

# Leben mit der Uhr: Zeitmanagement der Vögel

Barbara Helm

Lebensräume bleiben nur über kurze Zeiträume annähernd konstant. Geophysikalische Zyklen wie Erdrotation, Mondbahn und Umlauf um die Sonne bewirken periodische Veränderungen, die für Überleben und Fortpflanzung entscheidend sein können, deren Relevanz aber wegen ihrer Alltäglichkeit bisweilen unterschätzt wird. Chronobiologen, die den Umgang von Organismen mit diesen Zyklen erforschen, betonen daher gerne, dass beispielsweise eine Wiese tagsüber einen völlig anderen Lebensraum darstellt als während der Dämmerung oder Nacht, und im Frühling im Vergleich zu Sommer oder Herbst (Foster und Kreitzman 2009). Die Nutzung von zeitabhängigen Ressourcen und Umweltbedingungen (Zeitmanagement) gehört deshalb zu den Grundanforderungen an Organismen, und entsprechend weitverbreitet sind Anpassungen an geophysikalische Zyklen. So zeigen Transkriptom und Proteom klare tagesrhythmische Muster (Storch et al. 2002, Miller et al. 2007). Dass diese Rhythmen nicht nur direkte Reaktionen auf Umweltveränderungen darstellen, lässt sich unter experimentell konstant gehaltenen Außenbedingungen zeigen. Verhalten, Physiologie und Genexpression zeigen weiterhin viele rhythmische Muster, nun allerdings mit circadianer (von *circa* = ungefähr, und *dies* = Tag) Periodenlänge, die meist geringfügig von

24 h abweicht (Storch et al. 2002, Foster und Kreitzman 2005, Helm und Visser 2010). Umweltzyklen sind also internalisiert in einer endogenen biologischen Uhr, mit deren Hilfe Veränderungen antizipiert und Körperprozesse zeitlich koordiniert werden. Circadiane Rhythmik ist nach unserem Wissensstand fast universell verbreitet: sie wurde in so unterschiedlichen Zelltypen wie Fibroblasten, Neuronen und Hepatozyten nachgewiesen, und in phylogenetisch so unterschiedlichen Organismen wie Cyanobakterien und Säugetieren. In der Konstruktion der Uhr wurden evolutionär offenbar unterschiedliche Wege beschritten, die allerdings auf ähnlichen Grundprinzipien beruhen (Foster und Kreitzman 2005).

Die circadiane Uhr ist jedoch nur einer von mehreren Bausteinen im Zeitmanagement. Schon ihr Mechanismus ist angelegt auf Interaktion mit einem Zeitgeber, der den "*circa*"-Rhythmus synchronisiert und auf das spezifische Umfeld des Organismus einstellt. Der primäre Zeitgeber ist Wechsel von Tag und Nacht, d.h. die periodische Veränderung der Lichtintensität. Für Interaktionen mit dem Zeitgeber steht eine physiologische Maschinerie zur Verfügung, die von Photorezeption bis zur Synchronisation der unzähligen zellulären Uhren reicht (Herzog 2007). Ähnlich wie Tagesuhren funktionieren auch Kalender meist durch Interaktionen zwischen phy-

siologischen Reaktionsmechanismen ("Zeitprogrammen") und Umwelt. Wichtigste Umweltinformation für den Jahreszyklus ist die Änderung der Tageslänge (Photoperiode). Bei vielen Arten läuft die Jahresuhr auch unter Konstantbedingungen mit endogener Periodizität weiter. Photoperiode fungiert dann als Zeitgeber, der diese circannualen Zyklen (von *circa* = ungefähr, und *annus* = Jahr) synchronisiert (Gwinner 1986).

Kombiniert haben die Bausteine Uhr und Zeitgeber vielfach hohen, doch unvollständigen Erklärungswert für Zeitmanagement. Weitere Faktoren wie z.B. Außentemperatur, Sozialkontext oder Körperverfassung spielen ebenfalls eine Rolle. Aktuelle, vorwiegend ökologisch ausgerichtete Arbeiten erinnern daran, dass biologische Uhren vielfältige Umweltinformationen integrieren (Kronfeld-Schor und Dayan 2003, Dubruille und Emery 2008, Gattermann et al. 2008). Daher ist für ein Verständnis von Uhren in der "realen Welt" (Menaker 2006) ein Zusammenspiel mechanistischer und evolutionsökologischer Forschungsansätze essentiell, und freilebende Arten sind nach rapiden Fortschritten an Labormodellen zunehmend von Interesse. Vögel bieten sich dafür besonders an, denn ihr markantes zeitliches Verhalten hat für menschliche Beobachter Symbolcharakter. Der Hahnenschrei fungiert als "Wecker", die geordnete Abfolge des morgendlichen Gesangs manifestiert sich in der "Vogeluhr", und präzises saisonales Verhalten spiegelt sich im Begriff des "Kalendervogels" (Schüz 1971). Selbst beim Menschen wird markantes Zeitverhalten mit Vogelnamen typisiert (Phillips 2009). Vögel spielten in der Er-

forschung der Tages- und Jahresuhr eine Pionierrolle, an die heute mit neuen Fragestellungen und Methoden angeknüpft werden kann (Rowan 1928, Kramer 1957, Aschoff und Wever 1966, Gwinner 1986). Im Folgenden möchte ich dies an drei Beispielen aus meinem Forschungsbereich ausführen.

#### *Programme und Flexibilität: Geographische Differenzierung von Jahreszyklen*

Als organismische Antworten auf Umweltzyklen müssen biologische Uhren auf jeweils spezifische Lebensbedingungen abgestimmt werden. Zur Feinabstimmung gehört auch geographische Differenzierung, denn geophysikalische Zyklen und ihre biologischen Implikationen sind ortsabhängig: beispielsweise verändert sich die Tageslänge im Jahreslauf am Äquator kaum, während sich nahe der Pole Dauernacht und Dauertag abwechseln (Foster und Kreitzman 2005, 2009). Die Abstimmung der inneren Uhr auf lokale zeitliche Bedingungen erfolgt teils durch programmierte Interaktion mit Zeitgebern und teils durch evolutionäre Veränderungen (Bradshaw und Holzapfel 2007, Visser et al. 2010).

Für die Erforschung der geographischen Differenzierung von Zeitprogrammen der Vögel sind Taxa mit ausgedehntem Verbreitungsgebiet besonders geeignet. Der viel zu früh verstorbene Vogel-forscher und Chronobiologe Eberhard Gwinner (1938-2004, Gründungsdirektor am Max-Planck-Institut für Ornithologie) untersuchte unter diesen Gesichtspunkten über mehr als zwei Jahrzehnte das

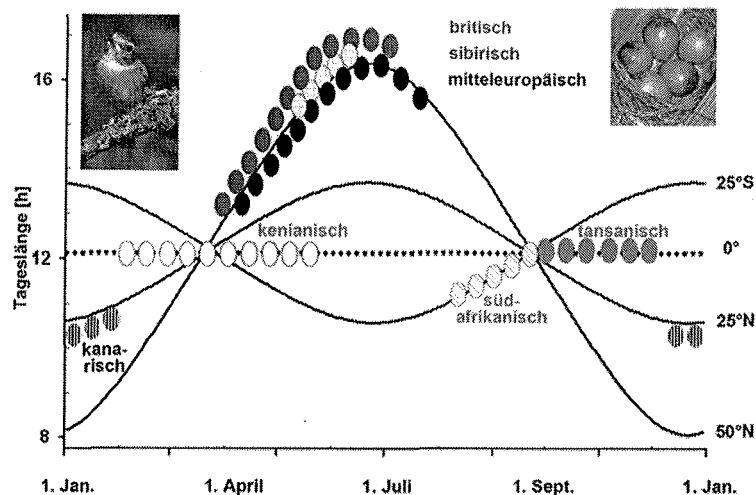


Abb. 1: Brutzeiten von Schwarzkehlchen und korrespondierende Tageslängen. Die Kurven zeigen den jährlichen Gang der Photoperiode am Äquator und auf den Breitengraden 25°S, 25°N und 50° N. Ovale Symbole stehen für die Brutzeiten von sieben Populationen, für die exakte Informationen verfügbar sind (für Details und Literatur, s. Helm 2009). Insets: Schwarzkehlchen im MPI in Andechs; links: Weibchen aus Kenia, Foto G. Hoffmann; rechts: Gelege eines sibirischen Weibchens, Foto B. Helm.

Singvogeltaxon der Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*) (Gwinner und Dittami 1985). An diese Arbeiten knüpften ab 1996 meine eigenen Forschungen an. Schwarzkehlchen sind ein geographisch differenziertes Taxon mit disjunkter Brutverbreitung von 30° S bis 70° N in der Paläarktis (Illera et al. 2008). Innerhalb ihres Brutgebietes unterscheiden sich Schwarzkehlchen markant in ihren Lebensbedingungen und saisonalen Aktivitäten wie z.B. dem Zugverhalten. So sind sie in Sibirien obligate Langstreckenzieher, koexistieren auf den britischen Inseln als Zugvögel und Standvögel, und verteidigen im äquatorialen Kenia ganzjährig Territorien. Vergleicht man saisonale Aktivitäten im Freiland, so fällt zunächst auf, dass Schwarzkehlchen zu unterschiedlichen Jahreszeiten und unter äußerst unter-

schiedlichen Tageslängen brüten (Abb. 1). Extreme sind Brutzeiten auf den kanarischen Inseln unter teils noch abnehmenden Winter-Tageslängen (ca. 10-11 h) und Sommerbruten einiger nordtemperater Populationen unter Tageslängen von bis zu 18 h. Der erstaunlichen Bandbreite und ihren Steuerungsmechanismen versuchten wir experimentell auf die Spur zu kommen. Dafür unterschieden wir zunächst zwischen einer grundsätzlichen Brutbereitschaft, definiert durch funktionsfähige Fortpflanzungsorgane, und dem eigentlichen Legeverhalten innerhalb dieses Zeitfensters. Basierend darauf untersuchten wir die folgenden Szenarien: 1. Ständige Brutbereitschaft, innerhalb derer das Legeverhalten von lokalen Faktoren ausgelöst wird; 2. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten werden durch örtliche, tageslängen-unabhängige Umweltfaktoren induziert; 3. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten sind genetisch vorgegeben; 4. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten werden gesteuert durch geographisch unterschiedlich programmierte Reaktionen auf Tageslänge (d.h., unterschiedliche Populations-Reaktionsnormen, Helm et al. 2009, Visser et al. 2010). Diese vier Möglichkeiten wurden an

schiedlichen Tageslängen brüten (Abb. 1). Extreme sind Brutzeiten auf den kanarischen Inseln unter teils noch abnehmenden Winter-Tageslängen (ca. 10-11 h) und Sommerbruten einiger nordtemperater Populationen unter Tageslängen von bis zu 18 h. Der erstaunlichen Bandbreite und ihren Steuerungsmechanismen versuchten wir experimentell auf die Spur zu kommen. Dafür unterschieden wir zunächst zwischen einer grundsätzlichen Brutbereitschaft, definiert durch funktionsfähige Fortpflanzungsorgane, und dem eigentlichen Legeverhalten innerhalb dieses Zeitfensters. Basierend darauf untersuchten wir die folgenden Szenarien: 1. Ständige Brutbereitschaft, innerhalb derer das Legeverhalten von lokalen Faktoren ausgelöst wird; 2. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten werden durch örtliche, tageslängen-unabhängige Umweltfaktoren induziert; 3. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten sind genetisch vorgegeben; 4. saisonale Brutbereitschaft und Legeverhalten werden gesteuert durch geographisch unterschiedlich programmierte Reaktionen auf Tageslänge (d.h., unterschiedliche Populations-Reaktionsnormen, Helm et al. 2009, Visser et al. 2010). Diese vier Möglichkeiten wurden an

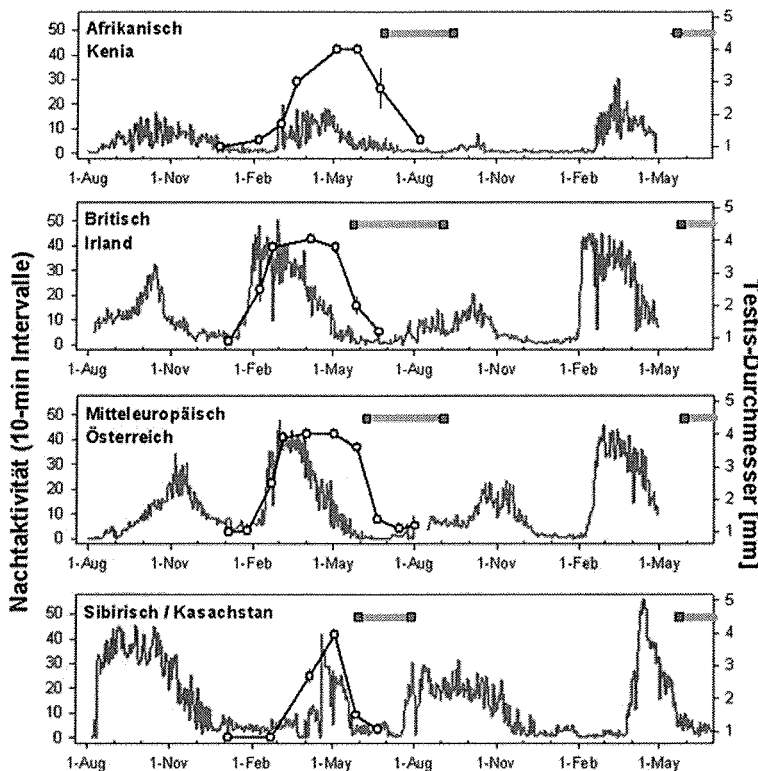


Abb. 2: Jahreszyklen von vier Schwarzkehlchenpopulationen unter identischen Bedingungen. Alle Vögel wurden im MPI in Andechs unter simulierter örtlicher Tageslänge untersucht (nach Helm 2009). Schwarze Mittelwertskurven zeigen Testis-Durchmesser der Männchen, graue Kurven stehen für die tägliche, mittlere Nachtaktivität ("Zugunruhe"), und Balken zeigen die Dauer der Handschwinge mauser.

Schwarzkehlchen aus vier Populationen untersucht (afrikanisch: Kenia; sibirisch: Kasachstan; britische Inseln: Irland; mitteleuropäisch: Österreich). Die Möglichkeit permanenter Brutbereitschaft schloss sich aus durch den Befund klarer circannualer Rhythmen und einer völligen Rückbildung der Reproduktionsorgane außerhalb der Brutzeit (Gwinner und Dittami 1985, Raess und Gwinner 2005, Helm et al. 2009). Die zweite Möglichkeit saisonaler, lokal induzierter Brutbereitschaft überprüfen wir durch Nachzucht und Haltung ver-

schiedener Populationen unter identischen Bedingungen ("Common garden"-Experiment, Helm 2009). Die Hauptbefunde widersprechen einer Induktion durch die Umwelt, denn die Populationen behielten ihre spezifischen Brutzyklen weitgehend bei (Abb. 2). Die dritte Möglichkeit fest vorgegebener Brutzeiten ließ sich experimentell ebenfalls ausschließen (Helm et al. 2009), denn die Feineinstellung der circannualen Reproduktionszyklen reagierte sensibel auf Manipulation der Photoperiode. Gemeinsam sprechen die Befunde für die vierte These, derzufolge sich Schwarzkehlchen von-

einander durch geographisch differenzierte Reaktionen ihrer circannualen Rhythmen auf die Umwelt unterscheiden. Parallele Befunde konnten wir auch für die Jugendmauser und für zugassoziiertes Verhalten ("Zugunruhe", s. u.) ermitteln: Schwarzkehlchentaxa unterschieden sich deutlich in den Populations-Reaktionsnormen, mit denen sie auf Veränderungen der Tageslänge reagierten (Helm et al. 2005).

An den Brutzyklen von europäischen und sibirischen Schwarzkehlchen deuten

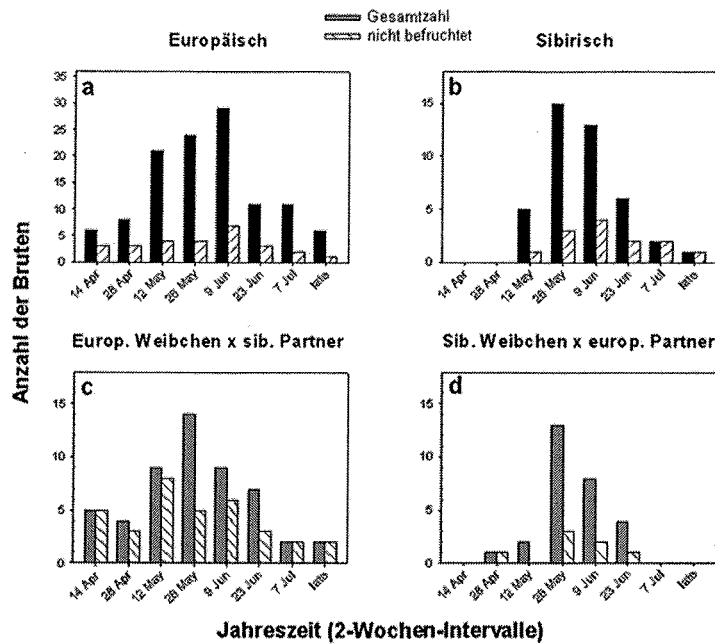


Abb. 3: Legeaktivität und unbefruchtete Bruten in Kreuzungsexperimenten zwischen europäischen und sibirischen Schwarzkehlchen (nach Helm 2009). Die beiden oberen Histogramme zeigen Gelege von Paaren gleicher Herkunft (a, b), die unteren zeigen Gelege von Mischpaaren (c, d). Gefüllte Balken: Gesamtzahl der Gelege, schraffierte Balken: nicht befruchtete Gelege. Die Abszisse gibt das Ende des zweiwöchigen Zeitraumes an, über den die Gelegezahlen summiert sind, das letzte Histogramm fasst Spätbruten zusammen, die nach dem 21. Juli gelegt wurden. Insgesamt sind 238 Bruten berücksichtigt.

sich auch mögliche evolutionäre Implikationen von geographisch differenzierten Zeitprogrammen an (Coyne und Orr 2004). Obwohl alle untersuchten Schwarzkehlchen erfolgreich hybridisierten und fertile Nachkommen erzeugten, belegten Zuchtexperimente geringere Reproduktion bei Mischbruten zwischen sibirischen und europäischen Schwarzkehlchen (Helm 2009). Die Hybridisierungskosten gingen einseitig zu Lasten der europäischen Schwarzkehlchen, die über einen deutlich längeren Zeitraum brüten als ihre sibirischen Verwandten.

Beide Populationen behielten in Mischbruten ihre Brutzeiten bei und erzeugten nur dann Nachkommen, wenn sich die Brutzyklen beider Partner überschneiden. Durch die kurze Legephase der sibirischen Weibchen sank der Bruterfolg von hybridisierenden europäischen Männchen von 2,2 Jahresbruten in europäischen Paaren auf 1,3 Bruten in Mischpaaren. Für hybridisierende europäische Weibchen war die Erfolgsquote der Gelege um die Hälfte niedriger als in allen anderen Paarkonstellationen. Schon während der Überschneidungsphase der Brutzeiten war die Erfolgsquote

dieser Hybridenkombination mit 41 % niedrig. Außerhalb der sibirischen Reproduktionsphase fiel sie auf 9 %, da nur ein einziges Gelege vor Beginn der sibirischen Brutzeit befruchtet war. Der markant verminderte Bruterfolg europäischer Schwarzkehlchen in Mischpaaren (Abb. 3) legt nahe, dass unterschiedliche Zeitprogramme (Allochronie) neben anderen Mechanismen zur Isolierung der Schwarzkehlchentaxa beitragen könnten (Coyne und Orr 2004).

### *Variabilität der inneren Uhr in natürlichen Populationen*

Wie schon angedeutet lässt sich das spezifische Zeitverhalten von Vogelarten zu einer "Vogeluhr" anordnen (Aschoff und von Holst 1960). Diese Anordnung basiert auf artspezifischen Zeitprogrammen, die das Zusammenspiel zwischen circadianer Uhr und Umwelt steuern. Variation im Zeitverhalten findet sich auch zwischen Individuen innerhalb einer Population. Beim Menschen werden auffällige Verhaltenstypen durch Vogelnamen wie "Lerchen" und "Eulen" benannt (Phillips 2009). Neutralere lässt sich interindividuelle Variabilität im Zeitverhalten durch "Chronotypen" charakterisieren, deren typische Aktivitätsphase im Vergleich zum Populationsmittel relativ früh oder spät stattfindet. Solche Chronotypen sind beim Menschen konsistent, teilweise genetisch bedingt, und mit der Periodenlänge der circadianen Uhr korreliert (Duffy et al. 2001, Brown et al. 2008, Phillips 2009). Konsistente individuelle Zeitmuster und eine Verbindung zur circadianen Uhr finden sich auch bei Vögeln, z.B. im Beginn des Morgengesangs und der Nachtaktivität von Zugvögeln (s.u., Aschoff und Wever 1966, Coppack et al. 2008, Murphy et al. 2008). Allerdings ist die Variabilität circadianer Uhren in wildlebenden Populationen bisher zu wenig erforscht, um ihre evolutionäre und ökologische Bedeutung zu verstehen.

Aus diesem Grund befassten wir uns in einer neuen Studie mit der Variabilität von circadianen Uhren bei der Kohlmeise (*Parus major*) (Helm und Visser 2010). Dieser Vogelart kommt in Ökologie und

Evolutionenbiologie eine Art Vorreiterrolle zu, so dass sich Informationen über die biologische Uhr gut im Kontext ihrer Lebensweise interpretieren lassen. An fast 100 handaufgezogenen Kohlmeisen aus 20 wildlebenden Familien maßen wir im Alter von einem Jahr die Periodenlänge der circadianen Uhr (d.h. die Dauer eines vollen Aktivitätszyklus unter Konstantbedingungen). Periodenlänge gilt als ein Schlüsselparameter der biologischen Uhr und ist zumindest unter Laborbedingungen mit Fitness und Gesundheit assoziiert (Takahashi et al. 2008, Phillips 2009, Helm und Visser 2010). Die Untersuchung der Kohlmeisen brachte überraschende Ergebnisse: Periodenlänge erwies sich als inter-individuell variabel und war eng assoziiert mit der Herkunftsfamilie, so dass sich hohe Erblichkeit ( $h^2=0.86\pm 0.24$ ) errechnete. Insgesamt waren die inneren Uhren der Kohlmeisen geringfügig, aber signifikant schneller als der 24 h –Tag; besonders schnell waren sie jedoch in einer Teilgruppe von Jungvögeln, die sich anhand von Blutproben als "Extra-pair"-Junge bestimmen ließen und somit nicht vom sozialen Vater der Brut abstammten (Abb. 4). Obwohl diese Befunde auf geringen Stichprobengrößen beruhen, waren die Unterschiede zwischen außer- und innerpaarlichen Jungvögeln hochsignifikant. Sie legen nahe, dass die circadiane Uhr (oder damit korrelierte Eigenschaften) der Männchen die Partnerwahl der Weibchen mit beeinflussen könnten. Für eine präzisere Interpretation fehlen bisher noch korrespondierende Daten zum Verhalten der Individuen im Freiland. Insgesamt aber eröffnen sich neue Perspektiven für ein evolutionsökologisches

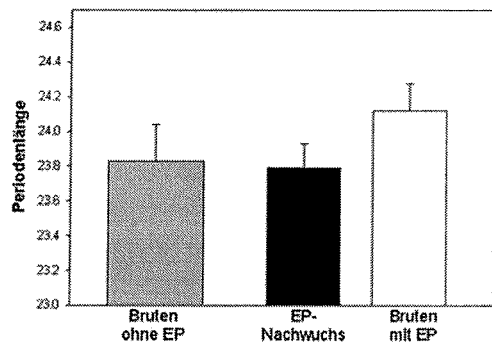


Abb. 4: Periodenlänge der circadianen Rhythmik von Kohlmeisen (nach Helm und Visser 2010). Die Histogramme zeigen die mittleren Periodenlängen ( $\pm$ SE) von handaufgezogenen Jungen aus Wildbruten. Grau: Periodenlänge von Kohlmeisen aus Nestern ohne Extra-Paar (EP) Junge; schwarz: Periodenlänge von EP-Jungen; weiß: Periodenlänge von Nestgeschwistern der EP-Jungen, die vom sozialen Vater des Nestes abstammen.

Verständnis der biologischen Uhr. Darüber hinaus ist auch eine Verknüpfung dieses Verhaltens mit genetischen Grundlagen in Sichtweite, denn circadiane Uhren sind bis in molekulare Mechanismen und clock-gene Varianten relativ gut verstanden (Takahashi et al. 2008).

#### *Plastizität im Tag-Nachtverhalten*

Trotz präziser, artspezifischer Zeitmuster können selbst "pünktliche" Vogelarten markante Veränderungen im Tag- und Nachtverhalten zeigen. Besonders bekannt ist eine als "Wanderlust" und "Zugunruhe" beschriebene Verhaltensänderung, die mit dem Vogelzug assoziiert wird. Viele Vogelarten, die normalerweise als tagaktiv gelten, legen große Teile ihrer Zugstrecke in der Nacht zurück und zeigen auch in menschlicher Haltung spontane Nachtaktivität während der Zugperioden. Zugunruhe spielt in der Vogelzugforschung eine wichtige Rolle, gilt aber auch unter Chronobiologen und Schlafforschern als Musterbeispiel für die Plastizität von inneren Uhren (Rattenborg et al. 2004, Mrosovsky und Hattar 2005). Daher lohnt ein genauerer Blick auf die

Zugunruhe. Bisher ist unklar, ob es sich tatsächlich um eine Spezialanpassung des Vogelzugs handelt, oder ob Plastizität im Zeitmanagement von Vögeln möglicherweise weiter verbreitet ist. Zudem stellen sich Fragen nach der Beziehung zwischen Aktivität im Käfig und dem Verhalten freilebender Tiere. Diese Probleme werden schon seit der Frühzeit der Vogelforschung ohne endgültige Klärung diskutiert (z.B. Helms 1963, Berthold 1988).

Der Zusammenhang zwischen Vogelzug und Tag-Nachtverhalten lässt sich an Schwarzkehlchen dank der Diversität ihrer Herkunftsgebiete näher untersuchen. Wenn Zugunruhe tatsächlich eine Spezialanpassung des Vogelzugs darstellt, wäre für phylogenetisch lang separierte Standvogelpopulationen (Illera et al. 2008) keine periodische Nachtaktivität zu erwarten. Dennoch fanden wir selbst bei äquatorial-afrikanischen Standvögeln geringfügige, aber konsistente saisonale Nachtunruhe (Abb. 2, Helm 2006, Helm und Gwinner 2006). Wie bei nordtemperaten Schwarzkehlchen war Nachtaktivität Teil des circannualen Zeitprogramms und reagierte in der Feineinstellung sensibel auf photoperiodische Information. Diese Befunde lassen vermuten, dass alternie-

rende Zeitfenster für Brut, Zug und Mauser das Grundprogramm des Jahreszyklus von Schwarzkehlchen bilden. Das Grundprogramm wird wie oben beschrieben auf geographische Gegebenheiten abgestimmt. Schwarzkehlchen befinden sich mit einem Zeitfenster für periodische Nachtaktivität offenbar in guter Gesellschaft. Ein frischer Blick auf die Literatur zeigt, dass Zugunruhe bei ziehenden Taxa zwar meist stärker ausgeprägt ist als bei verwandten Standvögeln; jedoch ist Nachtaktivität auch bei Standvögeln nicht selten, wurde aber wegen ihrer schwierigen Interpretierbarkeit wenig untersucht und häufig als Artefakt gewertet (Helm 2006). Die Befunde sprechen für ein plastisches Regulationssystem von Tag- und Nachtaktivität, das sich im Vogelzug besonders deutlich zeigt. Während die Untersuchung von Zugunruhe weiterhin Beiträge zur Vogelzugforschung leistet, bleibt zu klären, auf welchen Mechanismen die Nachtaktivierung beruht und inwieweit sie mit Zugaktivität freifliegender Vögel korrespondiert (Fusani et al. 2009, Goymann et al. 2010).

Forschungen zur organismischen Chronobiologie der Vögel konvergieren mit Studien an anderen Organismen. So wurde das Zusammenspiel von circannuellen Rhythmen und Photoperiode in den letzten Jahren für den Europäischen Hamster (*Cricetus cricetus*, Monecke et al. 2009) und für den Museumskäfer (*Anthrenus verbasci*, Miyazaki et al. 2005) im Detail ausgearbeitet. Am Tag-Nachtverhalten zeigte sich auch bei weiteren Tiergruppen unerwartet hohe, mechanistisch noch weitgehend unverstandene Plastizität (Kronfeld-Schor und Dayan 2003, Ful-

ler et al. 2007, Dubruille und Emery 2008, Gattermann et al. 2008). Das entstehende Bild wirft wichtige Fragen auf, deren Beantwortung zum Verständnis nicht nur von Zeitmanagement, sondern allgemein von Interaktionen zwischen Physiologie, Ökologie und Evolutionsbiologie beitragen kann. Wie werden beispielsweise Umweltinformationen nach ihrer Relevanz gefiltert und integriert? Welche Vor- und Nachteile hat eine stärkere Gewichtung von Programmierung bzw. Plastizität? Welche Implikationen haben diese Verhaltensgrundlagen für den Umgang von Organismen mit rapide veränderten Umweltbedingungen (Fuller et al. 2007, Visser et al. 2010)?

Die Untersuchung biologischer Uhren in der "realen Welt" bietet großes Potential für die Integration unterschiedlicher Strömungen innerhalb der Zoologie (Ménaker 2006, Takahashi et al. 2008, Schwenk et al. 2009). Aktuelle methodische Entwicklungen könnten dieser Studienrichtung zusätzliche wesentliche Impulse geben. Einerseits erlauben mikrotechnologische Fortschritte eine immer genauere Beobachtung von wildlebenden Tieren rund um die Uhr. Zusätzlich zum Aktivitätsmuster können in zunehmendem Maß nun auch physiologische Parameter registriert werden (Adelman et al. 2010). Gleichzeitig bietet der sich rapide erweiternde molekulare Werkzeugkasten Möglichkeiten zum Brückenschlag zwischen mechanistischen und funktionalen Betrachtungen der biologischen Uhr als Vermittlerin zwischen Umwelt und physiologischen Anforderungen. "Darwinian Clockwatching" (Pittendrigh 1993), die Vision eines evolutionären Verständnisses



des Umgangs mit der Zeit, rückt greifbar nah.

Die Autorin dankt vielen Kollegen für die herzliche Zusammenarbeit, speziell Wolfgang Goymann, Helga Gwinner, Manfred Gahr, Marcel Visser, sowie insbesondere Ebo Gwinner für die Inspiration, Begleitung und Freundschaftlichkeit als Doktorvater. Meine Familie hat meine Interessen liebevoll gefördert bzw. geduldig mitgetragen. Dem Margarete von Wrangell-Habilitationsprogramm und dem Europäischen Sozialfonds in Baden-Württemberg danke ich für die aktuelle Förderung meiner Forschung. Mein herzlicher Dank gilt auch der DZG für die Verleihung des Preises und besonders dafür, dass sie durch die Preisvergabe die Erinnerung wach hält an den verdienstvollen Zoologen Walther Arndt, der seine vorbildliche Zivilcourage in schweren Zeiten mit dem Leben bezahlen musste.

#### Literatur

- Adelman JS, Córdoba-Córdoba S, Spoelstra K, Wikelski M, Hau M. 2010. Radiotelemetry reveals variation in fever and sickness behaviours with latitude in a free-living passerine. *Functional Ecology*, in press.
- Aschoff J, v. Holst D. 1960. Schlafplatzflüge der Dohle, *Corvus monedula* L. Proc. XII th. International Ornith. Congr. Helsinki 1958: 55-70.
- Aschoff J, Wever R. 1966. Circadian period and phase-angle difference in chaffinches (*Fringilla coelebs* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 18: 397-404.
- Berthold P. 1988. Unruhe-Aktivität bei Vögeln: eine Übersicht. *Vogelwarte* 34: 249-259.
- Bradshaw WE, Holzapfel CM. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 1-25.
- Brown SA, Kunz D, Dumas A, Westermarck PO, Vanselow K, Tilmann-Wahnschaffe A, Herzog H, Kramer A. 2008. Molecular insights into human daily behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 105: 1602-1607.
- Coppack T, Becker S, Becker P. 2008. Circadian flight schedules in night-migrating birds caught on migration. *Biology Letters* 4: 619-622.
- Coyne JA, Orr HA. 2004. *Speciation*. Sunderland MA: Sinauer.
- Dubruille R, Emery P. 2008. A plastic clock: how circadian rhythms respond to environmental cues in *Drosophila*. *Molecular Neurobiology* 38: 129-145.
- Duffy JF, Rimmer DW, Czeisler CA. 2001. Association of intrinsic circadian period with morningness-eveningness, usual wake time, and circadian phase. *Behavioral Neuroscience* 115: 895-899.
- Foster RG, Kreitzman L. 2005. *Rhythms of life: The biological clocks that control the daily lives of every living thing*. New Haven, CT: Yale University Press.
- . 2009. *Seasons of life: The biological rhythms that enable living things to thrive and survive*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Fuller RA, Warren PH, Gaston KJ. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters* 3: 368-370.
- Fusani L, Cardinale M, Carere C, Goymann W. 2009. Stopover decision during migration: physiological conditions predict nocturnal restlessness in wild passerines. *Biology Letters* 5: 302-305.
- Gattermann R, et al. 2008. Golden hamsters are nocturnal in captivity but diurnal in nature. *Biology Letters* 4: 253-255.
- Goymann W, Spina F, Ferri A, Fusani L. 2010. Body fat influences departure from stopover sites in migratory birds: evidence from whole-island telemetry. *Biology Letters* 6: 478-481
- Gwinner E. 1986. *Circannual rhythms*. Heidelberg, Berlin: Springer.
- Gwinner E, Dittami JP. 1985. Photoperiodic responses in temperate-zone and equatorial stonechats: a contribution to the problem of photoperiodism in tropical organisms. Pages 279-294 in Follett BK, Ishii S, Chandola A, eds. *The endocrine system and the environment*. Tokyo, Berlin, Heidelberg: Japan Sci. Soc. Press; Springer Verlag.
- Helm B. 2006. Zugunruhe of migratory and non-migratory birds in a circannual context. *Journal of Avian Biology* 37: 533-540.
- . 2009. Geographically distinct reproductive schedules in a changing world: costly implications in captive Stonechats. *Integrative and Comparative Biology* 49: 563-579.

- Helm B, Gwinner E. 2006. Migratory restlessness in an equatorial nonmigratory bird. *Plos Biology* 4: 611-614.
- Helm B, Visser M. 2010. Heritable circadian period length in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, in press.
- Helm B, Gwinner E, Trost L. 2005. Flexible seasonal timing and migratory behavior: Results from Stonechat breeding programs. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046: 216-227.
- Helm B, Schwabl I, Gwinner E. 2009. Circannual basis of geographically distinct bird schedules. *Journal of Experimental Biology* 212: 1259-1269.
- Helms CW. 1963. The annual cycle and Zugunruhe in birds. Pages 925-939. *Proc. XIIIth Int. Ornithol. Congr. Ithaca*.
- Herzog ED. 2007. Neurons and networks in daily rhythms. *Nature Reviews Neurosciences* 8: 790-802.
- Illera JC, Richardson DS, Helm B, Atienza JC, Emerson BC. 2008. Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1145-1154.
- Kramer G. 1957. Experiments on bird orientation and their interpretation. *Ibis* 99: 196-227.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 151-181.
- Menaker M. 2006. Circadian organization in the real world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 3015-3016.
- Miller BH, et al. 2007. Circadian and CLOCK-controlled regulation of the mouse transcriptome and cell proliferation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 3342-3347.
- Miyazaki Y, Nisimura T, Numata H. 2005. A phase response curve for circannual rhythm in the varied carpet beetle *Anthrenus verbasci*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 191: 883-887.
- Monecke S, Saboureaux M, Malan A, Bonn D, Masson-Pevet M, Pevet P. 2009. Circannual Phase Response Curves to Short and Long Photoperiod in the European Hamster. *Journal of Biological Rhythms* 24: 413-426.
- Mrosovsky N, Hattar S. 2005. Diurnal mice (*Mus musculus*) and other examples of temporal niche switching. *Journal of Comparative Physiology A, Sensory Neural and Behavioral Physiology* 191: 1011-1024.
- Murphy MT, Sexton K, Dolan AC, Redmond LJ. 2008. Dawn song of the eastern kingbird: an honest signal of male quality? *Animal Behaviour* 75: 1075-1084.
- Phillips ML. 2009. Of owls, larks and alarm clocks. *Nature* 458: 142-144.
- Pittendrigh CS. 1993. Temporal organization: reflections of a Darwinian clock-watcher. *Annual Review of Physiology* 55: 17-54.
- Raess M, Gwinner E. 2005. Gonadal status upon spring arrival in long-distance and short-distance migrating stonechats (*Saxicola torquata*). *Journal of Ornithology* 146: 325-331.
- Rattenborg NC, Mandt BH, Obermeyer WH, Winsauer PJ, Huber R, Wikelski M, Benca RM. 2004. Migratory Sleeplessness in the White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *PLoS Biology* 2: 924-936.
- Rowan W. 1928. Reproductive rhythm in birds. *Nature* 122: 11-12.
- Schüz E. 1971. *Grundriss der Vogelzugkunde*. Berlin, Hamburg: Parey.
- Schwenk K, Padilla DK, Bakken GS, Full RJ. 2009. Grand challenges in organismal biology. *Integrative and Comparative Biology* 49: 7-14.
- Storch KF, Lipan O, Leykin I, Viswanathan N, Davis FC, Wong WH, Weitz CJ. 2002. Extensive and divergent circadian gene expression in liver and heart. *Nature* 417: 78-83.
- Takahashi JS, Shimomura K, Kumar V. 2008. Searching for Genes Underlying Behavior: Lessons from Circadian Rhythms. *Science* 322: 909-912.
- Visser ME, Schaper S, van Oers K, Caro S, Helm B. 2010. Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, in press.

Dr. Barbara Helm  
 Universität Konstanz  
 Lehrstuhl für Ornithologie & Max-Planck-Institut für Ornithologie  
 Postfach 616  
 78457 Konstanz