Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 145 (1965)

Artikel: Die Anpassung der Organismen an die zeitliche Struktur der Umwelt

Autor: Bünning, Erwin

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90647

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 05.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Die Anpassung der Organismen an die zeitliche Struktur der Umwelt

Prof. Erwin Bünning
Botanisches Institut der Universität Tübingen

Vorbemerkung

Während des Vortrags selber wurden die mitgeteilten Forschungsergebnisse durch Diapositive belegt. Auf die Wiedergabe entsprechender Abbildungen ist in diesem Text verzichtet worden. Es sei dazu auf die am Schluss zitierten zusammenfassenden Darstellungen verwiesen.

1. Einleitung

Erst in neuerer Zeit wurden bei der experimentellen Analyse der zeitlichen Ordnung biologischer Vorgänge ermutigende Fortschritte erzielt. Einige Prinzipien biologischer Zeitmessung beginnen wir zu verstehen, andere sind uns noch ganz rätselhaft.

Ich möchte vor allem biologische Zeitmessungen berücksichtigen, die in Beziehung stehen zur zeitlichen Ordnung der Umwelt.

2. Messung des Verlaufs von Tageszeiten

Zunächst etwas zur zeitlichen Orientierung der Organismen über den Verlauf der Tageszeiten. Nur einige der wesentlichen Ergebnisse seien hier zusammengefasst.

Zur Anpassung an den Gang der Tageszeiten benutzen die Organismen physiologische Schwingungen, die mit Perioden von ungefähr 24 Std. arbeiten (sog. endogene Tagesrhythmik, circadiane Rhythmik, «innere Uhr», «physiologische Uhr»).

Die Periodenlängen dieser Schwingungen betragen, wie gesagt, nicht genau, sondern nur ungefähr 24 Std. Werden die Organismen unter konstanten Laboratoriumsbedingungen, d.h. bei konstanter Temperatur im Dauerlicht oder in Dauerdunkelheit, untersucht, so ergeben sich Periodenlängen, die meist zwischen 23 und 26 Std. liegen, dabei aber individuell und erblich verschieden sind.

Bei Organismen, für die diese Periodenlängen keinen Selektionswert mehr haben, z.B. bei Pflanzen der Arktis oder bei Höhlentieren, kann die Rhythmik fehlen, oder ihre Perioden zeigen keine klare Beziehung mehr zum 24-Std.-Zyklus.

Diese Schwingungen von ungefähr 24 Std. werden von Aussenfaktoren, namentlich vom Licht-Dunkel-Wechsel gesteuert und dadurch zu Schwingungen mit Perioden von genau 24 Std. synchronisiert. Die Vorteile der

Zeitmessung mit solchen Schwingungen, im Gegensatz zur Zeitmessung mit einmaligen Vorgängen, die nach dem Sanduhrprinzip arbeiten, liegen auf der Hand. Vor allem ist so eine «Vorausplanung» möglich. Die Organismen können schon vor Sonnenaufgang Verhaltensweisen einleiten, die unmittelbar nach Sonnenaufgang notwendig werden. Die Pflanze kann so z.B. ihren ganzen biochemischen Mechanismus schon schon vor Sonnenaufgang allmählich umstellen für Bedingungen, die für die Photosynthese günstig sind, während umgekehrt vor der Abenddämmerung eine rechtzeitige Umstellung auf Bedingungen für andere chemische Prozesse möglich ist. Eine Pflanze kann auch z.B. das Öffnen der Blüte vor der Morgendämmerung vorbereiten und zu einem geeigneten Zeitpunkt rechtzeitig Pollen oder Nektar darbieten. Umgekehrt kann z.B. eine Biene rechtzeitig zu einem Standort fliegen, an dem zu dieser Zeit bestimmte Pflanzen Pollen und Nektar darbieten. Ein Insekt kann auch mit dieser inneren Uhr schon am Ende der Nacht das Schlüpfen aus der Puppe vorbereiten, welches aus mehreren Gründen während oder kurz nach der Morgendämmerung vorteilhaft ist.

Die Genauigkeit des Zeitmessens mit dieser endogenen 24-Std.-Rhythmik wird eingehalten, weil die Periodenlängen nur sehr wenig von der Temperatur beeinflusst werden. Diese Präzision ist notwendig, weil die innere Uhr z.B. auch beim Richtungfinden von Tieren im Zusammenhang mit einem Sonnenkompass genutzt wird oder weil sie bei Pflanzen und Tieren ziemlich genauen Tageslängenmessungen dient, die einen Kalender ersetzen.

Das Laufen dieser inneren Uhr ist an biochemische und biophysikalische Mechanismen geknüpft, mit deren Erforschung jetzt viele Laboratorien beschäftigt sind. Diese Mechanismen laufen auch in einzelligen Lebewesen oder in isolierten Geweben und Zellen aus höheren Organismen weiter.

Viele physiologische Leistungen können an die innere Uhr gekoppelt sein. Wir nannten das Schlüpfen aus den Puppen bei Insekten und biochemische Kapazitäten bei Pflanzen. Entsprechendes gilt für viele Stoffwechselleistungen, für Wachstum, Bewegungsaktivität, die Reaktionsweise auf die belebte und unbelebte äussere Natur, für das Zeitgedächtnis im strengen Sinne des Wortes usw.

Eine dieser Koppelungen sei hervorgehoben, weil sie zeigt, wie die Organismen mit Hilfe dieser endogenen Tagesrhythmik sogar die Tageslänge messen und damit die Jahreszeiten erkennen können.

3. Messung des Verlaufs der Jahreszeiten

Die Organismen können mit den oben erwähnten endogen-tagesperiodischen Oszillationen den Verlauf der Jahreszeiten messen, indem sie bestimmte Arten des Reagierens auf Licht an die innere Uhr koppeln. Eine Koppelung der Lichtempfindlichkeit an die endogene Tagesrhythmik zeigt sich bei vielen Organismen schon, wenn wir deren phototaktische Reaktion zu verschiedenen Tageszeiten messen. Die Reaktionsstärke

dieser Bewegungen zur Lichtquelle kann tagesperiodisch schwanken, und wegen der Koppelung an die endogene Rhythmik setzen sich diese Schwankungen ungefähr tagesperiodisch fort. Aber nicht nur quantitative Schwankungen können so erreicht werden, sondern auch qualitative. Infolge solcher Koppelungen reagiert der Organismus zu den einzelnen Tages- und Nachtzeiten quantitativ und qualitativ unterschiedlich auf Licht, jedenfalls auf Licht, welches von einzelnen Organen oder von bestimmten Pigmentsystemen absorbiert wird. So erkennt der Organismus, ob die Zeit von Morgen- bis Abenddämmerung länger oder kürzer ist als bestimmte erblich fixierte kritische Werte von z.B. 11, 12 oder 13 Std. Licht, welches noch später als nach dem täglichen Ablauf jener kritischen Tageslänge einwirkt, verhindert oder ermöglicht bestimmte physiologische Verhaltensweisen. Es ist also so, als ob wir eine Photozelle mit einer Schaltuhr und einer Alarmanlage koppeln und so eine Einrichtung schaffen, bei der Licht nur zur Nachtzeit ein Alarmsignal auslösen kann. Da die Organismen mit diesem Prinzip schon Differenzen der Tageslängen von wenigen Minuten «erkennen», können die Jahreszeiten recht genau bestimmt werden.

Der Organismus kann auch ermitteln, ob eine so gemessene Tageslänge auf das Frühjahr oder den Herbst fällt. Dazu wird in einigen Fällen das Hintereinanderschalten von zwei verschiedenen Tageslängenmessungen benutzt, nämlich einer Messung, bei der Licht bestimmte Vorgänge stimuliert, wenn es vor Ablauf einer kritischen Tageslänge einwirkt, und einer anderen Messung, bei der es gerade nur stimuliert, wenn es nach Beendigung einer kritischen Tageslänge wirkt.

Beispiele: Viele Pflanzen blühen nur, wenn ihnen zuerst kurze Tage («Frühjahr»), dann lange Tage («Sommer») geboten werden. Andere Arten (normalerweise Herbstblüher) blühen nur, wenn sie erst lange Tage, dann kurze geboten bekommen. Bei Vögeln kann für die Kontrolle der Fortpflanzungs- und Wanderungszyklen Entsprechendes gelten.

In anderen Fällen wird die Temperatur als zusätzliche Informationsquelle benutzt, d.h. eine spezifische Tageslängenreaktion wird erst möglich, wenn niedrige Temperatur Winter oder hohe Temperatur Sommer angezeigt hat.

Die biologische Orientierung über die Jahreszeiten ist aber noch komplizierter, noch mehr gesichert gegen Fehlerquellen. Viele Organismen lassen sich nicht überraschen durch vorübergehend auftretende abnorme Temperaturen. Auch jene Signale, welche eintreten, wenn die Tage kürzer oder länger werden als die ererbten kritischen Längen, treffen die Pflanzen und Tiere meistens nicht unvorbereitet. In vielen Fällen jedenfalls besteht eine erblich festgelegte und dadurch endogene Tendenz zum jahresrhythmischen Verhalten, also z.B. zur Bereitschaft des Reagierens auf jenen Tageslängenfaktor. Die äusseren Faktoren haben dann nur die Aufgabe, die endogene Jahresrhythmik, die ererbte Tendenz zur Jahresperiodik des Verhaltens, zu steuern, ihre Phasen festzulegen und ihre Periodik mit der des 12-Monats-Zyklus zu synchronisieren.

Die Existenz einer endogenen Jahresrhythmik wurde zunächst an

Pflanzen gefunden, die aus Europa in die Tropen übertragen worden waren. Die Periodik des Laubwechsels, der Blütenbildung und Knospenruhe blieb erhalten, aber die Synchronisierung ging verloren. Die Perioden waren nicht mehr genau zwölfmonatig, und die einzelnen Entwicklungsphasen traten bei den einzelnen Individuen, oft sogar bei den einzelnen Ästen eines Baumes völlig desynchronisiert auf.

Laboratoriumsversuche haben weiterhin bekräftigt, dass Aussenfaktoren, etwa eine spezifische Tageslänge oder eine bestimmte Temperatur, bestimmte Entwicklungsprozesse nicht zu jeder Zeit gleich leicht auslösen können. Bei mehreren Pflanzen zeigte sich ein jahresperiodisches Schwanken in der Bereitschaft, auf einen Tageslängeneinfluss zu reagieren, z.B. hinsichtlich der Blütenbildung. Bei Eidechsen und bei Vögeln wurde hinsichtlich des Keimdrüsenwachstums eine analoge Schwankung der Bereitschaft zum Reagieren auf den Tageslängenreiz gefunden. Es kann also durch eine bestimmte Tageslänge das Keimdrüsenwachstum in einigen Monaten leicht, in anderen nur schwer oder gar nicht stimuliert werden.

Das Keimdrüsenwachstum gehört bei vielen Tieren zu den Vorgängen, die von der Tageslänge gesteuert und dadurch den Jahreszeiten eingeordnet werden. Für Entwicklungsvorgänge bei Insekten, z.B. für die Induktion von Ruheperioden, sogenannten Diapause-Stadien, ist eine entsprechende Steuerung ebenfalls bekannt. Aber auch unter konstanten Laboratoriumsbedingungen können solche Zyklen bei Wirbeltieren und Insekten oftmals, wenn schon weniger genau und mit der Tendenz zu baldiger Desynchronisierung, ungefähr jahresperiodisch eintreten. D.h., Aussenfaktoren der genannten Art wirken mehr oder weniger dadurch, dass sie einen endogenen, erblich festgelegten Zyklus von etwa 12 Monaten Dauer mit den Jahreszyklen der Aussenfaktoren synchronisieren. Die Kontrollierbarkeit des endogenen Zyklus durch Aussenfaktoren wie die Tageslänge kann sogar verlorengehen, wenn sie keinen Selektionswert mehr besitzt. Das trifft z.B. für manche Pflanzen und Vögel der Tropen zu, aber auch für domestizierte Tiere.

4. Zyklen, die grösser oder kleiner sind als 12 Monate

Die Existenz endogener Entwicklungszyklen von etwa 12 Monaten wird bei vielen Pflanzen und Tieren, die unter Bedingungen leben, wo die Periodenlänge von 12 Monaten keinen Selektionswert hat, noch aus einem anderen Grunde deutlich. Dann können nämlich oft erbliche Periodenlängen gefunden werden, die sehr stark vom 12-Monats-Zyklus abweichen. So zeigen viele tropische Pflanzen Zyklen der Laubentfaltung, des Blühens usw., die Perioden von z.B. 4, 6 oder 8 Monaten haben. Aber auch erbliche Perioden mit einer Länge von 2–3 Jahren sind nicht selten. Bei Vögeln tropischer Regionen wurden endogene Zyklen des Keimdrüsenwachstums, des Brütens oder des Wandertriebes mit Perioden von z.B. 6 Monaten oder ungefähr 10 Monaten beobachtet. Es tritt also etwas ganz Analoges ein wie hinsichtlich der endogenen Tages-

rhythmik bei Organismen unter Bedingungen, bei denen die endogene Tagesrhythmik keinen Selektionswert hat.

Das Besondere der Anpassung an Gebiete mit einem Wechsel der Jahreszeiten ist also die Selektion von Typen mit einer endogenen Tendenz zu Rhythmen mit Perioden von ungefähr 12 Monaten und die Synchronisation dieser Rhythmen mit den Jahreszeiten durch Temperatur- oder Tageslängenreaktionen.

Zur physiologischen Erklärung solcher Zyklen sind oft biochemische Rückkopplungsmechanismen angenommen worden, die mit der allmählichen Anhäufung bzw. dem allmählichen Verbrauch von Nahrungsstoffen, Hormonen, Hemmstoffen usw. rechnen. Doch das Problem ist wahrscheinlich noch schwieriger zu lösen als solche Hypothesen annehmen. Die Schwierigkeiten werden schon dadurch deutlich, dass auch für isolierte Gewebe und sogar für trocken aufbewahrte Samen solche Phänomene beschrieben worden sind.

5. Messung sehr langer Zyklen

Vor allem werden die Schwierigkeiten einer einfachen biochemischen Deutung endogen-jahresperiodischer Zyklen aber durch den Hinweis auf extreme Fälle deutlich. Wie kann eine Zikadenart die 17 Jahre genau zählen, welche sie zu ihrer Entwicklung benötigt? Noch mehr müssen uns solche Fähigkeiten bei Pflanzen wundern. In den Tropen gibt es Pflanzen, bei denen ein Entwicklungszyklus wesentlich mehr als ein Jahr dauert. Die Jahrzehnte oder Jahrhunderte alt werdende Knolle von Amorphophallus titanum lässt auf Sumatra alle 2½ Jahre nach einer mehrmonatigen Ruheperiode einen Zyklus der Blütenbildung und anschliessender Blattentfaltung beginnen. Eine Agavenart lebt 5–6 Jahre. Während dieser Zeit bildet ihr Vegetationspunkt etwa 300 Blätter, dann wandelt er sich zu Blütenknospen um, und nach dem Blühen muss die Pflanze, da sie nur diesen einen Vegetationspunkt hat, absterben. Die Agave misst diese Zeit recht gut, einerlei ob günstige oder ungünstige Bedingungen gegeben sind, ob die Blätter zur Faserernte entfernt wurden oder nicht. Noch berühmter geworden ist das Verhalten einiger Bambusarten. Eine benötigt 28–30 Jahre, eine andere 32–34, noch eine andere 45 Jahre für einen Entwicklungszyklus. Man kann die Pflanzen vegetativ vermehren und die so entstehenden Individuen unter verschiedenen Bedingungen aufwachsen lassen. Sie blühen trotzdem gleichzeitig.

Mit der einfachen Hypothese der Anhäufung von Stoffwechselprodukten oder allmählich gestörten Hormonrelationen sind solche Phänomene nicht erklärbar. Das Problem ist ähnlich schwierig wie das des Alterns. Vielleicht ist es mit diesem Alterungsproblem sogar physiologisch verwandt. Dafür sprechen manche Ähnlichkeiten zwischen den Phänomenen solcher Zyklen und dem Altern. Eine solche Vermutung wird auch durch die Tatsache unterstützt, dass in den eben genannten Fällen der Messung extrem langer Zeiten der Übergang zur Blütenbildung parallel läuft mit dem Auftreten von Alterungserscheinungen an den Pflanzen. Genauer

gesagt: Die Alterungserscheinungen werden schon kurz vor der Blütenbildung deutlich. Gelegentlich kann dieses Altern und Absterben zu den vorher genannten erblich festgelegten Zeiten sogar erfolgen, ohne dass es zum Blühen kommt.

6. Messung lunarer Zyklen

Auch das Problem der biologischen Messung von Zeitspannen, die einige Tage oder Wochen umfassen, ist ungelöst. Wir begegnen solchen Phänomenen z.B. bei den lunaren Zyklen vieler mariner Pflanzen und Tiere, andererseits auch bei den Östruszyklen der Säuger.

Die Entleerung von männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in lunaren Rhythmen von 29 Tagen oder auch zweimalige Entleerung innerhalb dieses Zyklus ist für marine Organismen überaus wichtig, weil so eine Synchronisation und damit überhaupt erst eine reale Befruchtungschance erreicht wird. Die Phasen dieser Zyklen werden in einigen näher untersuchten Fällen vom Mondlicht determiniert. Die Zyklen können aber auch ohne Mondlicht, d.h. bei längere Zeit bedecktem Himmel oder im Laboratorium, viele Monate endogen weiterlaufen. Die Präzision ist dabei oft beachtlich. Da solche Zyklen auch bei Algen möglich sind, ist eine allgemeine Erklärung auf der Basis des Zusammenwirkens endokriner Drüsen nicht möglich.

Möglicherweise ist an solchen Phänomenen ein Zusammenwirken der vorher genannten endogenen 24-Std.-Rhythmik mit einer ebenfalls endogenen Rhythmik aus Perioden von etwa 12,4 oder 24,8 Std. beteiligt. Diese 12,4- bzw. 24,8-Std.-Rhythmik entspricht dem Gezeitenwechsel. Ihr tatsächliches Vorkommen ist für marine Organismen nachgewiesen. Beim Zusammenwirken dieser beiden Rhythmen kann es zu Schwebungen in den genannten Abständen von etwa 15 bzw. 29 Tagen kommen. Einige Experimente sprechen für diese Deutungsmöglichkeit. Die Zyklen können nämlich kleiner als etwa 15 Tage werden, wenn die Differenz zwischen jenen 24–24,8 Std. experimentell vergrössert wird, Schwebungen also häufiger werden müssen. Das spricht für jene Deutung. Die Versuche sind aber noch nicht ganz beweisend.

Um die grosse Bedeutung so genauer Zeitmessungen zu demonstrieren, sei nur ein Beispiel erwähnt: Die Braunalge Dictyota dichotoma ist für ihre Fortpflanzung darauf angewiesen, dass die Eizellen im Meerwasser von den Spermatozoiden befruchtet werden. Bei kontinuierlicher Entleerung der Geschlechtszellen wäre die Chance dafür gleich Null. Tatsächlich aber sorgen jene biologischen Zeitmessungen dafür, dass die Entleerung nur an wenigen Tagen im Monat möglich ist. Ausserdem trifft das nur für einige Monate im Jahr zu, nämlich dann, wenn die Temperatur hoch genug ist. Obendrein aber ist die Entleerung der Gametangien an diesen wenigen Tagen innerhalb der Sommermonate noch jeweils auf einige Minuten innerhalb der Zeit der Morgendämmerung beschränkt. So erfolgt die Entleerung innerhalb eines Jahres nur in einer Summe von Zeiten, die insgesamt nicht mehr als einige Stunden beträgt. Die Entleerung der männlichen und weiblichen Geschlechts-

zellen erfolgt dabei gleichzeitig. So also wird die Chance für eine Befruchtung mindestens tausendmal so gross, als wenn die Entleerung ohne Kontrolle durch einen biologischen Zeitmessvorgang erfolgen würde. Für andere pflanzliche und tierische Organismen gilt Entsprechendes.

7. Messung anderer Zyklen

Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch manche Phänomene periodischer Krankheiten oder überhaupt periodischen Verhaltens mit Zyklen von etwa einer oder mehreren Wochen in einer Weise entstehen können, die der der lunaren Zyklen ähnlich ist. Dafür spricht, dass solche Phänomene bei der Schädigung von Organen oder physiologischen Funktionen (Tumorbildung, experimenteller Eingriff in die Nervenbahnen vom Auge) auftreten können, denen normalerweise synchronisierende Funktionen zufallen, die also im gesunden Körper Schwebungen verhindern müssen.

Hinsichtlich der Grössenordnung erinnern die lunaren Zyklen an die Ovulationszyklen mancher Säuger. Wir wissen natürlich, dass diese Zyklen etwas mit dem Zusammenwirken mehrerer endokriner Drüsen zu tun haben. Ob dieses Zusammenwirken, soweit wir es erkennen, wirklich die Präzision der Zeitmessung bei diesen Zyklen erklären kann, erscheint zweifelhaft. Oft wird die Zeitmessung bei den Östruszyklen zwar in dieser Weise, also ohne ein zusätzliches Prinzip der Zeitmessung gedeutet; aber es gibt doch auch Zweifel. Manche neuere experimentelle Befunde sprechen dafür, dass die Hormonausschüttungen nicht Komponenten, sondern vielmehr Folgen eines unbekannten Zeitmessungsprinzips solcher Zyklen sind.

Da eine solche Präzision andererseits, wie wir sahen, auch bei Pflanzen möglich ist, also ohne ein derartiges Zusammenwirken verschiedener Drüsen erreichbar ist, liegt die Vermutung nahe, dass auch bei den Ovulationszyklen der Säuger noch ein besonderes Zeitmessprinzip die ganzen Vorgänge beherrscht.

8. Zusammenfassung

Zusammenfassend können wir sagen: Einige Prinzipien biologischer Zeitmessung beginnen wir zu verstehen. In anderen Fällen sind die Phänomene wenigstens so gut gesichert, dass vernünftige experimentelle Fragestellungen möglich werden. Es ist aber gut, immer alle Phänomene von den niedrigsten Pflanzen bis zu den Wirbeltieren zu beachten. So können von vornherein einige Hypothesen bezweifelt werden, die sich nur auf hochentwickelte Organismen anwenden lassen. Zugleich zeigt sich bei einer solchen vergleichenden Untersuchung, die sehr verschiedene Organismen berücksichtigt, dass immer oder doch sehr häufig wieder ähnliche Prinzipien der Zeitmessung angewandt werden. Eine grosse Rolle spielen dabei endogene Zyklen, deren Phasen durch äussere Faktoren determiniert werden.

Wir können auf Grund der genannten Befunde sagen, dass sich in der zeitlichen Organisation physiologischer Vorgänge eine auffallende Ähnlichkeit, fast ein Abbild der zeitlichen Organisation ihrer Umwelt spiegelt. Zugleich zeigen die Befunde aber, dass es sich dabei nicht, wie ältere Autoren manchmal gemeint haben, um eine Art der Einprägung von aussen handelt, sondern um eine Anpassung, die ebenso wie andere Anpassungen durch Selektion aus einer grossen Zahl vieler physiologischer Möglichkeiten entstanden sein kann.

LITERATUR

(beschränkt auf neuere Zusammenfassungen)

Aschoff J. (Ed.): Circadian Clocks. North-Holland Publ. Comp. Amsterdam 1965.

Bünning E.: Die Physiologische Uhr. 2. Aufl. Springer, Berlin/Heidelberg 1963.

Sollberger A.: Biological Rhythm Research, Elsevier, Amsterdam/London/New York 1965.