

**DIE ZEITLICHE ORGANISATION DES
WINTERSCHLAFS BEIM
EUROPÄISCHEN FELDHAMSTER
(*CRICETUS CRICETUS* L.)**

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
des Doktors der Naturwissenschaften
an der Universität Konstanz,
Fakultät für Biologie

vorgelegt von
Thomas Waßmer
Konstanz, 1997

Dissertation, Universität Konstanz

1. Referent: Prof. Dr. Franziska Wollnik

2. Referent: Prof. Dr. Serge Daan

INHALTSVERZEICHNIS

1 ALLGEMEINE EINLEITUNG	1
1.1 Zur Biologie des Europäischen Feldhamsters	1
1.2 Biologische Rhythmen	5
1.2.1 Herkunft biologischer Rhythmen	5
1.2.2 Passives Timing über exogene Stimuli oder aktives Timing durch endogene Rhythmusgeneratoren (Schrittmacher)?.....	6
1.2.3 Evolution und adaptiver Wert endogener Rhythmen	6
1.2.4 Bestandteile der inneren Uhr	8
1.2.5 Tagesrhythmen und das circadiane System	10
1.2.6 Jahresrhythmen (saisonale Rhythmen) und das circannuale System	15
1.3 Zur Biologie der Thermoregulation	17
1.3.1 Das Konzept der Körpertemperatur.....	17
1.3.2 Thermoregulation in der Kälte und Akklimation der Thermoregulation während des Winters.....	20
1.4 Zur Biologie des Winterschlafs	23
1.4.1 Zeitliche Organisation (Timing) des Winterschlafs	26
1.5 Fragestellungen und Zielsetzung	29
2 ALLGEMEINE METHODEN	30
2.1 Herkunft und Haltungsbedingungen der Versuchstiere	30
2.1.1 Herkunft der Versuchstiere.....	30
2.1.2 Haltungsbedingungen in der Laborstudie	31
2.1.3 Haltungsbedingungen der Untersuchungen im Freigehege.....	33
2.2 Senderimplantation	37

2.3 Telemetrieanlage	39
2.3.1 Allgemeiner Aufbau und Funktionsweise der Telemetrieanlagen	39
2.3.2 Sendeanlage	43
2.3.3 Empfangsanlage	47
2.3.4 Prinzip der Temperaturmessung	48
2.3.5 Prinzip der Lokalisierung und der Aktivitätsregistrierung im Freigehege	50
2.4 Datenauswertung	52
2.4.1 Datenerfassung und Aufbereitung.....	52
2.4.2 Statistische Datenauswertung.....	52
3 DAS WINTERSCHLAFMUSTER DES EUROPÄISCHEN FELDHAMSTERS.....	55
3.1 Einleitung	55
3.2 Fragestellung	56
3.3 Ergebnisse und Diskussion	57
3.3.1 Variabilität in der Dauer der Winterschlafschübe	64
3.3.2 Das "test drop" Phänomen.....	68
3.3.3 Individuelle Variabilität in den Winterschlafmustern.....	70
3.4 Schlußfolgerungen	75
4 DIE BEDEUTUNG DER CIRCADIANEN RHYTHMIK IN DER ZEITLICHEN ORGANISATION DES WINTERSCHLAFS	77
4.1 Einleitung	77
4.1.1 Hinweise auf eine metabolische Steuerung des Timings im Winterschlaf	77
4.1.2 Hinweise auf eine Steuerung des Timings im Winterschlaf durch eine biologische Rhythmik.....	79
4.1.3 Einfluß von exogenen Faktoren bzw. <i>Zeitgebern</i> auf das Timing im Winter- schlaf.....	80

4.1.4 Hypothesen zur Steuerung des Timings im Winterschlaf durch eine endogene Rhythmik	81
4.1.5 Fragestellungen	83
4.2 Spezielle Methoden	83
4.2.1 Untersuchungen kontinuierlicher Zeitreihen	84
4.2.2 Haltungsbedingungen	86
4.3 Rhythmizität der Körpertemperatur im gesamten Winterschlaf.....	87
4.4 Rhythmizität der Körpertemperatur in den normothermen Phasen des Winterschlafs	89
4.4.1 Rhythmizität im Licht-Dunkel-Wechsel und unter konstanter Umgebungstemperatur	89
4.4.2 Rhythmizität im Dauerlicht und unter konstanter Umgebungstemperatur	93
4.4.3 Rhythmizität im Freigehege	94
4.4.4 Diskussion und Schlußfolgerungen	99
4.5 Rhythmizität der Körpertemperatur in den hypothermen Phasen des Winterschlafs	103
4.5.1 Untersuchungen des Körpertemperaturverlaufs in den Plateauphasen der Winterschlafschübe	104
4.6 Tagesperiodik diskreter Zeitpunkte in den Winterschlafschüben	111
4.6.1 Einleitung.....	111
4.6.2 Spezielle Methoden.....	113
4.6.3 Tagesperiodik in den Laborstudien unter einem Licht-Dunkel-Wechsel.....	113
4.6.4 Tagesperiodik in den Laborstudien unter Dauerlicht	116
4.6.5 Tagesperiodik in den Freigehegestudien	118
4.6.6 Diskussion	120
4.7 Statistische Analyse von Intervallen innerhalb des Winterschlafmusters.....	130
4.7.1 Einleitung.....	130
4.7.2 Spezielle Methoden.....	130
4.7.3 Überprüfung der statistischen Verfahren durch simulierte Intervalle.....	137

4.7.4 Zusammenhang zwischen den Intervallen in einem Winterschlafmuster	147
4.7.5 Statistische Analyse der Intervalle in den Laborstudien unter einem Licht-Dunkelwechsel.....	149
4.7.6 Statistische Analyse der Intervalle in der Laborstudie unter Dauerlicht.....	154
4.7.7 Statistische Analyse der Intervalle in den Freigehegestudien	160
4.7.8 Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse	168
5 ALLGEMEINE DISKUSSION	175
5.1 Synergie endogener und exogener Faktoren auf das Timing im Winterschlaf.....	175
5.2 Modus der Circadianrhythmik im Winterschlaf	178
5.3 Timing verschiedener Typen der Winterschlafschübe	180
6 ZUSAMMENFASSUNG	182
6.1 Vergleich der Winterschlafmuster unter verschiedenen Haltungsbedingungen.....	183
6.2 Hinweise auf eine Steuerung der zeitlichen Organisation des Winterschlafs durch eine endogene Rhythmik.....	184
6.2.1 Periodik in den normothermen Phasen des Winterschlafs	184
6.2.2 Periodik in den hypothermen Phasen des Winterschlafs.....	185
6.2.3 Tagesperiodik diskreter Zeitpunkte im Winterschlaf	185
6.2.4 Periodik in definierten Intervallen des Winterschlafs	186
6.2.5 Schlußfolgerungen	186
6.3 Unterschiedliche Typen von Winterschlafschüben beim Europäischen Feldhamster.....	187
7 LITERATURVERZEICHNIS.....	189
DANKSAGUNG	211

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1: Verbreitung des Europäischen Feldhamsters in Europa.....	1
Abbildung 2: Portrait des Europäischen Feldhamsters (<i>Cricetus cricetus</i> L.)	2
Abbildung 3: Bimodales Tagesmuster der gemessenen Parameter des Hamsters #27 aus der Freigehegestudie FG2	13
Abbildung 4: Die drei häufigsten Strategien der jahreszeitlichen Akklimation des Stoffwechsels bei Säugetieren	20
Abbildung 5: Haltungsbedingungen in den Laborstudien	32
Abbildung 6: Winterliche Impression vom Freigehege des Lehrstuhls für Verhaltensbiologie	33
Abbildung 7: Aufbau der Hamsterhaltung in den Freigehegestudien.....	34
Abbildung 8: Tagesgang der Umgebungstemperaturen im Freigehege	36
Abbildung 9: Implantierbarer Telemetriesender aus den Freigehegestudien	40
Abbildung 10: Schematischer Aufbau der telemetrischen Anlage in den Labor- studien	41
Abbildung 11: Schematischer Aufbau der Telemetrieanlage im Freigehege	42
Abbildung 12: Schaltplan der Sender in den Laborstudien.....	44
Abbildung 13: Eichkurve eines Senders aus den Freigehegestudien.....	45
Abbildung 14: Schaltplan der Telemetriesender in den Freigehegestudien	46
Abbildung 15: Blockschema des im Labor verwendeten Überlagerungs- Empfängers.....	48
Abbildung 16: Prinzip der Temperatur- und Aktivitätsmessung	49
Abbildung 17: Mittelung der Temperaturmessungen in Labor und Freigehege ..	50
Abbildung 18: Definition der Phasen eines einzelnen Winterschlafschubes	54
Abbildung 19: Winterschlafmuster der drei Feldhamster in der Laborstudie LD1	58
Abbildung 20: Winterschlafmuster der vier Feldhamster in der Laborstudie LD2	59
Abbildung 21: Winterschlafmuster der drei Feldhamster in der Laborstudie LL1	60

Abbildung 22: Winterschlafmuster der sechs Feldhamstern in der Freigehegestudie FG1 aus dem Winter 1994/95	61
Abbildung 23: Winterschlafmuster der ersten sechs Feldhamster (Hamster #17-22) der Freigehegeuntersuchung FG2 aus dem Winter 1995/96	62
Abbildung 24: Winterschlafmuster der zweiten sechs Feldhamster (Hamster #23-28) der Freigehegeuntersuchung FG2 aus dem Winter 1995/96	63
Abbildung 25: Verteilung der 624 in allen Versuchsteilen registrierten Winterschlafschübe (WS) auf drei unterschiedenen Typen	64
Abbildung 26: Verteilung der Dauer von Winterschlafschüben (WS-Dauer) in Relation zu den während dieser WS gemessenen minimalen Körpertemperaturen (T_m)	65
Abbildung 27: Durchschnittliche Dauer der Winterschlafschübe (WS-Dauer) und mittlere Umgebungstemperaturen (T_a) in den Versuchsmonaten	66
Abbildung 28: Saisonale Veränderung des Körpergewichts der Hamster aus der Freigehegestudie FG2	73
Abbildung 29: Die drei wichtigsten Hypothesen zur Steuerung des Winterschlafmusters durch das circadiane System	82
Abbildung 30: Test des Chi-Quadrat-Periodogramms für Registrierungen einer normothermen Körpertemperatur	85
Abbildung 31: Periodogramm des gesamten Winterschlafmusters von Hamster #17 aus der Freigehegestudie FG2	88
Abbildung 32: Test auf Periodizität des Körpertemperaturverlaufs in Normothermie eines Hamsters aus der Laborstudie unter einem Licht-Dunkelwechsel	91
Abbildung 33: Test auf Periodizität des Körpertemperaturverlaufs in Normothermie eines Hamsters aus der Laborstudie unter Dauerlicht	93
Abbildung 34: Test auf Periodizität des Körpertemperaturverlaufs in Normothermie eines Hamsters aus der Freilandstudie FG2	95
Abbildung 35: Stabilität des Körpertemperaturmusters in kurzen ZSN	98

Abbildung 36: Fluktuationen und Oszillationen der Körpertemperatur (T_b) und der Umgebungstemperatur (T_a) in den Laborstudien	105
Abbildung 37: Fluktuationen und Oszillationen der Körpertemperatur (T_b) und der Umgebungstemperatur (T_a) in den Freigehegestudien	107
Abbildung 38: Ultradiane Oszillationen in den Plateaus von langen Winter- schlafschüben (LWS) von Hamster #12/21 aus der Frei- gehegestudie FG2	108
Abbildung 39: Polardiagramme der Eintrittszeiten in und Austrittszeiten aus Winterschlafschüben (WS) in den Versuchsteilen LD1 und LD2	114
Abbildung 40: Timing von "test drops" zu Beginn des Winterschlafs in einer der Laborstudien unter einem standardisierten Licht-Dunkel- wechsel (LD2)	115
Abbildung 41: Polardiagramme der Eintrittszeiten in und Austrittszeiten aus Winterschlafschüben (WS) im Versuchsteil LL	117
Abbildung 42: Polardiagramme der Eintrittszeiten in und Austrittszeiten aus Winterschlafschüben (WS) in den Freigehegestudien	119
Abbildung 43: Verteilung der Eintrittszeiten in LWS des Hamsters #19 in der Freigehegestudie FG2 relativ zum Licht-Dunkelwechsel und zur Umgebungstemperatur an der Erdoberfläche	126
Abbildung 44: Häufigkeitsverteilungen, Autokorrelationen und Dichte- spektren der simulierten Intervalle	138
Abbildung 45: Resultate der multiplen Kreistatistik für simulierte Daten- sätze mit Intervallen von Modulo 24 bzw. Modulo 22 und Modulo 26 h	140
Abbildung 46: Test der statistischen Methoden durch Intervalle mit einer simulierten Tagesperiodik und einem Rauschpegel	142
Abbildung 47: Test der statistischen Methoden durch unimodale und zufällige Intervalle	145
Abbildung 48: Periodik simulierter und resultierender Intervalle im Winter- schlafmusters	148

Abbildung 49: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #7 aus dem Versuchsteil LD2.....	150
Abbildung 50: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in und der Austritte aus allen Typen von Winterschlafschüben bzw. langen Winterschlafschüben von Hamster #7 aus dem Versuchsteil LD2.....	153
Abbildung 51: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #9 aus dem Versuchsteil LL1	157
Abbildung 52: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in und der Austritte aus allen Typen von Winterschlafschüben bzw. langen Winterschlafschüben von Hamster #9 aus dem Versuchsteil LL1	159
Abbildung 53: Winterschlafmuster und Aufenthaltszeiten außerhalb des Baus von Hamster #17 aus der Freigehegestudie FG2.....	160
Abbildung 54: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #17 aus dem Versuchsteil FG2	162
Abbildung 55: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in und der Austritte aus allen Typen von Winterschlafschüben (WS-Typen) von Hamster #17 aus dem Versuchsteil FG2.....	164
Abbildung 56: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #19 aus dem Versuchsteil FG2	166
Abbildung 57: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in bzw. Austritte aus Winterschlafschüben von Hamster #19 aus dem Versuchsteil FG2	167
Abbildung 58: Tageszeitliche Position der Eintritte in Winterschlafschübe relativ zum homothermen Tagesrhythmus der Körpertemperatur.....	180

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 1: Aufstellung der Untersuchungsteile	30
Tabelle 2: Die wichtigsten technischen Daten der Telemetriesender	47
Tabelle 3: Anzahl der Registrierungen in den einzelnen Teilstudien.....	57
Tabelle 4: Anzahl der drei unterschiedenen Typen von Winterschlaf- schüben bei den einzelnen Hamstern der Versuchsteile	67
Tabelle 5: Typen von Winterschlafmustern in den Untersuchungsteilen.....	71
Tabelle 6: Literaturübersicht zur Tagesperiodik der Eintrittszeiten in bzw. Austrittszeiten aus WS unter verschiedenen Haltungs- bedingungen.....	112
Tabelle 7: Untersuchte Zeitpunkte und Intervalle des Hamsters #17 aus der Teilstudie FG2.....	132
Tabelle 8: Ergebnisse der statistischen Analysen der Intervalle.....	169

VERZEICHNIS DER VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN

τ	endogene Spontanperiode bzw. freilaufende Periode
CR	Circadiane R hythmik
CRA	Circadiane R hythmik der Aktivität
CRT	Circadiane R hythmik der Körpertemperatur
CSD	zirkuläre Standardabweichung ("circular standard d evelopment")
CT	Circadiane Zeit ("circadian t ime")
DD	D auer d unkel
FG	F reigehege
HTE	H amster- T elemetriedaten- E rfassung
KFWS	kurze und f latte W interschlafschübe
KWS	kurze W interschlafschübe
LD	L icht- D unkelwechsel
LL	Dauerlicht
LWS	lange W interschlafschübe
MEZ	M itteeuropäische Z eit
MWW	M ardia- W atson- W heeler Test
PC	" p ersonal c omputer"
POA	("preoptic a rea")
POAH	p räoptisches Kerngebiet und a nteriorer H ypothalamus
PRC	Pasen-Respons-Kurve ("phase r esponse c urve")
PVC	P olyvinylchlorid
r	Länge des Mittelvektors in der Kreisstatistik
SCN	Nucleus suprachiasmaticus ("suprachiasmatic n ucleus")
SD	Standardabweichung ("standard d evelopment")
T_a	Umgebungstemperatur (" a mbient t emperature")
T_b	Körpertemperatur (" b ody t emperature")
TFA	T ierforschungsanlage
T_m	m inimale Körpertemperatur
T_s	Umgebungstemperatur im Erdboden ("soil t emperature")

T_{sf}	Umgebungstemperatur an der Erdoberfläche ("surface temperature")
WS	Winterschlafschub
ZSN:	normotherme Phasen zwischen den Winterschlafschüben (Zwischenschub-Normothermie)

alle Abkürzungen beziehen sich sowohl auf den Nominativ Singular und Plural sowie auf alle Deklinationsformen.

1 ALLGEMEINE EINLEITUNG

1.1 Zur Biologie des Europäischen Feldhamsters

Das Vorkommen des Europäischen Feldhamsters erstreckt sich über die gesamte gemäßigte Westpaläarktis (44 - 59 °N und 5-95 °E), wo er vor allem in offener Landschaft unter 400 m Meereshöhe auf Löß- und Lehmböden anzutreffen ist. In Mitteleuropa, am Westrand seines Vorkommens, verliert sich das zonale Verbreitungsgebiet in viele inselartige Kleinpopulationen (Abbildung 1).

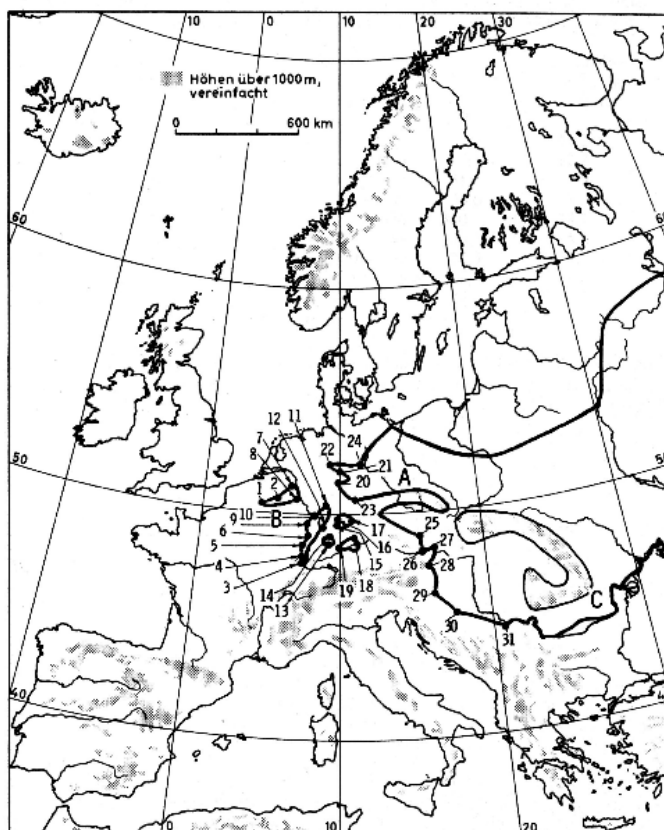


Abbildung 1: Verbreitung des Europäischen Feldhamsters in Europa

Das Vorkommen des Europäischen Feldhamsters ist auf einen schmalen Gürtel zwischen 44 und 59°N und 5 und 95°E im gemäßigten westlichen Teil des Eurasischen Doppelkontinents beschränkt. Nach Europa reicht dieses zonale Vorkommen bis Hannover (22), Saalfeld (23), Niederfladnitz (Österreich, 25), Prigglitz (Österreich, 28) und Vinica (Kroatien, 29). Noch weiter nach Westen kommt der Hamster in sehr stark zerstückelten Kleinarealen in Belgien, Holland, Frankreich und Deutschland vor: Die mit [] zusammengefaßten Fundorte bilden höchstwahrscheinlich ein gemeinsames Kleinareal: [(1) Court St. Etienne zwischen Brüssel und Namur (Belgien); (2) Roermond bei Maastrich (Holland); (7) Düsseldorf; (8) Bonn]; [(10) Mainz, (12) Heidelberg; (5) Straßburg (Frankreich); (3) Mulhouse (Frankreich; nahe Basel, Schweiz)]; [(13) Stuttgart; (14) Heilbronn]; [(15) Bad Mergentheim]; [(19) Ulm]. Unterarten: A (Nominatform: *Cricetus cricetus* L., 1758); B (*C.c. canescens* Nehring, 1899); C (*C.c. nehringi* Matschie, 1901). Abbildung aus Niethammer (1982).

Obwohl Linné 1758 den Eurasischen Hamster als den gewöhnlichen Hamster (*Cricetus cricetus*) beschrieben hat und er diesen Namen auch im Englischen (common hamster) und

Französischen (le hamster commun) trägt, sollte er besser als Feldhamster bezeichnet werden, um ihn von dem bekannteren Goldhamster (*Mesocricetus auratus*, Waterhouse 1839) abzugrenzen. Mit einer Kopf-Rumpflänge von mindestens 180 mm und einem Gewicht von über 160 g (Niethammer 1982) ist der Feldhamster der größte europäische Wühler (Familie Cricetidae: Hamster, Wühl- und Rennmäuse, Nowak 1991). Er zeichnet sich durch eine lebhaft gefärbte Fellfärbung mit einem schwarzen Bauch, weißlichen Flecken an Wangen, Kehle und Vorderflanke und einem gelblich-braunen Rücken aus (Abbildung 2).



Abbildung 2: Portrait des Europäischen Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.)

Der Europäische Feldhamster ist mit einer Kopf-Rumpflänge von 200-270 mm und seinem kurzen Stummelschwanz (50-70 mm) der größte einheimische Wühler (Familie Cricetidae: Hamster, Wühl- und Rennmäuse).

Ein besonderes Charakteristikum aller Hamster sind die Backentaschen mit denen sie Futter in ihre Erdbauten eintragen. Die Nahrung des Feldhamsters besteht überwiegend aus grünen Pflanzenteilen, Samen und Knollen, aber auch Kleintieren wie Käfern, Regenwürmern, Schnecken und Mäusen (Nechay et al. 1977).

Ein stark ausgeprägter Größendimorphismus bei ansonsten gleichem Habitus unterscheidet die Geschlechter beim Feldhamster. Die Männchen sind mit durchschnittlich 247 mm Kopf-Rumpf-Länge ca. 11 % größer, und mit 385 g Körpergewicht im Durchschnitt 24 % schwerer als die Weibchen (Niethammer 1982). Der Größenunterschied steht im Einklang mit dem polygynen Fortpflanzungssystem (Eibl-Eibesfeldt 1953), bei dem die Männchen große Streifgebiete besitzen, in denen sich die Wohngebiete mehrerer Weibchen befinden können (Weinhold, U.; persönliche Mitteilung). Der Feldhamster lebt solitär; nur zur Fortpflanzung duldet er Artgenossen in seiner Nähe. In Mitteleuropa dauert die Fortpflanzungsperiode von April bis August. Die Weibchen können bereits im Alter von 2,5 Monaten geschlechtsreif werden (Nechay et al. 1977) und weisen einen Östruszyklus von ca. vier Tagen auf (Klausmann & Wollnik 1994). Die Tragzeit beträgt 15,5 - 21 Tage (Petzsch 1952, Nechay et al. 1977) bei einer Wurfgröße von 3 - 15 Jungen (Vohralík 1974). Die Jungen werden mit 21 - 30 Tagen entwöhnt (Eibl-Eibesfeldt 1953, Nechay et al. 1977), so daß es je nach Witterung zu zwei bis vier Würfen pro Jahr kommen kann (Petzsch 1936, Nechay et al. 1977). Die Lebenserwartung eines Feldhamsters liegt bei maximal 4 Jahren (Klevezal & Kleinenberg 1969, Vohralík 1975).

Durch die hohe Fortpflanzungsleistung des Feldhamsters (bis zu 30 Junge pro Jahr und Hamsterpaar, Niethammer 1982) kam es früher zu explosionsartigen Massenvermehrungen (Gradationen), in denen der Hamster zu einem erheblichen Nahrungskonkurrenten des Menschen werden konnte und erbittert bekämpft wurde. Heute ist er überall in Deutschland stark gefährdet und in die „Rote Liste“ der gefährdeten Tierarten aufgenommen worden (Gefährdungsklasse 2, Nowak 1994). Höchstwahrscheinlich geht der rapide Rückgang der Feldhamsterpopulationen (in der letzten Ausgabe der "Roten Liste" war er nur als "gefährdet" (Klasse 3) eingestuft worden, Blab et al. 1984) vor allem auf moderne Bewirtschaftungsformen in der Landwirtschaft, wie das frühzeitige Umbrechen der Getreidefelder und die Aufgabe von Winterkulturen zurück, die es den Tieren unmöglich machen, ausreichend Wintervorräte einzutragen (Wendt 1991).

Spätestens im Verlauf des Oktobers setzt der Winterschlaf des Feldhamsters ein. Zunächst verschwinden die adulten Männchen in ihren Bauten, die sie mit einem dicken Erdpfropf verschließen. Etwas später beziehen die adulten Weibchen und zuletzt die juvenilen Tiere ihren Winterbau (Ruzic 1976). Bei genügender Bevorratung verlassen die Tiere ihren Bau erst wieder ab der zweiten Märzdekade, wenn die Mitteltemperaturen 5 °C übersteigen (Kayser 1975).

Außerhalb seines Baues ist der Feldhamster überwiegend crepuscular (dämmerungsaktiv), mit dem Hauptmaximum der lokomotorischen Aktivität kurz nach Sonnenuntergang und einem zweiten Maximum kurz nach Sonnenaufgang (vergleiche Abbildung 3). Je nach Jahreszeit, Deckungsgrad der Vegetation und Populationsdichte kann der Feldhamster aber auch polyphasisch werden, wobei ein wesentlicher Teil der Gesamtaktivität über Tag auftreten kann (Wendt 1989, Wendt 1990, Wollnik et al. 1991). Über seinen Aktionsraum gibt es nur unzuverlässige Schätzungen, die zwischen 750 - 1000 m² liegen (Hamar et al. 1963). Daneben konnten einzelne Wegstrecken von bis zu 700 m vom Bau entfernt nachgewiesen werden (Grulich 1978). Die meiste Zeit des Tages verbringt der Feldhamster in weit verzweigten, oft mehrere Meter langen Gangsystemen mit Wohn- und Vorratskammern (Eisentraut 1928).

1.2 Biologische Rhythmen

1.2.1 Herkunft biologischer Rhythmen

Die Habitate der Lebewesen bestehen nicht nur aus räumlichen Dimensionen, sondern werden auch von verschiedenen Zeitstrukturen gebildet. Im Gegensatz zu den meist linearen Eigenschaften der Lebensräume sind die zeitlichen Strukturen der Umwelt vielfach zirkulär, das heißt sie haben kein Anfang oder Ende. Einzelne Phasen einer zirkulären Skala folgen zwar einer klaren Sequenz, finden aber wieder zurück in ihren Anfang, worauf sich ein neuer Zyklus anschließt. Die Schrittmacher dieser Kreisprozesse sind die Bewegungen der Gestirne: Galaxien, Sterne und Planeten bewegen sich auf Kreisen oder Ellipsen um Massezentren. Die Entfernung des jeweiligen Himmelskörpers zum Massezentrum und das Massenverhältniss beider Teile definiert den Zeitraum eines Zyklus. Während die Bewegung der Sonne um das galaktische Zentrum für die Lebewesen der Erde keine Rolle spielt, sind die Zyklusdauer eines Erdumlaufes um die Sonne (1 Jahr: annualer Zyklus), eines Mondumlaufes um die Erde (\approx 1 Monat: lunarer Zyklus) und einer Rotationsbewegung der Erde um sich selbst (1 Tag: dianer oder diurnaler Zyklus) wichtige Zeitgeber, die das Habitat einer Art entscheidend strukturieren.

Alle Lebewesen zeigen Anpassungen an die geophysikalischen Zyklen, die ihre Habitate zeitlich strukturieren. Bestimmte Phänomene weisen ein Timing (zeitliche Abstimmung, zeitliche Organisation) auf, d.h. sie finden nur zu bestimmten Zeiten der Umwelt, z.B. einer definierten Tages- oder Jahreszeit statt, da sie nur dann sinnvoll sind. So benötigt *Drosophila* für das Schlüpfen der Imagines eine hohe Luftfeuchtigkeit, wie sie nur am frühen Morgen vorherrscht (Quinn 1969). Schafe verpaaren sich im Herbst, so daß die Geburt der Lämmer in das Frühjahr fällt, wenn es genügend Nahrung für die säugenden Mutterschafe gibt (Karsch 1980). Der Europäische Feldhamster hat für die Überdauerung des Winters einen Futterbedarf von mindestens 1,5 kg Getreide, die er daher schon im Spätsommer in seinen Bau einträgt, bevor die Nahrungsgrundlagen versiegen (Wendt 1991). Um die adäquate Verhaltensweise zur richtigen Zeit auszuführen, verfügen alle Lebensformen über Dispositionen zur Erkennung der Zeitstrukturen ihres Habitats und zur Synchronisation mit diesen.

Das Spektrum biologischer Rhythmen reicht von hochfrequenten Oszillationen wie der Feuerungsrate von Nervenzellen im Bereich von Millisekunden bis zu mehrjährigen Populations-, bzw. Blütezyklen (Engelmann 1988).

1.2.2 Passives Timing über exogene Stimuli oder aktives Timing durch endogene Rhythmusgeneratoren (Schrittmacher)?

Lange Zeit glaubte man, daß die Lebewesen den physikalischen Zyklen in der rein passiven Form einer Reiz-Reaktionskette folgen: die Oszillationen von Umwelteigenschaften wie der Tag-, bzw. Nachtlänge, der Luftfeuchtigkeit und der Umgebungstemperatur (T_a), zwingen den Aktivitäten der Lebewesen einen analogen Rhythmus auf. Erst Laborexperimente, in denen viele Mikroorganismen, Pflanzen- und Tierarten unter konstanten Umweltbedingungen gehalten wurden, belegten die Universalität von „inneren Uhren“ oder endogenen Oszillatoren, da sich trotz dem Fehlen äußerer Zeitstrukturen eine zeitliche Organisation der Aktivitäten zeigte (z.B. Pfeffer 1915, Bünning 1935, Hastings & Sweeney 1958, Pittendrigh 1960, Sulzman et al. 1978, Mori et al. 1996). Da die Perioden der endogenen Rhythmen minimal von den entsprechenden Umweltzyklen abweichen, bezeichnet man sie als „circa-“ -annual, -lunar oder -dian (Halberg 1959). Obwohl aus unzähligen Befunden hervorgeht, daß der zeitlichen Organisation der Lebewesen und ihren Aktivitäten meist ein endogener Schrittmacher zugrundeliegt, darf der Einfluß der Umwelt nicht vernachlässigt werden. Für ein sinnvolles Verhalten sind beide Teilaspekte notwendig: die „innere Uhr“ erzeugt dabei in der Regel eine Bereitschaft der Organismen, auf einen äußeren Stimulus zu reagieren. Eine endogene Rhythmik, die nicht auf die Umwelt reagieren kann, würde einem Lebewesen mehr schaden als nützlich zu sein (Enright 1970).

1.2.3 Evolution und adaptiver Wert endogener Rhythmen

Obwohl nahezu jedes untersuchte Lebewesen einen endogenen Rhythmusgenerator (Schrittmacher) aufweist, ist die Evolution einer „inneren Uhr“ statt eines bloßen Stimulus-Reaktions-System nicht befriedigend zu erklären. Ein selektiver Vorteil der endogenen Rhythmizität ist nur dann erkennbar, wenn ein Lebewesen zeitweise keine Information über relevante Bedingungen der Umwelt erhalten kann, wie dies der Fall für Höhlenbewohner oder Bewohner von Erdbauten ist. Ohne eine endogene Rhythmik müßten sich solche Organismen zu beliebigen Zeiten aus ihren Refugien herausbegeben, um herauszufinden, ob die richtige Zeit für eine bestimmte Aktivität (z.B. Nahrungssuche) gekommen ist (DeCoursey & DeCoursey 1964). Ein ähnlich klarer Fall liegt vor, wenn zu bestimmten Tageszeiten eine gute Nahrungsquelle erschlossen werden kann und durch widrige Umstände, z.B. schlechte Witterung, einige Tage ausfallen (Renner 1960). Ein weiteres

Beispiel bietet die zeitkompensierte Sonnen- oder Sternkompaßorientierung von Arthropoden und Vertebraten, bei der das sich orientierende Tier die Wanderung der Himmelskörper kompensieren muß, um zuverlässig navigieren zu können (Lindauer 1960, Fischer 1961). In vielen Fällen wurden aber in Laborexperimenten endogene Schrittmacher nachgewiesen, ohne daß ein biologischer Sinn für diese erkennbar wäre. Exogene Stimuli alleine erscheinen in diesen Fällen durchaus geeignet, ein sinnvolles Timing erzeugen zu können (Hamner & Enright 1967). Zusätzliche Schwierigkeiten bereitet die Frage, welchen weiteren Vorteil eine ausdauernde, über viele hundert Zyklen nicht nachlassende endogene Rhythmik gegenüber einer kurzfristig von einem Stimulus angeworfenen, einige Zyklen anhaltenden und dann auslaufenden Rhythmik bietet (Enright 1970).

Persistierende innere Rhythmen sind nicht nur für die Synchronisation eines Lebewesens mit seiner Umwelt, sondern auch für das innere physiologische Gleichgewicht des Individuums wichtig. So müssen bei Vielzellern eine große Anzahl von physiologischen Prozessen synchron in verschiedenen Zelltypen ablaufen, um ein funktionales Verhalten zu Stande zu bringen. Wird beim Schleimpilz *Physarum polycephalum* die übliche Aufteilung des Cytoplasmas in zelluläre Parzellen aufgehoben, zeigt sich eine exakte Synchronisation der Chromosomenverdoppelung der frei im gesamten Organismus verteilten Zellkerne (Winfree 1988). Bereits einzellige Lebewesen, die sich bisweilen aggregieren, wie die einzellige Alge *Gonyaulax* (Dinophyceae) oder Bierhefe *Saccharomyces* zeigen derartige interzelluläre Synchronisationen (Winfree 1988).

Lange Zeit waren nur eukaryotische Organismen bekannt, die einer "inneren Uhr" folgen. Eine Hypothese zur Evolution der Tagesperiodik ging daher davon aus, daß diese ursprünglich der Synchronisation und Koordination des Stoffwechsels der verschiedenen Symbionten dienten, die die Eukaryote bildeten (Kippert 1987). Das ausschließliche Vorkommen einer klassischen Tagesperiodik bei Eukaryoten wurde mit dem Besitz von Mitochondrien erklärt (Brody et al. 1985). Seit wenigen Jahren sind nun aber auch Tagesrhythmen bei Prokaryoten bekannt. Das Cyanobakterium *Synechococcus* zeigt eine circadiane Rhythmik der Enzymaktivität, der Genexpression und der Zellteilung (Chen et al. 1996, Mori et al. 1996). Mit den sogenannten Belousov-Zhabotinskii-Reaktionen hat man sogar rein chemische Oszillatoren gefunden, die immerhin bis zu 100 Zyklen persistieren und auf UV-Licht reagieren können (Winfree 1988).

Winfrey (1988), zitiert in Engelmann (1988) nennt drei Szenarien, nach denen die Evolution endogener Rhythmen stattgefunden haben könnte. (1) Endogene Rhythmen entstanden als Anpassung, die es dem Lebewesen ermöglichte, Vorkehrungen gegen die zerstörerische Wirkung der Sonnenstrahlung zu treffen, bevor diese Einstrahlung einsetzt. (2) Wie bei einigen chemischen Reaktionen, läßt sich auch der zelluläre Stoffwechsel optimieren, indem die Reaktionsbedingungen einem periodischen Wechsel unterworfen sind. Die so entstandenen Rhythmen wurden erst später unter einem neuen Selektionsdruck mit der Umweltrhythmik verknüpft. (3) Durch ein "Vorhersehen" der äußeren Veränderungen wurden die bislang rein passiv der äußeren Rhythmik von Tag und Nacht, bzw. zyklischen Veränderungen der Temperatur folgenden Stoffwechselzyklen von Einzellern verbessert, und fließende Übergänge zwischen den verschiedenen Umweltbedingungen ermöglicht.

1.2.4 Bestandteile der inneren Uhr

Unerläßliche Bestandteile einer endogenen Uhr sind, wie bereits angedeutet, (1.) ein endogener Rhythmusgenerator (Schrittmacher), (2.) ein System von Afferenzen, das eine Abstimmung (Synchronisation) der generierten endogenen Zyklen mit der (lokalen) Umwelt ermöglicht und (3.) ein System von Effektoren, das den (synchronisierten) Rhythmus des Schrittmachers umsetzt (Takahashi & Zatz 1982, Wollnik 1992). Der exogene Stimulus, der die Synchronisation ermöglicht wird als Zeitgeber bezeichnet (Aschoff 1951).

Endogene Schrittmacher erzeugen auch unter Ausschluß von Zeitgebern persistente Schwingungen, deren Periode sich kaum, aber dennoch merklich von der Periode der adäquaten Umweltschwingung unterscheiden. Man bezeichnet einen solchen Rhythmus als freilaufend bzw. als Spontan-Rhythmus (Aschoff et al. 1950). Pittendrigh & Daan (1976c) konnten zeigen, daß die Synchronisation des inneren Rhythmus mit der Periode der Umwelt um so schwieriger wird, je enger benachbart die beiden Perioden sind. Ein nahe an der Periode des Umweltzyklus gelegener endogener Rhythmus, der sich dennoch deutlich von dieser unterscheidet, ermöglicht es dem Organismus weiterhin die zeitliche Abstimmung seiner Aktivitäten zu den jeweils angemessenen Umweltsituationen zu verbessern (Engelmann 1988). Daher kann ein starker Selektionsdruck auf die Erzeugung endogener Rhythmen nahe der Periodik der für den Organismus relevanten Umweltzyklen angenommen werden (Moore-Ede et al. 1982).

Um eine verlässliche Zeitmessung zu erreichen, sollte die Taktfrequenz des Schrittmachers, insbesondere bei Organismen, die sehr großen Fluktuationen der Temperatur ausgesetzt sind, über einen breiten Temperaturbereich konstant bleiben (Engelmann 1988). Diese Eigenschaft verlangt spezielle biochemische Anpassungen, da es normalerweise bei allen chemischen Reaktionen bei einer Veränderung der Reaktionstemperatur um 10 °C zu einer zwei- bis vierfachen Beschleunigung, bzw. Verlangsamung kommt (Vant'Hoff'sches Gesetz).

Obwohl endogene Rhythmen typischerweise auch unter Ausschluß periodisch wechselnder Umwelteigenschaften lange Zeit persistieren (Aschoff 1960, Richter 1968), kann es insbesondere unter Dauerlicht (LL) zu einem Verlust der rhythmischen Organisation eines Parameters, wie der lokomotorischen Aktivität oder der Körpertemperatur (T_b) kommen (Honma & Hiroshige 1978a, Eastman & Rechtschaffen 1983). Diese Aperiodik in bestimmten Verhaltensweisen, bzw. Körperfunktionen bedeutet aber nicht zwangsläufig, daß der endogene Rhythmus zum Stillstand gekommen ist (Njus et al. 1977, Pangerl et al. 1990), sondern kann auch durch eine Desynchronisation normalerweise gekoppelter Rhythmusgeneratoren (Pittendrigh 1974) bzw. durch eine Entkoppelung des untersuchten Parameters von der "inneren Uhr" verursacht sein (Honma et al. 1996). Nachdem wieder ein Zeitgeber vorhanden ist, stellt sich nach kurzer Zeit wieder eine rhythmische Organisation des zuvor aperiodisch gewordenen Parameters ein.

Um die Funktion einer „inneren Uhr“ erfüllen zu können, muß ein Schrittmacher eine nichtperiodisch vorhandene Energiequelle in eine sich selbst erhaltende periodische Schwingung übertragen (Moore-Ede et al. 1982). Die erzeugte Schwingung sollte darüber hinaus zeitliche Intervalle auflösen und erkennen können, sowie eine gewisse Uniformität besitzen (Cannon & Jensen 1975). Mitunter kann es schwierig sein, einen endogenen Zyklus in einer Körperfunktion auszumachen, da er durch zyklische exogene Einflüsse überlagert und maskiert sein kann (Moore-Ede et al. 1982, Rocas & Núñez 1996).

1.2.5 Tagesrhythmen und das circadiane System

Der prominenteste biologische Rhythmus, der bei fast allen Lebewesen vorkommt, ist der 24 h-Rhythmus (Tagesrhythmus, Tag-Nacht-Rhythmus), der auch als diene oder diurnale Periodik bezeichnet wird. Tageszeitliche Rhythmen und die ihnen zugrundeliegende circadiane Rhythmik (CR), sind wohl der am besten untersuchte Komplex biologischer Rhythmik (Takahashi & Zatz 1982, Wollnik 1992, Dunlap 1996, Miller et al. 1996, Reuss

1996, Moore 1997). Die CR dient vor allem dem korrekten Justieren des Gesamtzyklus mit dem Tagesrhythmus der lokalen Umwelt und zur Bestimmung und Koordination von Teilsequenzen des Tagesrhythmus (Pittendrigh 1981).

Die endogenen Spontanperioden (τ) der CR liegen nahe bei 24 h. Sie scheinen artspezifisch genetisch determiniert zu sein, wobei eine gewisse intraspezifische Variabilität besteht (Moore-Ede et al. 1982). Die Bandbreite der circadianen Periodik ist jedoch nicht einheitlich festgelegt. Moore-Ede et al. (1982) bezeichnen einen Bereich von 20-28 h als circadian, während Refinetti & Menaker (1992b) ein größeres Spektrum zwischen 16-32 h annehmen. Perioden unterhalb des circadianen Fensters werden als ultradian, Perioden oberhalb als infradian bezeichnet. Der neuronale Oszillator oder Schrittmacher der CR der Säugetiere ist ein kleines paariges Kerngebiet im vorderen Hypothalamus, der sogenannte Nucleus suprachiasmaticus oder "suprachiasmatic nucleus" (SCN) (Klein et al. 1991).

Der wichtigste Zeitgeber zur Synchronisation der CR mit der lokalen Umweltzeit ist der 24 h-Zyklus von Licht und Dunkelheit (Licht-Dunkelwechsel, LD) (Pittendrigh & Daan 1976c). In der Regel geschieht die Synchronisation durch die Wahrnehmung der Lichtphase. Nicht zu jeder Phase der CR ist die Sensitivität gegenüber der Wahrnehmung von Licht gleich groß: sie hängt davon ab, wann ein Tier während seines subjektiven Tag-Nacht Zyklus (circadiane Zeit, CT) Licht wahrnimmt. Während des gesamten "subjektiven Tages", d.h. bei einem tagaktiven Tier während der Aktivitätsphase, bzw. bei einem nachtaktiven Tier während der Ruhephase, ist die CR relativ unempfindlich gegenüber der Wahrnehmung von Licht, wohingegen während der ganzen "subjektiven Nacht" eine mehr oder weniger starke Sensitivität der CR gegenüber Licht besteht. Die größten Phasenverschiebungen der CR finden zu Beginn, bzw. am Ende der "subjektiven Nacht" statt, wobei die Wahrnehmung von Licht zu Beginn dieser natürlicherweise dunklen Phase eine Verzögerung der Phase der CR bewirkt, wohingegen der Zeitgeber Licht gegen Ende der "subjektiven Nacht" eine Phasenbeschleunigung auslöst. Durch diese differenzielle Sensibilität der CR gegenüber dem Zeitgeber Licht wird eine stabile Phasenbeziehung der CR mit dem Lichtregime der Umwelt erreicht (Aschoff 1981, Moore-Ede et al. 1982).

Außer der Phasenlage scheint auch die Verfügbarkeit von Behausungen und die Qualität des LD (standardisierter LD mit abruptem Übergang zwischen der Licht- bzw. Dunkelphase, vs. natürlicher LD mit einer Dämmerungsphase, d.h. fließenden Übergängen zwischen Licht und Dunkelheit) die Güte der Synchronisation der CR mit dem LD zu beeinflussen (Boulos et al. 1996a, Boulos et al. 1996b).

Weitere wichtige Zeitgeber sind der Tagesgang der T_a (Lindberg 1974, Tokura & Aschoff 1983, Francis & Coleman 1990), ein periodisches Futterangebot (Boulos & Terman 1980), soziale Interaktionen (Erkert & Schardt 1991) sowie verschiedene experimentelle Modifikationen der lokomotorischen Aktivität des Tieres, die auf die CR zurückwirken können (Mrosovsky 1996). Die Abhängigkeit zwischen der CT, zu der ein Zeitgeber auf den Organismus einwirkt, und der Auswirkung auf die Phasenlage der CR, wie es oben für den Zeitgeber Licht beschrieben wurde, wird in sogenannten Phasen-Antwort-Kurven ("phase response curve", PRC) (DeCoursey 1960) dargestellt, deren grundsätzliche Form bei allen Organismen ähnlich ist (Pittendrigh & Daan 1976b).

Erfüllt die CR über der Aufgabe der Synchronisation mit dem Zyklus der Umwelt auch die Funktion einer stabilen Zeitmessung innerhalb des Zyklus, so zeigt die Spontanperiode (τ) eine erstaunliche Stabilität gegenüber einer Vielzahl von Umwelteinflüssen (meist weniger als 5 % innerhalb einer Periode) (Moore-Ede et al. 1982). Bemerkenswert und für die vorliegende Arbeit von besonderer Bedeutung ist die relative Unabhängigkeit der CR von der Temperatur (Temperaturkompensation). Bei einer Temperaturerhöhung um 10 °C (Q_{10} -Wert) vergrößert sich die Frequenz nur um 0,85-1,3 im Vergleich zum Q_{10} -Wert anderer biologischer Prozesse von 2-3 (Sweeney & Hastings 1960). Während winterschlafende Arten eine fast perfekte Temperaturkompensation der "inneren Uhr" aufweisen (Q_{10} : 1,01-1,13) (Rawson 1960, Gibbs 1983), scheint die endogene Periodik von Nichtwinterschläfern temperatursensibler zu sein (Q_{10} : 1,2-1,4; Gibbs 1981).

Die zur Temperaturkompensation winterschlafender Arten vorliegenden Untersuchungen sind jedoch nicht eindeutig. So konnten Pohl (1968), Lindberg et al. (1971), French (1977), Lee et al. (1990) und Thomas et al. (1993) eine deutliche Temperaturabhängigkeit der circadianen Periode (τ) zeigen. Eine Veränderung der Periode ist jedoch nicht in jedem Fall gleichbedeutend mit einer drastischen Veränderung des Q_{10} -Wertes. So zeigte die CR der Melatoninsekretion bei der Eidechse *Anolis* nach einer Erwärmung des Tieres von 25 auf 37 °C eine um 5 h verkürzte Periode, während sich ein Q_{10} -Wert von nur 1,14 ergab (Menaker & Wisner 1983). Im Gegensatz hierzu kalkulierten Heller et al. (1989) einen deutlich höheren Q_{10} -Wert von 2,4 aus dem Einfluß der Temperatur auf die Torpordauer in den Untersuchungen von Twente & Twente (1965a).

Viele Verhaltensweisen und Körperfunktionen stehen unter der zeitlichen Kontrolle der CR: eine Studie von Scheving et al. (1977) an 13 erwachsenen und gesunden Menschen zeigte nicht weniger als 42 von der CR beeinflussten Variablen. Am besten untersucht sind die circadiane Rhythmik der lokomotorischen Aktivität (CRA) (Pittendrigh & Daan 1976a) und die circadiane Rhythmik der T_b (CRT) (Refinetti & Menaker 1992b). Unter natürlichen Bedingungen und bei gesunden Individuen sind die CRT, die CRA sowie die circadianen Rhythmen vieler anderer Körperfunktionen miteinander intern synchronisiert (Szabo et al. 1978, Honma & Hiroshige 1978b, Moore-Ede & Sulzman 1981). So zeigt die CRA sowie die CRT des Europäischen Feldhamsters meist zwei Maxima, die mit der Morgen- bzw. Abenddämmerung zusammenfallen (Wendt 1989, Wendt 1990, Wollnik et al. 1991, Wollnik & Schmidt 1995 und Abbildung 3).

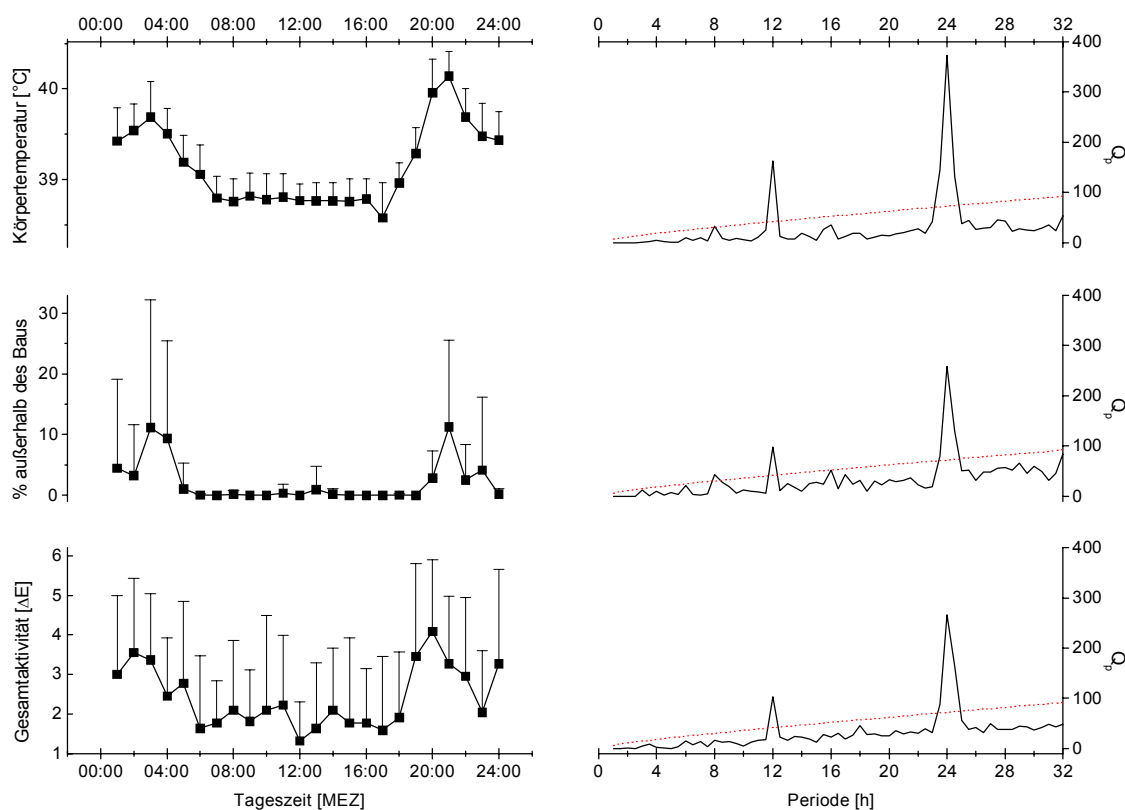


Abbildung 3: Bimodales Tagesmuster der gemessenen Parameter des Hamsters #27 aus der Freigehegestudie FG2

Die erste Spalte zeigt die stündlichen Mittelwerte und Standardabweichungen der Körpertemperatur, der Aufenthaltszeiten außerhalb des Baus, sowie der allgemeinen Bewegungsaktivität eines Feldhamsters über den Zeitraum von drei Wochen vor Beginn des Winterschlafs. Ein bimodales Muster mit zwei Aktivitätsphasen und einer dazwischenliegenden Ruhephase sind in allen Parametern erkennbar. In der zweiten Spalte sind die Ergebnisse von Periodogramm-Analysen (vergleiche Kapitel 4.2.1) der dreiwöchigen Aufzeichnungen dargestellt. Für alle drei Parameter zeigte sich eine biphasische Rhythmik mit signifikanten Maxima bei 12 und 24 h.

Die Koppelung verschiedener circadianer Rhythmen kann durch das Fehlen bzw. durch miteinander in Widerspruch stehenden Zeitgebern auseinanderdriften. Dieses als interne Desynchronisation bezeichnete Phänomen wurde zunächst in Untersuchungen der CRA und der CRT beim Menschen beschrieben (Wever 1979), und ist bislang nahezu ausschließlich für unsere Art gezeigt, was jedoch nicht bedeutet, daß es nicht auch bei anderen Säugetierarten vorkommt, wie die Untersuchungen von Moore-Ede et al. (1977) und Sulzman et al. (1977) für eine Affenart und Hotz et al. (1987) für die Maus belegen. Interne Desynchronisation ist eines der wichtigsten Indizien für eine Steuerung der verschiedenen Körperfunktionen durch mehrere Oszillatoren, die unter natürlichen Bedingungen miteinander gekoppelt sind (Multioszillator-Theorie; z.B. Pittendrigh 1960, Pittendrigh 1974, Wever 1975, Pittendrigh & Daan 1976d, Underwood & Edmonds 1995).

Ein anderes Phänomen, welches auf mehrere Oszillatoren hinweist, ist die Auflösung eines einzelnen Rhythmus, z.B. der lokomotorischen Aktivität oder der T_b in mehrere Komponenten ("splitting"), von denen jede einzelne circadian organisiert ist (Pittendrigh 1960, Pickard et al. 1984). Bei nachtaktiven Tieren kann dieses Phänomen durch eine drastische Erhöhung der Lichtintensität, typischerweise durch eine dauerhafte Haltung unter LL hoher Intensität (Pittendrigh 1974), bei tagaktiven Tieren durch eine Herabsetzung der Lichtintensität (Hoffmann 1971) ausgelöst werden (Pittendrigh & Daan 1976d). Bei der nachtaktiven Weißfußmaus (*Peromyscus leucopus*) konnte jedoch ein "splitting" auch nach dem Wechsel von einer LL-Haltung zu einer Dauerdunkel (DD)-Haltung beobachtet werden (Pittendrigh & Daan 1976d).

Typischerweise kommt es beim "splitting" zu einem Auseinanderdriften der zuvor einheitlich freilaufenden CR in zwei Komponenten, die die gleiche Spontanperiode aufweisen und so eine stabile und bis zu einem Jahr andauernde Phasenbeziehung von ca. 180° zueinander einhalten, ohne sich wieder zu vereinigen. In wenigen Fällen tritt jedoch auch ein Auseinanderdriften der beiden Komponenten mit unterschiedlicher Periodenlänge und ohne eine feste Phasenbeziehung zueinander auf. Die derartig auseinanderweichenden Teilrhythmen vereinigen sich typischerweise wieder nach wenigen Zyklen. Schließlich kann es auch zu einer völligen Arrhythmie kommen, aus der sich nach längerer Zeit wieder ein einheitlicher Rhythmus herauskristallisiert (Pittendrigh & Daan 1976d).

Die beobachteten Phänomene lassen sich schwerlich mit dem Konzept eines einzelnen Oszillators erklären. Daher gehen Pittendrigh & Daan (1976d) davon aus, daß die CR zumindest bei Tieren, die zwei distinkte Aktivitätsmaxima (und damit meist zwei Maxima

der T_b) aufweisen, von einem System generiert wird, das aus zwei gekoppelten Oszillatoren besteht. Der für das abendliche Aktivitätsmaximum verantwortliche Oszillator wird als E ("evening") oder N ("night"), der das frühmorgendliche Aktivitätsmaximum steuernde Oszillator als M ("morning") bezeichnet (Pittendrigh 1974, Pittendrigh & Daan 1976d). Wie bereits erwähnt, zeigt sowohl die CRA, als auch die CRT des Europäischen Feldhamsters zwei tägliche Maxima (Abbildung 3), weshalb die Theorie der zwei gekoppelten Oszillatoren für die vorliegende Arbeit von besonderer Bedeutung ist.

1.2.6 Jahresrhythmen (saisonale Rhythmen) und das circannuale System

Bei vielen Organismen, die in Regionen mit ausgeprägten jahreszeitlichen Veränderungen der Umwelt leben, kommen saisonale Zyklen der Morphologie, Physiologie und des Verhaltens vor. Sie dienen dazu, extreme Jahreszeiten zu vermeiden, bzw. zu überbrücken (Immelmann 1963). So zeigen viele Tierarten ein periodisches Zugverhalten (Migration), das dem Aufsuchen klimatisch günstigerer Lebensräume dient (Gwinner 1977). Das Fell- oder Federkleid warmblütiger Tiere unterliegt saisonalen Wechseln (Mauser), die den Anforderungen der jeweiligen Jahreszeit angepaßt sind (Hart 1965, Heldmaier et al. 1990). Viele Tiere haben einen Fortpflanzungszyklus mit fruchtbaren und unfruchtbaren Zeiten entwickelt, damit die frühe Entwicklung der Jungtiere hinsichtlich des Klimas und der Verfügbarkeit von Nahrung in die jeweils günstigste Jahreszeit fällt (Karsch 1980, Bronson & Heidman 1994). Mit den bereits genannten saisonalen Veränderungen einhergehend zeigt auch das Körpergewicht vieler Tiere einen Jahresgang (Canguilhem & Marx 1973, Heldmaier 1990).

Viele nichtmigrierende Arten zeigen anstelle des saisonal auftretenden Zugverhaltens spezielle Überdauerungsstrategien, die es ihnen ermöglichen, den Widrigkeiten der kalten und an Nahrung armen Jahreszeit zu trotzen. Zu diesen Strategien gehören verschiedene Zustände der Lethargie (Wünnenberg 1990), von denen der bekannteste und beachtlichste der Winterschlaf (Hibernation) ist. Daneben ließen sich auch unscheinbarere Herabsetzungen des normalen Stoffwechsels, wie der Veränderung des Herzschlags oder der Schwimmbewegungen bei Fischen, zeigen (Siegmond 1977). Selbst bei uns Menschen gibt es nur in bestimmten Jahreszeiten auftretende Phänomene, wie das SAD-Syndrom ("seasonal affective disorder"), das auch als "Winterdepression" bezeichnet wird (Lacoste & Wirtz-Justice 1989).

Wie bei der Tagesperiodik stellt sich auch im Falle der saisonalen Rhythmen die Frage, ob eine "innere Jahresuhr" existiert, oder ob sich die beobachteten jahreszeitlichen Zyklen aus einer rein passiven Übertragung des Umweltzyklus auf den Organismus ergibt. In Laborexperimenten unter einer über viele Jahre konstanten Umwelt wurde die Existenz eines endogenen circannualen Rhythmus für viele langlebige Organismen nachgewiesen (Gwinner 1981). Für den Winterschlaf einer amerikanischen Erdhörnchenart unter konstanter Photoperiode und T_a wurde ein endogener circannualer Rhythmus mit einer Periodenlänge von 10,5 Monaten gefunden, der über viele Jahre andauerte (Pengelley & Asmundson 1974). Die Synchronisation der "inneren Jahresuhr" mit dem saisonalen Zyklus der Umwelt erfolgt in der Regel über das sich zyklisch verändernde Verhältnis zwischen der Tages- und Nachtlänge (Photoperiode) (Hastings et al. 1985, Lee & Zucker 1991). Daneben können auch jahreszeitliche Veränderungen der T_a den endogenen Rhythmus mit dem 12-monatigen Umweltzyklus synchronisieren (Mrosovsky 1986).

Oft ist der saisonale Zyklus der Strategien zur Überbrückung des Winters mit dem Reproduktionzyklus verknüpft. Eine sich verkürzende Photoperiode wird durch ein verlängertes nächtliches Melatoninsignal auf den Körper des Tieres übertragen und löst die Rückbildung der Gonaden aus (Reiter 1986, Steinlechner 1992). Erst danach wird die Modifikation der Thermoregulation möglich, die der Einsparung von Energie im Winter dient (Pévet et al. 1987). Gegen Ende des Winterschlafs kommt es zu einer spontanen Wiederherstellung der Gonaden ("photorefractoriness"), wobei die Photoperiode keinen Einfluß nimmt (Goldman et al. 1986, Masson-Pévet et al. 1994). Bei den Männchen der nordamerikanischen Erdhörnchen kann es erst nach der Beendigung des Winterschlafs zur Spermatogenese kommen, da hierfür eine normotherme T_b notwendig ist (Barnes 1996). Der Zusammenhang zwischen Geschlechtshormonen und Torpor, bzw. Winterschlaf scheint jedoch nicht universell zu sein, da es bei einigen Winterschläfern wie den Fledermäusen auch während des Winters zu Kopulationen kommen kann (Mendonça et al. 1996) bzw. Torpor bei den Beuteltieren Australiens auch in der reproduktiven Phase auftreten kann (Geiser 1996).

Während die Jahreszyklen des Goldhamsters und der Dsungarischen Zwerghamsters (*Phodopus sungorus*) direkt von der Photoperiode bedingt sind (Photoperiodismus) (Goldman et al. 1986, Pratt & Goldman 1986), ist beim Europäischen Feldhamster und beim Türkischen Hamster (*Mesocricetus brandti*) höchstwahrscheinlich ein endogener

circannualer Rhythmus vorhanden, der durch die Photoperiode synchronisiert wird (Masson-Pévet et al. 1994, Pohl 1996). Zusätzlich kann bei einigen Arten (Goldhamster, Türkischer Hamster und Europäischer Feldhamster) auch die T_a die saisonalen Zyklen der Fortpflanzung und des Winterschlafs beeinflussen, während dieser exogene Stimulus beim Dsungarischen Zwerghamster keinen Einfluß zu haben scheint (Goldman et al. 1986, Pévet et al. 1989).

1.3 Zur Biologie der Thermoregulation

1.3.1 Das Konzept der Körpertemperatur

Wärme wird bei der Aufrechterhaltung des tierischen Organismus (Ruhestoffwechsel) und vor allem bei der Bewegung produziert (Aktivitäts- oder Leistungsstoffwechsel). Die T_b eines Tieres stellt das Ergebnis zwischen dieser Wärmeproduktion und eines Wärmeaustausches mit der Umgebung dar. Das Ausmaß des Wärmetransports und die Richtung des Austauschs sind hierbei vom Temperaturgradienten zwischen der T_b und der T_a abhängig. Hierbei sind die Wärmeproduktion und die Isolierung des Körpers nach außen die entscheidenden Größen (Eckert 1986, Schmidt-Nielsen 1994).

Die T_b der meisten Tiere folgt passiv der T_a . Sie werden als ekto- oder poikilotherme Tiere (von äußeren Wärmequellen, vornehmlich der Sonneneinstrahlung, abhängige oder wechselwarme Tiere) bezeichnet, was in der deutschsprachigen Literatur meist mit "Kaltblütler" umschrieben wird (Lyman 1982b, Cabanac & Simon 1987, Schmidt-Nielsen 1994). Ektotherme Tiere haben eine schlechte Isolierung und eine niedrige Wärmeproduktion. Sie regulieren ihren Wärmehaushalt vornehmlich durch das Aufsuchen von klimatisch begünstigten Habitaten. Es kommen aber auch aktivere Prozesse wie eine Regulation des Wärmeaustauschs mit der Umgebung durch Veränderungen der Durchblutung peripherer Körperpartien vor. Daneben kann über nahe aneinandergeschmiegte Arterien und Venen im Gegenstromprinzip ein interner Wärmeaustausch stattfinden (Carey 1973, zitiert in Eckert 1986).

Vögel und Säugetiere werden hingegen als endo- (homoio-, homöo-) oder homotherme Tiere (zu einer inneren Wärmeproduktion befähigte oder gleichwarme Tiere) bzw. Warmblütler bezeichnet (Lyman 1982b, Cabanac & Simon 1987, Schmidt-Nielsen 1994). Endotherme Arten sind normalerweise sehr gut durch Fell, Federn oder Fett gegen ihre Umgebung isoliert und zeigen einen wesentlich höheren Ruhestoffwechsel. Unabhängig von der T_a halten sie ihre T_b ständig in engen Grenzen auf Werten zwischen etwa 35 und 42 °C

konstant, wobei die Amplitude bei einzelnen Arten nur 1-3 °C, in seltenen Ausnahmen 5 °C beträgt (Crompton et al. 1978, Refinetti & Menaker 1992a, Refinetti & Menaker 1992b, Refinetti 1996a). Dieser enge Temperaturbereich wird als Normothermie bzw. Euthermie (Cenothermie) bezeichnet und von außergewöhnlicher Unterkühlung (Hypothermie) oder Überhitzung (Hyperthermie) abgegrenzt (Lyman 1982b, Cabanac & Simon 1987, Schmidt-Nielsen 1994).

Endotherme Tiere halten ihre T_b durch eine veränderbare Wärmeproduktion sowie eine regulierbare Wärmeabgabe konstant. Die Wärmeproduktion kann durch verschiedene im nächsten Kapitel (1.3.2) besprochene Mechanismen gesteigert werden. Nach unten hin ist sie jedoch durch den Grundstoffwechsel begrenzt. Eine Veränderung der Wärmeabgabe kann einerseits durch eine verbesserte Isolierung des Körperinneren gegenüber der Umwelt, z.B. durch das Aufsuchen günstiger Habitate oder durch eine Veränderung der Isolierwirkung des Integuments (Aufstellen, bzw. Anlegen der Haare oder Federn) erreicht werden, andererseits durch Evaporation (Schwitzen, Hecheln) und eine damit einhergehende Veränderung der Durchblutung peripherer Körperteile erfolgen (Heller et al. 1978a).

Die thermostatische Regulation der T_b wird oft mit einem Regelkreis aus der Heizungstechnik verglichen, dessen wichtigste Elemente verschiedene Temperaturfühler, eine einstellbare Sollwert-Temperatur und der Thermostat (Regler) sind. Der Thermostat vergleicht den jeweiligen Zustand (Istwert) mit dem einzustellenden Sollwert und wirkt über einen oder mehrere Stellglieder auf die Regelgröße (Temperatur) ein (Hassenstein 1965). Temperaturempfindliche Neurone und Nervenendigungen befinden sich im Gehirn, im Rückenmark, in der Haut und im Körperinneren. Sie bilden die Fühler dieses Regelkreises und senden ihre Impulse an das thermostatische Zentrum im Hypothalamus, das als POAH oder POA (**p**räoptisches Kerngebiet und **a**nteriorer **H**ypothalamus; "**p**reoptic area") bezeichnet wird (Refinetti & Menaker 1992b). In einem klassischen Experiment konnte gezeigt werden, daß eine Abkühlung des POAH eines Hundes unter einen bestimmten Wert die Wärmeproduktion des Tieres durch Muskelzittern anregte, während eine Erwärmung über einen bestimmten Wert zu einer vermehrten Wärmeabgabe durch Hecheln (Evaporation) führte (Hammel et al. 1973, zitiert in Heller et al. 1978a). Durch eine komplexe Verschaltung der unterschiedlich lokalisierten Temperaturfühler mit Referenzneuronen (Hammel 1983) beginnt eine verstärkte Wärmeproduktion bei einer Abkühlung der Peripherie und nicht erst, wenn diese Abkühlung das Gehirn erreicht und lebensbedrohlich geworden ist.

Veränderungen der T_b können sich aufgrund einer inneren Veränderung der Sollwert-Temperatur auch unabhängig von der T_a einstellen. Bei Fieber wird der Sollwert für die T_b erhöht, während er im Schlaf gesenkt wird. Wie bereits oben dargestellt wurde, finden sich bei allen endothermen Tieren, ja sogar bei einigen ektothermen Tieren (Tosini & Menaker 1995), robuste circadiane Zyklen der T_b (CRT, Refinetti & Menaker 1992b), deren Minima normalerweise mit dem Auftauchen von Schlaf zusammenfallen (Glotzbach & Heller 1989). Eine zyklische Veränderung der Sollwert-Temperatur scheint jedoch nicht die Ursache für diese Rhythmik zu sein, da die jeweils von den Tieren bevorzugte T_a um 180° von der Phasenlage der CRT abweicht (Refinetti 1995, Refinetti 1996b).

Durch die Beziehung von Volumen und Oberfläche eines Körpers ergibt sich für kleine Tiere, die eine sehr viel größere Oberfläche im Verhältnis zu ihrer Größe besitzen, eine große Gefahr der Auskühlung oder Überhitzung. Der Thermostat dieser Tiere reagiert daher sehr viel sensibler als bei größeren Tieren, bei denen hingegen die peripheren Sensoren an Wichtigkeit gewinnen, damit der Thermostat frühzeitig gefährliche Veränderungen an der Grenzschicht des Körpers wahrnehmen kann und somit Erfrierungen oder Verbrennungen vermieden werden können.

Über die neuronale Repräsentation des Thermostaten gibt es erste Vorstellungen (Hissa 1990). So fand man zwei Populationen thermosensitiver Neuronen im POAH, von denen eine auf Erwärmung, die andere auf Abkühlung mit einer erhöhten Feuerungsrate reagiert (Hammel 1983). Bei winterschlafenden Arten reagieren diese Neuronen auf einen wesentlich breiteren Temperaturbereich als bei Nicht-Winterschläfern, deren Neurone unter 30°C keine Impulse erzeugen (Wünnenberg et al. 1986). Um eine sinnvolle Reaktion des Thermostaten herbeizuführen, müssen im POAH die Informationen verschiedener Temperatur-Sensoren für Haut-, Rückenmark- und Eingeweidetemperaturen integriert werden. Das Ergebnis dieser Verrechnung muß weiterhin mit den Signalen der Muskelspindelorgane bzw. mit den Impulsen aus dem verlängerten Rückenmark (der *Formatio Reticularis*) abgeglichen werden, die Informationen über den Bewegungszustand bzw. die Vigilanz (Grad der Aktivierung höherer Hirnbezirke, Wachheitsgrad) des Tieres liefern (Heller et al. 1978a, Trincker 1977).

1.3.2 Thermoregulation in der Kälte und Akklimation der Thermoregulation während des Winters

In einer kälteren Umgebung ($T_b > T_a$) versucht der endotherme Organismus die Wärmeproduktion den Wärmeverlusten anzugleichen. Dies kann durch eine Erhöhung der Wärmeproduktion oder eine Verminderung der Wärmeverluste erreicht werden (Schmidt-Nielsen 1994). Die häufigsten Wege auf denen die Wärmeproduktion gesteigert werden kann sind (1) willkürliche Muskelaktivität, (2) Zittern (unwillkürliche Muskelaktivität; (Rautenberg 1989)) und (3) zitterfreie Thermogenese durch eine erhöhte Stoffwechselrate (Erhöhung des Ruhestoffwechsels) bzw. Wärmebildung im braunen Fettgewebe (Heldmaier et al. 1989).

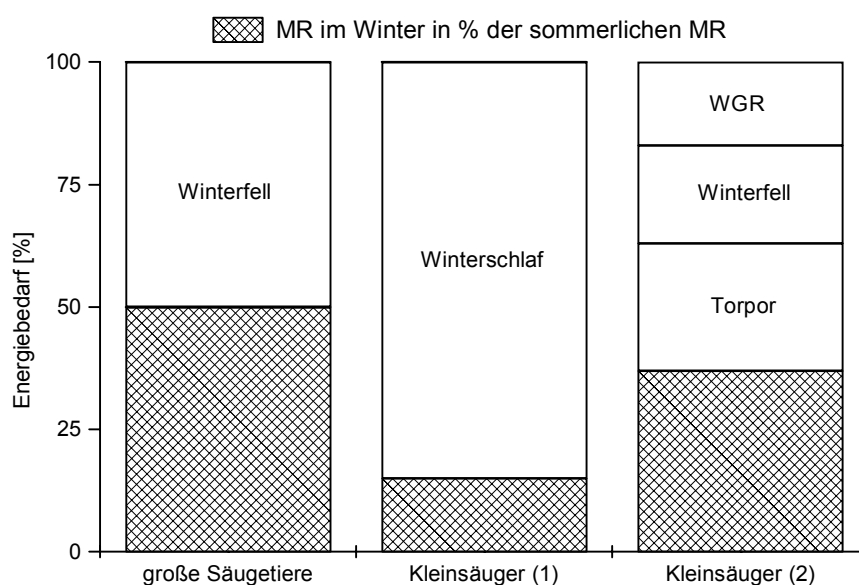


Abbildung 4: Die drei häufigsten Strategien der jahreszeitlichen Akklimation des Stoffwechsels bei Säugetieren

Große Säugetierarten können ihren winterlichen Energiebedarf ausreichend über eine verbesserte Isolierwirkung ihres Fells reduzieren. Kleinere Arten halten entweder Winterschlaf, oder reduzieren ihren Energiebedarf durch einen Komplex aus einer winterlichen Reduktion des Körpergewichts (WGR), der Ausbildung eines besser isolierenden Winterfells und dem Auftreten von Tagestorpor. Abkürzungen: MR (Stoffwechselrate, "metabolic rate"), WGR (winterliche Gewichtsreduktion). Die Abbildung wurde aus Heldmaier (1990) entnommen und geringfügig modifiziert.

Eine wesentliche Verminderung von Wärmeverlusten kann bereits durch das Aufsuchen günstiger Habitate, wie z.B. Höhlen oder Erdbaue, erreicht werden. Darüber hinaus zeigen Säugetiere in Abhängigkeit von der Körpergröße im Wesentlichen drei Strategien zu einer weiteren Verminderung der Wärmeverluste (Abbildung 4). Große Arten von mehreren Kilogramm Körpergewicht verbessern die Isolierung ihres Integuments z.B. durch eine

dicke Fettschicht (Meeressäuger) bzw. durch ein dichteres Fell. Dies kann zu einer Reduktion der Wärmeverluste um ca. 50 % führen. Durch das ungünstigere Verhältnis zwischen Körpergröße und Oberfläche können kleinere Arten keine wesentliche Verminderung der Wärmeverluste durch ein dichteres Integument erreichen und sind daher auf eine Akklimation ihres Stoffwechsels angewiesen. Eine dieser Strategien verringert den Gradienten zwischen der T_b und der T_a , indem eine Unterkühlung der T_b (Hypothermie oder Torpor) toleriert wird. Es kommt entweder nur zu kurzzeitiger Unterkühlung (Tagestorpor) oder zu echtem Winterschlaf (Hibernation) mit mehrtägigen Torporphasen, den sogenannten Winterschlafschüben (WS). Winterschlafende Arten können den Gesamtenergiebedarf in der ungünstigen Jahreszeit um bis zu 96 % reduzieren (Wang 1978), während winteraktive Arten, die einen Tagestorpor zeigen, zusätzlich auf eine winterliche Reduktion ihres Körpergewichts und eine wenn auch minimale Verbesserung der Isolierwirkung ihres Integuments angewiesen sind (Heldmaier 1990) (Abbildung 4).

Einige Tiere vermindern ihre Wärmeverluste zusätzlich, indem sie sich eng aneinanderschmiegen und somit nur einen Teil ihrer Körperoberfläche nach außen exponieren. So verringern männliche Kaiserpinguine, die im antarktischen Winter für vier Monate das Brutgeschäft übernehmen und während dieser Zeit keine Nahrung zu sich nehmen, ihre Wärmeverluste etwa um die Hälfte. Ohne dieses gemeinschaftliche Verhalten könnten sie nicht überleben (Le Maho et al. 1976, Pinshow et al. 1976). Murmeltiere erreichen durch ihre soziale Hibernation, während der sie sich eng aneinander schmiegen, eine höhere Überlebenschance (Arnold 1988).

Lange Zeit wurde angenommen, daß winterschlafende Säugetiere ihre Thermoregulation aufgeben und zum ektothermen Zustand ihrer Vorfahren zurückkehren. In neueren Studien zeigte sich jedoch, daß sie unter Abwesenheit einer äußeren Energiequelle spontan oder aufgrund einer zu starken Abkühlung der T_a durch eine innere Wärmeproduktion zu einer normothermen T_b zurückkehren können (Austritt, "arousal") (Lyman et al. 1982). Das Abkühlen während eines Eintritts in einen WS erfolgt zwar passiv entlang dem Gradienten zwischen der T_b und der T_a , wird jedoch über eine schrittweise Absenkung der Sollwert-Temperatur präzise gesteuert (Malisch et al. 1975, Heller et al. 1977, Lyman 1982d). Auch in der maximalen Unterkühlung hält ein sensibler Thermostat Wache und erlaubt nur langsame und geringe Veränderungen der T_a , der die T_b zeitverzögert folgt. Nach unten wird eine kritische T_a erkannt, die einen Alarmstart der Wärmebildung auslöst und einen Abbruch des WS zur Folge hat und somit das Tier vor dem Erfrieren schützt (Heller et al.

1978a, Lyman 1982d, Wit & Twente 1983). Der periodische Wechsel von Hypothermie und Normothermie bei Winterschläfern wird als Heterothermie bezeichnet, während die Zeiten mit einer konstanten normothermen T_b als Homothermie bezeichnet wird (Cabanac & Simon 1987, Schmidt-Nielsen 1994). Die Akklimation der Thermoregulation an die heterotherme Jahreszeit erfolgt vermutlich über den Neurotransmitter Vasopressin (Buijs et al. 1986), von dem bekannt ist, daß er eine wichtige Funktion in der Aufrechterhaltung der normothermen T_b während der homothermen Jahreszeit einnimmt (Cooper et al. 1979).

1.4 Zur Biologie des Winterschlafs

Vor Beginn des Winterschlafes suchen die Tiere besonders geeignete Schlaforte auf. Bei den meisten Arten sind dies selbstgegrabene Erdhöhlen, die mit massiven Erdpfropfen verschlossen und erst nach dem Winter wieder verlassen werden. Sie werden Hibernacula genannt und bieten meist einen ausreichenden Schutz gegen Frost sowie extreme Temperaturstürze (Eisentraut 1928, Michener 1992, Gubbels et al. 1994, Arnold et al. 1991, Ferron 1996). Die Winterschläfer unter der Nagetierfamilie der Bilche (Gliridae) überwintern in Baumhöhlen, oder selbstgebauten Kugelnestern über dem Erdboden (Vogel & Frey 1995). Bei einer geschlossenen Schneedecke bieten diese Nester einen ausreichenden Schutz vor der winterlichen Kälte. Beim Ausbleiben von Schnee können Bilche aber auch längere Aktivitätsphasen im Winter zeigen und ihr Hibernaculum wechseln (Vogel & Frey 1995), was auch von einer winterschlafenden Beutlerart bekannt ist (Körtner & Geiser 1996).

Wie bereits im letzten Kapitel angedeutet, können winterschlafende Arten mehrtägige Unterkühlungen ihrer T_b bis auf Werte, die knapp über der T_a liegen tolerieren. Im Falle des Arktischen Erdhörnchens (*Spermophilus parryi kennicotti*) kann die T_b sogar unter $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ absinken ($-2,3\text{ }^{\circ}\text{C}$; Barnes & Ritter 1993). Der Winterschlaf aller bislang untersuchten Winterschläfer zeigt eine mehr oder weniger regelmäßige Abfolge von Winterschlafschüben (WS, "hibernation bout") und dazwischenliegenden Episoden normaler T_b ("interbout normothermia": Zwischenschub-Normothermie, ZSN), die ein charakteristisches Muster (Winterschlafmuster) bilden (vergleiche Kapitel 3). Ein einzelner WS wird üblicherweise in eine Abkühlphase (Eintritt, "entry", "entrance" oder "induction"), eine Plateauphase mit einer nahezu konstanten T_b , die nur wenig über der T_a liegt ("hibernation", "deep hibernation", "period of hibernation") und eine Aufwärmphase (Austritt, "arousal", "exit") gegliedert (vergleiche Kapitel 2.4.2) (Torke & Twente 1977, Nedergaard & Cannon 1990, Saboureau et al. 1991).

Die Dauer der WS zeigen eine große interspezifische Variabilität. Alle winterschlafenden Hamsterarten haben vergleichsweise kurze WS von bis zu 7 d (Pohl 1979, Kuhnen 1982, Gubbels et al. 1989, Wollnik & Schmidt 1995), während die WS der Erdhörnchen (Barnes & Ritter 1993), Schläfer (Pohl 1961) und Fledermäuse (Harmata 1987) 30 d oder länger dauern können. Es ist jedoch keine Art bekannt, die die Unterkühlung ihrer T_b länger als 45 d aufrecht erhält (Fowler & Racey 1988, Geiser & Ruf 1995).

Bei vielen endothermen Tierarten, die keinen Winterschlaf halten findet sich ein Tages- oder Ruhetorpor ("daily" oder "transient shallow torpor"), der bis zu 22 h andauert und zu einer Temperaturabsenkung auf Werte zwischen 10 und 30 °C führt. Alle Vögel außer der amerikanischen Nachtschwalbe ("poorwill", *Phalaenoptilus nuttallii*), die einen echten Winterschlaf zeigt, senken ihre T_b nur kurzfristig ab. Bei den Säugetieren sind es vor allem die kleineren Arten mit einem Körpergewicht von weniger als 100 g, die diesen Torportyp zeigen. Während die Torpordauer den Tagestorpor eindeutig von echten WS trennt, sind jedoch alle anderen Parameter, wie das Körpergewicht des in Torpor fallenden Tieres und die im Torpor erreichte Minimaltemperatur bzw. Stoffwechselrate, ungeeignet beide Torportypen voneinander zu trennen (Geiser & Ruf 1995).

Die Ästivation oder der Sommerschlaf ("summer torpor", "summersleep", bzw. estivation) ist ein Tagestorpor, der nicht durch eine niedrige T_a , sondern während des Sommers durch unzureichende Nahrungs- und Wasserversorgung in ariden Gebieten ausgelöst wird (Webb & Skinner 1996).

Einige Carnivoren (z.B. arktische Bären der Gattung *Ursus*, bzw. der Dachs, *Meles meles*) zeigen eine nur geringfügige Unterkühlung unter ihre normothermen Werte, die meist länger als 24 h andauern kann. Dieser Typus wird als Winterruhe oder Dormanz ("winter anorexia" oder "wintersleep", bzw. "dormancy") bezeichnet und traditionell von den beiden bereits aufgeführten Torportypen abgetrennt. Da es jedoch zu keinem winterruhenden Tier detaillierte Untersuchungen gibt und die in einem Torporschub erreichte Minimaltemperatur kein sicheres Unterscheidungsmerkmal von Torportypen darstellt (Geiser & Ruf 1995), ist die Eigenständigkeit dieser Gruppe fraglich (Watts et al. 1981, Fowler & Racey 1988, Geiser & Ruf 1995).

Zur Vorbereitung des Winterschlafs legen viele kleinere Winterschläfer vor Beginn der ungünstigen Jahreszeit Futterdepots an, während vornehmlich größere Arten, wie die Murmeltiere, vor Winterbeginn intensiv Körperfette akkumulieren und zum Teil während des gesamten Winters keine Nahrung zu sich nehmen (French 1988, Arnold 1993). Da die Fähigkeit Fett zu speichern mit zunehmender Körpergröße schneller als die Stoffwechselrate zunimmt, können große Winterschläfer längere Phasen der ZSN zwischen ihre WS einstreuen und insgesamt einen kürzeren Winterschlaf halten, als dies kleine Arten tun könnten (French 1985). Bei großen Säugetierarten dauert die Trächtigkeit und das Wachstum der Jungtiere länger (Western 1979); aufgrund der energetischen Vorteile

können sie jedoch die verlängerte Reproduktionszeit mit einer verkürzten Dormanz kompensieren (French 1985).

Speziell die größeren Tierarten, die auf einen frühestmöglichen Beginn der Reproduktionszeit angewiesen sind, sollten verlässliche Strategien besitzen, die ihnen vor dem Verlassen des Hibernaculum sicheren Aufschluß über den Zustand der Umwelt, d.h. das Klima und die Verfügbarkeit von Nahrung geben. Um diese Informationen über die Umwelt zu sammeln, sollten die Tiere daher zwischen den Winterschlafschüben länger aktiv sein. Die meisten im Freiland untersuchten Winterschläfer zeigen auch tatsächlich eine gegen das Ende des Winterschlafs abnehmende Torpordauer und längere ZSN, obwohl die T_a weiter absinken kann (Wang 1978, Young 1990, Saboureau et al. 1991, Michener 1992). Ähnliche Befunde stammen aus Laboruntersuchungen unter konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen (Pajunen 1970, Strumwasser et al. 1964, Kristoffersson & Soivio 1967, Pohl 1979 und Kuhnen 1982) und lassen ein endogenes Programm für das Winterschlafmuster vermuten, das den oben genannten Selektionsdrücken Rechnung trägt.

Während der WS ist der Stoffwechsel der Tiere stark reduziert und die Atem- und Herzschlagfrequenzen sind erheblich herabgesetzt. Es kommt zu einer periodischen Atmung (Cheyne-Stokes Atmung) mit einer Gruppenbildung von 6-40 Atemzügen (Wünnenberg 1990) und einem Intervall ohne Atmung (Apnoe) von bis zu 150 min (Kristoffersson & Soivio 1964b). Der Europäische Feldhamster zeigt in Normothermie eine Pulsfrequenz von ca. 4,33 Hz, während sie in einem WS nur 0,1-0,17 Hz aufweist (Johanson 1967, zitiert nach Wünnenberg 1990).

In Studien zur elektrischen Aktivität des Gehirns von Tieren im Torpor (Heller et al. 1978c, Heller 1979, Walker et al. 1981, Kilduff et al. 1986, Kilduff et al. 1989) wurde eine phylogenetische und funktionelle Ähnlichkeit des normalen Schlafs mit den verschiedenen Torporzuständen (Tagestorpor, WS) postuliert (Heller et al. 1978b, Heller et al. 1978c, Heller et al. 1989, Kilduff et al. 1993).

1.4.1 Zeitliche Organisation (Timing) des Winterschlafs

Der Winterschlaf aller bislang untersuchten Tierarten gliedert sich in hypotherme und normotherme Phasen [Winterschlafschübe (WS) und Zwischenschub-Normothermie (ZSN)] (Lyman 1982b, Geiser & Ruf 1995). Auf diese Weise entsteht ein für jede winterschlafende Tierart charakteristisches Muster (Winterschlafmuster).

Bis heute ist es ein ungelöstes Problem, warum die Tiere nach meist wenigen Tagen spontan zu einer normaler T_b zurückkehren und nicht den ganzen Winter über in Torpor bleiben, obwohl dies die Einsparung von Energie maximieren würde (Willis 1982). Die periodische Rückkehr zu einer normothermen T_b stellt den aufwendigsten Teil des Energiehaushalts eines Winterschläfers dar (Wang 1979). So verbraucht der Siebenschläfer für einen einzelnen Austritt aus einem WS und der darauf folgenden kurzen ZSN, die zusammen nur wenige Stunden dauern, genausoviel Energie, wie er für einen 10 d langen WS verbraucht hätte (Kayser 1953). Wenn man davon ausgeht, daß die Einsparung von Energie die treibende Kraft hinter der Selektion des Winterschlafverhaltens war, müssen daher gleichzeitig der Verlängerung von Torporphasen entgegenwirkende Selektionsdrücke angenommen werden. Diese der Minimierung des Energieverbrauchs entgegenwirkenden Mechanismen können zum einen interne Beziehungen im Organismus, wie die Aufrechterhaltung der Homöostase oder die Phylo- bzw. Ontogenese des Phänomens widerspiegeln, oder aus dem Wettstreit mit Artgenossen bzw. anderen Spezies resultieren.

Die zeitliche Abfolge der WS und ZSN in den Winterschlafmustern erscheint recht koordiniert zu sein. Es wurde daher schon seit langem angenommen, daß ein Komplex von inneren und äußeren Faktoren auf den Winterschläfer einwirken und vor allem die Dauer der WS bzw. das Timing der Austritte aus WS kontrollieren. Als äußere Faktoren wurden vor allem das Lichtregime (LD, LL, DD) (z.B. Pohl 1967, Daan 1973, French 1977) und die T_a (z.B. Twente & Twente 1965a, Daan 1973, Lindberg 1974, Geiser et al. 1990) untersucht. Daneben sind auch Einflüsse akustischer Reize (Strumwasser 1959) bzw. sozialer Stimuli (Arnold 1988) bekannt.

Da sich geordnete Winterschlafmuster auch unter konstanten Umweltbedingungen (LL, bzw. DD und konstante T_a) im Labor nachweisen ließen (z.B. Daan 1973, French 1977, Grahn et al. 1994, Pohl 1996) und relativ konstante Bedingungen zumindest ohne tageszeitliche Stimuli auch in den Hibernacula vieler Winterschläfer vorliegen dürften

(Wang 1973, Kenagy et al. 1989, Arnold et al. 1991, Zucker et al. 1993), scheinen auch endogene Faktoren allein das beobachtete Timing bewirken zu können. Es wurde eine Vielzahl verschiedener innerer Faktoren diskutiert, die das beobachtete Timing im Winterschlaf verursachen könnten. Im wesentlichen lassen sie sich jedoch in zwei Gruppen einteilen (Willis 1982):

1. **Metabolische oder homöostatische Steuerung:** Zum einen könnten durch die herabgesetzte T_b essentielle Stoffwechselfvorgänge blockiert sein und das innere Gleichgewicht (Homöostase) des Organismus stören (Strumwasser et al. 1964, Twente & Twente 1965b). Die Rückkehr zur Normothermie erfolgt, um dieses Gleichgewicht wieder herzustellen, d.h. aufgebrauchte Substanzen zu ersetzen bzw. akkumulierte Stoffe auszuschleiden oder abzubauen (Pengelley & Fisher 1961). Das Timing der Unterbrechungen folgt einem "Sanduhr-Prinzip": das Erreichen eines kritischen Punkts im Stoffwechsel führt zu einem Abbruch des Winterschlafschubs (Strumwasser et al. 1967, Mrosovsky 1971, Galster & Morrison 1975, Lyman 1982d). Eine Temperaturabhängigkeit dieser metabolischen Kontrolle der Torpordauer ist sehr wahrscheinlich (Twente & Twente 1965a, Geiser et al. 1990).
2. **Steuerung durch eine biologische Rhythmik:** Zum anderen könnte die periodische Abfolge von WS und ZSN während der heterothermen Jahreszeiten durch das abgewandelte Fortbestehen rhythmischer Prozesse bedingt sein, die auch während der homothermen Zeiten des Jahres vorhanden waren (Folk 1957, Menaker 1959, Pohl 1961, Strumwasser et al. 1967, Lyman et al. 1982, Lee et al. 1990, Canguilhem et al. 1994, Grahn et al. 1994).

Für die Hypothese einer Steuerung des Timings im Winterschlaf durch eine innere Rhythmik des Tieres wurden im Wesentlichen 3 Hypothesen vorgeschlagen (vergleiche Kapitel 4.1.4):

1. Die endogene Rhythmik ist genau wie alle biologischen Prozesse temperaturabhängig: d.h. die Taktfrequenz der "inneren Uhr" wird bei einer Abkühlung der T_b langsamer. Die Dauer eines Winterschlafschubs ergibt sich aus der verlängerten und vertieften Ruhephase der CR (Willis 1982, Heller et al. 1989).
2. Die Oszillation der "inneren Uhr" ist temperaturkompensiert. Ein Austritt aus der Torporphase tritt nicht unbedingt nach jedem Zyklus, sondern nach einem mehr oder weniger langen, ganzzahligen Vielfachen der Periode der Oszillation ($N \cdot \tau$) auf, die den gesamten Winter über freiläuft (Menaker 1959, Menaker 1961, Pohl 1967).

3. Der freilaufende temperaturkompensierte Rhythmus kontrolliert nicht die Austritte aus WS, sondern deren Dauer ($N \cdot \tau$). Während der ZSN kommt es zu einem Zurücksetzen der Uhr (Strumwasser et al. 1967).

1.5 Fragestellungen und Zielsetzung

Die Winterschlafmuster des Europäischen Feldhamsters sollten unter verschiedenen Haltungsbedingungen verglichen werden, um

1. im Vergleich zwischen den Haltungsbedingungen das natürliche Winterschlafverhalten des Europäischen Feldhamsters zu definieren und haltungsbedingte Artefakte erkennen zu können.
2. die Bedeutung des circadianen Systems in der zeitlichen Organisation (Timing) des Winterschlafs zu bewerten und den Einfluß von Zeitgebern zu evaluieren. Falls sich eine wesentliche Beteiligung des circadianen Systems für das Timing des Winterschlafs belegen läßt, sollte versucht werden
3. zu entscheiden, welche der vorgeschlagenen Optionen der circadianen Regulierung des Winterschlafs beim Europäischen Feldhamster zutrifft.