation notwendige Advance-Effekt größer werden. Auch diese Erwartung ist erfüllt: Die Absolutbeträge der PWD von relativen Koordinationen bzw. Mittellagen im LDW 1:21,5 h sind durchweg größer als im vorausgegangenen LDW 1:22 h; die Mittellagen im LDW 1:22 h unterscheiden sich von denen im LDW 1:21,5 h (Gruppe B) mit $p < 0,01$ hoch signifikant (Abb. 64; Tab. 6). Andererseits liegt die durchschnittliche PWD der Versuchstiere der Gruppe B (2 Mittellagen und 4 relative Koordinationen) im LDW 1:21,5 h mit $-224,5^\circ$ etwa im Bereich der durchschnittlichen PWD der Versuchstiere der Gruppe A (9 relative Koordinationen) im LDW 1:22 h, die dort $-210,7^\circ$ betrug (im LDW 1:21,5 h waren die Versuchstiere der Gruppe A nur noch freilaufend aktiv). Diese Beobachtung deutet darauf hin, dass die durchschnittliche Differenz $-T$ in der Versuchstiergruppe A im LDW 1:22 h etwa so groß war wie bei der Versuchstiergruppe B im LDW 1:21,5 h; dem Sachverhalt liegen sicherlich interindividuelle Unterschiede in der Länge der Spontanperiode zu Grunde, die bei biologischen Organismen kein ungewöhnliches Phänomen sind (vgl. ROBERTS, 1960; WOBUS, 1966 a; ENRIGHT, 1980).

In Versuch 10 wurde ein weiterer Sonderfall beobachtet (SF 4a): Im Aktogramm dieses Tieres (Abb. 63) tritt gegen Versuchsende nach einem Abschnitt mit freilaufender Periode ($\tau > T$) kurzzeitig eine Synchronisation mit kleinem Absolutbetrag der negativen PWD auf ($-32,48^\circ$; vgl. Abb. 64; s.u. Kap. 4.5.3).

4.4.4 Versuch 11: LDW 12:12h – DD – LDW 1:22,5h (T = 23,5h) – LDW 1:22h (T = 23h)

Im Versuch 10 ist durch eine Verkürzung der Zeitgeberperiode T bis auf 22,5 Stunden ein hoher Anteil von Aktogrammen provoziert worden, in denen keine oder nur instabile Synchronisationszustände auftraten: Durch Applikation einer vergleichsweise langen Zeitgeberperiode (LDW 1:22,5, T = 23,5 h) sollte umgekehrt der Anteil synchronisierter Tiere größer werden.

Alle 17 Versuchstiere, deren Aktogramme auswertbar waren, nahmen in diesem Versuchsabschnitt eine Mittellage ein (vgl. Abb. 69; Tab. 7) und bestätigten damit die Erwartung: Durch nicht zu starke Verkürzung der Zeitgeberperiode unter die Länge der Spontanperiode lassen sich Mittelagen als stabile Synchronisationszustände provozieren.

Weitere Hinweise darauf, dass bei einem LDW 1:22 h (T = 23 h) der Mitnahmebereich der PRC von *Blaberus craniifer* bereits häufig unterschritten wird, liefern die folgenden Beobachtungen in Versuch 11:

- (1) Nach Reduktion der Zeitgeberperiode auf einen LDW 1:22 h (T = 23 h) wurden 7 der 17 Versuchstiere, die zuvor im LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) eine Mittellage eingenommen hatten, freilaufend aktiv (Gruppe A).
- (2) Zwei Versuchstiere der Gruppe A zeigten unter verkürzter Zeitgeberperiode eine relative Koordination (vgl. Abb. 69), fünf Versuchstiere der Gruppe A wurden freilaufend aktiv. Diese relativen Koordinationen werden als Hinweis auf eine Belichtung des Maximums des Advance-Abschnittes der PRC gedeutet (vgl. oben Kap. 4.3.6), in dessen Bereich es zwar zur Annäherung der freilaufenden an die Zeitgeberperiode kommt, die Einnahme eines stabilen Gleichgewichtes aber nicht möglich ist.

- (3) Drei der zehn Versuchstiere der Gruppe B, die durch Einnahme einer Mittellage in beiden LDW gekennzeichnet sind, verlassen die Mittellage im LDW 1:22 h (T = 23 h) nach einiger Zeit und werden freilaufend aktiv (vgl. Abb. 67).

Zwei Versuchstiere der Gruppe A weisen im LDW bei T = 23,5 h Sprünge in ihren Mittelagen auf (vgl. Abb. 66). Derartige Sprünge mit zunehmendem Absolutbetrag der negativen PWD waren weiter oben (s.o. Kap. 4.4.1) so interpretiert worden, dass die Spontanperiode des Versuchstieres länger geworden ist.

Die kreisstatistischen Analysen dieses Versuches (Abb. 69; Tab. 7) offenbaren die folgenden Regelmäßigkeiten, die sich nach den Grundannahmen des Synchronisationsmodelles erklären lassen:

- (1) Die PWD der Mittelagen bzw. relativen Koordinationen (Abb. 69; Tab. 7) liegen in demselben Bereich wie in den anderen Versuchen (-150° bis -220°; vgl. oben Kap. 4.4.3; Abb. 45).
- (2) Innerhalb der Gruppe A ist der Absolutbetrag der negativen PWD bei relativer Koordination durchweg größer als bei Einnahme einer Mittellage (Abb. 69; Tab. 7: für eine statistische Absicherung war die Stichprobe zu klein). Nach dem Modell wird im ersten Fall das Maximum, im zweiten Fall der Gleichgewichtsbereich des Advance-Abschnittes der PRC belichtet (vgl. oben Kap. 4.3.6).
- (3) Im LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) sind die Absolutbeträge der negativen PWD der Mittelagen in der Gruppe B tendenziell (nicht signifikant, vgl. Kap. 3.3.4) kleiner als in der Gruppe A (Abb. 69; Tab. 7; Abb. 78). Nach dem Modell haben die Versuchstiere der Gruppe B damit vermutlich eine kürzere, von der Zeitgeberperiode weniger stark ab-

weichende Spontanperiode: Nach Abb. 78 besitzen die Versuchstiere der Gruppe B mit schwacher, nicht signifikanter Tendenz die kürzeren DD-Perioden. Mit dieser Vermutung stimmt die Beobachtung überein, dass die Versuchstiere der Gruppe B auch in der auf 23 h verkürzten Zeitgeberperiode noch eine Mittellage einnehmen bzw. die bereits eingenommene Mittellage beibehalten. Innerhalb der Versuchstiergruppe B besteht eine positive, aber nicht signifikante Korrelation zwischen dem Absolutbetrag der negativen PWD der Mittellagen und der zuvor im DD exprimierten Spontanperiode (Abb. 78: $r_s = +0,71$, $n = 6$, $p > 0,1$).

- (4) Innerhalb der Gruppe B sind die Absolutbeträge der negativen PWD der Mittellagen (vgl. Abb. 69; Tab. 7) im LDW 1:22 h ($T = 23$ h) größer als im LDW 1:22,5 h ($T = 23,5$ h). Dieses mit $< 0,01$ signifikante Ergebnis ist konsistent mit dem Modell: Bei kürzerer Zeitgeberperiode müssen die Eigenperioden der Versuchstiere stärker verkürzt werden, d.h. sie bedürfen eines stärkeren Advance-Effektes, um auf die Zeitgeberperiode synchronisiert zu werden.

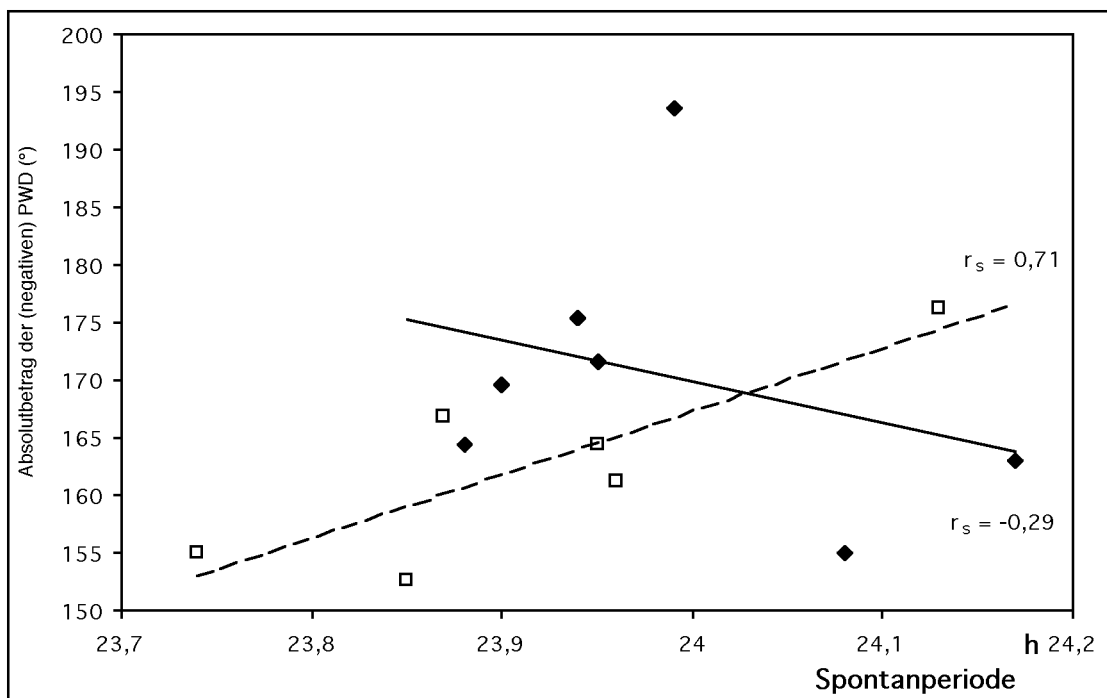


Abb. 78: Beziehung zwischen der PWD der Tiere der Gruppe A (◆, —) und B (□, ----) im LDW 1:22,5 h und der jeweils zuvor im DD exprimierten Spontanperiode (Versuch 11). Der individuelle Sonderfall (SF 4b) ist nicht berücksichtigt (vgl. Abb. 69; Abb. 70).

Ein Versuchstier der Gruppe B nimmt im LDW 1:22,5 h ($T = 23,5$ h) zwei Mittellagen mit jeweils vergleichsweise geringem Absolutbetrag der negativen PWD ein ($-33,7^\circ$ bzw. $-96,6^\circ$, vgl. Abb. 68), die aufgrund der Messung der Spontanperiode im DD ($>$

T) als Advance-Synchronisation interpretiert werden müssen (Sonderfall SF 4b; vgl. Kap. 4.5.3).

4.4.5 Gesamtbewertung der Versuche mit verkürzter Zeitgeberperiode

Die Serie von Versuchen, die die Bedingung $T < \tau$ erfüllen und damit das Synchronisationsmodell hinsichtlich der Provozierbarkeit einer Advance-Synchronisation überprüfbar machen sollten, lässt sich vor dem Hintergrund der in Kap. 4.1 formulierten Postulate folgendermaßen bewerten:

Mittellagen mit großem Absolutbetrag der (negativen) PWD stellen sich bei $\tau > T$ ein. Damit handelt es sich bei diesen Mittellagen um die Folge einer Advance-Synchronisation (vgl. Abb. 70). Bei zu starker Reduktion der Zeitgeberperiode im Vergleich zur Spontanperiode des Versuchstieres gibt es in der individuellen Phasen-Respons-Kurve kein ausreichend großes Advance-Integral mehr, das die Differenz zwischen Zeitgeber- und Spontanperiode ausgleichen könnte. Dabei wird das Überstreichen des Advance-Maximums durch die in den Versuchen applizierte einstündige Lichtphase durch das Auftreten relativer Koordinationen angezeigt.

Die vorausgesagte Regelmäßigkeit in der Beziehung zwischen PWD und Periode der Versuchstiere wird durch die Versuchsergebnisse bestätigt. So wurde sowohl anhand der DD-Spontanperiode (Kap. 4.4.2 bis 4.4.4) als auch anhand der freilaufenden Periode (vgl. Abb. 70, Tab. 8) gezeigt, dass bei zunehmender Differenz $\tau - T$ der Absolutbetrag der (negativen) PWD ansteigt (zur Unterscheidung „Spontanperiode“ und „freilaufende Periode“ vgl. Kap. 2.4). Nach dem Modell wird diese Beziehung dadurch erklärt, dass eine größere Differenz $\tau - T$ eines größeren Advance-Effektes zu ihrem Ausgleich bedarf. Der maximal zu erzielende Advance-Effekt gibt sich durch eine relative Koordination zu erkennen (s.o.).

4.4.6 Versuch 12: Verschiebung der Lichtphase im LDW 1:22,5 h ($T = 23,5$ h)

In Versuch 12 sollte überprüft werden, ob auch bei Belichtung der Neutralphase der Phasen-Respons-Kurve (bei PWD um -180°) schwache Synchronisationseffekte auftreten können. Dazu wurde nach Induktion einer Mittellage durch einen Zeitgeber, dessen Periode erfahrungsgemäß kleiner ist als die Spontanperiode der Versuchstiere, die Lichtphase in den Bereich dieser Mittellage verschoben.

Tiere der Gruppe A nahmen im ersten Versuchsabschnitt Mittellagen mit der erwarteten PWD ein; nach Verschiebung der Lichtphase in den Bereich dieser Mittellagen wurden diese Versuchstiere zunächst freilaufend aktiv, bis sie im zweiten Versuchsabschnitt erneut Mittellagen ähnlicher PWD wie im ersten Versuchsabschnitt einnahmen (vgl. Abb. 72, 74, 75; Tab. 9).

Die Versuchstiere der Gruppe B nahmen ebenfalls im ersten Versuchsabschnitt Mittellagen mit der erwarteten PWD ein, nach der Verschiebung der Lichtphase synchronisierten sie jedoch nicht wieder bis zu einer vergleichbar (absolut) großen PWD. Stattdessen bleiben sie mit (absolut) geringer PWD – durchschnittlich -18° (vgl. Abb. 74; Tab. 9) – ungefähr in dem Bereich der Aktogrammatrix aktiv, in dem sie im ersten Versuchsabschnitt eine Mittellage mit einer PWD großen Absolutbetrags eingenommen hatten. Diese (absolut) geringen (aber von Null verschiedenen PWD) deuten angesichts der jeweils vorausgegangenen freilaufenden Perioden von $\tau > T$ auf Advance-Effekte in einem Bereich der Phasen-Respons-Kurve, in dem nach der Modellvorstellung die Neutralphase liegt. Diese Beobachtung spricht für Inhomogenitäten in der Neutralphase der Phasen-Respons-Kurve, die in der Schlussbetrachtung zum Synchronisationsmodell berücksichtigt werden müssen.

Weiterhin ist in Versuch 12 ein Sonderfall (SF 5, vgl. Abb. 71) aufgetreten, der in Kap. 4.5 gemeinsam mit den bereits ausgeson-

dernten diskutiert wird. Dieses Tier nahm vor und nach der Verschiebung der Lichtphase eine Mittellage mit einer PWD von etwa -95° ein; die freilaufende Periode betrug jeweils zuvor etwa 23,8 h. Der nach den Grundannahmen des Modells nicht zu erwartende Synchronisationszustand war also reproduzierbar.

4.5 Sonderfälle

Im Verlauf der Diskussion der Versuchsergebnisse wurden mehrfach Sonderfälle zur Besprechung zurückgestellt. In Kap. 4.1 waren zwei Gruppen von Sonderfällen unterschieden worden:

- (1) Versuchstiere, die ein unerwartetes Resynchronisationsverhalten zeigen &
- (2) Versuchstiere, die Mittellagen unerwarteter Phasenwinkeldifferenz zeigen („SF 1-5“).

Im folgenden sollen diese Sonderfälle thematisch geordnet diskutiert werden; es soll versucht werden, diese Sonderfälle im Sinne des Synchronisationsmodells zu verstehen oder aber aus ihnen erforderliche Modifikationen des Modells herzuleiten.

4.5.1 Resistenz gegenüber HGB

Im Versuch 4 war bei hyperaktiven Versuchstieren erstmals das Phänomen einer weitgehenden Resistenz gegenüber der Applikation einer HGB beobachtet worden (vgl. Kap. 3.2.2, Abb. 22). Im nachfolgenden Versuch 5 war das gleiche Phänomen für drei biphasisch aktive Tiere festgestellt worden (Kap. 3.2.3, Abb. 31). In Versuch 7 schließlich (Kap. 3.2.5, Abb. 38) waren es wiederum drei Versuchstiere, die biphasisch und hyperaktiv waren, die sich von der applizierten HGB nicht beeinflussen ließen. Das Phänomen der HGB-Resistenz tritt also bei biphasisch oder intensiv aktiven Versuchstieren auf, in beiden Fällen sind die Aktogramme der Versuchstiere durch stärkere Aktivität auch am Ende der subjektiven Nacht gekennzeichnet.

Für das Phänomen der HGB-Resistenz werden zwei Erklärungen vorgeschlagen. So wäre es einerseits vorstellbar, dass Versuchstiere, die auf eine HGB nicht mit der sonst üblichen und der ASCHOFF-Regel entsprechenden Periodenverlängerung reagieren, eine herabgesetzte Lichtempfindlichkeit besitzen (vgl. dazu Kap. 4.3.1). Gestützt wird diese Deutung durch die Tatsache, dass die Mehrzahl der HGB-resistenten Versuchstiere in Versuch 4 bei der schwächsten der in unseren Versuchen überprüften HGB von 10^{-6} lx auftrat (vgl. Kap. 3.2.2).

Andererseits wäre es vorstellbar, dass bei den insgesamt 10 Versuchstieren mit HGB-Resistenz die Laufaktivität gar nicht oder nur schwach unter der Kontrolle des circadianen Systems steht. Dass die Versuchstiere nach dem Signal „Licht aus“ aktiv werden, könnte unmittelbar durch den Wechsel der Helligkeit ausgelöst worden sein. Dass die Aktivität im Laufe der Dunkelphase abnimmt, könnte mit der Wirksamkeit eines physiologischen „Sanduhr-Mechanismus“ erklärt werden (vgl. BINKLEY, 1990; LINN et al., 1996).

4.5.2 Veränderungen der Spontanperiode

4.5.2.1 Exogene Veränderungen der Spontanperiode: „after effects“ ?

Im Versuch 9 (Kap. 3.3.2, 4.4.2) wurde bei allen Versuchstieren im Anschluss an die Applikation eines LDW von 1:22 h im DD eine verkürzte Spontanperiode gemessen. In der Literatur (PITTENDRIGH, 1960; ESKIN, 1971; PITTENDRIGH & DAAN, 1976 I; ENRIGHT, 1980; BINKLEY, 1990) wird ein vergleichbares Phänomen unter dem Begriff „after effect“ diskutiert: die Periodenlänge des endogenen circadianen Systems verändert sich im Versuchsverlauf in Richtung auf die Zeitgeberperiode. Bei Schaben der Art *Leucophaea maderae* hat PAGE (1989) drastische „after effects“ beobachtet: Tiere, die in einem LDW 11:11 h oder 13:13 h aufgezogen wurden, exprimierten im DD gegenüber im LDW 12:12 h aufgezogenen

Tieren (um jeweils etwa 0,9 bzw. 0,6 Stunden) deutlich verkürzte bzw. verlängerte Spontanperioden.

In anderen von mir beobachteten Fällen können spontane Veränderungen der Periode des circadianen Systems nicht als „after effects“ nach Applikation von Zeitgebern mit von 24 Stunden abweichender Periode gedeutet werden (s.u.).

4.5.2.2 Verkürzung der Spontanperiode: ein Alterungseffekt?

Gelegentlich auftretende Periodenverkürzungen können erklären, wie es ohne Änderung der äußeren Versuchsbedingungen zu einer plötzlichen Verringerung des Absolutbetrags der (negativen) PWD der eingenommenen Mittellage kommen kann. In einem Fall hatte sich die PWD der eingenommenen Mittellage durch einen „Sprung“ plötzlich um 52 Minuten verringert (Kap. 3.3.1, Abb. 54). Entsprechend war die im anschließenden DD gemessene Spontanperiode des Tieres um eine Stunde kürzer als die zu Versuchsbeginn gemessene freilaufende Periode. Demnach ist vermutlich im Versuchsverlauf bei diesem Versuchstier eine endogene Verkürzung der Spontanperiode eingetreten., die zu ihrer Synchronisation in einer Mittellage eines geringeren Advance-Betrages bedurfte. Denkbar wäre in diesem Fall eine Periodenverkürzung mit zunehmendem Alter, wie sie von PITTENDRIGH & DAAN (1974 & 1976 I) für drei Nagerarten, von ESKIN (1971) für *Peromyscus*-Arten und auch von ROSENBERG et al. (1991) für den Hamster beschrieben wurden.

4.5.2.3 Verlängerung der Spontanperiode: Hinweis auf ihre Labilität?

Einige Aktogramme aus den Versuchen 8, 9 und 11 weisen nach Einnahme einer Mittellage eine stufenweise Vergrößerung des Absolutbetrags der (negativen) PWD auf (Kap. 3.3.1, Abb. 50 - 52; Kap. 3.3.2, Abb. 58; Kap. 3.3.4, Abb. 66). Derartige Veränderungen der PWD könnten durch

eine Verlängerung der Periode des Versuchstieres bedingt sein (Kap. 4.4.1, 4.4.2, 4.4.4): zur Einhaltung einer Mittellage bedarf es dann eines größeren Advance-Effektes, der dadurch erzielt wird, dass die Advance-Phase weiter in die einstündige Lichtphase geschoben wird. Tatsächlich ist bei den drei Versuchstieren des Versuches 8, die Sprünge in der Mittellage mit (absoluter) PWD-Vergrößerung aufweisen, die Länge der freilaufenden Periode nach den Sprüngen größer als vor Einnahme der Mittellage (vgl. Abb. 50 - 52).

Hinweise auf eine Verlängerung der Spontanperiode als Alterungseffekt finden sich in der Literatur nicht. In den vorgestellten Versuchen traten die vermuteten Verlängerungen der Spontanperiode selten auf und können damit erklärt werden, dass Spontanperioden grundsätzlich nicht dauerhaft stabil sind. So zeigte ROBERTS (1960) für Schaben hauptsächlich der Art *Leucophaea maderae*, dass die Periodenlänge unter Konstantbedingungen innerhalb bestimmter Grenzen intraindividuell schwanken kann:

„It has also become apparent that a given roach has no single DD period that uniquely characterizes its rhythm.“ und an anderer Stelle: „Although the period of an individual's activity rhythm usually remains fixed under constant conditions of light and temperature, it may change abruptly in an apparently spontaneous fashion as illustrated in figure 2, or it can be induced to change in a predictable way in response to a perturbation of the environmental regime (or in LL as discussed below)“.

Nach WOBUS (1966 a) ist die interindividuelle Variation in der Spontanperiodenlänge bei *Blaberus craniifer* mit 40 Minuten gegenüber den von ROBERTS (1960) untersuchten Arten vergleichsweise gering ist; doch gibt auch er für die intraindividuelle Variabilität der Spontanperiode Werte von 10 bis 30 Minuten an. ESKIN (1971) hat an Hausspatzen (*Passer domesticus*) im DD

häufig Verlängerungen der Spontanperiode beobachtet, und ENRIGHT (1980) nennt „*lability of pacemaker period*“ als ein typisches Phänomen unter Konstantbedingungen, das möglicherweise auch auf Zeitgeberbedingungen zu übertragen ist.

Die beiden Aktogramme der Versuche 9 und 11, in denen Sprünge in der Mittellage mit Vergrößerung des Absolutbetrags der PWD auftreten, widersprechen allerdings der vorgetragenen Deutung einer zugrunde liegenden spontanen Periodenverlängerung (vgl. Kap. 3.3.2, Abb. 58; Kap. 3.3.4, Abb. 66): Bei diesen beiden Versuchstieren wurden im Gegenteil im anschließenden DD (Versuch 9) bzw. Freilauf im LDW (Versuch 11) deutlich verkürzte Perioden gemessen. Der nur in zwei Fällen aufgetretenen Kombination der Phänomene „(absolute) Vergrößerung der PWD einer eingenommenen Mittellage“ und „Periodenverkürzung im nachfolgenden DD bzw. Freilauf im LDW“ soll keine weitere Bedeutung beigemessen werden: Die Periode des circadianen Systems könnte sich zweimal (in entgegengesetzte Richtung) verändert haben.

Die Phänomene „Resistenz gegenüber applizierter HGB“ und „Veränderungen in der Spontanperiode“ berühren nicht die Grundannahmen des Synchronisationsmodells. Sie lassen sich zwanglos auf bereits bekannte und in der Literatur diskutierte Phänomene zurückführen. Dagegen gibt es weitere – ebenfalls selten aufgetretene – Sonderfälle, die mit den Grundannahmen des Modells nicht vereinbar sind.

4.5.3 Inhomogenitäten in der „Neutralphase“

Unerwartetes Resynchronisationsverhalten, das auf Inhomogenitäten in der vermeintlichen „Neutralphase“ deutet, trat in zwei Ausprägungen auf: als eine zwischenzeitliche Verkürzung der freilaufenden Periode während einer Resynchronisation (vgl. Kap. 3.1, Abb. 8 & 9; Kap. 4.2) sowie als Mittellagen bzw. relative Koordi-

nation (Abb. 63, Abb. 64) mit kleinerem Absolutbetrag der Phasenwinkeldifferenz („SF 1-5“).

4.5.3.1 Verkürzung der freilaufenden Periode während der Resynchronisation

Die Verkürzung der freilaufenden Periode während der Resynchronisation, die auch Aktogrammen bei KREFT-KOHLHAGE (1992) zu entnehmen ist, trat in den Vorversuchen auf, in denen ein LDW 1:23 h ohne HGB appliziert wurde (vgl. Abb. 8 & 9, Kap. 3.1). Nach Verschiebung der Lichtphase um 12 Stunden durchliefen die Versuchstiere erwartungsgemäß Resynchronisationszyklen mit $\tau < T$; im Verlauf der Resynchronisation verkürzte sich unerwartet bei einigen Versuchstieren die freilaufende Periode messbar. Am deutlichsten traten Verkürzungen der freilaufenden Periode bei PWD von etwa -60° bis -70° hervor (Abb. 8, Abb. 9). Damit traten diese Periodenverkürzungen in einem Bereich auf, in dem die Lichtphase die vermeintliche Neutralphase überstrich: Zumindest bei einigen Versuchstieren scheint es offenbar in der „Neutralphase“ Inhomogenitäten zu geben, die schwache Advance-Effekte ausüben. (Abb. 8 & 9: schwache Advance-Effekte bei -60° bis -70°). Unmittelbar vor Erreichen der PWD „0“ kommt es wieder zu einer Verlängerung der Periode (Abb. 8 und 9): Dies ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass die Lichtphase den Beginn der Delay-Phase überstreicht und schließlich eine Delay-Synchronisation resultiert, wie es bei diesen Versuchen das Modell voraussagt.

4.5.3.2 Synchronisationseffekte bei unerwarteter Phasenwinkeldifferenz („SF 1-5“)

Gelegentlich traten in verschiedenen Versuchen Mittellagen oder relative Koordinaten mit unerwartet kleinem Absolutbetrag der PWD auf, die hier gemeinsam besprochen werden sollen (Tab. 10).

Unerwartete Phasenwinkeldifferenz nach
 $\tau < T$

In einem Fall („SF 1“, Versuch 3) trat bei einer Zeitgeberperiode von 24 Stunden eine Mittellage mit einer PWD von $-142,35^\circ$ nach einer freilaufenden Periode von 23,86 h auf (Abb. 16), die als Delay-Synchronisation gedeutet werden muss. Damit hat bei diesem Versuchstier die Belichtung eines Bereiches, in dem nach dem Synchronisationsmodell die Neutralphase der Phasen-Respons-Kurve liegt, einen Delay-Effekt ausgeübt. Obwohl es sich bei diesem Synchronisationsverhalten um einen Einzelfall handelt, ist er für die Modifikation des Synchronisationsmodelles bedeutungsvoll (s.u. Kap. 4.6)

Unerwartete Phasenwinkeldifferenz nach
 $\tau > T$ („SF 2-5“)

Häufiger waren Fälle, in denen in einem PWD-Bereich von etwa -30° bis -100° Mittellagen oder relative Koordinationen als Ausdruck eines Advance-Effektes auftraten (s.u. Tab. 10). Da das Phänomen bei einem

Versuchstier sogar zweimal – als stabile Mittellage vor und nach einer Verschiebung der Lichtphase – mit fast identischer Periodenlänge und PWD auftrat (Abb. 71), ist von einer Reproduzierbarkeit des Phänomens auszugehen. Andererseits trat dieses Synchronisationsphänomen bei Versuchstieren auf, die in anderen Versuchsabschnitten die nach dem Modell zu erwartende Mittellage mit einer typischen PWD von etwa $1/2$ aufwiesen (vgl. Abb. 23, 40, 63, 68).

In diesen Fällen ist anzunehmen, dass sich in dem Bereich der Phasen-Respons-Kurve, in dem nach der Modellvorstellung die Neutralphase liegt, ein Abschnitt befindet, dessen Belichtung zu – zumindest schwachen – Advance-Effekten führen kann. Der Abschnitt in der Neutralphase mit Advance-Effekt lässt sich auf etwa -30° bis -100° eingrenzen (s.u. Tab. 10). Er umfasst den Bereich von -60° bis -70° , für den in Kap. 4.5.3.1 aufgrund von Periodenverkürzungen während der Resynchronisation ebenfalls Advance-Effekte postuliert wurden.

Tab. 10: Übersicht über Sonderfälle („SF“) mit Mittellagen bzw. relativer Koordination (SF 4a) unerwarteter PWD; „V“: Versuch. Die Differenz $\tau - T$ bezieht sich auf die freilaufende Periode vor Auftreten des Synchronisationseffektes.

Sonderfälle	PWD (h)	PWD ($^\circ$)	$\tau - T$ (h) ($\tau < T$)	$\tau - T$ (h) ($\tau > T$)	Abb.
SF 1 / V3	-9,49	-142,35	-0,14		16
SF 2 / V4	-1,82 bis -5,47 (n = 5, σ = -3,36)	-27,3 bis -82,05 (σ = -50,4)		+ 0,21 bis + 0,53 (n = 4, σ = + 0,34)	23, 25
SF 3 / V5	-6,59 / -5,31	-98,85 / -79,65		+ 0,43 / + 0,36	28
SF 4 / V7	-3,28	-49,2		+ 0,25	40
SF4a / V10	-2,03	-32,48		+ 1,09	63, 64
SF4 b / V11	-2,2; -6,29	-33,7 / -96,36		+ 0,2	68
SF 5 / V12	-6,33 / -6,17	-96,97 / -94,52		+ 0,32 / + 0,31	71

4.6 Schlussbetrachtung: die modifizierte Fassung des Synchronisationsmodelles

Es kann festgehalten werden, dass die weitaus überwiegende Zahl der Versuchsergebnisse die Grundannahmen des einleitend entworfenen Synchronisationsmodelles und die daraus abgeleiteten Voraussagen bestätigt. Ein Teil der zunächst nicht erwarteten Verhaltensweisen (Kap. 4.5.1 & 4.5.2) lässt sich auf bereits bekannte Phänomene des endogenen circadianen Systems zurückführen. Die zuletzt besprochenen Sonderfälle jedoch rühren an die Grundannahmen des Mo-

dells, da sie auf Inhomogenitäten in der Neutralphase hindeuten. Dabei können Advance-Effekte in einem PWD-Bereich von etwa -30° bis -100° als gut abgesichert gelten. Der nur in einem Fall aufgetretene Delay-Effekt in der „Neutralphase“ müsste durch weitere Versuche abgesichert werden, seine Lage bei einer PWD von etwa -140° bietet jedoch einen Hinweis auf die Form der Inhomogenitäten.

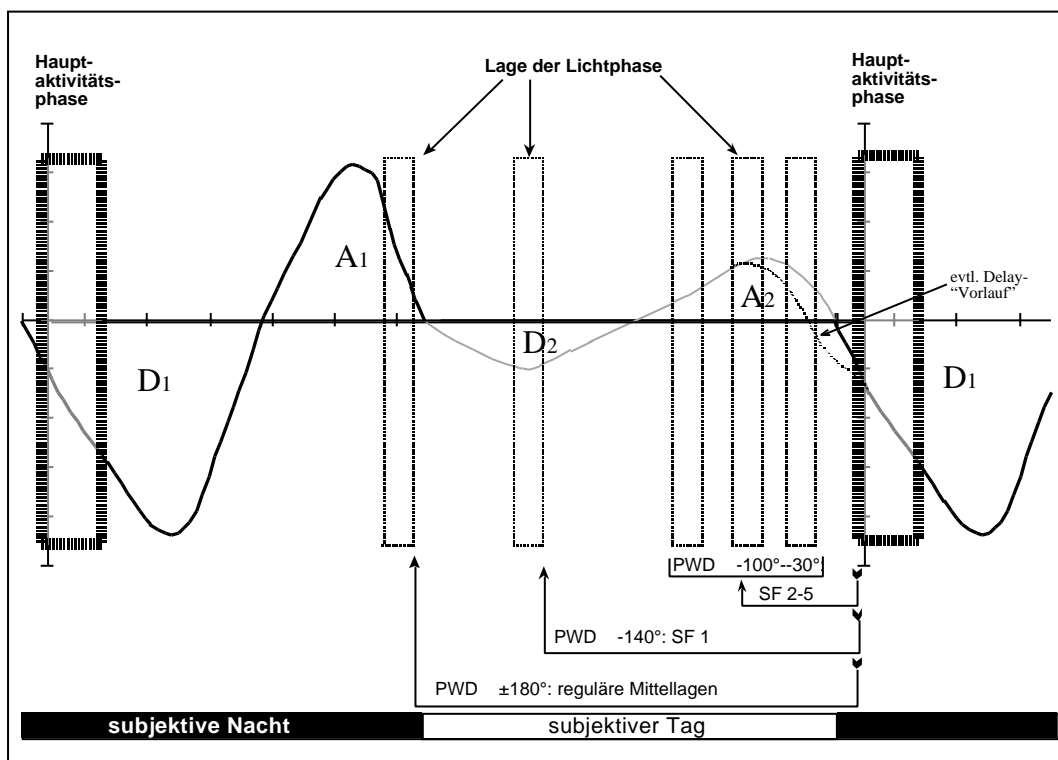


Abb. 79: Erweiterte Fassung des Modells zur Erklärung der Synchronisation dunkelaktiver Tiere ($< T$) durch kurze Lichtphasen mittels der Phasen-Respons-Kurve. D_1 , A_1 : sensible Abschnitte der Phasen-Respons-Kurve in der subjektiven Nacht; D_2 , A_2 : postulierte sensible Abschnitte der PRC in der vermeintlichen „Neutralphase“ am subjektiven Tag. Eingetragen sind die jeweiligen negativen Absolutbeträge der PWD, die bei regulären Mittellagen bzw. bei den Sonderfällen gemessen wurden (vgl. Tab. 10). Der Delay-Vorlauf ist möglicherweise variabel (vgl. Kap. 4.2).

4.6.1 Modifikation des Synchronisationsmodelles

Aufgrund von Advance- bzw. Delay-Effekten in der vermeintlichen „Neutralphase“ wird folgende modifizierte Fassung des Modells vorgeschlagen (Abb. 79): Auf die sensiblen Delay- und Advance-Bereiche in der subjektiven Nacht folgt entgegen der bisherigen Modellvorstellung nicht eine „Neutralphase“ in dem Sinne, dass hier grundsätzlich eine Reaktion auf Belichtung nicht auftritt. Vielmehr wiederholt sich am subjektiven Tag nochmals eine Abfolge aus einem Delay- und einem Advance-Bereich mit jeweils relativ kleinem Flächenintegral.

Die hier vorgeschlagene Erweiterung des Synchronisationsmodelles könnte in publizierten Phasen-Respons-Kurven gelegentlich ausgewiesene Delay- oder Advance-Werte in der „Neutralphase“ erklären, die in aller Regel als statistisch unbedeutende „Ausreißer“ ignoriert werden (vgl. CHANDRASHEKARAN et al., 1973; SAUNDERS, 1978; ROSENBERG et al., 1991; MINORS, 1991; KREFT-KOHLHAGE, 1992). Zum Vergleich sind entsprechende Werte der genannten Autoren in Abb. 80 der erweiterten Fassung des Synchronisationsmodelles gegenübergestellt.

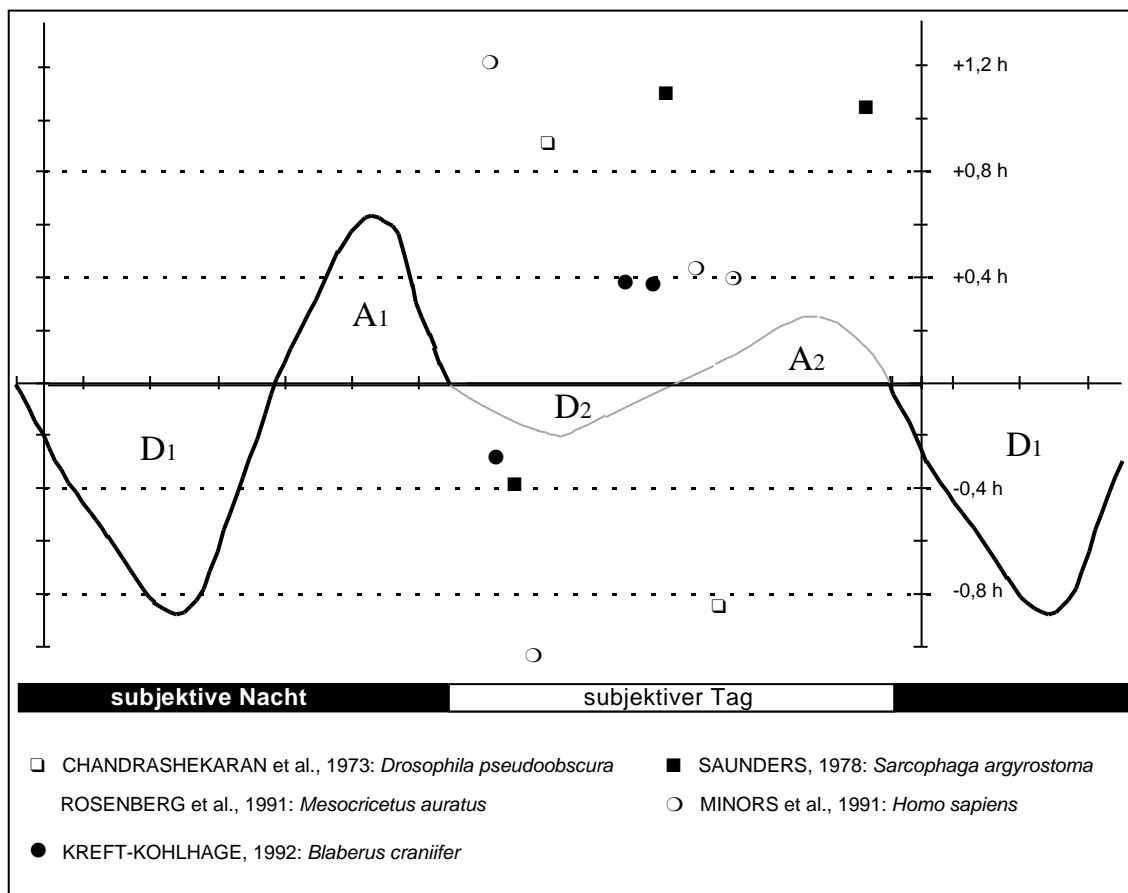


Abb. 80: Übersicht über die Lage von „Ausreißern“ in der vermeintlichen „Neutralphase“ in publizierten Phasen-Respons-Kurven. Mit Ausnahme der Werte von CHANDRASHEKARAN et al. (1973) entspricht die Abfolge der Delay- bzw. Advance-Werte der Abfolge der postulierten Inhomogenitäten in der „Neutralphase“, die in die modifizierte Fassung des Synchronisationsmodelles aufgenommen wurden. Die Effekte durch Belichtung in der so genannten „Neutralphase“ beziehen sich auf unterschiedliche Phasen-Respons-Kurven, deren Delay- und Advance-Integrale von den hier gezeigten, für *Blaberus craniifer* ermittelten Integralen erheblich abweichen können.

4.6.2 Mögliche biologische Bedeutung des modifizierten Modells und kritische Tests

In der Regel scheint die Sensitivität der potentiell gegenüber Belichtung reaktiven Abschnitte am subjektiven Tag endogen unterdrückt. Dies ist auf den ersten Blick biologisch sinnvoll, da eine Belichtung am Tage unter natürlichen Bedingungen auch für dunkelaktive Tiere nicht ungewöhnlich ist und keine Phasenverschiebungen provozieren sollte. Für das unerwartete Auftreten von Inhomogenitäten in der „Neutralphase“ in meinen Versuchen sind folgende Erklärungen denkbar:

- (1) Bei den beobachteten Inhomogenitäten in der vermeintlichen „Neutralphase“ handelt es sich um ein Epiphänomen der zugrunde liegenden physiologisch-molekularen Uhrmechanismen. Die Inhomogenitäten wären dann ohne spezifische biologische Bedeutung und sollten grundsätzlich bei allen Organismen zu erwarten sein, deren endogenes circadianes System auf eine gemeinsame Grundlage zurückzuführen ist. Bevor in dieser Hinsicht theoretische Aussagen des Synchronisationsmodells mit den Ergebnissen der physiologisch, molekularbiologisch und genetisch ausgerichteten Erforschung circadianer Systeme abgeglichen werden können, ist eine vereinheitlichende Zusammenführung der bisherigen Befunde erforderlich (vgl. EDMUNDS, 1988; CROSTHWAITE et al., 1995; EMERY et al., 1998; JIN et al., 1999; ISHIDA et al., 1999).
- (2) Es ist allerdings auch eine grundsätzliche biologische Bedeutung lichtsensitiver Phasen am subjektiven Tage bei dunkelaktiven Tieren vorstellbar. Für ein regulär dunkelaktives Tier könnte eine repetitive Struktur der Phasen-Respons-Kurve (Abb. 79, 80) in folgender Weise bedeutsam sein: In seinem regulären Tagesablauf verbringt ein dunkelaktives Tier den hellichten Tag in einem dunklen Versteck. Es ist es

jedoch vorstellbar, dass ein Tier, z.B. aufgrund von Hunger, auch schon vor Anbruch der Nacht aus seinem Versteck lugt und dabei vom Ende der Tageshelligkeit belichtet wird. Aus der Belichtung einer Advance-Phase am subjektiven Tag könnte dann eine vom circadianen System kontrollierte antizipatorische Erwartungsaktivität vor Beginn der Dunkelphase resultieren. Der tatsächliche Beginn der Aktivität vor Anbruch der Dunkelheit könnte zwar durch Maskierungseffekte unterdrückt sein (vgl. ASCHOFF, 1960; ASCHOFF et al., 1982; MROSOVSKY et al., 1999), das Tier wäre jedoch in die Lage versetzt, sofort mit Beginn der Dunkelheit aktiv zu werden und beispielsweise mit der Nahrungssuche zu beginnen. Hier könnte der Selektionsvorteil des beschriebenen Mechanismus liegen. Am genannten Beispiel wird jedoch deutlich, dass sich eine weitergehende Interpretation ohne genaue Kenntnisse von Biologie und Ökologie der betreffenden Art verbietet. Da mir entsprechende Daten über die Versuchstierart *Blaberus craniifer*, die seit mehreren Jahrzehnten in reiner Laborzucht gehalten wird, nicht vorliegen, sollen auch keine weiteren Vorschläge für einen vergleichbaren Regulationsmechanismus im Zusammenhang mit der postulierten Advance- und Delay-Phase während des subjektiven Tages unterbreitet werden. Festzuhalten bleibt dennoch, dass grundsätzlich auch für die lichtsensitiven PRC-Abschnitte am subjektiven Tage eine biologische Bedeutung vorstellbar ist.

Aufschluss darüber, ob die beobachteten Sonderfälle reale Phänomene sind, können nur gezielt angelegte weitere Experimente liefern. Eine Möglichkeit für einen kritischen Test sei hier vorgeschlagen: Durch Applikation einer HGB von 10^{-4} lx in einem LDW 1:23 h oder durch einen LDW 1:22,5 h ohne HGB lassen sich, so unsere Versuchsergebnisse, bei der untersuchten Schabenart relativ verlässlich stabile Mittelagen provozieren. Nach Einnahme ei-

ner solchen Mittellage könnte die vermeintliche „Neutralphase“ (die negativen Absolutbeträge der PWD von „0“ bis „-180°“) wie bei der Ermittlung einer Phasen-Respons-Kurve mit einem singulären kurzzeitigen Lichtpuls abgetastet und damit auf ihre Lichtsensitivität hin überprüft werden. Sollten in der „Neutralphase“ Abschnitte liegen, die schwache Delay- oder Advance-Effekte ausüben, müssten die so behandelten Tiere mit zumindest leichten Verschiebungen ihrer Mittellagen in voraussagbarer Richtung reagieren.

Das in dieser Arbeit entwickelte Modell, Synchronisationszustände durch Applikation von Zeitgeberperioden mit kurzer Lichtphase zu analysieren, erscheint auch geeignet zu überprüfen, ob die Belichtung unterschiedlich langer Abschnitte der Phasen-Respons-Kurve zu streng integralen Effekten führt (konkret: in welchem Ausmaß durch Applikation von Licht-Dunkel-Wechseln mit längeren Lichtphasen, z.B. 2 oder 3 Stunden, der Mitnahmebereich einer Mittellagen-Synchronisation erweitert wird). Nicht strikt integrale Effekte würden für eine Adaptation des Photorezeptors oder des circadianen Systems gegenüber der Belichtung sprechen.

Die konkrete Planung und Umsetzung entsprechender Experimente muss zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

5 Zusammenfassung

Es wird ein Modell vorgestellt, das die Synchronisation dunkelaktiver Tiere (Schaben; $\tau < T$) durch tageszeitliche Licht-Dunkel-Wechsel mit kurzer Lichtphase (1 h) mittels der Wirkung einer Phasen-Respons-Kurve (PRC) erklärt. Danach beruht die reguläre Synchronisation auf periodenverlängernden Delay-Effekten. Modell und regulärer Synchronisationszustand sind aus der Literatur bekannt. Das Modell erlaubt darüber hinaus theoretische Voraussagen über die Synchronisationswirkung der PRC bei dunkelaktiven

Tieren mit Spontanperioden, die größer als die Zeitgeberperiode sind ($\tau > T$): Eine Synchronisation muss dann über periodenverkürzende Advance-Effekte erfolgen. Der beobachtbare Phasenbezugspunkt (hier: der Beginn der Laufaktivität) sollte dann etwa um $\frac{1}{2}$ verschoben sein, da im Synchronisationszustand der Gleichgewichtsbereich im Advance-Abschnitt der PRC belichtet wird. Dies bedeutet, dass der Beginn der Laufaktivität im Sinne einer „Mittellage“ in die Mitte der langen Dunkelphase fallen sollte.

Spontanperioden von $\tau > T$ wurden bei den dunkelaktiven Versuchstieren auf zwei Wegen erzielt: Durch Applikation einer – gemäß der ASCHOFF-Regel - periodenverlängernden Hintergrundbeleuchtung in der Dunkelphase bzw. durch Applikation einer artifiziell verkürzten Zeitgeberperiode (1:22 h; 1:22,5 h). In beiden Versuchsansätzen konnten entsprechend den Erwartungen des Modells gezielt „Mittellagen“ provoziert werden. Die Mittellagen konnten aufgrund der jeweils vorausgehenden freilaufenden Perioden als Ergebnis einer Advance-Synchronisation abgesichert werden. Damit wurde die Grundfassung des Modells bestätigt.

In seltenen Fällen traten Versuchstiere auf, deren Synchronisationszustände auf schwache Delay- bzw. Advance-Effekte in der vermeintlichen „Neutralphase“ der PRC deuten. Es wird daher eine erweiterte Fassung des Synchronisationsmodelles vorgeschlagen, die eine Wiederholung der sensiblen Abschnitte der PRC am subjektiven Tag annimmt. Es wird eine mögliche biologische Bedeutung der Lichtsensitivität der circadianen Uhr am subjektiven Tag bei dunkelaktiven Tieren diskutiert; es werden kritische Tests zur Überprüfung des erweiterten Modells vorgeschlagen.