

4.7.6 Statistische Analyse der Intervalle in der Laborstudie unter Dauerlicht

Von den drei Tieren der Studie unter LL wurde Hamster #9 ausgewählt, da dieses Tier noch am ehesten eine Rhythmik in den Intervallen erkennen ließ (Abbildung 51).

4.7.6.1 Dauer der Winterschlafschübe und der Zwischenschub-Normothermie

Die statistische Analyse der WS-Dauer ließ auch bei Hamster #9 keine Rhythmik erkennen (Abbildung 51, Zeile 1). Dagegen fanden sich erneut Indizien für eine Periodizität der ZSN-Dauer (Zeile 2). Das Histogramm der ZSN-Dauer erscheint zwar nicht in distinkte Gruppen gegliedert zu sein, im Autokorrelogramm ergab sich jedoch eine relativ regelmäßige Abfolge von positiven und negativen Autokorrelationen, die noch deutlicher wurde, nachdem die Kurve über jeweils fünf Werte gemittelt und dadurch geglättet wurde (vergleiche Tabelle 8). Die erste Gruppe von Maxima ergab sich bei einer Zeitverschiebung des überlagerten Histogramms um 12-22 h, gefolgt von der zweiten Gruppe bei einer Verschiebung um ca. 31-39 h. Auch die dritte Gruppe von Maxima zwischen ca. 47-56 h überstieg das Niveau der Standardfehler, wohingegen nur das höchste Maximum der vierten Gruppe bei 68 h über diese Schwelle reichte. Aufgrund dieser relativ regelmäßigen Oszillation wies das Dichtespektrum ein deutliches Maximum bei 16,67 h auf.

Die Kreisstatistik der ZSN-Dauer zeigte im Bereich von 19-32 h lediglich bei 31,08 h ein kaum aus den statistischen Fluktuationen herausragendes Maximum ($r = 0,43$; $p > 0,1$). Nach einer Vergrößerung des Testbereichs auf hypothetische Perioden zwischen 1-32 h fanden sich weitere Maxima, die jedoch ebenfalls nicht deutlich aus der Verteilung der Mittelvektorenlänge herausragten. Mit 16,42 h ($r = 0,46$) bzw. 8,42 h ($r = 0,49$) lagen sie in etwa bei der Hälfte bzw. einem Viertel der Periode von 31,08 h. Das Maximum bei 16,42 h stimmte recht gut mit den Befunden der anderen Methoden überein (zur Erinnerung: die Genauigkeit der Bestimmung der Periode im Autokorrelogramm beträgt ± 1 h und im Powerspektrum \pm ca. 5 h).

Die Signifikanz der Kreisstatistik wurde über Zufallsreihen in der PROC IML des Statistikprogramms SAS für den Bereich von 19-32 h berechnet. Eine Ausdehnung des Testbereichs auf 1-32 h erfordert in jedem Fall höhere Signifikanzschranken. Da jedoch keine der unterhalb 19 h gelegenen Perioden eine Mittelvektorenlänge von 0,55 erreichte, die einer Signifikanz von $p = 0,1$ für den Bereich zwischen 19-32 h entsprechen würde, konnte

davon ausgegangen werden, daß weder die hypothetische Periode von 8,42 h, noch deren Vielfaches bei 16,42 h als signifikant anzusehen sind. Allerdings wurde bislang nicht untersucht, ob es bei dem modifizierten Rayleigh-Test zu einer Über- oder Unterbewertung der kurzen Perioden kommt. Derartige statistische Probleme wurden von Dörrscheidt & Beck (1975) und Klemfuss & Clopton (1993) für das Periodogramm nach Enright (1965) beschrieben. In Simulationen reiner Perioden traten Mittelvektoren der Länge 1,0 außer bei der simulierten Periode auch bei den ganzzahligen Teilern derselben auf, während dies bei den ganzzahligen Vielfachen der simulierten Periode nicht der Fall war.

Da weder das Autokorrelogramm, noch das Powerspektrum einen Hinweis auf eine kürzere Periodik als 16 h geben, erklärt sich die Dominanz der 8 h-Periodik in der Kreisstatistik wahrscheinlich durch die Detektion eines Teilers der Periode von ca. 16 h.

4.7.6.2 Intervalle zwischen Eintritten in Winterschlafschübe

Obwohl die Eintritte in und Austritte aus allen Typen von WS in der Laborstudie unter LL und konstanter T_a keine Tagesperiodik zeigten, konnte nicht ausgeschlossen werden, daß sie zu jeweils unterschiedlichen Zeiten der subjektiven Tageszeit eines Tieres erfolgten. Daher wurden auch für den Hamster #9 zunächst die Intervalle zwischen den Ereignissen aller WS-Typen analysiert (Abbildung 51, Zeile 3 und 5), woraufhin die Intervalle zwischen den Ereignissen der LWS untersucht wurden (Zeile 4 und 6).

In der Autokorrelation der Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen Eintritten in alle Typen von WS ließ sich keine deutliche Oszillation erkennen (Zeile 3). Dennoch ergab sich im Dichtespektrum ein distinktes Maximum bei 16,67 h, dem jedoch höhere Maxima bei 3 und 4 h vorangingen.

Die Kreisstatistik konnte keine einzelne deutlich hervortretende Periode im Bereich zwischen 19-32 h feststellen, sondern lieferte drei nahezu gleichwertige Maxima bei 19,58; 23,92 und 24,67 h, die jedoch weit unter dem Signifikanzniveau lagen. Erst nach einer Ausdehnung des Testbereichs unter 19 h konnte ein deutlich herausragendes Maximum bei 17,17 h gefunden werden ($r = 0,59$; Signifikanzgrenze für das höchste Maximum im Bereich 19-32 h auf dem Niveau von $p = 0,1$: $r = 0,55$), das recht gut mit der im Powerspektrum aufgetretenen Periode (16,67 h) übereinstimmte.

Für die Analyse der Intervalle zwischen Eintritten in LWS (Zeile 4) waren nur 6 Intervalle vorhanden, von denen eines länger als 8 d war und daher ausgeschlossen wurde. Im Histogramm zeigte sich eine recht regelmäßige Anordnung der Intervalle. Entsprechend der geringen Stichprobe fanden sich im Autokorrelogramm unmittelbar ansteigende Maxima bei 4, 19-26, 49-52 und 73 h mit einem meist breiten Gipfel. Aufgrund dieser Abfolge identifizierte das Dichtespektrum eine Periode von 25,00 h als den hauptsächlichen Spektralanteil. Die Kreisstatistik unterstützte diese Periodik mit einem trotz der geringen Stichprobenzahl signifikanten Maximum bei 23,42 h ($r = 0,941$; $p < 0,05$). Außer diesem Maximum traten jedoch zwei weitere, nahezu gleichwertige Maxima auf (19,83 h ($r = 0,943$; $p < 0,05$) und 28,58 h ($r = 0,83$; $p > 0,1$)).

4.7.6.3 Intervalle zwischen Austritten aus Winterschlafschüben

Das Autokorrelogramm der Intervalle zwischen den Austritten aus allen Typen von WS (Zeile 5) ließ außer kurzen Perioden von 5-9 h keine regelmäßigen Fluktuationen zwischen positiven und negativen Autokorrelationen erkennen. Im Dichtespektrum zeigte sich infolge dessen das höchste Maximum bei 7,14 h. Im Gegensatz zu den Befunden der Analyse der Häufigkeitsverteilung wies die Kreisstatistik im Bereich zwischen 19-32 h ein recht deutliches Maximum bei 25,33 h auf ($r = 0,52$), das jedoch das konservative Signifikanzniveau der Mittelvektorenlänge knapp verfehlte (Signifikanzschwelle für $p = 0,1$ bei $r = 0,57$). Die ultradianen Perioden der Autokorrelation und des Dichtespektrums bei 5-9 h fanden in der Kreisstatistik keine Entsprechung.

Das Histogramm der Intervalle zwischen Austritten aus LWS (Zeile 6) zeigte keine auffällige Gruppierung. Infolge der kleinen Stichprobe ergab sich im Autokorrelogramm dennoch eine Abfolge steil ansteigender Maxima. Das erste Maximum nach Unterschreiten der Autokorrelation 0 ergab sich bei einer Zeitverschiebung des überlagerten Histogramms um 9 bzw. 10 h, worauf Maxima bei 19/20, 29 und 32, 51/52 und schließlich 61 h folgten. Aufgrund dieser recht regelmäßigen Abfolge zeigte die Spektralanalyse ein deutliches Maximum bei 10 h. Im Gegensatz hierzu fanden sich in der Kreisstatistik im Bereich zwischen 1-32 h zehn relativ hohe Maxima, von denen sich keines deutlich abhob. Eines dieser Maxima entsprach der im Dichtespektrum vorherrschenden Periode von 10,00 h

($r = 0,85$). Zwischen 19-32 h dominierte ein Maximum bei 31,08 h ($r = 0,85$), das jedoch deutlich unterhalb der Signifikanzgrenze von $p = 0,1$ lag ($r = 0,94$).

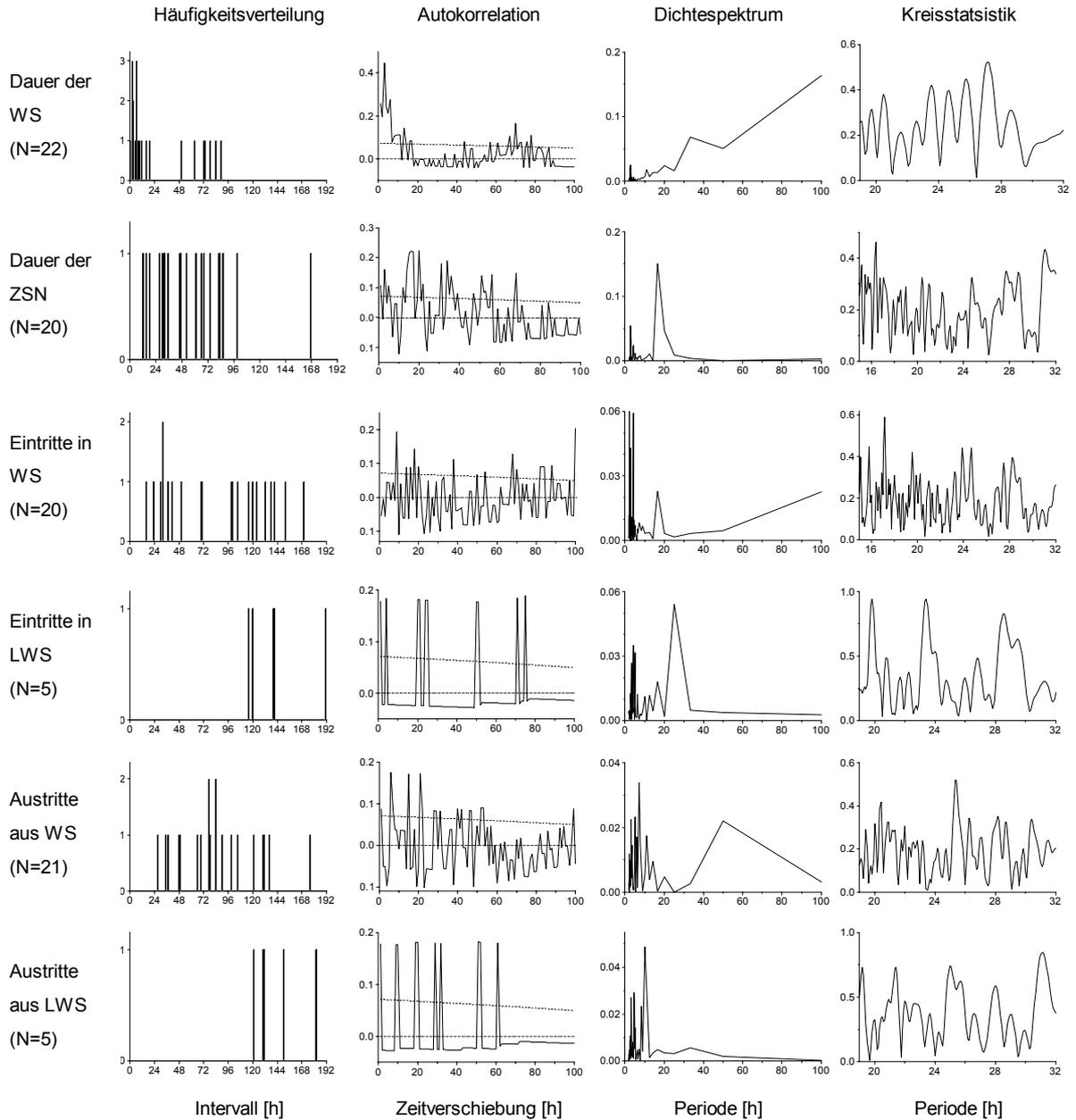


Abbildung 51: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #9 aus dem Versuchsteil LL1

Zur Erläuterung der Abbildung vergleiche die Legende der Abbildung 49 bzw. die Ausführungen im Kapitel 4.7.6

4.7.6.4 Zusammenfassung und Überprüfung der Ergebnisse

Für den unter LL im Labor winterschlafenden Hamster #9 ergaben sich somit für das Timing der ZSN-Dauer sowie der Eintritte in alle WS-Typen Hinweise auf eine Periodik zwischen 16-17 h. Die Analyse der Intervalle zwischen den 5 Eintritten in LWS zeigte abweichend Hinweise auf eine circadiane Periodik von 23,42 h. Die Ergebnisse der unterschiedlichen Methoden zeigten für das jeweilige Intervall eine hohe Übereinstimmung (vergleiche Tabelle 8). Die Hinweise auf eine endogene Rhythmik waren jedoch in allen Fällen weniger überzeugend als für den Hamster #7 aus dem Versuchsteil LD2.

Die hypothetische Periode von 17,17 h, die in der Kreisstatistik der Intervalle zwischen den Eintritten in alle WS-Typen als einzige dominante Periodik gefunden wurde, deren Signifikanz jedoch nicht abzuschätzen war, da sich die Periode außerhalb des Simulationsbereichs von 19-32 h befand, erwies sich im Modulo- τ -Plot als akzeptable Annäherung an eine den Ereignissen unterliegende Periodik (Abbildung 52, 1. Spalte; SD = 2,83).

Trotz der geringen Stichprobe zeigte sich, daß die hypothetische Periodik von 23,42 h dem Timing der Eintritte in LWS zugrundeliegen könnte. Der Modulo- τ -Plot wies eine fast perfekt senkrechte Anordnung der Eintrittszeiten auf (2. Spalte; SD = 2,15).

Die Anpassung der Austrittszeiten aus allen WS-Typen an die hypothetische Periode 25,33 h; die in der Kreisstatistik nur knapp das Signifikanzniveau verfehlte hatte, verringerte zwar die Streuung verglichen mit dem Doppelplot auf der Basis von 24,00 h, es verblieb jedoch eine große Reststreuung um die angepaßte Gerade (3. Spalte; SD = 4,97).

Infolge der wenigen Punkte ($N = 7$) zeigte auch die Anpassung der Austritte aus LWS an die hypothetische Periode von 31,08 h eine Verringerung der Streuung und könnte damit dem Timing zugrunde liegen (4. Spalte; SD = 3,75). In der Kreisstatistik verfehlte diese Periode nur knapp das konservative Signifikanzniveau (Abbildung 51, 4. Spalte).

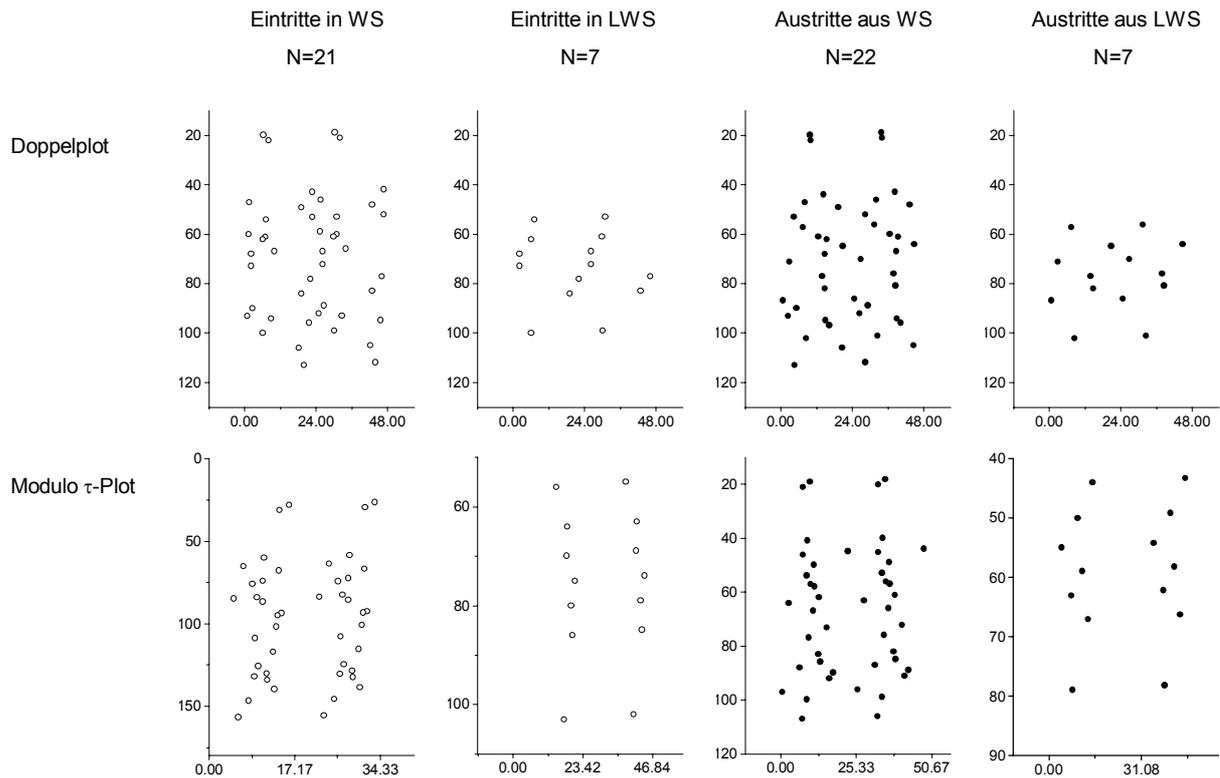


Abbildung 52: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in und der Austritte aus allen Typen von Winterschlafschüben (WS) bzw. langen WS (LWS) von Hamster #9 aus dem Versuchsteil LL1

In den Doppelplot gibt die Abszisse die Tageszeit - die Ordinate den Versuchstag wieder. Da die tageszeitliche Organisation der unterschiedenen Winterschlafschub-Typen (WS-Typen) unter einem LD verschieden war (Kapitel 4.6.3), wurden auch unter LL die statistischen Analysen für die langen Winterschlafschübe (LWS) getrennt durchgeführt.

Für die in den statistischen Analysen der Intervalle gefundenen hypothetischen Perioden (τ) wurden Modulo τ -Plots erstellt. Hier stellt die Abszisse relative (subjektive) Tageszeiten und die Ordinate relative Tage dar.

4.7.7 Statistische Analyse der Intervalle in den Freigehegestudien

Die Anwendung der statistischen Analysen der Intervalle für die Hamster aus den beiden Freilandstudien wurde an zwei Beispielen durchgeführt. Hamster #17 (Abbildung 54) aus der Teilstudie FG2 zeigte das regelmäßigste Winterschlafmuster aller Tiere dieser Doktorarbeit und wurde daher bereits im Kapitel 3.3.3 als das Musterbeispiel für ein ungestörtes Winterschlafverhalten erwähnt. Wie alle Tiere mit einem derartig regelmäßigem Winterschlafmuster verbrachte Hamster #17 den Winter ununterbrochen in seinem Erdbau in ca. 0,6 m Tiefe (Abbildung 53) und war daher über den gesamten hier betrachteten Zeitraum einem DD und einer moderaten T_a ohne Tagesgang ausgesetzt (vergleiche Abbildung 8, Kapitel 2.1.3).

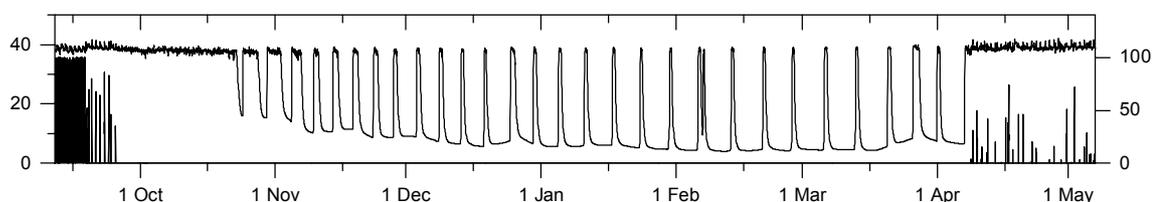


Abbildung 53: Winterschlafmuster und Aufenthaltszeiten außerhalb des Baus von Hamster #17 aus der Freigehegestudie FG2

Das Liniendiagramm zeigt das Winterschlafmuster des Hamsters anhand des Körpertemperaturverlaufs (linke Achse; Einheit °C). Die schwarzen Säulen stellen die Zeiten dar, zu denen das Tier außerhalb des Baus oberhalb der Erdoberfläche registriert wurde (rechte Achse; Einheit: % eines Registrierungsintervalls - hier: 30 min).

Der als zweites Beispiel ausgewählte Hamster #19 (Abbildung 56) befand sich im Gegensatz zu allen anderen Tieren im Freigehege, über den gesamten Winter an der Erdoberfläche und konnte somit sowohl den natürlichen LD als auch die extremen tagesperiodischen Fluktuationen der T_a an der Erdoberfläche wahrnehmen (vergleiche Abbildung 8, Kapitel 2.1.3 und Abbildung 43, Kapitel 4.6.6). Wie bereits im Kapitel über die tageszeitliche Organisation der WS im Freigehege (Kapitel 4.6.5) gezeigt werden konnte, fand sich ausschließlich bei Hamster #19 eine Tagesperiodik der Eintritte in alle Typen von WS.

4.7.7.1 *Winterschlaf im geschützten Hibernaculum*

Im Gegensatz zu den beiden anderen bislang vorgestellten Tieren zeigte die Häufigkeitsverteilung der WS-Dauer von Hamster #17 ein multimodales Muster mit anfangs sehr regelmäßigen Abständen zwischen den einzelnen Beobachtungen von ca. 12 h Dauer (Abbildung 54, 1. Zeile). Ab einer WS-Dauer von ca. 80 h verlor sich diese Regelmäßigkeit und machte kürzeren Abständen Platz, die ca. 4-6 h betragen. Im Autokorrelogramm zeigten sich daher regelmäßige Fluktuationen zwischen schmalen, steil ansteigenden Maxima und negativen Autokorrelationen. Das erste Maximum fand sich bei einer Zeitverschiebung des überlagerten Histogramms um 5 h. Es folgten zahlreiche Maxima, die entweder ca. 5 h, oder ca. 10 h voneinander entfernt waren. Eine Glättung der Autokorrelationsfunktion über jeweils 5 Werte zeigte daher eine recht regelmäßige 8 h-Oszillation zwischen den Maxima. Diese Dominanz kürzerer Perioden fand sich auch in der Spektralanalyse des Autokorrelogramms. Die höchsten Maxima befanden sich bei 5,26; 2,44 und 8,33 h. Die Kreisstatistik konnte keine deutlich herausragenden Maxima nachweisen.

Im Gegensatz zur WS-Dauer zeigte die Verteilung der Dauer der ZSN ein nahezu unimodales Muster mit einer auffälligen Konzentration bei ca. 16 h (Abbildung 54, 2. Zeile). Aufgrund dieser Verteilung läßt sich weder in der Autokorrelation noch im Dichtespektrum eine deutliche rhythmische Komponente ausmachen. In der Kreisstatistik zeigte sich zwar ein recht deutliches Maximum bei 15,83 h ($r = 0,45$), das jedoch als nicht signifikant anzusehen ist. Diese Periode entsprach in etwa dem Maximum der Häufigkeitsverteilung und zeigt erneut die Sensitivität der Kreisstatistik gegenüber einer ausreichend konzentrierten unimodalen Häufigkeitsverteilung (vergleiche Abbildung 47, 1. Spalte; Kapitel 4.7.3).

Da Hamster #17 nur einen WS aufwies, der kürzer als 24 h dauerte, mußten die Analysen der Intervalle zwischen Eintritten in bzw. Austritten aus WS nicht für verschiedene WS-Typen getrennt durchgeführt werden.

Die Häufigkeitsverteilung der Intervalle zwischen Eintritten in WS war deutlich multimodal, zeigte jedoch keine einheitliche Gruppierung (Abbildung 54, 3. Zeile). In der Autokorrelation fanden sich zahlreiche Maxima, zwischen denen die Autokorrelation stets negativ wurde. In der geglätteten Kurve zeigte sich das einzige deutliche Maximum oberhalb des Standardfehlers bei 44 h. Entsprechend dieser Periodik wies auch das

Dichtespektrum einen dominanten Spektralanteil bei 50 h nach. Weitere deutliche Maxima lagen bei 2,33; 9,14 und 17,46 h. Damit entsprachen die beiden zuletzt genannten Maxima den in der ungeglätteten Autokorrelation aufgefundenen ersten Maxima. Die Kreisstatistik wies keine der genannten Perioden in den Intervallen nach. Statt dessen ergab sich für die hypothetische Periode 26,17 h ein deutlich über die anderen Werte hinausragendes Maximum ($r = 0,46$); das jedoch knapp unterhalb der Signifikanzschwelle ($r = 0,48$) lag.

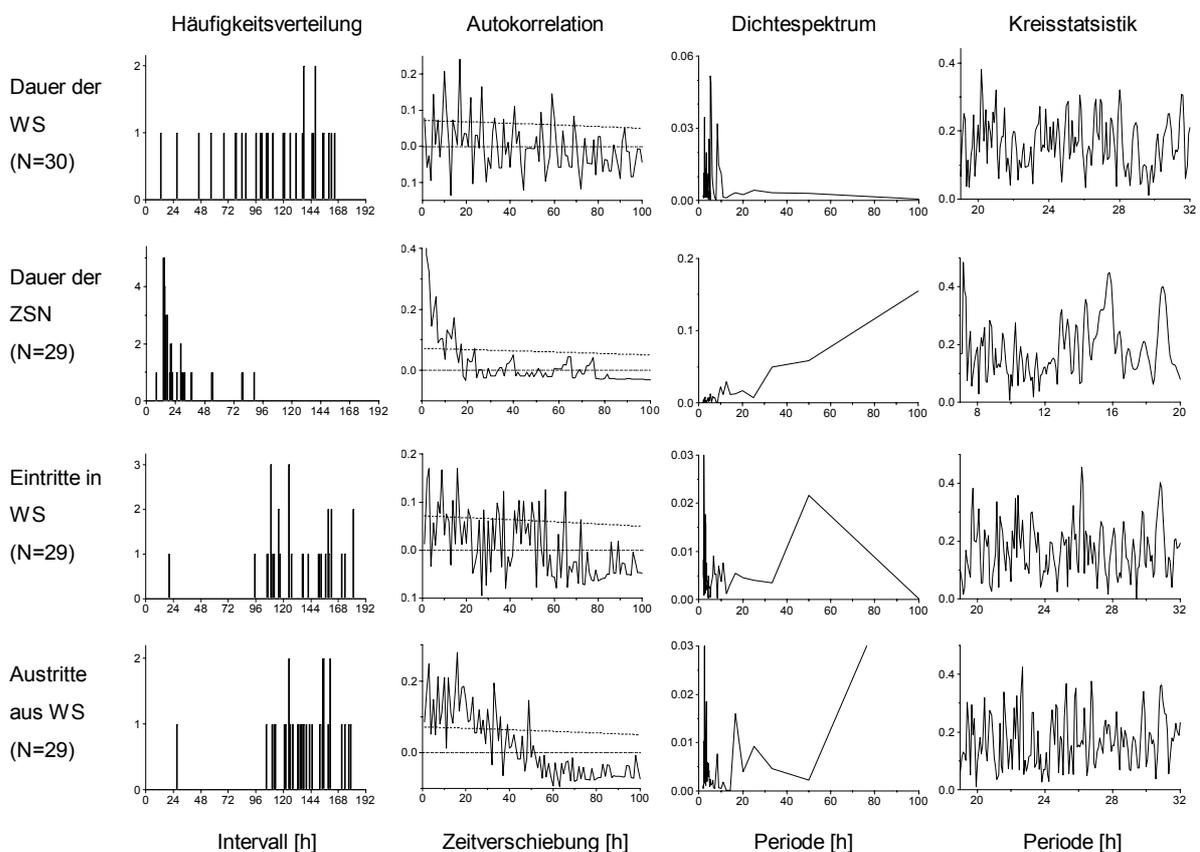


Abbildung 54: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #17 aus dem Versuchsteil FG2

In den Histogrammen der ersten Spalte wurden die Intervalle in Klassen von jeweils 1 h eingeordnet. Die Ordinate gibt an, wieviele Intervalle der betreffenden Klasse vorkamen. Es wurden ausschließlich Intervalle bis 8 d berücksichtigt. Die Ordinate der Autokorrelogramme (2. Spalte) stellt die Autokorrelationskoeffizienten der Häufigkeitsverteilungen bei einer Verschiebung des überlagerten Histogramms um jeweils 1 h dar. Die gestrichelte bzw. gepunktete Linie zeigt die Standardfehler bzw. die Autokorrelation 0. In den Dichtespektren (3. Spalte) zeigt die Ordinate die spektrale Dichte der in den Autokorrelogrammen vorherrschenden Perioden. Die Ordinate der Kreisstatistik (4. Spalte) zeigt die Mittelvektorklänge für die hypothetischen Perioden. Die ersten beiden Zeilen geben die Ergebnisse der statistischen Verfahren für die Dauer der Winterschlafschübe (WS) bzw. der normothermen Phasen zwischen den WS (ZSN) wieder. In den Zeilen drei und vier sind die Analysen der Intervalle zwischen Eintritten in bzw. Austritten aus WS wiedergegeben. Da bei diesem Tier nur wenige kurze WS (≤ 24 h) auftraten ($N = 1$), wurde nicht zwischen verschiedenen WS-Typen unterschieden.

Auch das Histogramm der Intervalle zwischen Austritten aus WS zeigte eine multimodale Verteilung ohne erkennbare Gruppenbildung (Abbildung 54, 4. Zeile). Die Autokorrelation zeigte ein erstes deutliches Maximum bei 16 h. Es folgten Maxima bei 33 und 49 h, zwischen denen sich jedoch viele hochfrequente Fluktuationen zwischen relativ niedrigen und hohen Autokorrelationen befanden. Die regelmäßige Abfolge der Hauptmaxima in Vielfachen von ca. 16 h erwies sich auch in der Spektralanalyse, in der ein deutliches Maximum bei 16,67 h auftrat. In der Kreisstatistik fand sich hingegen bei 22,67 h ein deutlich unterhalb der Signifikanzgrenze liegendes Maximum.

Damit zeigte sich in keinem der untersuchten Intervalle von Hamster #17 eine deutliche circadiane Periodizität (vergleiche Tabelle 8). In den Analysen der Häufigkeitsverteilungen für die Dauer der WS und der Intervalle zwischen Eintritten in bzw. Austritten aus WS ergaben sich Hinweise für eine ultradiane Organisation, die jedoch in den entsprechenden Analysen der Kreisstatistik keine Unterstützung fanden.

Die Anpassungen an die aus den Autokorrelationen erhaltenen hypothetischen Perioden für die Eintritte in bzw. die Austritte aus WS von jeweils 16,00 h verminderten zwar die Streuung um die Senkrechten geringfügig besser als in den Plots, die den hypothetischen Perioden der Kreisstatistik (26,17 bzw. 22,67 h) folgten (SD = 3,57 bzw. 3,67 vs. SD = 5,38 bzw. 4,39). In beiden Fällen waren die Ereignisse jedoch keineswegs deutlicher entlang einer Senkrechten organisiert, als dies in den Doppelplots der Fall war (Abbildung 55).

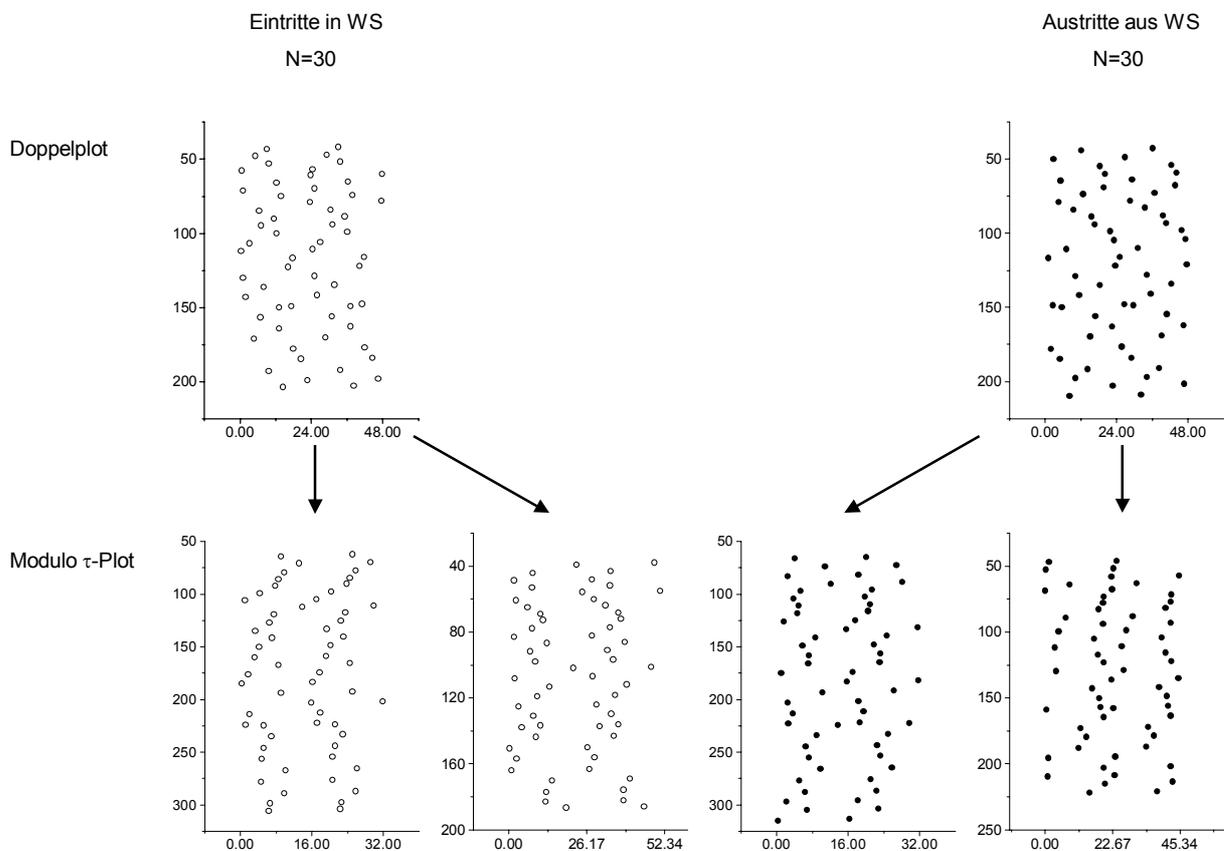


Abbildung 55: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in und der Austritte aus allen Typen von Winterschlafschüben (WS-Typen) von Hamster #17 aus dem Versuchsteil FG2

In einem Doppelplot gibt die Abszisse die Tageszeit - die Ordinate den Versuchstag wieder. Da Hamster #17 nur einen einzigen kurzen und flachen WS neben 29 LWS aufwies, mußte keine nach WS-Typen getrennte Analyse durchgeführt werden.

Für die in den statistischen Analysen der Intervalle gefundenen hypothetischen Perioden (τ) wurden Modulo τ -Plots erstellt. Hier stellt die Abszisse relative (subjektive) Tageszeiten und die Ordinate relative Tage dar. Die jeweils ersten Modulo τ -Plots für die Eintritte in bzw. Austritte aus WS zeigen die aus den Autokorrelationen erhaltene ultradiane Periode von Modulo 8 h (16 h), während die Ereignisse in den jeweils 2. Plots nach den aus der Kreisstatistik erhaltenen hypothetische Perioden (26,17 bzw. 22,67 h) aufgetragen sind.

4.7.7.2 *Winterschlaf an der Erdoberfläche*

Obwohl die Häufigkeitsverteilung der WS-Dauer des Hamster #19 deutlich bimodal ausfiel, fand sich weder eine Periodik im Autokorrelogramm noch im Dichtespektrum. Das deutlichste Maximum der Kreisstatistik fand sich bei 22,42 h. Es lag jedoch mit einer Mittelvektorenlänge von 0,38 deutlich unter dem Signifikanzniveau (Abbildung 56, 1. Zeile).

Die Häufigkeitsverteilung der ZSN-Dauer zeigte wiederum eine unimodale Verteilung, was in einer nahezu kontinuierlich abfallenden Autokorrelation resultierte, wodurch auch in der Spektralanalyse keine Periodik ersichtlich werden konnte (Abbildung 56, 2. Zeile). Aufgrund ihrer Sensitivität gegenüber unimodalen Häufigkeitsverteilungen ergab die Kreisstatistik zwei recht deutliche Maxima bei 17,92 und 17,00 h (Mittelvektorenlänge 0,46 bzw. 0,41), die dem Maximum der Häufigkeitsverteilung entsprachen, aber nicht als signifikant angesehen werden dürfen.

Für den unter dem Einfluß von tagesperiodischen Stimuli (LD und T_a) winterschlafenden Hamster #19 zeigten die Intervalle zwischen den Eintritten in alle Typen von WS eine nach der Kreisstatistik hochsignifikante Tagesperiodik (Abbildung 56, 3. Zeile). Obwohl diese Tagesperiodik bereits durch die Untersuchungen zum tageszeitlichen Auftreten der Eintritte in WS im Freigehege (Kapitel 4.6.5) bekannt war, zeigten die Analysen der Häufigkeitsverteilung nur eine vage circadiane bzw. diurnale Rhythmik.

Das Winterschlafmuster von Hamster #19 wies 21 LWS, 11 KWS und 2 KFWS auf. Da sich die Eintrittszeiten in LWS und KWS nicht unterschieden (Kapitel 4.6.5) und lediglich 2 KFWS vorhanden waren, die zu einer anderen Tageszeit eingeleitet wurden (vergleiche Kapitel 4.6.3), bestand keine Veranlassung, die Intervalle zwischen LWS getrennt zu untersuchen. Die Austrittszeiten aus KWS waren im Unterschied zu Austritten aus LWS tagesperiodisch organisiert (Kapitel 4.6.5), daher wurden die Intervalle zwischen Austritten aus LWS, wie zuvor für die Hamster #7 und #9, separat untersucht.

Die Intervalle zwischen Austritten aus allen WS-Typen (Abbildung 56, 4. Zeile) bzw. zwischen LWS (5. Zeile) zeigten in den Autokorrelationen und den aus diesen erhaltenen Spektralanalysen vage Indizien für eine ultradiane Rhythmik mit Maxima bei Modulo 8 h. In beiden Fällen fehlten jedoch in der Kreisstatistik signifikante Maxima bei diesen

hypothetischen Perioden. Anstelle dessen fanden sich hier Maxima bei 28,25 h für die hypothetische Periode zwischen Austritten aus allen WS bzw. 28,33 h für die Intervalle zwischen LWS, die jedoch beide das Signifikanzniveau von $p = 0,1$ deutlich verfehlten.

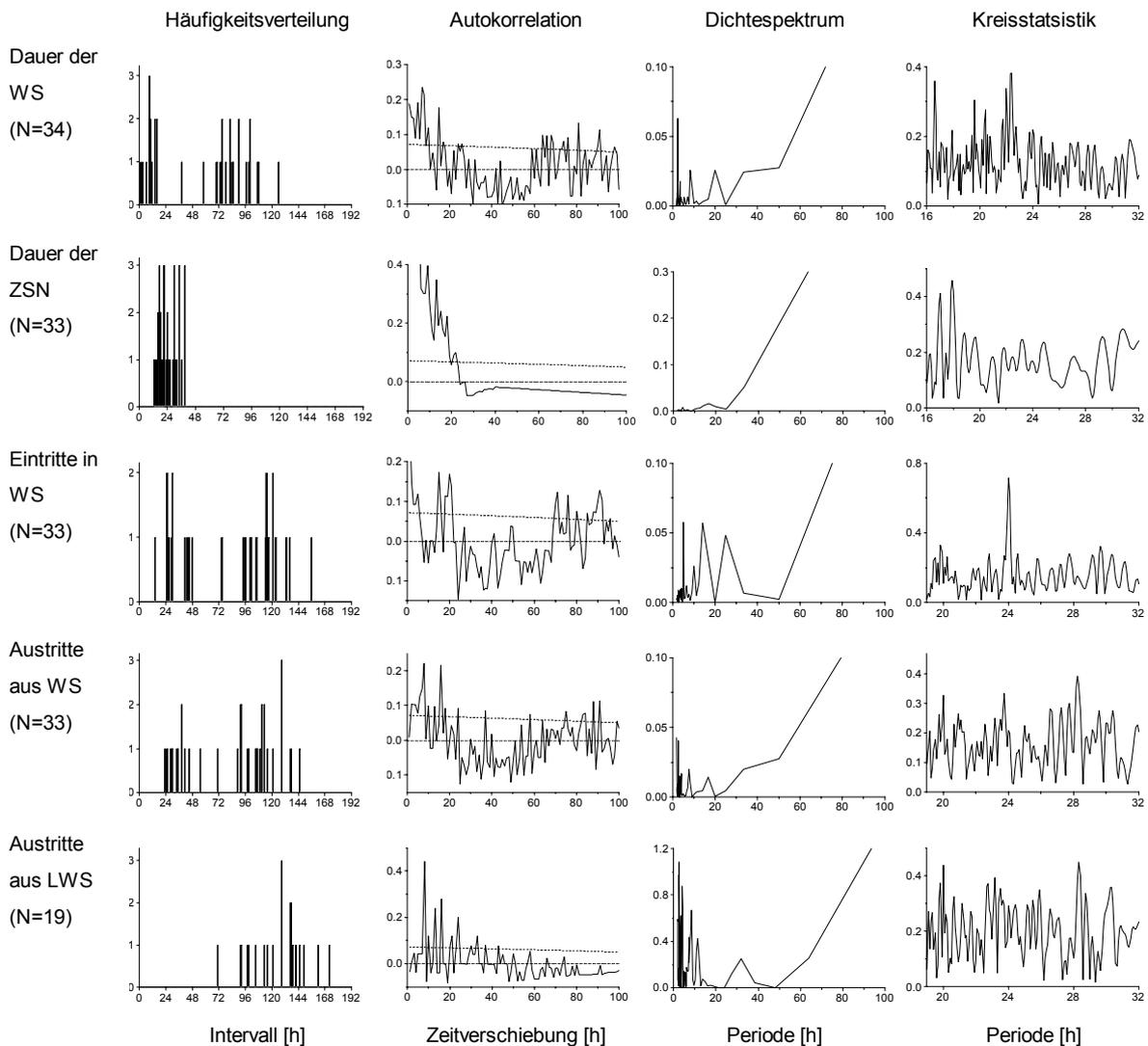


Abbildung 56: Statistische Analyse der untersuchten Intervalle des Winterschlafmusters von Hamster #19 aus dem Versuchsteil FG2

In den Histogrammen der ersten Spalte wurden die Intervalle in Klassen von jeweils 1 h eingeordnet. Die Ordinate gibt an, wieviele Intervalle der betreffenden Klasse vorkamen. Es wurden ausschließlich Intervalle bis 8 d berücksichtigt. Die Ordinate der Autokorrelogramme (2. Spalte) stellt die Autokorrelationskoeffizienten der Häufigkeitsverteilungen bei einer Verschiebung des überlagerten Histogramms um jeweils 1 h dar. Die gestrichelte bzw. gepunktete Linie zeigt die Standardfehler bzw. die Autokorrelation 0. In den Dichtespektren (3. Spalte) zeigt die Ordinate die spektrale Dichte der in den Autokorrelogrammen vorherrschenden Perioden. Die Ordinate der Kreisstatistik (4. Spalte) zeigt die Mittelvektorklänge für die hypothetischen Perioden. Die ersten beiden Zeilen geben die Ergebnisse der statistischen Verfahren für die Dauer der Winterschlafschübe (WS) bzw. der normothermen Phasen zwischen den WS (ZSN) wieder. In den Zeilen drei und vier sind die Analysen der Intervalle zwischen Eintritten in bzw. Austritten aus allen WS-Typen wiedergegeben. Da sich in der Analyse der tageszeitlichen Verteilung der Austritte aus WS ein

signifikanter Unterschied zwischen den verschiedenen WS-Typen zeigte (Kapitel 4.6.5), wurden in der fünften Zeile zusätzlich die Intervalle zwischen Austritten aus langen WS (LWS) untersucht.

Die Doppelplots zeigten für die Eintritte in WS eine deutliche Tagesperiodik, während diese für die Austritte nicht erkennbar ist (Abbildung 57). Die aus den Autokorrelationen erhaltenen hypothetischen Perioden für die Intervalle zwischen Austritten aus allen WS-Typen bzw. aus LWS von 8 bzw. 16 h (Modulo 8 h) reduzierten die Streuung um die angepaßte Senkrechte in den Modulo- τ -Plots geringfügig besser als die aus der Kreisstatistik erhaltenen hypothetischen Perioden von 28,25 bzw. 28,33 h (SD = 4,3 bzw. 4,64 vs. 6,09 bzw. 6,45). In allen Fällen verblieb jedoch eine beträchtliche Reststreuung, durch die sich zeigte, daß die Anpassung an alle in den statistischen Analysen vorgefundenen hypothetischen Perioden ungenügend war.

Deutliche Hinweise auf eine Periodizität in den Intervallen von Hamster #19 fanden sich somit nur für die Intervalle zwischen Eintritten in WS (vergleiche Tabelle 8).

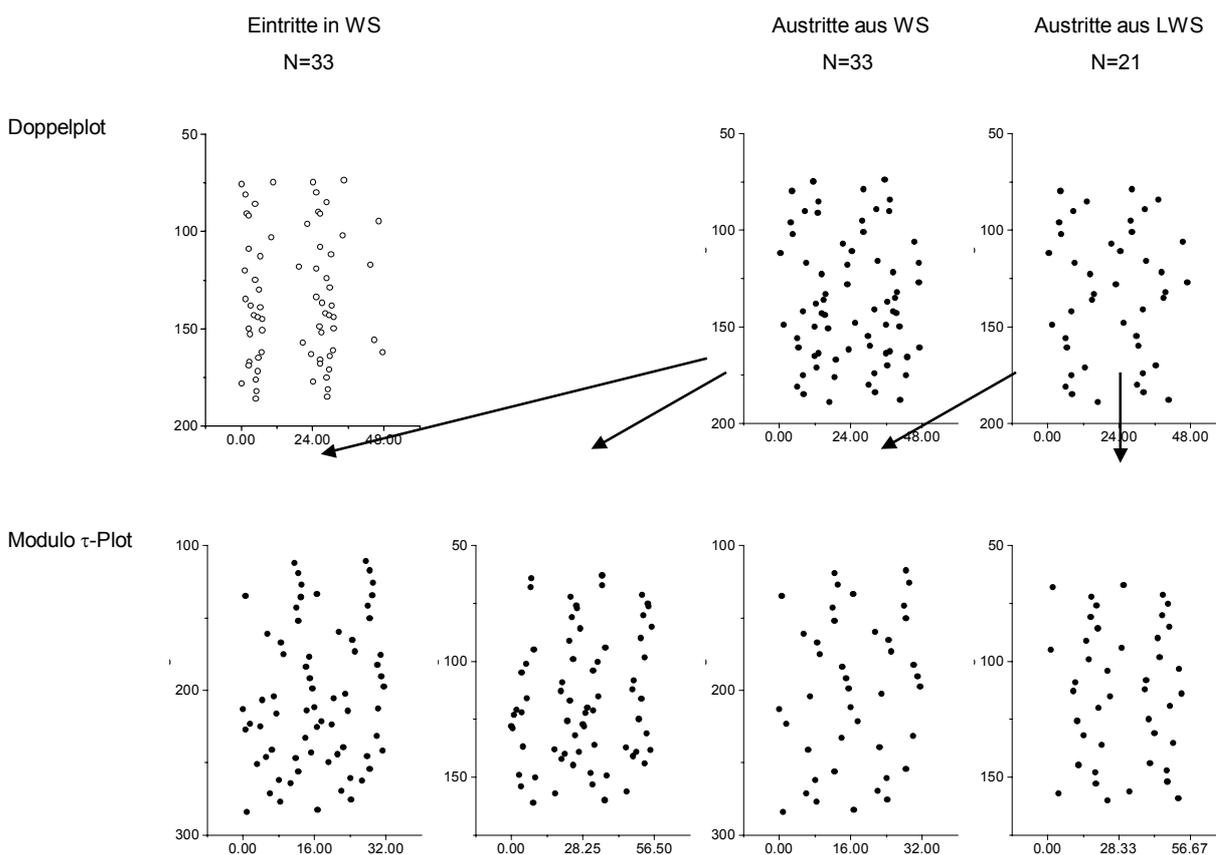


Abbildung 57: Doppelplots und Modulo τ -Plots der Eintritte in bzw. Austritte aus Winterschlafschüben von Hamster #19 aus dem Versuchsteil FG2

Da Hamster #19 nur 2 KFWS aufwies und die tageszeitliche Organisation der Eintritte in KWS (N=11) und LWS (N=21) identisch war (Kapitel 4.6.5), wurden nur die Intervalle zwischen Austritten aus LWS getrennt durchgeführt. Für die Eintritte in WS ergab sich in der Kreisstatistik eine Periode von 24,00 h. Der Modulo τ -Plot ist daher mit den Doppelplots identisch und wurde nicht dargestellt. Stattdessen sind für die Austritte aus WS bzw. LWS jeweils 2 Alternativen gezeigt. Die jeweils 1. Modulo τ -Plots zeigen die aus der

Autokorrelation erhaltene Periode von Modulo 8 (16 h), während die jeweils 2. Plots die aus der Kreisstatistik erhaltenen Perioden (28,33 bzw. 28,25) darstellen.

4.7.8 Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse

Die statistische Analyse der Intervalle bei den vier untersuchten Hamstern zeigte in keinem Fall überzeugende Hinweise auf eine Periodizität der WS-Dauer. Dagegen fanden sich deutliche Indizien für eine circadiane Periodik in der Dauer der ZSN (Hamster #7 und #9) sowie eine diurnale bzw. circadiane Periodik in den Intervallen zwischen Eintritten in (Hamster #7, #9, #19) und Austritten aus WS und LWS (Hamster #7; Tabelle 8).

Alle anderen Hinweise auf eine in den Intervallen verborgene Rhythmik zeigten sich entweder nur in einigen der angewandten Methoden oder waren undeutlich ausgeprägt.

Während der unter konstanten Bedingungen im Freigehege überwinterte Hamster #17 in keinem der untersuchten Intervalle eine deutliche Rhythmik aufwies, fanden sich in den Intervallen zwischen Eintritten in WS bzw. LWS, und etwas weniger deutlich auch für die ZSN-Dauer des unter konstanten Laborbedingungen winterschlafenden Hamsters #9, Hinweise auf eine Periodizität der Intervalle (Tabelle 8).

Unter dem Einfluß eines tagesperiodischen Umweltfaktors traten damit durchwegs deutlichere Hinweise auf eine Periodizität der Intervalle auf als dies unter konstanten Bedingungen der Fall war.

Vor allem in den Autokorrelationsanalysen der Intervalle zwischen Eintritten in bzw. Austritten aus WS fanden sich Indizien für eine ultradiane Rhythmik, die jedoch statistisch nicht verifiziert werden konnten (Tabelle 8).

Tabelle 8: Ergebnisse der statistischen Analysen der Intervalle

Spalte 2: Haltungsbedingungen (HB). Abkürzungen: sLD (standardisierter Licht-Dunkelwechsel); kT_a (konstante Umgebungstemperatur); LL (Dauerlicht); DD (Dauerdunkel); nLD (natürlicher Licht-Dunkelwechsel); nT_a (tagesperiodisch fluktuierende, natürliche Umgebungstemperatur). **Spalte 3:** Intervall-Typ. Abkürzungen: WS (Dauer der Winterschlafschübe); ZSN (Dauer der Normothermie zwischen WS); EE (WS) (Intervalle zwischen Eintritten in alle WS-Typen); EE (LWS) (Intervalle zwischen Austritten aus langen WS); AA (WS) (Intervalle zwischen Austritten aus allen WS-Typen); AA (LWS) (Intervalle zwischen Austritten aus langen WS). **Spalte 4:** N (Gesamtanzahl der Intervalle). **Spalte 5:** $N > 8d$ (Intervalle > 8 Tage) - nicht in die Analysen eingegangen. **Spalte 6:** Auto (Lage der 1. Maxima der Autokorrelation (Einheit in h); p (1. Maximum einer über 5-10 Werte gemittelten und geglätteten Autokorrelation; knapp unterhalb d. Standardfehlers liegende Maxima sind in Klammern gesetzt). **Spalte 7:** Power (deutlichstes Maximum der spektralen Dichte; Einheit in h). **Spalte 8:** deutlich herausragende signifikante Maxima d. Kreisstatistik (Einheit in h); deutliche Maxima knapp unterhalb d. Signifikanzniveaus bzw. außerhalb 19-32 h sind in Klammern gesetzt. **Spalte 9:** Mittelwert und Standardabweichung der am nächsten an 24 h gelegenen Quotienten von Divisionen der Intervalle durch ganze Zahlen (Daan 1973).

Hamster	HB	Intervall	N	$N > 8 d$	Auto	Power	Kreis	Mittel
#7	sLD, kT_a	WS	43	0	–	–	–	11,54 ± 9,04
		ZSN	42	1	21 p22	20-25	22,42 20,92	21,12 ± 3,97
		EE (WS)	42	1	23 p25	25	24,00	24,52 ± 3,77
		EE (LWS)	10	3	22, 31 p27	25	24,00	24,07 ± 0,57
		AA (WS)	42	1	23-24 (p23)	20	24,00	23,75 ± 2,78
		AA (LWS)	10	3	21 p21	20	20,92; 24,75	24,68 ± 0,75
#9	LL; kT_a	WS	22	0	–	–	–	12,29 ± 9,15
		ZSN	21	1	12-22 p17	16,67	(16,42)	22,28 ± 4,98
		EE (WS)	21	1	9; 18 (p7; p18)	16,67	(17,17)	23,44 ± 3,76
		EE (LWS)	6	1	4; 20/21; 24/25 p22/23	25	23,42	23,51 ± 0,34
		AA (WS)	21	1	6; 15; 21	7,14	(25,33)	23,41 ± 2,56
		AA (LWS)	6	1	9/10; 19/20	10	(31,08)	24,25 ± 1,68
#17	DD; kT_a	WS	30	0	5; 10 p8	5,26	–	23,85 ± 2,76
		ZSN	29	0	–	–	–	18,78 ± 5,85
		EE (WS)	29	0	16 p44	50	(26,17)	23,41 ± 1,44
		AA (WS)	29	0	33	16,67	(22,67)	24,16 ± 1,44
#19	nLD; nT_a	WS	34	0	15	20	–	18,92 ± 7,52
		ZSN	33	0	–	–	(17,92) (17,00)	21,29 ± 5,34
		EE (WS)	33	0	15; 20 p20	14,29 25	24,00	24,49 ± 2,24
		AA (WS)	33	0	16	7,69	–	23,56 ± 3,05

		AA (LWS)	20	1	8	8,33	-	24,03 ± 1,15
--	--	----------	----	---	---	------	---	--------------

Nur wenige Studien führten bislang statistische Analysen der Intervalle im Winterschlafmuster durch. Daan (1973) untersuchte die Häufigkeitsverteilung der Dauer von WS sowie der Intervalle zwischen Austritten aus WS beim Gartenschläfer (*Eliomys quercinus*) unter verschiedenen Haltungsbedingungen (vergleiche Tabelle 6, Kapitel 4.6.1), indem er die Autokorrelationen der Histogramme berechnete (vergleiche Kapitel 4.7.2.2).

Unabhängig von den Haltungsbedingungen fand sich in der WS-Dauer nahezu aller Tiere eine diurnale oder circadiane Periodik zwischen 21-27 h. Die statistische Analyse der Intervalle zwischen Austritten aus WS wurde nur für die DD-Haltung präsentiert. Diese Intervalle unterzog Daan (1973) zusätzlich einer Division durch verschiedene ganze Zahlen und mittelte die Quotienten, die jeweils am nächsten bei 24,00 h lagen, um eine quantitative Abschätzung der Periodik zu erhalten (vergleiche Tabelle 8). Beide Verfahren lieferten Perioden zwischen 21,5-25,4 h; stimmten aber nur in wenigen Fällen (4 von 10) miteinander überein. Bei allen Tieren der Untersuchungsteile unter DD fand sich keine Übereinstimmung der Perioden, die aus der Analyse der Dauer der WS bzw. der Intervalle zwischen Austritten aus WS erhalten wurden.

Im Gegensatz zu den Befunden von Daan (1973) fanden sich in den statistischen Untersuchungen der WS-Dauer der Hamster #7, 9, 17 und 19 der vorliegenden Arbeit keine Indizien für eine circadiane bzw. diurnale Periodik in der Dauer der WS (Tabelle 8). Dagegen zeigten sich in Übereinstimmung mit der zitierten Untersuchung zumindest bei einem Tier (#7) in den Intervallen zwischen Austritten aus LWS Indizien für eine circadiane Rhythmik (Abbildung 49, 6. Zeile; Tabelle 8).

Nur wenige Intervalle zeigten überzeugende Autokorrelationen der Häufigkeitsverteilungen der Intervalle (z.B. die Eintritte in und Austritte aus WS bei Hamster #7, Abbildung 49, 3. und 5. Zeile sowie die ZSN-Dauer bei Hamster #9, Abbildung 51, 2. Zeile; vergleiche Tabelle 8). Dies scheint jedoch auch bei Daan (1973) der Fall zu sein, da der Autor mehrfach erwähnt, daß die beiden dargestellten Tiere bei weitem die deutlichsten Autokorrelationen aufwiesen, und außer bei diesen beiden Tieren nur bei 2 weiteren eine Übereinstimmung der Perioden auftrat, die nach den zwei unterschiedlichen Verfahren bestimmt wurden. In der hier vorgestellten Arbeit stimmten die aus den statistischen Analysen deutlich hervorgehenden Perioden in nahezu allen Fällen mit den aus den gemittelten Quotienten erhaltenen Perioden überein (Tabelle 8). Analog zu den Resultaten

von Daan (1973) ergab sich nur in wenigen Fällen eine übereinstimmende Periode in verschiedenen Intervallen desselben Tieres (die ZSN-Dauer und die Intervalle zwischen Austritten aus LWS bei Hamster #7; Abbildung 49 sowie die ZSN-Dauer und die Eintritte in WS bei Hamster #9; Abbildung 51; vergleiche Tabelle 8).

Canguilhem et al. (1994) entwickelten den im Kapitel 4.7.2.3 beschriebenen Delta-Quadrat-Test, um in der Dauer der WS Europäischer Feldhamster, die im Labor unter konstanter T_a und einem LD gehalten wurden, nach einer Periodizität zu suchen. Im Gegensatz zu den Befunden der hier diskutierten Untersuchungen zeigten fünf von zehn Feldhamstern nach diesem Testverfahren eine, drei Tiere zwei und ein Tier sogar drei signifikante Perioden zwischen 21-29 h. Die Autoren werteten dies als einen Beleg dafür, daß die WS-Dauer durch einen temperaturabhängigen circadianen Schrittmacher gesteuert wird, der nach einem ganzzahligen Vielfachen der Periode einen Austritt aus dem WS auslöst (Hypothese 3, Kapitel 4.1.4).

Ebenso wie in einigen Intervallen der vorliegenden Arbeit (z.B. die ZSN-Dauer und die Intervalle zwischen Austritten aus LWS von Hamster #7, Abbildung 49 und Tabelle 8) fanden Canguilhem et al. (1994) häufig multiple Periodizitäten. Sie bieten jedoch keine Erklärung für dieses Phänomen an.

Es wäre möglich, daß das Auftreten mehrerer Perioden in der Statistik aufzeigt, daß die Periodik innerhalb einer Intervallgruppe im Verlauf des Winterschlafs variiert. So traten z.B. beim Hamster #7 aus der Laborstudie LD2 zwei deutliche Maxima in der Kreisstatistik der Intervalle zwischen den Austritten aus LWS auf (Abbildung 49, 6. Zeile). Wie sich in den Modulo- τ -Plots zeigte, könnten beide hypothetischen Perioden den Austritten aus LWS unterliegen (Abbildung 50, 2. Zeile). Betrachtet man den auf 24 h basierenden Doppelplot der Austritte aus LWS (Abbildung 50, 1. Zeile) und verbindet die aufeinanderfolgenden Ereignisse miteinander, lassen sich eine geringfügig höhere Periode als 24 h und eine deutlich unter 24 h liegende Komponente in der zeitlichen Organisation der Austritte aus LWS unterscheiden. Wie sich in der Simulation gemischter Intervalle einer multimodalen Häufigkeitsverteilung zeigte (Abbildung 45, Kapitel 4.7.3), ist die Kreisstatistik in der Lage, mehrere Perioden nachzuweisen, ohne sie einfach zu mitteln. Die beiden Maxima in der Kreisstatistik (24,75 h und 20,92 h) stellten damit wahrscheinlich die beiden im Doppelplot

sichtbaren Perioden dar und könnten als zwei wechselweise den Austritten aus LWS unterliegende Periodizitäten gedeutet werden.

Für alle anderen untersuchten Tiere fanden sich keine derartig klare Abfolgen zwischen zwei distinkten Perioden. Es wäre denkbar, daß das Unvermögen, für die meisten Intervalle der Tiere überhaupt eine Periodik festzustellen, an einer ständigen Veränderung der Periode der endogenen Rhythmik liegen könnte, da diese sowohl von der T_a als auch den Lichtverhältnissen abhängig sein kann (Aschoff 1960, Gibbs 1981). Diese Interpretation wird durch die Untersuchungen von Grahn et al. (1994) unterstützt, die für jeden einzelnen WS eine individuelle Periode feststellten, während sie für alle WS des Winterschlafs eines Tieres keine einzelne Periodik nachweisen konnten, sondern sehr viele Maxima vorfanden. Andererseits kann jedoch nicht ganz ausgeschlossen werden, daß die Detektion von multiplen Perioden Unzulänglichkeiten der statistischen Methoden aufzeigt.

Canguilhem et al. (1994) diskutierten Einwände gegen das von ihnen entwickelte statistische Verfahren (Delta-Quadrat-Test), die zum Teil auch für den in der vorliegenden Arbeit bevorzugten modifizierten Rayleigh-Test gelten. Wie alle statistischen Tests auf eine Periodizität in einer Zeitreihe (dieser Einwand gilt auch für die Periodogramm-Analyse) wird die Verteilung in einer mehr oder weniger langen Datenreihe gegen die Nullhypothese einer aperiodischen Verteilung (bzw. einer außerhalb des Testbereichs liegenden Periodik) in einem unendlich großen Datensatz getestet.

Daneben weisen beide Testverfahren eine Periodizität auch in unimodal verteilten Intervallen nach, wenn diese ausreichend um einen Mittelwert konzentriert sind (vergleiche Abbildung 47, Spalte 1; Kapitel 4.7.3). In der Anwendung auf biologische Zeitreihen, wie die Intervalle zwischen den Austritten aus WS bzw. der Dauer von WS, können derartige unimodale Verteilungen auch durch einen rein stoffwechselfysiologischen Mechanismus, wie z.B. das Erschöpfen bzw. Erreichen einer kritischen Konzentration eines Metaboliten, erklärt sein und somit keine endogene Rhythmik indizieren (vergleiche Kapitel 4.1).

Im Unterschied hierzu ergeben Autokorrelationsanalysen unimodaler Häufigkeitsverteilungen negative Ergebnisse (Abbildung 47, Spalte 1). Für diese Analyse ist eine multimodale Verteilung mit relativ gleichmäßigen Abständen zwischen den Maxima notwendig, um ein positives Resultat zu liefern. Dies entspricht der theoretischen Überlegung, daß ein Ereignis (z.B. ein Austritt aus einem WS) nicht nach jedem einzelnen

Zyklus einer Periodik, sondern nach einem ganzzahligen Vielfachen der Periode ($N \cdot \tau$) erfolgen kann (vergleiche Kapitel 4.1.4).

Um den Vorbehalt, daß es zu einem Nachweis einer nichtvorhandenen Periodik in ihrer Kreisstatistik kommen kann, zu entkräften, führten Canguilhem et al. (1994) einige Simulationen durch, in denen sie einen kontinuierlich absinkenden Schwellenwert für Austritte aus WS modellierten, wie es nach dem stoffwechselphysiologischen Modell der Auslösung eines Austritts aus WS zu erwarten wäre. Dieser Prozeß wurde in einigen Fällen durch eine zyklische Komponente überlagert, die den Einfluß einer endogenen Rhythmik simulierte. Der Delta-Quadrat-Test konnte daraufhin sicher zwischen dem Vorhandensein und dem Fehlen der zyklischen Komponente unterscheiden, wenn die Reste der Divisionen der simulierten Dauer der WS durch ein ganzzahliges Vielfaches der Periode der simulierten Oszillation ($N \cdot \tau + \delta$) nicht zufallsverteilt waren. Da die Autoren jedoch nur eine begrenzte Anzahl solcher Simulationen durchführen konnten, schlugen sie vor, ihre Befunde für eine circadiane Steuerung der Dauer von WS als unvollständig und vorläufig anzusehen.

Da die erwähnten Vorbehalte auch für den modifizierten Rayleigh-Test gelten, werte ich die ausschließlich durch die Kreisstatistik gefundenen Indizien für eine circadiane Kontrolle einer Intervall-Dauer ebenfalls als unvollständig. In den Fällen, in denen jedoch sowohl die Autokorrelationsanalysen als auch die Kreisstatistik weitgehend übereinstimmen (alle Intervalle außer der WS-Dauer von Hamster #7, die Dauer der ZSN bzw. der Intervalle zwischen Eintritt in WS und LWS bei Hamster #9 und die Intervalle zwischen Eintritt in WS bei Hamster #19; Tabelle 8), halte ich den Nachweis für sicher und stichhaltig.

5 ALLGEMEINE DISKUSSION

5.1 Synergie endogener und exogener Faktoren auf das Timing im Winterschlaf

Die wesentliche Intention dieser Arbeit lag darin, Indizien für eine Beteiligung endogener Rhythmen an der zeitlichen Organisation des Winterschlafs zu sammeln. Der Nachweis einer circadianen Rhythmik in den normothermen Intervallen zwischen WS (Kapitel 4.4), die diurnale Organisation der Eintrittszeiten in WS unter einem LD (Kapitel 4.6) und die in den statistischen Analysen definierter Intervalle im Winterschlafmuster einiger Tiere aufgefundenen Hinweise auf eine circadiane Periodizität (Kapitel 4.7) belegen deutlich, daß das circadiane System wesentlich zur zeitlichen Organisation des Winterschlafs beiträgt. Andererseits zeigen die Häufigkeitsverteilungen der Dauer der WS sowie der ZSN-Dauer zum Teil unimodale Verteilungen (Abbildungen 49 und 51, Kapitel 4.7), wie es nach dem "Sanduhrmechanismus" einer Steuerung durch den Stoffwechsel (z.B. das Erschöpfen oder Erreichen einer kritischen Konzentration eines Metaboliten) zu erwarten wäre. Außerdem fand sich auch in den hier vorliegenden Untersuchungen (Abbildung 25 im Kapitel 3.3.1) der seit langem bekannte enge Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Dauer der WS (Twente & Twente 1965a). Damit lieferte die vorliegende Arbeit Belege für alle wesentlichen Faktoren, die als Determinanten der zeitlichen Organisation des Winterschlafs diskutiert wurden.

Bereits 1967 schlug Felix Strumwasser seine "3-Faktoren-Theorie der Frequenz von Austritten aus WS" vor. Es baut auf dem von Wever (1965) erarbeiteten mathematischen Modell für circadiane Rhythmen auf, das als wesentliche Bestandteile eine sinusförmige Schwingung und einen Schwellenwert annimmt. Anstelle des in diesem Modell für normotherme Tiere postulierten konstanten Schwellenwertes vermuteten Strumwasser et al. (1967) für winterschlafende Tiere einen mit der Zeit absinkenden Schwellenwert. Ein solches Absinken kann durch die Akkumulation oder Erschöpfung eines Metaboliten erklärt sein. Außerdem vermuteten sie einen engen Zusammenhang dieses "Sanduhrprozesses" mit der Temperatur, wie es nach dem Van't Hoff'schen Gesetz (vergleiche Kapitel 1.2) zu erwarten wäre. Da dieses veränderte 2-Faktoren Modell jedoch die Variabilität der WS-Dauer im Verlauf des Winterschlafs bei konstanter Temperatur (vergleiche Abbildung 27;

Kapitel 3.3.1) nicht erklären konnte, nahmen Strumwasser et al. (1967) als dritten Faktor einen saisonalen Modulator an, der zudem das Einsetzen und das Beenden des Winterschlafs kontrollieren sollte.

Auch das von Alexander Borbély entwickelte 2-Faktoren Modell der Regulation des Schlafs (Borbély 1982) beinhaltet eine homöostatische Komponente, die das Schlafdefizit ausgleicht, sowie einen circadianen Anteil, der den Beginn und das Ende von Schlafphasen reguliert. Die Analogien zwischen den Modellen für die Regulation des Winterschlafs bzw. des normothermen Schlafs bestätigen die bereits im Kapitel 4.6.3 erwähnten Ähnlichkeiten zwischen den Phänomenen, die Anlaß geben, eine Homologie zwischen dem normothermen Schlaf und dem Winterschlaf anzunehmen (Kilduff et al. 1993).

Auch die Untersuchungen von Geiser & Kenagy (1988) belegten einen engen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Faktoren, die auf den Winterschlaf einwirken können. Zunächst untersuchten die Autoren den Zusammenhang zwischen der WS-Dauer und der Stoffwechselrate einerseits und der T_a bzw. T_b der Tiere andererseits. Die Autoren stellten einen engeren Zusammenhang zwischen der WS-Dauer und der Temperatur fest, als dies zwischen der Stoffwechselrate und der Dauer von WS der Fall war. Die beste Korrelation fand sich jedoch für die gleichzeitige Berücksichtigung der Stoffwechselrate und der Temperatur. In einer späteren Arbeit fügten dieselben Autoren ihrem Modell eine zyklische Komponente hinzu und erreichten damit eine noch bessere Übereinstimmung mit ihren Versuchsergebnissen (Geiser et al. 1990). Trotzdem blieb die saisonale Veränderung der minimalen T_b und damit der WS-Dauer bei konstanter T_a unerklärt. Die Autoren spekulierten, daß die saisonale Veränderung der minimalen T_b während der WS eine Anpassung an den natürlichen saisonalen Verlauf der T_a innerhalb eines Hibernaculums darstellt, die in 0,5 m Tiefe in etwa den gleichen Verlauf und die gleiche Variabilität zeigt [1,7-3,7°C über T_a ; (Kenagy et al. 1989)]. Durch diese Strategie würde zum einen ein minimaler Temperaturgradient und damit eine maximale Energieeinsparung erreicht, zum anderen könnte diese Anpassung einen Schutz gegen unvorhersehbare Kälteeinbrüche darstellen. Ein saisonaler Modulator entsprechend dem 3-Faktoren Modell von Strumwasser et al. (1967) wurde von den Autoren nicht angenommen.

Eine Analyse der Bodentemperatur in den Freigehegestudien der vorliegenden Arbeit in 0,6 m Tiefe zeigte einen analogen Verlauf, wie er von Kenagy et al. (1989), Young (1990) und Michener (1992) in freier Wildbahn gemessen wurde (Abbildung 27, Kapitel 3.3.1). Die Differenzen zwischen den mittleren monatlichen Minimaltemperaturen und den korrespondierenden T_a waren jedoch wie in den Laborstudien keineswegs konstant. Es erscheint daher wesentlich wahrscheinlicher, daß ein saisonaler Modulator, wie er von Strumwasser et al. (1967) gefordert wurde, zu den von Geiser et al. (1990) diskutierten Faktoren hinzutritt.

Eine derartige saisonale Modulation könnte durch verschiedene Mechanismen erreicht werden. Zum einen wäre es möglich, daß ein circannualer Rhythmus sowohl das Einsetzen und den Abbruch des Winterschlafs reguliert, als auch eine bis zu einem bestimmten Zeitpunkt im Winter zunehmende und dannach wieder abnehmende WS-Dauer steuert (vergleiche Abbildung 27 im Kapitel 3.3.1). Zum anderen könnte mit einer solchen endogenen Komponente eine photoperiodische und hormonelle Modulation saisonaler Zyklen einhergehen, wie sie in der Allgemeinen Einleitung (Kapitel 1.2.6) beschrieben wurde.

Die Befunde der vorliegenden Untersuchungen für eine Steuerung des Timings im Winterschlaf durch eine endogene Rhythmik waren nur im Falle der Synchronizität mit dem LD der Umwelt völlig eindeutig. Da sich die Periodenlänge einer nicht mit der Umwelt synchronisierten endogenen Rhythmik jedoch höchstwahrscheinlich im Verlauf des Winterschlafs verändern kann (vergleiche Kapitel 4.7.8), bedeutet das Unvermögen, eine konstante endogene Periode nachweisen zu können, nicht, daß keine endogene Rhythmik vorhanden war. Zudem legt die 3-Faktoren-Hypothese von Strumwasser et al. (1967) nahe, daß es zu einer Wechselwirkung zwischen der endogenen Rhythmik und homöostatischer Prozesse kommen kann. In einer solchen Wechselwirkung bestimmt die endogene Rhythmik höchstwahrscheinlich sensible und weniger sensible Zeiten für den Austritt aus einem WS, während der homöostatische Prozeß einen kontinuierlich absinkenden Schwellenwert für einen Austritt aus WS erzeugt (Strumwasser et al. 1967, Borbély 1982).

Zusätzlich weisen die Resultate der vorliegenden Arbeit auch darauf hin, daß beide endogenen Faktoren (Rhythmik und Homöostase) durch exogene Faktoren, v.a. durch die T_a und den LD, moduliert werden können. Durch enge Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen endogenen Mechanismen und ihrer Modulation durch exogene Faktoren

könnte es daher in den meisten Fällen zu einer Maskierung der endogenen Rhythmik gekommen sein, die diese nur in besonderen Fällen sichtbar werden ließ.

5.2 Modus der Circadianrhythmik im Winterschlaf

Mit den vorliegenden Ergebnissen ist es nicht möglich, zu entscheiden, welches Modell der Steuerung des Timings im Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters zutrifft (vergleiche Abbildung 29, Kapitel 4.1.4). Für eine Überprüfung der Hypothese 1 (Die Dauer eines WS entspricht der temperaturbedingt gedehnten Ruhephase der CR) wurde eine Abschätzung des Q_{10} -Wertes für den längsten WS dieser Doktorarbeit (WS #25 des Hamsters #17; vergleiche Abbildung 23, Kapitel 3.3) nach der Formel von Belehradek (1935, zitiert in Gibbs 1981) berechnet. Der Wert von 2,21 liegt im Bereich des von Heller et al. (1989) für den Einfluß der Temperatur auf die Torpordauer in den Ergebnissen von Twente & Twente (1965a) kalkulierten Q_{10} -Wert von 2,4. Damit erscheint es durchaus möglich, daß die WS-Dauer des Europäischen Feldhamsters durch einen temperaturabhängigen endogenen Rhythmus gesteuert sein kann.

Diese Vermutung steht nicht im Widerspruch dazu, daß bei keinem der untersuchten Hamster Hinweise auf eine Rhythmik in der WS-Dauer auftraten (vergleiche Tabelle 8 im Kapitel 4.7.8), da bei der Überprüfung der Intervalle von einem temperaturkompensierten endogenen Rhythmus ausgegangen wurde (Hypothese 3). Wertet man das Auftreten ultradianer Oszillationen der T_b innerhalb der Plateauphasen von LWS bei Hamster #12/21 (Abbildungen 37 und 38, Kapitel 4.5.1.3) jedoch als Indizien für eine endogene Rhythmik, so ergibt sich beim Europäischen Feldhamster in Analogie zu den Ergebnissen von Menaker (1961) und Grahn et al. (1994) auch ein Hinweis für diese Hypothese.

Die Hinweise auf eine circadiane Rhythmik (CR) in den ZSN der Hamster #7 und #9 (Abbildungen 49 und 51 bzw. Tabelle 8, Kapitel 4.7) lassen sich ebenfalls gut mit der Hypothese 1 vereinbaren, da in den ZSN eine normotherme T_b vorlag, die nur geringfügig niedriger war als die homotherme T_b der Tiere und daher keine große Veränderung der Periode der CR verursachen sollte.

Die recht deutliche CR in den Austritten aus LWS von Hamster #7 lassen sich mit der Hypothese 2 erklären, wobei überrascht, daß bei demselben Tier die Eintritte in WS bzw. LWS eine Tagesperiodik zeigen (Abbildung 49 und Tabelle 8; Kapitel 4.7). Möglicherweise

kommt es während der Heterothermie des Winterschlafs zu einer Entkoppelung der in der homothermen Jahreszeit verknüpften Oszillatoren für den Aktivitätsbeginn bzw. den Beginn der Ruhephase. Während der Oszillator für den Beginn der Ruhephase mit dem LD (eventuell auch mit einem T_a -Zyklus) synchronisierbar bleibt, verliert der Oszillator für den Beginn der Aktivitätsphase seine Koppelung an die Umweltzyklen. Dies würde auch die Unterschiede zu der Studie von Daan (1973) erklären, in der sowohl die Eintritte in, als auch die Austritte aus WS in einer bestimmten Phasenlage mit dem LD synchron waren (Tabelle 6; Kapitel 4.1), weshalb der Autor von einer Koppelung beider Zeitpunkte an den N-Oszillator ("night oscillator") des 2-Oszillator-Systems nach Pittendrigh (1974) ausgeht.

5.3 Timing verschiedener Typen der Winterschlafschübe

Unter dem Einfluß des Zeitgebers LD zeigte das Timing der LWS/KWS einerseits und der KFWS andererseits einen distinkten Unterschied (Kapitel 4.6.3), der zur Annahme führte, daß es sich bei diesen zwei WS-Typen um zwei völlig verschiedene Phänomene handelt (Kapitel 4.6.6.5). Das tageszeitliche Timing der KFWS war identisch mit dem Timing des Tagestorporps von nicht winterschlafenden Arten, die ausschließlich diesen Torportyp zeigen (z.B. Heldmaier & Steinlechner 1981, Vogt & Kakooza 1993, Zucker et al. 1993, Dark et al. 1996, Geiser et al. 1996a, Geiser et al. 1996b), und stellt daher wahrscheinlich eine Extension der homothermen Ruhephase dar (Heller et al. 1989), die in Homothermie dem normalen Schlaf dient (Walker et al. 1981, Kilduff et al. 1993). LWS werden dagegen ca. 4 h früher in der Nacht eingeleitet, zu einer Tageszeit, in der die Tiere ein kurzes Minimum der T_b zwischen ihren beiden Aktivitätsmaxima aufweisen (Abbildung 58; vergleiche auch die Abbildung 3 im Kapitel 1.2.5).

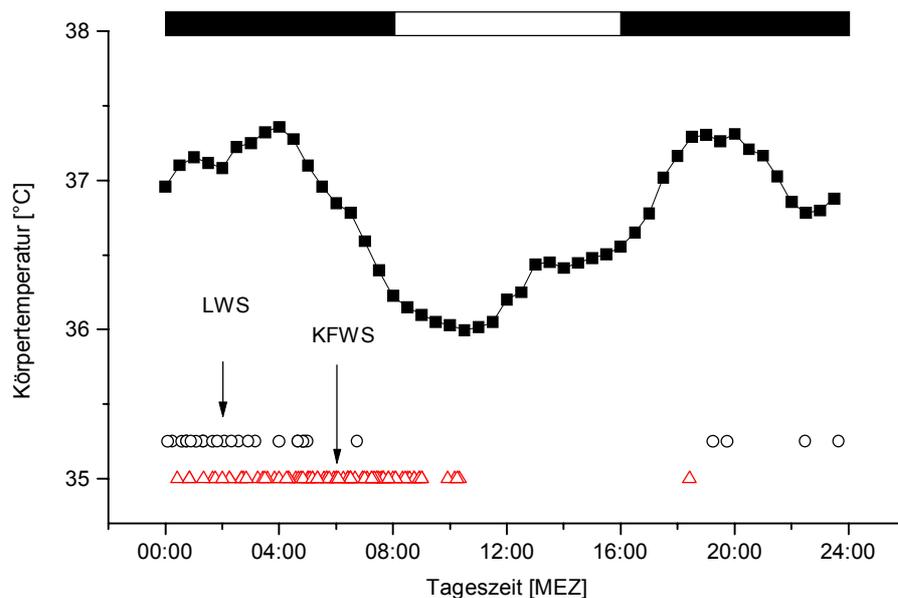


Abbildung 58: Tageszeitliche Position der Eintritte in Winterschlafschübe relativ zum homothermen Tagesrhythmus der Körpertemperatur

Die mit Linien verbundenen schwarzen Quadrate zeigen den typischen Tagesgang (halbstündliche Mittelwerte) des homothermen Verlaufs der Körpertemperatur (T_b) der Hamster in der Laborstudie LD2, die unter einem Licht-Dunkelwechsel (LD) durchgeführt wurde. Darunter sind mit offenen Kreisen die mit dem LD synchronisierten Eintrittszeitpunkte in lange Winterschlafschübe (LWS) und mit offenen Dreiecken die Eintrittszeitpunkte in kurze und flache Winterschlafschübe (KFWS) der Tiere der Laborstudie LD2 dargestellt. Die Pfeile markieren jeweils die mittlere Eintrittszeitpunkte. Der Balken oberhalb der Grafik zeigt den Licht-Dunkelwechsel dieser Teilstudie. Die Lichtphase dauerte von 8:00-16:00 Uhr mitteleuropäischer Zeit (MEZ). Es fällt auf, daß die Tiere vor allem während des kurzen Minimums der homothermen T_b in der Mitte der Nacht in LWS eintraten, während die große Mehrheit der Eintritte in KFWS zum Tagesanfang auftraten.

In beiden Fällen scheinen also verschiedene Minima des homothermen Tagesprofils der T_b zu einer weiteren Absenkung der T_b in den Torporzustand hinein genutzt zu werden. Die unterschiedliche Koppelung der beiden Torporphänomene an den LD (LWS: 6 h vor Licht-An bzw. KFWS: 2 h vor Licht-An) läßt erwarten, daß die beiden Phänomene in Analogie zur Koppelung der beiden Aktivitätsphasen an den M- bzw. N-Oszillator der 2-Oszillatoren-Theorie nach Pittendrigh (1974) ebenfalls von unterschiedlichen Oszillatoren gesteuert werden.

6 ZUSAMMENFASSUNG

Der Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters gliedert sich in zahlreiche, meist mehrtägige Abschnitte, die durch eine Herabsetzung der normothermen Körpertemperatur (T_b) auf Werte nahe der Umgebungstemperatur (T_a) charakterisiert sind. Dieser Zustand wird als Hypothermie oder Torpor bezeichnet. Zwischen diesen Episoden kehren die Tiere spontan zu einer normothermen T_b zurück, um nach meist weniger als einem Tag die Körpertemperatur wieder absinken zu lassen. Über den ganzen Winter hinweg ergibt sich so ein mehr oder weniger regelmäßiges Muster aus hypothermen und normothermen Abschnitten. Alle bislang untersuchten warmblütigen Tiere, die einen Winterschlaf halten, zeigen diese Abfolge hypothermer und normothermer Phasen; Artunterschiede finden sich lediglich in der Dauer beider Phasen.

Obwohl dieses Phänomen seit langem bekannt ist und es viele Untersuchungen hierzu gab, ist bis heute unklar, warum ein winterschlafendes Tier ohne eine äußere Störung nach einer bestimmten Zeit wieder zu einer normothermen T_b zurückkehrt und erst nach einiger Zeit wieder in den Torporzustand verfällt. Ebenso unklar ist bislang, welche Mechanismen dieses episodische "Erwachen" auslösen. Während einige Befunde für eine stoffwechselphysiologische Steuerung des Winterschlafmusters (Abfolge von hypothermen und normothermen Phasen) sprechen, fanden sich ebenso Indizien für eine Kontrolle der zeitlichen Organisation (Timing) durch die "innere Uhr" der Tiere. Die hier vorliegenden Studien hatten daher zum einen den Zweck, nach Hinweisen auf eine endogene Rhythmik im Winterschlaf zu suchen.

Die Steuerung des Timings im Winterschlaf könnte auf sehr unterschiedliche Weise durch die "innere Uhr" eines Tieres bewirkt werden. Zum einen könnten die hypothermen Phasen (Winterschlafschübe, WS) als eine temperaturabhängige Vertiefung und Verlängerung der Ruhephase des circadianen Rhythmus gedeutet werden. Zum anderen könnten die Tiere immer nach einem ganzzahligen Vielfachen der Periodenlänge einer temperaturkompensierten circadianen Rhythmik aus einem Winterschlafschub "erwachen" bzw. austreten. Schließlich könnte nicht die Frequenz der Austritte aus WS, sondern die Dauer der WS, von einem temperaturkompensierten Rhythmus determiniert werden. Falls sich in der vorliegenden Arbeit Hinweise auf eine rhythmische Steuerung der Winterschlafmuster

ergeben würden, war beabsichtigt zu entscheiden, welches der genannten Modelle auf den Winterschlaf des Europäischen Feldhamsters zutrifft.

Aufgrund methodischer Schwierigkeiten wurden die bislang meisten Untersuchungen des Winterschlafs im Labor durchgeführt. Da im Allgemeinen die Haltungsbedingungen einen großen Einfluß auf das Verhalten von Tieren ausüben können, sollte im Vergleich der Winterschlafmuster Europäischer Feldhamster aus Laborversuchen und einer naturnahen Freigehegehaltung das ungestörte Winterschlafmuster definiert werden. Danach sollten Rückschlüsse auf die Signifikanz von Laboruntersuchungen gezogen werden.

Zur Klärung dieser Fragestellungen wurden insgesamt 21 vollständige und 7 partielle Aufzeichnungen der T_b Europäischer Feldhamster über den gesamten Winter hinweg analysiert. 7 Hamster wurden im Labor unter einem Licht-Dunkelwechsel (LD) von 8:16 h und einer konstanten T_a von ca. 8 °C gehältert. 3 weitere Hamster überwinterten ebenfalls im Labor unter schwachem Dauerlicht (LL: Rotlicht, $\lambda \approx 680$ nm; Intensität < 1 lux) und der gleichen konstanten T_a . 17 Hamster wurden in einem Freigehege registriert, in dem sie einen ca. 0,6 m tiefen Erdbau bewohnten und infolgedessen einem Dauerdunkel und einer gedämpften natürlichen T_a , die keinen Tagesgang zeigte, ausgesetzt waren. Schließlich bezog ein weiteres Tier der Freigehegestudie ein oberirdisch gelegenes Hibernaculum und war damit sowohl einem natürlichen LD als auch einer tagesperiodisch schwankenden T_a ausgesetzt.

6.1 Vergleich der Winterschlafmuster unter verschiedenen Haltungsbedingungen

Unter allen Haltungsbedingungen fanden sich verschieden lange WS, die von 10 min bis 6,9 d dauerten und drei verschiedenen Kategorien zugeordnet werden konnten: (1) Kurze und flache WS (KFWS) mit einer Dauer weit unter 24 h und einer minimalen T_b (T_m), die nicht unter 20 °C absank. (2) Kurze WS (KWS), die maximal 24 h dauerten und deren T_m unter 20 °C absank. (3) Lange WS (LWS), die länger als 24 h dauerten und deren T_m unter 20 °C absank.

Zwischen den beiden Parametern dieser Kategorisierung bestand ein enger Zusammenhang, der durch eine abfallende Exponentialfunktion beschrieben werden konnte. Trotz der engen

Korrelation zwischen der T_m und der Dauer der WS traten die längsten WS nicht bei der tiefsten T_m auf. Dieser Befund weist darauf hin, daß WS möglicherweise bei Unterschreiten einer kritischen T_m abgebrochen werden können. Darüber hinaus fand sich in den Laborstudien trotz der konstanten T_a ein saisonaler Wechsel der mittleren Dauer der WS mit einer progressiven Verlängerung bis in den Januar und einer darauffolgenden Verkürzung. Dies weist darauf hin, daß ein endogenes Programm auch ohne das Fehlen saisonaler Umweltsignale die Dauer der WS beeinflusst. Schließlich zeigten sich im Freigehege trotz einer verglichen mit dem Labor erheblich niedrigeren mittleren T_a keine längeren WS. Diese Befunde zeigen, daß die WS-Dauer nicht eine einfache Funktion der Temperatur sein kann.

In den Winterschlafmustern der Tiere im Labor wurden signifikant mehr KFWS und KWS als im Freigehege nachgewiesen. Dort kamen KWS viel häufiger bei dem z.T. unter extremer T_a oberirdisch überwinterten Hamster vor, als bei den Hamstern, die Erdbaue bewohnten. Das häufige Auftreten von KFWS und KWS, vor allem inmitten der Winterschlafmuster, kann daher als ein Indiz für ein gestörtes Winterschlafverhalten und damit als ein Artefakt der Laborhaltung gedeutet werden. Progressiv tiefer abkühlende und länger dauernde WS am Anfang des Winterschlafs ("test drops") wurden nur in den Laborstudien aufgefunden, in denen die T_a am Versuchsbeginn ebenso stufenweise herabgesetzt wurde. Es liegt daher nahe auch dieses Phänomen als einen Laborartefakt zu bewerten.

6.2 Hinweise für eine Steuerung der zeitlichen Organisation des Winterschlafs durch eine endogene Rhythmik

6.2.1 Periodik in den normothermen Phasen des Winterschlafs

In den längeren normothermen Abschnitten zwischen den WS (Zwischenschub-Normothermie, ZSN) fanden sich je nach dem Vorhandensein oder Fehlen tagesperiodischer Umweltfaktoren (LD, T_a -Zyklus) diurnale oder circadiane Periodizitäten der T_b . Selbst zwischen sehr kurzen ZSN, die die Anwendung der Periodogramm-Analyse nicht zuließen, zeigten sich qualitative und quantitative Ähnlichkeiten im zeitlichen Verlauf der T_b , die Anlaß geben, ein Fortbestehen der Rhythmik im Winterschlaf anzunehmen.

6.2.2 Periodik in den hypothermen Phasen des Winterschlafs

Ein einzelner WS läßt sich in eine Abkühlphase (Eintritt), eine Phase in der die T_b wenig über der T_a liegt und dieser recht stabil folgt (Plateauphase) und eine Erwärmungsphase gliedern, in der die T_b zu normothermen Werten zurückkehrt (Austritt). Im Gegensatz zu einer zeitverzögerten Korrelation zwischen der T_a und der T_b , wie sie für die Plateauphase der WS typisch ist, zeigten sich bei einem der 18 Hamster der Freigehegestudien spontane ultradiane Oszillationen der T_b , die nahtlos in den Austritt übergingen. Ob es sich hierbei jedoch um das Sichtbarwerden einer endogenen Rhythmik handelt, die die Dauer der WS determiniert, erscheint fraglich, da das Phänomen auch durch eine ungenau arbeitende Thermoregulation des betreffenden Tieres gedeutet werden kann.

6.2.3 Tagesperiodik diskreter Zeitpunkte im Winterschlaf

Ein weiteres Ergebnis, welches für eine Beteiligung der endogenen Rhythmik an der zeitlichen Organisation des Winterschlafs spricht, ist die Tagesperiodik der Eintritte in WS unter Anwesenheit eines Zeitgebers. Es zeigte sich eine feste Phasenbeziehung zwischen dem LD und den Eintrittszeiten in WS. Obwohl im Freigehege ein natürlich wechselnder LD vorlag, zeigte der an der Erdoberfläche überwinterte Hamster keine größere Streuung der Eintrittszeiten in WS als dies im Labor bei einem standardisierten LD der Fall war. Daher ist es wahrscheinlich, daß der saisonal in der Periode wesentlich weniger schwankende T_a -Zyklus zu einer genaueren Synchronisation des Tieres beigetragen hat. In der Laborstudie unter LL und einer konstanten T_a sowie für die unter der Erde überwinterten Hamster im Freigehege zeigte sich hingegen keine Tagesperiodik der Eintritte in WS.

Im Gegensatz zu den Eintritten in LWS, die unter einem LD eine deutliche Tagesperiodik aufwiesen und ca. 10 h nach Beginn der Dunkelphase auftraten, zeigten die Austritte aus LWS, selbst unter einem LD und einem T_a -Zyklus, keine Tagesperiodik - sie waren nahezu gleichmäßig über den gesamten Tag-Nacht-Zyklus verteilt. Dieser Befund ließe sich nach der 2-Oszillator-Hypothese von Pittendrigh (1974) dadurch erklären, daß es während der Heterothermie des Winterschlafs zu einer Entkoppelung der in der homothermen Jahreszeit verknüpften Oszillatoren für den Aktivitätsbeginn bzw. den Beginn der Ruhephase kommt. Während der Oszillator für den Beginn der Ruhephase mit dem LD (eventuell auch mit dem

T_a -Zyklus) synchronisierbar bleibt, verliert der Oszillator für den Beginn der Aktivitätsphase seine Koppelung an die Umweltzyklen.

6.2.4 Periodik in definierten Intervallen des Winterschlafs

Für die statistische Analyse definierter Intervalle im Winterschlaf (WS-Dauer, ZSN-Dauer, Intervalle zwischen Eintritt in WS und Intervalle zwischen Austritten aus WS) wurde neben den Standardverfahren auch eine neu entwickelte Abwandlung des Rayleigh-Tests angewendet. Dabei fanden sich für die Dauer der ZSN sowie der Intervalle zwischen Eintritt in und Austritten aus WS Hinweise darauf, daß die Dauer der Intervalle durch eine circadiane, eventuell auch eine ultradiane Rhythmik bestimmt sein könnte.

Bei einem Tier, das im Labor unter einem LD gehalten wurde, könnte eine diurnal determinierte Dauer der Intervalle zwischen Eintritt in LWS ($N \cdot 24$ h) sowie eine circadian determinierte Dauer der Intervalle zwischen Austritten aus LWS ($N \cdot 20,92$ h) vorgelegen haben. Dieser Befund unterstützt die bereits erwähnte Interpretation einer Entkoppelung der Oszillatoren für den Beginn der Ruhe- bzw. Aktivitätsphase.

Daß sich die Dauer der Intervalle zwischen Austritten aus LWS als ein ganzzahliges Vielfaches einer konstanten circadianen Periode ergeben kann, unterstützt die Hypothese, daß der Winterschlaf durch eine temperaturkompensierte circadiane Festlegung der Austritte aus WS gesteuert werden könnte. Umgekehrt konnte die Dauer der WS nicht durch ein ganzzahliges Vielfaches einer konstanten circadianen Periode erklärt werden, womit die Hypothese einer temperaturkompensierten circadianen Kontrolle der WS-Dauer nicht belegt werden konnte. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen zeigte eine modellhafte Berechnung, in der die Dauer des längsten WS der vorliegenden Arbeit unter der Annahme einer temperaturabhängigen circadianen Rhythmik analysiert wurde, eine gute Übereinstimmung mit dem erwarteten Q_{10} -Wert. Somit ergab sich auch ein Indiz für diese Hypothese einer circadianen Kontrolle des Winterschlafs.

Bei einigen Tieren lieferten die statistischen Analysen der Intervalle mehrere Perioden, die der Dauer der Intervalle zugrunde liegen könnten. Dies kann als ein Indiz gewertet werden, daß sich die Periodenlänge der endogenen Rhythmik im Verlauf des Winterschlafs verändern kann.

6.2.5 Schlußfolgerungen

Die verschiedenen Ansätze der vorliegenden Arbeit belegen deutlich, daß das circadiane System keineswegs seinen Einfluß auf die Thermoregulation verliert, wenn sich das Tier im Winterschlaf befindet. Da sich jedoch nur unter Anwesenheit eines exogenen Stimulus bzw. Zeitgebers bei allen Tieren eine deutliche und zweifelsfreie Rhythmik nachweisen ließ, läßt sich vermuten, daß sowohl rhythmische, als auch homöostatische Prozesse wechselwirkend und synergistisch auf das Winterschlafmuster einwirken. Zusätzlich weisen die Resultate der vorliegenden Arbeit darauf hin, daß beide endogene Faktoren (Rhythmik und Homöostase) durch exogene Faktoren, v.a. durch die T_a und den LD moduliert werden können. Durch enge Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen endogenen Mechanismen und ihrer Modulation durch exogene Faktoren kann es daher in den meisten Fällen zu einer Maskierung der endogenen Rhythmik gekommen sein, die diese nur in besonderen Fällen sichtbar werden ließ.

Aus den oben genannten Gründen ist eine eindeutige Entscheidung über den Modus der circadianen Regulation des Winterschlafs nicht möglich. Außerdem ergaben sich in der vorliegenden Arbeit zu dieser Fragestellung widersprüchliche Ergebnisse. Einerseits erscheint es möglich, daß die Dauer der WS durch einen temperaturabhängigen circadianen Oszillator reguliert wird. Andererseits ergaben sich auch Hinweise, die auf eine Steuerung der Austritte aus LWS durch einen temperaturkompensierten circadianen Rhythmus deuten. Wertet man schließlich das Auftreten ultradianer Oszillationen der T_b in der Plateauphase von LWS eines einzelnen Hamsters nicht als ein Artefakt einer ungenauen Thermoregulation, so fand sich auch ein Beleg für die Determination der WS-Dauer durch einen temperaturkompensierten endogenen Rhythmus.

6.3 Unterschiedliche Typen von Winterschlafschüben beim Europäischen Feldhamster

Die rein willkürliche Unterscheidung von drei WS-Typen erwies sich als nur teilweise gerechtfertigt. So traten die Tiere unter einem LD zur gleichen Uhrzeit in KWS und LWS ein. Außerdem traten KWS vor allem inmitten der Winterschlafmuster auf, zu einer Zeit also, in der in einem ungestörten Winterschlaf nur LWS vorkommen sollten. Weiterhin

fanden sich KWS gehäuft bei den Labortieren. Im Freigehege fanden sie sich am häufigsten bei dem unter einer teilweise extremen T_a oberirdisch überwinternden Hamster. Alle diese Befunde sprechen dafür, daß es sich bei den KWS nicht um einen eigenständigen Torportyp, sondern um abgebrochene LWS handelt.

Im Gegensatz hierzu ergaben sich große Unterschiede zwischen den LWS / KWS auf der einen Seite und den KFWS auf der anderen Seite, die eine Abtrennung dieser beiden Phänomene gerechtfertigt erscheinen läßt. So traten die Hamster unter einem LD konsistent ca. 5 h später in KFWS als in LWS / KWS ein. Zu Beginn eines WS stand damit bereits fest, ob es sich um einen LWS / KWS oder einen KFWS handelt. Außerdem erreichten KFWS unter einem LD ihre T_m zur gleichen Tageszeit, in die das Hauptminimum der T_b normothermer Tage fiel. Es erscheint daher möglich, daß KFWS eine Abwandlung und Austiefung dieses Minimums im Tagesgang der normothermen T_b darstellen. Auch der Tagestorpor nicht winterschlafender Arten fällt in diese Tageszeit. KFWS Europäischer Feldhamster weisen damit einen engeren Zusammenhang mit dem Tagestorpor von Nichtwinterschläfern auf als mit den teilweise beim gleichen Tier vorkommenden echten WS (LWS / KWS).

In die Tageszeit, zu der Eintritte in LWS / KWS auftraten, fällt bei den meist biphasischen Hamstern ein kurzes und wenig prominentes Zwischenminimum der T_b , das mit einer kurzen Ruhephase zwischen der abendlichen und morgendlichen Aktivität der Tiere korreliert. Es erscheint daher möglich, daß LWS / KWS aus diesem Zwischenminimum im Tagesgang der normothermen T_b entwickelt werden. Die unterschiedliche Koppelung der beiden Torporphänomene an den LD läßt außerdem erwarten, daß sie wie die vorangegangenen Aktivitätsphasen an verschiedene Oszillatoren gekoppelt sind.

7 LITERATURVERZEICHNIS

- Arnold W. (1988) Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 158: 151-156
- Arnold W. (1993) Energetics of social hibernation. In: Carey C. et al. (Hrsg.) *Life in the cold. Ecological, physiological and molecular mechanisms*. Westview Press, Boulder. pp 65-80
- Arnold W., Heldmaier G., Ortman S., Pohl H., Ruf T., Steinlechner S. (1991) Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of thermal Biology*. 16: 223-226
- Aschoff J. (1951) Die 24-Stunden Periodik der Maus unter konstanten Umgebungsbedingungen. *Naturwissenschaften*. 38: 506-507
- Aschoff J. (1960) Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 11-28
- Aschoff J. (1981) Freerunning and entrained circadian rhythms. In: Aschoff J. (Hrsg.) *Biological Rhythms*. Vol. 4. Plenum Press, New York, London. pp 81-93
- Aschoff J., Klotter K., Wever R. (1960) Circadian vocabulary - Circadianer Wortschatz. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): X-XIX
- Barnes B. M. (1996) Relationship between hibernation and reproduction in male ground squirrels. In: Geiser F. et al. (Hrsg.) *Adaptations to the cold: Tenth international hibernation symposium*. University of New England Press, Armidale. pp 71-80
- Barnes B. M., Ritter D. (1993) Patterns of body temperature change in hibernating arctic ground squirrels. In: Carey C. et al. (Hrsg.) *Life in the cold. Ecological, physiological and molecular mechanisms*. Westview Press, Boulder. pp 119-130
- Batschelet E. (1981) *Circular statistics in Biology*. Academic Press, London.
- Belehradek J. (1935) Temperature and living matter. *Protoplasma-Monographien*. 9: 9-24
- Berger R. J. (1993) Cooling down to hibernate: sleep and hibernation constitute a physiological continuum of energy conservation. *Neuroscience Letters*. 154: 213-216

- Blab J., Nowak E., Trautmann W., Sukopp H. (1984) Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda Verlag, Greven.
- Blackman R. B., Tukey J. (1958) The measurement of power spectra from the point of view of communication engineering. Dover, New York.
- Borbély A. A. (1982) A two-process model of sleep regulation. *Human Neurobiology* 1: 195-204
- Boulos Z., Macchi M., Houpt T. A., Terman M. (1996a) Photic entrainment in hamsters: Effects of simulated twilights and nest box availability. *Journal of Biological Rhythms*. 11: 216-233
- Boulos Z., Macchi M., Terman M. (1996b) Twilight transitions promote circadian entrainment to lengthening light-dark cycles. *American Journal of Physiology*. 271: R813-R818
- Boulos Z., Terman M. (1980) Food availability and daily biological rhythms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 4: 119-131
- Box G. E. P., Jenkins G. M. (1976) Time series analyses: Forecasting and control. Holden-Day, San Francisco.
- Brody S., Dieckmann C., Mikolajczyk S. (1985) Circadian rhythm in *Neurospora crassa*: the effects of point mutations on the proteolipid portion of the mitochondrial ATP synthetase. *Molecular and General Genetics*. 200: 155-161
- Bronson F. H., Heidman P. D. (1994) Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: Knobil E., Neill J. D. (Hrsg.) *The physiology of reproduction*. Raven Press, New York. pp 541-583
- Buijs R. M., Pévet P., Masson-Pévet M., Pool C. W., Vries G. J. d., Canguilhem B., Vivien-Roels B. (1986) Seasonal variation in vasopressin innervation in the brain of the European hamster (*Cricetus cricetus*). *Brain Research*. 371: 193-196
- Bünning E. (1935) Zur Kenntniss der endogenen Tagesrhythmik bei Insekten und Pflanzen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 53: 594-623
- Cabanac M., Simon E. (1987) Glossary of terms for thermal physiology. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*. 410: 567-587
- Canguilhem B., Malan A., Masson Pévet M., Nobelis P., Kirsch R., Pévet P., Le Minor J. (1994) Search for rhythmicity during hibernation in the European hamster. *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 163: 690-698

- Canguilhem B., Marx C. (1973) Regulation of the body weight of the European hamster during the annual cycle. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*. 33: 169-175
- Cannon W. H., Jensen O. G. (1975) Terrestrial timekeeping and general relativity - a discovery. *Science*. 188: 317-328
- Carey F. G. (1973) Fishes with warm bodies. *Scientific American*. 228: 36-44
- Chen H.-M., Chien C. Y., Huang T.-C. (1996) Regulation and molecular structure of a circadian oscillating protein located in the cell membrane of the prokaryote *Synechococcus* RF-1. *Planta*. 199: 520-527
- Cooper K. E., Kasting N. W., Ledris K., Veale W. (1979) Evidence supporting a role for endogenous vasopressin in natural suppression of fever in the sheep. *Journal of Physiology (London)*. 295: 33-45
- Crompton A. W., Taylor C. R., Jagger J. A. (1978) Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*. 272: 333-336
- Daan S. (1973) Periodicity of heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L.). *Netherlands Journal of Zoology*. 23: 237-265
- Daan S., Barnes B. M., Strijkstra A. M. (1991) Warming up for sleep? - Ground squirrels sleep during arousals from hibernation. *Neuroscience Letters*. 128: 265-268
- Dark J., Kilduff T. S., Heller H. C., Licht P., Zucker I. (1990) Suprachiasmatic nuclei influence hibernation rhythms of golden-mantled ground squirrels. *Brain Research*. 509: 111-118
- Dark J., Miller D. R., Licht P., Zucker I. (1996) Glucoprivation counteracts effect of testosterone on daily torpor in Siberian hamsters. *American Journal of Physiology*. 270: R398-R403
- Davis D. E. (1976) Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *Quarterly Reviews in Biology*. 51: 477-514
- DeCoursey G., DeCoursey P. J. (1964) Adaptive aspects of activity rhythms in bats. *Biological Bulletin*. 126: 14-27
- DeCoursey P. J. (1960) Phase control of activity in a rodent. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 49-55
- Dörrscheidt G. J., Beck L. (1975) Advanced methods for evaluating characteristic parameters (τ , α , ρ) of circadian rhythms. *Journal of Mathematical Biology*. 2: 107-121

- Dubois R. (1896) Physiologie comparée de la Marmotte. Masson, Paris.
- Dunlap J. C. (1996) Genetic and molecular analysis of circadian rhythms. Annual review of genetics. 30: 579-601
- Eastman C., Rechtschaffen A. (1983) Circadian temperature and wake rhythms of rats exposed to prolonged continuous illumination. Physiology & Behavior. 31: 417-427
- Eckert R. (1986) Tierphysiologie. 1. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Eibl-Eibesfeldt I. (1953) Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Zeitschrift für Tierpsychologie. 10: 204-254
- Eisentraut M. (1928) Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Zeitschrift für Säugetierkunde. 3: 172-208
- Engelmann W. (1988) Evolution and selective advantage of circadian rhythms. Acta Physiologica Polonica. 39: 345-356
- Enright J. T. (1965) The search for rhythmicity in biological time-series. Journal of theoretical Biology. 8: 426-468
- Enright J. T. (1970) Ecological aspects of endogenous rhythmicity. Annual Review of Ecology and Systematics. 1: 221-238
- Erkert H. G., Schardt U. (1991) Social entrainment of circadian activity rhythms in common marmosets, *Callithrix j. jacchus* (primates). Ethology. 87: 189-202
- Ferron J. (1996) How do woodchucks (*Marmota monax*) cope with harsh winter conditions? Journal of Mammalogy. 77: 412-416
- Fischer K. (1961) Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung und Laufaktivität von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis* Laur.). Zeitschrift für Tierpsychologie. 18: 450-470
- Fisher K. C. (1964) On the mechanism of periodic arousal in the hibernating ground squirrel. Annales Academiæ Scientiarum Fennicæ Series A, IV. Biologica. 71: 141-156
- Florant G. L., Rivera M. L., Tamarkin L. (1984) Plasma melatonin concentrations in hibernating marmots: absence of a plasma melatonin rhythm. American Journal of Physiology. 247: R1062-R1066
- Folk G. E., Jr. (1957) Twenty-four hour rhythms of mammals in a cold environment. American Naturalist. 91: 153-166
- Fowler P. A., Racey P. A. (1988) Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57°N. Journal of Physiology (London). 214: 635-651

- Fowler P. A., Racey P. A. (1990) Daily and seasonal cycles of body temperature and aspects of heterothermy in the hedgehog *Erinaceus europaeus*. *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 160: 299-307
- Francis A. J. P., Coleman G. J. (1990) Ambient temperature cycles entrain the free-running circadian rhythms of the stripe-faced dunnart, *Smithopsis macroura*. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 167: 357-362
- French A. R. (1977) Periodicity of recurrent hypothermia during hibernation in the Pocket mouse, *Perognathus longimembris*. *Journal of Comparative Physiology*. 115: 87-100
- French A. R. (1982) Intraspecific differences in the pattern of hibernation in the ground squirrel *Spermophilus beldingi*. *Journal of Comparative Physiology*. 148: 83-91
- French A. R. (1985) Allometrics of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: A test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature. *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 156: 13-19
- French A. R. (1988) The patterns of mammalian hibernation. *American Scientist*. 76: 569-575
- Galster W., Morrison P. R. (1975) Gluconeogenesis in arctic ground squirrels between periods of hibernation. *American Journal of Physiology*. 228: 325-330
- Geiser F. (1996) Torpor in reproductive endotherms. In: Geiser F. et al. (Hrsg.) *Adaptations to the cold: Tenth international hibernation symposium*. University of New England Press, Armidale. pp 81-86
- Geiser F., Kenagy G. J. (1988) Torpor duration in relation to temperature and metabolism in hibernating ground squirrels. *Physiological Zoology*. 61: 442-449
- Geiser F., Hiebert S., Kenagy G. J. (1990) Torpor bout duration during the hibernation season of two sciurid rodents: Interrelations with temperature and metabolism. *Physiological Zoology*. 63: 489-503
- Geiser F., Ruf T. (1995) Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: Physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology*. 68: 935-966

- Geiser F., Coburn D. K., Körtner G. (1996a) Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Zoology, London*. 239: 583-590
- Geiser F., Song X., Körtner G. (1996b) The effect of He-O₂ exposure on metabolic rate, thermoregulation and thermal conductance during normothermia and daily torpor. *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 166: 190-196
- Gibbs F. P. (1981) Temperature dependence of rat circadian pacemaker. *American Journal of Physiology*. 241: R17-R20
- Gibbs F. P. (1983) Temperature dependence of the hamster circadian pacemaker. *American Journal of Physiology*. 244: R607-R610
- Glotzbach S. F., Heller H. C. (1989) Thermoregulation. In: Kryger M. H. et al. (Hrsg.) *Principles and practice of sleep medicine*. W. B. Saunders Inc., Philadelphia. pp 300-309
- Goldman B. D., Darrow J. M., Duncan M. J., Yorgev L. (1986) Photoperiod, reproductive hormones, and winter torpor in three hamster species. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, New York. pp 341-350
- Gordon S. A., Brown G. A. (1971) Observations on spectral sensitivities for the phasing of circadian temperature rhythms in *Perognathus penicillatus*. In: Menaker M. (Hrsg.) *Biochronometry, Proceedings of a symposium in Friday Harbor, Washington, September 1969*. National Academy of Sciences, Washington, D.C. pp 363-371
- Grahn D. A., Miller J. D., Houg V. S., Heller H. C. (1994) Persistence of circadian rhythmicity in hibernating ground squirrels. *American Journal of Physiology*. 266: R1251-R1258
- Grulich I. (1978) Standorte des Hamsters (*Cricetus cricetus* L., Rodentia, Mamm.) in der Ostslowakei. *Acta Scientiarum Naturalis Academiae Scientiarum Bohemoslovacae, Brno (N.S.)*. 12: 3-42
- Gubbels E. J., Backbier L. A. M., Gubbels J. E., Gubbels J. S. (1994) De Korenwòòf, *Cricetus cricetus*. III. Winterburchten. *Natuurhistorisch Maandblad*. 83: 231-236
- Gubbels R. E. M. B., van Gelder J. J., Lenders A. (1989) Thermotelemetric study on the hibernation of the common hamster, *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758), under natural circumstances. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 59: 27-31

- Gwinner E. (1977) Circannual rhythms in bird migration. *Annual Review in Ecology and Systematics*. 8: 381-405
- Gwinner E. (1981) Circannual Systems. In: Aschoff J. (Hrsg.) *Biological Rhythms*. Vol. 21. Plenum Press, New York. pp 391-410
- Halberg F. (1959) Physiologic 24-hour periodicity: General and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. *Zeitschrift für Vitamin-, Hormon- und Fermentforschung*. 10: 225-296
- Hamar M., Suteu G., Sutova M. (1963) "Home range" studies in rodents by marking with P32. *Revue de biologie, Bukarest*. pp 431-446
- Hammel H. T. (1967) Temperature regulation and hibernation. In: Fisher K. C. et al. (Hrsg.) *Mammalian Hibernation III*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London. pp 86-96
- Hammel H. T. (1983) Phylogeny of regulatory mechanisms in temperature regulation. *Journal of thermal Biology*. 8: 37-42
- Hammel H. T., Heller H. C., Sharp F. R. (1973) Probing the rostral brainstem of anesthetized, unanesthetized and exercising dogs and of hibernating and euthermic ground squirrels. *Federation Proceedings*. 32: 1588-1596
- Hamner W. M., Enright J. T. (1967) Relationship between photoperiodism and circadian rhythms of activity in the house finch. *Journal of experimental Biology*. 46: 43-61
- Harmata W. (1987) The frequency of winter sleep interruptions in two species of bats hibernating in limestone tunnels. *Acta Theriologica*. 32: 331-332
- Hart J. S. (1965) Seasonal changes in the insulation of the fur. *Canadian Journal of Zoology*. 34: 53-57
- Hassenstein B. (1965) *Biologische Kybernetik*. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- Hastings J. W., Sweeney B. M. (1958) A persistent diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra*. *Biological Bulletin*. 115: 440-458
- Hastings M. H., Herbert J., Martensz N. D., Roberts A. C. (1985) Annual reproductive rhythms in mammals: Mechanisms of light synchronisation. In: Wurtman R. J. et al. (Hrsg.) *The medical and biological effects of light*. Vol. 453. The New York Academy of Science, New York. pp 182-204

- Heldmaier G. (1990) Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation. In: Wieser W., Gnaiger E. (Hrsg.) Energy transformations in cells and organisms. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. pp 130-139
- Heldmaier G., Steinlechner S. (1981) Seasonal pattern and energetics of short daily torpor in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. *Oecologia*. 48: 265-270
- Heldmaier G., Klaus S., Wiesinger H., Friedrichs U., Wenzel M. (1989a) Cold acclimation and thermogenesis. In: Malan A., Canguilhem B. (Hrsg.) Living in the cold II. John Libbey Eurotext / INSERM, Paris. pp 347-358
- Heldmaier G., Steinlechner S., Ruf T., Wiesinger H., Klingenspor M. (1989b) Photoperiod and thermoregulation in vertebrates: body temperature rhythms and thermogenic acclimation. *Journal of Biological Rhythms*. 4: 251-265
- Heldmaier G., Klaus S., Wiesinger H. (1990) Seasonal adaptation of thermoregulatory heat production in small mammals. In: Bligh J., Voigt K. (Hrsg.) Thermoreception and temperature regulation. Springer-Verlag, Berlin. pp 235-243
- Heller H. C. (1979) Hibernation: Neural aspects. *Annual Reviews in Physiology*. 41: 305-321
- Heller H. C., Colliver G. W. (1974) CNS regulation of body temperature during hibernation. *American Journal of Physiology*. 227: 583-589
- Heller H. C., Colliver G. W., Beard J. (1977) Thermoregulation during entrance into hibernation. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*. 369: 55-59
- Heller H. C., Crawshaw L. I., Hammel H. T. (1978a) The thermostat of vertebrate animals. *Scientific American*. 239: 88-96, +124
- Heller H. C., Florant G. L., Glotzbach S. F., Walker J. M., Berger R. J. (1978b) Sleep and torpor - homologous adaptations for energy conservation. In: Dormancy and developmental arrest. Academic Press, New York. pp 269-296
- Heller H. C., Walker J. M., Florant G. L., Glotzbach S. F., Berger R. J. (1978c) Sleep and hibernation: Electrophysiological and thermoregulatory homologies. In: Wang L. C. H., Hudson J. W. (Hrsg.) Strategies in cold: Natural torpidity and thermogenesis. Academic Press, New York. pp 225-265
- Heller H. C., Krilowicz B. L., Kilduff T. S. (1989) Neural mechanism controlling hibernation. In: Malan A., Canguilhem B. (Hrsg.) Living in the cold II. Vol. 193. John Libbey Eurotext, Paris. pp 447-459

- Hissa R. (1990) Central control of body temperature. *Arctic Medical Research*. 49: 3-15
- Hoffmann K. (1971) Splitting of the circadian rhythm as a function of light intensity. In: Menaker M. (Hrsg.) *Biochronometry, Proceedings of a symposium in Friday Harbor, Washington, September 1969*. National Academy of Sciences, Washington D.C.. pp 134-151
- Honma K., Hiroshige T. (1978a) Internal synchronization among several circadian rhythms in rats under constant light. *American Journal of Physiology*. 235: R243-R249
- Honma K., Hiroshige T. (1978b) Endogenous ultradian rhythms in rats exposed to prolonged continuous light. *American Journal of Physiology*. 235: R250-R256
- Honma S., Kanematsu N., Katsuno Y., Honma K. (1996) Persistence of circadian oscillation while locomotor activity and plasma melatonin levels became aperiodic under prolonged continuous light in the rat. *Neuroscience Letters*. 216: 49-52
- Hotz M. M., Connolly M. S., Lynch C. B. (1987) Adaption to daily meal-timing and its effect on circadian temperature rhythms in two inbred strains of mice. *Behavioral Genetics*. 17: 37-51
- Immelmann K. (1963) Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*. 91: 91-100
- Jansky L., Vanecek J., Hanzal V. (1989) Absence of circadian rhythmicity during hibernation. In: Malan A., Canguilhem B. (Hrsg.) *Living in the cold II*. Vol. 193. Colloque INSERM / John Libbey Eurotext Ltd., London, Paris. pp 33-39
- Johanson B. W. (1967) Heart rate and circulation in hibernators. In: Fisher K. C. et al. (Hrsg.) *Mammalian Hibernation III*. Oliver & Boyd, Edinburgh, London. pp 200-218
- Karsch F. J. (1980) Seasonal reproduction: a saga of reversible fertility. *Physiologist*. 23: 29-38
- Kayser C. (1953) L'hibernation des mammifères. *Année Biologie*. 29: 109-150
- Kayser C. (1975) Le cycle annuel du métabolisme de base des hibernants. *Revue Suisse de Zoologie*. 1: 65-76
- Kenagy G. J. (1986) Strategies and mechanisms for timing of reproduction and hibernation in ground squirrels. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, New York. pp 383-392

- Kenagy G. J., Sharbaugh S. M., Nagy K. A. (1989) Annual cycle of energy and time expenditure in a golden-mantled ground squirrel population. *Oecologia*. 78: 269-282
- Kilduff T. S., Radeke C. D., Heller H. C. (1986) Neural activity during mammalian hibernation. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, New York. pp 215-223
- Kilduff T. S., Radeke C. M., Randall T. L., Sharp F. S., Heller H. C. (1989) Suprachiasmatic nucleus: phase-dependent activation during the hibernation cycle. *American Journal of Physiology*. 257: R605-R612
- Kilduff T. S., Krilowicz B., Milsom W. K., Trachsel L., Wang L. C. H. (1993) Sleep and mammalian hibernation: Homologous adaptations and homologous processes? *Sleep*. 4: 372-386
- Kippert F. (1987) Endocytobiotic coordination, intracellular calcium signalling and the origin of endogenous rhythms. *Endocytobiology III. Annales of the New York Academy of Sciences*. 503: 476-495
- Klausmann M., Wollnik F. (1994) Auswirkungen des Östruszyklus auf die Laufradaktivität vom Europäischen Feldhamster (*Cricetus cricetus*) im natürlichen Licht-Dunkelwechsel. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. 87.1: 294
- Klein D. C., Moore R. Y., Reppert S. M. (1991) *Suprachiasmatic nucleus: The Mind's clock*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Klemfuss H., Clopton P. L. (1993) Seeking tau: a comparison of six methods. *Journal of interdisciplinary Cycle Research*. 24: 1-16
- Klevezal G. A., Kleinenberg S. E. (1969) Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. *Israel Program for Scientific Translations*, Jerusalem.
- Körtner G., Geiser F. (1996) Hibernation of mountain pygmy-possums (*Burramys parvus*) in the Australian alps. In: Geiser F. et al. (Hrsg.) *Adaptations to the cold: Tenth international hibernation symposium*. University of New England Press, Armidale. pp 31-38
- Kristoffersson R., Soivio A. (1964a) Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae Series A, IV. Biologica*. 80: 3-22

- Kristoffersson R., Soivio A. (1964b) Hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). Changes of respiratory pattern, heart rate and body temperature in response to gradually decreasing or increasing ambient temperature. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae Series A, IV, Biologica.* 82: 3-17
- Kristoffersson R., Soivio A. (1967) A comparative long-term study of hibernation in Finnish and German hedgehogs in a constant ambient temperature. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae Series A, IV, Biologica.* 122: 1-23
- Kuhnen G. (1982) Wird das thermoregulatorische System des Winterschläfers durch Hypercapnie beeinflusst? Telemetrische Messungen an freibeweglichen Tieren. Diplomarbeit, Fakultät f. Biologie, Universität Kiel, Kiel.
- Lacoste V., Wirtz-Justice A. (1989) Seasonal variation in normal subjects: an update of variables current in depression research. In: *Seasonal affective disorder and phototherapy.* Guilford Press, New York, London. pp 167-228
- Larkin J. E., Heller H. C. (1996) Temperature sensitivity of sleep homeostasis during hibernation in the golden-mantled ground squirrel. *American Journal of Physiology.* 270: R777-R784
- Le Maho Y., Delclitte P., Chatonnet J. (1976) Thermoregulation in fasting Emperor penguins under natural conditions. *American Journal of Physiology.* 231: 913-922
- Lee T. M., Holmes W. G., Zucker I. (1990) Temperature dependence of circadian rhythms in Golden-mantled ground squirrels. *Journal of Biological Rhythms.* 5: 25-34
- Lee T. M., Zucker I. (1991) Suprachiasmatic nucleus and photic entrainment of circannual rhythms in ground squirrels. *Journal of Biological Rhythms.* 6: 315-330
- Leucke R. H., South F. E. (1972) A possible model for thermoregulation during deep hibernation. In: South F. E. et al. (Hrsg.) *Hibernation and Hypothermia. Perspectives and Challenges.* Elsevier, New York. pp 577-605
- Lindauer M. (1960) Time-compensated sun orientation in bees. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* 25 (Biological Clocks): 371-377
- Lindberg R. G. (1974) Thermoperiodic entrainment of arousal from torpor in the little pocket mouse, *Perognathus longimembris.* *Chronobiologia.* 1: 356-361
- Lindberg R. G., Gambino J. J., Hayden P. (1971) Circadian periodicity of resistance to ionizing radiation in the pocket mouse. In: Menaker M. (Hrsg.) *Biochronometry, Proceedings of a symposium in Friday Harbor, Washington, September 1969.* National Academy of Sciences, Washington, D.C. pp 169-185

- Lyman C. P. (1982a) Why bother to hibernate? In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York. pp 1-11
- Lyman C. P. (1982b) Who is who among the hibernators? In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York. pp 12-36
- Lyman C. P. (1982c) Entering hibernation. In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York. pp 37-53
- Lyman C. P. (1982d) The hibernating state. In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York. pp 54-76
- Lyman C. P. (1982e) Sensitivity to arousals. In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York. pp 77-91
- Lyman C. P., Willis J. S., Malan A., Wang L. C. H. (1982) Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, New York.
- Malisch R., Laue E., Raths P. (1975) Thermoregulatorische Treppen- und Adaptationsphänomene beim hypothermischen Hamster (*Cricetus cricetus* L.). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Physiologie der Tiere . 79: 321-336
- Masson-Pévet M., Naimi F., Canguilhem B., Saboureau M., Bonn D., Pévet P. (1994) Are the annual reproductive and body weight rhythms in the male European hamster (*Cricetus cricetus*) dependent upon a photoperiodically entrained circannual clock? Journal of Pineal Research. 17: 151-163
- Menaker M. (1959) Endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. Nature. 184: 1251-1252
- Menaker M. (1961) The free running period of the bat clock; seasonal variations of low body temperature. Journal of cellular and comparative Physiology. 57: 81-86
- Menaker M., Wisner S. (1983) Temperature-compensated circadian clock in the pineal of *Anolis*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 80: 6119-6121
- Mendonça M. T., Chernetsky S. D., Nester K. E., Gardner G. L. (1996) Effects of gonadal sex steroids on sexual behavior in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*, upon arousal from hibernation. Hormones and Behavior. 30: 153-161
- Michener G. R. (1984) Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling Sciurids: implication for sociality. In: Murie J. O., Michener G. R. (Hrsg.) The biology of ground-dwelling squirrels. University of Nebraska Press, Lincoln and London. pp 81-107

- Michener G. R. (1992) Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula. *Oecologia*. 89: 397-406
- Miller J. D., Morin L. P., Schwartz W. J., Moore R. Y. (1996) New insights into the mammalian circadian clock. *Sleep*. 19: 641-667
- Moore R. Y. (1997) Circadian rhythms: Basic neurobiology and clinical applications. *Annual review of medicine*. 48: 253-266
- Moore-Ede M. C., Kass D. A., Herd J. A. (1977) Transient circadian desynchronization after light-dark phase shift in monkeys. *American Journal of Physiology*. 232: R31-R37
- Moore-Ede M. C., Sulzman F. M. (1981) Internal temporal order. In: Aschoff J. (Hrsg.) *Handbook of behavioral neurobiology. Biological rhythms*. Vol. 4. Plenum Press, New York. pp 215-241
- Moore-Ede M. C., Sulzman F. M., Fuller C. A. (1982) *The clocks that time us. Physiology of the circadian timing system*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mori T., Binder B., Johnson C. H. (1996) Circadian gating of cell division in cyanobacteria growing with average doubling times of less than 24 hours. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 93: 10183-10188
- Mrosovsky N. (1971) *Hibernation and the hypothalamus*. Appleton Century Crofts, New York.
- Mrosovsky N. (1986) Thermal effects on the periodicity, phasing, and persistence of circannual cycles. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, New York. pp 403-410
- Mrosovsky N. (1996) Locomotor activity and non-photic influences on circadian clocks. *Biological Reviews*. 71: 343-372
- Nechay G., Hamar M., Grulich I. (1977) The common hamster (*Cricetus cricetus* [L.]); a review. *European and Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO): Bulletin (Oxford)*. 7: 255-276
- Nedergaard J., Cannon B. (1990) Mammalian hibernation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B - Biological Sciences*. B 326: 669-686
- Niethammer J. (1982) *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) - Hamster (Feldhamster). In: Niethammer J. (Hrsg.) *Handbuch der Säugetiere Europas*. Vol. 2/1 Rodentia. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. pp 7-28

- Njus D., McMurry L., Hastings J. W. (1977) Conditionality of circadian rhythmicity: synergistic action of light and temperature. *Journal of Comparative Physiology*. 117: 335-344
- Nowak E. (1994) Rote Liste der gefährdeten Wirbeltiere in Deutschland. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. 42: 56-88
- Nowak R. M. (1991) Rodentia; Family Muridae. Walker's Mammals of the world. Vol. 5. John Hopkins University Press, Baltimore. pp 643-709
- Pajunen I. (1970) Body temperature, heart rate, breathing pattern, weight loss and periodicity in the Finnish garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. *Annales Zoologici Fennici*. 7: 251-266
- Pangerl B., Pangerl A., Reiter R. J. (1990) Circadian variations of adrenergic receptors in the mammalian pineal gland. *Journal of Neural Transmission*. 81: 17-29
- Pengelley E. T., Asmundson S. J. (1974) Circannual rhythmicity in hibernating mammals. In: Pengelley E. T. (Hrsg.) *Circannual clocks: Annual biological rhythms*. Academic Press, New York. pp 95-160
- Pengelley E. T., Asmundson S. J., Uhlman C. (1971) Homeostasis during hibernation in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comparative Biochemistry And Physiology A: Comparative Physiology*. 38A: 645-653
- Pengelley E. T., Fisher K. C. (1961) Rhythmical arousal from hibernation in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis tescorum*. *Canadian Journal of Zoology*. 39: 105-120
- Petzsch H. (1936) Beiträge zur Biologie, insbesondere Fortpflanzungsbiologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) Ergebnisse und Probleme. *Zeitschrift für Kleintier und Pelztierkunde*. 1: 1-83
- Petzsch H. (1952) *Der Hamster*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig.
- Pévet P., Buijs R. M., Masson-Pévet M., Canguilhem B. (1987) Pineal and photoperiodic control of different seasonal functions in the European hamster: Importance of gonadal steroids and of the central vasopressinergic innervation. In: Trentini G. P. et al. (Hrsg.) *Fundamentals and clinics in pineal research*. Raven Press, New York. pp 221-235

- Pévet P., Vivien-Roels B., Masson-Pévet M. (1989) Low temperature in the golden hamster accelerates the gonadal atrophy induced by short photoperiod but does not affect the daily pattern of melatonin secretion. *Journal of Neural Transmission*. 76: 119-128
- Pfeffer W. (1915) Beiträge zur Kenntniss der Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalischen Klasse der Königlich Sächsischen Akademie der Wissenschaften*. 34: 1-154
- Pickard G. E., Kahn R., Silver R. (1984) Splitting of the circadian rhythm of body temperature in the golden hamster. *Physiology & Behavior*. 32: 763-766
- Pinshow B., Fedak M. A., Battles D. R., Schmidt-Nielsen K. (1976) Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *American Journal of Physiology*. 231: 903-912
- Pittendrigh C. S. (1960) Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 159-184
- Pittendrigh C. S. (1974) Circadian oscillations in cells and the circadian organization of multicellular systems. In: Schmitt F. O., Worden F. G. (Hrsg.) *The neurosciences third study program*. MIT Press, Cambridge, MA, USA. pp 437-458
- Pittendrigh C. S. (1981) Circadian systems: general perspective. In: Aschoff J. (Hrsg.) *Biological Rhythms*. Vol. 4. Plenum Press, New York, London. pp 57-80
- Pittendrigh C. S., Daan S. (1976a) A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. I. Stability and lability of spontaneous frequency. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 106: 233-252
- Pittendrigh C. S., Daan S. (1976b) A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. II. The variability of phase response curves. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 106: 253-266
- Pittendrigh C. S., Daan S. (1976c) A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. IV. Entrainment: pacemaker as clock. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 106: 291-331
- Pittendrigh C. S., Daan S. (1976d) A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. V. A clock for all seasons. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 106: 333-355

- Pivorun E. B. (1976) A biotelemetric study of the thermoregulatory patterns of *Tamias striatus* and *Eutamias minimus* during hibernation. *Comparative Biochemistry and Physiology A - Comparative Physiology*. 53A: 265-271
- Pohl H. (1961) Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 45: 109-153
- Pohl H. (1967) Circadian rhythms in hibernation and the influence of light. In: Fisher K. C. et al. (Hrsg.) *Mammalian Hibernation III*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London. pp 140-151
- Pohl H. (1968) Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik von Warmblütlern. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 58: 364-380
- Pohl H. (1979) Temporal structure of hibernation behavior of the Turkish hamster, *Mesocricetus brandti*, under controlled laboratory conditions. *Acta Universitatis Carolinae - Biologica*. 1979: 177-180
- Pohl H. (1987) Circadian pacemaker does not arrest in deep hibernation. Evidence for desynchronization from the light cycle. *Experientia*. 43: 293-294
- Pohl H. (1996) Circadian and circannual rhythmicity of hibernation in the Turkish hamster, *Mesocricetus brandti*. In: Geiser F. et al. (Hrsg.) *Adaptations to the cold: Tenth international hibernation symposium*. University of New England Press, Armidale. pp 87-94
- Pratt B. L., Goldman B. D. (1986) Activity rhythms and photoperiodism of Syrian hamsters in a simulated burrow system. *Physiology & Behavior*. 36: 83-89
- Quinn R. D. (1969) The adaptive significance of the eclosion rhythm of *Drosophila*. Doktorarbeit, Biologie, Princeton University.
- Rautenberg W. (1989) Shivering thermogenesis and its interaction with other autonomic controlled systems. In: Malan A., Canguilhem B. (Hrsg.) *Living in the cold II*. John Libbey Eurotext / INSERM, Paris. pp 409-418
- Rawson K. S. (1960) Effect of tissue temperature on mammalian activity rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 105-113
- Refinetti R. (1995) Body temperature and behaviour of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) and ground squirrels (*Spermophilus tridecemlineatus*) in a thermal gradient. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 177: 701-705

- Refinetti R. (1996a) The body temperature rhythm of the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Physiological Zoology*. 69: 270-275
- Refinetti R. (1996b) Rhythms of body temperature and temperature selection are out of phase in a diurnal rodent, *Octodon degus*. *Physiology & Behavior*. 60: 959-961
- Refinetti R., Menaker M. (1992a) Body temperature rhythm of the tree shrew, *Tupaia belangeri*. *The Journal of Experimental Zoology*. 263: 453-457
- Refinetti R., Menaker M. (1992b) The circadian rhythm of body temperature. *Physiology & Behavior*. 51: 613-637
- Refinetti R., Menaker M. (1992c) The circadian rhythm of body temperature of normal and tau-mutant golden hamsters. *Journal of thermal Biology*. 17: 129-133
- Reiter R. J. (1986) Environmentally determined physiological adjustments made in preparation for hibernation. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations*. Elsevier, New York. pp 287-293
- Renner M. (1960) The contribution of the honey bee to the study of time-sense and astronomical orientation. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 361-367
- Reuss S. (1996) Components and connections of the circadian timing system in mammals. *Cell and Tissue Research*. 285: 353-378
- Richter C. P. (1968) Inherent twenty-four hour and lunar clocks of a primate - the squirrel monkey. *Communications in Behavioural Biology*. 1: 305-332
- Roces F., Núñez J. A. (1996) A circadian rhythm of thermal preference in the ant *Camponotus mus*: masking and entrainment by temperature cycles. *Physiological Entomology*. 21: 138-142
- Ruby N. F., Ibuka N., Barnes B. M., Zucker I. (1989) Suprachiasmatic nuclei influence torpor and circadian temperature rhythms in hamsters. *American Journal of Physiology*. 257: R210-R215
- Ruby N. F., Zucker I. (1992) Daily torpor in the absence of the suprachiasmatic nucleus in Siberian hamsters. *American Journal of Physiology*. 263: R353-R362
- Ruzic A. (1976) Some peculiarities in the hibernation of the hamster (*Cricetus cricetus* L.) and their importance for the control of the pest. *Plant Protection (Zastita Bilja)*, Belgrad. 3-4: 397-417

- Saboureau M., Vignault M.-P., Ducamp J.-J. (1991) L' hibernation chez le Hérisson (*Erinaceus europaeus* L.) dans son environnement naturel: étude par biotélémetrie des variations de la température corporelle. Comptes Rendus de l' Academie des Sciences Serie III - Sciences de la Vie - Life Sciences. 313: 93-100
- Scheving L. E., Halberg F., Kanabrocki E. L. (1977) Circadian rhythmometry on 42 variables of thirteen presumably healthy young men. In: Halberg F. (Hrsg.) XII International Conference Proceedings, International Society for Chronobiology. Il Ponte, Milan. pp 47-71
- Schmidt B. (1992) Telemetrische Erfassung von Körpertemperatur und Gesamtaktivität beim Europäischen Feldhamster (*Cricetus cricetus*) unter natürlichen Umweltbedingungen. Diplomarbeit, Fakultät f. Biologie, Universität Konstanz, Konstanz, pp 114
- Schmidt-Nielsen K. (1994) Animal physiology: Adaptation and environment. 4. Aufl. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scott G. W., Fisher K. C., Love J. A. (1974) A telemetric study of the abdominal temperature of a hibernator, *Spermophilus richardsonii*, maintained under constant conditions of temperature and light during the active season. Canadian Journal of Zoology. 52: 653-658
- Siegmund R. (1977) Umweltabhängige Zeitmuster der Herzfrequenz bei Fischen unter Berücksichtigung der circadianen Rhythmik. Nova Acta Leopoldina. 46: 285-291
- Sokolove P. G., Bushell W. N. (1978) The chi square periodogram: Its utility for analysis of circadian rhythms. Journal of theoretical Biology. 72: 131-160
- Steinlechner S. (1992) Melatonin: An endocrine signal for the night length. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 85.2: 217-229
- Strijkstra A. M., Daan S. (1997) Ambient temperature during torpor affects NREM sleep EEG during arousal episodes in hibernating European ground squirrels. Neuroscience Letters. 221: 177-180
- Strumwasser F. (1959) Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheyi*. American Journal of Physiology. 196: 8-14
- Strumwasser F., Gilliam J. J., Smith J. L. (1964) Long term studies on individual hibernating animals. Annales Academiae Scientiarum Fennicae Series A, IV. Biologica. 71: 24-414

- Strumwasser F., Schlechte F. R., Streeter J. (1967) The internal rhythms of hibernators. In: Fisher K. C. et al. (Hrsg.) Mammalian Hibernation III. Oliver & Boyd, Edinburgh and London. pp 110-139
- Sulzman F. M., Fuller C. A., Moore-Ede M. C. (1977) Spontaneous internal desynchronisation of circadian rhythms in the squirrel monkey. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 58: 63-67
- Sulzman F. M., Fuller C. A., Moore-Ede M. C. (1978) Preliminary characterization of persisting circadian rhythms during spaceflight: *Neurospora* as a model system. In: Craven P. D. (Hrsg.) Spacelab mission 1. Vol. TM-78137. NASA
- Sweeney B. M., Hastings J. W. (1960) Effect of temperature upon diurnal rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 25 (Biological Clocks): 87-104
- Szabo I., Kovats T. G., Halberg F. (1978) Circadian rhythm in murine reticuloendothelial function. *Chronobiologia*. 5: 137-143
- Takahashi J. S., Zatz M. (1982) Regulation of circadian rhythmicity. *Science*. 217: 1104-1111
- Thomas D. W. (1993) Lack of evidence for a biological alarm clock in bats (*Myotis* spp.) hibernating under natural conditions. *Canadian Journal of Zoology*. 71: 1-3
- Thomas E. M., Jewett M. E., Zucker I. (1993) Torpor Shortens the Period of Siberian Hamster Circadian Rhythms. *American Journal of Physiology*. 265: R951-R956
- Tokura H., Aschoff J. (1983) Effects of temperature on the circadian rhythm of pig-tailed macaques *Macaca nemestrina*. *American Journal of Physiology*. 245: R800-R804
- Torke K. G., Twente J. W. (1977) Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation. *Journal of Mammalogy*. 58: 385-390
- Tosini G., Menaker M. (1995) Circadian rhythm of body temperature in an ectotherm (*Iguana iguana*). *Journal of Biological Rhythms*. 10: 248-255
- Trachsel L., Edgar D. M., Heller H. C. (1991) Are ground squirrels sleep deprived during hibernation? *American Journal of Physiology*. 260: R1123-R1129
- Trincker D. (1977) *Animalische Physiologie III: Zentralnervensystem II und Sinnesorgane*. 1. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Twente J. W., Twente J. A. (1965a) Effects of core temperature upon duration of hibernation of *Citellus lateralis*. *Journal of Applied Physiology*. 20: 411-416

- Twente J. W., Twente J. A. (1965b) Regulation of hibernation periods by temperature. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 54: 1058-1061
- Twente J. W., Twente J. A. (1967) Seasonal variation in the hibernating behaviour of *Citellus lateralis*. In: Fisher K. C. et al. (Hrsg.) Mammalian Hibernation III. Oliver & Boyd, Edinburgh and London. pp 47-63
- Twente J. W., Twente J. A. (1977) Regulation of arousal from hibernation by temperature in three species of *Citellus*. Journal of Applied Physiology. 42: 191-195
- Twente J. W., Twente J. A. (1987) Biological alarm clock arouses hibernating big brown bats, *Eptesicus fuscus*. Canadian Journal of Zoology. 65: 1668-1674
- Underwood H., Edmonds K. (1995) The circadian rhythm of thermoregulation in Japanese quail. II. Multioscillator control. Journal of Biological Rhythms. 10: 234-247
- Vanecek J., Jansky L., Illnerova H., Hoffmann K. (1985) Arrest of the circadian pacemaker driving the pineal melatonin rhythms in hibernating Golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. Comparative Biochemistry and Physiology A - Comparative Physiology. 80A: 21-23
- Vogel P., Frey H. (1995) L'hibernation du muscardin *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) en nature: nids, fréquence des réveils et température corporelle. Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles. 83.3: 217-230
- Vogt F. D., Kakooza P. (1993) The Influence of nest sharing on the expression of daily torpor in the white footed mouse. Canadian Journal of Zoology. 71: 1297-1302
- Vohralík V. (1974) Biology of the reproduction of the Common hamster, *Cricetus cricetus* (L.). Vestník Československé Společnosti Zoologické. 3: 228-240
- Vohralík V. (1975) Postnatal development of the Common hamster *Cricetus cricetus* (L.) in captivity. Rozpravy Československé Akademie Ved, Rada Matematických a Přírodních Ved (Prag). 9: 1-48
- Walker J. M., Haskell E. H., Berger R. J., Heller H. C. (1981) Hibernation at moderate temperature: a continuation of slow wave sleep. Experientia. 37: 726-728
- Wang L. C. H. (1973) Radiotelemetric study of hibernation under natural and laboratory conditions. American Journal of Physiology. 224: 673-677
- Wang L. C. H. (1978) Energetic and field aspects of mammalian torpor: The Richardson's ground squirrel. In: Wang L. C. H., Hudson J. W. (Hrsg.) Strategies in cold: Natural torpidity and thermogenesis. Academic Press, New York. pp 67-108

- Wang L. C. H. (1979) Time patterns and metabolic rates of natural torpor in the Richardson's ground squirrel. *Canadian Journal of Zoology*. 57: 149-155
- Watts P. D., Øritsland N. A., Jonkel C., Ronald K. (1981) Mammalian hibernation and the oxygen consumption of a denning black bear (*Ursus americanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A - Comparative Physiology*. 69A: 121-123
- Webb P. I., Skinner J. D. (1996) Summer torpor in African woodland dormice *Graphiurus murinus* (Myoxidae: Graphiurinae). *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology*. 166: 325-330
- Wendt W. (1989) Zum Aktivitätsverhalten des Feldhamsters, *Cricetus cricetus* L., im Freigehege. *Säugetierkundliche Informationen*. 13: 3-12
- Wendt W. (1990) Zum Aktivitätsverhalten des Feldhamsters, *Cricetus cricetus* L., in rechteckförmigen Licht-Dunkel-Regimen. *Säugetierkundliche Informationen*. 14: 155-167
- Wendt W. (1991) Der Winterschlaf des Feldhamsters *Cricetus cricetus* (L., 1758) - energetische Grundlagen und Auswirkungen auf die Populationsdynamik. *Wissenschaftliche Beiträge der Universität Halle/S.: Populationsökologie von Kleinsäugerarten*. 1990/34: 67-78
- Western D. (1979) Size, life history and ecology in mammals. *African Journal of Ecology*. 17: 185-204
- Wever R. (1965) A mathematical model for circadian rhythms. In: Aschoff J. (Hrsg.) *Circadian clocks*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. pp 47-63
- Wever R. (1975) The circadian multi-oscillator system in man. *International Journal of Chronobiology*. 3: 19-55
- Wever R. (1979) *The circadian system of man. Results of experiments under temporal isolation*. Springer Verlag, New York.
- Willis J. S. (1982) The mystery of the periodic arousal. In: Lyman C. P. et al. (Hrsg.) *Hibernation and torpor in mammals and birds*. Academic Press, New York. pp 92-103
- Winfrey A. T. (1988) *Biologische Uhren: Zeitstrukturen des Lebendigen*. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft, Heidelberg.
- Wit L. C., Twente J. W. (1983) Metabolic responses of hibernating Golden-mantled ground squirrels *Citellus lateralis* to lowered environmental temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology A - Comparative Physiology*. 74A: 823-827

- Wollnik F. (1992) Neural control of circadian rhythms in mammals. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.* 85.2: 231-246
- Wollnik F., Breit A., Reinke D. (1991) Seasonal change in the temporal organization of wheel-running activity of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Naturwissenschaften.* 78: 419-422
- Wollnik F., Schmidt B. (1995) Seasonal and daily rhythms of body temperature in the European hamster (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions. *Journal of Comparative Physiology B - Biochemical Systematic and Environmental Physiology.* 165: 171-182
- Wünnenberg W. (1990) *Physiologie des Winterschlafs.* Parey, Hamburg.
- Wünnenberg W., Kuhnen G., Leschafski-Sievers R. (1986) CNS regulation of body temperature in hibernators and non-hibernators. In: Heller H. C. et al. (Hrsg.) *Living in the cold: Physiological and biochemical adaptations.* Elsevier/North Holland, Amsterdam. pp 185-192
- Young P. J. (1990) Hibernating patterns of free-ranging Columbian ground squirrels. *Oecologia.* 83: 504-511
- Zucker I., Boshes M., Dark J. (1983) Suprachiasmatic nuclei influence circannual and circadian rhythms of ground squirrels. *American Journal of Physiology.* 244: R472-R480
- Zucker I., Ruby N. F., Dark J. (1993) The suprachiasmatic nucleus mediates rhythms of hibernation and daily torpor in rodents. In: Carey C. et al. (Hrsg.) *Life in the cold. Ecological, physiological and molecular mechanisms.* Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford. pp 277-289

DANKSAGUNG

Zuallererst danke ich meiner "Doktormutter" Frau Professor Dr. Franziska Wollnik für das Heranführen an einen vorab für mich neuen, unglaublich spannenden Bereich der Biologie: die Chronobiologie. Sie stand mir für die hier vorgelegte Arbeit stets mit Rat und Tat zur Seite und ermöglichte mir, mich ganz auf meine Arbeit zu konzentrieren, indem sie mich von anderen Verpflichtungen weitgehend freihielt. Ihrem ausgeprägten Talent zur Organisation habe ich es zu verdanken, daß die Finanzierung meiner Stelle niemals ein Problem war und ich mehrmals die Gelegenheit hatte, an Konferenzen teilzunehmen.

An zweiter Stelle danke ich herzlich meinen Kollegen in der Arbeitsgruppe Chronobiologie, allen voran Markus Kohler, der stets Zeit fand, "haarige" Probleme mit mir zu diskutieren, in deren Verlauf mir oft "ein Licht aufging". Er verfaßte einige für die statistische Auswertung dieser Doktorarbeit unerläßlichen Computerprogramme. Während eines Vertiefungskurses und ihrer Diplomarbeit, war mir Doris Weißbach sowohl für die profanen Aspekte einer Doktorarbeit, wie das "Ausmisten" der Hamsterkäfige, als auch als Diskussionspartnerin eine große Hilfe.

Die technischen Werkstätten der Universität hatten einen großen Anteil am Gelingen dieser Arbeit. Ich profitierte mächtig von dem reichen Schatz an Erfahrungen, die die Elektronikabteilung in vielen Jahren der Entwicklung und Erprobung von Telemetriesystemen unter der Federführung von Herrn Dipl.-Ing. Gerhard Schwarz erwarb. Herr Dipl.-Ing. Harald Richter (HF-Elektronik), der neu an die technischen Werkstätten kam, übernahm die Konzeption des neuen Telemetriesystems für das Freigehege, das den höchsten Anforderungen genügte, bzw. die gesetzten Erwartungen bei weitem übertraf. Herr Dipl.-Ing. Hubert Fink (Digitalelektronik), der bereits das Datenerfassungssystem der älteren Anlage, die in den Laborstudien eingesetzt worden war, konzipiert und gewartet hatte, erarbeitete auch die Datenerfassung der neuen Anlage, nebst Computerprogrammen für ein schnelles und bequemes Auswerten der registrierten Daten. Beide Techniker waren bei den kleineren und größeren Katastrophen, die im Verlauf einer Langzeitregistrierung auftreten können, stets ansprechbar und engagierten sich weit mehr für den reibungslosen Ablauf der Registrierungen, als es ihren Pflichten entsprochen hätte. Herr Dipl.-Ing. Wolfgang Beck fertigte für den Lehrstuhl Verhaltensbiologie ein hervorragendes

Computerprogramm zur Kreisstatistik an, das auf einem älteren Programm von Herrn Dipl. Ing. Georg Heine basierte.

Herzlich danke ich auch den Handwerkern der Metall- und Holzwerkstätten, allen voran den Handwerksmeistern Hans Nagel und Ralf Honz bzw. Georg Ritzi, die nicht nur einfach einen Auftrag erledigten, sondern sich ebenfalls sehr für die Untersuchung interessierten und engagierten.

Zur Vorbereitung der Freigehegeuntersuchungen waren größere und kleinere Erdbewegungen von Nöten. Ich danke Herrn Landschaftsgärtner Herbert Ehrenfried, der mit seinen Mitarbeitern den diffizilen Erdaushub unter Schonung des Wurzelwerks der alten Eichen im Freigehege schnell und sicher erledigte. Herzlich ist auch den Herren Dipl.-Biol. Otto Heyduk, Robert Streif und Oliver Wenzel zu danken, die mir halfen, das schweißtreibende Geschäft des Eingrabens der Käfige zu besorgen.

Für das Erlernen der Haltung, Pflege und Fürsorge meiner Feldhamster danke ich außer meiner "Doktormutter" unserer ehemaligen Technischen Assistentin Rita Hellmann. Dem ehemaligen Leiter der TFA Prof. Dr. Franz-Paul Gruber danke ich herzlich, daß er die Versuchstierkunde nicht als bloße Bereitstellung von "Tiermaterial" auffaßte und lehrte, sondern das Wohlbefinden der Tiere in den Vordergrund stellte. Er hat in seinem Nachfolger, Herrn Priv.-Doz. Dieter Schopper einen würdigen Nachfolger gefunden, von dem ich ebenfalls einen sicheren und humanen Umgang mit Versuchstieren vermittelt bekam. Der Crew der TFA, allen voran Rudolf Hermann, danke ich für zahlreiche größere und kleinere Hilfen.

Herrn Dr. Willibald Nagl danke ich herzlich für die Beratung in heiklen statistischen Problemen und für die Erstellung einer Prozedur im Statistikprogramm SAS, die das multiple Berechnen von Signifikanzniveaus in der Kreisstatistik ermöglichte.

In verschiedener Weise unterstützten mich auch die Leiter der anderen Arbeitsgruppen des Lehrstuhls für Verhaltensbiologie: Herr Prof. Dr. Wolfgang Kirchner, Dr. Thomas Breithaupt und Dr. Gabriele Gerlach, denen ich hiermit ebenfalls herzlich danken will.

Weiterhin danke ich herzlich den Herren und Damen Lektoren, die mir halfen, nicht allzuviele Dreckfuhrer zu begehen.

Für die Geduld, das Verständnis und die Bereicherung meines Lebens in der Endphase der Fertigstellung der vorliegenden Arbeit danke ich Amy Feeney Hutchinson, die den Sonnenschein heißer Sommertage in meine düstere Studierstube trug.

Schließlich danke ich herzlich meiner Mutter, die mich während der ganzen Zeit in jeder erdenklichen Weise unterstützte.

Ich hoffe, niemanden vergessen zu haben und bitte um Nachsicht für diese lange Liste.