

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

In den bisher durchgeführten Versuchen mit verkürzten Tageslängen gab es immer eine - wenn auch z.T. kleine - Gruppe von Versuchstieren, die den Synchronisationszustand einer Mittellage mit einer PWD im Bereich von + 10 bis - 10 h eingenommen hat. Im vorangegangenen Versuch, in dem die Periodenlänge des äußeren Zeitgebers auf T = 22,5 h (LDW 1:21,5 h) verkürzt worden war, bewegten sich viele Tiere bereits am Rande des Mitnahmebereiches ihres circadianen Systems: Die Verkürzung der Zeitgeberperiode wurde mit einem Verlassen der Mittellage beantwortet.

Der Komplementärversuch zum vorangegangenen besteht daher in der Applikation eines Zeitgebers mit T = 23,5 h (LDW 1:22,5 h), dem ein Zeitgeberregime von 1:22 h (T = 23 h) folgt. Nach den einleitenden Testabschnitten (9 Tage LDW 12:12 h (T = 24 h), danach 12 Tage DD) wurde für 45 Tage der LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) appliziert, dann für 46 Tage der LDW 1:22 h (T = 23 h). Die Matrix der Aktogramme wechselt zwischen den beiden Hauptabschnitten des Versuches (T = 23,5 h und T = 23 h). In den Versuch waren 20 Tiere eingesetzt worden, die Aktogramme von 17 Versuchstieren waren auswertbar.

Das Verhalten der 17 auswertbaren Versuchstiere im LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) ist einheitlich: Alle Tiere nehmen eine Mittellage ein. Erst mit der Reduktion der Periodenlänge auf T = 23 h (LDW = 1:22 h) zerfällt diese Phalanx in zwei fast gleich große Untergruppen. Sieben Tiere (Gruppe A) verlassen den Synchronisationszustand der Mittellage und werden mit $> T$ freilaufend aktiv (vgl. Abb. 65). Zehn Tiere

(Gruppe B) behalten eine Mittellage bei und folgen der verkürzten Zeitgeberperiodenlänge T = 23 h (LDW 1:22 h).

In Gruppe A gibt es zwei Versuchstiere, die im LDW 1:22 h (T = 23 h) eine relative Koordination zeigen. Daneben gibt es zwei Versuchstiere, die im DD Spontanperiodenlängen von > 24 h aufweisen ($= 24,08$ bzw. $24,17$ h), und eine Mittellage schon sehr früh im LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) erreichen. Bei diesen beiden Tieren ist eine sprunghafte Veränderung der PWD der Mittellage ausgeprägt (s.u. Abb. 66, Abb. 69).

Die zehn Versuchstiere der Gruppe B sind durch die Einnahme einer Mittellage in beiden LDW-Regimen gekennzeichnet (Abb. 67). Ein Versuchstier dieser Gruppe (Abb. 68) zeigt eine sprunghafte Veränderung seiner Mittellage im LDW 1:22,5 h; beide PWD weichen mit $-2,2$ h bzw. $-6,29$ h so stark (um 8 h bzw. 4,5 h) von den PWD der übrigen Versuchstiere ab, dass sie für die statistische Auswertung nicht berücksichtigt werden (Abb. 69).

Die mittleren PWD der Gruppen A und B unterscheiden sich im LDW 1:22,5 h nicht signifikant voneinander (Tab. 7). Die Stichproben in der Gruppe B waren groß genug, um die PWD im LDW 1:22,5 h mit denen im LDW 1:22 h vergleichen zu können: Die beiden Teilgruppen unterscheiden sich signifikant (U-Test; $< 0,01$; Tab. 7).

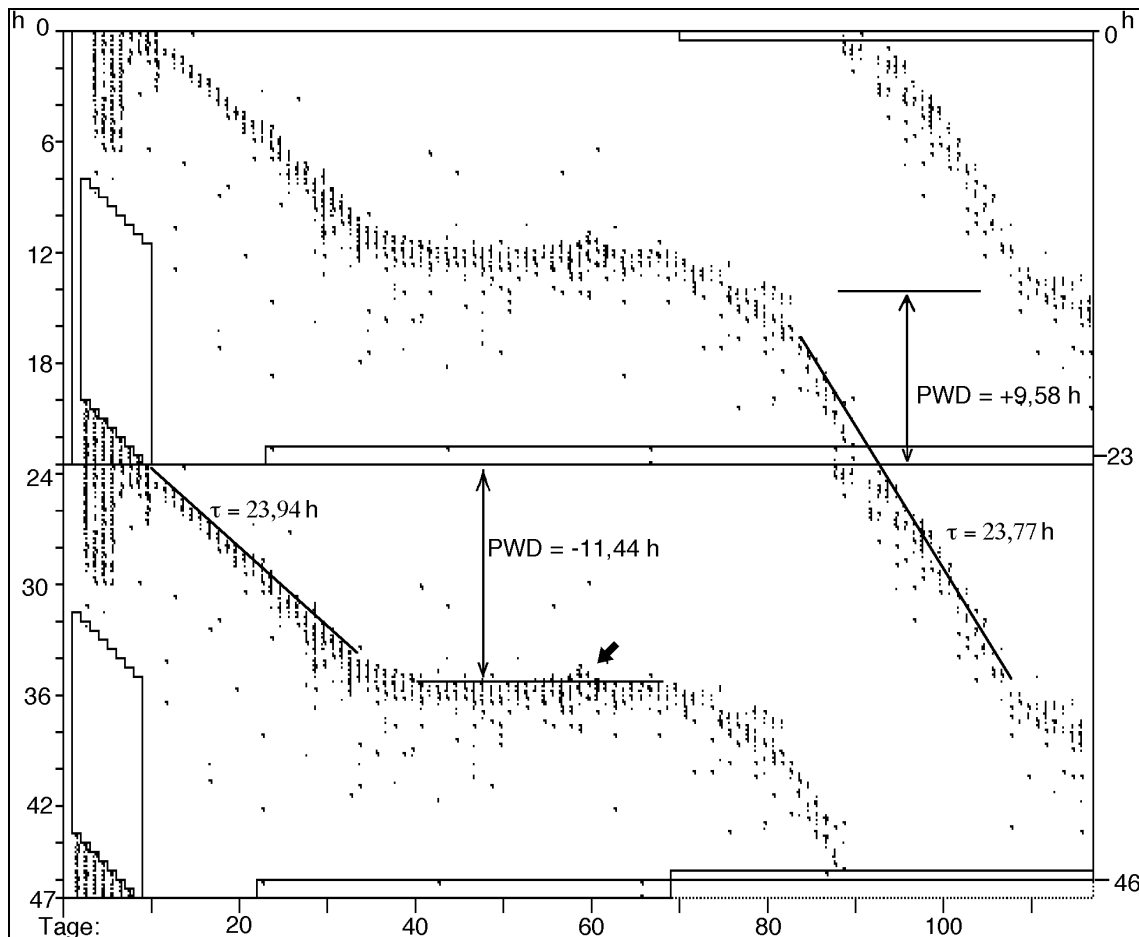


Abb. 65: Aktogramm eines Versuchstieres der Gruppe A. Das Aktogramm steht stellvertretend für die 7 Versuchstiere, die im LDW 1:22,5 h eine Mittellage einnehmen. Bei der Reduktion der Periodenlänge des Zeitgebers auf $T = 23$ h werden sie freilaufend aktiv. Das hier dargestellte Tier zeigt im LDW 1:22 h zweimal eine relative Koordination mit $PWD = +9,6$ h. Bemerkenswert sind an diesem Aktogramm darüber hinaus der "Sprung", der nach 23 Tagen die Mittellage in zwei Abschnitte teilt (\blacktriangleleft ; vgl. Abb.16, 58), sowie der Ansatz zu einer Aufspaltung der Aktivität beim Verlassen der Mittellage, der ebenfalls als relative Koordination gewertet wird. Beachte den Wechsel der Aktogrammmatrix etwa in der Versuchsmitte.

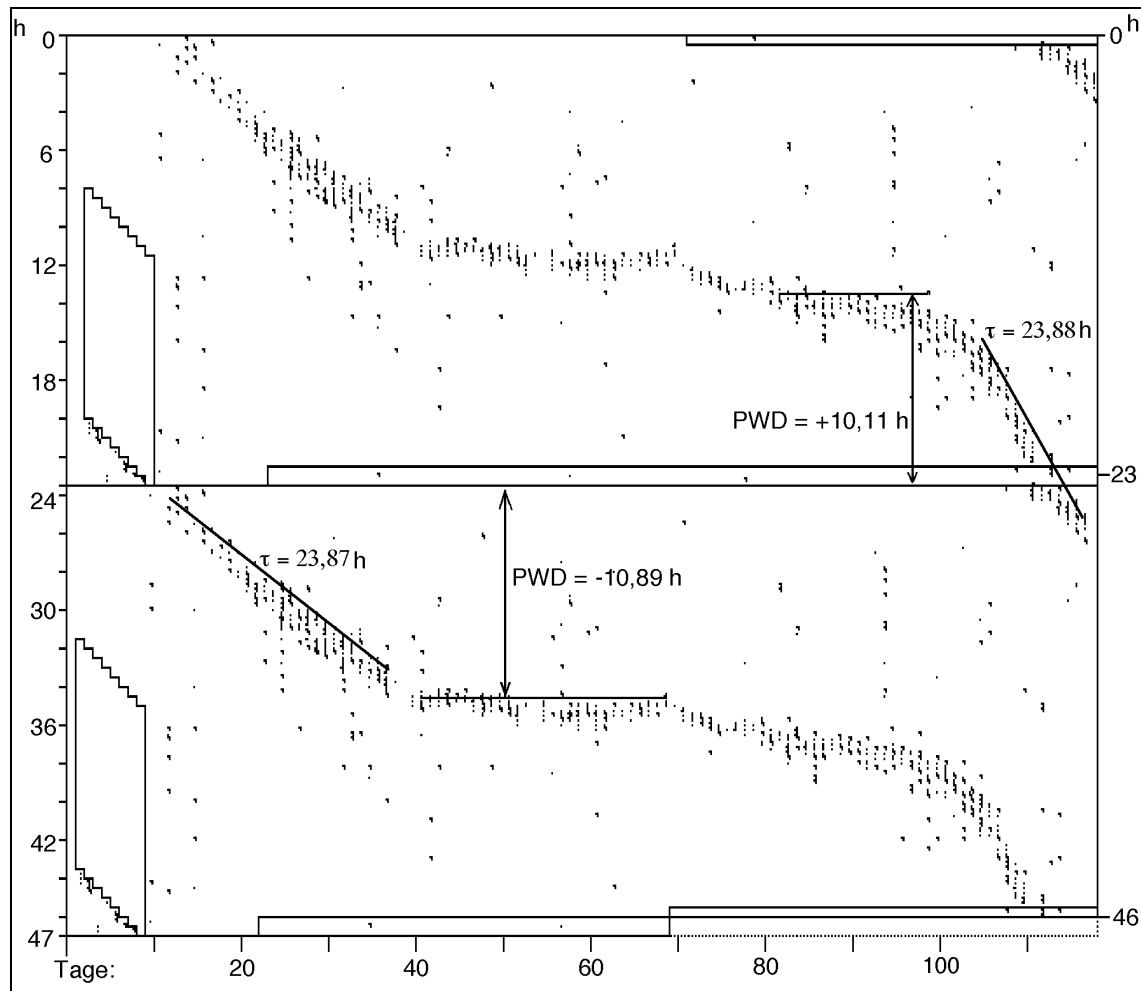


Abb. 67: Aktogramm eines Versuchstieres der Gruppe B. Das Aktogramm steht stellvertretend für die Versuchstiere der Gruppe B ($n=10$), die im LDW 1:22,5 ($T=23,5$ h) und im LDW 1:22 h ($T=23$ h) eine Mittellage einnehmen. Beachte den Wechsel der Aktogrammmatrix etwa in der Versuchsmitte.

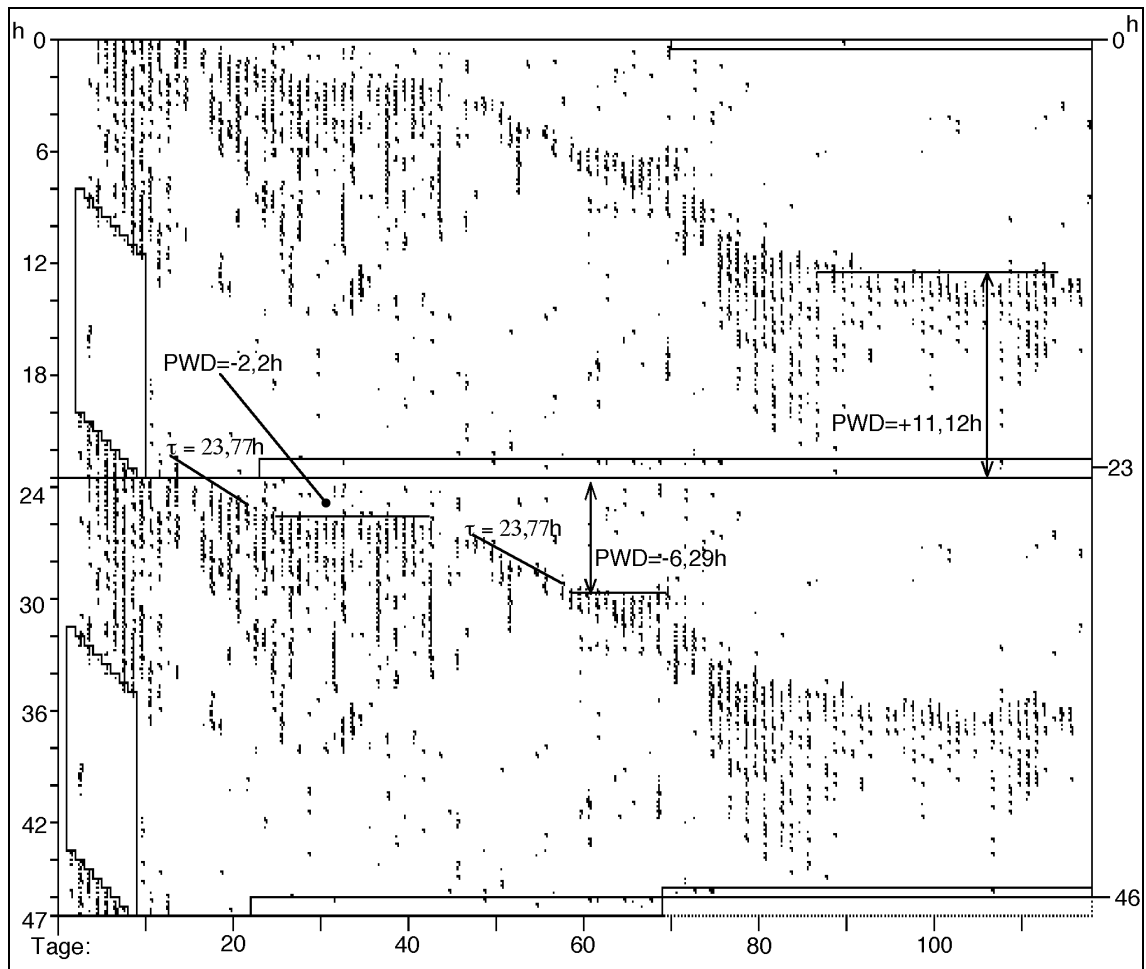


Abb. 68: Aktogramm des Versuchstieres, dessen geringe PWD im LDW 1:22,5 h nicht in der statistischen Auswertung für diesen Versuchsabschnitt berücksichtigt wurden (s. Text). Bei diesem Tier, das aufgrund seiner Mittellagen in beiden LDW der Versuchstier-Gruppe B zugeordnet wurde, gibt es im LDW 1:22,5 h ($T = 23,5$ h) zwei aufeinander folgende Mittellagen mit kleinerer PWD als bei den übrigen Versuchstieren dieser Gruppe. Beachte den Wechsel der Aktogrammmatrix etwa in der Versuchsmitte.

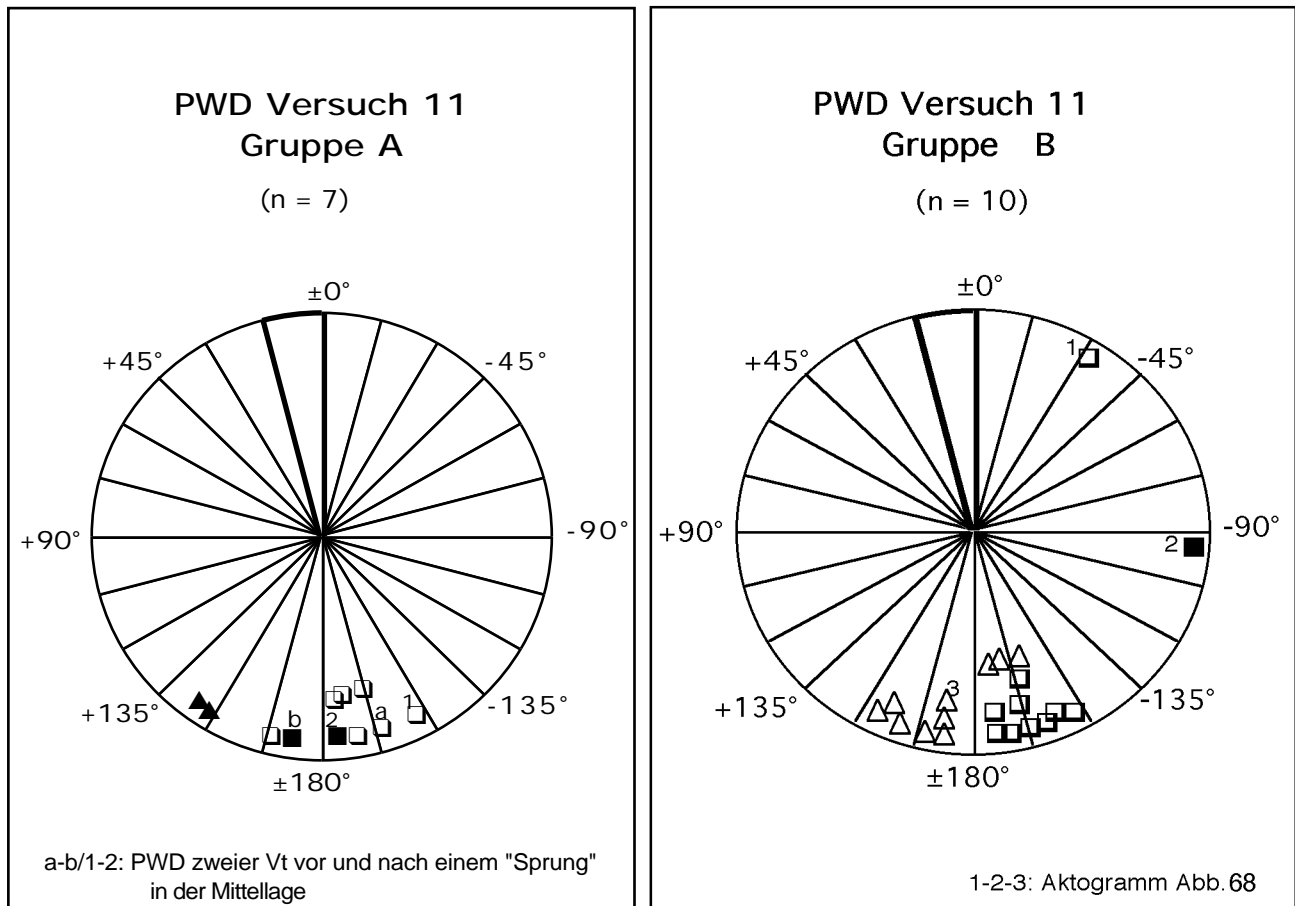


Abb. 69: Übersicht über die PWD der Versuchstiere im Versuch 11. Quadrate stellen PWD der Mittellagen im LDW 1:22,5 h dar (15°-Sektor entspricht 1,02 h), gefüllte Quadrate die PWD nach einem "Sprung" in der Mittellage. Dreiecke stellen PWD der "Synchronisationszustände" im LDW 1:22 h dar (15°-Sektor entspricht 1,04 h), und zwar gefüllte Dreiecke die PWD der relativen Koordination (Gruppe A), offene Dreiecke die PWD der Mittellagen (Gruppe B). Die PWD -2,2 h (-34°: 1) und -6,29 h (-69°: 2) blieben in der statistischen Auswertung der Gruppe B unberücksichtigt. Besprechung im Text.

Tab. 7: Die statistischen Daten zum Vergleich der Versuchstiergruppen A und B in den Versuchsschnitten LDW 1:22,5 h und LDW 1:22 h. Am unteren Rand der Tabelle sind der kritische Wert und die Irrtumswahrscheinlichkeit aus dem Vergleich (U-Test) der Mittellagen der Gruppe B in den beiden LDW-Regimen angeführt.

Versuchstiergruppe	LDW 1:22,5 h (T= 23,5 h)	LDW 1:22 h (T = 23 h)
A	n = 9 (2 Tiere mit Sprung!) PWD = -172,94° (-11,29 h) a = 0,981 $P_{(\text{Rayleigh})} < 0,01$	n = 2 PWD = 148,7° (+ 9,5 h) a = 1,0 $P_{(\text{Rayleigh})} < 0,01$
B	n = 9 PWD = -165,28° (-10,79 h) a = 0,99 $P_{(\text{Rayleigh})} < 0,01$	n = 10 PWD = 173,99° (+ 11,12 h) a = 0,972 $P_{(\text{Rayleigh})} < 0,01$
	U = 11;	< 0,01

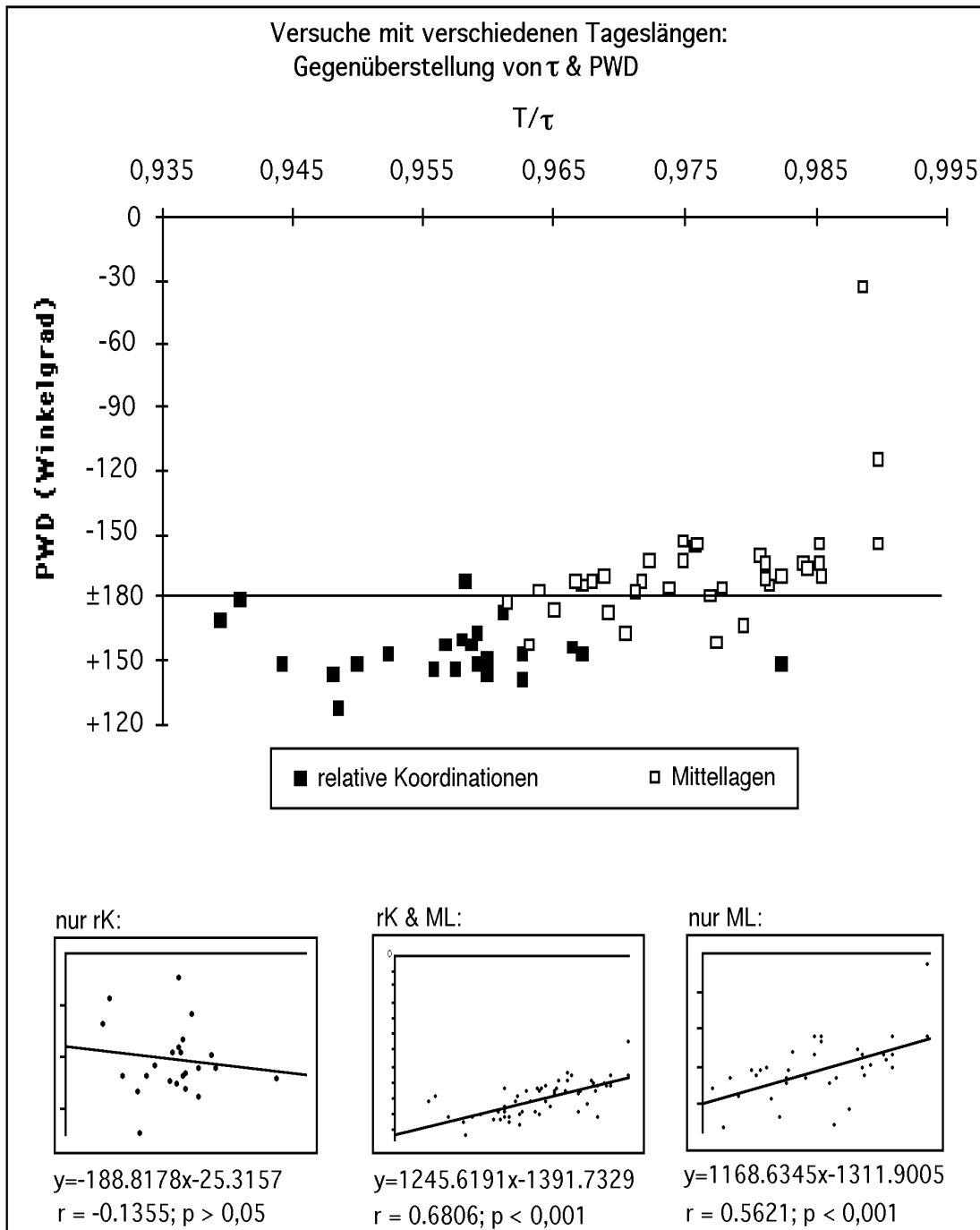


Abb. 70: Übersicht über die PWD eingenommener Synchronisationszustände in Abhängigkeit zur Länge der vorausgegangenen freilaufenden Perioden (τ) in den Versuchen mit Zeitgeberlängen von $T < 24$ h (PWD in Winkelgrad). Zur Normierung der verschiedenen Zeitgeberlängen der Versuche ist in der Abszisse der Quotient T/τ angegeben. Relative Koordinationen weisen schwerpunktmäßig PWD im Bereich von $+150^\circ$ (-210°) auf. Die PWD von Mittellagen liegen bei -170° . Eine Abhängigkeit der PWD vom Quotienten T/τ ist erkennbar und für die einzelnen Teilgruppen in den kleinen Diagrammen dargestellt. Für die Korrelationsberechnungen zum mittleren und rechten Graphen ist der Extremwert des Hauptdiagramms (ML: PWD -30°) unberücksichtigt geblieben.

3.3.5 Übersicht über die Versuche mit Tageslängen < 24 h

Die Ergebnisse dieses Versuchsblockes lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (1) Durch Verkürzung der Periodenlänge T des äußeren Versuchstages, der über eine einstündige Lichtphase als Zeitgeber wirkt, kann die Bedingung $> T$ erfüllt werden, die nach dem Modell essentiell für die Synchronisation in einer Mittellage ist. In einem LDW 1:22,5 h ($T = 23,5$ h) nehmen 90-100 % der Versuchstiere eine Mittellage ein. Bei kurzer Zeitgeberperiode treten häufig auch relative Koordinationen auf.
- (2) Die PWD der Mittellagen liegen im Bereich von -170° ; PWD relativer Koordinationen weisen in der Regel Werte um $+150^\circ$ auf (Abb. 70: -210° ; vgl. Abb. 47). Der Unterschied ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von unter 0,002 signifikant. (Tab. 8). Tiere mit Mittellage, deren Werte von relativ groß sind, weisen geringere Abstände des Aktivitätsbeginns vor dem Zeitgeber-signal "Licht aus" auf (d.h. größere Absolutwerte bei negativem Vorzeichen der PWD; vgl. Abb. 70). Dies entspricht der eingangs postulierten Erwartung (s.o. Kap. 1, Einleitung).
- (3) Es entspricht ebenfalls der Erwartung, dass relative Koordinationen bei Tieren mit - relativ zur Zeitgeberperiode - großer Spontanperiode auftreten (Tab. 8): Der Beschleunigungseffekt, der durch die Belichtung der Advance-Phase der Phasen-Respons-Kurve entsteht, reicht in diesen Fällen nicht aus, um bis auf die Zeitgeberperiode T zu verkürzen (vgl. Diskussion 4.4.5).
- (4) Die vor der Einnahme einer Mittellage registrierten freilaufenden Perioden streuten über den Bereich von 23,3 bis 24,5 h. Eine Abhängigkeit der PWD von der freilaufenden Periode wird erkennbar, wenn die PWD auf den Quotienten $T/$ bezogen wird: Mit wachsendem Quotienten - die beobachteten Werte liegen zwischen 0,935 und 0,995 - verringert sich die negative PWD bzw. wächst sie, wenn sie als positiver Wert ausgedrückt wird. Diese Beziehung erfüllt die in der Einleitung formulierte Erwartung (vgl. auch Diskussion).

Tab. 8: Zusammenstellung der Parameter aus kreisstatistischer Analyse und U-Test der Versuchstiere aus Versuchen mit verschiedenen Tageslängen. Einander gegenübergestellt werden die PWD der beiden Synchronisationszustände "relative Koordinationen" und "Mittellagen". Auch für diese Auswertung ist der Extremwert (s. Abb. 70) unberücksichtigt geblieben. Besprechung im Text.

relative Koordinationen	Mittellagen
n = 24 PWD = $+153,85^\circ$ a = 0,976 $P_{(RAYLEIGH)} << 0,001$	n = 36 PWD = $-169,8^\circ$ a = 0,954 $P_{(RAYLEIGH)} << 0,001$
$U_{Tj} = 44; << 0,002$	
$U_{PWD} = 36,5; << 0,002$	

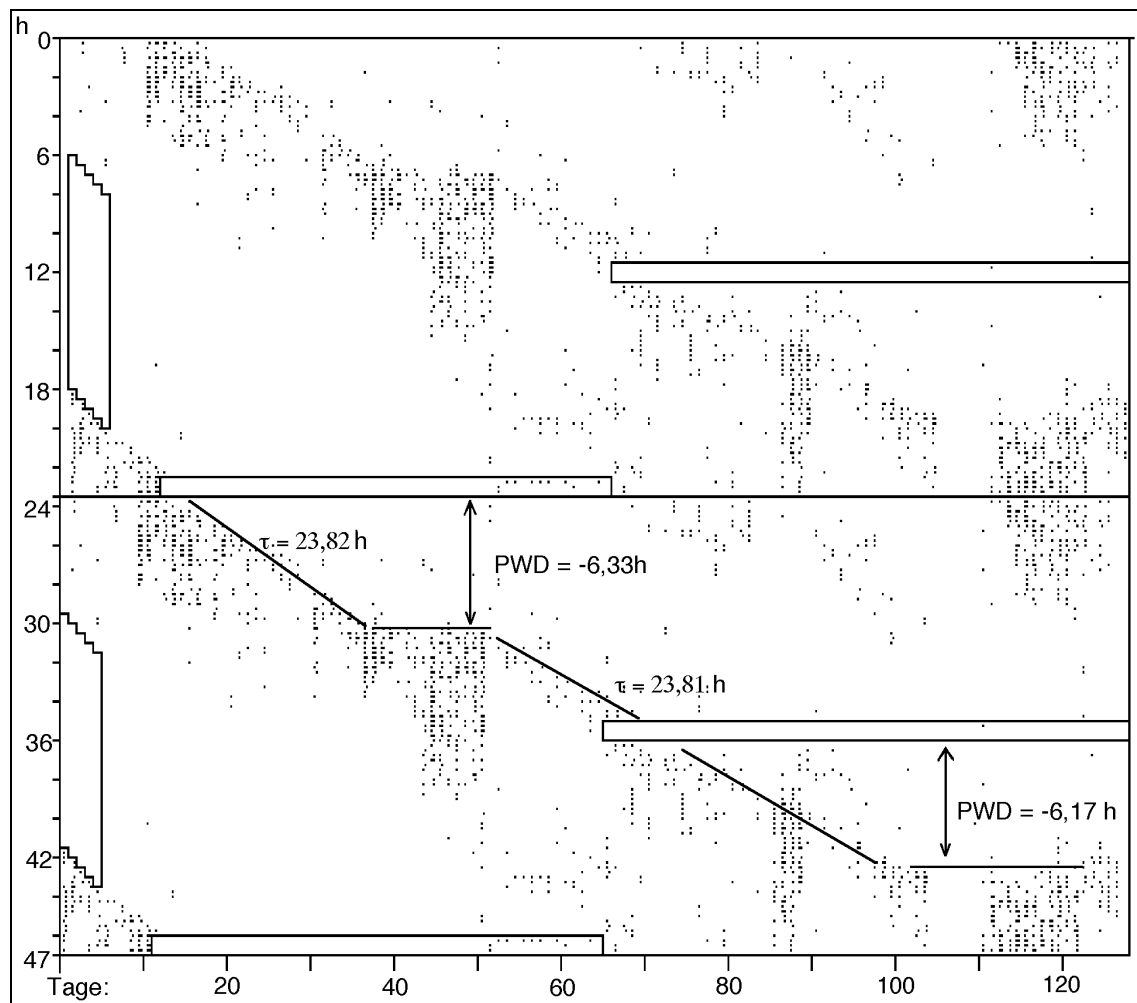


Abb. 71: Aktogramm des Versuchstieres aus Versuch 12, dessen reproduzierbare Mittellagen geringer PWD auf schwache Advance-Effekte in der „Neutralphase“ deuten. Das Tier wird vor und nach der Verschiebung der Lichtphase auf eine PWD von -6,33 h bzw. -6,17 h synchronisiert.

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

Die bisher durchgeführten Versuche haben gezeigt, dass Schaben, deren freilaufende Periode größer als die Periode des Zeitgebers war, eine Mittellage einnahmen. Es wurde jedoch auch in seltenen Fällen beobachtet, dass Tiere, die eine freilaufende Periode aufwiesen, die kleiner war als die Periode des Zeitgebers, auf eine Mittellage synchronisiert wurden (Abb. 16; Abb. 26; Abb. 48). Bei diesen Tieren könnten schwach ausgeprägte Delay-Effekte im Bereich der Neutralphase zu einer Mittellagen-Synchronisation (mit stark eingeschränktem Regulationsbereich) geführt haben (vgl. Einleitung).

Um diese Möglichkeit zu untersuchen, wurde nach den Testabschnitten (6 Tage LDW 12:12 h; 5 Tage DD) für 54 Tage ein 1:22,5 h LDW appliziert, durch den die Tiere verlässlich in einer Mittellage synchronisiert wurden (s.o. Kap. 3.3.4). Danach wurde die Lichtphase in den Bereich verschoben (Verschiebung um 10,75 h), in dem der Aktivitätsbeginn der Mittellagen-Synchronisation zu erwarten war. Bei Tieren, bei denen die Mittellagen-Synchronisation durch einen Delay-Effekt im Bereich der Neutralphase zustande kommt, ist nach der Verschiebung eine Synchronisation auf die PWD "0" zu erwarten.

Von den 19 eingesetzten Versuchstieren konnten 13 Aktogramme ausgewertet werden (die übrigen Tiere wurden zu früh inaktiv). Alle Tiere resynchronisierten über freilaufende Perioden $> 23,5$ h zu einer Mittellage. Bei 12 von 13 Tieren lag die PWD der Mittellage im Bereich von -165° bis $+165^\circ$. Ein Tier wurde auf eine Mittellage mit PWD = $-6,3$ h synchronisiert (Abb. 71); es verließ noch vor Verschiebung der Lichtphase diesen Synchronisationszustand und wurde freilaufend aktiv ($> T$). Nach der Verschiebung der Lichtphase wurde es bei fast derselben PWD ($= -6,17$ h) wieder in einer Mittellage synchronisiert.

Von den 12 Tieren, die vor der Verschiebung der Lichtphase auf größere PWD synchronisiert wurden (-165° bis $+165^\circ$),

waren 6 Tiere (Gruppe A) nach der Verschiebung der Lichtphase für längere Zeit mit $> T$ freilaufend aktiv, bis sie bei ähnlich großer PWD wieder in eine Mittellage einschwenkten, die bis zum Versuchsende bzw. zur Einstellung der Aktivität aufrecht erhalten wurde (Abb. 72).

Sechs Tiere waren nach der Verschiebung der Lichtphase nur kurzfristig freilaufend aktiv (Gruppe B), sie wurden für längere Zeit mit PWD von $-0,8$ bis $-1,6$ h synchronisiert. Davon bleiben zwei Tiere bis zum Versuchsende in dieser Phase, während vier Versuchstiere nach 25 bis 30 Tagen wieder freilaufend aktiv waren ($> T$; Abb. 73.)

In Abb. 74 sind die eingenommenen PWD dargestellt, in Abb. 75 die Veränderungen der Periodenlängen der Tiere im Versuchsablauf.

In der Gruppe A beträgt die mittlere PWD vor der Lichtphasenverschiebung $174,9^\circ$ ($+11,42$ h), nach der Verschiebung $178,5^\circ$ ($+11,65$ h). Die mittlere PWD beträgt in der Gruppe B vor der Lichtphasenverschiebung $-178,5^\circ$, nach der Verschiebung $-18,2^\circ$ (Tab. 9).

Die PWD der Versuchstiere der Gruppe B nach Verschiebung der Lichtphase unterscheiden sich signifikant von den PWD der übrigen Teilgruppen.

Die Versuchsergebnisse deuten aus zwei Gründen nicht auf eine Mittellagen-Synchronisation durch Delay-Effekte in der Neutralphase: (1) Alle Tiere zeigen freilaufende Perioden, die größer sind als die Zeitgeberperiode (vor einer Mittellagen-Synchronisation, z.T. auch im Anschluss daran); (2) zwar treten nach Verschiebung der Lichtphase Mittellagen mit kleiner negativer PWD auf, jedoch sind die PWD deutlich von Null verschieden.

Mittellagen mit kleiner negativer PWD deuten allerdings auf Advance-Effekte in der Neutralphase (vgl. Diskussion).

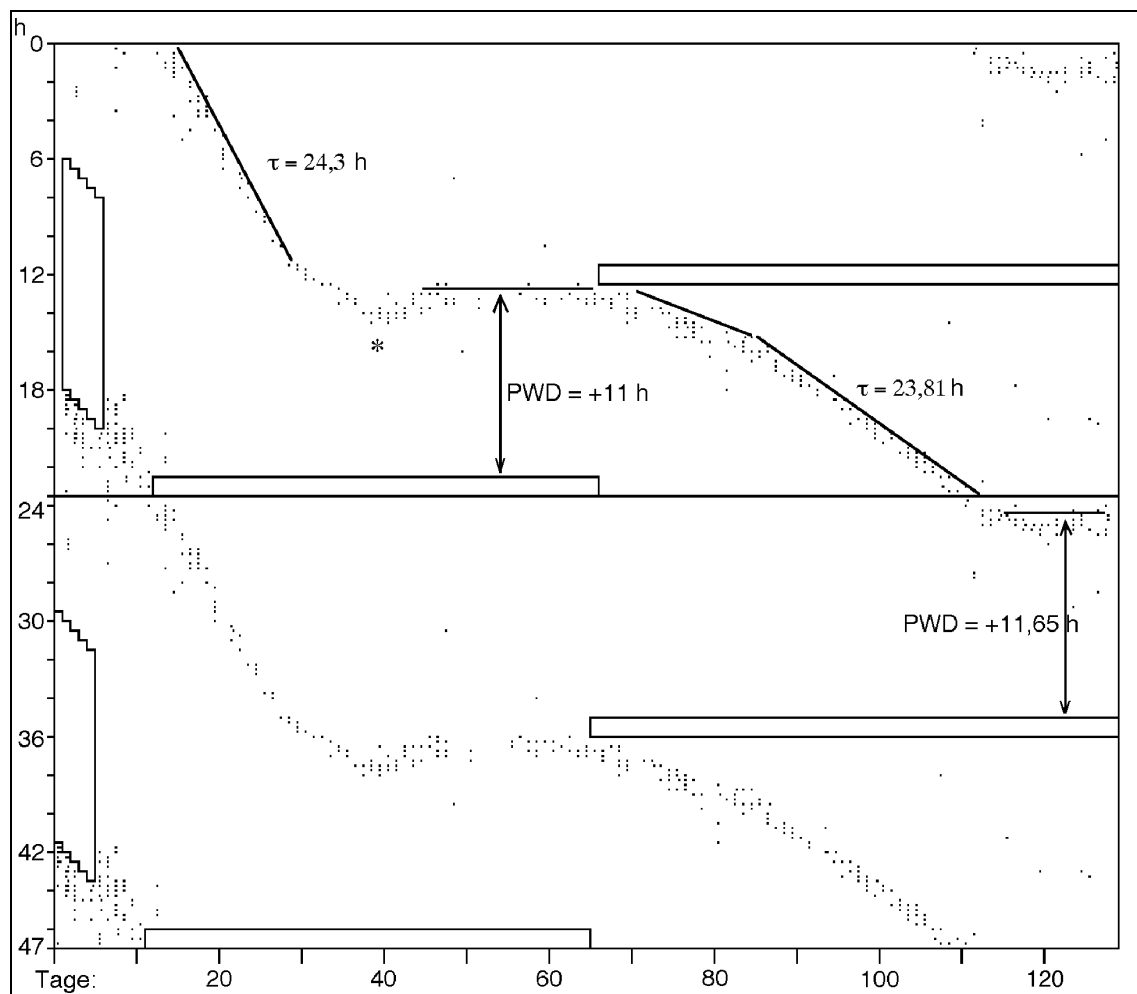


Abb. 72: Aktogramm des Versuchstieres -3-2-B. Das Aktogramm steht stellvertretend für 6 Tiere, die vor und nach der Verschiebung der Lichtphase eine PWD von ± 10 bis ± 11 h einnehmen. An diesem Aktogramm wird als weiteres Charakteristikum das "Hinausschießen" über die eigentliche PWD des Synchronisationszustandes kurz vor dem Einschwenken in die Mittellage deutlich (*).

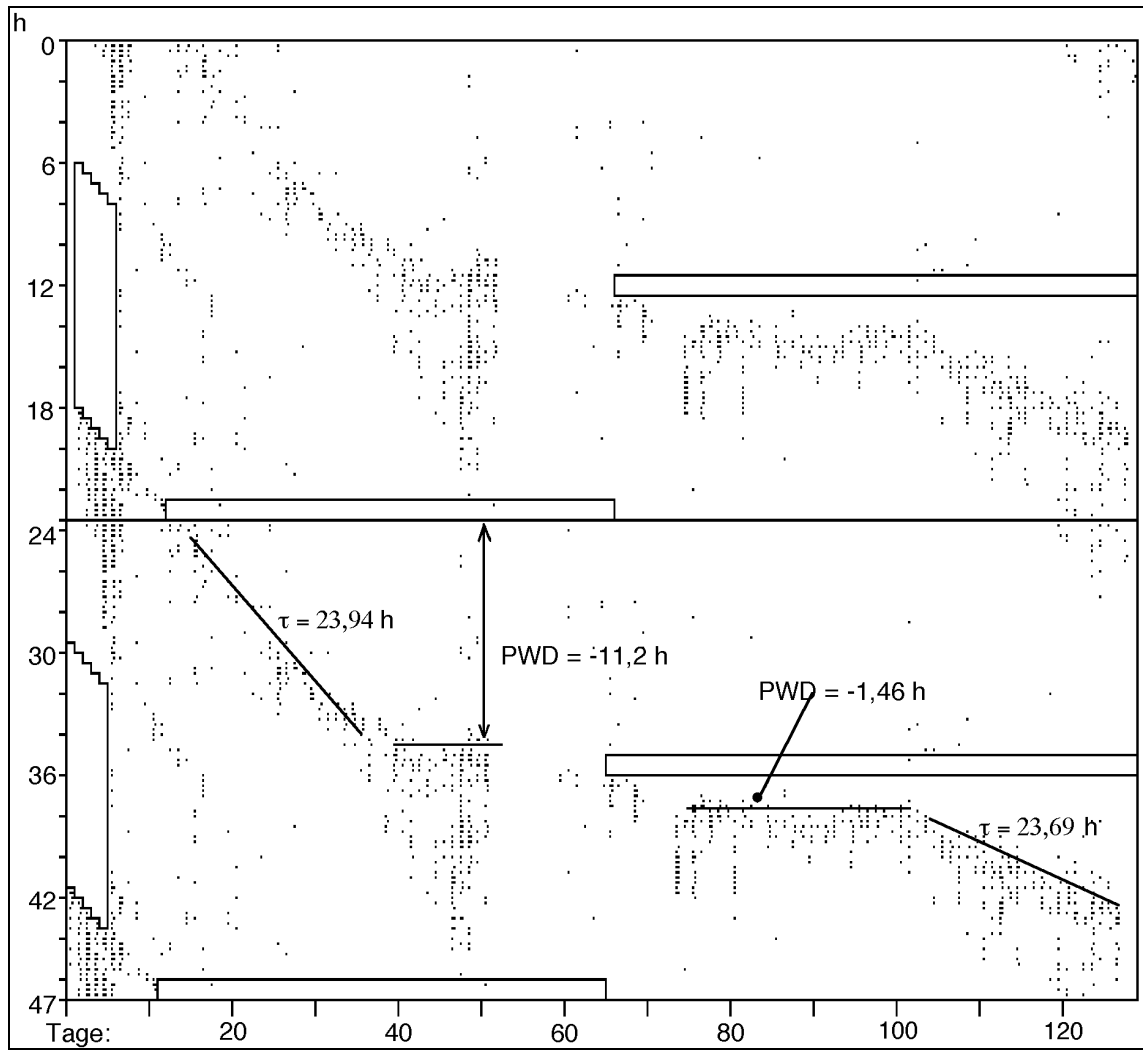


Abb. 73: Aktogramm eines Versuchstieres der Gruppe B. Das Aktogramm steht stellvertretend für 6 Tiere, die vor der Verschiebung der Lichtphase eine PWD von ± 10 bis ± 12 h einnehmen, nach der Verschiebung aber auf $-0,8$ bis $-1,6$ h synchronisiert werden.

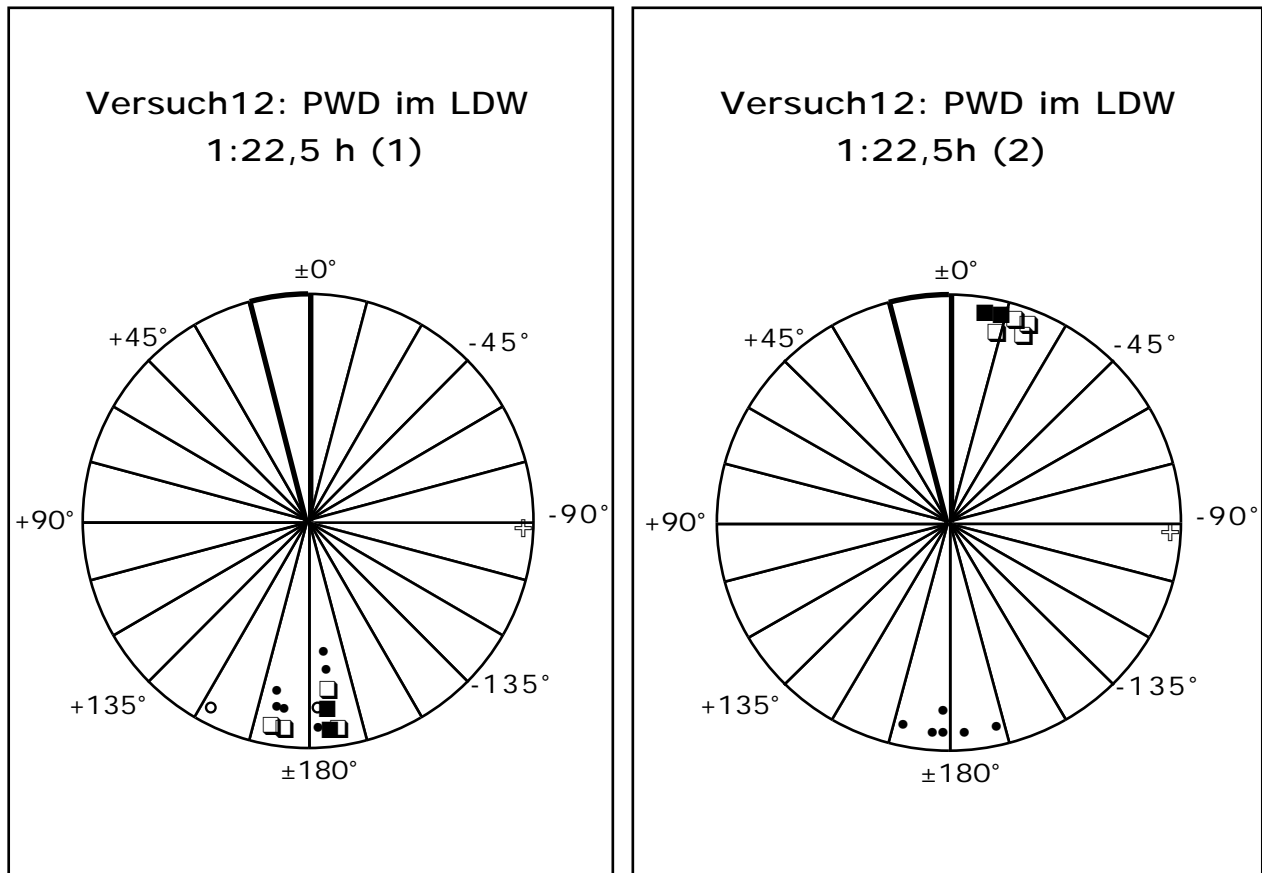


Abb. 74: Gegenüberstellung der PWD vor (1) und nach (2) der Verschiebung der einstündigen Lichtphase um 10,75 h. Quadrate symbolisieren die Versuchstiere, die nach der Verschiebung der Lichtphase eine PWD von -0,8 bis -1,6h einnehmen. Gefüllte Quadrate markieren die 2 Versuchstiere dieser Gruppe, die diese PWD bis zum Versuchsende beibehalten. Offene Kreise markieren 2 Versuchstiere, die nach der Lichtphasenverschiebung freilaufend aktiv sind, aber vor der erneuten Einnahme einer Mittellage ihre registrierbare Aktivität einstellen. Die beiden Dreiecke symbolisieren 2 Versuchstiere, die nach Einnahme einer Mittellage im LDW 1:22,5 h (1) ihre Aktivität einstellen. Das Kreuz symbolisiert das Versuchstier mit der PWD im Bereich von etwa -6 h vor und nach der Lichtphasenverschiebung. Ein 15°-Sektor entspricht 1,02 h.

Tab. 9: Zusammenstellung der statistischen Daten zum Vergleich der Versuchstier-Gruppen A und B in den aufeinanderfolgenden Versuchsabschnitten vor und nach (*) Verschiebung der Lichtphase um 10,75 h. In Gruppe A sind im ersten Abschnitt zwei Versuchstiere berücksichtigt, die dort eine Mittellage einnehmen und nach Verschiebung der Lichtphase freilaufend aktiv werden, vor Einnahme einer neuen Mittellage aber ihre Aktivität einstellen. In den vier zentralen Feldern finden sich die Daten, die sich bei kreisstatistischer Analyse der in Abb. 74 graphisch dargestellten PWD der vier Teilgruppen ergeben. Am äußeren Rand der Tabelle sind die kritischen Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten aus dem jeweils paarweisen Vergleich (U-Test, s.o. Kap. 2.5) dieser Teilgruppen aufgeführt.

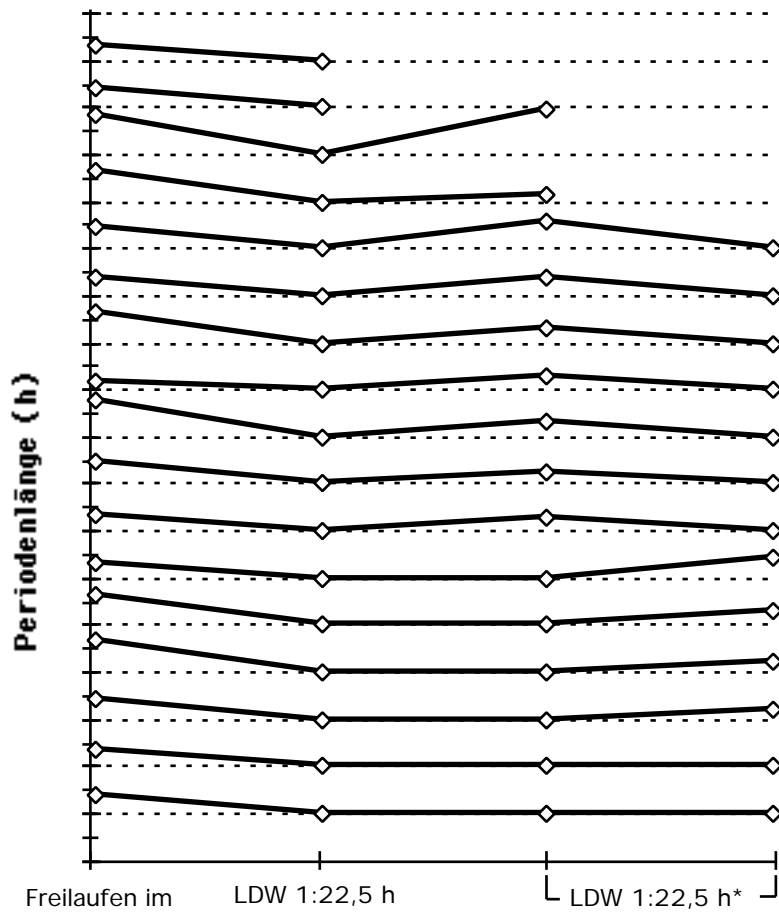
		U = 21,5; >>0,2				
		Versuchstier- gruppe	LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h)	LDW 1:22,5 h* (T = 23,5 h)*		
U = 10,5; > 0,1	A	n = 8 PWD = 174,94° (+ 11,42 h) a = 0,984 ● ; ○ P _(RAYLEIGH) < 0,01	n = 6 PWD = 178,52° (+ 11,65 h) a = 0,993 P _(RAYLEIGH) < 0,01	U = 0 > 0,1		
	B	n = 6 PWD = -178,48° (- 11,65 h) a = 0,992 ■ ; □ P _(RAYLEIGH) < 0,01	n = 6 PWD = -18,2° (- 1,19 h) a = 0,997 P _(RAYLEIGH) < 0,01			
		U = 0; < 0,01				

folgende Seite:

Abb. 75: Übersicht über die Veränderung der Periodenlängen im Verlauf des Versuches 1 Die gebrochenen Linien geben die Zeitgeberperiode von 23,5 h an, Teilstriche geben Abweichungen um jeweils eine halbe Stunde nach oben oder unten an. Das Versuchstier zwischen den Gruppen A und B ist dasjenige, das Synchronisationszustände mit den geringen PWD bei -6 h einnimmt (⊕; vgl. Abb. 74). Im DD liegen die Periodenlängen der Versuchstiere zwischen 23,7 und 24,4 h. Mit Einsetzen des Zeitgebers LDW 1:22,5 h (T = 23,5 h) nehmen alle Versuchstiere eine Mittellage ein (= 23,5 h). Bei Verschiebung der einstündigen Lichtphase spalten sich die Versuchstiere in Gruppen auf: Gruppe A (n=8) wird für längere Zeit freilaufend aktiv (> 23,5 h), davon nehmen 6 Versuchstiere gegen Ende des Versuches nochmals eine Mittellage mit PWD von ± 10 bis ± 12 h ein. Gruppe B mit 6 Versuchstieren synchronisiert auf PWD von -0,8 bis -1,6 h, die von 4 Versuchstieren nach einiger Zeit mit > 23,5 h verlassen werden.

Versuch 12: Veränderung der Periodenlängen

(Symbole wie in Abb. 74)



Vt-Gruppe	Abb.
-----------	------

(A; ○)	--
--------	----

(A; ○)	--
--------	----

A	--
---	----

A	--
---	----

A	--
---	----

A	72
---	----

A	--
---	----

A	--
---	----

+	--
---	----

B	--
---	----

B	--
---	----

B	--
---	----

B	73
---	----

B, ■	--
------	----

B, ■	--
------	----