

PRIVATE LIBRARY  
OF WILLIAM L. PETERS

With compliments  
from Jerry Cole



## Fauna och flora

Nummer 1 • Februari 1972 • Årgång 67

Populär tidskrift för biologi utgiven av Naturhistoriska riksmuseet

Särtryck

## Rytmiskt beteende hos djur i den subarktiska sommaren

Karl Müller

### Fauna och flora

Naturhistoriska riksmuseet

104 05 Stockholm 50

Telefon 08/15 02 40

Postgiro 1 55 03-6

Utkommer med 6 nr/år

Prenumerationspris 21 kr/år

Huvudredaktör och ansvarig utgivare: Musei-  
direktör Kjell Engström.

Redaktörer: 1:e intendent Tom Lötmarker och  
1:e intendent Nils Quennerstedt.

Redaktionskommitté: 1:e intendent Sten Ahlner,  
fil. lic. Jan Englund, intendent Roy Oleröd och  
fil. lic. Sören Svensson.

Nr 1

Fauna och flora. Årgång 67  
Sid. 1-40 Stockholm febr. 1972

Märstatryck AB, 1972

# Rytmiskt beteende hos djur i den subarktiska sommaren

Karl Müller

Rytmiska processer hos olika organismer är sedan länge kända. Men först under 20- och 30-talen började ett mer systematiskt arbete med undersökningar av dygns- och årsrytm och de mekanismer som styr dessa.

Mäter man t.ex. människans prestationsförmåga under en 24-timmarsperiod, dvs. under en period av ljus-mörkerväxling, så får man en kurva med klart utpräglat maximum och minimum, där maximum i regel ligger under förmiddagstimmarna och minimum uppträder efter kl. 21 på kvällen (fig. 1). Kroppstemperaturen hos människan har sitt maximum kl. 18, minimum ligger tidigt på morgonen (fig. 2). Olika kroppsfunktioner varierar alltså rytmiskt under dygnet till synes oberoende av varandra.

Utsätter man en försöksperson för förändrade ljus-mörkerväxlingar eller förhindrar man, att hon sover, som t.ex. under skift-

arbete, fortsätter såväl kroppstemperaturen som prestationsförmågan att svänga i sin ursprungliga period, åtminstone under några dagar. Detta betyder att människans kroppsfunktioner inte reagerar direkt på yttre faktorer som t.ex. ljus-mörkerväxlingen under en 24-timmarsperiod. Tydligen handlar det om ett medfött system, som fungerar även om man isolerar en försöksperson från omvärldens inflytelse, från solens gång. Vi vet att varje organism har en s.k. circadisk rytm (lat. *circa*, runt, *dies*, dag). I det vardagliga livet utsättes människan i stigande omfattning för problem, knutna till den circadiska rytmen, den s.k. inre klockan; jag nämnde redan skiftarbete. Detsamma gäller även för jettflygning i öst-västriktning. Flyger jag t.ex. från Europa till USA, så är min "inre klocka" före flygningen synkroniserad med tiden vid startplatsen. På grund av den snab-

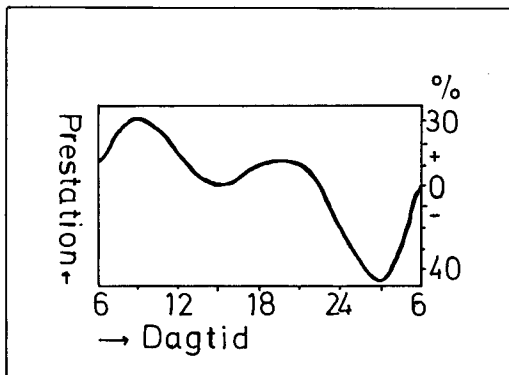


Fig. 1. Människans prestationsförmåga under en 24-timmarsperiod.

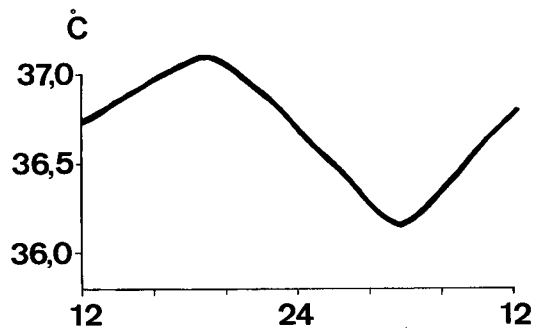


Fig. 2. Kroppstemperaturens dygnsrytmiska variationer hos människan.



Kaltisjock vid Messaure. Från denna har vattnet letts direkt till de akvarier som användes vid undersökningarna. Foto förf.

ba förflyttningen från öst till väst är den inre klockan vid målet i Nordamerika "ur fas", dvs. inte längre synkroniserad med solens gång på platsen. Det behövs i regel flera dagar tills den klockan är synkroniserad igen.

### Undersökningar norr om polcirkeln

Jag har skildrat vad som händer med dygnsrytmiska processer vid förflyttning i öst-väst-riktning. Intressant ur rytmforskningens synpunkt är även att undersöka växlingen mellan aktivitet och vila hos organismer på olika breddgrader. Vi har vid våra undersökningar av de rytmiska fenomenen 20 km norr om polcirkeln särskilt tagit hänsyn till den tid av året, då solen ständigt står över horisonten och den minimala ljusintensiteten är så pass hög, att det är svårt för organismer att skilja mellan dag och natt, dvs. att synkroniseras med solens gång.

Sätter man ett djur under konstanta ljus- och temperaturbetingelser, så ordnar det sin aktivitets-vilaväxling, t.ex. sitt rörelsebetende, efter sin inre (endogena) rytm. Denna

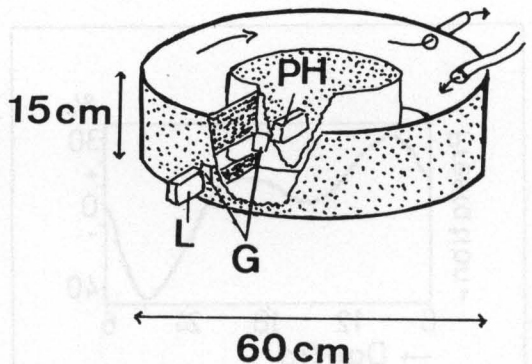


Fig. 3. Schematisk skiss av det i Messaure använda rundakvariet. L = Lampa med infrarödfilter, PH = Fotocell, G = Galler vid fotostråle.

rytm ligger i regel i närheten av men är inte identisk med 24-timmarsperioden. Utsätter man däremot samma djur för 12 timmars ljus och 12 timmars mörker, så är detta djur aktivt — om det är ett dagaktivt djur — bara

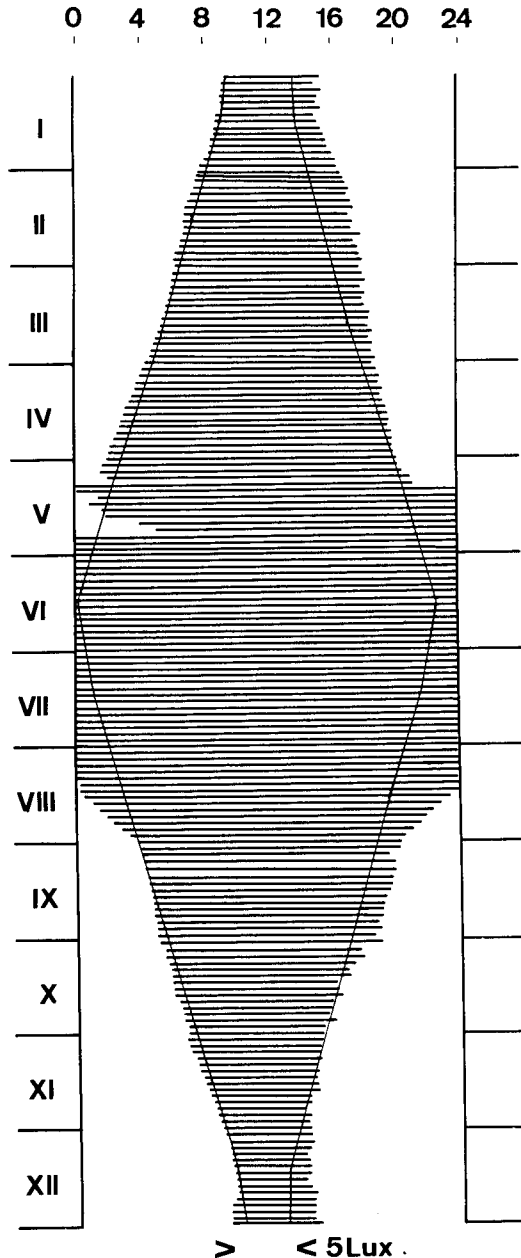


Fig. 4. Aktivitetsperiodik hos en ensam sik (*Coregonus lavaretus*) under året 1970 i Messaure.

under den ljusa tiden, dvs. aktivitet och vila är ordnade inom en 24-timmarsperiod. Det behövs alltså ljus-mörkerväxling som signal, på tyska kallad *Zeitgeber*, för att synkronisera djurens inre rytm med 24-timmarsperioden. Under årets lopp är denna signal, ljus-mörkerväxlingen, inte alltid lika starkt

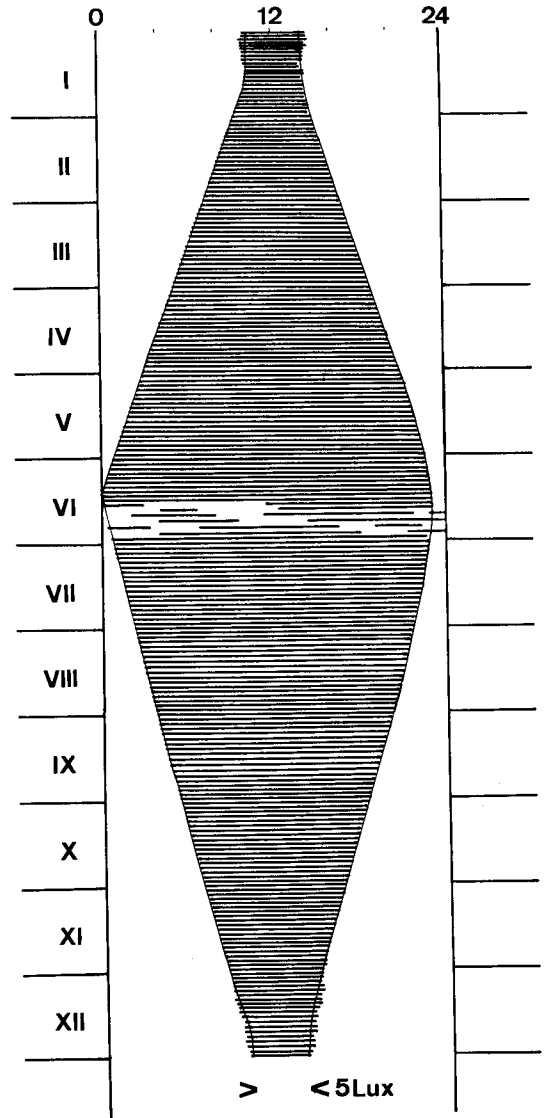


Fig. 5. Aktivitetsperiodik hos ett sikstim (*Coregonus lavaretus*) på 100 fiskar under året 1970 i Messaure.

utpräglad. Vid polcirkeln blir den under våren allt svagare. Redan i mitten av maj finns i Messaure (66°42'N) ingen mörk natt, utan skymning övergår i gryning. Frågan är: Hur reagerar djur på en så svag Zeitgeber?

Våra undersökningar gäller framförallt aktivitetsbeteendet hos organismer i rinnande vatten. Fiskarnas aktivitet har mätts i speciella ringakvarier, som är genomströmmade av vatten. Vid platsen med den kraftigaste strömhastigheten har ett fotocellsystem byggts in (fig. 3). Själva ljusstrålen är i stort sett osynlig för fisken på grund av ett insatt infrarödfilter. Simmar fisken genom fotostrålen, blir en strömkrets bruten och detta ger en impuls över ett relä till en tryckräknare. Där samlas värdena in och trycks ut på pappersremsor i timintervaller. Antalet fiskpassager förbi fotostrålen per tidsenhet tjänstgör alltså som ett mått på aktiviteten.

Fig. 4 visar en hel årscykel av aktivitetsregistreringar för en ensam sik (*Coregonus*

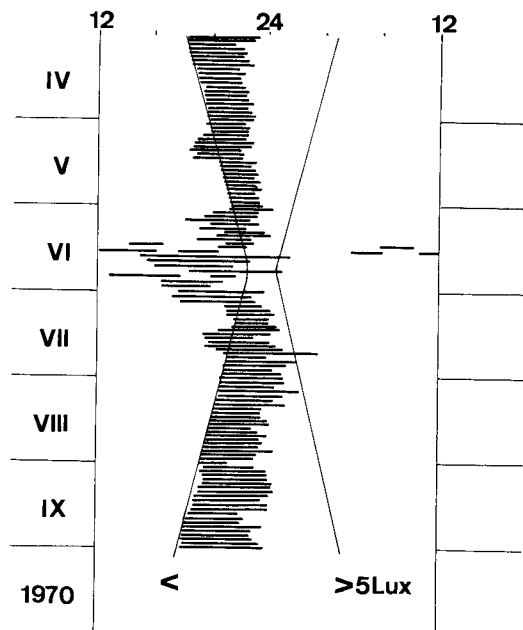


Fig. 6. Aktivitetsperiodik hos en lake (*Lota lota*) under sommarhalvåret 1970 i Messaure.

*lavaretus*). Från september till april, under hela vintern, är fisken klart synkroniserad med 24-timmarsperioden, och aktiviteten är tätt korrelerad med "soluppgång" och "solnedgång". (På grund av de långa skymnings- och gryningstiderna på dessa höga nordliga breddgrader har vi i stället för soluppgång och -nedgång, satt som tröskelvärde 5 lux, vilket mätts och registrerats genom ett skymningsrelä.) I mitten av maj månad frigör sig fisken från Zeitgebern och förskjuter aktivitetens början dag efter dag med sin "inre klocka". Men mot slutet av maj är aktiviteten fördelad över hela 24-timmarsperioden, fiskens rörelseaktivitet är inte längre rytmisk.

Om man jämför beteendet hos en ensam

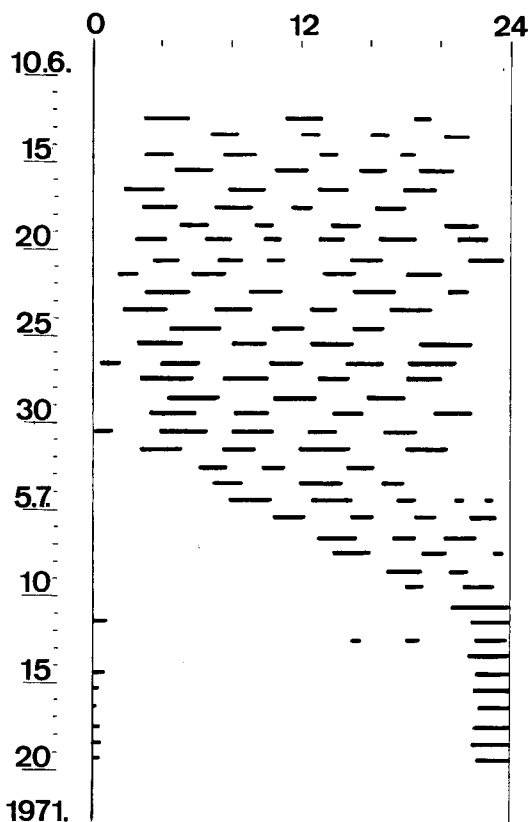


Fig. 7. Aktivitetsperiodik hos en ängssork (*Clethrionomys glareolus*) under midsommarperioden 1971 i Messaure.

sik med ett sikstim (100 fiskar) i ett 8 m kretsakvarium med 4 m<sup>3</sup> innehåll, så är stimmet bara desynkroniserat under 6—8 dagar omkring midsommar (fig. 5). Det betyder, att ett stim i mycket mindre omfattning är påverkbart genom yttre faktorer. Det sociala förhållandet spelar här en roll, men i sin tur är också det styrt genom solens gång: Sjunker ljusintensiteten under 50 lux, löses stimmet upp, fiskarna är spridda över hela akvariet och visar nästan ingen aktivitet alls. Överstiger ljusets intensitet 50 lux på morgonen, formerar sig stimmet och simmar motströms under hela ljustiden.

Desynkronisering i aktivitets-vilaväxling under midsommartiden, som hos den ensamma siken, uppvisar alla undersökta inhemska fiskar norr om polcirkeln: röding, öring, elritsa och den från nordliga breddgrader introducerade amerikanska bäckrödingen.

Alla nämnda fiskarter är under sommaren dagaktiva. I viss mån annorlunda men liknande betar sig fiskar, som under sommaren är nattaktiva, som bergsimpan (*Cottus poecilopus*) och lake (*Lota lota*), vilka vi kontinuerligt hade i försök under fyra år. Dessa fiskar är i sin dagliga aktivitetsbörjan såväl i april som från augusti till september knutna till ljus-mörkerväxlingen (fig. 6). I maj förskjuts aktivitetsbörjan dagligen ”mot klockan”; aktivitets-vilaväxlingen är inte längre synkroniserad med 24-timmarsperioden. Under midsommarperioden är aktivitetsbeteendet icke-rytmiskt. Under juli månad blir fisken återigen synkroniserad med Zeitgebern.

Inte bara inhemska fiskar i norr visar desynkronisering under midsommarperioden utan, som Erkinaro (1969) har påvisat, detta fenomen finns också hos smågnagare. Fig. 7 visar ett försök med ängssork (*Clethrionomys glareolus*) i Messaure. Aktiviteten har mätts med hjälp av ett s.k. ekorrhjul, som var uppställt i det fria. Under minst fyra veckor

omkring midsommar är ängssorkens beteende icke-rytmiskt, aktiviteten är fördelad över hela 24-timmarsperioden. Med början under juli månad uppträder en ordnad aktivitets-vilaväxling, först med inre periodicitet, vilken stegvis förskjuter aktiviteten — c:a 1,5 tim. dagligen — tills aktiviteten ligger under nattfas och därmed synkroniserad med 24-timmarsperioden.

Insektslarver i rinnande vatten visar en utpräglad dygnsrytmisk rörelseaktivitet. Även de betar sig annorlunda på olika breddgrader under midsommarperioden. Vi har under midsommarbetingelser samtidigt mätt dagsländlarvers (*Baetis rhodani*) aktivitetsförhållande på 50°N (Mellaneuropa) och 67°N (Norra Sverige). Härvid kunde påvisas, att larverna på de två sydligare platserna är fullt

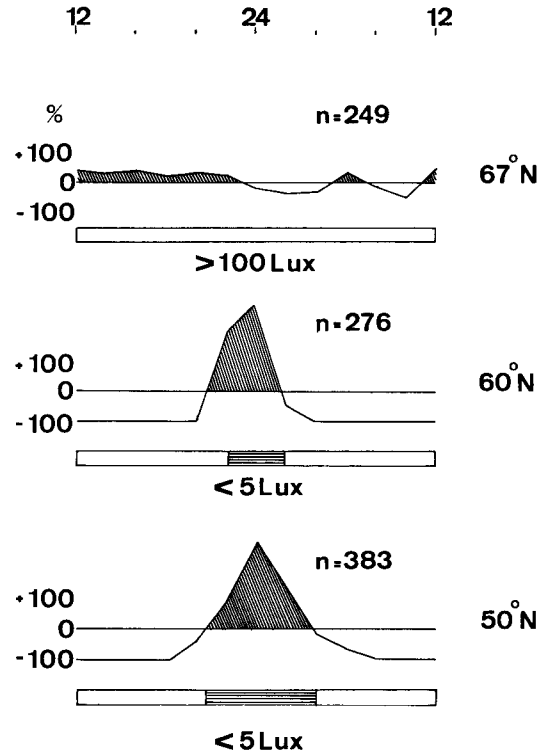


Fig. 8. Rörelseaktivitet hos dagsländelarven *Baetis rhodani* på olika breddgrader under midsommaren.

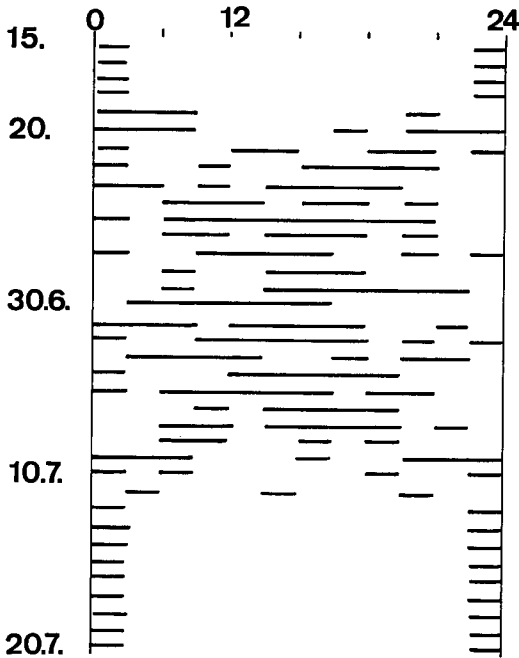


Fig. 9. Rörelseaktivitet hos en bäcksländelarv (*Dinocras cephalotes*) under midsommarperioden i Messaure.

synkroniserade med 24-timmarsperioden, medan de norr om polcirkeln är desynkroniserade (fig. 8). Driftundersökningar i Messaure över flera årcykler har klarlagt, att de dominerande insektlarverna i rinnande vatten norr om polcirkeln har ett desynkroniserat icke-rytmiskt förlopp i sin rörelseaktivitet omkring midsommar (Müller, 1970 a, 1970 b). I Messaure har också laboratorieförsök visat, att under midsommaren (fig. 9) är synkroniseringsmekanismen urkopplad, t.ex. i en bäcksländelarvs (*Dinocras cephalotes*) rörelseaktivitet.

Men just hos insekter finns rytmiska fenomen, som inte blir påverkade av midsommarens extrema ljusbetingelser norr om polcirkeln. Vatteninsekternas kläcknings- och flygaktivitet är också under midsommarperioden klart synkroniserade med 24-timmarsperioden. Fig. 10 och 11 visar detta beträff-

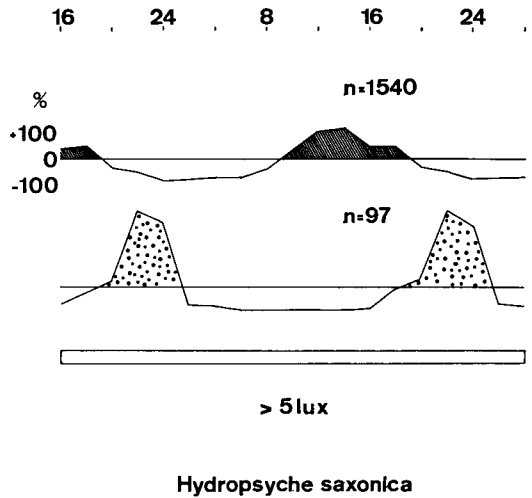


Fig. 10. Kläckningsperiodik (streckat) och flygperiodik (prickat) hos nattsländan *Hydropsyche saxonica* under midsommarperioden i Messaure.

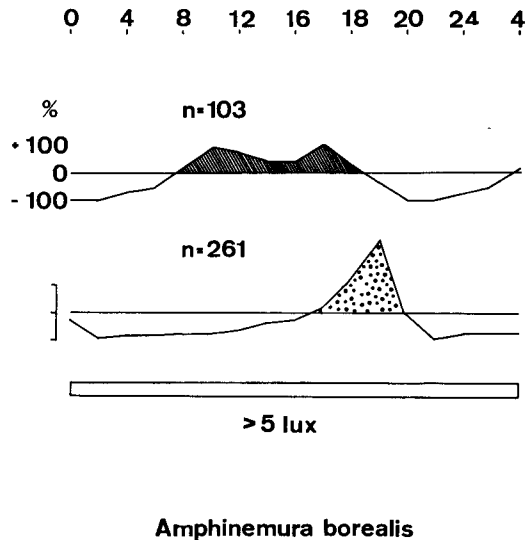


Fig. 11. Kläckningsperiodik (streckat) och flygperiodik (prickat) hos bäcksländan *Amphinemura borealis* under midsommarperioden i Messaure (Kläckningsperiodik efter Thomas 1970.)  
Ordinata till fig. 10 och 11: Procentuell avvikelse av 2-timmarsvärdena från 24-timmars medelvärde under undersökningsperioden.  
Abscissa: Tid i timmar.

fande nattsländor och bäcksländor. Detsamma gäller för i Messaure undersökta bofinkar och bergfinkar samt grönsiskor. Dessa hade emellertid införts från Mellaneuropa. Också

guldhamster från Mellaneuropa och Tupaias och Tigerbarb från tropikerna har vid undersökningar i Messaure varit fullt synkroniserade i sin aktivitets-vilaväxling.

### Sammanfattning och diskussion

De framlagda undersökningsresultaten visar, att ett stort antal av de undersökta inhemska djurarterna norr om polcirkeln under en kortare eller längre period omkring midsommar är desynkroniserade i sitt aktivitetsbeteende. I samband med desynkroniseringen kunde vi se att flera djurarter, under den tid då de inte kan uppfatta den Zeitgeber, som ljus-mörkerväxlingar utgör, använder sin inre circadiska rytm för att ordna sin aktivitetsvilaväxling. Detta står i motsats till Aschoffs mening (1967) "under natural conditions circadian rhythms are never free-running, or under very special conditions". Det torde beaktas att de "mycket speciella förhållanden" för Messaures geografiska läge innebär en ljusvariation mellan 500 lux (minimum) och c:a 50.000 lux (maximum), dessutom dagliga temperaturvariationer som i vattnet ligger på 5—6°C, i luften på 15—20°C. Men uppenbarligen verkar nämnda ljusvariationer inte som Zeitgeber på grund av sin höga

minimnivå och dessutom är det tydligen inte möjligt för temperaturvariationerna att överta Zeitgeberfunktionen.

Man kan på goda grunder uppfatta den inre rytmen som en genom selektion årtfyllig anpassning till omvärldens dygnsrytm. Då utgör också de arytmska och circadiska perioder, som påvisats under naturliga förhållanden norr om polcirkeln, en klar selektionsfördel för de arter, som är hänvisade till att leva under de extrema förhållanden den subarktiska sommaren erbjuder.

### LITTERATUR

- Aschoff, J., 1967. Circadian rhythms in birds *Proc. XIV. Int. Ornithol. Congr.*, p. 81—105.
- Erkinaro, E., 1969. Der Verlauf desynchronisierter, circadianer Periodik einer Waldmaus (*Apodemus flavicollis*) in Nordfinland. *Z. vergl. Physiologie* 64, p. 407—410
- Müller, K., 1970 a. Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. *Österreichs Fischerei*. 23, p. 111—117.
- Müller, K., 1970 b. Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten. *Oikos, Suppl.* 13, p. 21—44.
- Thomas, E., 1970. Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. *Oikos, Suppl.* 13, p. 45—54.

### SUMMARY

#### Rhythmic behaviour in animals

Six years' investigations of diurnal and seasonal rhythmic behaviour in fishes and insects at Messaure ecological station (66°42'N, 20°25'E) have shown that several organisms living in running water are synchronized with the 24 hour light-dark cycle during a period around midsummer. These organisms may have a desynchronized activity spread over the whole 24-hour period (*Baetis rhodani*, *Diura nanseni*, *Dinocras cephalotes*, *Coregonus lavaretus*) or

an organized activity-rest change by their endogenous, free-running rhythm (*Phoxinus phoxinus*, *Salmo trutta*, *Cottus poecilopus*). Desynchronization and free-running periodicity under natural conditions have been found only in organisms living in water or soil near habitats. On the other hand all periodical phenomenon of air-living organisms investigated, such as emerging and flying of water insects, are synchronized with the 24-hour cycle even under midsummer conditions.

Manuskriptet inkommet 28.10.1971  
Bitr. prof. Karl Müller  
Box 99  
960 36 Messaure

x not