

## 2 ALLGEMEINE METHODEN

### 2.1 Herkunft und Haltungsbedingungen der Versuchstiere

#### 2.1.1 Herkunft der Versuchstiere

Alle Untersuchungen dieser Doktorarbeit wurden an erwachsenen Europäischen Feldhamstern (*Cricetus cricetus*, Linnaeus 1758) durchgeführt. Die meisten der insgesamt 52 für die verschiedenen Teilprojekte vorgesehenen Feldhamster stammten aus einer wildlebenden Population, ca. 10 km südwestlich von Straßburg (Elsaß, Frankreich). Daneben stammten fünf Tiere aus einer Zucht des Zentralen Tierlabors der Medizinischen Hochschule Hannover, bzw. aus eigener Nachzucht an der Tierforschungsanlage (TFA) der Universität Konstanz. Eine genaue Aufstellung der Herkunft der eingesetzten Hamster befindet sich in Tabelle 1.

**Tabelle 1: Aufstellung der Untersuchungsteile**

Angaben zu den Versuchstieren, Haltungs- und Versuchsbedingungen, und registrierten Parametern in den verschiedenen Untersuchungsteilen. Abkürzungen: DD (Dauerdunkel); FG (Freigehege); LD (Licht-Dunkel-Wechsel), LL (Dauerlicht).

Untersuchungs- teil	LD1 Labor- studie 1	LD2 Laborstudie 2	LL1 Labor- studie 3	FG1 Freigehege- studie 1	FG2 Freigehege- studie 2
Anzahl und Herkunft der Versuchstiere	4 Hannover	4 Straßburg	3 Straßburg 1 Konstanz	12 Straßburg	12 Straßburg
Vorgeschichte	4 Zuchttiere	4 Wildfänge	3 Wildfänge 1 Zuchttier	12 Wildfänge	12 Wildfänge
Geschlecht	4 Männchen	4 Männchen	3 Männchen 1 Weibchen	6 Männchen 6 Weibchen	6 Männchen 6 Weibchen
Photoperiode	Kurztag (LD 8:16)	Kurztag (LD 8:16)	LL	natürliche Photoperiode, bzw. DD	natürliche Photoperiode, bzw. DD
Licht an	06:00 MEZ	08:00 MEZ	-	-	-
Umgebungs- temperatur ( $T_a$ )	$8 \pm 1^\circ\text{C}$	$8 \pm 1^\circ\text{C}$	$8 \pm 1^\circ\text{C}$	natürliche Umgebungs- temperatur	natürliche Umgebungs- temperatur
registrierte Parameter	Körper- temperatur	Körper- temperatur	Körper- temperatur	Körper- temperatur und Lokalisierung	Körper- temperatur und Lokalisierung

### 2.1.2 Haltungsbedingungen in der Laborstudie

Ein Teil der Untersuchungen wurde während drei aufeinander folgenden Wintern in einer Klimakammer der TFA unter standardisierten Bedingungen durchgeführt (LD1, LD2 und LL1). Die im Winter 1992/93 registrierten Tiere wurden im September 1992 aus einem Freigehege, indem sie der natürlichen Photoperiode und Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) ausgesetzt waren, in eine Klimakammer der TFA verbracht. Die Versuchstiere des Winters 1993/94 und einer der im Winter 1994/95 eingesetzten Hamster, verbrachten bereits den Sommer in der Klimakammer unter einer standardisierten langen Photoperiode (Licht-Dunkel-Wechsel, LD 16:8; abrupter Wechsel von 0 auf ca. 10 lux) und einer  $T_a$  von 20 °C. Die drei anderen Tiere der Laborstudie LL1 wurden einzeln in Makrolon-Käfigen der Größe IV (Polyethylen; 0,55 x 0,35 x 0,20 m; Länge x Breite x Höhe) gehalten und fanden in einer Fensternische der TFA Platz, die einen natürlichen LD (natürlich wechselnde Tages- bzw. Nachtlänge, gleitender Übergang von Licht und Dunkelheit durch Dämmerungsphasen) und eine  $T_a$  von 20 °C gewährleistete. Im Oktober 1994 wurden auch diese drei Tiere in die Klimakammer verbracht.

Die Haltungsbedingungen der Laborstudien glichen sich in allen drei Wintern. Die vier jeweils eingesetzten Hamster wurden einzeln in ca. 1 x 1 x 1 m (Länge x Breite x Höhe) großen, nach oben durch einen Maschendraht verschlossenen Boxen aus Polyvinylchlorid (PVC) gehalten. Die Boxen waren bis zu einer Höhe von circa 0,2 m mit Erdreich angefüllt und enthielten mehrere Nestboxen (Abbildung 5). Als Nistmaterial wurde trockenes Heu angeboten und einmal pro Monat ausgewechselt. An einer Futterstation stand pelletierte Standardkost (Altromin) und Wasser *ad libitum* zur Verfügung und wurde zweimal wöchentlich zu verschiedenen Tageszeiten zwischen 08:00 und 16:00 MEZ ersetzt. Einmal pro Woche erhielten die Tiere zusätzlich Äpfel, Bananen oder Nüsse.

Zur Kontrolle des Gesundheitszustands wurden die Hamster einmal pro Monat in Lebendfallen gefangen und gewogen. Unter einer kurzen Ethernarkose (Ethrane, Abbott GmbH, Wiesbaden) konnte gleichzeitig der allgemeine Gesundheitszustand sowie der reproduktive Status der Hamstermännchen durch Palpierung der Testes ermittelt werden. Um Störungen der Registrierungen zu vermeiden, wurden während des Winterschlafes keine Wiegungen und Kontrollen durchgeführt. Infolge des großen Volumens war ein Auswechseln des Erdreichs vor Beendigung der Winterschlafsaaison nicht notwendig.

In den ersten beiden Jahren der Laborstudie (LD1 und LD2) wurden die Tiere von Oktober bis April einer kurzen Photoperiode (LD 8:16) ausgesetzt. Im Versuchsteil LD1 wurde das Licht um 06:00 MEZ, in LD2 um 08:00 MEZ angeschaltet. In LL1 wurden die Tiere von Oktober bis April unter schwachem Dauerlicht (LL) gehalten (Rotlicht,  $\lambda \approx 680$  nm; Intensität  $< 1$  lux). Die  $T_a$  der Klimakammer wurde von 20 C stufenweise auf  $8 \pm 1$  °C abgesenkt. Eine Zusammenfassung der Haltungsbedingungen befindet sich in der Tabelle 1.



**Abbildung 5: Haltungsbedingungen in den Laborstudien.**

Die eingesetzten Hamster bewohnten einzeln eine der hier abgebildeten, ca. 1 m<sup>3</sup> großen PVC-Boxen, die bis zu einer Höhe von ca. 0,2 m mit Erdreich angefüllt waren und mehrere Nestboxen (hintere Bildecke, rechts) enthielten. Für diese Photographie wurde der mit Maschendraht bespannte Holzrahmen, der zur Abdeckung der Käfige diente, vom mittleren Käfig abgehoben. Die am linken Käfigrand angebrachte Lichtquelle diente der besseren Belichtung der Photographie und gehört nicht zu den üblichen Haltungsbedingungen. Vor dem geöffneten Käfig lassen sich Kabel erkennen, welche die spiralförmig unter den Boxen verlegten Antennen mit der Registriereinheit verbanden.

### 2.1.3 Haltungsbedingungen der Untersuchungen im Freigehege

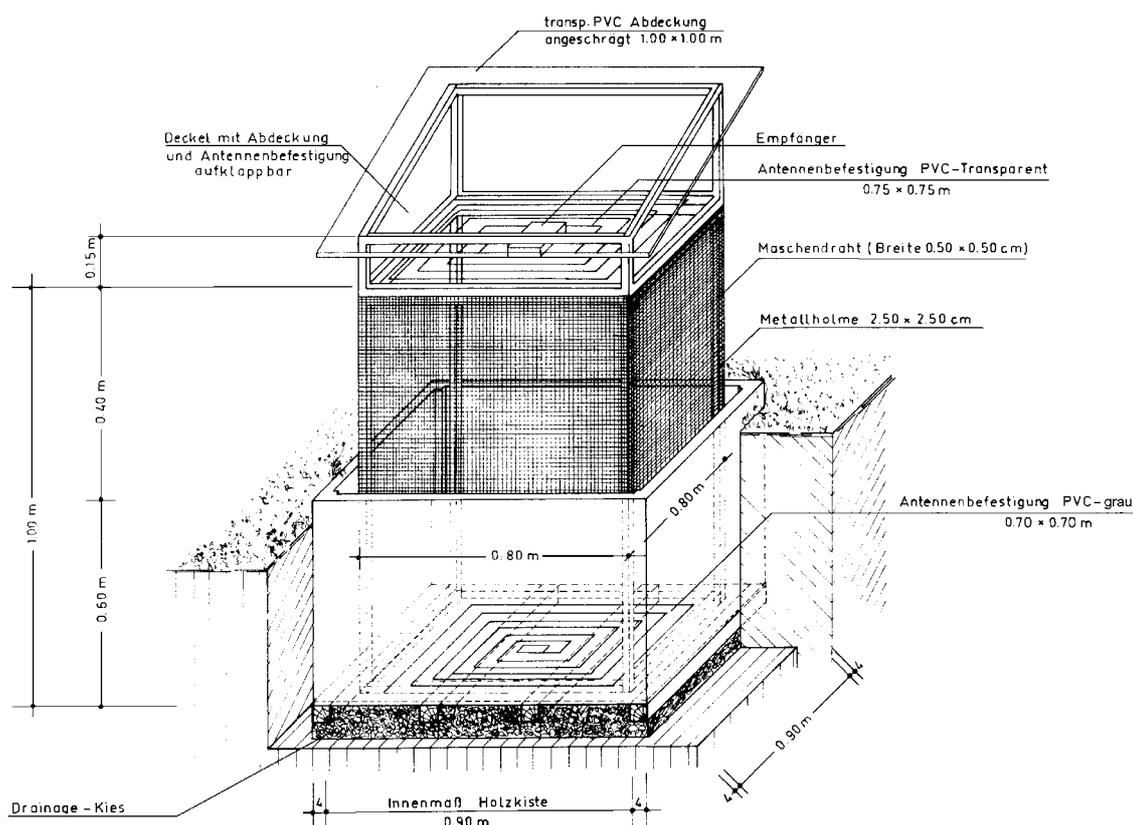
Ein zweiter Block von Untersuchungen erfolgte im Freigehege des Lehrstuhls für Verhaltensbiologie. Das Gehege befindet sich direkt neben dem Fußweg vom Biologie- und Physiktrakt der Universität Konstanz zum Nordparkplatz in ca. 455 m Meereshöhe. Das durch einen Maschendraht abgezäunte Areal ist ca. 35 x 26 m groß und beinhaltet den Waldrand eines Eichen-Hainbuchen-Buchenwalds (Abbildung 6).



**Abbildung 6: Winterliche Impression vom Freigehege des Lehrstuhls für Verhaltensbiologie**

In zwei aufeinander folgenden Wintern wurden Körpertemperatur und Lokalisierung der Tiere relativ zur Erdoberfläche von jeweils zwölf Europäischen Feldhamstern im Freigehege unter natürlichen Umweltbedingungen mittels einer Telemetrieanlage kontinuierlich registriert. In der linken unteren Ecke der Photographie ist der Eingang des rundum eingezäunten, ca. 35x26 m großen Areals zu erkennen. Das Gartenhäuschen, in dem die Registrierungseinheit untergebracht war, ist undeutlich am mittleren linken Bildrand auszumachen. In der rechten Bildhälfte sind sieben der insgesamt zwölf Hamsterkäfige abgebildet (zwei dieser Käfige sind sehr schwer zu erkennen - sie befinden sich direkt hinter der Brombeerhecke, die den Verlauf der Umzäunung im Bildvordergrund markiert). Halb von Büschen verdeckt, läßt sich ein achter Käfig unterhalb der großen Eiche in der Bildmitte erkennen. Links des großen Baumstamms befinden sich fünf kleine Holzhäuschen, die in einer früheren Studie über den Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters zur Behausung der Versuchstiere genutzt wurden. In dieser Doktorarbeit wurden sie zur Unterbringung von potentiellen Ersatztieren genutzt.

In den Wintern 1994/95 und 1995/96 (FG1 und FG2) wurden sieben bzw. zwölf Hamster einzeln in Maschendrahtkäfigen gehalten, die ca. 0,6 m tief in den Boden des Freigeheges eingegraben waren (Abbildung 7). Jeder Käfig war bis auf die Höhe des Erdbodens mit Erde angefüllt und ermöglichte es den Tieren, selbständig einen Bau anzulegen.



**Abbildung 7: Aufbau der Hamsterhaltung in den Freigehestudien**

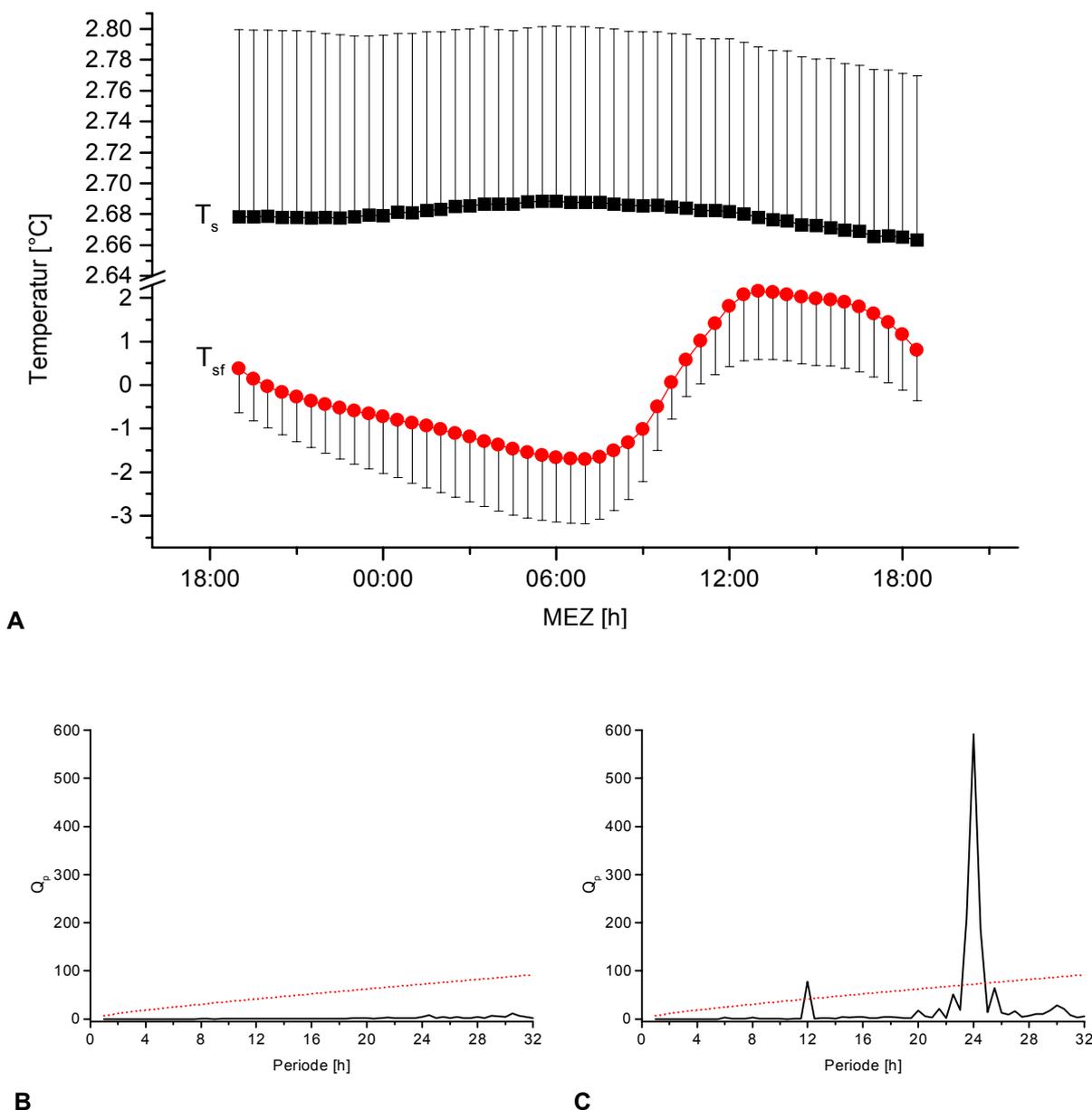
Für jeden der zwölf im Freigehege eingesetzten Hamsterkäfige wurde mit einem Kleinbagger eine ca. 1,5 x 1,5 m große, etwa 1 m tiefe Grube ausgehoben, und ca. 10 cm hoch mit Kies der Korngröße 2-3 angefüllt, um eine Drainage des Erdreichs zu gewährleisten. In jede Grube wurde eine Massivholzkiste versenkt, die zur Stabilisierung des vom angefüllten Erdreichs belasteten Maschendrahtkäfigs diente. In die Holzkisten wurde ein mit Maschendraht bezogener Metallkäfig eingelassen, der aus Vierkant-Metallholmen gebildet wurde. Die Käfige wurden bis auf die Höhe des Mutterbodens mit Erdreich angefüllt, das von groben Anteilen befreit und verdichtet wurde. Die eingesetzten Versuchstiere gruben sich in kurzer Zeit einen Bau in das Erdreich innerhalb des Käfigs, wobei sie ausnahmslos bis zum Käfigboden wühlten. Jeder der zwölf Käfige enthielt sowohl im Boden als auch im aufklappbaren Deckel (innerhalb des abschirmenden Metallkäfigs) eine in die eingefrästen Vertiefungen von PVC-Platten spiralförmig verlegte Antenne für die Signale der implantierten Telemetriesender. Um eine unbeeinträchtigte Einstrahlung von Licht zu gewährleisten, bestand die Antennenbefestigung im Deckel des Käfigs aus transparentem PVC. Vor starkem Regen schützte den vom Mutterboden isolierten Hamsterbau und den auf dem Maschendraht des Deckels befestigten, in eine PVC-Kiste eingelassenen Empfänger eine transparente Abdeckung aus dem gleichen Material.

In der Teilstudie FG2 wurde ein im späten November verstorbener Hamster durch einen bereits in seinem Laborkäfig (Makrolon Typ IV, s.o.) winterschlafenden Hamster ersetzt. Um eine Unterbrechung oder gar ein Aussetzen des Winterschlafs zu verhindern, wurde das Tier in seinem Laborkäfig belassen und auf die Erdoberfläche innerhalb des freien Metallkäfigs gesetzt.

In einer Futterraufe und einem Flaschenhalter wurden eine Mischung (1:1) ganzer Weizen- und Maiskörner und Wasser *ad libitum* angeboten. Eimal wöchentlich wurde die Diät je nach Saison durch Gaben von Äpfeln, Karotten, Kräutern (Klee, Löwenzahn und verschiedene Wegericharten) und gelegentlich auch durch tierische Kost, wie Mehlwürmer, Regenwürmer und Schnirkelschnecken ergänzt. Als Nistmaterial wurde trockenes Heu angeboten und von Zeit zu Zeit ergänzt. Um Störungen zu vermeiden, wurde im Winter, nach einem als ausreichend anzusehenden Futtereintrag, nur nach längeren normothermen Phasen mit Aufhalten des Tieres über der Erdoberfläche nachgefüttert und ein Wasserwechsel vorgenommen. Das Angebot von Frischfutter wurde stark eingeschränkt.

Da die meisten Feldhamster den gesamten Winter über ihren Erdbau nicht verließen, und das Einfangen mit Lebendfallen eine gravierende Störung dargestellt hätte, wurde der Gesundheitszustand und das Körpergewicht der Tiere nur beim Einsetzen in die Außenkäfige, bzw. nach Beendigung des Winterschlafs registriert. Eine Ausnahme stellte Hamster #19 dar, der in seinem Laborkäfig an der Erdoberfläche überwinterte. Hier mußte jeden Monat ein Käfigwechsel vorgenommen werden, bei dessen Anlaß das Körpergewicht (vergleiche Abbildung 28 im Kapitel 3.3.3), der reproduktive Status, sowie der allgemeine Gesundheitszustand des Tieres registriert wurde.

An der Erdoberfläche waren die Hamster der natürlichen winterlichen Photoperiode und den zum Teil extremen Fluktuationen der  $T_a$  ausgesetzt, die eine deutliche Tagesperiodik zeigte (Abbildung 8,  $T_{sf}$ ). In ihrem Bau, der sich maximal 0,6 m unter der Erdoberfläche befinden konnte, befanden sich die Hamster dagegen im Dauerdunkel (DD) mit einer durch das Erdreich gedämpften Fluktuation der  $T_a$ , die keine Tagesperiodik aufwies (Abbildung 8,  $T_s$ ).



**Abbildung 8: Tagesgang der Umgebungstemperaturen im Freigehege**

- A)** Die schwarzen Quadrate zeigen die halbstündigen Mittelwerte der Temperatur in 0,6 m Bodentiefe ( $T_s$ ) während eines 24-tägigen Intervalls im März 1996. Die grauen Kreise stellen die entsprechenden Mittelwerte für die Temperatur an der Erdoberfläche ( $T_{sf}$ ) dar. Zur besseren Übersichtlichkeit wurde die Ordinate zwischen 2,3 und 2,64 °C unterbrochen und die Fehlerbalken der Standardabweichungen nur in eine Richtung wiedergegeben.
- B)** Chi-Quadrat-Periodogramm der  $T_a$  im Erdboden ( $T_s$ ). Die durchgezogene Linie gibt die Amplituden ( $Q_p$ -Werte) wieder, während die gepunktete Linie das  $p < 0,01$  Signifikanzniveau einer Chi-Quadratverteilung mit den entsprechenden Freiheitsgraden zeigt. Die aperiodisch erscheinenden, minimalen Fluktuationen der  $T_s$  zeigten in der Periodogramm-Analyse keine 24 h-Rhythmik.
- C)** Chi-Quadrat-Periodogramm der  $T_a$  am Erdboden ( $T_{sf}$ ). Die durchgezogene Linie gibt die Amplituden ( $Q_p$ -Werte) wieder, während die gepunktete Linie das  $p < 0,01$  Signifikanzniveau einer Chi-Quadratverteilung mit den entsprechenden Freiheitsgraden zeigt. Die in der Mittelwertskurve (A) bereits deutlich zu Tage tretende Periodik der  $T_{sf}$  zeigte in der Periodogramm-Analyse sowohl eine 24 h-, als auch eine 12 h-Rhythmik.

## 2.2 Senderimplantation

Die zur Senderimplantation notwendigen chirurgischen Eingriffe waren gemäß dem Tierschutzgesetz vom 18. August 1986 (BGBL I, S. 1319) vom Regierungspräsidium Freiburg genehmigt worden (Az. 37/9185.55/559). Die Eingriffe wurden zunächst von der Betreuerin meiner Arbeit, Prof. Dr. Franziska Wollnik, durchgeführt, wobei ich assistierte. Später nahm ich die Eingriffe unter ihrer Aufsicht und Assistenz selbständig vor.

Die Operationen fanden in einem Operationsraum der TFA statt und wurden mit autoklaviertem Präparationsbesteck durchgeführt. Arbeitsplatz und Hände wurden mit Isopropanol desinfiziert. Die zu implantierenden Telemetriesender wurden über Nacht in einer 25 %igen wässrigen Zephirol<sup>1</sup>-Lösung desinfiziert und vor dem Eingriff in sterilisiertem destilliertem Wasser gespült. Im letzten Untersuchungsteil (FG2) wurde das Zephirol wegen seiner Toxizität durch Baricidal<sup>2</sup> ersetzt. Zur Anästhesie wurden die Tiere zunächst mit Ethrane<sup>3</sup> kurz betäubt, gewogen und intraperitoneal mit 50 mg Kemint<sup>4</sup> (Narkotikum), und 10 mg Rompun<sup>5</sup> (Muskelrelaxans) pro kg Körpergewicht injiziert. In der Regel erwachten die Hamster nach kurzer Zeit aus der Ethrane-Narkose, um nach ca. 5 min in eine tiefe Ketamin-Anästhesie zu verfallen. Nach Eintritt von Bewegungslosigkeit wurde den Tieren mit einer Haarschneidemaschine das Fell einer Bauchseite zwischen Rippenbogen und Bauchnabel gründlich entfernt. Um ein Austrocknen der narkosebedingt geöffneten Augen zu vermeiden, wurde eine Augensalbe aufgetragen. Nachdem die vorbereitete Bauchseite mit Isopropanol desinfiziert und abgetupft worden war, prüfte man die Tiefe der Narkose über die Auslösbarkeit des Augenschließreflexes, bzw. durch starkes Kneifen zwischen die Pfotenballen. Im Falle einer nicht ausreichenden Narkose, wurde ein Viertel bis die Hälfte der angesetzten Kemintmenge nachgespritzt und das Einsetzen der Wirkung abgewartet. Bei ausreichender Narkose wurde mit einer kleinen Schere zunächst ein ca. 2 cm langer, längs zur Körperachse des Tieres verlaufender Hautschnitt gesetzt. Mit einer flachen Schere

---

<sup>1</sup> Zephirol: 100 g Konzentrat enthält 10 g Benzalkoniumchlorid; Bayer, Leverkusen.

<sup>2</sup> Baricidal: gebrauchsfertiges, giftklasse-freies Desinfektionsmittel auf der Basis von neuen quaternären Ammoniumverbindungskomplexen; Interchem AG, Zug, Schweiz.

<sup>3</sup> Ethrane: Enfluran (2 Chlor 1, 1,2-Trifluorethyl-(difluormethyl)-ether), Abott GmbH, Wiesbaden.

<sup>4</sup> Kemint: wässrige Injektionslösung; 115,34 mg Ketaminhydrochlorid (2-(2-Chlorphenyl)-2 Ketamin) auf 10 ml, Alvetra GmbH, Neumünster.

<sup>5</sup> Rompun: 2 % Lösung; 1 ml enthält 23,32 mg 5,6 Dihydro-2 (2,6-xylidino)-4 H-1,3-thiazin-hydrochlorid; Bayer, Leverkusen.

wurde das Bindegewebe unter der Haut zurückgedrängt und zwei Klemmen angesetzt, um Platz für den Schnitt durch die Muskulatur zu gewinnen. Anhaftende Haare wurden sorgfältig entfernt um Infektionen der Bauchhöhle zu vermeiden.

Zur Eröffnung der Bauchhöhle wurde die freigelegte Muskulatur mit einer chirurgischen Pinzette angehoben, um die darunterliegenden Darmschlingen nicht zu verletzen, und mit der Schere ein 1,5 cm langer, quer zur Körperachse des Tieres verlaufender glatter Schnitt durch die Bauchmuskulatur gesetzt. Falls ein bereits besendertes Tier operiert wurde, wurde der zu entfernende Sender durch leichtes Drücken auf die Bauchdecke unter die Öffnung geführt und herausgedrückt. Der zu implantierende Sender wurde mit ca. 1 ml Tardomycel<sup>6</sup> benetzt und in die Bauchhöhle eingeführt. Die Muskulatur wurde durchgehend im Doppelstich mit selbstresorbierendem Catgut<sup>7</sup> vernäht, wobei die Wundränder etwas überstanden, um ein Zusammenwachsen zu erleichtern. Hierbei mußte erneut darauf geachtet werden, daß die Bauchmuskulatur deutlich vom Gedärm abgehoben wurde, um ein Zusammennähen von beiden zu vermeiden. Bevor die Naht mit Nebacetin<sup>8</sup>-Puder gegen Infektionen geschützt werden konnte, mußte ihre Dichtigkeit durch leichtes Drücken gegen die Bauchhöhle geprüft werden: drang Flüssigkeit aus der Bauchhöhle aus, mußte nachgenäht werden. Die Haut wurde mit 6-8 Knoten Perma-Hand-Seide<sup>9</sup> genäht und mit Chloromycetin-Spray<sup>10</sup> gegen Infektionen und Manipulationen der Wunde durch das Tier behandelt.

Nach der Operation wurden die Tiere in Makrolonkäfige (Typ IV) gelegt und gegen zu starke Auskühlung in Papierhandtücher eingewickelt. Bis zum völligen Erwachen aus der Narkose (nach ca. 1-2 h) blieben die Hamster unter ständiger Aufsicht.

Nach etwa 10 Tagen im Labor (natürlicher LD, bzw. standardisierter LD 8:16; T<sub>a</sub> 20 °C) konnten die vom Tier noch nicht entfernten Knoten der Hautnaht unter einer leichten Ethrane Narkose entfernt und der Gesundheitszustand der Tiere kontrolliert werden. Falls die Naht ohne größere Lücken und Schorfbildungen verheilt war, sich das Körpergewicht

---

<sup>6</sup> Tardomycel: Suspension zur Injektion; 1 ml enthält: 165,2 mg Benzylpenicillin-Benzathin (200000 I. E.) und 49,6 mg Benzylpenicillin-Procaïn (50000 I. E.); Bayer, Leverkusen.

<sup>7</sup> Catgut: Chromic, 4-0, 2 metric, 70 cm, EH 7300 H; Ethicon GmbH, Hamburg.

<sup>8</sup> Nebacetin-Puder: 1 g enthält: 5 mg Neomycinsulfat (3250 I. E.), Bacitracin (250 I. E.); Byk Gulden, Konstanz.

<sup>9</sup> Perma-Hand Seide: Schwarz, geflochten, 3-0, 2 metric, K 882; Ethicon GmbH, Hamburg.

<sup>10</sup> Chloromycetin-Spray: Aerosoltinktur mit Gentianaviolett; 108 ml enthalten: 5,88 g Chloramphenicol und 0,29 g Gentianaviolett; Parke-Davis, München.

stabilisiert hatte und der Allgemeinzustand der Tiere gut erschien, konnten die Hamster in die jeweiligen Experimente eingeführt werden.

## **2.3 Telemetrieanlage**

Die Laborstudien wurden mit einer 1989 von der Elektronikabteilung der Forschungswerkstätten der Universität Konstanz entwickelten Telemetrieanlage durchgeführt. Sie war bereits erfolgreich in einer vorangegangenen Untersuchung (Schmidt 1992, Wollnik & Schmidt 1995) im Freigehege eingesetzt worden. Die Untersuchungen im Freigehege wurden mit einer neuen Anlage durchgeführt, die ebenfalls an der Universität Konstanz entwickelt worden war.

### **2.3.1 Allgemeiner Aufbau und Funktionsweise der Telemetrieanlagen**

Jeder Feldhamster trug einen in die Bauchhöhle implantierten Miniatursender (Abbildung 9). Die spiralförmig verlegten Empfangsantennen befanden sich am Boden der jeweiligen Haltungskiste (in den Freigehegeuntersuchungen zusätzlich unter dem Deckel des jeweiligen Metallkäfigs, vergleiche Abbildung 7).

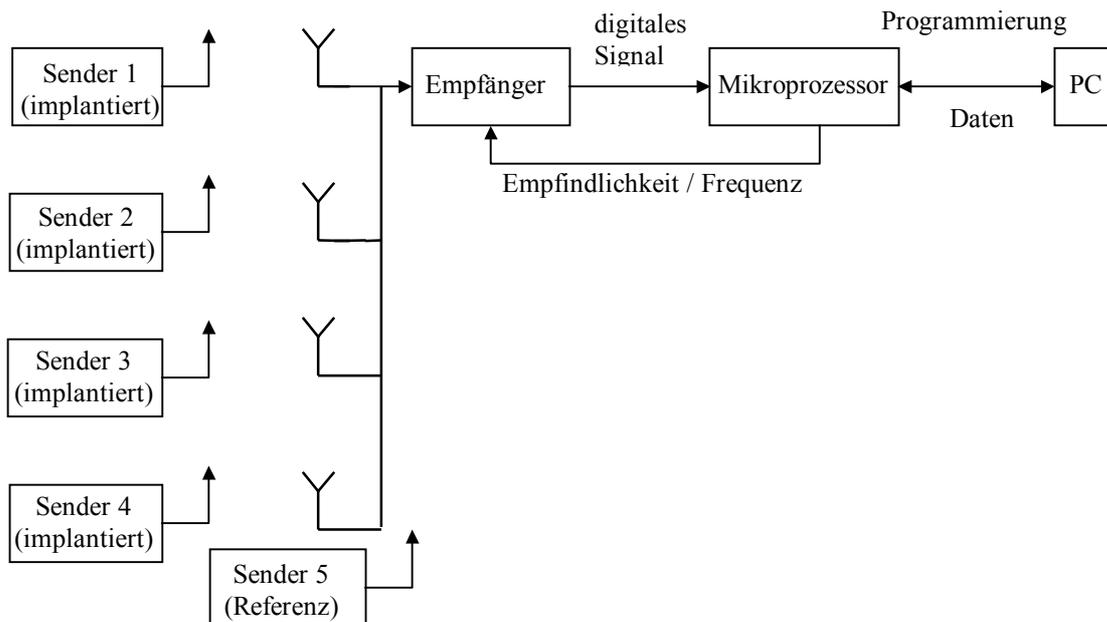
Bei der älteren Telemetrieanlage, die in den Laborstudien zum Einsatz kam, strahlte jeder Sender gepulste Signale auf einer individuellen Trägerfrequenz zwischen 30 und 34 MHz ab. Dadurch war eine Abschirmung der einzelnen Sender-Antennen-Anlagen unnötig. Die Empfangsantennen konnten parallel geschaltet und mit einem einzelnen Empfänger verbunden werden (Abbildung 10). Im Empfänger wurde das ankommende Analog-Signal für die Bestimmung der Temperatur in ein digitales Signal umgewandelt und dem Mikroprozessor zugeführt. Die vom Mikroprozessor errechneten Zahlenwerte wurden in den Laborstudien LD1 und LD2 an einen Sirius Personal Computer (PC), in LL1 an einen IBM-kompatiblen PC (XT) weitergegeben. Die eingehenden Werte konnten auf dem Bildschirm verfolgt werden und wurden kontinuierlich auf Diskette gespeichert, die zweimal wöchentlich gewechselt werden mußte. Ein Oszilloskop diente zusätzlich der optischen Kontrolle der Signale. Die Empfindlichkeit des Empfängers und der Zeittakt der Messungen wurde vom Mikroprozessor gesteuert und konnte über den PC verändert werden. Das Standard-Meßintervall betrug 30 s. Nach zwei Intervallen wurde auf eine andere Frequenz und damit auf einen anderen Sender (Kanal) umgeschaltet. Damit wurde bei vier Tieren und

einem nichtimplantierten Sender, jeder Kanal im Abstand von fünf Minuten für zwei Meßintervalle (60 s) abgetastet und registriert.



**Abbildung 9: Implantierbarer Telemetriesender aus den Freigehegestudien**

Um eine möglichst geringe Fläche einzunehmen, wurden die Bauteile der Sender auf zwei übereinandergeschichtete Platinen aufgelötet, die auf der zylinderförmigen Batterie auflagen. Ganz oben im Bild ist die Spule des Schwingkreises zu erkennen. Über  $\frac{2}{3}$  der Gesamthöhe von 4 cm entfallen auf die Hochleistungsbatterie. Die Fläche der Platinen wurde dem Durchmesser der Batterie (1,5 cm) angeglichen. Zur Implantation wurde der Sender mit einer dünnen Schicht einer Mischung aus Bienenwachs und Paraffin (1:1) überzogen. Hierdurch wurde eine wasserdichte glatte Oberfläche ohne Ecken und Kanten erreicht, wodurch sowohl die Tiere gegen eine Verletzung der inneren Organe, als auch die Elektronik gegen eindringende Körperflüssigkeit geschützt wurden. Durch die Ummantelung des Senders kam es zu keinerlei Abstoßungsreaktionen durch das Immunsystem der Tiere, noch zu Verwachsungen des Senders mit dem ihn umgebenden Gewebe.

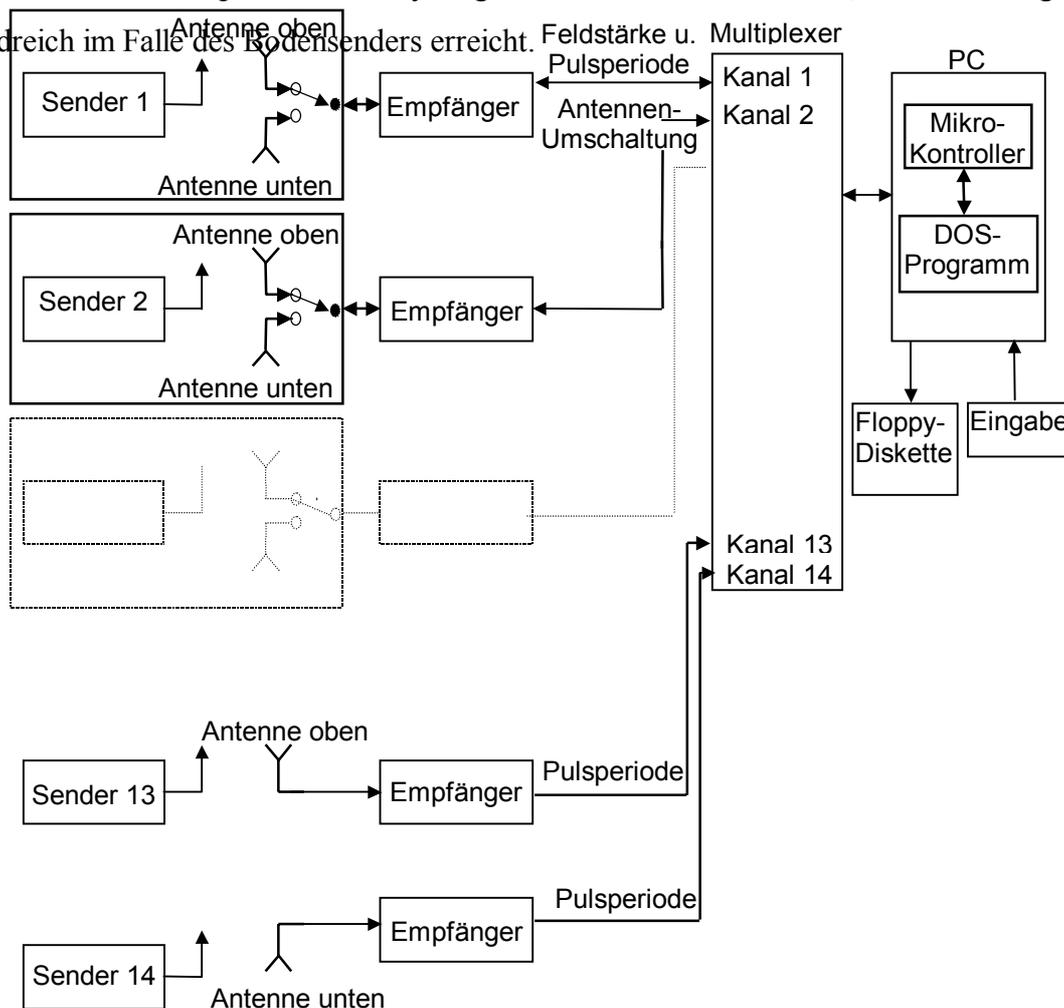


**Abbildung 10: Schematischer Aufbau der telemetrischen Anlage in den Laborstudien**

Jeder der vier implantierten Sender strahlte gepulste Signale auf einer individuellen Trägerfrequenz ab, die von der unter dem Boden der jeweiligen Haltungskiste spiralförmig verlegten Antenne empfangen werden konnten. Der fünfte Sender zur Registrierung der Umgebungstemperatur (Referenz) befand sich in die Nähe einer der vier Antennen und emittierte ebenfalls auf einer individuellen Trägerfrequenz. Alle Antennen waren mit dem Empfänger parallel geschaltet. Der Empfänger gab das digitalisierte Signal an den Mikroprozessor weiter, welcher umgekehrt den Empfänger ansteuerte und dessen Empfindlichkeit und Empfangsfrequenz einstellte. Der Mikroprozessor leitete das aufbereitete Signal zur Speicherung an einen PC weiter.

Die Abbildung 11 zeigt ein Blockschema der für das Freigehege neu entwickelten Telemetrieanlage. Alle 14 Sender emittierten ihre Signale auf einer Trägerfrequenz von 14 MHz. Dieses Frequenzfenster ist am wenigsten durch Radio- und Funkwellen belegt, und erlaubt somit einen störungsfreien Betrieb im Freien. Zwölf Hamster trugen jeweils einen intraperitoneal implantierten Sender (Sender 1-12); zwei weitere wurden als Referenzsender zur Messung der  $T_a$  an der Erdoberfläche (Sender 13), bzw. 0,6 m tief im Boden (Sender 14) eingesetzt. In unmittelbarer Nähe der Antennen (unter den Plexiglasdächern der Tierkäfige, bzw. in kleinen Schutzhäuschen nahe der Referenzsender) wurde für jeden Sender ein eigener Empfänger eingesetzt, um simultane Registrierungen zu erreichen und den infolge des analogen Signaltransports störanfälligen Abstand zwischen der Antenne und dem Empfänger zu minimieren. Die Tiersender waren durch die Metallkäfige gegen die Empfangsanlagen der anderen Sender abgeschirmt. Die Abschirmung der Referenzsender

wurde durch Metallkäfig um den Oberflächensender, bzw. das umgebende Erdreich im Falle des Bodensenders erreicht.



**Abbildung 11: Schematischer Aufbau der Telemetrieanlage im Freigehege**

Die Signale der zwölf implantierten Sender konnten je nach Position des Hamsters über eine der beiden Antennen empfangen werden. Sender 14 befand sich in ca. 60 cm Bodentiefe und maß die Bodentemperatur, während Sender 13 als Referenz für die Umgebungstemperatur an der Erdoberfläche genutzt wurde. Nähere Erläuterungen finden sich im Text.

Jeder Tiersender konnte entweder über eine Antenne unter dem Deckel des Metallkäfigs (Antenne oben), oder über eine zweite Antenne zwischen zwei PVC-Lagen im Käfigboden (Antenne unten) empfangen werden (vergleiche Abbildung 7). Die Empfindlichkeit der Empfänger wurde derart eingestellt, daß die obere Antenne kein Signal registrieren konnte, wenn sich das Tier in seinem Bau aufhielt, während die untere Antenne kein Signal erhalten konnte, wenn sich das Tier an der Oberfläche befand.

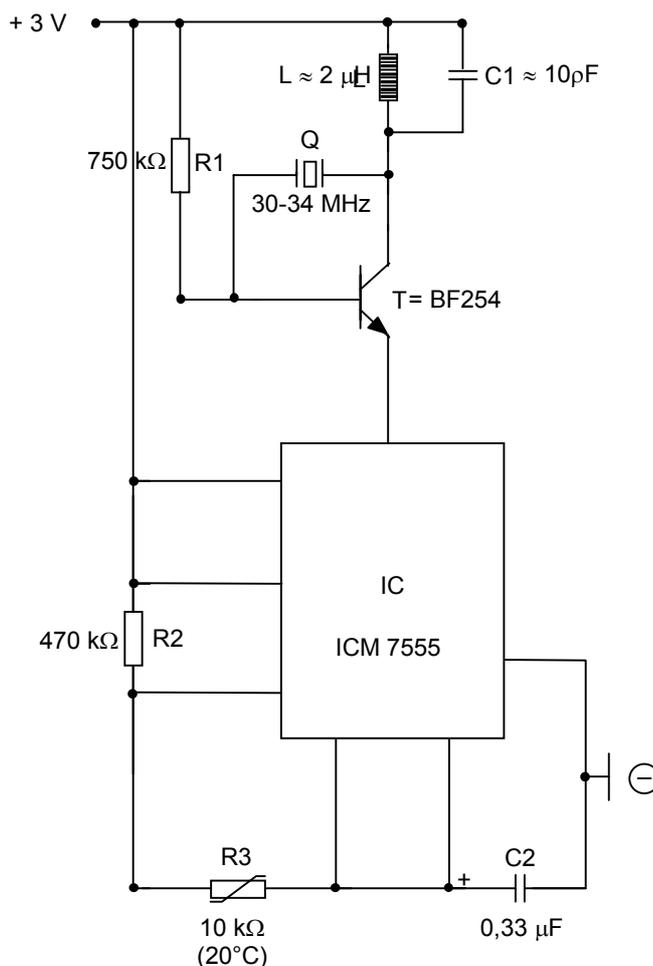
Die Empfänger wandelten die temperaturkodierende Pulsfrequenz in ein digitales Signal um und leiteten sie optogekoppelt weiter. Ebenfalls optogekoppelt übertrugen die Empfänger die Feldstärke der Pulse als Analog-Signal. Das Meßintervall und die Empfindlichkeit der Empfänger wurde durch einen IBM kompatiblen PC (AT 286) gesteuert, der eine Mikro-Kontroller-Karte (ADDIN, MC-Interface 80535) enthielt und auf dem ein speziell entwickeltes MS-DOS-Programm (HTE, Hamster-Telemetriedaten-Erfassung) betrieben wurde, das die eingehenden Daten prozessierte und speicherte. Der zwischen die Empfänger und den PC geschaltete Multiplexer diente vor allem der Einsparung von Leitungen. In einer Taktfrequenz im Bereich von 1  $\mu$ s wurden die Signale von 8 Kanälen weitergeleitet, was zu einer quasiparallelen Verarbeitung aller eingehender Parameter auf 14 Kanälen führte.

Um trotz der Aktivität der Hamster kontinuierliche Messungen zu erreichen, veranlaßte HTE über den Mikro-Kontroller ein Umschalten zwischen den Antennen der Tiersender, wenn die Datenerfassung für mehr als 2 s unterbrochen wurde. Konnten trotz der Umschaltung auf die jeweils andere Antenne keine Signale erfaßt werden, wurde wieder auf die Ausgangsantenne zurückgeschaltet. Das Meßintervall für jede Umschaltung wurde in einer geometrischen Reihe bis maximal 32 s erweitert. Um die Verlässlichkeit der Antennen-Umschaltung kontrollieren zu können, wurde die Anzahl der registrierten Daten innerhalb des Meßintervalls mit der aus der Pulsfrequenz der Sender theoretisch möglichen Anzahl an Daten verglichen und als % OK festgehalten. Die aktuell eingehenden Daten konnten auf dem Bildschirm des PCs verfolgt werden und wurden in Intervallen von 5 min sowohl auf der Festplatte des PCs als auch auf einer Floppy-Diskette (3,5 ") im Binärformat abgelegt. Durch das kompakte Datenformat war ein Diskettenwechsel trotz der großen Datenmenge (14 Kanäle mit jeweils 4 Parametern) nur alle zwei Monate notwendig. Zur Kontrolle der aktuellen Daten und zum Auffinden von eventuellen Fehlern in der automatischen Registrierung wurde täglich zwischen zwei Floppy-Disketten gewechselt.

### **2.3.2 Sendeanlage**

Abbildung 12 zeigt den Schaltplan der in den Laborstudien eingesetzten Miniatursender. Der Kondensator (C1) bildet mit der Spule (L) einen Schwingkreis, dessen Strahlungsenergie zur Transmission genutzt wird. Die Kapazität des Kondensators und die Induktivität der Spule wurden derart gewählt (abgeglichen), daß die Resonanzfrequenz des

Schwingkreises (d.h. das abwechselnde Aufbauen und Zusammenbrechen des Magnetfelds, bzw. des vom Magnetfeld induzierten Stroms) ein hochfrequentes Signal (HF; Frequenz 30 - 34 MHz) ergibt. Schwingkreisverluste werden von einem quarzstabilisierten Oszillator aufgehoben, der aus einem Quarz (Q) und einem Transistor (T) besteht. Der durch den Stromfluß angeregte Quarz schwingt auf einer sehr stabilen Frequenz und verhindert dadurch eine temperaturabhängige Frequenzdrift des Schwingkreises.

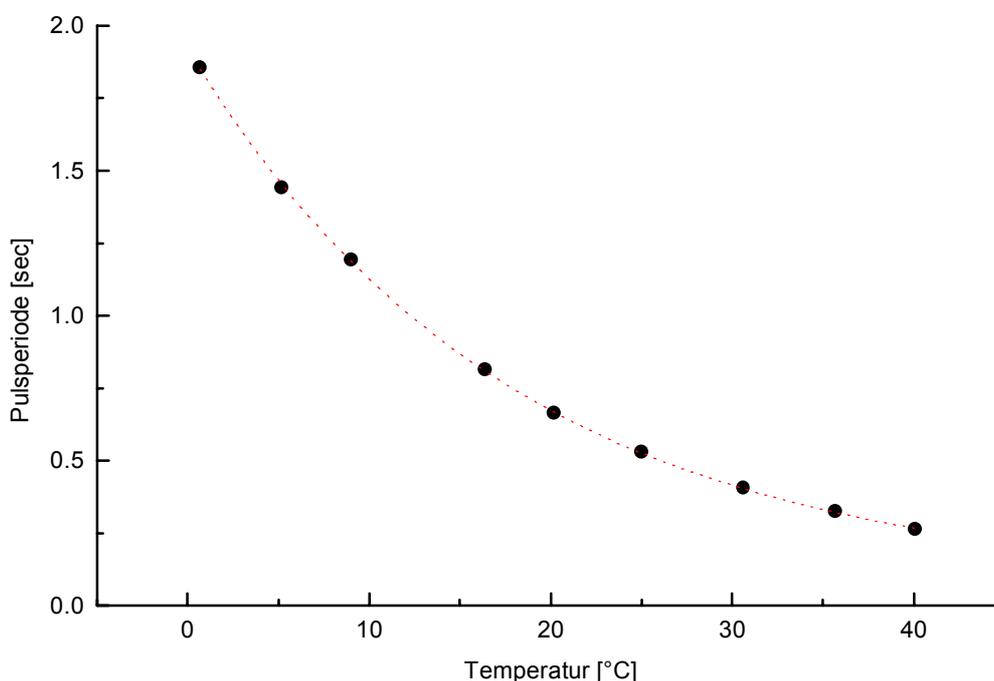


**Abbildung 12: Schaltplan der Sender in den Laborstudien**

Abkürzungen: C (Kondensator), IC (integrated circuit, integrierter Schaltkreis), L (Spule), Q (Quarz), R (Widerstand), T (Transistor). Die Spannung wird von einer 3V Batterie geliefert. Eine genaue Beschreibung des Schaltplans befindet sich im Text.

Der Oszillator wird von einer Timer-Schaltung angesteuert, die einen integrierten Schaltkreis (IC), zwei Widerstände (R2 und R3) sowie einen Kondensator (C2) enthält. R3 ist ein temperaturabhängiger Widerstand, dessen Widerstandswert sich mit der Temperatur ändert. Der Kondensator C2 und der temperaturabhängige Widerstand R3 bilden ein Zeitglied ( $\Delta\tau = \Delta R3 \cdot C2$ ) in dessen Takt das IC den Oszillator an- und ausschaltet, wodurch

ein gepulstes temperaturabhängiges HF-Signal entsteht. Das Verhältnis von Pulsdauer (Sendezeit) und Pausendauer (kein Signal) wird als Puls-Pausenverhältnis bezeichnet. Während die Pulsdauer konstant bleibt ( $\Delta\tau = \Delta R_2 \cdot C_2 = 10 \text{ ms}$ ), wird die Dauer, bzw. Länge der Pausen vom temperaturabhängigen Widerstand  $R_3$  bestimmt. Je höher die Temperatur, desto kürzer sind die Pausen und desto höher ist die Pulsfrequenz (vergleiche Abbildungen 13 und 16). Im Gegensatz zur Emission der Pulse verbrauchen die informationsbeinhaltenden Pausen keine Energie, so daß die bei niedrigen Temperaturen abnehmende Batterieleistung kompensiert werden kann und eine genaue Informationsübertragung während des Winterschlafs der Tiere ermöglicht. Zur Kalibrierung der Sender wurde ein Wärmeschrank benutzt, dessen Innentemperatur anhand von zwei Quecksilberthermometern kontrolliert werden konnte. Die Temperatur wurde bei Tiersendern von 0-45 °C, bzw. bei Referenzsendern von -10-50 °C in Stufen von ca. 5 °C verändert. Der Zusammenhang zwischen Temperatur und Pulsperiode konnte mit Hilfe eines Computerprogramms als Exponentialfunktion berechnet werden (Abbildung 13).



**Abbildung 13: Eichkurve eines Senders aus den Freigehegestudien**

Die schwarzen Kreise zeigen im Wärmeschrank gemessene Werte des Pulsperioden-Temperaturverhältnisses des Senders F22. Ein mathematisches Computerprogramm zur Kurvenanpassung (Origin, MicroCal Software Inc., Northampton, MA, USA) errechnete die durch die Werte verlaufende Exponentialfunktion  $y = 0,1 + 1,9 e^{-\text{Temperatur} / 17,8}$  (gepunktete Kurve), aus der eine Wertetabelle in 0,1 °C Abständen gewonnen werden konnte, die in die Signalverarbeitungs-Software (HTE) eingegeben wurde.



Der zweite wesentliche Unterschied zur alten Sendeanlage bestand in der Verwendung einer allen Sendern gemeinsamen Trägerfrequenz. Eine Zusammenfassung der Unterschiede zwischen den beiden eingesetzten Sendeanlagen befindet sich in der Tabelle 2.

Die zum Empfang der Pulsfrequenz genutzte Strahlungsenergie des Schwingkreises hat eine deutliche Richtungscharakteristik. Der Empfang ist daher nicht nur von der Entfernung zwischen Sender und Antenne (Abnahme der Empfangsenergie mit der Entfernung in der 3. Potenz), sondern auch von der relativen Position der Spulenachse zur Antennenfläche abhängig.

**Tabelle 2: Die wichtigsten technischen Daten der Telemetriesender.**

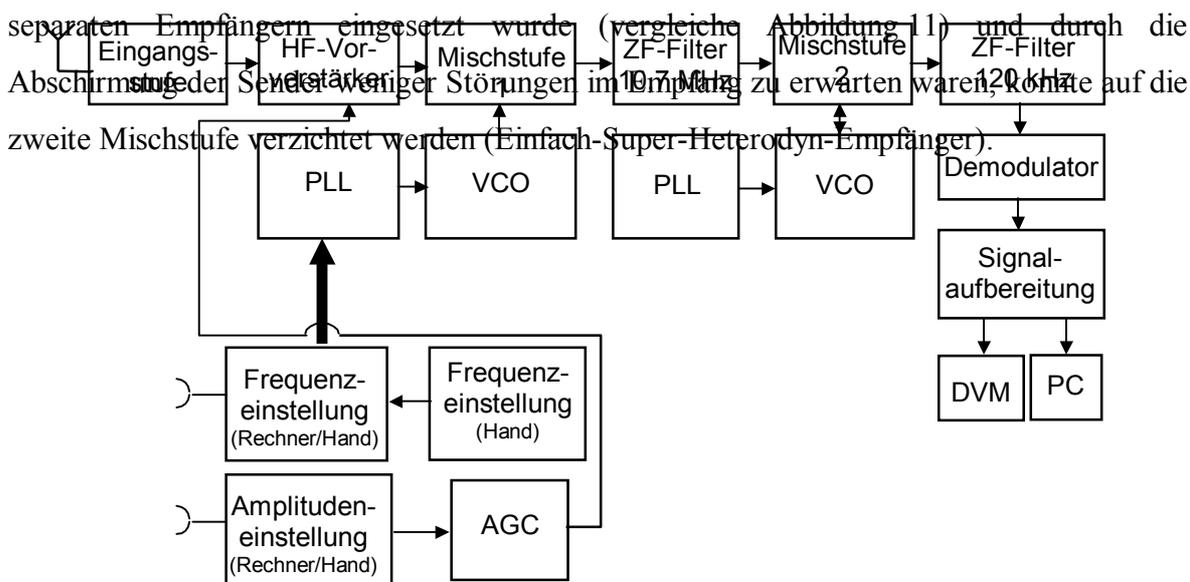
In den Freigehegestudien konnten zehn Batterien eines nicht mehr produzierten Auslaufmodells genutzt werden, die sehr viel kompakter waren als die aktuell erhältlichen Typen. Daher wurde zwischen kleinen und großen Sendern unterschieden.

Technische Daten	Labor	Freigehege
Trägerfrequenz [MHz]	30-34	14
Form	zylindrisch	zylindrisch
max. Abmessungen ( $\varnothing$ x Länge) [cm]	1,5 x 2,5	klein: 1,8 x 3 groß: 1,8 x 4,2
Gewicht [g]	7-8 g	klein: 11,3-10,6 groß: 18,3-18,6
Batterieversorgung	CR $\frac{1}{3}$ N (3V, 170 mAh)	klein: CR $\frac{1}{4}$ AA (3V, 400 mAh) groß: CR $\frac{1}{2}$ AA (3V, 950 mAh)
Einbettung	Bienenwachs / Paraffin (1:1)	Bienenwachs / Paraffin (1:1)
Betriebsdauer [Monate]	4	$\geq 10$
Ausgangsleistung [ $\mu$ W]	50	50
Stromaufnahme b. 20 °C [ $\mu$ A]	65	25
Strahlungsenergie [ $\mu$ V $\cdot$ m $^{-1}$ ]	10	10
Reichweite d Signals [m]	10	10
Dynamikbereich	1 $\mu$ V - 1 mV	1 $\mu$ V-1 mV
Pulsdauer [ms]	5	3

### 2.3.3 Empfangsanlage

In den Laborstudien wurde ein spezieller Überlagerungs-Empfänger eingesetzt (Doppel-Super-Heterodyn-Empfänger, Abbildung 15). Das elektromagnetische Feld des Senders erzeugt in der spiralförmig verlegten Empfangsantenne eine Spannung. Diese Antennenspannung wird zunächst in einem HF-Vorverstärker verstärkt und dann mit einer Oszillatorfrequenz gemischt. Die Oszillatorfrequenz wird in spannungsgeregelten Oszillatoren erzeugt, die eine von der angelegten Spannung abhängige hochkonstante Frequenz abgeben. Die gemischte Zwischenfrequenz (ZF) wird gefiltert, verstärkt und mit einer weiteren Oszillatorfrequenz zu einer zweiten Zwischenstufe gemischt. Der Vorteil

dieser aufwendigen Empfängertechnik liegt in der hohen Signalempfindlichkeit, bei gleichzeitig hoher Störsicherheit. Die zweite ZF wird von einer Demodulatorstufe gleichgerichtet. Nach dieser Signalverarbeitung steht ein von hochfrequenten Anteilen befreites niederfrequentes (NF) Signal für die Auswertung zur Verfügung und kann über Erkennungsstufen dem Rechner (PC) zugeführt werden bzw. mit einem Oszilloskop kontrolliert werden. Da im Freigehege eine viel aufwendigere Empfangsanlage mit 14



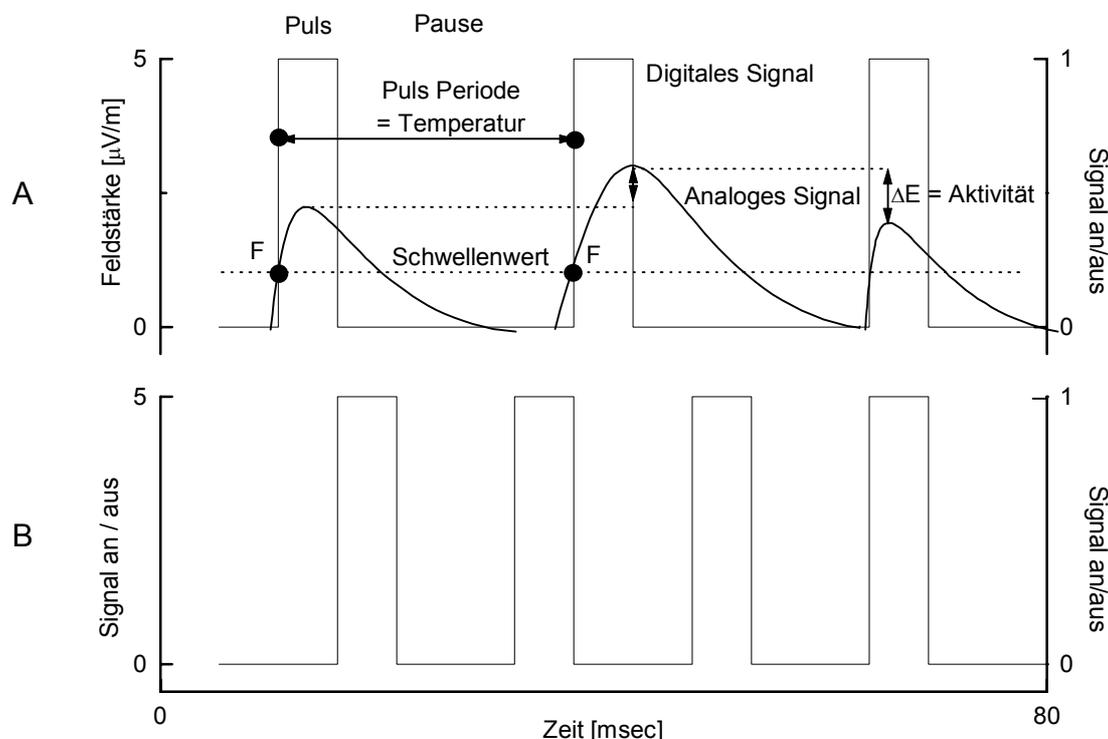
**Abbildung 15: Blockschema des im Labor verwendeten Überlagerungs-Empfängers**

Die durch das elektromagnetische Feld des Senders in der Antenne erzeugte Spannung wird verstärkt, zweifach mit einer Oszillatorfrequenz gemischt, gefiltert, demoduliert und an einen Mikroprozessor weitergegeben (Doppel-Super-Heterodyn-Empfänger). Abkürzungen: HF (high frequency, Hochfrequenz); ZF (Zwischenfrequenz); PLL (phase locked loop, Phasenregelkreis); VCO (voltage controlled oscillator, spannungsgeregelter Oszillator); AGC (automatic gain control, automatische Verstärkungsregelung); DVM (Digital-Volt-Meter, digital voltage control); PC (personal computer).

### 2.3.4 Prinzip der Temperaturmessung

Für die Bestimmung der Temperatur wurde das von der Antenne eingehende Analog-Signal digitalisiert. Um eine hohe Signalsicherheit zu erhalten, wurden nur die ansteigenden Flanken der Pulse verwendet - die meist unscharf abfallenden Flanken konnten vermieden werden, da die Pulsdauer konstant war (Abbildung 16A). Dieses Verfahren ermöglichte eine Meßgenauigkeit von 0,01 °C. In den Laborstudien wurden bei der Umrechnung der

Pulsfrequenz in die Temperatur jeweils sechs Messungen gemittelt, die Maximalwerte verworfen und das Mittel als erster Wert in ein neues Raster von erneut sechs Messungen eingetragen (Abbildung 17A). Am Ende eines 30 s langen Meßintervalls wurde der letzte Mittelwert als Meßwert festgehalten.



**Abbildung 16: Prinzip der Temperatur- und Aktivitätsmessung**

A) Analoge und digitale Pulse mit Kennlinien für eine niedrige Temperatur und das Prinzip der Messung der lokomotorischen Aktivität der Tiere.

Die Telemetriesender emittieren Pulse konstanter Länge (Laborsystem 5 ms, Freigehegesystem 3 ms) mit proportional zur Temperatur veränderlich langen Pausen. Je höher die Temperatur, desto kürzer werden die Pausen. Das analoge Signal wird im Empfänger durch eine TTL (transistor-transistor-logic) in ein digitales Signal mit fester Breite konvertiert (5 ms), wobei das Erreichen eines definierten Schwellenwerts (F) in der ansteigenden Flanke des Analog-Signals einen digitalen Puls auslöst. Der Schwellenwert wurde derart gewählt, daß die Signalstärke deutlich über dem Rauschen der Signalübertragung lag. Zur Messung der Temperatur wurde die Pulsperiode der digitalen Signale herangezogen, die dem Intervall zwischen zwei Schwellenwerten des Analog-Signals entsprechen. Dieses Verfahren liefert verlässlichere Werte als die Detektion der variablen Pulspausen, da die unscharf absteigenden Flanken des analogen Signals nicht berücksichtigt werden.

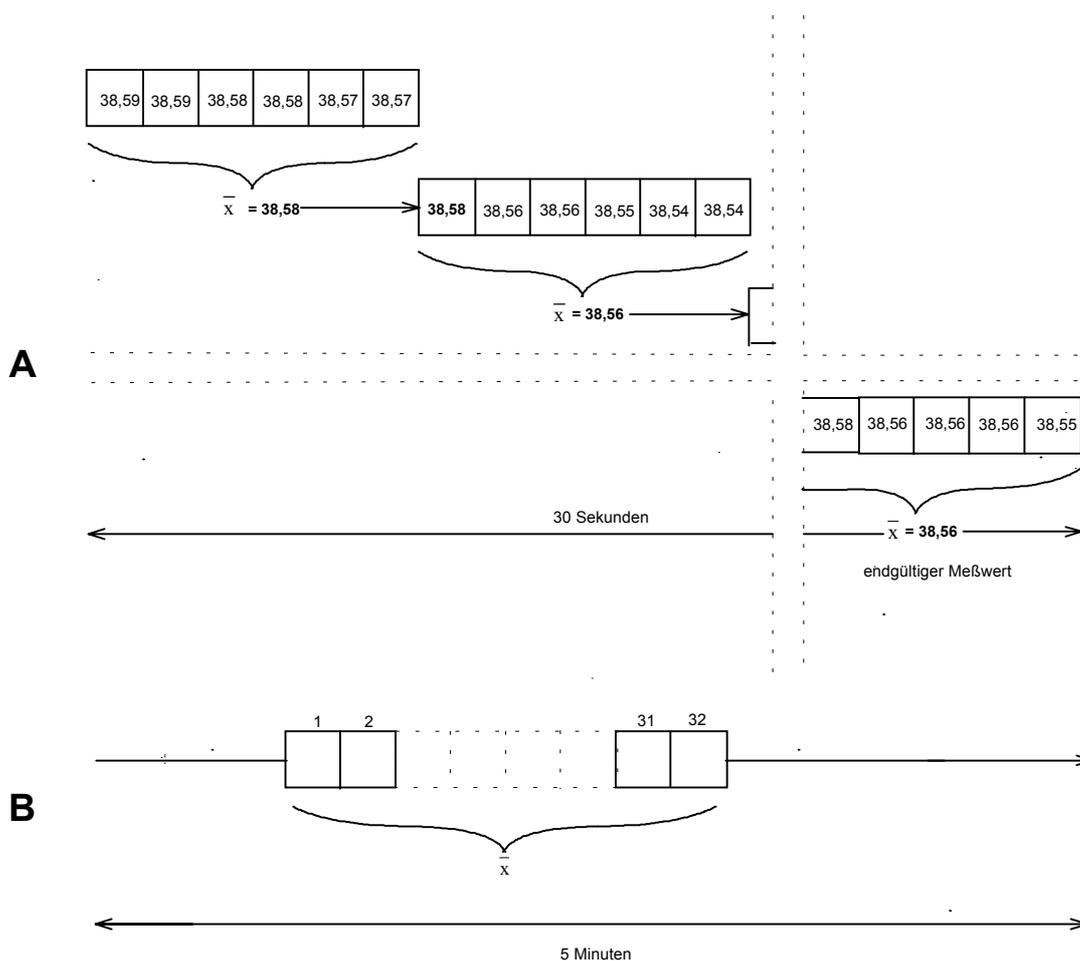
Eine Abschätzung der lokomotorischen Aktivität der Tiere wurde durch die Feldstärkendifferenzen ( $\Delta E$ ) aufeinanderfolgender analoger Pulse erreicht. Die Abszisse aus Graph B gilt auch für diesen Graphen.

Für das Analog-Signal gilt die linke Ordinate - für das digitalisierte Signal gilt die rechte Ordinate.

B) Digitale Pulse für eine höhere Temperatur.

Zur Temperaturmessung im Freigehege wurden in einem Zwischenspeicher des PC jeweils 32 Pulsperioden jedes der 14 Sender simultan fortlaufend gemittelt, und am Ende des fünfminütigen Meßintervalls festgehalten und abgespeichert (Abbildung 17B). Um bereits in der Datenerfassung Artefakte ausschließen zu können, verlangte die Erfassung der

gleitenden Mittelwerte sechs Pulsperioden mit weniger als 0,5 % Streuung, andernfalls wurde der letzte Meßwert beibehalten, der dieses Kriterium erfüllt hatte.



**Abbildung 17: Mittelung der Temperaturmessungen in Labor und Freigehege**

- A) In den Laborstudien wurden zu Beginn eines Meßintervalls von 30 sec zunächst sechs Messungen gemittelt, der Mittelwert als erster Wert in ein neues Raster eingetragen und mit den fünf nachfolgenden Werten zu einem zweiten Mittelwert verrechnet. Dieses Verfahren wurde bis zum Ende des Meßintervalls wiederholt. Der Mittelwert des letzten 6-er-Rasters wurde als Meßwert festgehalten und auf Diskette gespeichert. Zwischen den gestrichelten Linien ist die Schemazeichnung unterbrochen worden.
- B) Zur Mittelung der Temperaturmessungen im Freigehege wurde ein fortlaufender Mittelwert über ein Raster aus 32 aufeinanderfolgenden Werten gebildet, der am Ende des fünfminütigen Meßintervalls als Meßwert abgespeichert wurde.

### 2.3.5 Prinzip der Lokalisierung und der Aktivitätsregistrierung im Freigehege

Durch das Zwei-Antennensystem und die automatische Umschaltung zwischen den Antennen bei Verlust des Signals war es möglich, die Tiere kontinuierlich in ihren Bauten bzw. an der Erdoberfläche zu lokalisieren. Da sich die Hamster die meiste Zeit innerhalb

von 24 h in ihrem Bau aufhielten, wurde die untere Antenne als Standard gewählt und der Aufenthaltsort der Tiere innerhalb eines Meßintervalls von 5 min als relative Häufigkeit ausgedrückt, in der die obere Antenne Signale empfing (0-100 % oben). Dieses Verfahren bot zudem den Vorteil, das Verschleiß der mechanischen Antennen-Umschaltung in den Empfängern zu verlangsamen. Wie bereits beschrieben, konnte eine Evaluierung der Verlässlichkeit der Antennen-Umschaltung über die zusätzliche Erfassung der relativen Häufigkeit der tatsächlich erhaltenen Daten erreicht werden. Um die Aufenthaltszeiten an der Oberfläche nicht zu überschätzen, wurde der abgespeicherte Wert für die Lokalisierung (% OK) automatisch um den Anteil verringert, während dessen von keiner Antenne Signale erhalten wurden [korrigierte % oben = % OK (% oben)]. In den chronobiologischen Studien war die Lokalisierung der Tiere von besonderer Bedeutung, da nur auf diese Art Informationen über die zu jeder Zeit auf die Hamster einwirkenden Umweltbedingungen zu gewinnen waren.

Zur Bestimmung der lokomotorischen Aktivität der Tiere wurden die Differenzen zwischen den Feldstärken von jeweils zwei aufeinander folgenden Pulsen gebildet (Abbildung 16A) und wie bei der Temperaturmessung, ein über jeweils 32 Differenzen fortlaufender Mittelwert bestimmt, der am Ende des Meßintervalls abgespeichert wurde (vergleiche Abbildung 17B).

## 2.4 Datenauswertung

### 2.4.1 Datenerfassung und Aufbereitung

Die Körpertemperaturen der Hamster ( $T_b$ ) und die Umgebungstemperaturen ( $T_a$ ) konnten in den Laborstudien über einen Zeitraum von 4-6 Monaten und in den Freilandstudien über 4-9 Monate kontinuierlich in einer Auflösung von 5 min aufgezeichnet werden. Alle nachfolgenden Analysen basieren auf diesen 5 min-Werten.

Vor allem in den Rohdaten der Laborstudien befanden sich häufig Meßfehler, die durch den Verlust eines Pulssignals (verlängerte Pulsperiode) oder durch zusätzlich registrierte Störsignale (Verschiebung des sinnvollen Rasters) entstanden. Beide Formen von Meßfehlern konnten durch festgelegte Obergrenzen für eine sinnvolle Temperaturänderung pro Zeiteinheit eliminiert werden, indem deutlich höhere Werte verworfen und der letzte sinnvolle Wert beibehalten wurde, bis ein innerhalb des Bereichs liegender Wert registriert wurde. Während normothermen Tagen wurde der Maximalwert für eine akzeptable Temperaturänderung auf  $1^\circ\text{C}/5 \text{ min}$  ( $12^\circ\text{C}/\text{h}$ ) gesetzt. An Tagen mit Winterschlafschüben (WS) wurde der Schwellenwert auf  $3\text{-}5^\circ\text{C}/5 \text{ min}$  ( $36\text{-}60^\circ\text{C}/\text{h}$ ) erhöht, um die extremen Temperatursprünge während der Wiedererwärmungsphase am Ende von WS (s.u.) einbeziehen zu können.

In den Temperatureaufzeichnungen aus den Freigehegestudien traten derartige Störungen selten auf, da, wie im Kapitel 2.3.4 erläutert wurde, die Erfassung der gleitenden Mittelwerte sechs Pulsperioden mit weniger als 0,5 % Streuung verlangte, andernfalls wurde der letzte Meßwert beibehalten, der dieses Kriterium erfüllt hatte.

### 2.4.2 Statistische Datenauswertung

Zur chronobiologischen Analyse der Körpertemperatur-Rhythmik während des Winterschlafes wurden drei verschiedene Versuchsbedingungen unterschieden (vergleiche Tabelle 1):

1. Laborstudien unter einem LD von 8:16 h und konstanter  $T_a$  von  $8\pm 1^\circ\text{C}$  (LD1 und LD2).
2. Laborstudie unter schwachem LL und konstanter  $T_a$  von  $8\pm 1^\circ\text{C}$  (LL1).

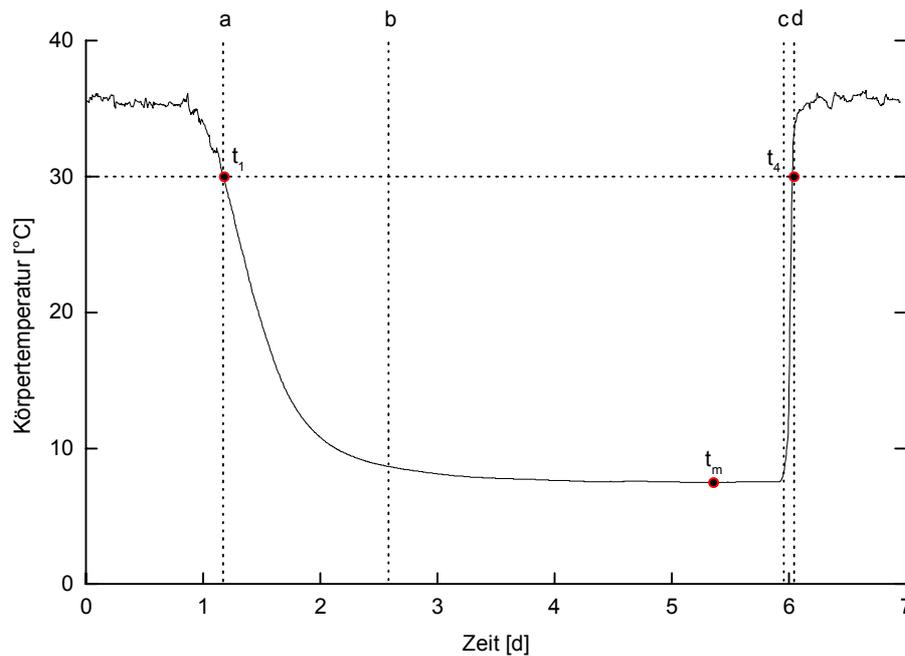
3. Freigehegestudien unter einer natürlichen Photoperiode und zum Teil extremen Schwankungen in der  $T_a$  an der Erdoberfläche (Hamster #19), bzw. unter DD im Erdbau und gedämpfter natürlicher Schwankung in der  $T_a$  (alle anderen Tiere der Versuchsteile FG1 und FG2).

Folgende aus den Temperaturregistrierungen kalkulierte Parameter wurden in der statistischen Analyse benutzt (Abbildung 18):

1. Die Tageszeit ( $t_1$ ) zu Beginn jedes WS (Eintrittszeit), gegeben durch die erste Messung der  $T_b$  unter 30 °C.
2. Die Tageszeit ( $t_m$ ) beim Erreichen der minimalen  $T_b$  ( $T_m$ ) eines WS.
3. Die Tageszeit ( $t_4$ ) am Ende jedes WS (Austrittszeit), definiert als die erste Messung der  $T_b$  über 30 °C.
4. Die Dauer der WS, definiert als das Intervall zwischen  $t_1$  und  $t_4$ .
5. Die Dauer der normothermen Episoden zwischen zwei aufeinander folgenden WS (Zwischenschub-Normothermie, ZSN), gegeben durch das Intervall von  $t_4$  eines WS bis zur  $t_1$  des darauf folgenden WS.

Für die parametrische oder nichtparametrische Analyse der Varianz zwischen den Daten der unterschiedlichen Versuchsteile wurde das Statistikprogramm Statistica (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) benutzt. Signifikante Varianzen zwischen den unterschiedenen Gruppen wurden durch das post-hoc Verfahren nach Scheffé verglichen.

Für den Nachweis und die Charakterisierung tagesperiodischer und circadianer Rhythmen in kontinuierlichen Registrierungen der  $T_b$  normothermer Tiere wurde das Chi-Quadrat-Periodogramm nach Sokolove & Bushell (1978) angewandt. Kurze Zeitserien der ZSN wurden mittels Auto- und Kreuzkorrelationen verglichen (Statistica, StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA). Der Nachweis tagesperiodischer Verteilungsmuster der Eintrittszeiten in WS ( $t_1$ ), des Erreichens der  $T_m$  ( $t_m$ ) und der Austrittszeiten ( $t_4$ ) aus WS (Abbildung 18) wurde durch verschiedene Verfahren der Kreisstatistik (Batschelet 1981) erbracht.



**Abbildung 18: Definition der Phasen eines einzelnen Winterschlafschubes (WS)**

Beginn des Eintritts in einen WS (a): die Körpertemperatur sinkt unter 30 °C ( $t_1$ ). Ende des Eintritts (b): die Körpertemperatur liegt ca. 1 °C über der Minimaltemperatur des Winterschlafschubs ( $T_m$ ). Das Plateau eines WS wird als ein enger Temperaturbereich (+ 1 °C) um die Position der  $T_m$  des Tieres während des WS ( $t_m$ ) definiert: Bereich zwischen den Linien b und c. Der Austritt aus einem WS beginnt mit dem Ende der Plateauphase (c). Als Ende des Austritts (d) gilt das erste Überschreiten von 30 °C ( $t_4$ ). Der gesamte Winterschlafschub dauert von  $t_1$  bis  $t_4$  (Bereich zwischen den Linien a und d).

## 3 DAS WINTERSCHLAFMUSTER DES EUROPÄISCHEN FELDHAMSTERS

### 3.1 Einleitung

Lange Zeit wurde angenommen, daß winterschlafende Tiere ihre Körpertemperatur ( $T_b$ ) zu Beginn des Winters auf Werte nahe der Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) abkühlen, den ganzen Winter über erkaltet bleiben und sich erst zum Ende des Winters wieder auf eine normale  $T_b$  erwärmen (Lyman 1982e). Erst mit dem Beginn exakter Studien wurde klar, daß dies nicht der Fall ist. Bis heute wurde bei keiner Säuger- oder Vogelart ein ununterbrochener Winterschlaf festgestellt (Geiser & Ruf 1995). Anstelle einer andauernden Unterkühlung der  $T_b$  wurde stets eine Fragmentierung des Winterschlafs in mehr oder weniger lange Winterschlafschübe (WS) festgestellt, die durch zeitlich ebenso variable normotherme Phasen (Zwischenschub-Normothermie: ZSN) voneinander getrennt sind. Diese Abfolge von hypothermen und normothermen Phasen bilden ein typisches Muster (das Winterschlafmuster), das sowohl inter- als auch intraspezifisch verglichen werden kann.

Ein Winterschlafmuster ist durch die Anzahl und Dauer der WS, bzw. ZSN und durch das Verhältnis zwischen beiden Parametern definiert. Während es eine gute Korrelation zwischen der Körpergröße eines Winterschläfers und der Dauer der ZSN zu geben scheint (French 1985), läßt sich ein derartiger Trend für die WS-Dauer nicht erkennen (Geiser & Ruf 1995).

Bislang zeigen nur wenige Untersuchungen die zeitliche Verteilung von WS und ZSN über den ganzen Winter in einer befriedigenden Genauigkeit. Die ältesten Studien unterschieden häufig WS und ZSN aufgrund von Nahrungsaufnahme, oder der "Sägemehl-Methode" (dem im Labor winterschlafenden Tier wird Sägemehl auf den Körper gestreut, dessen Verschwinden als Indiz für ein Erwachen aus einem WS gedeutet wird (z.B. Pengelley & Fisher 1961, Fisher 1964). Durch die Registrierung der  $T_b$  während des Winterschlafs wurde eine genauere Analyse der Winterschlafmuster möglich. Einige der älteren Studien gewannen einen Einblick in den Verlauf der  $T_b$  der Tiere, indem sie die Temperatur im Hibernaculum maßen (Daan 1973, French 1977). In diesen Registrierungen fällt die Temperatur rasch ab, wenn das Tier seine Behausung verläßt, während sie bei Anwesenheit eines Tieres, das einen WS beginnt, langsam abkühlt. Aufgrund der rapiden Wärmebildung am Ende eines WS, läßt sich dieses Phänomen wesentlich unsicherer von der Rückkehr

eines aktiven Tieres ins Hibernaculum unterscheiden. Direkte Messungen der  $T_b$  durch Thermoelemente, bzw. die ersten Anwendungen von temperatursensitiven Telemetriesendern erwiesen sich ebenfalls als unzureichend für einen Vergleich mit den hier vorliegenden Ergebnissen, da sie im Falle älterer Studien zu ungenau (thermale und zeitliche Auflösung) oder zu kurz maßen (es wurde nicht der ganze Winter erfaßt), bzw. infolge technologischer Schwierigkeiten zu starke Irritationen der Tiere verursachten (z.B. Kristoffersson & Soivio 1964a, Twente & Twente 1967, Wang 1979). Auch bei neueren Studien verhindern zu kurze Meßintervalle (zeitliche Auflösung) bzw. eine unzureichende Darstellung der Daten einen direkten Vergleich (Barnes & Ritter 1993, Canguilhem et al. 1994, Michener 1992, Young 1990, Saboureau et al. 1991). Eine am hießigen Institut früher durchgeführte Studie zum Verlauf der  $T_b$  winterschlafender Europäischer Feldhamster in einem Freigehege (Schmidt 1992, Wollnik & Schmidt 1995) läßt sich hingegen sehr gut mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit vergleichen.

### **3.2 Fragestellung**

Vergleichende Studien der Winterschlafmuster verschiedener Arten können Aufschluß über die unterschiedlichen Strategien der Anpassung an die Lebensbedingungen einer sich zyklisch ändernden Umwelt geben (French 1985, Kenagy 1986, French 1988, Arnold 1993). Dagegen können intraspezifische Vergleiche unterschiedliche Adaptationen der Geschlechter bzw. verschiedener Altersgruppen deutlich machen (French 1982, Michener 1984, Young 1990, Michener 1992). Neben diesen verhaltensökologischen Untersuchungen ermöglicht der innerartliche Vergleich von verschieden gehaltenen Tieren eine Abschätzung der Auswirkung der Haltungsbedingungen auf das Winterschlafmuster. Je naturnäher die Haltung, umso eher ist ein natürliches Verhaltensmuster anzunehmen. Für eine sinnvolle Interpretation von Versuchsergebnissen ist es von großer Bedeutung, haltungsbedingte Artefakte auszuschließen. Die erste Fragestellung dieser Doktorarbeit war es daher, den natürlichen Verlauf des Winterschlafs des Europäischen Feldhamsters zu charakterisieren, um haltungsbedingte Artefakte erkennen zu können.

Die Untersuchungen im Freigehege wurden unter nahezu natürlichen Bedingungen durchgeführt (FG1 und FG2). Zur Klärung der zeitlichen Organisation des Winterschlafs (Kapitel 4) war es jedoch notwendig, Registrierungen unter kontrollierten Licht- und

Temperaturverhältnissen durchzuführen, wie sie nur im Labor erreicht werden konnten (LD1 und LD2, LL1). Es war daher sehr wichtig festzustellen, ob sich die im Labor vorgefundenen Winterschlafmuster signifikant von denen aus der Freigehegehaltung unterschieden. Zu diesem Zweck wurden entweder drei Haltungsbedingungen: Laborhaltung unter einem LD (LD1 und LD2), Laborhaltung unter LL (LL1) und Freigehegehaltung (FG1 und FG2), bzw. zwei Haltungsbedingungen: Laborhaltung (LD1, LD2 und LL1) vs. Freigehegehaltung (FG1 und FG2) unterschieden (Vergleiche Tabelle 1 im Kapitel 2.1.1). Normalverteilte Variablen wurden entweder mit einer ANOVA (F-Test), bzw. MANOVA (Wilks  $\lambda$ ) verglichen, während nichtnormalverteilte Variablen einer Kruskal-Wallis-ANOVA unterzogen wurden.

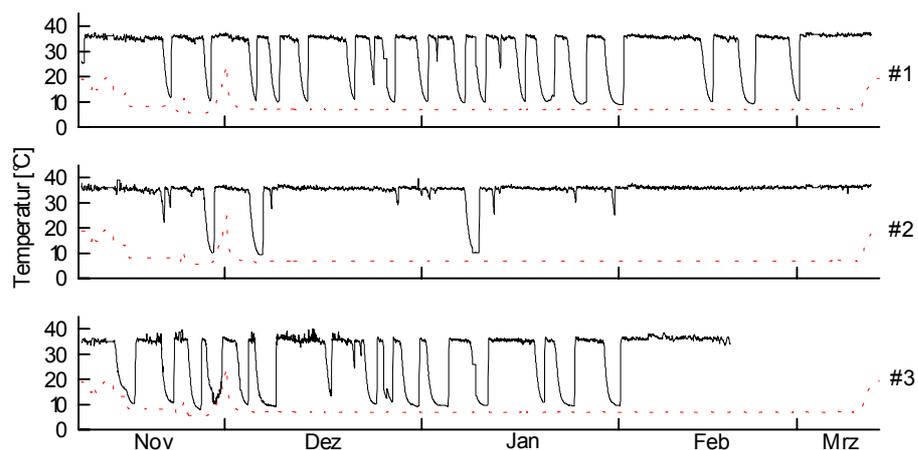
### 3.3 Ergebnisse und Diskussion

Aufgrund technischer Fehler und einzelner Ausfälle von Versuchstieren wurden insgesamt nur 21 vollständige und 7 partielle Registrierungen des Temperaturverlaufs winterschlafender Hamster aufgezeichnet (Tabelle 3, Abbildungen 19-24).

**Tabelle 3: Anzahl der Registrierungen in den einzelnen Teilstudien**

Ausfälle von Versuchstieren in den verschiedenen Untersuchungsteilen. Abkürzungen: FG (Freigehege), LD (Licht-Dunkelwechsel), LL (Dauerlicht), OP (Implantation des Senders)

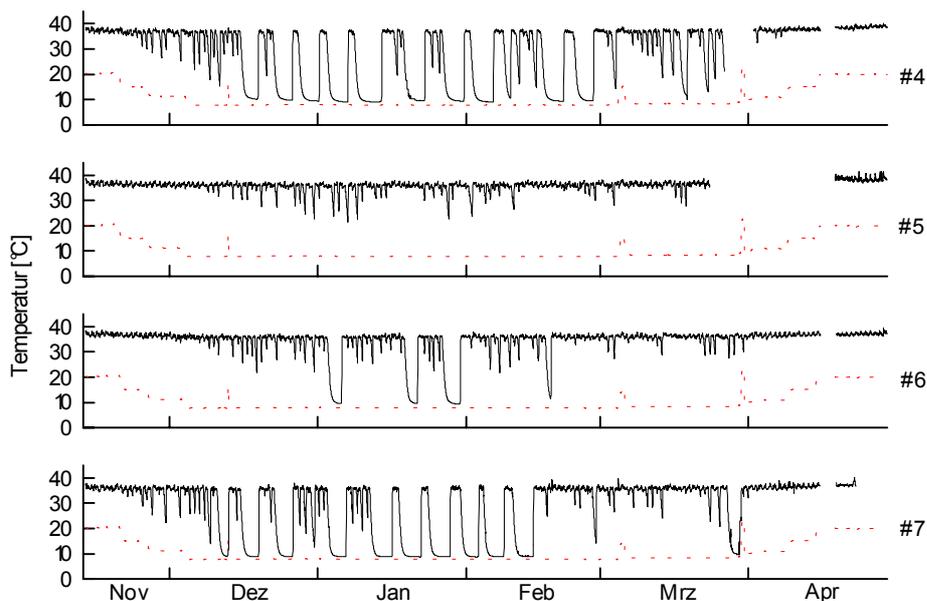
Untersuchungs- teil	LD1	LD2	LL1	FG1	FG2
geplante Tierzahl	4	4	4	12	12
nach OP gestorben	0	0	1	4	1
vor Versuchs- ende gestorben	1	0	0	1	5
ersetzt	0	0	0	0	6
technische Ausfälle	1	0	0	1	1
unvollständige Registrierungen	1	0	0	3	3
vollständige Registrierungen	2	4	3	3	9



**Abbildung 19: Winterschlafmuster der drei Feldhamster in der Laborstudie LD1**

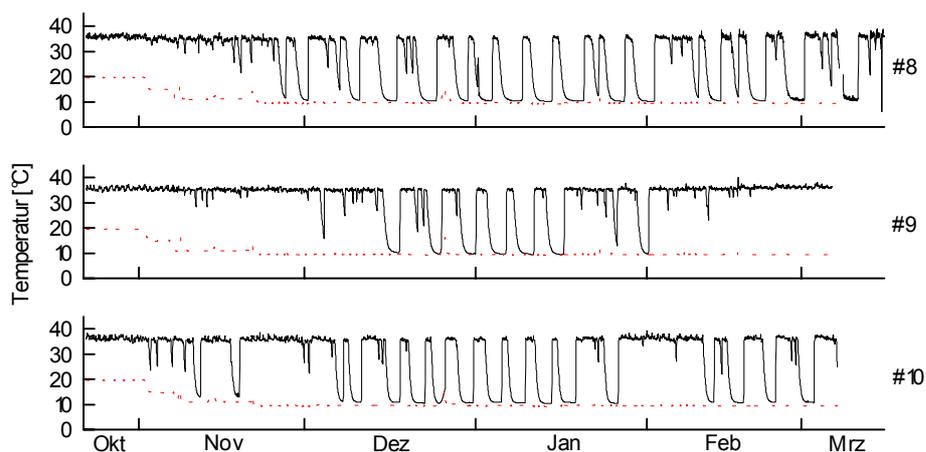
Die Laboruntersuchung LD1 wurde im Winter 1992/93 unter einer kurzen Photoperiode (LD 8:16) und einer Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) von  $8 \pm 1$  °C durchgeführt. Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der  $T_a$ . Ende November versagte die Temperatursteuerung der Klimakammer und verursachte einen Anstieg der  $T_a$  von 8 °C (Sollwert) auf 25 °C. Eine zweite Störung am 11. März führte zum vorzeitigen Abbruch des Experiments. Aufgrund eines Batteriefehlers endete die Registrierung von Hamster #3 bereits am 18. Februar.

Die Hamster #1 und #3 zeigten ein regelmäßiges Muster aus zahlreichen längeren Winterschlafschüben (WS), die von mehr oder weniger langen normothermen Phasen unterbrochen waren. Einige wenige kürzere WS tauchten auf (Typ E; Tabelle 5). Im Gegensatz hierzu wies die Registrierung von Hamster #2 nur drei längere WS auf, die unregelmäßig über den Winter verteilt waren (Typ C; Tabelle 5). Die Störung in der Regulation der  $T_a$  am 29. November scheint den vierten Winterschlafschub des Hamsters #3 beeinträchtigt zu haben, führte aber bei keinem der Tiere zu einer nachhaltigen Veränderung des Winterschlafmusters.



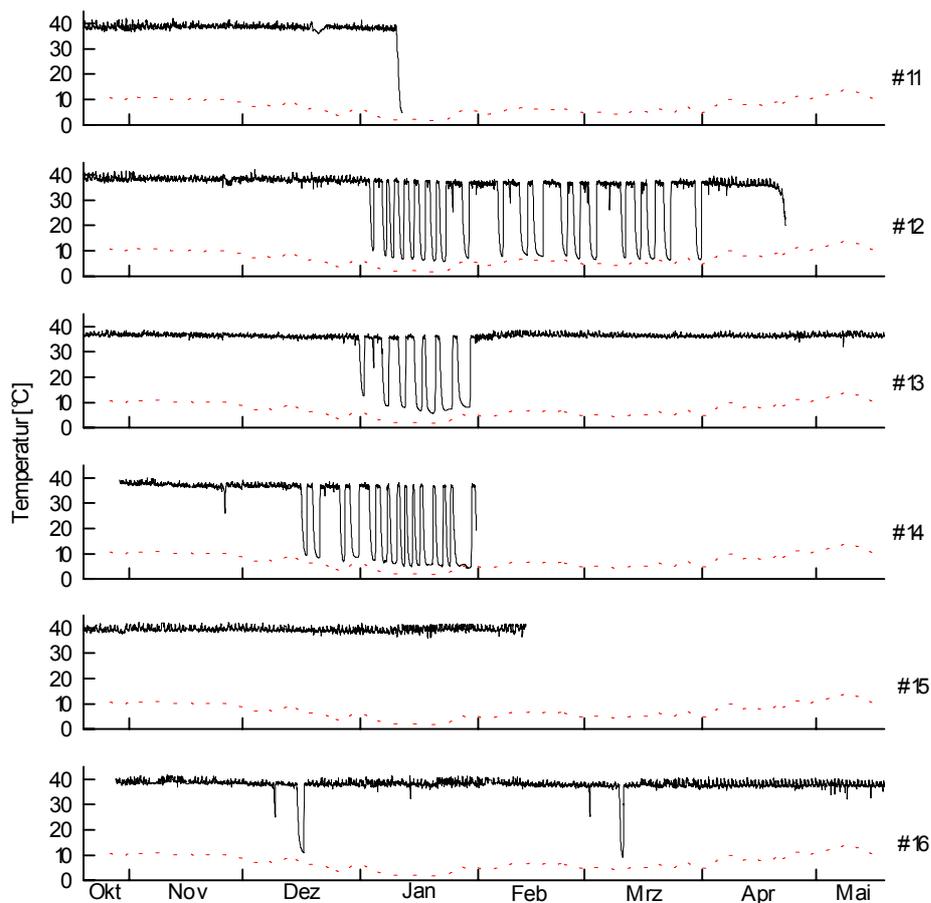
**Abbildung 20: Winterschlafmuster der vier Feldhamster in der Laborstudie LD2**

Winterschlafmuster der vier Feldhamster aus der Laboruntersuchung LD2, die im Winter 1993/94 unter einer kurzen Photoperiode (LD 8:16) und einer Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) von  $8 \pm 1$  °C durchgeführt wurde. Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der  $T_a$ . Die Temperaturregelung der Klimakammer versagte am 13. Dezember, 4. März und 30. März. In den Registrierungen der  $T_b$  traten bei allen Tieren kurzfristig Meßfehler auf, die durch unterbrochene Kurvenverläufe dargestellt sind. Zwei der vier Hamster (#4 und #7) zeigten ein regelmäßiges Winterschlafmuster (Typ E; Tabelle 5), während bei Hamster #6 nur vier längere Winterschlafschübe (WS) zu verzeichnen waren (Typ D; Tabelle 5). Hamster #5 zeigte ausschließlich kurze und flache WS (Typ B; Tabelle 5). Bei allen vier Hamstern traten kurze WS viel häufiger als im Vorjahr auf (Abbildung 19).



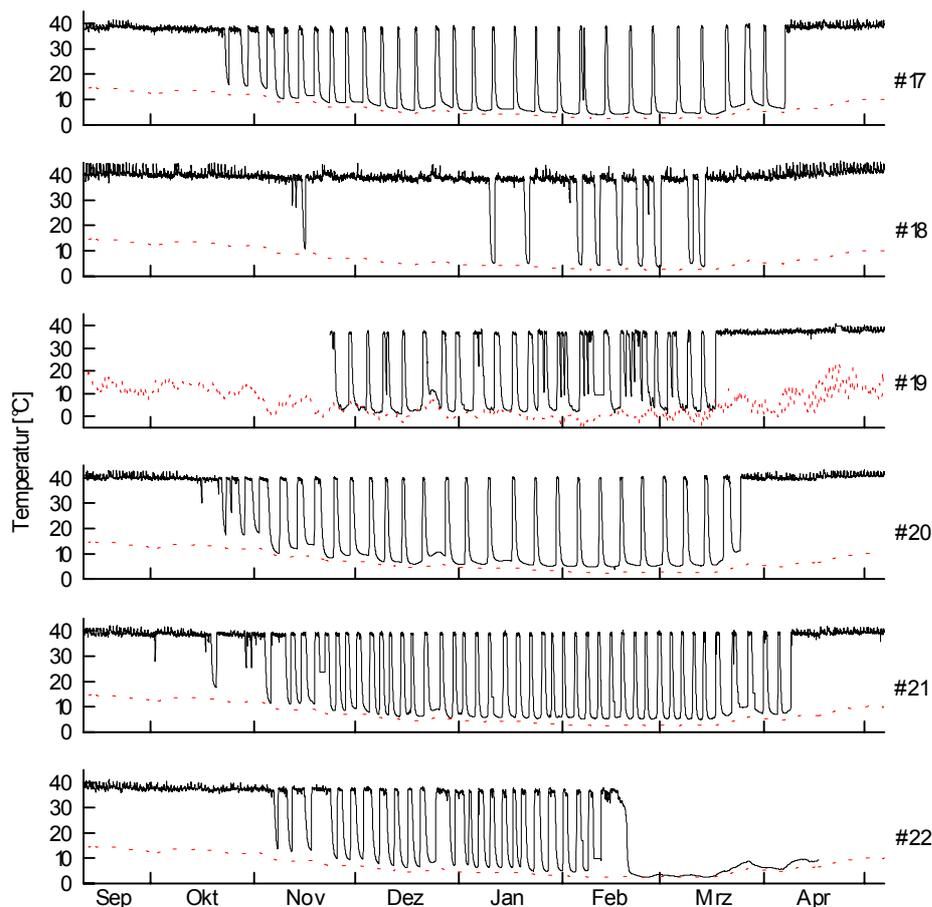
**Abbildung 21: Winterschlafmuster der drei Feldhamster in der Laborstudie LL1**

Winterschlafmuster der drei Feldhamster aus der Laboruntersuchung LL, die im Winter 1994/95 unter schwachem Dauerlicht (LL) und einer Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) von  $8 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$  durchgeführt wurde. Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der  $T_a$ . Die Temperaturregelung der Klimakammer versagte am 8. bzw. 21. November, und am 25. Dezember. Aufgrund technischer Probleme endete die Registrierung der  $T_b$  von Hamster #10 und #11 am 6. bzw. 7. März. Die Winterschlafmuster von Hamster #8 und #10 lassen sich dem regelmäßigen Typ zuordnen (Typ E; Tabelle 5). Im Unterschied zu den beiden anderen Tieren zeigte Hamster #9 weniger zahlreiche lange Winterschlafschübe, die fast ausschließlich in der Mitte des Winters auftraten (Typ D; Tabelle 5).



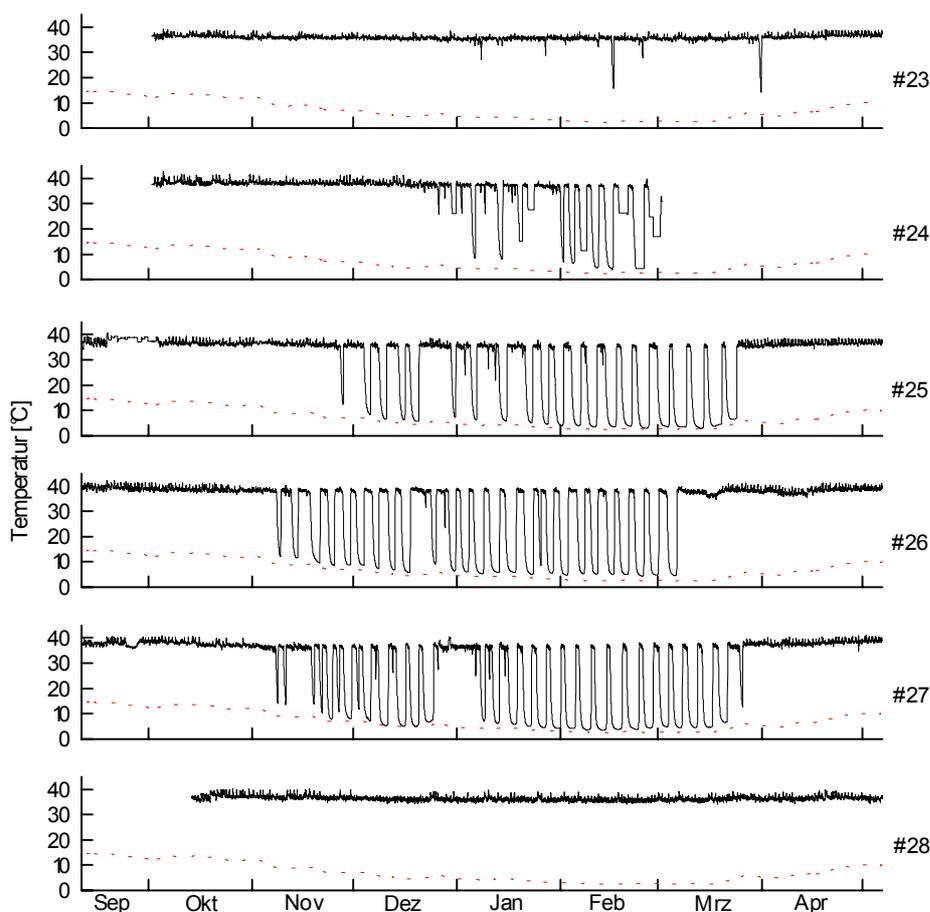
**Abbildung 22: Winterschlafmuster der sechs Feldhamster in der Freigehegestudie FG1 aus dem Winter 1994/95**

Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) im Erdboden. Die Registrierung der Hamster #14 und #16 begann erst am 28. Oktober (ca. eine Woche später als bei den übrigen Tieren). Der abgebrochene Verlauf der  $T_b$  von Hamster #11 ist bedingt durch den Tod des Tieres am 10. Januar. Die Registrierungen von Hamster #12 und #14 brachen am 21. April, bzw. 31. Januar durch den Zusammenbruch der Batteriespannung, bzw. das Versagen des Senders ab. Hamster #15 brachte seinen Bau durch ständiges Graben zum Einsturz und mußte am 13. Februar aus dem Versuch genommen werden. Zu den aus den Laborstudien bekannten Winterschlafmustern kommt im ersten Winter der Freilandstudie das völlige Ausbleiben der Hypothermie hinzu (Hamster #11 und #15; Typ A, Tabelle 5).



**Abbildung 23: Winterschlafmuster der ersten sechs Feldhamster (Hamster #17-22) der Freigehegeuntersuchung FG2 aus dem Winter 1995/96**

Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) im Erdboden. Die Registrierung der  $T_b$  von Hamster #19 begann erst am 23. November, nachdem das zuvor in diesem Käfig gehaltene Tier gestorben war. Um den bereits begonnenen Winterschlaf des Ersatztieres nicht zu stören, wurde es in seinem Laborkäfig auf die Erdoberfläche innerhalb des Metallkäfigs gesetzt. Die gepunktet dargestellte  $T_a$  wurde für dieses Tier daher an der Erdoberfläche gemessen, weshalb die Ordinate der Teilgrafik für Hamster #19 abweichend bei  $-5\text{ °C}$  beginnt und der Kurvenverlauf sehr viel extremer ausfällt. Hamster #22 verstarb am 19. Februar. Im Verlauf einiger Winterschlafschübe (z.B. der letzte WS von Hamster #22) traten Meßfehler auf. In diesen Fällen wurde der letzte ungestörte Meßwert bis zum Ende der Störung beibehalten.



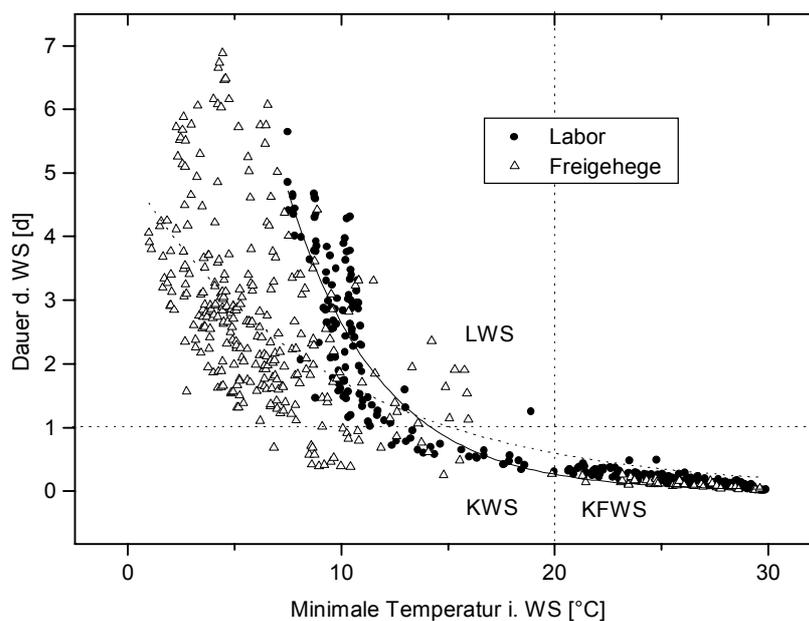
**Abbildung 24: Winterschlafmuster der zweiten sechs Feldhamster (Hamster #23-28) der Freigehegeuntersuchung FG2 aus dem Winter 1995/96**

Die obere durchgezogene Linie zeigt den zeitlichen Verlauf der Körpertemperatur ( $T_b$ ); die untere gepunktete Linie den Verlauf der Umgebungstemperatur ( $T_a$ ) im Erdboden. Die Registrierung der  $T_b$  der Hamster #23 und #24 begann erst am 2. Oktober, von Hamster #28 erst am 15. Oktober, da die zuvor in die jeweiligen Käfige eingesetzten Hamster gestorben waren. Infolge eines defekten Senders mußte die Aufzeichnung des Verlaufs der  $T_b$  von Hamster #24 bereits am 2. März eingestellt werden. Eine defekte Lötstelle an der Antenne im Boden des Käfigs ließ zu Beginn der Aufzeichnungen von Hamster #25 nur Messungen an der Erdoberfläche zu. Am 5. Oktober konnte dieser Fehler behoben werden, ohne das Winterschlafverhalten des Tieres gravierend zu verändern. Im Verlauf einiger Winterschlafschübe (v.a. des mit einem defekten Sender registrierten Hamsters #24) traten Meßfehler auf. In diesen Fällen wurde der letzte ungestörte Meßwert bis zum Ende der Störung beibehalten.

### 3.3.1 Variabilität in der Dauer der Winterschlafschübe

Ein einzelner WS läßt sich in eine Eintrittsphase, eine Plateauphase und eine Austrittsphase gliedern (vergleiche Abbildung 18 im Kapitel 2.4.2). Die Dauer eines WS wird im Wesentlichen durch die Länge der Plateauphasen bestimmt, da bei einer gegebenen  $T_a$  die Dauer der Eintritts- und Austrittsphasen nicht entscheidend variiert. Drei Typen von WS konnten aufgrund ihrer Dauer und der während des WS erreichten minimalen  $T_b$  ( $T_m$ ) unterschieden werden (Abbildung 25):

1. Lange (und tiefe) Winterschlafschübe (LWS) mit einer minimalen Körpertemperatur ( $T_m$ ) unter  $20^\circ\text{C}$  und einer Dauer von mehr als 24 h.
2. Kurze Winterschlafschübe (KWS) mit einer  $T_m$  unter  $20^\circ\text{C}$  und einer Dauer von höchstens 24 h.
3. Kurze und flache Winterschlafschübe (KFWS) mit einer  $T_m$  über  $20^\circ\text{C}$  und einer Dauer von maximal 24 h.



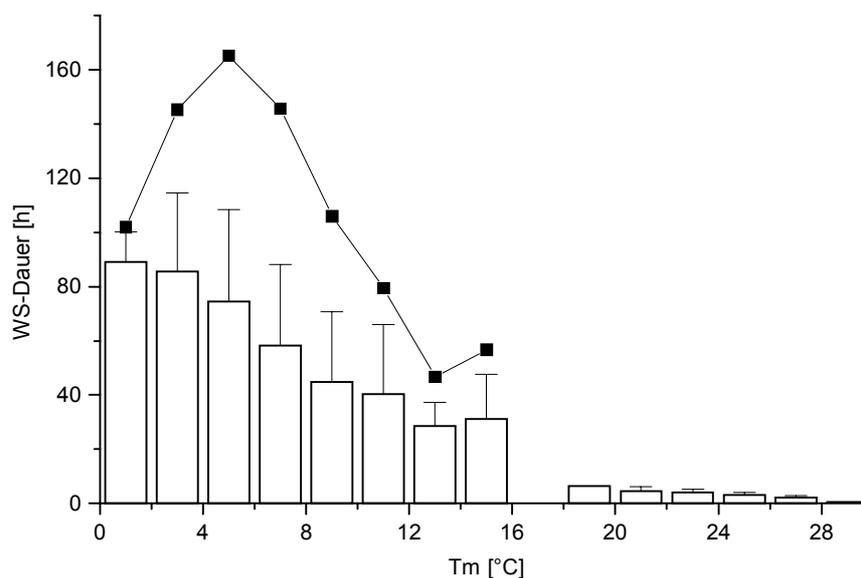
**Abbildung 25: Verteilung der 624 in allen Versuchsteilen registrierten Winterschlafschübe (WS) auf drei unterschiedenen Typen**

Aufgrund einer Kombination zweier Merkmale [Dauer des WS und minimale Körpertemperatur ( $T_m$ ) während des WS] wurden drei Typen unterschieden: (1) Lange Winterschlafschübe (LWS):  $T_m < 20^\circ\text{C}$ , Länge des WS  $> 24$  h; (2) kurze Winterschlafschübe (KWS):  $T_m < 20^\circ\text{C}$ , Länge des WS  $\leq 24$  h; und (3) kurze und flache Winterschlafschübe (KFWS):  $T_m \geq 20^\circ\text{C}$ , Länge des WS  $\leq 24$  h. Zwischen den beiden Parametern besteht eine enge Korrelation, die durch eine abfallende Exponentialfunktion beschrieben werden kann. Im Bereich der KFWS zeigen sich keine Unterschiede zwischen den Versuchsteilen. Im Bereich der KWS und LWS unterscheiden sich die WS aus den Freigehegestudien deutlich von den Laborstudien. Es wurden daher zwei verschiedene Kurvenanpassungen berechnet. Für die WS aus dem Labor ergab sich eine Anpassung an die Funktion:  $115,3e^{-T_m + 7,4 / 4,3}$ ,  $r = 0,92$  (durchgezogene Kurve),

während sich die WS aus den Freigehegestudien an die Funktion:  $120,5e^{-T_m/9,4}$ ,  $r = 0,70$  (gepunktete Kurve) anpassen ließen.

Die in den Abbildungen 19-24 gezeigten 28 Registrierungen beinhalten insgesamt 624 WS, die sich auf 385 LWS, 48 KWS und 191 KFWS verteilen (Tabelle 4, Abbildung 25). Der längste LWS dauerte 6,9 d (Hamster #17, WS #25, Abbildung 23) - der kürzeste KFWS 10 min (Hamster #5, WS #14, Abbildung 20).

Die durchschnittliche Dauer von LWS des Europäischen Feldhamsters betrug ca. 68 h und korrespondiert gut mit den Ergebnissen anderer Studien über den Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters (Gubbels et al. 1989, Wollnik & Schmidt 1995), bzw. anderer Hamsterarten (Kuhnen 1982, Pohl 1979).

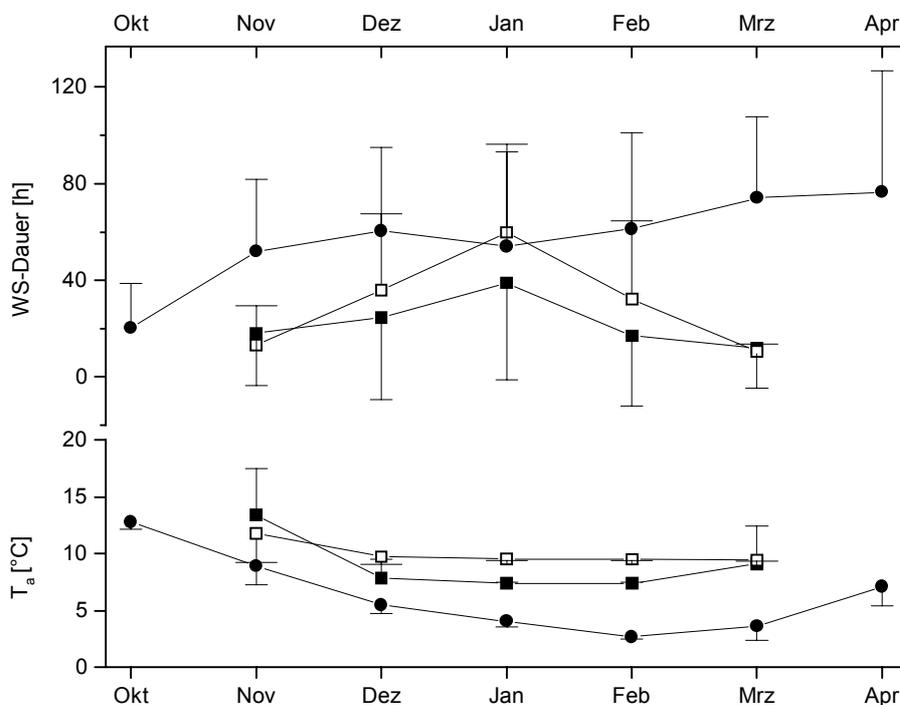


**Abbildung 26: Verteilung der Dauer von Winterschlafschüben (WS-Dauer) in Relation zu den während dieser WS gemessenen minimalen Körpertemperaturen (T<sub>m</sub>)**

Die Säulen zeigen die mittlere Dauer von WS in den Freigehegestudien, die jeweils bei einer T<sub>m</sub> von 0-2, 2-4, 4-6, usw. auftraten. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen wieder. Die mit Linien verbundenen schwarzen Quadrate entsprechen der maximalen Dauer von WS für die Versuchsgruppen von 0-2 bis 14-16 °C. Obwohl die Mittelwerte der WS-Dauer bei höheren T<sub>m</sub> stetig abfallen, traten die längsten WS bei einer relativ moderaten T<sub>m</sub> zwischen 4-6 °C auf.

Zwischen der minimalen T<sub>b</sub> während eines WS (T<sub>m</sub>) und der WS-Dauer besteht eine enge Korrelation, die durch eine abfallende Exponentialfunktion beschrieben werden kann (Abbildung 25). Im Bereich der KFWS zeigen sich keine Unterschiede zwischen der Labor- und Freigehege-Haltung. Im Bereich der kurzen und langen WS divergieren die beiden Haltungstypen jedoch deutlich voneinander. Der Hauptgrund hierfür dürfte in der tiefer absinkenden T<sub>a</sub> in der Freigehegehaltung zu suchen sein. Der Zusammenhang zwischen der WS-Dauer und der T<sub>m</sub> ist jedoch keineswegs perfekt. Der längste WS von 6,9 d fand bei

einer relativ moderaten  $T_m$  von ca. 4 °C auf, während bei tieferen  $T_m$  durchweg kürzere WS auftraten (Abbildung 26). Es ist wahrscheinlich, daß in WS, die eine tiefere  $T_m$  erreichten, die  $T_b$  unter einen kritischen Wert absank und zu einem Alarmstart des thermoregulatorischen Systems führte (vergleiche Kapitel 1.3.2).



**Abbildung 27: Durchschnittliche Dauer der Winterschlafschübe (WS-Dauer) und mittlere Umgebungstemperaturen ( $T_a$ ) in den Versuchsmontaten**

Die obere Teilabbildung zeigt die monatlichen Mittelwerte und Standardabweichungen der WS-Dauer in den Teilstudien dieser Doktorarbeit: ■ LD1 und LD2; □ LL1; ● FG1 und FG2. Die nach oben angeordnete Standardabweichung der WS-Dauer für die Teilstudie LL1 ist durch breitere Kappen von der ebenfalls nach oben aufgetragenen Standardabweichung der Teilstudien FG1 und FG2 zu unterscheiden.

Die untere Teilabbildung zeigt die monatlichen Mittel und Standardabweichungen der  $T_a$  in den unterschiedlichen Haltungsbedingungen. Es wurden dieselben Symbole wie in der oberen Teilabbildung angewendet. Die Kappen der Standardabweichungen für den Untersuchungsteil LL1 wurden ebenfalls verbreitert dargestellt.

Ein anderes Indiz für den nicht alles entscheidenden Einfluß der Temperatur auf die Länge der WS zeigt sich in einem Vergleich der Dauer von LWS im Labor (LD1, LD2 und LL1), bzw. im Freigehege (FG1 und FG2). Obwohl während der LWS im Freigehege eine signifikant geringere  $T_m$  erreicht wurde ( $5,82 \pm 2,89$  vs.  $10,03 \pm 1,42$  °C; einseitige ANOVA:  $F_{1,374} = 204,03$ ;  $p < 0,001$ ), war die resultierende LWS-Dauer nicht signifikant verschieden ( $69,52 \pm 31,29$  vs.  $66,28 \pm 26,37$  h).

Im Verlauf des Winterschlafs zeigte sich auch unter der konstanten  $T_a$  der Laborstudien, eine Zunahme der WS-Dauer von November bis zu einem Maximum im Januar, wonach

die WS wieder kürzer wurden (Abbildung 27). Dieser Trend, der sich in vielen Laboruntersuchungen bestätigte, widerspricht ebenfalls einer ausschließlichen Determination der WS-Dauer durch die Temperatur und weist auf ein endogenes Programm für die saisonale Dauer der WS hin (Strumwasser et al. 1967, Wünnenberg 1990). Im Freigehege, wo das Monatsmittel der  $T_a$  von Oktober bis Februar um ca. 10 °C absank und danach wieder anstieg, zeigte sich eine Zunahme der durchschnittlichen WS-Dauer bis zum Ende des Winterschlafs (Abbildung 27). Obwohl auch im Freigehege der Zusammenhang zwischen der  $T_a$  und der WS-Dauer nicht eindeutig ist, erscheinen hier exogene Faktoren ein endogenes Programm zu überdecken.

**Tabelle 4: Anzahl der drei unterschiedenen Typen von Winterschlafschüben bei den einzelnen Hamstern der Versuchsteile**

Abkürzungen: FG (Freigehege), KFWS (kurze und flache Winterschlafschübe) KWS (kurze Winterschlafschübe), LD (Licht-Dunkelwechsel), LL (Dauerlicht), LWS (lange Winterschlafschübe)

Hamster #	Versuchsteil	LWS	KWS	KFWS
1	LD1	17	1	2
2	LD1	3	0	6
3	LD1	14	1	2
4	LD2	14	12	22
5	LD2	0	0	21
6	LD2	4	0	35
7	LD2	11	5	27
8	LL	18	2	12
9	LL	7	3	12
10	LL	17	0	14
11	FG1	0	0	0
12	FG1	19	1	3
13	FG1	7	0	1
14	FG1	14	0	1
15	FG1	0	0	0
16	FG1	2	0	2
17	FG2	29	1	0
18	FG2	9	1	4
19	FG2	21	11	2
20	FG2	27	0	2
21	FG2	44	0	4
22	FG2	24	0	0
23	FG2	0	2	3
24	FG2	13	0	4
25	FG2	20	2	5
26	FG2	25	1	1
27	FG2	26	5	6
28	FG2	0	0	0

Die Häufigkeiten der drei unterschiedenen WS-Typen (Tabelle 4) zeigten in den drei unterschiedlichen Haltungsbedingungen (LD, LL und FG) signifikante Unterschiede

(MANOVA, Wilks  $\lambda_{6,46} = 0,471$ ,  $p < 0,01$ ). In einem post-hoc Test (Scheffé Test) zeigte sich, daß dieser Unterschied ausschließlich in einer signifikant höheren Anzahl von KFWS in den Versuchsteilen LD1 und LD2 im Vergleich zur Anzahl von KFWS in den Versuchsteilen FG1 und FG2 begründet war (Tabelle 4). Dieser Unterschied wird noch deutlicher, nachdem die beiden Typen von Laborstudien (LD und LL) sowie die beiden kurzen WS-Typen (KWS und KFWS) zusammengefaßt wurden (ANOVA,  $F_{1,26} = 20,850$ ,  $p < 0,0005$ ).

### 3.3.2 Das "test drop" Phänomen

Strumwasser (1959) prägte für die in seinen Laboruntersuchungen zu Beginn des Winterschlafs auftretenden KFWS und KWS den Begriff "test drops", da diese eine meist von Schub zu Schub schrittweise Absenkung der  $T_m$  zeigten, die er als ein sichtbares Zeichen der stufenweisen Umstellung des normalen Stoffwechsels auf den reduzierten Zustand während des Winterschlafs [Veränderung des homöostatischen Sollwerts ("setpoint")] deutete. In der vorliegenden Arbeit traten solche mustergültigen "test drops" nur bei einigen wenigen Tieren auf (z.B. Abbildung 40 im Kapitel 4.6.3). Während in den Laborstudien 82 % der Hamster zu Beginn des Winterschlafs kurze WS (KFWS und KWS) zeigten (Abbildungen 19-21), waren es in den Freigehegestudien nur 44 % der Tiere (Abbildungen 22-24).

In den beiden einzigen bislang vorliegenden Vergleichsstudien zum Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters fanden sich sowohl im Labor (Canguilhem et al. 1994) als auch in einem Freigehege unter halbnatürlichen Bedingungen (Wollnik & Schmidt 1995) kurze WS (< 24 h) vor dem ersten Auftreten von LWS. Kurze WS zu Beginn des Winterschlafs zeigten sich ebenso in vielen Laborstudien der gutuntersuchten amerikanischen Erdhörnchenarten (*Spermophilus*), (z.B. Strumwasser 1959, Scott et al. 1974 und Grahn et al. 1994) sowie in der von Barnes & Ritter (1993) in einem Freigehege durchgeführten Untersuchung des Winterschlafs arktischer Erdhörnchen. Die Tiere der zuletzt genannten Studie waren wie die Hamster in den Freigehegestudien der vorliegenden Arbeit in Metallkäfigen untergebracht, die in den Erdboden eingegraben waren.

Im Gegensatz hierzu fand sich zwar bei zwei anderen Erdhörnchenarten in freier Wildbahn eine Zunahme der WS-Dauer vom Beginn des Winterschlafs bis in die Mitte des Winters

hinein; einleitende kurze WS, die weniger als 24 h dauerten, traten jedoch bei keinem Tier auf (Young 1990, Michener 1992 und persönliche Mitteilungen der beiden Autoren).

In der vorliegenden Untersuchung fanden sich nur in den Laborstudien LD2 und LL1 mustergültige "test drops", die eine stufenweise Absenkung der  $T_m$  zeigten. Im Unterschied zu den anderen Untersuchungsteilen konnte in diesen beiden Teilstudien die  $T_a$  ungestört in zwei Stufen von 20 auf 8 °C abgesenkt werden (Abbildungen 20 und 21). Ein ebenso mustergültiges stufenweises Absinken der  $T_m$  während der ersten WS fand sich für das amerikanische Streifenhörnchen (Chipmunk) *Tamias striatus* in der Laborstudie von Pivorun (1976), während der Autor für die in der gleichen Studie untersuchte Art *Eutamias minimus* lediglich einige KWS, bzw. etwas kürzere LWS zu Beginn des Winterschlafs registrieren konnte, die er als "pre-plateau stage" beschrieb. Für die erste Art wurde die  $T_a$  von 16 über 13, 10, 8, 6, 3 auf 0 °C, für *Eutamias minimus* lediglich in zwei Stufen auf 10, bzw. 8 °C abgesenkt. Ähnliche Befunde zeigten auch die Erdhörnchen in einer bislang unveröffentlichten Laborstudie von Paul Young, in der die Tiere zu Beginn des Winterschlafs einer  $T_a$  von 15 °C ausgesetzt waren, welche über 90 Tage langsam auf 0 °C abgesenkt wurde. Eine zweite Gruppe von Tieren, deren Winterschlaf mit einer  $T_a$  von 5 °C begann, erreichten hingegen bereits nach einem einzelnen kürzeren WS ihre durchschnittliche WS-Dauer von ca. 15 Tagen. Es liegt daher nahe anzunehmen, daß das mustergültige Auftreten von "test drops" von einer anfänglich hohen und dann nahezu kontinuierlich abfallenden  $T_a$  ausgelöst wird.

Auch wenn das Vorkommen von kurzen WS zu Beginn des Winterschlafs keine Notwendigkeit darstellt und die schrittweise Entwicklung von KFWS über KWS in LWS, wie sie in der Abbildung 40 im Kapitel 4.6.3 gezeigt wird, ausschließlich dem Umstand der schrittweisen Absenkung der  $T_a$  zuzuschreiben ist, kann das Auftreten dieser Artefakte als das Hervortreten normalerweise verborgener physiologischer Vorgänge gedeutet werden. So gingen Hammel (1967) und Leucke & South (1972) davon aus, daß diese "test drops" durch ein zyklisches Zurücksetzen ("resetting") bzw. eine programmierte stufenweise Unterdrückung der Aktivität der thermoregulatorischen Kerngebiete des Hypothalamus entstehen, die eine schrittweisen Absenkung des Sollwerts ("setpoints") zur Folge haben.

In ihrer Studie zum Winterschlaf des Europäischen Igels (*Erinaceus europaeus*) in einem Freigehege, prägten Fowler & Racey (1990) für KFWS und KWS den Begriff "transient

shallow torpor", da sie diese WS-Typen nicht nur zu Beginn des Winterschlafs, sondern auch zu etwa 20 % inmitten des Winters feststellten. In der hier vorliegenden Arbeit fanden sich sogar über 60 % der KFWS und KWS nachdem bereits vorher LWS aufgetreten waren. Dieser hohe Prozentsatz beruht jedoch fast ausschließlich auf einem signifikant von einer Gleichverteilung abweichenden Anteil von KWS inmitten des Winterschlafmusters (76,09 %;  $\chi^2 = 12,52$ ;  $p < 0,0005$ ), während der Anteil von KFWS inmitten des Winterschlafs dem zu Beginn des Winterschlafs entspricht.

Verglichen mit den Untersuchungen im Freigehege, fanden sich KFWS und KWS sowohl zu Beginn (Kruskal-Wallis-ANOVA;  $H(1, N = 28) = 7,17$ ;  $p < 0,01$ ) als auch inmitten der Winterschlafmuster (KW;  $H(1, N = 28) = 7,92$ ;  $p < 0,005$ ) signifikant häufiger in den Laborstudien.

Sowohl im Freigehege als auch im Labor fanden Wollnik & Schmidt (1995) bzw. Canguilhem et al. (1994) einzelne KFWS oder KWS nicht nur zu Beginn oder am Ende des Winterschlafs Europäischer Feldhamster, sondern auch inmitten der Winterschlafmuster. Im Gegensatz hierzu zeigten sich kürzere WS bei nordamerikanischen Erdhörnchen im Labor vor allem am Anfang und am Ende des Winterschlafs (Grahn et al. 1994), während sie im Freigehege ausschließlich vor dem Eintritt in den ersten mehrtägigen WS auftraten (Barnes & Ritter 1993). In freier Wildbahn zeigte *Spermophilus columbianus* hingegen, wie bereits oben beschrieben, überhaupt keine KFWS oder KWS (Young 1990 und persönliche Mitteilung). Auch andere im Freiland untersuchte Arten wiesen nur sehr selten einen oder wenige KFWS bzw. KWS in der Mitte des Winterschlafs auf [Murmeltiere, *Marmota marmota*, (Arnold 1993); Igel, *Erinaceus europaeus*, (Saboureau et al. 1991)].

Im Vergleich der verschiedenen Haltungsbedingungen der vorliegenden Arbeit unter Berücksichtigung der genannten Literatur liegt es nahe, das häufige Auftreten von KFWS und KWS in den Laborstudien als eine Beeinträchtigung des natürlichen Winterschlafverhaltens zu deuten.

### 3.3.3 Individuelle Variabilität in den Winterschlafmustern

In allen Teilstudien konnte eine große individuelle Variabilität der Winterschlafmuster festgestellt werden (Abbildungen 19-24). Nach einer vereinfachenden Klassifikation der

Muster in fünf Typen (Tabelle 5) ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Haltungsbedingungen [LD, LL und FG bzw. Labor (LD und LL) vs. FG]. Unabhängig von den Haltungsbedingungen zeigte die große Mehrheit der Tiere (ca. 60 %) ein Muster von zahlreichen, gleichmäßig über den gesamten Winter verteilten, langen und tiefen WS (LWS), die von ebenso regelmäßigen Phasen der ZSN unterbrochen waren (Typ E, Tabelle 5; z.B. Hamster #17, Abbildung 23).

**Tabelle 5: Typen von Winterschlafmustern in den Untersuchungsteilen**

Abkürzungen: FG (Freigehege), KFWS (kurze und flache Winterschlafschübe) KWS (kurze Winterschlafschübe), LD (Licht-Dunkelwechsel), LL (Dauerlicht), LWS (lange Winterschlafschübe)

Mustertyp	LD1	LD2	LL1	FG1	FG2
A: ohne WS	0	0	0	1	1
B: nur KWS oder KFWS	0	1	0	0	1
C: wenige LWS, unregelmäßig	1	0	0	1	1
D: wenige LWS, regelmäßig	0	1	1	1	1
E: zahlreiche LWS, regelmäßig	2	2	2	1	8

In der Literatur zum Winterschlafmuster des Europäischen Feldhamsters liegen bislang widersprüchliche Ergebnisse vor. In der aufgrund gleicher Methodik gut vergleichbaren Freigehegestudie von Schmidt (1992) und Wollnik & Schmidt (1995) zeigten sich vor allem die Muster B, C und E (Tabelle 5), wobei Typ E am weitesten häufigsten vorkam. Dagegen fanden Canguilhem et al. (1994) in ihrer Laborstudie bei allen zehn Feldhamstern ausschließlich das Winterschlafmuster vom Typ E. Da in dieser Untersuchung jedoch keine kontinuierlichen Registrierungen der  $T_b$ , sondern lediglich der Anfang und das Ende von WS aufgezeichnet wurden und zudem ein automatischer Filter zur Bereinigung von Meßfehlern verwandt wurde, liegt es nahe, daß kurze WS, sowie ZSN übergangen wurden. Dieser Vorbehalt wird dadurch unterstützt, daß die Autoren dieser Studie ungewöhnlich lange WS vorfanden ( $\geq 12d$ ), was in deutlichem Gegensatz zu den meisten anderen Untersuchungen über den Winterschlaf der Hamsterarten steht.

Die weitesten meisten Untersuchungen über den Winterschlaf wurden an amerikanischen Erdhörnchenarten (*Spermophilus*) durchgeführt. In Laboruntersuchungen zeigten sich vor allem Winterschlafmuster vom Typ A, B, C und E, wobei Typ E mit ca. 78 % bei weitem

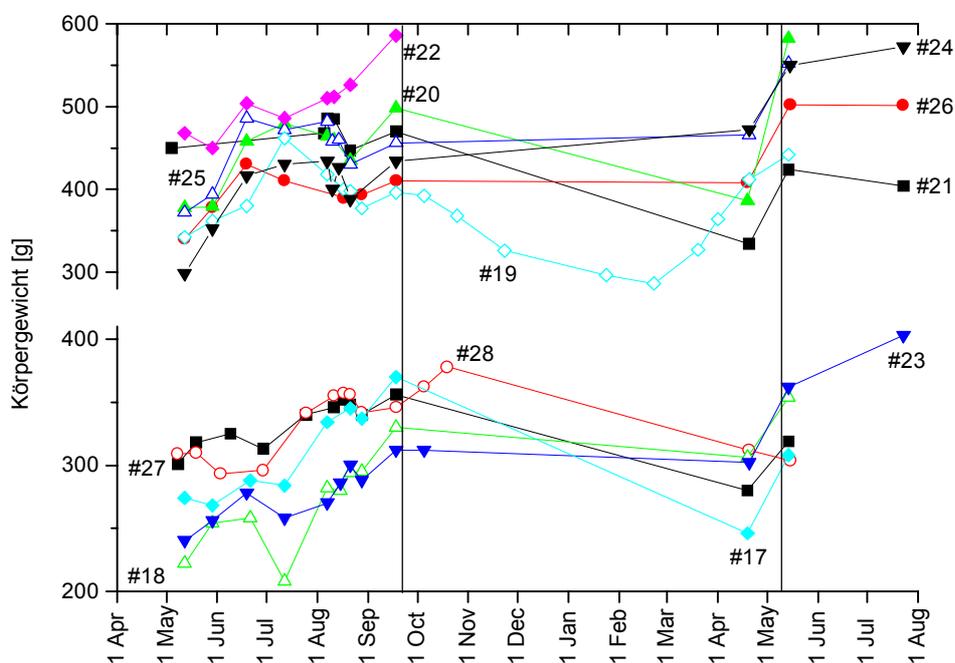
überwog (Grahn et al. 1994). In der Freigehegestudie von (Barnes & Ritter 1993) fanden sich neben dem wiederum häufigsten Typ E zusätzlich die Typen A, B und D. Im Gegensatz hierzu zeigten alle telemetrischen Untersuchungen des Winterschlafs verschiedener Erdhörnchenarten in freier Wildbahn ausschließlich den Typ E (Wang 1979, Young 1990, Michener 1992). Da jedoch in allen diesen Untersuchungen eine grobe zeitliche Auflösung der Datenaufzeichnung vorlag (2-3 Messungen pro Tag), kann auch hier nicht ausgeschlossen werden, daß das Auftreten von KFWS in längeren ZSN übersehen wurde.

Aus dem intra- und interspezifischen Vergleich der Winterschlafmuster läßt sich schließen, daß der Typ E das Muster eines ungestörten Winterschlafs darstellt. Es sind eine Vielzahl von Faktoren denkbar, die dieses Muster abändern können. So könnte das natürliche Verhaltensmuster im Labor durch einen hohen Geräuschpegel, eventuell in für uns Menschen nicht wahrnehmbaren Frequenzen, modifiziert werden. Beispielsweise mußte Strumwasser (1959) seine Versuchstiere taub machen, um bei ihnen den Winterschlaf beobachten zu können. Weitere denkbare Störquellen sind Fehler in der Steuerung der  $T_a$  (vergleiche Abbildungen 19-24) oder der Belüftung der Tierräume.

Im Freigehege kommen andere Störfaktoren in Betracht. Im Untersuchungsteil FG1 zeigten nahezu alle Tiere eine heftige Wühlaktivität, nachdem sie bereits ihren Bau fertiggestellt hatten und einige Zeit unauffällig waren (Abbildung 22). In einigen Fällen führte dieses Wühlen zum Zusammenbruch der im Metallkäfig begrenzten Bauten und zur dauerhaften Unterbrechung des bereits begonnenen Winterschlafs (z.B. Hamster #16; Abbildung 22). Andere Tiere, die dieses Verhalten zeigten, fielen überhaupt nicht in Winterschlaf (z.B. Hamster #15; Abbildung 22). Der naheliegende Grund für dieses Phänomen sind die langanhaltenden heftigen Regenfälle im November und Dezember 1994. Entsprechend geologischer und pedologischer Unterschiede im Untergrund des Geheges könnte der Grundwasserspiegel in einigen Käfigen den Bau der Tiere erreicht und so die Wühlaktivität ausgelöst haben. Leider erbrachte ein Umsetzen der Hamster #15 und #16 in einen jeweils freien Käfig kein dauerhaftes Verschwinden des Wühlens, obwohl weder zur Zeit des Umsetzens noch danach ein erhöhter Grundwasserspiegel in den Käfigen vorlag. Aus freier Wildbahn sind für wenige Arten Wechsel der Hibernacula während des Winterschlafs bekannt (Vogel & Frey 1995, Körtner & Geiser 1996). Dies war den Feldhamstern in den

Freigehegestudien der vorliegenden Arbeit nicht möglich und könnte aufgrund der schlechten Witterung zu einer dauerhaften Störung des Winterschlafs geführt haben.

Zur Abschätzung weiterer Störfaktoren wurde sowohl der Gesundheits- als auch der Ernährungszustand der Tiere vor und nach dem Registrierungszeitraum durch eine Kontrolle des Körpergewichts überprüft. Die Abbildung 28 zeigt den saisonalen Körpergewichtsverlauf der Hamster, die in der Freigehegestudie FG2 eingesetzt wurden. Während die Hamster #17, 19, 20-22 und 24-27 ein regelmäßiges Winterschlafmuster vom Typ E zeigten (Abbildungen 23 und 24), war der Winterschlaf des Hamsters #18 dem Typ C (wenige, unregelmäßig verteilte LWS) und von Hamster #23 dem Typ B (ausschließlich KWS und KFWS) zuzuordnen (Abbildungen 23 und 24). Hamster #28 (ausschließlich KWS und KFWS) zuzuordnen (Abbildungen 23 und 24). Hamster #28 (Abbildung 24) zeigte überhaupt keine WS (Muster A). Die Gewichtskurven der Tiere mit einem "gestörten" Winterschlafmuster wichen jedoch nicht deutlich von denen der Tiere mit einem "natürlichen" Winterschlafmuster ab, woraus sich kein Indiz dafür ergab, daß Krankheit oder Unterernährung der Tiere die beobachteten Muster bedingt hatte.



**Abbildung 28: Saisonale Veränderung des Körpergewichts der Hamster aus der Freigehegestudie FG2**

Die obere Teilgrafik zeigt den Jahresgang des Körpergewichts der 7 Männchen - die untere Grafik der 5 Weibchen, die in der Freigehegestudie FG2 eingesetzt waren.

Die Gewichtsbestimmung der Tiere begann im Mai 1995 und endete im Mai 1996. Um den Winterschlaf der Tiere nicht zu stören, wurden zwischen dem 15. September 1995 und dem 15. April 1996 keine Wiegunen vorgenommen. Die einzige Ausnahme war der an der Erdoberfläche überwinterte Hamster #19, dessen Laborkäfig monatlich gewechselt wurde. Der Bereich zwischen den beiden senkrechten Linien markiert den in den Abbildungen 23 und 24 dargestellten Registrierungszeitraum. Die minimale und reversible Gewichtsreduktion am 20. August wurde durch die Implantation der Telemetriesender verursacht.

Für eine Kruskal-Wallis-ANOVA der relativen Gewichtsveränderungen der Hamster im Verlauf der Teilstudie FG2 (letzte Wiegung vor dem Winterschlaf am 18.9.1995 - erste Wiegung nach dem Winterschlaf am 20.4.1996) wurden die Winterschlafmuster weiter vereinfacht. Es wurde nur zwischen vielen ( $N = 8$ ), wenigen ( $N = 1$ ; Hamster #18) und keinen WS ( $N = 2$ ; Hamster #23 und #28) unterschieden (Abbildungen 23 und 24). Aufgrund der großen Streuung in der Gruppe mit vielen WS, ergab die ANOVA keine Hinweise auf einen signifikanten Unterschied zwischen den Gruppen, obwohl der Mittelwert von vielen über wenige zu keinen WS stetig abnahm. Beide Wiegunen wurden jedoch in den meisten Fällen lange vor dem ersten WS, bzw. lange nach dem letzten WS vorgenommen. Es ist zwar nicht anzunehmen, daß sich das Körpergewicht zwischen der letzten Wiegung vor Beginn des Winterschlafs und den ersten WS drastisch verändert hat, am Ende des Winterschlafs kann ein aus dem Winterschlaf erwachter Hamsters jedoch sein Ausgangsgewicht in wenigen Tagen wiederhergestellt haben, da Futter *ad libitum* vorhanden war. Infolge dessen fanden sich bei 75 % der Tiere nach Abschluß des Winterschlafs Gewichtszunahmen bis zu 36 % des Vorwinter-Gewichts.

Die vorliegenden Daten sind somit nicht geeignet, eine differenzielle Auswirkung der Überwinterungsstrategien bzw. Winterschlafmuster zu bewerten. Aufgrund der fehlenden Wiegunen während des Winterschlafs kann jedoch auch nicht ausgeschlossen werden, daß es während des Winters deutliche Unterschiede zwischen den Körpergewichten der Hamster gab.

Ein anderer möglicher Grund für die Variabilität in den Winterschlafmustern könnte in einer divergenten Altersstruktur der Tiere zu suchen sein. Da in den meisten Fällen Wildfänge eingesetzt wurden (vergleiche Tabelle 1, Kapitel 2.1.1), war das Geburtsdatum der Tiere nicht bekannt. Lediglich in einem Fall gelang es, einen Hamster über zwei Winter zu beobachten. Hamster #12 aus der Freigehegestudie FG1 wurde ein zweites Mal als Hamster #21 in der Freigehegestudie FG2 eingesetzt. Obwohl das Winterschlafmuster des

ersten Jahres von längeren ZSN und einzelnen kurzen WS unterbrochen war (Abbildung 22), können beide Muster dem Typ E zugeordnet werden und lassen damit keinen deutlichen Alterseffekt erkennen. Es kann jedoch auch in diesem Fall nicht ausgeschlossen werden, daß das Tier bereits vor seinem Fang im April 1994 überwintert hatte und somit schon in der Freigehegestudie FG1 ein erfahrener Winterschläfer war.

Für amerikanische Erdhörnchen der Gattung *Spermophilus* ist nachgewiesen, daß subadulte Tiere einen verkürzten, aber ansonsten "typischen" Winterschlaf (Muster E) zeigen (French 1982, Young 1990, Michener 1992). Für den Europäischen Feldhamster gibt es bislang nur Vermutungen, daß sehr junge Tiere im ersten Winter einen "untypischen" Winterschlaf halten (Petzsch 1952). Trotzdem kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß verkürzte und häufig unterbrochene Winterschlafmuster juvenilen Tieren zuzuschreiben sind.

### **3.4 Schlußfolgerungen**

Nicht nur im Labor und unter semi-natürlichen Haltungsbedingungen in einem Freigehege kann es zu Störungen des natürlichen Winterschlafverhaltens kommen; auch in freier Wildbahn können eine ungewöhnlich widrige Witterung, Krankheit und Unterernährung der Tiere das "natürliche" Winterschlafmuster modifizieren. Daher ist es nicht möglich, diesen Prototyp zweifelsfrei zu definieren. In der Zusammenschau aller oben aufgeführten Befunde und Literaturstellen, erscheint mir jedoch ein nicht von kurzen WS unterbrochenes Muster vom Typ E diesem Prototyp am nächsten zu kommen (z.B. Hamster #17, #20 und #21, Abbildung 23).

Kurze WS am Anfang des Winterschlafs könnten auf einen noch ungenügenden Ernährungszustand der Tiere oder andere Gründe, die mit einer unzureichenden Vorbereitung auf den Winterschlaf zu tun haben, hinweisen. Durch das Zwei-Antennen-System konnte ich im Freigehege feststellen, daß einige Tiere zwischen den anfänglichen kurzen WS bis zum Auftreten der ersten LWS ihren Bau verließen, um an die Oberfläche zu kommen (vergleiche Abbildung 34A im Kapitel 4.4.3). Nach dem Einsetzen der ersten LWS traten kaum noch kurze WS auf und die Tiere verblieben bis zum Ende des Winterschlafs in ihren Hibernacula. In der bereits mehrfach erwähnten, unter nahezu identischen Bedingungen durchgeführten Studie an arktischen Zieseln (Barnes & Ritter 1993) wurde ein analoges Verhalten zu Beginn des Winterschlafs beobachtet.

Das Auftreten kurzer WS zu Beginn des Winterschlafs, zwischen denen die Tiere aktiv bleiben und Foragieren können, stellt einen guten Kompromiß dar zwischen dem Zwang, Energie einzusparen, und der Notwendigkeit, für den Winterschlaf ausreichend mit Nahrung bzw. Körperfett ausgestattet zu sein. Infolge der kurzen WS kommt es nicht zu einer völligen Desynchronisation mit den Umweltzyklen, was ein optimales Foragieren erschweren würde. Eine analoge Situation liegt für viele vorwiegend kleine Säugetiere und Vögel vor, die aufgrund ihres rapiden Energiestoffwechsels keinen Winterschlaf halten können (Geiser & Ruf 1995; vergleiche Kapitel 1.4 in der Allgemeinen Einleitung).