

Aus dem Institut für Tierschutz, Verhaltenskunde und Tierhygiene
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München
Vorstand: Prof. Dr. M. H. Erhard

Angefertigt unter der Leitung von
Prof. Dr. M. H. Erhard

Biologische Rhythmen bei Nutztieren

Eine Literaturstudie

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Mirjam Tilger
aus
Donauwörth

München 2005

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München

Dekan:	Univ.-Prof. Dr. A. Stolle
Referent:	Univ.-Prof. Dr. M. H. Erhard
Korreferent:	Univ.-Prof. Dr. M. Stangassinger

Tag der Promotion: 11. Februar 2005

Inhaltsverzeichnis	Seite
1. Einleitung	1
2. Chronobiologie	2
3. Definitionen	3
3.1. Rhythmen	3
3.2. Biologische Rhythmen	3
3.2.1. Circadiane Rhythmen	3
3.2.2. Circannuale Rhythmen	3
3.2.3. Ultradiane und infradiane Rhythmen	3
3.2.4. Andere biologische Rhythmen	4
3.3. Endogene und exogene Rhythmen	4
3.4. Zeitgeber	4
3.5. Entrainment und Free-running	4
4. Biologische Rhythmen	5
4.1. Endogene und exogene Rhythmen	5
4.2. Die „circa - Rhythmen“	6
4.3. Zeitgeber	6
4.4. Entrainment	7
4.5. Free-running	7
4.6. Nucleus suprachiasmaticus	8
4.7. Epiphyse und Melatonin	9
4.8. Periphere Oszillatoren	9
4.9. Unterschiede zwischen Säugetieren und Geflügel	10
5. Ethologische Rhythmen bei Nutztieren	12
5.1. Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens	12
5.1.1. Pferd	13
5.1.2. Rind	16
5.1.3. Schwein	21
5.1.4. Legehennen	28
5.1.5. Enten	31
5.1.6. Zusammenfassung der circannualen Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	34

5.2. Rhythmen im Wach-Schlafverhalten	36
5.2.1. Pferd	39
5.2.2. Rind	42
5.2.3. Schwein	44
5.2.4. Legehennen	46
5.2.5. Enten	48
5.2.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen des Schlafverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	50
5.3. Rhythmen der motorischen Aktivität	52
5.3.1. Pferd	53
5.3.2. Rind	55
5.3.3. Schwein	57
5.3.4. Legehennen	60
5.3.5. Enten	63
5.3.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen der motorischen Aktivität der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	64
5.4. Rhythmen der Futter- und Wasseraufnahme	66
5.4.1. Pferd	67
5.4.2. Rind	70
5.4.3. Schwein	76
5.4.4. Legehennen	79
5.4.5. Enten	81
5.4.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen der Futteraufnahme der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	82
5.5. Rhythmen im Komfortverhalten	84
5.5.1. Pferd	84
5.5.2. Rind	84
5.5.3. Schwein	85
5.5.4. Legehennen	86
5.5.5. Enten	86
5.5.6. Zusammenfassung circadianer Rhythmen im Komfortverhalten der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	87
5.6. Zusammenfassende Darstellung der ethologischen Rhythmen der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten	88
5.6.1. Pferd	88
5.6.2. Rind	89
5.6.3. Schwein	90
5.6.4. Legehennen	91
5.6.5. Enten	92

6. Biologische Rhythmen der Körpertemperatur	93
6.1. Pferd	96
6.2. Rind	96
6.3. Schwein	97
6.4. Legehennen	98
6.5. Enten	100
7. Hormonelle Rhythmen bei Nutztieren	101
7.1. Biologische Rhythmen der Corticosteroide	101
7.1.1. Pferd	102
7.1.2. Rind	106
7.1.3. Schwein	108
7.1.4. Legehennen	115
7.1.5. Enten	118
7.1.6. Zusammenfassende Darstellung circadianer Rhythmen der Corticosteroidsekretion	120
7.2. Biologische Rhythmen der Schilddrüsenhormone T3 und T4	121
7.2.1. Pferd	121
7.2.2. Rind	124
7.2.3. Schwein	126
7.2.4. Legehennen	127
7.2.5. Enten	131
7.3. Biologische Rhythmen der Sexualhormone	132
7.3.1. Pferd	132
7.3.2. Rind	136
7.3.3. Schwein	140
7.3.4. Legehennen	144
7.3.5. Enten	147
7.4. Biologische Rhythmen des Hormons Prolactin	153
7.4.1. Pferd	153
7.4.2. Rind	154
7.4.3. Schwein	157
7.4.4. Legehennen	158
7.4.5. Enten	159

8. Biologische Rhythmen bei Blutparametern	161
8.1. Pferd	161
8.2. Rind	166
8.3. Schwein	169
8.4. Legehennen	175
8.5. Enten	175
9. Biologische Rhythmen bei Parametern des Immunsystems	177
9.1. Pferd	182
9.2. Rind	186
9.3. Schwein	188
9.4. Legehennen	189
9.5. Enten	193
10. Diskussion	194
10.1. Allgemeines	194
10.2. Ethologische Rhythmen beim Nutztier in Zusammenhang mit den derzeit üblichen Haltungsbedingungen	195
10.3. Biologische Rhythmen der Körperinnentemperatur	213
10.4. Hormonelle biologische Rhythmen	215
10.5. Immunologische Rhythmen und Rhythmen klassischer Blutparameter	223
11. Zusammenfassung	228
12. Summary	230
13. Literaturverzeichnis	232

Verzeichnis der Abbildungen	Seite
Abb. 1: Circannuale Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden unter mitteleuropäischen Bedingungen	35
Abb. 2: Circadiane Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden	51
Abb. 3: Circadiane Rhythmen der motorischen Aktivität bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden	65
Abb. 4: Circadiane Rhythmen des Futteraufnahmeverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden	83
Abb. 5: Circadiane Rhythmen des Komfortverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden	87
Abb. 6: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und der Komfortverhalten Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen beim Pferd	88
Abb. 7: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Körperpflege beim Rind	89
Abb. 8: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Suhlen beim Schwein	90
Abb. 9: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Gefiederpflege bei der Legehenne	91
Abb. 10: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Baden bei der Ente	92
Abb. 11: Übersicht über die Maxima und Minima der circadianen Rhythmen der Corticosteroide bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden	120

Verzeichnis der Tabellen

Tab. 1: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Pferd	105
Tab. 2: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Rind	108
Tab. 3: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Schwein	113
Tab. 4: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne	117
Tab. 5: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben bei der Ente	119
Tab. 6: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben beim Pferd	123
Tab. 7: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben beim Rind	126
Tab. 8: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T4-Konzentration beim Schwein	127
Tab. 9: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne	130
Tab. 10: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben bei der Ente	131
Tab. 11: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Pferd	135

Tab. 12: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Rind	139
Tab. 13: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Schwein	142
Tab. 14: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Östradiol, Östron, Progesteron und LH mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne	146
Tab. 15: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben bei der Ente	151
Tab. 16: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Pferd	154
Tab. 17: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Rind	157
Tab. 18: Maximum und Minimum des circannualen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Schwein	158
Tab. 19: Maximum und Minimum des biologischen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne	159
Tab. 20: Maximum und Minimum des biologischen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben bei der Ente	160
Tab. 21: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Pferd	164
Tab. 22: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Rind	168
Tab. 23: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Schwein	172

Tab. 24: Biologischer Rhythmus der Erythrozytenkonzentration und des Hämatokrits mit Konzentrationsangaben bei der Ente	176
Tab. 25: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Pferd	184
Tab. 26: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Rind	187
Tab. 27: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Schwein	189
Tab. 28: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben bzw. prozentualen Angaben bei der Legehenne	192

1. Einleitung

Rhythmische Prozesse biologischer Systeme, vor allem jene, die mit dem Hell-Dunkelwechsel in Zusammenhang stehen, werden seit langem beschrieben. Die Chronobiologie beschäftigt sich mit der Erforschung biologischer Rhythmen und ihrer Beziehung zur Umwelt.

Die vorliegende Arbeit soll eine Übersicht über die in der Literatur beschriebenen biologischen Rhythmen bei Nutztieren geben, wobei die Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten Berücksichtigung finden.

Die Haltung von Nutztieren erfolgt heute zum größten Teil in intensiven Haltungssystemen, die dem Tier wenig Gelegenheit zur Ausübung artspezifischen Verhaltens geben. Die Haltung ohne Auslauf in geschlossenen Gebäuden hat zudem zur Folge, dass das Tier weder der natürlichen Photoperiode noch anderen täglich und jährlich sich rhythmisch verändernden Umweltbedingungen ausgesetzt ist. Vielmehr werden natürliche Zeitgeber wie die Photoperiode oder die Außentemperatur durch betriebsspezifische Faktoren, wie die Fütterungszeiten, stallspezifische Geräusche oder die Säuberung der Stallungen ersetzt.

Beachtung finden im Rahmen dieser Literaturstudie die Rhythmen des Fortpflanzungsgeschehens, des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens, und jene des Komfortverhaltens.

Eine weitere große Gruppe von biologischen Rhythmen ist die der Hormonsekretionen. Die rhythmische Sekretion der Corticosteroide, der Schilddrüsenhormone, der Geschlechtshormone und des Hormons Prolactin sollen in diesem Zusammenhang erwähnt werden.

Abschließend werden Rhythmen klassischer Blutparameter sowie immunologischer Parameter angesprochen.

Zudem soll dargestellt werden, inwieweit die speziellen Haltungsformen der erwähnten Tierarten einen ungestörten Ablauf dieser endogenen Rhythmen ermöglichen, und welche Folgen für das Tier und auch für die vom Tier erbrachten Leistungen aus einem gestörten Rhythmusablauf entstehen können.

Die durch die unterschiedlichen Haltungsformen auf die Tiere einwirkenden Zeitgeber sollen in Bezug auf ihre Beeinflussung endogener Rhythmen und auch daraufhin untersucht werden, inwieweit sie zu exogenen rhythmischen Vorgängen im Verhalten oder in der Hormonsekretion von Tieren führen.

Anhand dieser Literaturstudie sollen letztendlich Möglichkeiten aufgezeigt werden, die der Verbesserung der Haltung landwirtschaftlicher Nutztiere dahingehend dienen, dass durch die Beachtung und Einbeziehung der dem Tier eigenen Rhythmen die Lebensqualität der Tiere erhöht wird und in gleichem Maße die Leistung der Tiere gesteigert und optimiert werden kann.

2. Chronobiologie

Unter Chronobiologie versteht man nach Nelson (2000) die Wissenschaft, die sich mit biologischen Uhren und den mit diesen Uhren verbundenen Rhythmen beschäftigt. Dabei soll die zeitliche Organisation der Lebensvorgänge eines Individuums in Bezug zu seiner Umwelt gesetzt werden.

Eine Erklärung dafür, dass die Chronobiologie erst Mitte der 70er Jahre als eine eigene wissenschaftliche Disziplin anerkannt wurde (Cambrosio u. Keating, 1983) sieht Nelson (2000) darin, dass sie im Widerspruch zum bis dahin geltenden Prinzip der Homöostasis physiologischer Parameter stand. Was heute als rhythmische Schwankungen verschiedener Parameter bekannt ist, galt für damalige Wissenschaftler zunächst als pathologisch.

Die täglichen Veränderungen in der Umwelt gehen nach Turek (1994) mit Veränderungen des inneren Milieus des Organismus einher. Nach Turek (1994) geben die biologischen Uhren dem Individuum die Möglichkeit, sich im Voraus auf Veränderungen der Umwelt, die mit dem Hell-Dunkelwechsel einhergehen, vorzubereiten. Diesen Vorgang bezeichnet er als zeitliche Synchronisation zwischen dem Organismus und seiner Umwelt, die dem Individuum letztendlich ermöglicht, zur richtigen Zeit die richtigen Dinge zu tun (Turek, 1994).

Auch Nelson (2000) beschreibt den Sinn biologischer Uhren zum einen in einer externen Synchronisation mit der Umwelt, die dem Individuum erlaubt, sich auf Nacht, Winter oder Reproduktion einzustellen. Zum anderen betrachtet auch er die interne Synchronisation physiologischer und biochemischer Prozesse als eine wichtige Aufgabe biologischer Uhren. Nach Turek (1994) kann sowohl der Verlust der Synchronisation eines Organismus mit seiner Umwelt, als auch der Verlust innerer Synchronisation zu schwerwiegenden Konsequenzen für die Gesundheit und das Wohlbefinden des Individuums führen. Palmer (1976) berichtet über Eindrücke von Menschen, die sich Isolationsversuchen unterzogen haben. Aus den Tagebüchern dieser Versuchspersonen geht hervor, dass sie sich immer dann besonders gesund und wohl gefühlt haben, wenn ihre endogenen Rhythmen sowohl untereinander als auch mit der Umwelt synchronisiert waren.

Die Erforschung biologischer Rhythmen hat inzwischen ihren festen Platz in der Wissenschaft. Die Chronobiologie kann heute in weitere Disziplinen, so die Chronophysiologie, die Chronopathologie, die Chronopharmakologie und die Chronotoxikologie unterteilt werden (Cambrosio u. Keating, 1983).

Die Beachtung chronobiologischer Zusammenhänge ist nach Maletto (1975) für die Tiermedizin zum einen von Bedeutung, weil hierdurch die Therapie der Tiere und die Interpretation experimenteller Ergebnisse verbessert werden kann, zum anderen aber auch um eine kontrollierte und ökonomische Weiterentwicklung der Produktivität landwirtschaftlicher Nutztiere zu erreichen.

3. Definitionen

3.1. Rhythmen

Unter Rhythmizität wird die Eigenschaft biologischer Systeme verstanden, in regelmäßigen Zeitabständen bestimmte Zustandsformen zu durchlaufen (Palmer, 1976). Nach Aschoff (1981) versteht man unter einem Rhythmus ein wiederkehrendes Ereignis, das durch seine Periode, Frequenz, Amplitude und Phase gekennzeichnet ist. Dabei wird unter Periode die Zeitdauer verstanden, nach der eine bestimmte Phase der Schwingung wiederkehrt (Aschoff, 1964). Die Frequenz gibt die Anzahl durchlaufener Zyklen in einer Zeiteinheit an. Die Amplitude beschreibt den maximalen Ausschlag unter und über einem Mittelwert. Die Phase gibt einen Punkt im Rhythmusablauf relativ zu einem objektiven Zeitpunkt während des Zyklus wieder (Nelson, 2000).

3.2. Biologische Rhythmen

Biologische Rhythmen sind periodisch ablaufende, endogen oder exogen bedingte Schwankungen physiologischer Parameter. Die Periode der biologischen Rhythmen variiert dabei von Millisekunden über Sekunden, Minuten, Stunden, Tagen bis zu Jahren (Drischel, 1972; Halberg et al., 1977; Aschoff, 1981; Nelson, 2000).

3.2.1. Circadiane Rhythmen

Unter einem circadianen Rhythmus versteht man einen biologischen Rhythmus mit einer Periodendauer von ca. 24 Stunden (Halberg et al., 1977; Nichelmann et al., 1999; Nelson, 2000).

3.2.2. Circannuale Rhythmen

Circannuale Rhythmen weisen eine Periodendauer von ca. einem Jahr auf (Halberg et al., 1977; Nichelmann et al., 1999; Nelson, 2000).

3.2.3. Ultradiane und infradiane Rhythmen

Ein ultradianer Rhythmus besitzt eine Periodendauer von weniger als 24 Stunden, ein infradianer Rhythmus eine Dauer von mehr als 24 Stunden (Palmer, 1976).

3.2.4. Andere biologische Rhythmen

Circatidale Rhythmen besitzen eine Frequenz von 11-14 Stunden, i.d.R. 12,4 Stunden (Nelson, 2000). Rhythmen mit einer Frequenz von 7 +/- 3 Tagen werden als circaseptane Rhythmen bezeichnet (Halberg et al., 1977). Die Periodendauer circalunarer Rhythmen beträgt 29,5 Tage, d.h. 26-32 Tage (Nelson, 2000), die circavigintaner Rhythmen 21 +/- 3 Tage (Halberg et al., 1977). Unter circatrigintanen Rhythmen versteht man Rhythmen mit einer Frequenz von 30 +/- 5 Tagen (Halberg et al., 1977).

3.3. Endogene und exogene Rhythmen

Nach Döcke (1994) und Nelson (2000) bedeutet die Persistenz eines biologischen Rhythmus unter konstanten Umweltbedingungen, dass der Rhythmus endogenen Ursprungs ist. Verschwindet im Gegensatz dazu ein biologischer Rhythmus unter konstanten Umweltbedingungen, so kann nach Nelson (2000) von der exogenen Natur des Rhythmus ausgegangen werden.

3.4. Zeitgeber

Nach Aschoff (1954) sind Zeitgeber all jene Vorgänge, die für einen Organismus reizwirksam sind. Signale aus der Umwelt, die zu einer Synchronisation zwischen endogenen Rhythmen und periodischen Umweltveränderungen führen, werden als Zeitgeber bezeichnet (Cain u. Wilson, 1974).

3.5. Entrainment und Free-running

Unter Entrainment (Mitnahme) versteht man die Kopplung eines biologischen Rhythmus an einen Zeitgeber. Dieser Vorgang führt zur Synchronisation (Aschoff, 1964).

Free-running bedeutet nach Nelson (2000), dass biologische Rhythmen unter konstanten Umweltbedingungen mit einer ihnen eigenen Frequenz persistieren, also nicht durch Zeitgeber mit der Umwelt synchronisiert sind.

4. Biologische Rhythmen

Praktisch jede physiologische Variable bei Mensch und Tier unterliegt rhythmischen Schwankungen (Palmer, 1970; Drischel, 1972; Mistlberger u. Rusak, 1989; Turek u. Zee, 1999). Biologische Rhythmen finden sich somit bei nahezu allen Lebewesen und laufen auf nahezu allen Ebenen ab. Bubna-Littitz (1980) bezeichnet einen Biorhythmus als „...die Wiederkehr bestimmter Zustandsformen eines Biosystems – einer Zellorganelle, einer Zelle, eines komplexen biologischen Systems, wie es ein Säugetier darstellt, oder einer ganzen Population – in annähernd gleichen Zeitabständen.“

4.1. Endogene und exogene Rhythmen

Biologische Rhythmen, v.a. rhythmische Veränderungen im Verhalten, jährliche Reproduktionszyklen oder der Winterschlaf einiger Tiere wurden schon früh beobachtet, doch war man der Meinung, diese seien ausschließlich durch äußere Faktoren, also Veränderungen in der Umwelt, bedingt (Rusak u. Zucker, 1975). Dabei wurde dem Organismus eine mehr oder weniger passive Rolle zugeschrieben.

Im Jahre 1729 beobachtete der Franzose Jean Jacques d'Ortous de Mairan, dass die mit dem Hell-Dunkelwechsel einhergehenden Blattbewegungen bestimmter Pflanzen unter konstanten Bedingungen, d.h. andauernder Dunkelheit, persistierten (Nelson, 2000). Diese Beobachtung führte dazu, dass der Ursprung der Rhythmicität fortan im Organismus selbst und nicht mehr in seiner Umwelt gesucht wurde (Czeisler u. Guilleminault, 1979). Die im Organismus erzeugten rhythmischen Veränderungen werden als endogene Rhythmen bezeichnet, und ihnen stehen die exogenen Rhythmen gegenüber, also rhythmische Schwankungen, die unter konstanten Umweltbedingungen sistieren (Nelson, 2000). Nach Döcke (1994) sind endogene Rhythmen dadurch gekennzeichnet, dass sie unter konstanten Umweltbedingungen weiterlaufen und ihre Periodik dabei langfristig erhalten bleibt. Zahlreiche Isolationsversuche, d.h. Versuche unter konstanten Umweltbedingungen, wurden in den letzten Jahrzehnten durchgeführt, um endogene Rhythmen zu erkennen und zu untersuchen. So beschreibt Nelson (2000) dass Tiere, die jeweils einzeln in angrenzenden Käfigen unter konstanten Umweltbedingungen gehalten wurden, biologische Rhythmen mit unterschiedlichen Perioden zeigten. In jedem Individuum läuft somit in Abwesenheit von Zeitgebern beispielsweise der biologische Rhythmus der motorischen Aktivität mit einer für das Individuum charakteristischen Frequenz ab.

Eine endogene rhythmische Komponente wurde inzwischen für zahlreiche physiologische Parameter nachgewiesen, so für die Körpertemperatur, die Konzentration der Hormone Cortisol, Testosteron und Wachstumshormon und für die Blutspiegel einer Reihe von Elektrolyten. Auch einige wichtige Verhaltensweisen zeigen deutliche rhythmische Veränderungen, so die motorische Aktivität, das Wach-Schlafverhalten, das Futteraufnahmeverhalten und das Fortpflanzungsverhalten, um nur einige zu nennen (Nelson, 2000).

4.2. Die „circa-Rhythmen“

Seit jeher haben der Tag-Nacht-Wechsel, die Gezeiten und die Jahreszeiten lebende Organismen dahingehend beeinflusst, dass eine Vielzahl biologischer Rhythmen mit diesen Umweltveränderungen synchron verliefen (Rietveld, 1990).

Nelson (2000) beschreibt nach Palmer (1976) vier Typen biologischer Rhythmen, die in engem Zusammenhang mit Signalen aus der Umwelt stehen. Dabei handelt es sich um die circadianen Rhythmen, deren geophysikalisches Äquivalent der Wechsel zwischen Tag und Nacht darstellt, um die circatidalen Rhythmen, die mit dem Wechsel von Ebbe und Flut synchron verlaufen, die circalunaren Rhythmen, die den Phasen des Mondes folgen, und um die circannualen Rhythmen, die Rhythmen, die mit dem Wechsel der Jahreszeiten einhergehen. Unter konstanten Bedingungen, also beim Wegfall der Signale aus der Umwelt, persistieren diese Rhythmen zwar, die Periodenlänge des Rhythmus weicht aber unter diesen Bedingungen von der des mit der Umwelt synchronisierten Rhythmus geringfügig ab (Nelson, 2000). Halberg (1959) stellte diesen Rhythmen deshalb die Vorsilbe „circa“ voran.

Die größte Bedeutung unter den „circa“-Rhythmen kommt sicherlich den circadianen Rhythmen zu (Cain u. Wilson, 1974). Nicht nur Komponenten des Verhaltens zeigen eine deutliche circadiane Rhythmik, auch nahezu alle physiologischen Variablen innerhalb eines Lebewesens, so z.B. die Hormonsekretionen, zeigen diese Anpassung an den Wechsel von Tag und Nacht (Turek, 1994). Von großer Bedeutung sind weiterhin die circannualen Rhythmen, zu denen bei vielen Tierarten der jährliche Rhythmus der Reproduktion, die Migration einiger Vogelarten und der Winterschlaf bestimmter Tiere zu rechnen sind (Turek, 1994).

4.3. Zeitgeber

Nach Aschoff (1954) sind Zeitgeber Umweltfaktoren, die für die Synchronisation von äußerer Periodik und endogener biologischer Rhythmik sorgen. So kommen als Zeitgeber all jene Vorgänge in Frage, die für den betreffenden Organismus reizwirksam sind. Dabei kann es sich nach Aschoff (1954) um diskontinuierliche Signale, etwa ein Tonsignal alle 24 Stunden, um kontinuierliche periodische Vorgänge, wie den täglichen Temperaturgang, oder um den regelmäßigen Übergang eines Zustandes in einen anderen handeln, wofür der Hell-Dunkelwechsel ein Beispiel wäre. Döcke (1994) betont, dass sich dabei die Zeitgeber für unterschiedliche Tierarten und auch für unterschiedliche Körperfunktionen durchaus unterscheiden können. Auch ist eine Unterscheidung in primäre und sekundäre Zeitgeber möglich. Dabei bezeichnet man als primären Zeitgeber denjenigen, der hauptsächlich als Zeitgeber wirkt, der sekundäre Zeitgeber wirkt dabei zusätzlich unterstützend oder er tritt bei Ausfall des primären Zeitgebers ein (Döcke, 1994).

Aschoff (1954) berichtet von verschiedenen Zeitgeberarten. Zum einen nennt er meteorologische Zeitgeber, zum anderen ökologisch-soziologische Zeitgeber. Unter den meteorologischen Zeitgebern nennt er als den wichtigsten und am längsten bekannten Zeitgeber den Hell-Dunkelwechsel, weiterhin können Temperaturschwankungen und auch die Luftfeuchte als Zeitgeber wirken. Als ökologisch-soziologische Zeitgeber nennt er die Beziehung zwischen Jäger und Beute, die beispielsweise zu einer beuteabhängigen

Tagesperiodik führen kann, andererseits Geräusche bzw. Intensitätsschwankungen von Dauergeräuschen, Duftstoffe im Zusammenhang mit der Sexualaktivität, sowie die Fütterung. Dabei ersetzt die Fütterung den primären Zeitgeber Hell-Dunkelwechsel jedoch nur, wenn das Futter rationiert, also einmal täglich und dann nur für kurze Zeit angeboten wird. Damit wird auch klar, dass unter natürlichen Bedingungen immer mehrere Zeitgeber auf einen Organismus einwirken. Dabei ist i.d.R. einer der beherrschende, wobei es aber auch zum Wettstreit unter den Zeitgebern kommen kann (Aschoff, 1954).

Döcke (1994) sieht die funktionelle Bedeutung rhythmisch verlaufender biologischer Prozesse und ihre Synchronisation mit der Umwelt in der Adaptation an externe geophysikalische Periodizitäten. „Zeitgeber „stellen die biologische Uhr“, sie treiben sie nicht an“ (Döcke, 1994).

4.4. Entrainment

Palmer (1976) versteht unter dem Begriff Entrainment (Mitnahme) die Kopplung eines biologischen Rhythmus an einen externen Oszillator, d.h. an einen Zeitgeber, was dazu führt, dass der endogene Rhythmus die Frequenz des Zeitgebers annimmt. Dabei ist dies nach Aschoff (1964) jedoch nur innerhalb eines begrenzten Frequenzbereichs möglich, dem Mitnahmebereich. So wird die Kopplung an einen Zeitgeber immer schwieriger oder sogar unmöglich, je mehr dieser in seiner Frequenz vom endogenen Rhythmus, z.B. vom 24-Stunden-Rhythmus, abweicht (Aschoff, 1954). Nelson (2000) bemerkt weiterhin, dass ein Zeitgeber, der auf einen desynchronisierten, also frei ablaufenden biologischen Rhythmus wirkt, nicht zu jedem Zeitpunkt dieselbe Wirkung ausübt. Unter konstanten Umweltbedingungen ist somit ein endogener Rhythmus nicht zu jedem Zeitpunkt gleich sensibel auf äußere Umweltreize, d.h. Zeitgeber.

Wie bereits erwähnt, ist das Entrainment, also die Synchronisation der endogenen Rhythmen mit der Umwelt, für das Individuum von großer Wichtigkeit, denn es ermöglicht ihm eine Vorhersage bestimmter Umweltereignisse und somit eine Vorbereitung auf Ereignisse wie die Nacht, den Winter und die Reproduktionsphase (Turek u. Zee, 1999; Nelson, 2000). Die Synchronisation durch Zeitgeber ermöglicht aber auch eine interne Synchronisation physiologischer Vorgänge, und auch diese trägt zur Gesundheit, zum Wohlbefinden und zum Überleben des Individuums bei (Turek u. Zee, 1999; Nelson, 2000).

4.5. Free-running

Free-running bedeutet das Fortbestehen eines biologischen Rhythmus unter konstanten Umweltbedingungen mit einer ihm eigenen Frequenz (Spontanfrequenz), die in der Regel geringfügig von der des mit der Umwelt synchronisierten Rhythmus abweicht (Halberg et al., 1977). Somit kann die genetisch festgelegte Spontanfrequenz die korrespondierende Umweltperiodik nicht genau reproduzieren, sie weicht vielmehr um oft art- und rassetypische Beträge von dieser ab (Döcke, 1994).

Untersuchungen an Kindern ergaben, dass die sich entwickelnden endogenen Rhythmen zunächst frei ablaufen und erst allmählich mit der Umwelt synchronisiert werden (Rietveld, 1990). Weiterhin kommt es im Zusammenhang mit dem Alterungsprozess zu

Veränderungen biologischer Rhythmen (Rietveld, 1990). Dabei wird mit zunehmendem Alter ein Verlust der internen Synchronisation einer Vielzahl von Rhythmen beobachtet, wobei häufig der Rhythmus der Körpertemperatur und der des Wach-Schlaf-Rhythmus betroffen sind. Im jungen und adulten Individuum kommt es zur internen Desynchronisation nur, wenn Zeitgeber, also Umweltreize, für längere Zeit abwesend sind und die einzelnen Rhythmen mit ihrer jeweils eigenen Frequenz ablaufen. Studien an Insekten führten zu dem Ergebnis, dass eine Beeinträchtigung und Störung der internen zeitlichen Organisation bei diesen Tieren zur Verkürzung der Lebensdauer führt (Rietveld, 1990).

4.6. Nucleus suprachiasmaticus

Die biologischen Rhythmen, die wir bei unterschiedlichen Individuen beobachten, sind nicht nur eine statische Antwort auf die auf das Individuum einwirkenden Umweltreize, also Zeitgeber, sondern entstehen im Organismus selber und werden durch die Synchronisation mit der Umwelt zu einem Instrument, mit dem das Individuum Veränderungen seiner Umgebung wie Tag, Nacht, Winter u.a. vorhersehen und sich darauf einstellen kann (Turek, 1994). Die anatomische Lokalisation der biologischen Uhr, des Entstehungsortes der endogenen Rhythmik, die nach Turek (1994) auch für die innere Synchronisation physiologischer Prozesse verantwortlich ist, ist der Nucleus suprachiasmaticus (Döcke, 1994). Der Nucleus suprachiasmaticus (SCN) ist eine im anterioren Hypothalamus über dem Chiasma opticum und lateral des dritten Ventrikels gelegene Gehirnregion (Turek, 1994). Er besteht aus einer dicht gepackten Gruppe kleiner Neuronen, die engen gegenseitigen Kontakt aufweisen (Döcke, 1994). Obwohl der Verdacht besteht, dass innerhalb des zentralen Nervensystems der Säugetiere noch andere circadiane Schrittmacher existieren, kann der SCN zu Recht als die Region bezeichnet werden, die die „master clock“ enthält (Nelson, 2000). Turek (1994) fasst die Ergebnisse zahlreicher Autoren zusammen, die den SCN unter experimentellen Bedingungen zerstört haben. Dabei kommt es sowohl bei Tieren, die mit den Zeitgebern ihrer Umwelt synchronisiert waren als auch bei Tieren, deren Rhythmen frei abliefen, zum Verlust oder zur massiven Störung der Koordination biologischer Rhythmen. Die Tiere zeigen nach der Zerstörung des SCN zwar weiterhin motorische Aktivität und fressen, und auch die Hormonsekretion findet weiterhin statt, die zeitliche Organisation zwischen diesen physiologischen Komponenten geht jedoch verloren.

Nach Turek (1994) kann davon ausgegangen werden, dass sich die circadianen Photorezeptoren, also die Rezeptoren, die den Tag-Nachtwechsel registrieren und dem SCN vermitteln, von denen des optischen Systems unterscheiden. Weiterhin ist die bewusste Wahrnehmung des Lichtes für die Synchronisation endogener Rhythmen mit dem Hell-Dunkelwechsel nicht nötig (Turek, 1994). Die neuronale Verbindung des optischen Systems mit dem anterioren Hypothalamus wird als retino-hypothalamische Bahn bezeichnet. Auch bei Blockierung aller übrigen visuellen Bahnen ist diese anatomische Struktur allein ausreichend, eine Verbindung zwischen der Zeitgeberfunktion von Umweltreizen und den endogenen Rhythmen des Individuums herzustellen (Döcke, 1994).

4.7. Epiphyse und Melatonin

Die Epiphyse war in ihrem phylogenetischen Ursprung als photosensorisches System tätig, das vor allem Helligkeitswerte vermittelte (Döcke, 1994). Bei Säugetieren ist die Epiphyse jedoch nicht in der Lage, eine circadiane Rhythmik aufrechtzuerhalten (Turek, 1994). Der SCN projiziert vielmehr seine Circadianperiodik zur Epiphyse, die ebenso wie der Hypothalamus Bestandteil des Zwischenhirns ist (Döcke, 1994). Die Information des SCN über den Hell-Dunkelwechsel wird in der Epiphyse in ein hormonelles Signal übersetzt. Hier wird aus Serotonin in Abhängigkeit von der Dauer der Licht- und Dunkelphasen das Hormon Melatonin gebildet. Da Melatonin fast ausschließlich während der Dunkelphase gebildet wird, steht dem Organismus mit diesem Hormon ein Mittel zur Messung der Tageslänge und somit indirekt zur Bestimmung der Jahreszeit zur Verfügung (Nelson, 2000). Dem Melatonin kommt in der Regulation der Fortpflanzung bei Säugetieren eine besondere Bedeutung zu (Döcke, 1994).

4.8. Periphere Oszillatoren

Der Licht-Dunkelwechsel gilt nach wie vor uneingeschränkt als der stärkste und wichtigste Zeitgeber, um die endogenen biologischen Rhythmen eines Individuums mit seiner Umwelt zu synchronisieren (Stokkan et al., 2001). Jedoch besitzen auch andere Umweltsignale, so die Umgebungstemperatur, Lärm, soziale Faktoren und restriktive Fütterung synchronisierende Eigenschaften, auch wenn diese wesentlich schwächer sind. Während lange Zeit die Meinung galt, der SCN sei die alleinige „master clock“ und alle Organe und Drüsen seien diesem Hauptoszillator unterworfen, konnten Stokkan et al. (2001) mittels restriktiver Fütterung von Ratten zeigen, dass es möglich ist, ein Entrainment, also eine Synchronisation einzelner Organe, so der Leber oder der Lunge, zu erreichen ohne gleichzeitige Beeinflussung des SCN. Während der SCN weiterhin mit dem Hell-Dunkelwechsel synchronisiert bleibt, scheint es in Organen, so beispielsweise der Leber, periphere Oszillatoren zu geben, die direkt auf andere Zeitgeber als den Hell-Dunkelwechsel reagieren, in diesem Fall die restriktive Fütterung, und durch diese synchronisiert werden können. Die Möglichkeit einer schnelleren und direkteren Reaktion auf Veränderungen in der Umwelt könnte diesem Phänomen zugrunde liegen. Eine andere Vorstellung wäre, dass die circadiane Rhythmik zu einer Synchronisation biochemischer Vorgänge innerhalb der Zellen peripherer Organe beiträgt (Schibler et al., 2003). Zellen peripherer Organe sind zwar ebenso wie der SCN dazu befähigt eine circadiane Rhythmik zu entwickeln, doch im Gegensatz zum SCN, der durch den Licht-Dunkelwechsel synchronisiert wird, werden diese peripheren Gewebe bei Säugetieren durch lichtunabhängige Zeitgeber beeinflusst (Schibler et al., 2003). Dabei stellt nach diesen Autoren die Fütterungszeit den primären, also dominanten Zeitgeber für die peripheren biologischen Uhren dar. Dies könnte damit erklärt werden, dass viele Organe in Prozesse involviert sind, die stark von der Fütterung abhängen. Schibler et al. (2003) erwähnen, dass die Fütterungszeit in der Lage ist, die circadiane Genexpression in peripheren Geweben, etwa der Leber, des Herzens, der Nieren und des Pankreas zu beeinflussen, nicht jedoch jene des SCN.

Somit bestünde die Möglichkeit, dass der SCN über das Futteraufnahmeverhalten, das seinerseits wieder vom Wach-Schlafrythmus beeinflusst wird, periphere Strukturen synchronisiert.

Eine geordnete und persistierende circadiane Genexpression in peripheren Geweben bedarf auf Dauer eines intakten SCN.

4.9. Unterschiede zwischen Säugetieren und Geflügel

Spezielle Photorezeptoren in der Retina, die retino-hypothalamische Bahn und der Nucleus suprachiasmaticus stellen beim Säugetier die bedeutenden Komponenten des Systems dar, welches die circadiane Rhythmik steuert. Zu den zahlreichen Effektororganen dieses Systems zählt unter anderem die Epiphyse (Nelson, 2000).

Im Gegensatz dazu gestalten sich die Verhältnisse beim Geflügel komplexer, indem nach Gwinner u. Brandstätter (2001) die Aufgaben des Nucleus suprachiasmaticus der Säugetiere bei den Vögeln von drei verschiedenen Strukturen wahrgenommen werden, so von der Epiphyse mit ihrer rhythmischen Melatoninsekretion, weiterhin einer Region im Hypothalamus, die möglicherweise das Equivalent zum SCN darstellt und der Retina des Auges. Dabei scheint der relative Anteil, zu dem die drei Komponenten jeweils zur Generierung der Rhythmik beitragen, nicht nur innerhalb unterschiedlicher Vogelarten, sondern auch innerhalb eines Individuums je nach Umweltbedingungen zu wechseln (Gwinner u. Brandstätter, 2001).

Im Unterschied zu den Säugetieren scheint die aviäre Epiphyse einen autonomen circadianen Oszillator zu besitzen, der ihr die Fähigkeit zur rhythmischen Melatoninsekretion verleiht (Gwinner et al., 1997). Die Melatoninsekretion der Säugetiere ist im Gegensatz dazu an den Hell-Dunkelwechsel gebunden, wobei nahezu ausschließlich während der Dunkelphase Melatonin gebildet wird (Nelson, 2000). Gwinner et al. (1997) fassen die Ergebnisse zahlreicher Autoren zusammen und beschreiben, wie der Rhythmus der Melatoninsekretion beim Geflügel wiederum auf ein Gebiet im Hypothalamus, d.h. den SCN bzw. das bei den Vögeln zu findende Äquivalent, Einfluss nimmt. Dabei finden sich im aviären SCN Rezeptoren für das Hormon Melatonin, welches die metabolische Aktivität dieser Gehirnregion moduliert. Andererseits existiert auch eine Rückkopplung des SCN über einen polysynaptischen neuronalen Weg, der u.a. das Ganglion cervicale craniale beinhaltet, an die Epiphyse (Gwinner et al., 1997).

Die Retina gilt beim Geflügel neben der Epiphyse als weitere Produktionsstätte für Melatonin (Gwinner u. Brandstätter, 2001). Auch hier findet eine rhythmische Sekretion des Hormons statt, jedoch wird das hier gebildete Melatonin nicht bei allen Spezies ins Blut abgegeben.

Während Säugetiere durch die nächtlich gebildete Melatoninmenge in die Lage versetzt werden, die Tageslänge und damit die Jahreszeit zu erkennen, hat das Melatonin bei Vögeln noch eine weitere Funktion (Gwinner et al., 1997). Die Amplitude der Melatoninsekretion verändert sich zumindest bei einigen Vogelarten im Laufe des Jahres, was zur Folge hat, dass in Zeiten einer geringeren Sekretion auch schwächere Zeitgeber wirksam werden können, da es durch die veränderte Amplitude gewissermaßen zu einer

Schwächung des endogenen circadianen Systems kommt. Von Bedeutung ist dies bei Vögeln, die sich zu bestimmten Jahreszeiten in einer reizarmen Umgebung befinden, so z.B. Pinguine im Sommer in der Arktis, oder bei denen eine Anpassung an wechselnde Zeitgeberbedingungen von Vorteil ist, wie dies bei Zugvögeln während der Migration der Fall ist (Gwinner u. Brandstätter, 2001).

5. Ethologische Rhythmen bei Nutztieren

5.1. Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens

„The species with the best chances of survival will be those which have evolved mechanisms whose response to particular environmental signals leads to sexual maturation and pregnancy, enabling young to be born at a propitious time.“ (Clarke, 1981)

Für viele Tierarten ist die Fortpflanzung auf einen bestimmten Abschnitt des Jahres beschränkt. Nach Nelson (2000) stellt die Fortpflanzungssaison den „temporal fit“, den besten Zeitpunkt für eine erfolgreiche Aufzucht der Jungen dar. Ausreichendes Nahrungsangebot, klimatische Faktoren und die Trächtigkeitsdauer bestimmen unter anderem die jeweils günstigste Jahreszeit für das Reproduktionsgeschehen einer bestimmten Tierart. Fortpflanzungsaktivität zur falschen Jahreszeit gefährdet nach Demas u. Nelson (1996) neben dem Überleben der Nachkommen auch das Leben der Eltern.

Überlebensfähige Nachkommen stellen die Erhaltung der Art sicher (Grandin, 1998). Die Voraussetzung, überlebensfähige Nachkommen zu produzieren, liegt nach Grandin (1998) im erfolgreichen Ablauf von Kopulation, Befruchtung, Trächtigkeit, Geburt und der Aufzucht der Jungen.

Eine Umwelt, in der biologisch wichtige Faktoren einem jährlichen Rhythmus unterliegen, begünstigt Lebewesen, die sich diesem Wechsel unterschiedlicher Lebensbedingungen angepasst haben (Gwinner, 1986). Aus diesem Grund sind nach Gwinner (1986) eine Reihe biologischer Aktivitäten auf ganz bestimmte Jahreszeiten beschränkt, und zwar auf jene, in denen sie mit der größten Wahrscheinlichkeit zum Erfolg führen. Saisonale Aktivitäten sind dort am stärksten ausgeprägt, wo bedeutende Umweltveränderungen in einem bestimmten Zeitraum auftreten.

Das Hormon Melatonin, welches während der Dunkelperiode eines Tages von der Epiphyse ausgeschüttet wird, ermöglicht dem Organismus indirekt die Bestimmung der Jahreszeit über die Messung der Melatoninkonzentration. Die Länge der Hell- und Dunkelphasen geben dem Individuum so die nötigen Signale, um sein Verhalten dem circannualen Zyklus der Reproduktion anzupassen (Nelson, 2000). Damit stellt der Hell-Dunkelwechsel, also die Photoperiode, den wichtigsten Zeitgeber circannualer Rhythmen dar, wobei der Temperatur und dem Futterangebot die Rolle sekundärer Zeitgeber zukommen könnte (Reiter, 1974).

Nach Goldman (1999) spielen neben dem circannualen Rhythmus auch circadiane Rhythmen eine wichtige Rolle im Reproduktionsgeschehen. Die Ovulation und das Fortpflanzungsverhalten unterliegen bei einer Reihe von Spezies einer circadianen Rhythmik, was die Wahrscheinlichkeit eines Zusammentreffens mit dem Partner und einer erfolgreichen Befruchtung erhöht (Goldman, 1999). Ebenso wie für die Mehrzahl circadianer Rhythmen, scheint auch für diese Rhythmen der Hell-Dunkelwechsel der primäre Zeitgeber zu sein.

Gwinner (1986) vergleicht die circannuale Rhythmik mit den circadianen, den circatidalen und den circalunaren Rhythmen und betont ihre endogene Komponente. Diese vier biologischen Rhythmen ermöglichen es dem Organismus, physiologische Prozesse den sich ändernden Umweltbedingungen anzupassen, indem der endogene Rhythmus durch

Zeitgeber mit der Umwelt synchronisiert wird. Dadurch findet die Fortpflanzung in der für das Individuum und auch für die Spezies günstigsten Zeit statt, und eine Vermehrung zu ungünstigen Zeitpunkten wird verhindert (Reiter, 1974 und Thierry et al., 2002).

5.1.1. Pferd

Das Pferd gehört zu den Tierarten mit saisonalem Reproduktionsgeschehen, wobei der circannuale Rhythmus der Reproduktion, ebenso wie bei einer Reihe anderer Spezies, im Wesentlichen durch die Photoperiode beeinflusst wird (Gerlach u. Aurich, 2000; Nagy et al., 2000). Der endogene Rhythmus des Reproduktionsgeschehens wird zudem durch sekundäre Zeitgeber, wie die Temperatur und die Verfügbarkeit von Nahrung, mit der Umwelt synchronisiert (Gerlach u. Aurich, 2000).

Nach Wintzer (1999) ist der Sexualrhythmus der Stute als saisonal polyöstrisch zu bezeichnen, wobei die Tageslichtdauer, die Fütterung und das Klima diesen Rhythmus beeinflussende Umweltfaktoren darstellen. Der Lichteinwirkung, insbesondere der Tagesdämmerung, kommt nach Wintzer (1999) als Zeitgeber eine wichtige Funktion im Fortpflanzungsverhalten zu. Eine photosensitive Phase scheint nach diesem Autor 9,5 bis 10,5 Stunden nach dem Einbruch der Nacht aufzutreten, indem Licht zu diesem Zeitpunkt die Reproduktionsaktivität stimuliert. Auch Nagy et al. (2000) sind der Meinung, dass die Stute eine photosensitive Phase während der Dunkelperiode eines Hell-Dunkel-Zyklus besitzt und die Einwirkung von Licht 9,5 h nach Beginn der Dunkelphase wichtiger als die Gesamtdauer der Lichtphase ist. Unter natürlichen Bedingungen, unter denen der Übergang von der Tages- zur Nachtphase kontinuierlich verläuft und je nach Jahreszeit unterschiedlich lange dauert, könnte jedoch nach Nagy et al. (2000) auch der Zeitpunkt dieser photosensitiven Phase variieren. Der Einfluss der Photoperiode auf das Reproduktionsgeschehen der Stute wird durch die Umgebungstemperatur, den Ernährungszustand und die Qualität des Futters moduliert, wobei sich das Grasens auf der Weide positiv auf den Zeitpunkt der ersten Ovulation des Jahres auswirkt (Nagy et al., 2000).

Die Haupttrossezeit der Stute liegt nach Sambraus (1978) in Mitteleuropa im späten Frühjahr und Frühsommer, wobei in dieser Zeit die beste Befruchtungsquote erzielt wird. Die Tageslichtdauer spielt hierbei eine entscheidende Rolle. Auch nach Bogner u. Grauvogel (1984) spielt der regelmäßig auftretende Wechsel der Tageslichtdauer im Jahresablauf eine wichtige Rolle im Fortpflanzungsgeschehen der Stute und dient zur Synchronisation von Fortpflanzungsvorgängen wie der Brunst und Trächtigkeit sowie der Geburt der Jungtiere. Dabei betonen Bogner u. Grauvogel (1984), dass der Einfluss des Zeitgebers Licht bei den monoöstrischen Wildequiden deutlicher ausgeprägt ist als bei den domestizierten Pferden, wobei Hauspferde in Übereinstimmung mit Wintzer (1999) als polyöstrisch zu bezeichnen sind. Die deutlichste und fruchtbarste Brunst tritt jedoch nach Bogner u. Grauvogel (1984) auch bei allen domestizierten Equiden im Frühjahr und Frühsommer auf. Auch Nagy et al. (2000) bezeichnen die Stute als saisonal polyöstrisch, wobei die Zuchtsaison im Frühling beginnt. Wintzer (1999) bezeichnet das Pferd als „Langtagtier“, dessen sexuelle Hauptsaison von April bis August andauert. Ortavant et al. (1985) zitieren Palmer (1978), nach dem die zyklische Aktivität der Ovarien der Stute Ende April/Anfang Mai beginnt und die größte Anzahl zyklischer Stuten im Juni gesehen

wird. Ab November nimmt die Anzahl der Stuten mit aktiven Ovarien ab, wobei bezüglich der Anzahl an Stuten, die in den Wintermonaten keinen Ovarialzyklus zeigen, rassebedingte Unterschiede bestehen. Die Trächtigkeitsdauer beeinflusst nach Gerlach u. Aurich (2000) die Reaktion einer Tierart auf unterschiedliche Photoperioden, wobei auch diese Autoren das Pferd zu den „long-day breeders“ zählen.

Während der Paarungszeit beträgt die Zykluslänge der Stute 20-23 Tage (Wintzer, 1999). Die Rossedauer unterscheidet sich nach diesem Autor mit drei bis zwölf Tagen in ihrer Länge.

Zwischen den unterschiedlichen Pferdetypen bestehen nach Wintzer (1999) Unterschiede bezüglich der saisonalen Ansprechbarkeit im Fortpflanzungsrhythmus. Dabei zeigen schwere Schläge die größte und leichtere Rassen die geringste Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Auch die geographische Lage spielt eine gewisse Rolle, indem aus Europa importierte Stuten in Nordafrika keine deutlichen Anöstrieperioden mehr aufweisen, hingegen in Europa gehaltene Araberstuten eine saisonale Anöstrie entwickeln können (Wintzer, 1999).

Weibliche Ponys erreichen in einem Alter zwischen einem und eineinhalb Jahren die Pubertät (Wesson u. Ginther, 1981). Dabei fällt der Zeitpunkt des Pubertätsbeginns mit der Fortpflanzungssaison von adulten Ponystuten zusammen.

Wesson u. Ginther (1981) untersuchten den Einfluss der Jahreszeit auf das Fortpflanzungsgeschehen bei Ponystuten anhand einer Auswertung der Fortpflanzungsorgane von Schlachtpferden. Hierbei konnte ein saisonaler Rhythmus der Ovarialaktivität festgestellt werden. Von Januar bis April zeigten 10 bis 16% der Ponystuten einen Ovarialzyklus. Der Anteil der zyklischen Stuten erreichte bis zum Juni 100% und blieb während des Monats September hoch. Ein Abfall der Anzahl zyklischer Stuten konnte von Oktober bis Dezember beobachtet werden. Die Fortpflanzungssaison ist damit nach Wesson u. Ginther (1981) bei Ponystuten kürzer als bei Großpferden. Zudem scheint eine geringere Anzahl von Ponystuten einen ganzjährigen Ovarialzyklus zu zeigen.

Ein jahreszeitlicher Unterschied war nach Wesson u. Ginther (1981) auch bezüglich des Gewichts beider Ovarien, des Durchmessers des größten Follikels und der Anzahl an Follikeln mit jeweils 2 bis 10 mm, 11 bis 20 mm und > 20 mm vorhanden. Die Anzahl großer Ovarialfollikel stieg ab Januar an, um nach einer Spitze im April von Mai bis Juli wieder abzufallen. Ein zweiter Peak konnte im August beobachtet werden, der wiederum von einem Abfall der Anzahl großer Follikel gefolgt wurde.

Die Fortpflanzungssaison der Stute beginnt nach Hughes et. al (1975) auf der nördlichen Halbkugel im April und endet spät im September, wobei die kurzen Tage der Wintermonate zum saisonalen Anöstrus führen.

Die Abwesenheit der zyklischen Aktivität während der Wintermonate könnte nach Nagy et al. (2000) zum einen auf dem Fehlen positiver Signale beruhen, wobei darunter lange Tage, optimale klimatische Bedingungen, optimales Nahrungsangebot und die Anwesenheit eines Hengstes während der Zuchtsaison zu verstehen sind. Signale wie eine kurze Tageslichtdauer, unvorteilhafte klimatische Bedingungen oder mangelndes

Nahrungsangebot könnten hingegen auch direkt zur Unterdrückung des Reproduktionsgeschehens und damit zur saisonalen Azyklie führen (Nagy et al., 2000).

Auch der Hengst besitzt einen endogenen Reproduktionsrhythmus, dessen primärer Zeitgeber der Hell-Dunkelwechsel ist (Clay et al., 1987). Dabei kommt der abnehmenden Tageslichtlänge während der Herbstmonate nach diesen Autoren primär nicht die Aufgabe zu, die Fortpflanzungssaison zu beenden. Vielmehr dient die abnehmende Tageslichtlänge dazu, den Hengst in der kommenden Saison wieder für den stimulierenden Effekt länger werdender Tage zu sensibilisieren. Das Sexualverhalten war nach Clay et al. (1987) stärker durch die Tageslichtlänge beeinflusst als andere Reproduktionsparameter, wie die Spermienproduktion oder die Hodengröße.

Während sich bei weiblichen Tieren das saisonale Reproduktionsgeschehen durch das begrenzte Auftreten des Ovarialzyklus zu bestimmten Jahreszeiten manifestiert, zeigen männliche Angehörige von Tierarten mit saisonaler Fortpflanzungsaktivität eine Reduktion der Hodengröße, der Testosteronausschüttung, der Spermienproduktion und eine verminderte Sexualaktivität während dieser Zeiten sexueller Inaktivität (Gerlach u. Aurich, 2000). Auch der Hengst zeigt nach Hoffmann u. Landeck (1999) eine Beeinflussung des Endokriniums und der germinativen testikulären Funktion durch die Jahreszeit. Im Rahmen einer Untersuchung an elf Warmbluthengsten kamen Hoffmann u. Landeck (1999) zu dem Ergebnis, dass der Großteil der Steroidhormone einem jahreszeitlichen Rhythmus unterliegt, wobei die geringsten Hormonkonzentrationen sowohl im Blutplasma als auch im Seminalplasma während der Monate November bis April nachgewiesen werden konnten. Unter den Parametern zur Beurteilung der Spermaqualität konnten Hoffmann u. Landeck (1999) nur bei dem Parameter Motilität eine eindeutige saisonale Komponente nachweisen. Aufgrund dieser Ergebnisse kommen Hoffmann u. Landeck (1999) zu dem Schluss, dass die germinative Funktion der Hoden weniger durch die Jahreszeit beeinflusst wird als die endokrine Funktion.

Clay et al. (1987) untersuchten den Einfluss der Tageslichtlänge auf den Reproduktionszyklus des Hengstes. Lange Lichtphasen wirkten nach einer 20 Wochen andauernden Phase kurzer Tage stimulierend sowohl auf die Hodengröße, als auch auf die Spermienproduktion und das Sexualverhalten. Die Messung des Skrotalumfanges ergab bei unter natürlichen Lichtverhältnissen gehaltenen Hengsten maximale Werte zwischen 27. April und 23. Mai. Die geringste Spermienproduktion fand nach Clay et al. (1987) während der Monate September und Oktober statt, um danach bis Mai oder Juni kontinuierlich anzusteigen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Hoffmann u. Landeck (1999) konnten Clay et al. (1987) jedoch keine saisonale Fluktuation des Parameters Spermienmotilität feststellen.

Den Untersuchungen von Johnson u. Nguyen (1986) zufolge unterliegt die Anzahl der Sertolizellen pro Hoden beim Hengst einem circannualen Rhythmus. Die Anzahl der Sertolizellen pro Hoden war in den Monaten Juni bis Juli signifikant höher als in den Monaten Dezember bis Januar. Dabei betrug das Gewicht des Hodenparenchyms von Hengsten außerhalb der Fortpflanzungsperiode nur 72% des Gewichtes, welches bei Hengsten während der Reproduktionsperiode gefunden wurde. Eine weitere Untersuchung dieser Autoren ergab eine erhöhte Anzahl an Sertolizellen zwischen Mai und Juli. Dabei

konnte zwischen November und Januar ein geringeres Hodenparenchymvolumen als zwischen Mai und Juli nachgewiesen werden, während das Volumen von Februar bis April und von August bis Oktober mittlere Werte aufwies.

Auch Johnson u. Thompson (1986) kamen während ihrer Untersuchungen an Pferdehoden übereinstimmend mit Johnson u. Nguyen (1986) zu dem Ergebnis, dass das durchschnittliche Hodengewicht und das Volumen des Hodenparenchyms während der Fortpflanzungssaison in den Monaten Juni und Juli am größten war. Dabei konnte in den Monaten Mai bis Juli ein durchschnittliches Parenchymvolumen von 155 +/- 6,4 ml, von August bis Oktober ein Volumen von 129,9 +/- 4,8 ml, von November bis Januar ein Volumen von 120,1 +/- 5,2 ml und von Februar bis April ein Volumen von 142,1 +/- 5,5 ml gemessen werden. Die Anzahl an Leydigzellen pro Hoden war während der Fortpflanzungsperiode um 57% höher, das Volumen der Leydigzellen pro Hoden zeigte eine Erhöhung von 58% während der Reproduktionsphase (Johnson u. Thompson, 1986). Ein jährlicher Rhythmus der Anzahl an Leydigzellen pro Hoden konnte nach diesen Autoren nachgewiesen werden, mit einer geringen Anzahl während der Monate ohne Reproduktionsaktivität, d.h. November bis Januar, einer hohen Anzahl während der Fortpflanzungsperiode im Mai, Juni und Juli, und mittleren Werten zwischen diesen Phasen, d.h. in den Monaten August bis Oktober und Februar bis April.

Obwohl der saisonale Charakter der Fortpflanzung der Stute allgemein akzeptiert ist, setzen eine geringe Anzahl von Stuten nach Fitzgerald et al. (2002) ihren Ovarialzyklus während der Wintermonate fort. Dabei ist zu beobachten, dass eine Verkürzung des Lichttages oder eine höhere endogene Konzentration des Hormons Melatonin nicht bei allen Stuten zum saisonalen Anöstrus führt. Die Aufrechterhaltung der Fortpflanzungsaktivität wird dabei hauptsächlich bei Stuten beobachtet, die während der letzten Jahre nicht trächtig waren. Nach Nagy et al. (2000) tritt der saisonale Anöstrus vor allem bei jungen Stuten und Stuten, die in der letzten Saison ein Fohlen hatten, ein. Auch Wesson u. Ginther (1981) kommen zu dem Ergebnis, dass die Fortpflanzungssaison bei jungen Ponystuten kürzer als bei älteren Tieren ist, indem die Anzahl der Ovulationen während der Herbstmonate bei jüngeren Tieren schneller abfällt. Die Vermutung, dass das eingelagerte Körperfett eine Rolle bezüglich der Fortsetzung des Ovarialzyklus bei der Stute spielen könnte, konnte nach Fitzgerald et al. (2002) nicht bestätigt werden. Der Grad der Adipositas konnte keine Vorhersage über das Fortbestehen der Zyklusaktivität während der Wintermonate machen (Fitzgerald et al., 2002). Die vorhandenen metabolischen Reserven und die verfügbare Energie könnten jedoch Einfluss auf die Reaktion der Stute auf den Zeitgeber Photoperiode haben.

5.1.2. Rind

Nach Grunert u. Berchtold (1999) zeigt das Wildrind nur während eines begrenzten Zeitraumes des Jahres Brunsterscheinungen, weshalb es als saisonal polyöstrisch zu bezeichnen ist. Auch Zeburinder, wie z. B. *Brahman*-Rinder, können bis zu einem gewissen Grad nach Grunert u. Berchtold (1999) als saisonal polyöstrisch bezeichnet werden.

Weibliche Rinder werden während der Wintermonate in allen Klimazonen seltener brünstig, zeigen weniger ausgeprägte Brunstmerkmale und erreichen zu dieser Jahreszeit oft nicht die Hochbrunst (Plasse et al., 1970). Nach Sembraus (1978) ist der Östrus während der Wintermonate kürzer, und auch die erste Brunst post partum tritt im Winter später auf als in den Sommermonaten.

Nach Tucker (1982) und Cavestany et al. (1985) wirken sich die klimatischen Veränderungen während des Jahres auf die Fruchtbarkeit des Rindes aus, indem die Reproduktionsleistung auf der nördlichen Halbkugel während der Wintermonate, hingegen im Gegensatz zu Plasse et al. (1970) und Sembraus (1978) in der Nähe des Äquators im Sommer aufgrund der Temperaturbelastung der Tiere, am geringsten ist.

Auch Chesworth u. Easdon (1983) und Hansen (1985) erwähnen den saisonalen Charakter des Reproduktionsgeschehens des Rindes, der trotz der ganzjährigen Möglichkeit zur Fortpflanzung zu beobachten ist. Obwohl der saisonale Charakter der Fortpflanzung des Rindes nicht mit dem des Schafes vergleichbar ist, scheint es nach Hansen (1985) Mechanismen zu geben, die die Geburt der Kälber im Frühling und Sommer begünstigt. Das Wissen um jene Umweltveränderungen, die dem Rind als Zeitgeber in Bezug auf das Fortpflanzungsgeschehen dienen, und die diese Zeitgeber vermittelnden physiologischen Mechanismen im Organismus, sind nach Hansen (1985) insofern von Interesse, als dieses zu einer Produktionssteigerung führen könnte.

Peters u. Riley (1982a) erwähnen die Beobachtungen von Asdell (1964), wonach bei vielen wilden Spezies der Familie *Bovidae* ein saisonales Reproduktionsgeschehen zu beobachten ist. Obgleich nach Peters u. Riley (1982a) die Domestikation zu einer Selektion geführt haben könnte, die sich ganzjährig fortpflanzende Tiere bevorzugt, scheint dem Rind übereinstimmend mit Chesworth u. Easdon (1983) und Hansen (1985) eine gewisse Sensibilität gegenüber der Photoperiode als Zeitgeber geblieben zu sein. Den günstigsten Zeitpunkt für die Geburt der Jungen stellen dabei, wie für viele andere Tierarten, auch für das Rind die Frühjahrs- und Sommermonate dar (Peters u. Riley, 1982a).

Im Gegensatz zum saisonal polyöstrischen Wildrind sind nach Grunert u. Berchtold (1999) domestizierte Rinder der europäischen Nutzungsrassen als ganzjährig polyöstrisch zu bezeichnen, indem es mit mehr oder weniger konstanter Periodizität während des ganzen Jahres zu einem Wechsel zwischen Paarungsbereitschaft und Ablehnung des Sexualpartners kommt.

Die Dauer des Sexualzyklus beträgt beim Rind nach Grunert u. Berchtold (1999) durchschnittlich 21 (18-24) Tage. Beobachtungen bezüglich des Alters beim Einsetzen des ersten Zyklus ergaben, dass im September geborene Rinder bei Einsetzen der Pubertät jünger waren als im März geborene Tiere (Hansen, 1985). Unabhängig davon kamen Tiere, die im Alter von sechs Monaten Temperaturen und Hell-Dunkelwechseln ausgesetzt wurden, die denen des Frühjahrs und Sommers entsprachen, früher in die Pubertät als Tiere, die in Hinsicht auf Temperatur und Lichtverhältnissen Bedingungen der Herbst- und Wintermonate ausgesetzt waren. Auch Tucker (1982) erwähnt, dass eine Photoperiode, die 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit vermittelt, im Gegensatz zur natürlichen Photoperiode die Pubertät von Holstein Kalbinnen beschleunigt.

Plasse et al. (1970) beobachteten Unterschiede hinsichtlich der Anzahl anovulatorischer Östrusperioden und Ovulationen ohne Brunstsymptome während unterschiedlicher Jahreszeiten bei *Bos indicus* Kalbinnen. Dabei machten anovulatorische Östrusperioden 8,4% aller Zyklen während der Sommermonate aus und nur 3% aller Zyklen während der Wintermonate. Zu den Sommermonaten zählte dabei die Zeit vom 20. März bis 19. September, die Wintermonate umfassten die Zeit vom 20. September bis 19. März. Ovulationen ohne äußere Brunsterscheinungen konnten hingegen mit 31% der Ovulationen öfters während der Wintermonate als während der Sommermonate beobachtet werden, in denen sie 22% der Ovulationen ausmachten.

Randel (1984) kommt zu dem Ergebnis, dass die Jahreszeit einen entscheidenden Einfluss auf die Reproduktionsleistung von *Bos indicus* Kühen hat, wobei die Fruchtbarkeit dieser Tiere während der späten Herbstmonate und während des Winters herabgesetzt ist. Temperatur, Ernährungszustand und Tageslänge sind dabei Faktoren, die sich auf die Reproduktionsleistung auswirken. *Brahman* Rinder in Mexico zeigten nach diesem Autor die höchste Fruchtbarkeit mit 65% in den Monaten Juni bis Oktober und die geringste mit 35% von Januar bis Mai. Die höchste Fertilität bei *Bos indicus* ist in den Monaten Juli bis Oktober zu beobachten und fällt mit warmen Temperaturen, langen Tagen und hoher Nährstoffverfügbarkeit zusammen (Randel, 1984).

Auch auf die Ergebnisse beim Embryotransfer hat die Jahreszeit nach Randel (1984) einen signifikanten Einfluss. Die meisten Trächtigkeiten pro Uterusspülung konnten in den Monaten Juli, August, September und Oktober erzielt werden. Die Anzahl der transferfähige Embryonen war in den Monaten April bis Oktober am höchsten, nicht jedoch die Gesamtzahl aller Ovulationen.

Hansen (1985) erwähnt die Beobachtung von Hammond (1927), nach der die Zwischenkalbezeit bei den Kühen am längsten war, welche in den Wintermonaten gekalbt hatten. Jedoch scheinen nicht nur saisonale Veränderungen der Umwelt für diese Beobachtung verantwortlich zu sein. Der Unterschied zwischen den im Sommer und den im Winter abkalbenden Tieren bezüglich des Einsetzens des ersten Zyklus post partum war größer bei Kühen, die ihr Kalb säugten, sowie für Kühe mit genetisch verankerter Fähigkeit zur hohen Milchproduktion (Hansen, 1985). Weiterhin wurden nach Hansen (1985) Kühe, denen eine energieärmere Ration gefüttert wurde, durch die Jahreszeit stärker beeinflusst als jene mit energiereicherer Ration, und erstgebärende Tiere zeigten sich sensibler in Bezug auf saisonale Umweltveränderungen als Tiere, die schon mehrmals gekalbt hatten.

Hillers et al. (1984) untersuchten den Einfluss einer Reihe von Faktoren auf die Konzeptionsrate post partum, darunter das Alter der Kuh, die Milchleistung und die Jahreszeit. Dabei war das Intervall zwischen Geburt und erster Besamung länger für Kühe mit hoher Milchleistung, die Konzeptionsrate wurde durch die Milchleistung jedoch nicht beeinflusst. Ältere Kühe zeigten insgesamt eine schlechtere Reproduktionsleistung. Die Jahreszeit hatte keinen Einfluss auf die Konzeptionsrate. Obgleich sich der Zeitraum zwischen der Geburt des Kalbes und der ersten Besamung post partum von Monat zu Monat unterschied, konnten Hillers et al. (1984) keine jahreszeitliche Tendenz feststellen.

Auch die Milchleistung wird nach Tucker (1982) durch die Jahreszeit beeinflusst. Dabei reagieren Kühe auf eine längere Lichtphase mit einer erhöhten Milchleistung. Das Laktationsstadium scheint bezüglich der Reaktion auf die längeren Lichtphasen von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Peters u. Riley (1982a) konnten nachweisen, dass die Periode der Azyklie post partum bei Kühen, die zwischen dem 1. November und 30. April gekalbt hatten mit durchschnittlich 70,8 Tagen signifikant länger war als bei Kühen, die zwischen dem 1. Mai und 31. Oktober kalbten, wobei diese Tiere im Durchschnitt 35,9 Tage azyklisch waren. Während die durchschnittliche azyklische Periode aller untersuchten Kühe 53,5 Tage andauerte, konnten Peters u. Riley (1982b) keinen Einfluss durch das Alter der Kühe, die Rasse, Körpergewichtsveränderungen post partum, oder die Anzahl saugender Kälber auf die Dauer der Periode bis zum Wiedereinsetzen des Zyklus feststellen. Es bestand eine negative Korrelation zwischen der Länge der azyklischen Periode und dem Zeitraum zwischen dem Kalben und dem darauf folgenden 21. Juni, dem längsten Tag des Jahres. Die Periode der Azyklie war nach Peters u. Riley (1982b) bei in den Monaten Februar bis April kalbenden Rindern mit 83 Tagen signifikant länger als bei den Tieren, die zwischen August und Dezember kalbten und 44 Tage azyklisch waren.

Peters u. Riley (1982a) stellten eine signifikant negative Korrelation zwischen dem Körpergewicht während der ersten Woche post partum und der Periode der Azyklie fest. Eine signifikant negative Korrelation bestand außerdem zwischen der Photoperiode einen Monat vor dem Geburtstermin und der Dauer der azyklischen Periode.

Nach Grunert u. Berchtold (1999) haben sowohl Fleisch- als auch Milchrinder, die im Winter abkalben, ein längeres Intervall zwischen der Abkalbung und dem Auftreten der ersten Brunst post partum als Tiere, die im Sommer gebären.

Hansen (1985) fasst die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zum saisonalen Charakter des Reproduktionszyklus des Rindes zusammen und erwähnt, dass die sichtbaren Brunstsymptome im Winter am schwächsten ausgeprägt sind.

Auch White et al. (2002) konnten einen Einfluss der Jahreszeit auf die Ausprägung der Brunstsymptome und die Dauer der Brunst bei Angus x Hereford Kühen nachweisen. Die Brunst dauerte mit 17,6 +/- 0,8 h im Sommer (August und September) länger als im Winter (Dezember und Januar) mit 15,5 +/- 0,8 h und im Frühling (April und Mai) mit 13,9 +/- 0,9 h. Zudem unterschied sich die Zahl der Aufsprünge durch Herdenmitglieder pro Östrus, indem die Kühe im Winter während der Dauer der Brunst öfters besprungen wurden als im Sommer und Frühling. Die Ovulation fand nach White et al. (2002) 31,1 +/- 0,6 h nach Brunstbeginn statt, wobei hier kein jahreszeitlicher Einfluss zu erkennen war. Ein jahreszeitlicher Unterschied bestand jedoch bezüglich des Brunstendes und der Ovulation, wobei das Intervall zwischen Brunstende und Ovulation im Winter und Frühling länger war als im Sommer.

Nach Pennington et al. (1985) dauert die Brunst bei Kühe unter heißen klimatischen Bedingungen länger an als bei kühler Umgebungstemperatur. Die Intervalle zwischen den Aufsprüngen sind dabei bei heißem Wetter größer als bei niedrigen Temperaturen. Insgesamt werden ovulierende Tiere nach Pennington et al. (1985) während der kühlen Jahreszeit öfters besprungen als in den heißen Monaten.

Das Brunstverhalten zu Beginn der Brunst war in der Untersuchung von De Silva et al. (1981) im Winter in den Monaten November bis Mai stärker ausgeprägt als in den Sommermonaten Juni bis Oktober, was nach De Silva et al. (1981) mit der Hitzebelastung der Tiere in Verbindung zu bringen sein könnte.

Auch McNatty et al. (1984) sind der Meinung, dass es im Reproduktionszyklus des Rindes trotz der über das ganze Jahr zu beobachtenden Ovulationen und Geburten saisonale Mechanismen gibt. Die Untersuchungen von McNatty et al. (1984) zeigen, dass ein saisonaler Unterschied in der Aktivität der Ovarien trotz der ganzjährigen Zyklusaktivität zu beobachten ist. Der mittlere Durchmesser der östrogenproduzierenden Follikel und der Durchmesser großer Follikel waren größer während der späten Herbst- und Wintermonate, wobei in beiden Fällen eine höhere Anzahl an Granulosazellen zu finden war. Auch die Corpora lutea waren während der Herbst- und Wintermonate schwerer und produzierten mehr Progesteron (McNatty et al., 1984).

Der biologische Rhythmus des Reproduktionsgeschehens zeigt sich auch bei männlichen Rindern insofern, als dass das Ejakulat im Sommer eine höhere Spermienkonzentration und bessere Motilität aufweist (Hansen, 1985). Nach Godfrey et al. (1990) war sowohl die Testosteronkonzentration als auch die Samenqualität bei *Brahman* Bullen aus Texas im Winter, d. h. im Januar, niedriger. Hingegen konnte kein saisonaler Effekt auf die Konzentration des Hormons LH nachgewiesen werden. Hereford Bullen zeigten weniger jahreszeitliche Schwankungen bezüglich der Samenqualität. Godfrey et al. (1990) sind der Auffassung, dass sowohl die endokrinen Funktionen der bovinen Testes als auch die Spermatogenese einer Beeinflussung durch die Jahreszeit unterliegen.

Im Brunstgeschehen des Rindes ist nach Sambras (1978) ein circadianer Rhythmus zu beobachten, indem die meisten Tiere während der Helligkeitsphase des Tages brünstig werden. Dabei scheint nach Sambras (1978) das Maximum in den frühen Morgenstunden zu liegen. Weiterhin besteht scheinbar eine Beziehung zwischen dem Brunstbeginn und den Hauptaktivitätsperioden. Der Eintritt der Dunkelheit beendet eine fortgeschrittene Brunst.

White et al. (2002) konnten hingegen keinen Zusammenhang zwischen Brunstbeginn und Tageszeit feststellen.

Nach Plasse et al. (1970), der Untersuchungen an *Bos indicus* Kalbinnen durchführte, beginnen 82,9% aller Östrusperioden zwischen 4.00 Uhr und 20.00 Uhr, wobei 68,6% zwischen 10.00 Uhr und 20.00 Uhr beginnen. Spitzen konnten nach diesem Autor zwischen 4.00 Uhr und 6.00 Uhr, zwischen 10.00 Uhr und 12.00 Uhr und zwischen 18.00 Uhr und 20.00 Uhr beobachtet werden. In 42,9% aller Fälle wurde die Brunst zwischen 4.00 Uhr und 20.00 Uhr, in 28,6% aller Fälle zwischen 10.00 Uhr und 20.00 Uhr beendet. Während der Großteil der Ovulationen mit 65,7% zwischen 18.00 Uhr und 6.00 Uhr zu beobachten war, fanden nur 28,6% aller Ovulationen zwischen 10.00 Uhr und 20.00 Uhr statt. Der Brunstbeginn fiel damit hauptsächlich in die hellen Stunden des Tages, während der größte Teil der Ovulationen in den Nachtstunden stattfand. Im Gegensatz dazu konnten White et al. (2002) keinen Zusammenhang zwischen Ovulationszeitpunkt und Tageszeit nachweisen.

Nach Tucker (1982) kommt es durch starke Hitzebelastung der Tiere zu einer Verminderung der Brunstsymptome, wobei eine größere Anzahl an Tieren während der Nachtstunden in die Brunst kommt.

White et al. (2002) beobachteten die meisten Aufsprünge zwischen 6.00 Uhr und 12.00 Uhr, wobei kein Unterschied zwischen Frühling, Sommer, Herbst und Winter festzustellen war.

Pennington et al. (1985) untersuchten den Einfluss des Klimas auf die Brunstaktivität. Kühe, die kühlen Temperaturen ausgesetzt sind, zeigen mehr Aufsprünge zwischen 6.00 Uhr und 17.59 Uhr (73%) als zwischen 18.00 Uhr und 5.59 Uhr (27%). Bei kälteren Temperaturen wurden mehr Aufsprünge zwischen 12.00 Uhr und 17.59 Uhr als in warmer Umgebung beobachtet. Die geringste sexuelle Aktivität fiel sowohl unter kalten als auch unter heißen klimatischen Bedingungen mit der Zeit des Milchentzuges zusammen. Während der kalten Jahreszeit war die sexuelle Aktivität auch während der Fütterungszeit reduziert. Die circadiane Komponente der Brunstaktivitäten wird nach Pennington et al. (1985) neben der Umgebungstemperatur zusätzlich durch Managementfaktoren beeinflusst.

Wenngleich Rinder zwar nicht zu den Tierarten mit streng saisonaler Fortpflanzung zu rechnen sind, liegt doch die Vermutung nahe, dass das Reproduktionsgeschehen des Rindes einem biologischen Rhythmus unterliegt, mit herabgesetzter Fruchtbarkeit während der Wintermonate (Hansen, 1985). Unter natürlichen Bedingungen käme es nach Hansen (1985) mit der Zeit zu einer deutlichen Konzentration der Geburten während des Frühjahrs und der Sommermonate.

5.1.3. Schwein

Wildschweine werfen nach Sambraus (1978) nur einmal im Jahr. In Westeuropa fällt die Rauschezeit in den Spätherbst (Hörning et al., 1992). Nach einer Trächtigkeitsdauer von fast vier Monaten werden die Jungen zu Anfang des Frühlings geboren. Steht Nahrung in großer Menge zur Verfügung, kann es nach Sambraus (1978) ausnahmsweise dazu kommen, dass die Bache einen zweiten Wurf im gleichen Jahr zur Welt bringt. Die Fortpflanzungsaktivität findet nach Mauget (1982) beim Wildschwein im frühen Winter statt, wobei die höchste Reproduktionsaktivität im November zu beobachten ist. Die Bache bringt ihren Wurf im späten Frühjahr zur Welt (Mauget, 1982). Der Geburt der Jungen folgt nach Love et al. (1993) eine Laktationsperiode von ungefähr drei Monaten, während der die Sau anöstrisch bleibt. Wird diese Laktationsphase durch den Verlust der Jungen vor der Mitte des Sommers unterbrochen, kann die Sau einen zweiten Wurf im selben Jahr zur Welt bringen.

Claus u. Weiler (1985) fassen die Ergebnisse mehrerer Autoren zum Reproduktionsgeschehen des Wildschweins zusammen. Danach zeigt das Fortpflanzungsverhalten des Wildschweins einen biphasischen Verlauf mit der Hauptfortpflanzungszeit im späten Herbst und einer zweiten Phase, die in den Monat April fällt. Demnach wird im April die höchste Anzahl an Würfen gesehen, gefolgt von einem zweiten Anstieg im August.

Testikuläre Steroide im Seminalplasma von Wildschweinebern erreichen die höchsten Konzentrationen im Spätherbst. Während der Sommermonate kommt es zu einem Abfall der Libido des Wildschweinebers, die im August und September nur noch schwach ausgeprägt ist. Claus u. Weiler (1985) zitieren Jaussiaux (1964), der zu dem Ergebnis kam, dass die Anzahl der Spermatozoen pro Ejakulat ein Maximum im November erreicht, hiernach im Februar absinkt, um im April und Mai ein zweites Mal anzusteigen. Der niedrigste Wert wird im Juni erreicht.

Im Gegensatz dazu ist die Reproduktion domestizierter Schweine nicht auf eine bestimmte Jahreszeit begrenzt, und das Hausschwein wird grundsätzlich als eine Tierart mit nicht-saisonaalem Reproduktionsgeschehen angesehen (Love et al., 1995 u. Peltoniemi et al., 1999b). Trotz dieser Tatsache ist ein Rückgang im Reproduktionserfolg von 10 – 25% während der Sommermonate zu beobachten (Bassett et al., 2001). Untersuchungen ergaben, dass auch bei Schweinen moderner Hybrid-Linien Elemente eines saisonalen Reproduktionsgeschehens, ähnlich dem des Wildschweins, zu finden sind (Bassett et al., 2001). Stork (1979) vergleicht den Rückgang der Reproduktionsleistung des Hausschweins in den Herbstmonaten mit dem saisonalen Reproduktionsgeschehen des Wildschweins und zitiert Mauget (1978), nach dem die Fortpflanzungsaktivität des Wildschweins ein Maximum in den Wintermonaten erreicht, hingegen die Monate Juli, August, September und Oktober durch sexuelle Inaktivität gekennzeichnet sind.

Auch nach Mauget (1982) ist die in den späten Sommer- und frühen Herbstmonaten zu beobachtende verminderte Fertilität des Hausschweins eine Manifestation der Reproduktionssaisonalität des Wildschweins, vom dem das domestizierte Schwein abstammt. Nach Peltoniemi et al. (1999a) zeigen die Reproduktionsparameter des Schweins die niedrigsten Werte im Spätsommer und frühen Herbst, einer Zeit, in der bei Wildschweinen keine Reproduktionsaktivität beobachtet wird. Das Hausschwein scheint demnach trotz der Möglichkeit zur ganzjährigen Fortpflanzung noch einer gewissen Abhängigkeit durch die Jahreszeit zu unterliegen (Love et al., 1995), wobei nach Love (1981) die Zeit der verminderten Fertilität im Spätsommer und frühen Herbst angesiedelt ist. Der primäre Zeitgeber für das Reproduktionsgeschehen ist nach Love et al. (1993) und Love et al. (1995) die Photoperiode, welche dem Schwein als Signal bezüglich der optimalen Paarungszeit dient, wobei nach Love et al. (1993) anderen potentiellen Umweltsignalen, wie der Umgebungstemperatur, dem Nahrungsangebot und sozialen Interaktionen, die Rolle von sekundären Zeitgebern zukommt.

Der normale Brunstzyklus des Hausschweins beträgt nach Bogner u. Grauvogel (1984) 21 Tage, wobei Schwankungen von einigen Tagen möglich sind. Im Gegensatz zum Wildschwein, welches einmal pro Jahr einen Wurf zur Welt bringt, haben Hausschweine über zwei Würfe pro Jahr, was nach Love et al. (1993) weniger auf genetischer Selektion als auf Managementstrategien beruht. Einheitliches Futterangebot, frühes abruptes Absetzen der Jungen und die Anwesenheit eines Ebers zählen dabei zu den Managementstrategien, die eine ganzjährige Fortpflanzungsaktivität fördern sollen. Trotz dieser Maßnahmen sind saisonale Unterschiede im Reproduktionserfolg nicht vollständig zu eliminieren, wobei sich die saisonale Infertilität nach Tast et al. (2002) unter anderem in einer verzögerten Pubertät der Jungsaugen, verlängerten Absetz-Rausche-Intervallen und einer geringeren Abferkelrate zeigt.

Tast et al. (2001) untersuchten den circadianen Rhythmus des Hormons Melatonin beim Wildschwein und beim Hausschwein und konnten zeigen, dass bei allen untersuchten Tieren ein täglicher Rhythmus der Melatoninsekretion zu erkennen war, wobei die Dauer der Dunkelphase, und damit die Jahreszeit, die Dauer der Melatoninsekretion beeinflusste. Tast et al. (2001) sind der Meinung, dass die Dauer der nächtlichen Melatoninsekretion dem Wildschwein als Messgröße dient, mit deren Hilfe die Reproduktionsaktivität in der optimalen Jahreszeit stattfinden kann. Auch beim Hausschwein scheint die Melatoninausschüttung einen Einfluss auf die Reproduktionsaktivität auszuüben. Unteraltungsbedingungen mit künstlicher Beleuchtung sind die Tiere in der Lage, das über Stallfenster einfallende Licht zu interpretieren und folglich darauf zu reagieren, was nach Tast et al. (2001) eine Ursache des saisonalen Infertilitätsproblems beim Schwein darstellen könnte.

Die Untersuchungen von Peltoniemi et al. (1999a) zu saisonalen und haltungsbedingten Effekten auf die Fertilität von Sauen über einen Zeitraum von vier Jahren in finnischen Schweinebeständen ergaben einen deutlichen saisonalen Einfluss auf eine Reihe von Fertilitätsparameter beim Hausschwein. Die Abferkelquote, definiert als der Anteil der werfenden Sauen an den gedeckten oder besamten Sauen, erreichte im Januar 1992 einen Höchstwert von 87,2% und im August 1996 einen Tiefstwert von 63,4%. Die höchste durchschnittliche Abferkelquote konnte regelmäßig von November bis April beobachtet werden, wohingegen in den Monate August und September die niedrigsten Abferkelquoten, mit Werten von 63,4% - 77,7% im August in den Jahren 1993 - 1996 und Werten von 70,8% - 81,7% im September zwischen 1992 und 1995, gefunden wurden.

Tast et al. (2002) untersuchten Manifestationen der saisonalen Infertilität in einem Schweinebestand in Finnland. Die Abferkelquote erreichte im Winter und Frühjahr (Februar bis Mai) einen Wert von 72%, was 1,2 Inseminationen pro Sau bedeutete. Im Sommer und Herbst (August bis November) hingegen lag die Abferkelquote mit 63% deutlich niedriger, was weitgehend mit den Ergebnissen von Peltoniemi et al. (1999a) übereinstimmt, und es waren 1,3 Inseminationen pro Sau nötig.

Hurtgen u. Leman (1981) untersuchten jahreszeitliche Unterschiede in der Abferkelquote bei Sauen, die innerhalb von sieben Tagen nach dem Absetzen erneut belegt wurden. Belegungen im September und Oktober führten dabei zu niedrigeren Werten als Belegungen während der Monate Februar, März, April und Mai. Sauen, die im Spätherbst, Winter und Frühjahr belegt wurden erreichten nach Love (1981) höhere Abferkelraten als im Sommer und frühen Herbst belegte Tiere.

Die Anzahl der Sauen, die nach einer ersten Bedeckung oder Besamung nochmals gedeckt oder besamt werden mussten, war nach Peltoniemi et al. (1999a) in den Monaten August bis November deutlich erhöht, wobei die durchschnittliche Wiederbelegungsrate im Dezember 11,2% betrug, im November hingegen 18,6%. Die durchschnittliche Wiederbelegungsrate während der vier Jahre andauernden Untersuchung betrug dabei 14,0%.

Neben dem saisonalen Einfluss auf die Wiederbelegungsrate zeigte sich ein deutlicher haltungsbedingter Einfluss auf diesen Fertilitätsparameter. In einstreuloser Haltung mussten die Sauen mit 15,9% öfters ein zweites Mal belegt werden als in Haltungsformen mit Einstreu. Sauen mit Stroheinstreu zeigten eine Wiederbelegungsrate von 13,9%, unter

den Tieren, die auf Sägespänen gehalten wurden mussten 14,4% nochmals belegt werden. Bei auf Einstreu gehaltenen Sauen war zudem der saisonale Einfluss auf die Wiederbelegungsrate geringer ausgeprägt. Peltoniemi et al. (1999a) konnten weiterhin zeigen, dass Sauen, die Rauhfutter erhielten mit 13,9% im Vergleich zu 16,1% weniger oft wiederbelegt werden mussten als Tiere, die kein Rauhfutter erhielten. Eine Erklärung hierfür könnte nach Peltoniemi et al. (1999a) die Tatsache sein, dass Sauen auf Einstreu und mit Rauhfutterzusatz ihr speziesspezifisches Verhalten besser ausleben können, was zu einer verminderten Stressbelastung dieser Tiere beitragen könnte.

Die durchschnittliche Wiederbelegungsrate betrug nach Peltoniemi et al. (1999b) 13,8%, wobei Wiederbelegungen auch im Rahmen dieser Studie von Juli bis November vermehrt auftraten.

Sauen, die vom Eber gedeckt wurden, zeigten mit 13,9% nach Peltoniemi et al. (1999a) eine geringere Wiederbelegungsrate als Tiere, die künstlich besamt wurden, wobei hier 14,6% der Tiere zur Wiederbesamung anstanden. Der positive Effekt des natürlichen Deckaktes konnte während des ganzen Jahres beobachtet werden, allerdings war der Unterschied zwischen Bedeckung und künstlicher Besamung im Juli größer als in den restlichen Monaten.

Peltoniemi et al. (1999a) untersuchten als weiteren Fertilitätsparameter die Anzahl der Ferkel am Tag der Geburt und nach drei Wochen sowie das Gewicht des Wurfes zu diesem Zeitpunkt. Die Anzahl lebend geborener Ferkel und die Anzahl der Ferkel drei Wochen nach der Geburt unterlagen diesen Untersuchungen zufolge keinen jahreszeitlichen Schwankungen. Lediglich beim Gewicht des Wurfes drei Wochen nach der Geburt zeigte sich ein jahreszeitlich bedingter Unterschied, indem die Würfe im Februar und März das höchste Gewicht hatten und zwei Tiefpunkte bezüglich des Gewichtes der Ferkel im Juni und November zu beobachten waren. Ein Grund hierfür könnte eine reduzierte Futtermittelaufnahme der Sauen im Sommer und Herbst aufgrund hoher Umgebungstemperaturen sein, die wiederum zu einer verminderten Milchleistung und damit schlechteren Versorgung der Ferkel führt.

Auch nach Love (1978) unterliegt die Wurfgröße keinen saisonalen Schwankungen, und der Zeitpunkt der Belegung der Sau hat keine Auswirkung auf die Anzahl der Ferkel.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Love (1978) und Peltoniemi et al. (1999a) stellten auch Tast et al. (2002) keinen Unterschied in der Anzahl der Ferkel pro Wurf zwischen in den Monaten Februar bis Mai bzw. August bis November inseminierten Sauen fest.

Die Untersuchungen von Peltoniemi et al. (1999a) ergaben, dass das durchschnittliche Alter zum Zeitpunkt der ersten Besamung oder Bedeckung bei 234,1 +/- 0,5 Tagen lag. Das Alter war mit 241,4 +/- 0,5 Tagen im November höher als im März mit 229,9 +/- 0,5 Tagen. Von Januar bis Juni betrug das Erstbelegungsalter 231,3 +/- 0,6 Tage, von Juli bis September 236,9 +/- 1,3 Tage.

Das Alter der Sau zum Zeitpunkt des ersten Wurfes betrug nach Peltoniemi et al. (1999b) im Durchschnitt 346,7 +/- 33,6 Tage. Schweine, die zwischen Dezember und April zur Welt kamen, d.h. deren Pubertät in die Monate August bis Dezember fiel, waren zum Zeitpunkt ihres ersten Wurfes mehr als fünf Tage älter als Schweine, die während der restlichen Monate geboren wurden.

Nach Claus u. Weiler (1985) scheint es wahrscheinlich, dass auch die Pubertät männlicher Tiere durch die Photoperiode beeinflusst wird. Der Testosterongehalt im Blut stieg bei jungen männlichen Tieren, die einer stimulierenden Photoperiode mit abnehmender Tageslichtlänge ausgesetzt waren schneller an als bei Tieren, die zunehmende Tageslichtlänge erhielten. Auch die Konzentration des Hormons 5-alpha-Androstenon im Fettgewebe im Alter von 21 bis 28 Wochen war bei den Tieren signifikant höher, die einer stimulierenden Photoperiode ausgesetzt waren.

Lahrman u. Gardner (1997), die Untersuchungen in Schweinezuchtbetrieben in Nordwest-Deutschland durchführten, stellen fest, dass Absetz-Belegintervalle über sieben Tage von Mai bis Oktober mit 33% signifikant häufiger auftraten als mit 27% von November bis April. Umrauschende und Nicht-in-Produktion stehende Sauen wurden mit 15,7% bzw. 7,5% in den Monaten Februar bis Juli häufiger beobachtet als im Zeitraum August bis Januar, in dem Umrauschen bei 13% und Nicht-in-Produktion bei 4% der Sauen beobachtet wurde. Tast et al. (2002) beschreiben ein tendenziell längeres Absetz-Rausche-Intervall in den Monaten August bis November mit 7,6 +/- 7,3 Tage im Vergleich zum Zeitraum Februar bis Mai mit 6,3 +/- 4,0 Tagen, wenngleich keine Signifikanz zu erkennen war. Peltoniemi et al. (1999b) berichten von einem durchschnittlichen Absetz-Rausche-Intervall von 6,1 +/- 2,5 Tagen. Dabei ist das Risiko, dass sich dieses Intervall auf über zehn Tage verlängert besonders in den Herbstmonaten August bis Oktober gegeben.

In den Monate Juli, August und September tritt nach Hurtgen u. Leman (1981) die geringste Brunstaktivität auf. Eine Brunst innerhalb von sieben Tagen nach dem Absetzen ist nach Hurtgen u. Leman (1981) in den Monaten Juli, August und September weniger häufig zu beobachten als im Oktober, November und Dezember.

Eine Studie von Lahrman u. Gardner (1997) ergab eine Häufigkeit an umrauschenden Sauen von 2% von November bis Dezember im Gegensatz zu durchschnittlich 8% während der übrigen Monate. Verlängerte Absetz-Belegintervalle von mehr als sieben Tagen bis zur ersten Belegung wurden im November und Dezember mit 24% häufiger beobachtet als in den übrigen Jahreszeiten mit durchschnittlich 13% verlängerten Intervallen. Kleine Würfe, d.h. weniger als sechs lebend geborene Ferkel, wurden nach Lahrman u. Gardner (1997) im November und Dezember mit einem Anteil von 13% häufiger beobachtet als während der restlichen Zeit des Jahres, wo ihr Anteil nur 4% betrug.

Tast et al. (2002) untersuchten die Bedeutung der „Early disruption of pregnancy“ (EDP) bezüglich der saisonalen Infertilität des domestizierten Schweins. Dabei übernehmen Tast et al. (2002) die Definition von Love et al. (1993), nach der EDP der frühe Abbruch einer nachgewiesenen Trächtigkeit ist, d.h. es kommt innerhalb einer Woche nach der Implantation zum Tod und Verlust der Embryonen. EDP konnte nur bei einer Sau im Zeitraum Februar bis Mai festgestellt werden, hingegen bei neun Tieren in den Monaten August bis November. Die Unterschiede in der Abferkelrate zwischen den Winter- und Frühjahrsmonaten und den Sommer- und Herbstmonaten werden nach Tast et al. (2002) zumindest teilweise durch die EDP verursacht.

Die Progesteronkonzentration im Blut trächtiger Sauen zeigt nach Tast et al. (2002) keine jahreszeitlich bedingten Unterschiede.

Anhand einer Untersuchung an Schlachtschweinen konnte festgestellt werden, dass eine Inaktivität der Ovarien am häufigsten in den Monaten April, August und Oktober auftrat (Peltoniemi et al., 1999b). Der Prozentsatz inaktiver Ovarien betrug dabei im April 33,5%, im August 31,1% und im Oktober 36,9%. Im Dezember erreichte der Anteil inaktiver Ovarien dagegen ein Minimum von 14% (Peltoniemi et al., 1999b).

Die Anzahl der Sauen, die wegen beobachtetem Anöstrus zur Schlachtung kamen, war in den Monaten August, Oktober und November am größten (Peltoniemi et al., 1999b), wobei die große Anzahl inaktiver Ovarien im Sommer und Herbst dafür spricht, dass es sich wirklich um Tiere im Anöstrus handelte. Nicht konzipierende Sauen kamen gehäuft in den Monaten Januar und Februar, dagegen am seltensten im April bis Juni, zur Schlachtung.

Claus u. Weiler (1985) beschreiben die Beobachtung bei einem Schwein, das von Anfang August bis Ende September spontan keine Zyklusaktivität mehr zeigte. Weiterhin erwähnen Claus u. Weiler (1985) die Ergebnisse einer Untersuchung, wonach bei sechs von 15 Sauen von Juli bis Oktober eine Phase des Anöstrus auftrat, bei drei von den 15 Sauen auch in den Monaten Februar und März. Hingegen kam von Dezember bis Januar und von April bis Juni keine der Sauen in den Anöstrus.

Stork (1979) untersuchte die Reproduktionsleistung in fünf großen Schweinebeständen in England und kam zu dem Ergebnis, dass Aborte häufiger bei Sauen auftraten, die zwischen Mai und Oktober belegt wurden, hauptsächlich jedoch bei jenen, deren Belegung in den Monaten Juni bis September stattfand. Die häufigsten Aborte ereigneten sich im September und Oktober.

Ebenso wie bei weiblichen Tieren werden auch bei männlichen Tieren saisonale Einflüsse auf das Reproduktionsgeschehen beobachtet. In einer Untersuchung von Andersson et al. (1998) in Schweden wurden 48 im Winter geborene ca. 42 Tage alte männliche Schweine drei unterschiedlichen Photoperioden ausgesetzt. Die Haltung der ersten Gruppe, der Kontrollgruppe, erfolgte unter den natürlichen Lichtverhältnissen von Januar bis Juni. Die zweite Gruppe war einer künstlichen Photoperiode ausgesetzt, die die Lichtverhältnisse von Mitte März bis August simulierte. Bei der dritten Gruppe wurde die Photoperiode von Mitte September bis Februar nachgeahmt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen unter anderem, dass das Gewicht der Bulbourethraldrüsen bei der Schlachtung mit 115 kg Körpergewicht bei der zweiten Gruppe niedriger war als bei der dritten Gruppe. Die Spermatogenese zum Zeitpunkt der Schlachtung war in der dritten Gruppe weit mehr fortgeschritten als in der ersten und zweiten Gruppe. Andersson et al. (1998) kommen zu dem Schluss, dass eine Photoperiode mit abnehmender Tageslichtlänge die Entwicklung der Spermatogenese und die Entwicklung des Ebergeruches im Vergleich zu Photoperioden mit langen Lichtphasen fördert, was den Verhältnissen beim Wildschwein entspricht.

Hennessy u. Williamson (1984) kommen anhand einer Untersuchung in einem Schweinebestand in der Nähe von Melbourne zu dem Ergebnis, dass neben der Jahreszeit auch Managementfaktoren eine entscheidende Rolle zum Reproduktionserfolg eines Schweinebestandes beitragen. Dabei können Sozialkontakte, Nahrungsangebot und andere Umweltfaktoren als Stressoren wirken und Reproduktionsparameter wie die Abferkelquote beeinflussen.

Die Abferkelrate wird nach Love et al. (1995) durch die Aufstallungsart beeinflusst, und Gruppenhaltung wirkt sich während der Periode der saisonalen Infertilität des Hausschweins negativ auf diesen Reproduktionsparameter aus. Einzeln aufgestallte Sauen zeigten hingegen keine jahreszeitliche Beeinflussung der Abferkelquote.

Die Umgebungstemperatur, die von einer Reihe von Autoren mit Hitzestress und daraus resultierender verminderter Fruchtbarkeit in Verbindung gebracht wird, hat nach Peltoniemi et al. (2000) keine große Bedeutung hinsichtlich des saisonalen Infertilitätsproblems. Einen Hinweis hierfür stellt die Tatsache dar, dass saisonale Infertilität auf allen Kontinenten und unter einer Vielzahl klimatischer Bedingungen beobachtet wird. Zudem überdauert die Periode der reduzierten Fertilität nach Peltoniemi et al. (2000) den Monat August und somit die heißeste Jahreszeit und zieht sich in die kälteren Herbstmonate hinein.

Auf das Tier einwirkende Stressoren, unter anderem sozialer Stress verursacht durch Gruppenhaltung, haben nach Peltoniemi et al. (2000) möglicherweise einen Einfluss auf die Ausprägung des Infertilitätsproblems des Hausschweins, was mit den Beobachtungen von Love et al. (1995) übereinstimmt.

Ein für die Fortpflanzung wichtiger Unterschied zwischen den Jahreszeiten ist die Verfügbarkeit von Nahrungsquellen. Love et al. (1995) untersuchten in zwei Schweinebeständen in Australien, inwieweit die Fütterung und die Aufstallungsart in der Lage sind, den saisonalen Einfluss auf das Reproduktionsgeschehen des Schweins zu modulieren. Die Tiere waren dabei entweder einzeln oder in einer Gruppe aufgestellt und erhielten eine niedrige (1,6 – 2,0 kg / Schwein / Tag), mittlere (2,5 kg / Schwein / Tag) oder große (>3,6 kg / Schwein / Tag) Futtermenge während der ersten vier Wochen nach der Belegung und eine einheitliche mittlere Ration von diesem Zeitpunkt ab bis zur Geburt der Ferkel. Love et al. (1995) konnten zeigen, dass Tiere während der Sommer- und Herbstmonate, denen eine niedrige Futtermenge gefüttert wurde, eine für diese Jahreszeit typische niedrige Abferkelquote von unter 75% zeigten. Dagegen zeigte sich bei Schweine in den Winter- und Frühjahrsmonaten, denen die gleiche geringe Futtermenge gefüttert wurde, kein negativer Einfluss auf die Abferkelquote, die bei über 85% lag. Wurden die Tiere während der Sommer- und Herbstmonate nach der Belegung hingegen mit einer großen Futtermenge gefüttert, konnte dadurch der negative saisonale Einfluss auf diesen Reproduktionsparameter abgeschwächt und die Abferkelquote gesteigert werden, wobei dies besonders bei jüngeren Tieren beobachtet werden konnte. Damit wird deutlich, dass eine Ration, die eine hohe Fertilität während der Winter- und Frühjahrsmonate ermöglicht, während der Sommer- und Herbstmonate unzureichend ist. Nach Love et al. (1995) konnte bei einzeln aufgestellten Sauen, denen eine mittlere Ration während der Trächtigkeit gefüttert wurde, kein saisonaler Einfluss auf die Abferkelquote beobachtet werden. Die einzeln aufgestellten Sauen erreichten während der Sommer- und Herbstmonate eine Abferkelquote von 83,6% und während der Winter- und Frühjahrsmonate einen Wert von 87,6%, was keinen signifikanten Unterschied darstellt. Mögliche Ursachen hierfür könnten die gleichmäßigere Nahrungsaufnahme, Stressreduzierung oder die Eliminierung sozialer Einflüsse der Gruppe sein.

Die Untersuchungen von Love et al. (1995) ergaben zudem, dass in Gruppen gehaltene Sauen nach der Diagnose „nicht trächtig“ eine Phase ohne Rauschesymptome von 90 Tagen oder mehr zeigten. Etwa zeitgleich zeigten diese Tiere erneut Rauschesymptome.

Dieser Zeitpunkt war nach Love et al. (1995) identisch mit dem von Mauget (1982) beschriebenen Zeitpunkt des Beginns der Fortpflanzungsaktivität des Wildschweins. Delcroix et al. (1990) beobachteten zwei Gruppen von weiblichen Wildschweinen und konnten zeigen, dass der Zeitpunkt der Geburt der Jungen eine starke Synchronisation aufwies. Weiterhin unterlag das Zyklusgeschehen in der Gruppe einer auffälligen Synchronisation, indem im Sommer und Herbst alle Tiere eine anöstrische Phase zeigten und im darauf folgenden Dezember in derselben Woche ihre Zyklusaktivität wieder aufnahmen.

5.1.4. Legehennen

Die wilden Vorfahren unserer Legehennen entstammen den tropischen und subtropischen Regionen Südostasiens (West u. Zhou, 1989). Der Reproduktionszyklus dieser Wildhühner wird durch die Photoperiode, aber auch andere Zeitgeber gesteuert, die den Kücken den Schlupf zu einer Zeit ermöglichen, in der Nahrung in optimaler Menge zur Verfügung steht.

Haushühner erreichen nach Sharp (1992) in einem Alter von 18 bis 26 Wochen die Geschlechtsreife. Der Wechsel von einer Photoperiode mit kurzer Tageslichtlänge zu einer Photoperiode mit langer Lichtphase stimuliert und synchronisiert bei Hennen im Alter von 18 bis 22 Wochen den schnellen Beginn der Legeperiode (Sharp et al., 1992).

Nach Sharp (1993) beginnt die Legetätigkeit bei unter natürlichen Lichtverhältnissen gehaltenen Legehennen im Winter kurz nach der Sonnenwende, erreicht einen Höhepunkt zu Beginn des Frühlings, beginnt hiernach kurz vor dem Herbstäquinoktium abzufallen, um im Spätherbst und frühen Winter einen Tiefpunkt zu erreichen. Somit ist die Eiproduktion nach Sharp (1993) einem saisonalen Rhythmus unterworfen, wobei am wenigsten Eier im Spätherbst und frühen Winter, am meisten hingegen im Frühjahr und Frühsommer gelegt werden. Hierbei ist der saisonale Rhythmus der Eiproduktion bei Hennen mit einer niedrigen Eiproduktion deutlicher ausgeprägt als bei Tieren, die eine hohe Legeleistung zeigen (Whetham, 1933). Die Photoperiode ist nach Sharp (1993) der primäre Zeitgeber, der den circannualen Zyklus der Eiproduktion mit der Umwelt synchronisiert. Die saisonalen Unterschiede in der Eiproduktion gehen jedoch denen der Photoperiode voraus, anstatt ihnen zu folgen. Auch Whetham (1933), die die Legeleistung von Hennen unter besonderer Berücksichtigung saisonaler Einflüsse untersuchte, kommt zu dem Ergebnis, dass die Kurve der Eiproduktion der der Tageslichtlänge vorausgeht.

Die kritische Tageslänge, d.h. die Lichtdauer, die nötig ist, um die Ausschüttung des Hormons LH zu bewirken, beträgt nach Sharp (1993) bei Weissen Leghorn Hennen ungefähr zehn Stunden pro Tag. Um eine maximale LH-Ausschüttung zu erreichen, sind nach diesem Autor hingegen zwölf Stunden Licht pro Tag nötig. Geringfügige Unterschiede bestehen hinsichtlich dieser beiden Werte bei den verschiedenen Hühnerrassen. Nachdem die kritische Tageslänge im Frühjahr erreicht ist, kommt es zur vermehrten Gonadotropinausschüttung und folglich zur gesteigerten Eiproduktion (Sharp, 1993).

Sharp (1993) untersuchte den Einfluss verschiedener Tageslichtlängen auf die Legetätigkeit. Eine Gruppe von Legehennen war während der Aufzucht einer Lichtperiode von vier Stunden ausgesetzt, eine zweite Gruppe erhielt 20 Stunden Licht pro Tag. Nach einer Legephase von 26 Wochen wurden beide Gruppen einer Lichtphase von zwölf Stunden ausgesetzt, was dazu führte, dass die erste Gruppe, die vorher vier Stunden Licht erhalten hatte, einen signifikanten Anstieg sowohl der Plasma-LH-Konzentration, als auch der Legeleistung zeigte. Die zweite Gruppe, d.h. diejenige, die 20 Stunden dem Licht ausgesetzt gewesen war, reagierte auf diese Reduzierung der Lichtperiode mit einem signifikanten Abfall in der Konzentration des Hormons LH im Plasma, sowie einem kontinuierlichen Abfall der Legeleistung.

Die Legeleistung von Hennen, die einem 20-stündigen Lichttag ausgesetzt waren, erreichte nach Sharp (1993) zwar früher ein Maximum als jene von Tieren, die elf Stunden Licht erhielten. Bei letzteren Tieren hielt die Legeleistung jedoch über einen längeren Zeitraum an, so dass sich nach 42 Wochen die Gesamtzahl der gelegten Eier mit 109 ± 14 gelegten Eiern bei 20 Stunden Licht gegenüber 103 ± 9 Eiern bei elf Stunden Licht nur unwesentlich unterschied. Auf weitere Photostimulation reagierten nach Sharp (1993) allerdings nur Hennen aus der Gruppe mit elf Stunden Beleuchtung. Die zweite Gruppe zeigte sich refraktär gegenüber weiterer Lichtexposition, was nach Sharp (1993) mit der photorefraktären Periode von wild lebenden Hühnern in der Mitte des Sommers zu vergleichen ist.

Sharp et al. (1992) führten Untersuchungen zum Einfluss verschiedener Lichtregime auf Tiere unterschiedlichen Alters durch. In der ersten Legeperiode erreichte die Eiproduktion der Tiere sieben Wochen nach der Verlängerung der Lichtperiode von acht auf 14 Stunden im Alter von 29 Wochen ein Maximum von fünf Eiern pro Henne und Woche. Auf dieses Maximum folgte ein Abfall der Legeleistung bis zur 60. Woche auf 2-2,5 Eier pro Henne und Woche. Ab der 45. Woche konnten zudem Tiere beobachtet werden, die eine Woche oder länger kein Ei legten. Am Ende der ersten Legeperiode, d.h. in den Wochen 65 bis 85, zeigten 80% der Tiere einen Wechsel zwischen Legephasen und Phasen, in denen keine Eier gelegt wurden. Wurden die Tiere nach einer Mauser und einer Verlängerung der Lichtphase von drei Stunden auf 20 Stunden während einer zweiten Legeperiode beobachtet, so zeigte sich ein Maximum in der Legeleistung vier bis neun Wochen nach der Photostimulation mit 3,9 - 4,3 Eiern pro Henne und Woche. Auf einen Wechsel der Photoperiode von drei Stunden Licht auf elf Stunden Licht pro Tag folgte ein langsamerer Anstieg der Legeleistung mit einem niedrigeren Maximum zwischen der 10. und 33. Woche nach der Photostimulation. Kontrolltiere, die während der Untersuchung kontinuierlich drei Stunden Licht pro Tag erhielten, zeigten ebenfalls eine zweite Legeperiode, jedoch mit einer signifikant geringeren maximalen Eiproduktion.

Okumura et al. (1988) untersuchten den jahreszeitlichen Verlauf einer Reihe von Leistungsparametern in der ersten Legeperiode im Alter von fünf bis 16 Monaten bei Weissen Leghorn Hennen in Japan. Die Legehennen waren während der Untersuchungsdauer den für die Region typischen jahreszeitlichen Schwankungen in der Photoperiode und der Umgebungstemperatur ausgesetzt.

Hennen, die in den Monaten März bis September, jedoch nicht im April, geschlüpft waren hatten eine höhere Eiproduktionsrate als Tiere, die während der übrigen Monate des

Jahres geschlüpft waren. Das Eigewicht fluktuierte, die geringsten Werte waren jedoch bei im Juni geschlüpften Tieren zu finden. Die Eimasse zeigte die geringsten Werte bei im Dezember geschlüpften Tieren und hohe Werte bei im Mai geschlüpften Hennen (Okumura et al., 1988).

Die durchschnittliche Eiproduktion stieg nach Okumura et al. (1988) in den ersten acht bis zehn Wochen stark an, um hiernach langsam abzufallen. Der Höhepunkt der Eiproduktionsrate erreichte bei im November und Dezember geschlüpften Hennen höhere Werte als bei im Juli geschlüpften Tieren. Nach diesem Peak hingegen zeigten im Juli geschlüpfte Hennen eine höhere Rate als im November und Dezember geschlüpfte Tiere. Ein Vergleich zwischen im Februar und im April geschlüpften Weissen Leghorn Hennen hinsichtlich der Legeleistung ergab nach Whetham (1933) deutliche Unterschiede. Im Februar geschlüpfte Tiere begannen im September mit dem Legen, ihre Eiproduktion sank jedoch bis Dezember, um hierauf wieder anzusteigen. Im Gegensatz dazu fiel der Beginn der Legeperiode bei im April geschlüpften Tieren in den Monat November. Diese Tiere zeigten eine kontinuierliche Steigerung ihrer Eiproduktion bis zum März. Whetham (1933) stellt weiterhin fest, dass im Vergleich zu im Februar geschlüpften Hennen, bei im März, April und Mai geschlüpften Tieren eine Verzögerung bezüglich des Beginns der Legetätigkeit zu beobachten ist. Der Grund hierfür könnte nach Whetham (1933) die Tatsache sein, dass bei den im März, April und Mai geschlüpften Tieren die Pubertät in eine Zeit abnehmender Tageslichtlänge fällt. Whetham (1933) zitiert Kemster (1927), nach dem der optimale Zeitpunkt des Beginns der Legereife in die Zeit vom 1.-15. November fällt und Riddle (1931), der herausfand, dass die Legereife früher erreicht wird, wenn die Henne das Alter von vier bis fünf Monaten in der Zeit von Februar bis Juli erreicht, hingegen später erreicht wird, wenn dieses Alter im Herbst erreicht wird.

Der primäre Zeitgeber für die Legeleistung ist die Photoperiode, was Okumura et al. (1988) aus der Tatsache schließen, dass die Eiproduktion bei gleichen Umgebungstemperaturen bei längeren Lichtphasen höher ist. Der Effekt der Photoperiode und eventuell anderer vorhandener Zeitgeber auf die Eiproduktion ist jedoch altersabhängig. Nach Okumura et al. (1988) war die Eiproduktion während der frühen Legeperiode signifikant höher in den Monaten April bis Juni mit 14 Stunden Tageslicht und warmen Umgebungstemperaturen als im September, Oktober und November mit 11,2 Stunden Tageslicht und kühleren Nächten. Dieser Unterschied in der Eiproduktion wurde im Verlauf der Legeperiode immer geringer und war zum Schluss nicht mehr signifikant. Okumura et al. (1988) kommen zu dem Ergebnis, dass der Effekt der Photoperiode auf die Eiproduktion bei jungen Hennen größer ist und im Alter von 16 Monaten die Photoperiode keine große Rolle mehr spielt. Der Einfluss der Umgebungstemperatur auf die Eiproduktion hingegen steigt mit zunehmendem Alter der Tiere, indem bei niedrigen Temperaturen der Rückgang in der Eiproduktion umso stärker ausgeprägt war, je älter die Hennen waren (Okumura et al., 1988).

Die Eiablage findet nach Lillpers (1991) während einer begrenzten Zeitspanne des Tages statt. Die Dauer dieser Zeitspanne wird durch eine Reihe von Faktoren beeinflusst, darunter genetische Faktoren, Alter und Umweltfaktoren, insbesondere die Photoperiode. Im Gegensatz zu wenig produktiven Hennen, die eine Zeitspanne von acht bis neun Stunden zur Eiablage nutzen und an manchen Tagen überhaupt nicht legen, legen Tiere mit hoher Legeleistung innerhalb einer kürzeren Periode des Tages. Nur wenige Eier

werden während der Dunkelperiode gelegt und die Mehrzahl der Eiablagen findet während der frühen Nachmittagsstunden statt. Lillpers (1991) fasst die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zusammen, wonach Hennen mit hoher Legeleistung in der Lage sind, über viele Wochen zur gleichen Zeit zu legen.

Die Untersuchungen von Bhatti u. Morris (1978) ergaben, dass der primär synchronisierende Zeitgeber für die Eiablage der Sonnenuntergang ist. Dem Sonnenaufgang kommt nur eine sekundäre Rolle zu. Die durchschnittliche Eiablagezeit fiel nach Bhatti u. Morris (1978) in die Zeitspanne von 14 bis 16 Stunden nach Sonnenuntergang. Fand der Sonnenuntergang um 16.00 Uhr statt, führte dies dazu, dass 73% der Eiablagen innerhalb einer Zeitspanne von acht Stunden stattfanden. Nach Bhatti u. Morris (1978) führte ein Sonnenuntergang zwischen 16.00 Uhr und 24.00 Uhr zur Synchronisation des endogenen Rhythmus der Eiablage mit den Umweltbedingungen. Auch Etches et al. (1984) beschreiben die circadiane Komponente im Ovarialzyklus der Henne.

Nach Sambraus (1978) unterliegt die Paarungshäufigkeit bei Hühnern einem Tagesrhythmus, indem die meisten Kopulationen am späten Nachmittag zu beobachten sind.

5.1.5. Enten

Nach Gorman (1977) finden sich bei einer Reihe von Vögeln circadiane und saisonale Komponenten im Reproduktionszyklus. Gorman (1977) zitiert Gorman (1974), nach dem bei der Eiderente die Sexualaktivität mit der Paarbildung im September beginnt und andauert, bis im Juni alle weiblichen Tiere mit der Brut beschäftigt sind. Weidmann (1956) fand die meisten Eier bei der Stockente von Anfang März bis Anfang Juni. Nach Hafez (1975) haben Enten unter natürlichen Bedingungen eine Brut pro Jahr.

Die ersten Balzbewegungen werden nach Weidmann (1956) bei der Stockente Ende Juli beobachtet. Im September wird Balzen bereits öfters gesehen, im Herbst und Winter treten Balzspiele immer länger und häufiger auf. Nach der Hochbalz im November kommt es ab Januar nach Weidmann (1956) zu einem Rückgang dieser Verhaltensweise, die Ende April nicht mehr zu beobachten ist.

Hausenten zeigen nach Benoit (1978) einen jährlichen Reproduktionszyklus, der dem der Wildente gleicht. Die Gonaden der Tiere verändern sich dabei über einen Zeitraum von zwölf Monaten. Sind männliche Tiere natürlichen Lichtverhältnissen ausgesetzt, zeigt sich nach Benoit (1978), dass die Größe der Hoden einem circannualen Rhythmus unterliegt, wobei der transversale Durchmesser der Hoden im November Werte von 10 bis 13 mm erreicht, im Mai und Juni hingegen Werte von 40 bis 50 mm erreicht werden. Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Benoit (1978) berichten auch Haase et al. (1985) von einem Maximum der Hodengröße bei der Ente im April und Mai. Das Hodengewicht adulter Pekingenten betrug im Dezember, einer Zeit ohne Reproduktionsaktivität, 1,25 Gramm. Im Mai, in der Zeit hoher Fortpflanzungsaktivität, konnte ein Gewicht von 164,5 Gramm festgestellt werden. Benoit (1978) kommt weiterhin zu dem Ergebnis, dass die Hoden männlicher Enten auch während der Haltung in andauernder Dunkelheit periodisches Wachstum mit anschließender Regression zeigen,

der Zyklus ist im Gegensatz zum zwölf Monate dauernden circannualen Rhythmus unter diesen Bedingungen jedoch auf vier bis sieben Monate verkürzt. Der Penis junger männlicher Enten hat nach Hafez (1975) Mitte des Winters die adulte Größe erreicht, wonach die Größe dieses Reproduktionsorgan einem saisonalen Rhythmus unterliegt, ähnlich, wie dies auch bei den Hoden beobachtet werden kann.

Gorman (1977) beobachtete das Sexualverhalten einer wilden Population von Eiderenten und konnte einen saisonalen Zyklus dieser Verhaltensweise nachweisen. Die Ausübung von Sexualverhalten konnte dabei Ende August erstmals beobachtet werden, während des Herbstes kam es zu einem Anstieg in der Anzahl der Balzrituale, die im Oktober und November einen ersten Höhepunkt erreichten. Nach einem Abfall und einem durchgehend niedrigen Level in der Ausübung des Sexualverhaltens während der Wintermonate fand sich im März und April ein zweiter noch höherer Peak, auf den im Juni ein abrupter Abfall in der Anzahl der beobachteten Sexualaktivitäten folgte.

Blum et al. (2000) stellten im Verlauf ihrer Untersuchungen fest, dass im saisonalen Reproduktionsgeschehen der Enten neben Umweltveränderungen, wie der Photoperiode, auch soziale Einflüsse eine Rolle spielen. Die Tiere wurden entsprechend ihrem sozialen Verhalten in vier Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe bildeten Tiere, die eine starke Paarbildung und Monogamie zeigten. Enten mit schwächerer Paarbildung wurden in der zweiten Gruppe zusammengefasst. Einzelne Tiere beiderlei Geschlechts bildeten die dritte Gruppe. Die vierte Gruppe stellten Tiere dar, die in gleichgeschlechtlichen Gruppen gehalten wurden. Das Gewicht der Ovarien erhöhte sich zwischen Ende Januar und Ende Februar/Anfang März und weibliche Tiere aller Gruppen hatten Ende Februar/Anfang März größere Eierstöcke. Weibliche Tiere aus der ersten Gruppe hatten geringfügig schwerere Ovarien als die Weibchen der übrigen Gruppen. Auch das Hodengewicht der männlichen Tiere zeigte höhere Werte Ende Februar/Anfang März im Vergleich zum Januar. Bei männlichen Tieren der dritten Gruppe fiel dieser Anstieg im Gewicht der Hoden jedoch geringer aus.

Penfold et al. (2000) untersuchten die Samenqualität männlicher Enten, wobei von acht männlichen Tieren vom 30. März bis 30. Juni einmal wöchentlich Samen gewonnen und untersucht wurde. Die Untersuchungen ergaben, dass der Beginn und das Ende der Spermaproduktion des Einzeltieres abrupt stattfanden und das erste Ejakulat bei allen acht Tieren im Zeitraum vom 6. – 27. April gewonnen wurde. Das letzte Ejakulat wurde bei allen Tieren vom 18. – 23. Juni gewonnen. Nach dem 1. Juli konnte kein Samen mehr gewonnen werden. Die Spermaqualität erreichte innerhalb von 14 Tagen bei allen männlichen Enten ein Maximum. Nach dem ersten Ejakulat stieg die Spermienkonzentration rasch an und erreichte nach ein bis zwei Wochen die höchsten Werte. Während der letzten ein bis zwei Wochen der Fortpflanzungssaison war ein rascher Abfall der Spermienkonzentration zu verzeichnen. Abnormalitäten bezüglich der Spermienmorphologie waren verstärkt im ersten Ejakulat der Saison zu finden und die Anzahl normal aussehender Spermien stieg im Allgemeinen hiernach an. Innerhalb der letzten zwei Wochen der Reproduktionssaison sank der Anteil der morphologisch normalen Spermien um 13-67%.

Die Ausübung des Sexualverhaltens findet bei der Ente nach Gorman (1977) und Raud u. Faure (1990) ausschließlich während des Tages statt. Nach Weidmann (1956) werden Paarungen zu jeder Tageszeit gesehen, eine Häufung ist am frühen Morgen und während des Badens zu beobachten.

Raud u. Faure (1990) untersuchten das Sexualverhalten, die Fertilität und das Eiablageverhalten von Enten. In einer ersten Untersuchung wurden vier Gruppen mit je 17 männlichen Enten und 66 weiblichen Tieren einer Photoperiode mit 15 Stunden Licht und neun Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Tiere waren zwischen 33 und 36 Wochen alt und auf dem Höhepunkt ihrer Legetätigkeit. Insgesamt konnten in diesem Versuch 60 bis 62 Kopulationen pro Gruppe und Tag beobachtet werden, wobei die Sexualaktivität einem circadianen Rhythmus mit drei Spitzen folgte. Ein erster Höhepunkt war nach Raud u. Faure (1990) am Morgen zu Beginn der Lichtperiode zu verzeichnen, diesem folgte ein zweiter Höhepunkt ca. 5-8 Stunden nach dem Beginn der Lichtphase. Der dritte Peak, der in Länge und Intensität am ausgeprägtesten war, fand 9 -15 Stunden nach dem Beginn der Lichtperiode statt und 51% aller Kopulationen fielen in die letzten 6 Stunden der Lichtphase. Während der Dauer der Dunkelphase zeigten die Tiere kein Reproduktionsverhalten. Damit war klar zu erkennen, dass der primäre Zeitgeber für das Fortpflanzungsverhalten die Photoperiode war. Raud u. Faure (1990) untersuchten in einem zweiten Versuch an 30 männlichen und 100 weiblichen Enten den Einfluss der Zeitspanne zwischen künstlicher Besamung und Eiablage auf die Fertilität der weiblichen Tiere. Die Enten waren einer Photoperiode von 17 Stunden Licht und sieben Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die niedrigste Fertilität war in der Periode vier Stunden vor der Eiablage bis eine Stunde nach der Eiablage zu finden. Die höchste Fertilität wurde in der Zeit von acht bis vier Stunden vor der Eiablage und in der Phase von einer bis sieben Stunden nach der Eiablage beobachtet. Die Eiablage fand mit 75% bei den meisten Tieren in der ersten Stunde der Lichtphase statt, fünf Stunden nach Beginn der Lichtperiode hatten 97% der Enten gelegt. Die größte Anzahl an Kopulationen findet somit nach Raud u. Faure (1990) in einer Zeit statt, in der die Fertilität der weiblichen Tiere nur mittlere Werte erreicht.

5.1.6. Zusammenfassung der circannualen Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

Fortpflanzungsverhalten wird beim Pferd im Wesentlichen in den Monaten April bis September gesehen (Sambraus, 1978; Bogner u. Grauvogel, 1984; Ortavant et al., 1985; Wintzer, 1999; Nagy et al., 2000). Das Fortpflanzungsverhalten von Rindern, obwohl ganzjährig zu beobachten, zeigt sich nach Plasse et al. (1970), Hansen (1985) und White et al. (2002) in Form von ausgeprägteren Brunstmerkmalen verstärkt in den Sommermonaten Juni bis September. Trotz der ganzjährigen Reproduktionsaktivität tritt Fortpflanzungsverhalten beim Schwein vermehrt in den Monaten November bis Februar und im April auf (Stork, 1979; Hurtgen u. Leman, 1981; Love, 1981; Mauget, 1982; Claus u. Weiler, 1985; Delcroix et al., 1990; Hörning et al., 1992; Love et al., 1995; Lahrmann u. Gardner, 1997; Peltoniemi et al., 1999a; Peltoniemi et al., 1999b). Während die Legetätigkeit bei der Henne nach Whetham (1933) und Sharp (1993) im Winter beginnt und im Frühjahr und Frühsommer ein Maximum erreicht, zeigt das Fortpflanzungsverhalten der Ente einen zweigipfeligen Verlauf mit vermehrter Fortpflanzungsaktivität von September bis November und von März bis Juni (Weidmann, 1956; Gorman, 1977).

Eine Übersicht über die circannualen Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 1.

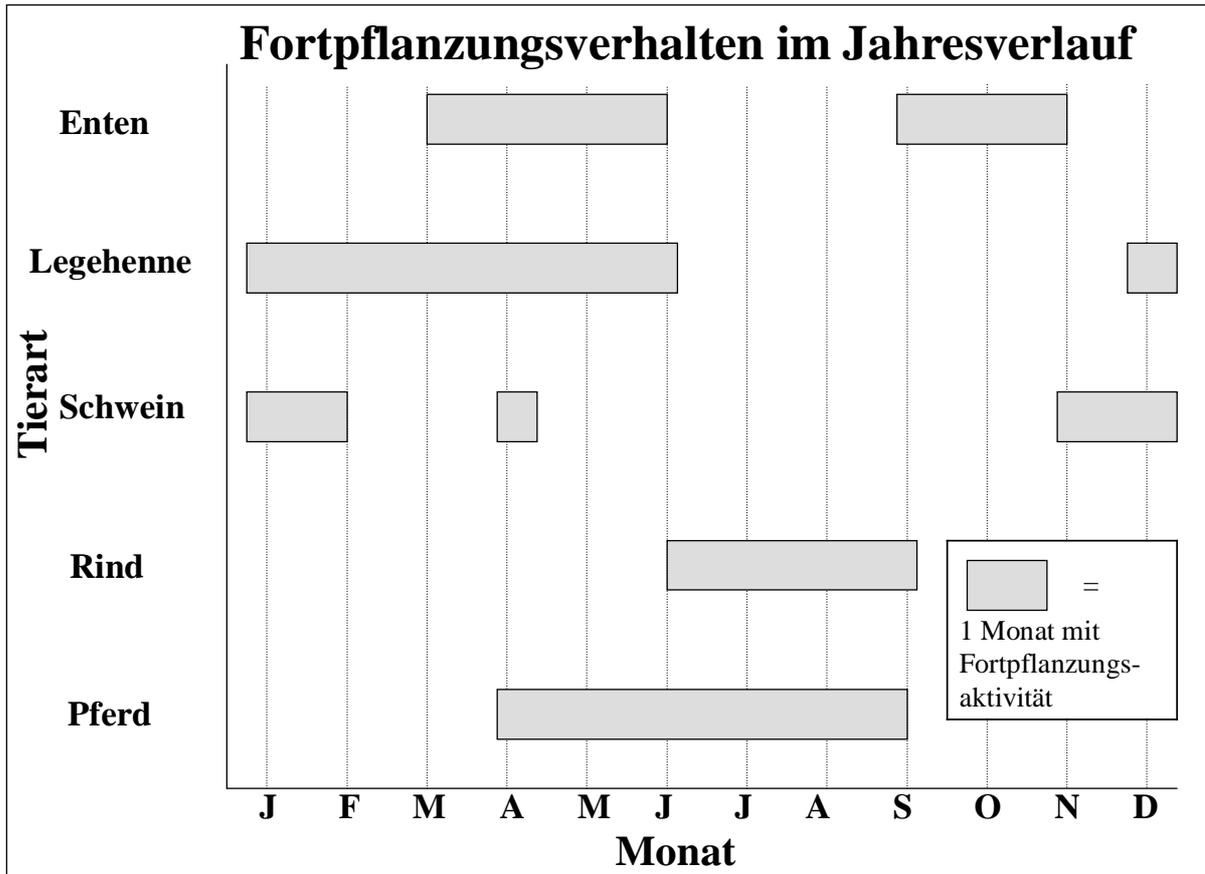


Abb. 1: Circannuale Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden unter mitteleuropäischen Bedingungen

5.2. Rhythmen im Wach-Schlafverhalten

Der Wach-Schlafrhythmus des erwachsenen Menschen ist ein endogener circadianer biologischer Rhythmus (Webb, 1994). Zudem sind ultradiane Rhythmen, wie der REM-Zyklus, und superdiene Komponenten, wie monatliche oder saisonale Rhythmen, im Wach-Schlafverhalten zu beobachten. Auch in Abwesenheit von Zeitgebern persistiert der Wach-Schlafrhythmus mit einer Phasenlänge von ungefähr 24 Stunden (Mistlberger u. Rusak, 1989; Webb, 1994).

Bei nahezu allen Spezies ist ein starker Einfluss der Photoperiode auf den Wach-Schlafrhythmus zu erkennen (Campbell u. Tobler, 1984). Neben dem Zeitgeber Photoperiode spielt auch die Umgebungstemperatur eine Rolle, indem sie sich auf die Schlafdauer einiger Spezies auswirkt. Die Verfügbarkeit und die Art der Nahrung, sowie das Alter der Tiere, sind weitere Parameter, die nach Campbell u. Tobler (1984) den Wach-Schlafrhythmus beeinflussen.

Walker et al. (1980) beschreiben einen circannualen Wach-Schlafzyklus, der bei einer Reihe von Spezies zum Winterschlaf führt. Der Anteil der 24 Stunden, die diese Tiere schlafend verbringen, steigt im Herbst an, um im Winter konstant hoch zu bleiben. Im Frühjahr sinkt der Anteil des Schlafes und erreicht im Sommer die niedrigsten Werte. Das Persistieren des circannualen Wach-Schlafrhythmus unter konstanten Umweltbedingungen spricht für den endogenen Ursprung dieses Rhythmus. Der Anteil des Leicht- und Tiefschlafes bleibt nach Walker et al. (1980) unabhängig von der Gesamtschlafzeit konstant, wobei 80-81% auf den Leichtschlaf, 19-20% auf den Tiefschlaf entfallen.

Die Untersuchungen von Ruckebusch (1972a) zum Schlafverhalten landwirtschaftlicher Nutztiere ergaben, dass jedes Individuum einen ihm eigenen Wach-Schlafrhythmus zeigt. Die Unterschiede im 24-Stunden Rhythmus des Schlafverhaltens waren für ein Individuum geringer als für unterschiedliche Tiere der gleichen Tierart, indem die täglichen individuellen Unterschiede weniger als 5% betragen, unterschiedliche Tiere der gleichen Tierart aber Abweichungen von 10 – 25% zeigten.

Ein weiterer endogener biologischer Rhythmus kann nach Weitzmann (1972) während der Schlafphase des Wach-Schlafrhythmus von Säugetieren beobachtet werden. Dieser ultradiane Schlafrhythmus besteht aus einer charakteristischen Abfolge von REM (rapid-eye-movement)-Schlaf-Perioden und SWS (slow-wave-sleep)-Perioden, wobei die Länge des Zyklus für jede Tierart unterschiedlich ist. Die Phasenlänge dieses Rhythmus wird beim Menschen mit 90 bis 100 Minuten angegeben. Die Schlafphase ist nach Weitzmann (1972) zudem gekennzeichnet durch die unterschiedliche Verteilung der verschiedenen Schlafstadien. Beim Menschen dominiert der SWS, also der Leichtschlaf, in den ersten zwei bis drei Stunden der Schlafperiode. Im Laufe der Nacht kommt es zu einer kontinuierlichen Zunahme des REM-Schlafes, der in den letzten zwei Stunden der Nachtruhe 40 bis 50% der Gesamtschlafzeit ausmacht. Die Schlafstadien zeigen nach Weitzmann (1972) eine charakteristische circadiane Verteilung, indem der REM-Schlaf vermehrt in den Stunden von 3.00 Uhr bis 12.00 Uhr, der SWS am späten Nachmittag, Abend und in den ersten Stunden der Schlafperiode beobachtet wird.

Während praktisch alle physiologischen Parameter des Organismus durch die biologische Uhr beeinflusst werden, kommt dem Schlaf insofern eine besondere Rolle zu, als er für seine physiologische Ausprägung in besonderem Maße der circadianen Rhythmik bedarf (Richardson u. Malin, 1996). Das Auftreten der circadianen Rhythmen bei nahezu allen Lebensformen deutet nach Richardson u. Malin (1996) auf die wichtigen adaptiven Funktionen dieser Rhythmen hin. Durch verminderten Energieverbrauch in physiologischen Systemen, die während der Dauer der Ruhephasen nicht benötigt werden, spart der Organismus Energie, die während der Phasen der Aktivität verwendet werden kann. Das Zusammenspiel des circadianen Wach-Schlafrhythmus mit anderen circadianen Rhythmen, wie der Futtersuche oder dem Rhythmus der motorischen Aktivität, ermöglicht dem Individuum eine optimale Anpassung an seine Umwelt.

Meddis (1975) sieht die primäre Aufgabe des Schlafes beim Tier darin, dass das Individuum zu gewissen Zeiten immobilisiert ist, und diese Immobilisation zum Überleben des Tieres beiträgt. Die großen Unterschiede in der Dauer der Stunden, die ein Tier täglich schlafend verbringt, sind nach Meddis (1975) nicht auf Unterschiede in der Physiologie der Tierarten, sondern vielmehr auf die unterschiedlichen Lebensgewohnheiten zurückzuführen. Tierarten, die einen Großteil des Tages mit der Futtersuche beschäftigt sind, wie dies bei vielen Herbivoren der Fall ist, können sich nach Meddis (1975) keine langen Schlafphasen leisten.

Ein circadianer Schlafrythmus ermöglicht es dem Tier, zu einer Zeit aktiv zu sein, die sich in der Evolution der betreffenden Tierart als förderlich für die Erhaltung der Art erwiesen hat. Die Phase des Schlafes auf der anderen Seite ermöglicht es dem Individuum, ungünstige Umweltgegebenheiten, wie Dunkelheit und extrem hohe oder niedrige Umgebungstemperaturen, zu meiden. Eine weitere Aufgabe der Schlafphase könnte nach Meddis (1975) der Schutz vor Fressfeinden sein.

Die Antwort des Organismus auf Umweltreize ist während des Schlafes herabgesetzt, was nach Meddis (1975) dazu führt, dass das Individuum nicht durch relativ unwichtige Umweltreize in seiner Ruhephase gestört wird.

Ebenso wie eine Reihe anderer Verhaltenselemente findet der Schlaf an bestimmten Plätzen innerhalb des Territoriums einer Tierart statt (Hediger, 1969). Zudem besteht ein Zusammenhang zwischen Schlafplatz und der Dauer der Schlafphasen auf der einen Seite und dem Vorhandensein von Fressfeinden auf der anderen Seite.

Nach Ruckebusch (1972a) kann die Anzahl der Stunden, die ein Individuum dösend verbringt, gesteigert werden, indem das Tier in eine sichere Umgebung verbracht wird, in der Futter zur freien Verfügung steht und keine Fressfeinde vorhanden sind.

Während Primaten nach Tobler (1995) ein monophasisches oder biphasisches Schlafmuster zeigen, ist der Schlaf bei den meisten Tierarten polyphasisch, indem sich Phasen des Schlafes und Phasen des Wachseins über die 24 Stunden verteilt abwechseln. Das monophasische Schlafmuster des Menschen könnte nach Tobler (1995) durch Einfluss der Gesellschaft aus einem ursprünglich polyphasischen Muster entstanden sein.

Allison u. Van Twyver (1970) sind der Meinung, dass die Sicherheit des Schlafplatzes ausschlaggebend für das Schlafmuster und die Schlafdauer einer Tierart ist. Ein weiterer Unterschied zwischen „guten Schläfern“ und „schlechten Schläfern“ besteht nach Allison u. Van Twyver (1970) darin, dass Jäger in der Regel zur ersten Gruppe gehören, Gejagte

hingegen öfters der zweiten Gruppe angehören. Auch Ruckebusch (1975) betont den Einfluss der Futterverfügbarkeit und der Sicherheit des Schlafplatzes auf das Schlafmuster.

Cartmill (1996) fasst die Ergebnisse einiger Autoren zum Schlaf von Vögeln und Säugetieren zusammen. Danach wird der Leichtschlaf oder SWS (slow-wave-sleep) auch bei Vögeln durch eine zweite Art des Schlafes, den REM (rapid-eye-movement)-Schlaf, unterbrochen. Die REM-Schlafphasen sind gekennzeichnet durch den Verlust des Muskeltonus und durch das während dieser Schlafphasen stattfindende Träumen. REM-Schlaf und Nicht-REM-Schlaf, d.h. Leichtschlaf, sind auch nach Tobler (1995) feste, sich gegenseitig abwechselnde, Bestandteile des Schlafes.

Der Aufgabe des Schlafes ist nach Cartmill (1996) die Wiederherstellung einer Ordnung im Zentralnervensystem, da dieses durch Stimuli der Umgebung, das Verhalten des Individuums auf diese Reize und durch Lernvorgänge täglichen Belastungen ausgesetzt ist. Wird ein Organismus gezwungen, wach zu bleiben, kommt es nach Cartmill (1996) bald zu pathologischen Zuständen, zu denen Gereiztheit, Ohnmachtsanfälle, Halluzinationen und schwere metabolische Entgleisungen zählen, worauf schließlich der Tod folgt. Auch Ruckebusch (1972b) berichtet, dass Tiere, die zwanghaft wach gehalten werden, mit Gereiztheit auf diesen Zustand reagieren.

Der Körper scheint zudem ein besonderes Bedürfnis nach REM-Schlaf zu besitzen, welches sich jedoch nach Cartmill (1996) mit dem Alter verändert. Bei jungen Individuen besteht der Schlaf zu über 80% aus REM-Phasen, bei Erwachsenen tritt der REM-Schlaf nur noch während 20% der Gesamtschlafzeit auf. Auch Allison u. Van Twyver (1970) erwähnen, dass bei einer Reihe von jungen Säugetieren der paradoxe Schlaf, also der REM-Schlaf, von längerer Dauer ist als bei den adulten Tieren dieser Spezies. Cartmill (1996) weist darauf hin, dass Jungtiere von Nestflüchterspezies von Geburt an ein REM-Schlafmuster besitzen, das jenem von Adulten entspricht.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Schlaf von Säugetieren und dem von Vögeln liegt in der Dauer des REM-Schlafes, also des Tiefschlafes (Zepelin, 1989). Während der REM-Schlaf bei Säugetieren 15-20% der Gesamtschlafzeit in Anspruch nimmt, liegt der Anteil mit 5% bei den Vögeln deutlich niedriger. Zudem ist die Dauer der REM-Schlaf-Perioden bei Vögeln gegenüber Säugetieren reduziert, und Perioden von weniger als zehn Sekunden können bei diesen Tieren beobachtet werden.

Jungtiere haben nach Ruckebusch (1972b) ein polyphasisches Schlafmuster, indem ihr Schlaf nach einigen Stunden für kurze Zeit unterbrochen wird.

Eine Störung des Wach-Schlafrhythmus, hervorgerufen durch die Desynchronisation des circadianen Rhythmus und seines primären Zeitgebers, der Photoperiode, ist beim Menschen unter dem Begriff „Jet-lag-Syndrom“ bekannt. Schlaflosigkeit während der Nacht, Müdigkeit am Tag und gastrointestinale Störungen sind die Symptome dieser Störung, die zwei bis 14 Tage andauert, und um so schneller verschwindet, je mehr sich die betroffene Person dem natürlichen Sonnenlicht aussetzt (Richardson u. Malin, 1996).

Nach Ruckebusch (1975) kann das Wach-Schlafverhalten als Indikator für die Adaptation eines Tieres an seine Umwelt verwendet werden, indem Umwelt- und Managementveränderungen im Allgemeinen zu einer Veränderung dieses biologischen

Rhythmus führen. Als Messgrößen können die Gesamtschlafzeit, der Anteil des Leichtschlafes bzw. Tiefschlafes an dieser Zeit, die Anzahl der Leichtschlaf- und Tiefschlafperioden, d. h. die Fragmentierung des Schlafes, und Verschiebungen des Beginns der Schlafenszeit einer Tierart dienen. Die Rückkehr zum ursprünglichen Rhythmus kann nach Ruckebusch (1975) als eine Anpassung des Individuums an seine neue Umwelt verstanden werden.

5.2.1. Pferd

Die Ruheperioden der Pferde verteilen sich über die vollen 24 Stunden eines Tages, wobei die gesamte Ruhezeit ca. sieben bis neun Stunden beträgt. Damit machen die Ruheperioden nach der mit der Nahrungsaufnahme verbrachten Zeit die meisten Stunden des Tages aus (Sambraus, 1978; Pirkelmann, 1991). Für lange Ruhephasen, welche die ganze Herde erfassen, wählen Pferde als typische Steppenbewohner einen übersichtlichen trockenen Ort ihres Aktionsradius als Schlafplatz (Bogner u. Grauvogel, 1984). Offene, kurz abgefressene Weideflächen mit guter Sicht und Witterung nach allen Seiten und der Möglichkeit zur Flucht werden aus diesem Grund gegenüber geschützten und abgeschirmten Bereichen bevorzugt (Pirkelmann, 1991). Zum Dösen suchen die Tiere nach Möglichkeit schattenspendende Bäume und Weidehütten auf. Im Gegensatz dazu erfolgen individuelle Ruhephasen eines Einzeltieres ohne besondere Platzwahl (Bogner u. Grauvogel, 1984). Zu beachten ist nach Pirkelmann (1991), dass das Sicherheitsbedürfnis von Pferden während intensiver Ruheperioden besonders groß ist und niemals alle Angehörigen einer Gemeinschaft gleichzeitig tiefschlafen oder schlummern. Für Stallpferde, die ohne Geruchs-, Hör- und Sichtkontakt zu anderen Pferden gehalten werden ist folglich die Möglichkeit zur vollständigen Entspannung und Regeneration nicht gegeben.

Bogner u. Grauvogel (1984) erwähnen die Untersuchungen von Ruckebusch (1970), nach dem der Schlaf der Equiden in mehrere Stadien eingeteilt werden kann. Oberflächliches Dösen, Leichtschlaf und Tiefschlaf unterscheiden sich dabei zum einen durch unterschiedliche Reizwahrnehmung, zum anderen äußern sich die verschiedenen Ruhestadien auch durch ihnen eigene Körperstellungen. Der Tiefschlaf nimmt bei den Equiden 4,1 – 9,7% der Ruhezeit ein, wobei im Laufe einer Nacht zehn bis zwölf Tiefschlafphasen mit einer Länge von zwei bis 13 Minuten beobachtet werden können. Tiefschlafphasen werden hauptsächlich zwischen Mitternacht und Sonnenaufgang beobachtet.

Während der 24 Stunden eines Tages schlafen Pferde nach Zepelin (1989) 2,9 Stunden, 4,5 Stunden verbringen sie mit Dösen. Der Tiefschlaf beansprucht 0,6 Stunden im Tagesablauf eines Pferdes.

Ihle (1984) konnte den Tiefschlaf nur bei Pferden, die sich in gewohnter Umgebung befanden, beobachten. Weiterhin hatten Managementfaktoren einen entscheidenden Einfluss, indem Tiefschlaf nur zu den ruhigen Tageszeiten und in der Nachtphase gesehen wurde. Die gesamte Dauer des Tiefschlafs beträgt nach Ihle (1984) für Pferde 0,5 Stunden.

Das Pferd verbringt ca. 88% des 24-Stunden Tages im wachen Zustand und 12% schlafend (Ruckebusch, 1972a). Die Phase des Wachseins kann weiterhin unterteilt werden in Perioden, in denen das Pferd der Umwelt seine volle Aufmerksamkeit schenkt und Phasen des Dösens, mit höherer Reizschwelle gegenüber Umweltreizen. Erstere nehmen nach Ruckebusch (1972a) ca. 80% der Zeit ein, die restlichen 8% verbringt das Pferd dösend. Der Leichtschlaf nimmt 8,7% der 24 Stunden ein, und 3,3% des Tages verbringt das Pferd im Tiefschlaf. Pferde verbringen demnach den größten Teil der 24 Stunden im wachen Zustand. Mit 71,4% wird auch der größte Teil der zehn Stunden andauernden Dunkelphase im wachen Zustand verbracht, und nur 28,6% der Zeit schläft das Pferd. Auch während der Nachtstunden unterscheidet Ruckebusch (1972a) unterschiedliche Wachheitsgrade und Schlafintensitäten. Mit 52,4% nimmt das Pferd auch in den Nachtstunden die meiste Zeit seine Umwelt mit voller Aufmerksamkeit wahr, 19% der Wachphase verbringt es dösend. Der Schlaf in der Dunkelperiode unterteilt sich in 20,8% Leichtschlaf und 7,8% Tiefschlaf. Der Schlaf ist nach Ruckebusch (1972a) beim Pferd auf die Nachtstunden beschränkt, wobei sich der Tiefschlaf in ungefähr neun Perioden mit jeweils ca. fünf Minuten aufteilt.

Pferde zeigen nach Littlejohn u. Munro (1972) ein polyphasisches Schlaf- und Ruheverhalten, und 95% der Pferde schlafen oder ruhen zweimal oder öfters pro Tag. Ungefähr 2,5 Stunden werden pro Tag liegend verbracht, wobei nach Littlejohn u. Munro (1972) Alter und Managementfaktoren Einfluss auf die Dauer der Liegeperioden haben. Littlejohn u. Munro (1972) erwähnen die Beobachtungen von Steinhart (1937), nach dem aufgestallte Pferde ungefähr 11,5% ihrer Zeit ruhend verbringen, wobei sich die Ruhezeit in vier oder fünf Perioden aufteilt und der größte Anteil während der Nacht beobachtet wird.

Die Untersuchungen zum Schlafverhalten von fünf unter natürlichen Bedingungen gehaltenen Ponys ergaben nach Dallaire u. Ruckebusch (1974b) eine Gesamtschlafzeit von 178,5 +/- 11,4 bis 237,0 +/- 2,6 Minuten. Auf den Tiefschlaf fielen 21,5 bis 27,9%, im Durchschnitt 25% der Gesamtschlafzeit. Perioden des Leichtschlafes dauerten 5,3 +/- 0,51 bis 7,7 +/- 0,22 Minuten an, Perioden des Tiefschlafes 3,6 +/- 0,22 bis 4,6 +/- 0,11 Minuten. Fünf bis sieben Schlafphasen mit einer Dauer von 33,7 +/- 3,7 bis 49,9 +/- 4,5 Minuten, durchschnittlich 41 Minuten, konnten nach Dallaire u. Ruckebusch (1974b) in 24 Stunden beobachtet werden.

Während der Tiefschlaf in den frühen Nachtstunden von 20.00 – 24.00 Uhr in der Sternallage stattfand, trat diese Schlafphase in der Zeit von 24.00 – 4.00 Uhr und von 4.00 – 8.00 Uhr hauptsächlich auf, wenn die Tiere in Seitenlage ruhten (Dallaire u. Ruckebusch, 1974b).

Dallaire u. Ruckebusch (1974b) beobachteten, dass die Gesamtschlafzeit in zwei Perioden aufgeteilt war, wobei die erste Phase in die Zeit zwischen 21.00 – 23.00 Uhr, die zweite Phase in die Zeit zwischen 2.00 – 4.00 Uhr fiel. In seltenen Fällen schliefen die Tiere um 12.00 Uhr.

Die Dauer eines Schlafzyklus, d. h. die Zeit vom Ende einer REM-Periode bis zum Ende der darauffolgenden REM-Periode, wird von Dallaire u. Ruckebusch (1974b) mit durchschnittlich 13,5 Minuten angegeben. Zepelin (1989) gibt für die Dauer eines Schlafzyklus beim Pferd nach Dallaire et al. (1974) 15 Minuten an.

Dallaire u. Ruckebusch (1974a) untersuchten den Einfluss der Fütterung auf das Wach-Schlafverhalten von Ponys. Bestand die Futtermischung aus Heu, zeigten die Ponys eine durchschnittliche Ruhephase von 252 Minuten Dauer pro Nacht. Die Ruhephase war in sechs oder sieben einzelne Ruheperioden unterteilt. Die Zeit, welche die Tiere dabei in Sternal- und Seitenlage verbrachten unterschied sich zwischen den einzelnen Tieren, wobei hier das Alter der Tiere und ihr Temperament eine Rolle spielen könnten. Ungefähr 20% der Gesamtruhezeit verbrachten die Ponys in Seitenlage, aufgeteilt in Perioden mit einer Dauer von ca. 4,6 Minuten, wobei hier interindividuelle Unterschiede von einer bis zwölf Minuten zu beobachten waren.

Der Großteil der Ruhephasen fiel in die Zeit nach Mitternacht, und fünf bis sechs Ruheperioden in Sternalage wurden in dieser Zeit von acht bis 24 Perioden in Seitenlage unterbrochen.

Während des Tages zeigte das Ruheverhalten nach Dallaire u. Ruckebusch (1974a) keinen festen Rhythmus, lediglich das mit sechs Monaten jüngste Tier legte gehäuft Ruhepausen zur Mittagszeit und am Nachmittag ein.

Der Schlaf beanspruchte nach Dallaire u. Ruckebusch (1974a) 30% des circadianen Zyklus der Tiere, wobei 7% der 24 Stunden von den Ponys tiefschlafend verbracht wurden.

Wurde den Ponys anstatt Heu eine Getreidemischung gefüttert, verlängerte sich die Ruhephase um 20%. Die Phasen des leichten Schlafes und des Tiefschlafes verlängerten sich dabei in gleicher Weise. Die zusätzlichen Ruhezeiten wurden zum Großteil in Sternalage verbracht, die Zeit der Ruhephasen in Seitenlage veränderte sich durch die Kraftfütterung nicht wesentlich. Durch die Getreidefütterung verringerte sich die Fresszeit von 740 Minuten auf 420,3 Minuten pro Tag bzw. von 400 Minuten auf 105,3 Minuten in der Nacht.

Im Verlauf der Untersuchungen zeigte jedes Tier nach Dallaire u. Ruckebusch (1974a) seinen eigenen Wach-Schlafrhythmus, und die täglichen interindividuellen Unterschiede waren größer als die täglichen Variationen eines Tieres.

Der Wach-Schlafrhythmus unterliegt gerade beim Pferd einer Beeinflussung durch Umweltveränderungen (Ruckebusch, 1972b). Der Schlaf unterteilt sich beim Pferd in mehrere Perioden während der Dunkelphase, und jede dieser Perioden ist charakterisiert durch eine zyklische Abfolge von Leichtschlaf und Tiefschlaf. Ein für das Pferd erschreckendes Ereignis zu Beginn einer Tiefschlafphase bedingt nach Ruckebusch (1972b) eine Störung des Wach-Schlafrhythmus, indem das Tier für den Rest der Nacht wach bleibt.

Ruckebusch (1975) untersuchte den Einfluss von Managementfaktoren auf das Schlafverhalten von Pferden. Gegenstand der Untersuchung waren drei vier Jahre alte Ponyhengste. Die Tiere zeigten im ersten Teil der Untersuchung, während der sie in Anbindehaltung in einem Stall untergebracht waren, drei bis vier Hauptschlafperioden, die ca. 30% der Nacht beanspruchten. Die erste Schlafperiode war gegen 22.00 Uhr zu beobachten, und jede Schlafperiode bestand aus mehreren Leichtschlaf- und Tiefschlafphasen. Die Gesamtschlafzeit betrug 218 +/- 26 Minuten. 18 +/- 3 Leichtschlafphasen mit einer Länge von 9,0 +/- 1,8 Minuten und 37 +/- 3 Minuten Gesamttiefschlafzeit mit Phasen von 4,8 +/- 1,6 Minuten Dauer wurden beobachtet.

Während des zweiten Teils der Untersuchung wurden die Tiere im Freien angebunden gehalten. Ruckebusch (1975) berichtet von einer Gesamtschlafzeit von 101 +/- 28 Minuten in der ersten bis dritten Nacht, und einer Gesamtschlafzeit von 156 +/- 28 Minuten vom vierten bis dreißigsten Tag. An den Tagen eins bis drei traten 14 +/- 3 Leichtschlafphasen mit 7,8 +/- 1,8 Minuten Länge auf, an den Tagen vier bis dreißig lag die Anzahl der Phasen bei 12 +/- 3 und die Dauer bei 9,4 +/- 2,5 Minuten. Ruckebusch (1975) gibt die Gesamtdauer der Tiefschlafphasen mit 10 +/- 11 Minuten am ersten bis dritten Tag und mit 25 +/- 3 Minuten vom vierten bis dreißigsten Tag an. Die Dauer der Tiefschlafphasen unterschied sich mit 4,5 +/- 2,1 Minuten während der ersten drei Tage und 4,5 +/- 1,4 Minuten an den darauf folgenden Tagen nicht wesentlich.

Ruckebusch (1975) konnte weiterhin eine Beeinflussung des Ruheverhaltens durch soziale Einflüsse zeigen. Das ranghöchste Tier hatte entscheidenden Einfluss auf den Zeitpunkt des Niederlegens, indem sich 10 – 30 Minuten nach dessen Ablegen zu 72 % bzw. 62% auch die anderen beiden Ponys niederlegten. Sowohl im Stall als auch im Freien konnte in 15% der Fälle das gleichzeitige Ablegen aller Tiere innerhalb von fünf Minuten beobachtet werden. Auch das Aufstehen erfolgte bei den drei Ponys in der Regel zur gleichen Zeit. Durch das Entfernen des ranghöchsten Tieres wurde diese Synchronisation im Wesentlichen aufgehoben.

5.2.2. Rind

Nach Rist et al. (1992) gehören Rinder zu den tagaktiven Tieren, und ihr Verhalten wird weitgehend von der circadianen Rhythmik, d.h. dem Tag-Nacht-Rhythmus gesteuert. Das Ruhen, das auch bei Rinderartigen ähnlich wie beim Pferd nicht nur liegend, sondern auch im Stehen möglich ist, ist bei dieser Tierart mit einem wichtigen physiologischen Vorgang, dem Wiederkäuen, verbunden (Bogner u. Grauvogel, 1984). Nach Bogner u. Grauvogel (1984) existieren zwei bevorzugte Liegeperioden im Tagesablauf, von denen die eine in der Nacht, die andere um die Mittagszeit stattfindet. Die tägliche Liegedauer beträgt auf der Weide und im Laufstall 600 bis 700 Minuten und ist kürzer als die bei Anbindehaltung zu beobachtende Liegezeit (Sambras, 1978). Dabei sind die täglichen Liegezeiten nach Methling u. Unshelm (2002) von der für die Futteraufnahme beanspruchten Zeit abhängig. Nach Bogner u. Grauvogel (1984) ist zwischen dem Dösen, dem Halbschlaf, dem Leichtschlaf und dem Tiefschlaf zu unterscheiden. Der Tiefschlaf, der nach Rist et al. (1992) durch eine charakteristische Liegeposition gekennzeichnet ist, bei der der Hals des Tieres zu einer Körperseite gewendet und der Kopf auf die Flanke oder den Boden gestützt ist, nimmt nach Sambras (1978) bei Rindern nur einen geringen Teil der Zeit ein, wobei die tägliche Tiefschlafdauer von 30 Minuten auf sechs bis zehn Perioden von ungefähr vier Minuten verteilt ist.

Die Auswahl des Liegeplatzes erfolgt nach Bogner u. Grauvogel (1984) hauptsächlich nach den Verformungseigenschaften des Bodens, wobei Sand, Stroh und Sägemehl bevorzugt werden. Zu einer Verkürzung der Liegezeit kann es durch nasse und verschmutzte Liegeplätze kommen, da diese von den Rindern gemieden werden (Bogner u. Grauvogel, 1984).

Zepelin (1989) gibt für die Gesamtschlafzeit des Rindes 4,0 Stunden pro Tag an, das Dösen beansprucht 7,7 Stunden. Auf den Tiefschlaf entfallen 0,7 Stunden der 24 Stunden eines Tages.

REM-Schlaf wird bei erwachsenen Rindern 30 bis 60 Minuten pro 24 Stunden beobachtet, wobei diese Zeit in sechs bis zehn Perioden von zwei bis acht Minuten Länge aufgeteilt ist (Ruckebusch et al., 1974). REM-Schlaf wird bei Rindern nach Ruckebusch et al. (1974) zudem nur bei ausreichend an ihre Umgebung adaptierten Tieren beobachtet, und jede Form von Störung und Beunruhigung der Tiere führt zur Reduzierung oder zum Verschwinden der Tiefschlafperioden. REM-Schlaf geht bei Rindern mit verlangsamten Pansenkontraktionen und fehlendem Ruktus einher, was unter anderem ein Grund für die kurze Dauer der Tiefschlafperioden sein könnte.

Rinder verbringen nach Ruckebusch (1972a) 16,5% des Tages schlafend, wobei 13,3% auf den leichten Schlaf und 3,1% auf den Tiefschlaf entfallen. 52,3% des Tages verbringen die Tiere im wachen und aufmerksamen Zustand, 31,2% der 24 Stunden dösen die Rinder. Während der Nachtstunden entfallen 32,1% auf den Schlafzustand mit 25,8% leichtem Schlaf und 6,3% Tiefschlaf. Wach und aufmerksam verbringen die Rinder 16% der zwölf Nachtstunden, 51,9% der Zeit dösen sie, womit das Dösen 96,14% der gesamten wach verbrachten Zeit während der Nacht einnimmt. Der Schlaf fällt bei den Rindern nach Ruckebusch (1972a) zum größten Teil in die Nachtstunden und der Anteil des Tiefschlafes an der Gesamtschlafzeit beträgt während dieser Zeit 19,48%.

Nach Ruckebusch (1972b) sind Kälber im Alter von einem Monat 62,2% des Tages wach, 37,8% des Tages wird schlafend verbracht. Dabei entfallen 23,9% der Schlafphase auf den leichten Schlaf, 13,9% auf den Tiefschlaf.

Der Schlafzyklus des Rindes, definiert als die Dauer einer Leichtschlafperiode und der auf diese folgenden REM-Schlafperiode, wird von Zepelin (1989) nach Lorant (1976) mit 16 Minuten angegeben.

Der Einfluss von Managementfaktoren auf das Ruheverhalten von drei weiblichen trockenstehenden Kühen war Gegenstand der Untersuchung von Ruckebusch (1975). Die Tiere erhielten nach dem Aufstallen zu Beginn des Herbstes zunächst die gleiche Futterration wie auf der Weide, d.h. geschnittenes Gras, danach Heu und Kraftfutter. Einen Monat nach der Futterumstellung wurde das Niederlegen der Kühe von 18.00 Uhr bis 8.00 Uhr verhindert.

Einen Tag nach dem Aufstallen beobachtete Ruckebusch (1975) eine Ruheperiode um die Mittagszeit und mehrere solcher Perioden während der Nacht. Die Gesamtruhezeit zeigte ab dem dritten Tag nach dem Aufstallen keine wesentlichen Veränderungen mehr. Die Gesamtschlafzeit stieg innerhalb einer Woche deutlich an, was sich in einer Zunahme der Anzahl der Leichtschlaf- und Tiefschlafphasen manifestierte. Nach einer Woche wurden Leichtschlaf- und Tiefschlafperioden auch während des Tages beobachtet.

Das Verhindern des Ablegens der Tiere zwischen 18.00 Uhr und 8.00 Uhr führte zu einem neuen Schlafmuster, indem die Kühe den Tiefschlaf auf die Zeit zwischen 8.00 Uhr und 18.00 Uhr verlegten. Der circadiane Rhythmus passte sich den veränderten Umweltbedingungen innerhalb von fünf bis sechs Tagen an. Die gesamte Zeit, in welcher die Kühe Leichtschlaf und Tiefschlaf zeigten, veränderte sich unter den neuen

Bedingungen nach Ruckebusch (1975) nicht, jedoch zeigte der Leichtschlaf über einen Zeitraum von drei Wochen eine deutliche Fragmentierung, was auf eine unvollständige Adaptation und Stress hinweisen könnte.

Ruckebusch (1975) berichtet zudem über das Schlafmuster eines Rindes mit Klauenproblemen vor und nach der Behandlung. Vor der Behandlung waren eine Fraktionierung der Leichtschlafperioden und eine Abnahmen der Tiefschlafperioden zu beobachten. In der Nacht nach der Behandlung zeigte das Tier lange Leichtschlafphasen und neun Tiefschlafphasen, was Ruckebusch (1975) als ein Zeichen nachlassender Schmerzen interpretiert.

5.2.3. Schwein

Nach Hörning et al. (1992) verbringen Wildschweine 13 bis 16 Stunden des Tages ruhend bzw. schlafend. Dabei fällt mit ca. elf Stunden ein großer Teil der Ruhezeit in die Nachtstunden, und nur ungefähr zwei bis fünf Stunden werden in der Mittagszeit ruhend verbracht. Bei Hausschweinen beträgt die Gesamtruhezeit bei rationierter Fütterung 19 Stunden pro Tag. Werden Mastschweine ad libitum gefüttert, verkürzt sich diese Zeit auf 17,5 Stunden täglich (Sambraus, 1978). Die Hauptruhezeiten liegen dabei nach Bogner u. Grauvogel (1984) zwischen 20 Uhr und 6 Uhr und fallen somit in die Dunkelphase. Die kürzeren Ruhezeiten während des Tages sind dagegen von unterschiedlichen Umweltfaktoren abhängig. Schweine, die auf der Weide gehalten werden, zeigen nach Bogner u. Grauvogel (1984) ähnliche Ruhezeiten wie wildlebende Schweine. Die Tiere ruhen während des Tages zwei bis drei Stunden und in der Nacht zehn bis elf Stunden, was einer Verkürzung der Ruhezeit um bis zu 30% gegenüber in Stallhaltung lebenden Tieren entspricht.

Die Ruheperioden der Ferkel, die täglich 16 bis 20 Stunden in Anspruch nehmen, werden bei Saugferkeln jede Stunde unterbrochen (Bogner u. Grauvogel, 1984).

Kuipers u. Watson (1979) untersuchten die Entwicklung des Schlafverhaltens im Rahmen einer Untersuchung an 16 Ferkeln innerhalb der ersten fünf Lebenswochen. Dabei konnten im Durchschnitt 26 Minuten Schlaf pro Stunde beobachtet werden, wobei sich dieser Wert über den Beobachtungszeitraum von fünf Wochen nicht wesentlich veränderte. Übereinstimmend mit anderen Autoren kamen auch Kuipers u. Watson (1979) zu dem Ergebnis, dass die Dauer des REM-Schlafes mit zunehmendem Alter abnimmt.

Schweine schlafen nach Zepelin (1989) 9,1 Stunden pro Tag, wobei der Tiefschlaf 2,4 Stunden in Anspruch nimmt. 11,6 der 24 Stunden werden von den Schweinen mit Dösen verbracht.

Bubenik et al. (2000) untersuchten den circadianen Verlauf des Hormons Melatonin im arteriellen, venösen und portalen Blut von zehn Schweinen. Die Untersuchungen zeigten, dass der Gastrointestinaltrakt des Schweins eine Hauptquelle des endogenen Melatonins dieser Tierart ist und die Sekretion des Gastrointestinaltraktes weniger durch die Photoperiode als durch die Fütterung beeinflusst wird. Ein signifikanter Peak in der

Melatoninkonzentration der Schweine konnte nur im Portalblut um 6.00 Uhr nachgewiesen werden. Dieser Peak fiel mit der Hauptfütterungszeit zusammen und ihm folgte eine Periode, in dem die Tiere schliefen. Fütterung, Melatoninkonzentration und Schlafperioden stehen nach Bubenik et al. (2000) somit in engem Zusammenhang.

Schweine verbringen nach Ruckebusch (1972a) 67,4% der 24 Stunden eines Tages wach und 32,6% schlafend. Der wache Zustand kann dabei weiter unterteilt werden in Phasen vollständiger Aufmerksamkeit, die 46,3% ausmachen, und Phasen des Dösens, die 21,1% der Zeit in Anspruch nehmen. Der Schlaf des Schweins kann nach Ruckebusch (1972a) weiter unterteilt werden in den Leichtschlaf, der mit 25,3% den Großteil der Schlafphase bestimmt. 7,3% der 32,6% entfallen auf den Tiefschlaf.

Während der Nachtstunden verbringen Schweine 53,7% der Zeit wach und 42,7% schlafend. 36,5% der zwölf Stunden andauernden Dunkelperiode sind die Tiere wach und aufmerksam, 20,8% dösen sie. Der Schlaf während dieser Phase unterteilt sich in 32,2% Leichtschlaf und 10,5% Tiefschlaf (Ruckebusch, 1972a).

Ein großer Anteil des Tages wird von den Schweinen ruhend verbracht, der Schlaf verteilt sich im Wesentlichen auf zwei bis drei Perioden während der Nachtstunden. Im Gegensatz zu Pferden und Rindern, bei denen der Tiefschlaf nur in den Dunkelphasen der Photoperiode beobachtet wird, ist die Schlafphase bei Schweinen nicht auf die Nachtstunden beschränkt (Ruckebusch, 1972a).

Robert u. Dallaire (1986) untersuchten das Wach-Schlafverhalten von drei jungen Schweinen und berichten, dass die Tiere 46,5% der 24 Stunden wach und aufmerksam waren und 15,9% dösend verbrachten. 26,7% der 24 Stunden entfielen auf den SWS, d.h. Leichtschlaf, der REM-Schlaf beanspruchte 10,9% des Tages. Die Phasen des Dösens dauerten im Durchschnitt 4,1 Minuten an. Die durchschnittliche Dauer der Schlafphasen betrug für den leichten Schlaf 6,2 Minuten, für den Tiefschlaf 3,3 Minuten.

80% der Leichtschlaf-Tiefschlafzyklen fielen in die Nachtstunden zwischen 18.00 Uhr und 6.00 Uhr. Die Dauer dieser Rhythmen war in der Nacht mit 14,41 +/- 3,65 Minuten signifikant länger als in der Lichtphase der Photoperiode, wo eine Länge von 11,47 +/- 4,61 Minuten gemessen wurde.

Die Phasen des Dösens dauerten nach Robert u. Dallaire (1986) während der Lichtphasen der Photoperiode länger an als in der Dunkelphase. Umgekehrt verhielt es sich mit den Phasen des leichten Schlafes und jenen des Tiefschlafes, die jeweils während der Nachtstunden signifikant höhere Werte aufwiesen.

Ladewig u. Ellendorff (1983) untersuchten das Wach-Schlafverhalten von Schweinen unter verschiedenen Haltungsbedingungen. Während dem ersten Teil der Untersuchung wurden die Tiere auf Stroheintreu gehalten, danach auf Spaltenboden. Ladewig u. Ellendorff (1983) kamen zu dem Ergebnis, dass nur geringfügige Unterschiede bezüglich der Zeit, welche die Tiere in den unterschiedlichen Haltungssystemen wach oder schlafend verbrachten, bestanden. Die Gesamtschlafzeit pro 24 Stunden betrug im Durchschnitt 43,4%, d.h. zehn Stunden und 22 Minuten. 70,5% der gesamten Schlafzeit entfielen auf den Leichtschlaf und 29,5% auf den Tiefschlaf. Der Tiefschlaf beanspruchte somit nach Ladewig u. Ellendorff (1983) 12,7% der 24 Stunden. Während sich die Gesamtzeit, welche die Tiere im Wachzustand verbrachten, unter den zwei verschiedenen Haltungsbedingungen nicht unterschied, bestand ein Unterschied in der Aufteilung dieser

Zeit in Phasen völliger Aufmerksamkeit und Phasen des Dösens. Dösen wurde vermehrt unter der Haltung auf Spaltenboden beobachtet, was die Autoren auf die fehlenden Beschäftigungsmöglichkeiten unter diesen Haltungsbedingungen zurückführen.

Die Reaktion von zwei über fünf Jahre alten Schweinen auf eine Veränderung der Fütterungszeiten war Gegenstand einer Untersuchung von Ruckebusch (1975). Über einen Zeitraum von drei Monaten erhielten die Tiere zweimal täglich, um 8.00 Uhr und um 18.00 Uhr, Futter. Die Tiere ruhten 73-75% des Tages und 85% der Nacht. Der gesamte Schlaf fiel in die Nachtstunden und beanspruchte 45% dieser Zeit. Die Gesamtschlafzeit bestand aus 16 bis 18 Schlafperioden mit einer Länge von durchschnittlich 15 Minuten.

Nach drei Monaten erfolgte eine Umstellung der Fütterungszeit auf einmal täglich um 8.00 Uhr morgens. Dies führte nach Ruckebusch (1975) bei den Schweinen zu einer Verzögerung des Beginns der Schlafenszeit um zwei Stunden. Die Dauer des gesamten Leichtschlafes war verkürzt, die Dauer des Tiefschlafes und die Anzahl der Tiefschlafperioden hingegen verlängert. Die Gesamttiefschlafzeit kehrte innerhalb von vier Tagen auf ihren Ausgangswert zurück, innerhalb von zehn Tagen war der Beginn der Schlafenszeit wieder zum ursprünglichen Zeitpunkt zu beobachten, was Ruckebusch (1975) als Adaptation der Tiere an die veränderten Umweltbedingungen wertet.

Die Gesamtschlafzeit war an den Wochenenden um 10% länger, mit zusätzlichen Leichtschlaf- und Tiefschlafphasen während des Tages, was nach Ruckebusch (1975) auf die fehlende Ablenkung der Tiere durch Stallarbeiten und Handling zurückzuführen ist.

Monotone Geräusche, Dunkelheit und eine Reduzierung sensorischer Stimulation induzieren nach Ruckebusch (1972b) beim Schwein innerhalb weniger Minuten Schlafverhalten, wobei sich die Zeit bis zum Eintreten des Schlafzustandes nach wiederholtem Einsatz solcher Maßnahmen verkürzt. Die Gesamtschlafzeit ist mittels dieser Verfahren für kurze Zeit um etwa 20% länger als unter natürlichen Bedingungen.

5.2.4. Legehennen

Das Schlafmuster von sieben adulten Hühnern war Gegenstand der Untersuchung von Ookawa u. Gotoh (1964). Der Leichtschlaf, während dem die Tiere die typische Schlafhaltung einnahmen, wurde durch mehrere Tiefschlafperioden unterbrochen, wobei die Tiefschlafperioden fünf bis 30 Sekunden, meist sechs Sekunden andauerten und periodisch, mit Intervallen von einigen Minuten, auftraten. Der Tiefschlaf fiel nach Ookawa u. Gotoh (1964) in die Abend- und Nachtstunden.

Van Luijtelaaar et al. (1987) untersuchten das Schlafverhalten von fünf adulten, einzeln in Käfigen gehaltenen Legehennen, die einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit ausgesetzt waren. Die Untersuchungen fanden während der dritten und sechsten Stunde der Dunkelperiode statt. Die Zeit, die die Tiere im wachen Zustand und schlafend verbrachten, sowie die Zeit, die auf den paradoxen Schlaf, also Tiefschlaf, entfiel, sollte in Prozent der Beobachtungszeit aufgezeigt werden. 10,3 +/- 6,2% der Zeit während der dritten Stunde der Dunkelperiode und 22,1 +/- 16,1% der Zeit im Laufe der sechsten Stunde der Dunkelperiode waren die Hennen wach. Auf den Leichtschlaf entfielen nach van Luijtelaaar et al. (1987) 84,1 +/- 6,6% der Zeit in der dritten, 70,5 +/-

17,5% der Zeit in der sechsten Stunde der Dunkelperiode. Der paradoxe Schlaf, d.h. der Tiefschlaf, beanspruchte in der dritten Stunde 5,6 +/- 1,4% der Gesamtzeit, in der sechsten Stunde wurde von den Legehennen 7,3 +/- 2,4% der Zeit tiefschlafend verbracht. Der Anteil in Prozent, der dem Tiefschlaf am Gesamtschlaf der Tiere zukam, betrug in der dritten Stunde 6,3 +/- 1,7%, in der sechsten Stunde der Dunkelperiode 10,2 +/- 4,8%.

Die durchschnittliche Länge aller Tiefschlafperioden betrug nach van Lujtelaar et al. (1987) 6,7 Sekunden, in der dritten Stunde 6,5 +/- 1,3 Sekunden und in der sechsten Stunde 6,9 +/- 2,9 Sekunden. Im Laufe der dritten Stunde wurden 33,4 +/- 6,8 Tiefschlafperioden, während der sechsten Stunde 44,4 +/- 9,4 Tiefschlafperioden beobachtet.

Schlehuber et al. (1974) untersuchten das Schlafmuster von Hühnern unterschiedlichen Alters, wobei Tiere im Alter von einem Tag, einer Woche, einem Monat und vier Monaten in die Untersuchung einbezogen wurden. Die Photoperiode bestand aus zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit. Der Schlaf der Tiere war nach Schlehuber et al. (1974) gleichmäßig über die ganze Dunkelperiode verteilt. Während der Schlaf bei den einen Tag alten Tieren nur etwas über 50% der Dunkelperiode beanspruchte, zeigten sich die restlichen Tiere 80-90% der Nacht schlafend. Die Phasen, in denen paradoxer Schlaf, d.h. Tiefschlaf, beobachtet wurde, waren bei den einen Tag alten Tieren sowohl kürzer als auch weniger zahlreich als bei den übrigen Hühnern. Für alle Tiere betrug die durchschnittliche Dauer der Perioden des paradoxen Schlafes eine bis acht Sekunden. Die Gesamtdauer der Tiefschlafperioden war bei der jüngsten Gruppe weniger als halb so lang als bei den älteren Tieren. Dies ist nach Schlehuber et al. (1974) ein wesentlicher Unterschied zu neonatalen Säugetieren, deren Schlaf zu einem hohen Prozentsatz aus Tiefschlafperioden besteht, die mit dem Alter abnehmen. Die Häufigkeit der Tiefschlafperioden, nicht jedoch ihre Länge, der älteren Hühner nahm im Verlauf der Dunkelperiode zu, was dazu führte, dass am Ende der Dunkelperiode der Tiefschlaf 25% des Gesamtschlafes ausmachte, am Anfang der Nachtruhe hingegen nur 5%.

Campbell u. Tobler (1984) erwähnen die Ergebnisse von Karmanova u. Churnosov (1972), wonach 17 adulte Weisse Leghorn Hennen 11,7 Stunden des Tages schlafend verbrachten, was 49% der 24 Stunden ausmacht.

Das Wach-Schlafverhalten von Küken im Alter von zwei bis fünfzehn Tagen war Gegenstand der Untersuchung von Hishikawa et al. (1969). Die Beobachtungen führten zu dem Ergebnis, dass die Schlafstadien mit kurzen Intervallen wechselten, wobei der Leichtschlaf im Durchschnitt sechs Minuten andauerte, und durch Erwachen oder paradoxen Schlaf beendet wurde. Die Tiefschlafphasen werden von Hishikawa et al. (1969) mit einer Dauer von sechs bis acht Sekunden angegeben. Der Anteil des Tiefschlafes an der Gesamtschlafzeit der Küken betrug 7,3 +/- 1,8%, das Auftreten der Tiefschlafphasen erfolgte in unregelmäßigen Zeitabständen.

5.2.5. Enten

Obwohl Enten ihre Augen selten über längere Zeit geschlossen halten, sind nach Hafez (1975) Perioden von 30 bis 60 Minuten oder sogar länger zu beobachten, in denen die Tiere Ruhen und Schlafen.

Das Schlaf- und Ruheverhalten der Ente ist nach Weidmann (1956) an bestimmte Tageszeiten gebunden. In den Sommermonaten beobachtete Weidmann (1956) eine Phase mit vermehrtem Schlafverhalten in der Zeit von 9.00 Uhr bis 11.00 Uhr. Dem Baden in der Mittagszeit folgte eine weitere Schlafphase am Nachmittag. Schlaf- und Weidezeiten wechselten sich nach Weidmann (1956) in der Nacht ab.

In zwei Gruppen mit je fünf männlichen Enten konnten schlafende Tiere während des Tages nach Balthazart (1976) hingegen vermehrt in der Mittagszeit beobachtet werden.

Lee et al. (1992) beobachteten bei der Ente vermehrt Schlafverhalten während der Nachtstunden, wobei es um Mitternacht, dem Zeitpunkt der Eiablage, zu einem Abfall des Anteils schlafender Tiere kam. Somit zeigten sich nach Lee et al. (1992) zwei Maxima im Schlafverhalten der Ente. Das erste Maximum fiel in die frühen Nachtstunden, das zweite Maximum der Schlafaktivität wurde nach Mitternacht gesehen.

Das Schlafmuster von vier weiblichen Enten unterschiedlichen Alters war Gegenstand der Untersuchung von Zepelin et al. (1982). Der Schlaf beanspruchte unter einer Photoperiode mit elf Stunden Licht, elf Stunden Dunkelheit und zwei Stunden Dämmerlicht im Durchschnitt 10,8 Stunden des Tages, wobei 43% der Nacht und 40% des Tages schlafend verbracht wurden. Die Dauer der Tiefschlafperioden betrug durchschnittlich fünf Sekunden. Zepelin et al. (1982) geben für die Dauer eines Leichtschlaf-Tiefschlafzyklus 52 Sekunden an.

Schmidt et al. (1994) untersuchten den Einfluss der Photoperiode auf den circadianen Rhythmus des Schlafes von Enten. Sechs Tiere wurden einer Photoperiode mit 21 Stunden Licht und drei Stunden Dunkelheit ausgesetzt, eine zweite Gruppe mit sechs Tieren erhielt zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit.

Die Gesamtschlafzeit der ersten Gruppe betrug nach Schmidt et al. (1994) 42,7% in 24 Stunden, wobei 35,4% auf den Leichtschlaf und 7,3% auf den Tiefschlaf entfielen. Die zweite Gruppe zeigte vergleichbare Werte. Die Tiere der ersten Gruppe verbrachten 57,3% der 24 Stunden im Wachzustand, jene der zweiten Gruppe 61,1%.

Die Untersuchung des circadianen Verlaufs des Wach-Schlafrhythmus zeigte nach Schmidt et al. (1994) für die erste Gruppe eine gleichmäßige Verteilung des Leichtschlafes über die 24 Stunden mit 35,6% in der Lichtphase und 34,1% in der Dunkelphase. Der Tiefschlaf wurde mit 7,8% häufiger während der Lichtphase als in der Dunkelphase beobachtet, wo er 3,8% der Gesamtzeit ausmachte. Bei der zweiten Gruppe umfasste der Leichtschlaf 30,9% der Lichtphase und 35,2% der Dunkelphase. Der Tiefschlaf wurde mit 5,2% in der Lichtperiode und mit 6,5% in der Dunkelperiode beobachtet. Die Gesamtschlafzeit wird von Schmidt et al. (1994) für die erste Gruppe mit 43,4% in der Lichtphase und 37,9% in der Dunkelphase angegeben, für die zweite Gruppe mit 36,1% in der Licht- und 41,7% in der Dunkelperiode.

Schmidt et al. (1994) kommen zu dem Ergebnis, dass der circadiane Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens der Ente keiner wesentlichen Beeinflussung durch die Photoperiode unterliegt und das Schlafmuster dieser Tiere als aphasisch bezeichnet werden kann, mit einer gleichmäßigen Verteilung des Schlafes über die 24 Stunden.

Rattenborg et al. (1999) beschreiben das Schlafverhalten vier Monate alter Enten während einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit. Dabei wurde dem Auftreten des USWS (unihemispheric slow-wave sleep) besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Bei dieser bei Meeressäugtieren und Vögeln beobachteten Form des Leichtschlafes bleibt während des Schlafes ein Auge geöffnet, und die sich contralateral zu diesem Auge befindende Gehirnhemisphäre befindet sich im Wachzustand, während sich die andere Gehirnhemisphäre unabhängig davon im Zustand des Leichtschlafes befindet. Ein wesentlicher Vorteil dieser Form des Schlafes ist nach Rattenborg et al. (1999) die Möglichkeit der Tiere, auf das Auftreten von Fressfeinden sofort mit Flucht reagieren zu können, und gleichzeitig zu schlafen. Auch das Beobachten von Artgenossen oder Umweltveränderungen ist während des USWS möglich. Inwieweit diese Form des Schlafes in ihrer Effizienz dem normalen Schlaf, d.h. dem Schlaf beider Gehirnhemisphären gleichzeitig, gleicht, ist im Moment noch unklar. Rattenborg et al. (1999) fassen die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zusammen, die dafür sprechen, dass der USWS endogenen Ursprungs ist und ein Wechsel von Leichtschlaf und USWS auch in Abwesenheit von Umweltstimuli stattfindet.

Die Untersuchungen von Rattenborg et al. (1999) an 16 Enten, aufgeteilt in vier Gruppen, ergaben, dass die Tiere am Rande der Gruppe weniger schliefen als die Tiere in der Mitte, der Anteil des USWS am Gesamtschlaf jedoch bei den Randtieren 31,8 +/- 3,6% im Vergleich zu den zentralen Tieren mit 12,4 +/- 1,1% ausmachte. Dieser Anstieg um mehr als 150% war begleitet von der Tendenz der Tiere, das der Gruppe abgewendete Auge während des USWS aufzubehalten.

Die Zeit, in der die Enten REM-Schlaf, also Tiefschlaf, zeigten, betrug bei den Tieren im Zentrum der Gruppe 5,6 +/- 0,9%, bei jenen am Rand 3,2 +/- 0,9%. Der Anteil des Tiefschlafes an der Gesamtzeit, die die Tiere mit beiden Augen geschlossen verbrachten, betrug für die Randtiere 13,9 +/- 2,0% und für die Tiere in der Mitte 12,4 +/- 2,6%. Die Sicherheit des Schlafplatzes beeinflusst damit auch bei der Ente das Schlafmuster.

5.2.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen des Schlafverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

Schlafverhalten wird beim Pferd hauptsächlich während der Nacht beobachtet. Der Schlaf der Equiden ist dabei durch mehrere kurze Schlafperioden, die sich mit Phasen des Wachseins abwechseln, gekennzeichnet (Littlejohn u. Munro, 1972; Ruckebusch, 1972a; Ruckebusch, 1972b; Dallaire u. Ruckebusch, 1974a; Dallaire u. Ruckebusch, 1974b; Bogner u. Grauvogel, 1984). Ähnlich dem Pferd zeigt auch das Rind ein Schlafverhalten mit mehreren kurzen Schlafperioden (Ruckebusch et al., 1974; Sombraus, 1978), die im Wesentlichen in den Nachtstunden gesehen werden (Ruckebusch, 1972a; Ruckebusch, 1975). Im Gegensatz dazu wird Schlafverhalten beim Schwein regelmässig während des Tages gesehen, allerdings fallen auch bei dieser Tierart die Hauptschlafphasen in die Nachtstunden (Ruckebusch, 1972a; Bogner u. Grauvogel, 1984; Robert u. Dallaire, 1986; Hörning et al., 1992). Schlafverhalten tritt bei der Legehennen nach Ookawa u. Gotoh (1964) und Schlehuber et al. (1974) in den Nachtstunden auf, bei der Ente wird Schlafverhalten hingegen sowohl am Tage als auch in der Nacht gesehen (Weidmann, 1956; Balthazart, 1976; Zepelin et al., 1982; Lee et al., 1992; Schmidt et al., 1994).

Eine Übersicht über die circadianen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 2.

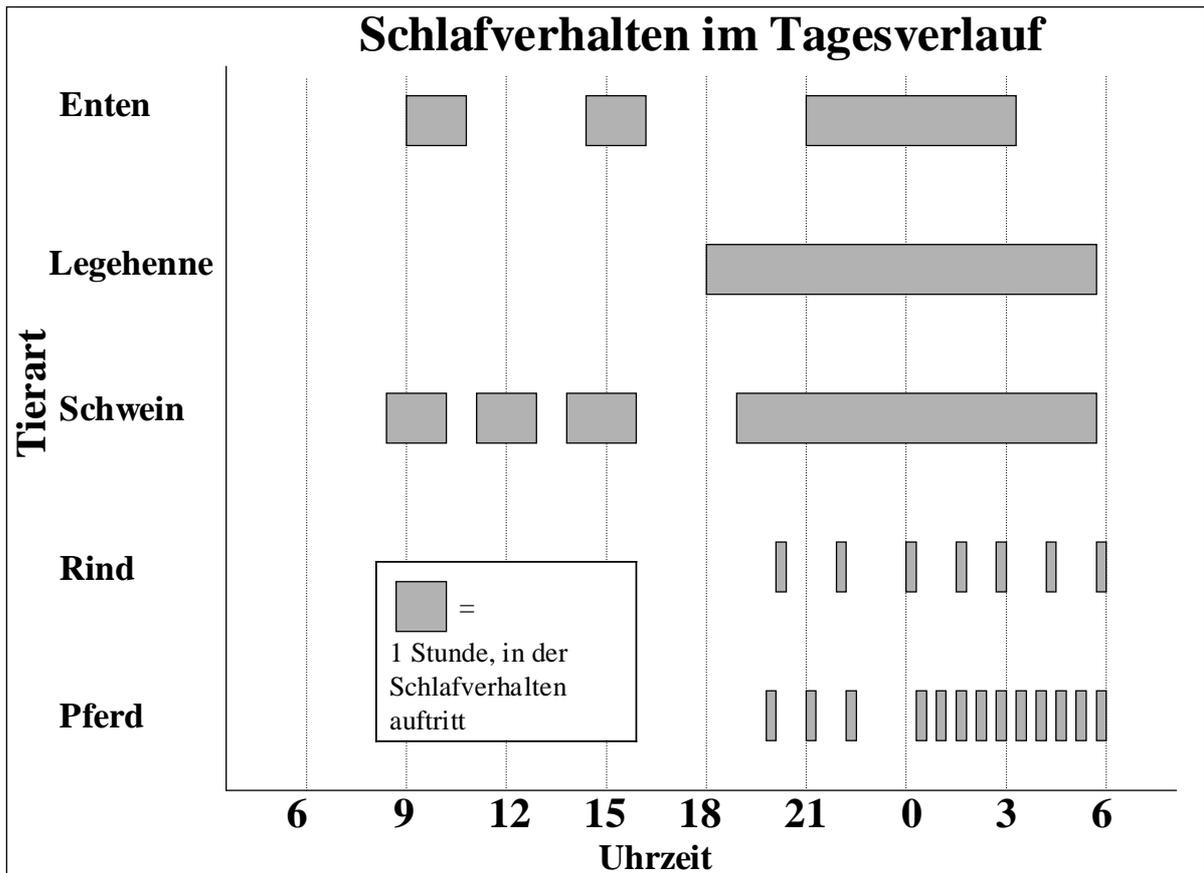


Abb. 2: Circadiane Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden

5.3. Rhythmen der motorischen Aktivität

Der biologische Rhythmus der motorischen Aktivität ist endogenen Ursprungs und wird durch den Hell-Dunkelwechsel mit der Umwelt synchronisiert. Neben dem circadianen Rhythmus existieren auch ultradiane Aktivitätsrhythmen (Ashby, 1972).

Der circadiane Rhythmus der motorischen Aktivität wird nach McManus u. Wyers (1982) nicht allein durch die Zeitgeber Photoperiode und Temperatur geprägt. Vielmehr besitzt das Individuum die Fähigkeit, auf Umweltreize mit einer Veränderung der zeitlichen Verteilung und der Ausprägung dieser Verhaltensweise zu reagieren, was letztendlich den circadianen Rhythmus maskieren kann. Handling, Fütterung und soziale Interaktionen sind nach McManus u. Wyers (1982) Umweltreize, die in der Lage sind, Veränderungen im Rhythmus der motorischen Aktivität zu induzieren.

Unabhängig vom circadianen Rhythmus der motorischen Aktivität zeigen restriktiv gefütterte Ratten kurze Zeit vor der Fütterungszeit einen Anstieg der motorischen Aktivität (Boulos u. Terman, 1980). Unter konstanten Lichtverhältnissen kommt es zum Free-running des durch die Photoperiode synchronisierten Aktivitätsrhythmus. Der durch die Fütterung synchronisierte Rhythmus zeigt im Gegensatz dazu weiterhin eine Periode von genau 24 Stunden und bleibt somit mit seinem Zeitgeber synchronisiert.

Neben der Photoperiode, der Fütterung und sozialen Interaktionen werden auch Geräuschen als mögliche Zeitgeber immer wieder diskutiert. Vilaplana et al. (1995) untersuchten die Wirkung von Geräuschen auf den Rhythmus der motorischen Aktivität von Ratten. Eine Gruppe von 16 Ratten im Alter von drei bis vier Monaten wurde einem Geräuschrhythmus mit einer Phasenlänge von 23,5 Stunden ausgesetzt. Dabei wechselten sich zwölf Stunden mit Geräuschkulisse und 11,5 Stunden Stille ab. In der Phase mit Geräuschen wurden die Tiere den Geräuschen jeweils für fünf Minuten ausgesetzt, darauf folgten je zehn Minuten Stille. Die Tiere wurden einzeln gehalten, erhielten Futter und Wasser ad libitum und waren zunächst einer konstanten Photoperiode mit 24 Stunden Dunkelheit, hiernach einer solchen mit 24 Stunden Licht ausgesetzt.

Unter beiden Photoperioden war das rhythmische Auftreten von für das Tier bedeutungslosen Geräuschen nach Vilaplana et al. (1995) nicht in der Lage, den circadianen Rhythmus der motorischen Aktivität zu synchronisieren.

Der Rhythmus der motorischen Aktivität des Menschen besitzt nach Grau et al. (1995) eine ultradiane Komponente. Adulte Versuchspersonen, die für fünf Stunden einer reizarmen Umgebung ohne soziale Kontakte ausgesetzt waren, zeigten spontane ultradiane Aktivitätsrhythmen mit einer Phasenlänge, die für die einzelne Person charakteristisch war, jedoch zwischen den Individuen stark variierte, und in einem Bereich von 0,25 bis 2,50 Stunden lag. Dabei konnten bei einzelnen Personen mehr als ein ultradianer Rhythmus in der motorischen Aktivität festgestellt werden. Die Ausprägung des ultradianen Rhythmus der motorischen Aktivität hängt nach Grau et al. (1995) von den Umweltbedingungen ab, wobei soziale Interaktionen und andere Anforderungen der Umgebung an das Individuum zu einer Maskierung des Rhythmus führen können.

Scheinbar ungerichtete motorische Aktivität findet sich in Form von Stereotypien, die gerade bei Tieren in reizarmer Umgebung und ohne Beschäftigungsmöglichkeiten gehäuft

beobachtet werden. Brusca (1985) gibt einen Überblick über die Ergebnisse der Untersuchungen einer Reihe von Autoren, die sich mit der chronobiologischen Komponente von Stereotypen beim Menschen befasst haben. Danach zeigt das stereotype Verhalten des Menschen sowohl ultradiane als auch circannuale Rhythmen. Der ultradiane Rhythmus der motorischen Aktivität, der eine Phasenlänge von 1,5 bis 2,4 Stunden aufweist, steht möglicherweise in engem Zusammenhang mit den ultradianen Rhythmen von stereotypem Verhalten beim Menschen.

Krzak et al. (1991) untersuchten das zeitliche Auftreten der Untugend Holzbeißen beim Pferd und den Einfluss von Bewegung auf dieses Verhalten. Einjährige, einzeln aufgestallte Pferde wurden drei unterschiedlichen Managementregimen ausgesetzt. Während die Fütterung für alle Pferde zweimal täglich um 9.00 Uhr und 15.00 Uhr stattfand, wurden die Tiere der ersten Gruppe im Untersuchungszeitraum von zwei Wochen nicht bewegt. Die Tiere der zweiten Gruppe wurden unmittelbar nach der morgendlichen Fütterung bewegt, für die Tiere der dritten Gruppe begann das Bewegungsprogramm um 12.00 Uhr. Die Stallarbeiten wurden im Wesentlichen in der Zeit zwischen 10.00 Uhr und 15.00 Uhr verrichtet. Um 14.00 Uhr kauten die Tiere nach Krzak et al. (1991) wenig Holz, von 22.00 Uhr bis 12.00 Uhr hingegen wurde das Holzbeißen vermehrt beobachtet. Tiere ohne Bewegung kauten mehr auf Holz als die Tiere, die bewegt wurden. Signifikante Unterschiede zwischen der ersten Gruppe und den beiden anderen Gruppen waren von 20.00 Uhr und 22.00 Uhr, von 00.00 Uhr bis 2.00 Uhr und von 4.00 Uhr bis 6.00 Uhr zu beobachten. Das Holzbeißen stand in keinem Zusammenhang zur Fütterung.

5.3.1. Pferd

Ursprünglich ein Lauf- und Fluchttier der Steppe, hat auch das domestizierte Pferd noch ein ausgeprägtes Bewegungsbedürfnis (Marten, 1996). Pferde grasen unter natürlichen Bedingungen bis zu 16 Stunden täglich, wobei bis zu acht Kilometer zurückgelegt werden (Marten, 1996). In den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten (Stand: 10. Nov. 1995) wird betont, dass mangelnde Bewegung Schäden am Bewegungsapparat bedingt. Auch die Selbstreinigungsmechanismen der Atemwege, der Hufmechanismus sowie der gesamte Stoffwechsel werden durch Bewegungsmangel beeinträchtigt. In den Leitlinien wird deshalb gefordert, den Pferden so oft wie möglich Weidegang in Gruppen zu gewähren, da die Weide dem natürlichen Lebensraum der Equiden am ehesten entspricht. Neben den genannten physischen Schäden kann die fehlende Möglichkeit zur artgemäßen Bewegung auch zu psychischen Schäden führen, was sich letztendlich in Bewegungstereotypen äußert (Marten, 1996). Nach Beyer et al. (1995) sollte den Pferden ein jederzeit frei zugänglicher Auslauf oder eine Weide, auf der sie ihren Bewegungsdrang befriedigen und ihre arttypischen Verhaltensweisen ausüben können, zur Verfügung stehen.

Das Bewegungsverhalten wird beim Pferd wesentlich von der Haltungsform beeinflusst. Auf der Weide wird eine das Fressen begleitende langsame Vorwärtsbewegung beobachtet. Im Stall treten aufgrund der fehlenden Möglichkeit zur Vorwärtsbewegung häufig Drehbewegungen auf (Ihle, 1984).

Die circadiane Aktivitätsperiodik der Pferde wird durch die Photoperiode, aber auch eine Reihe weiterer Umweltveränderungen beeinflusst. Das Ausruhverhalten wird zu einem großen Maße von der Verfügbarkeit von Nahrung beeinflusst, indem ausreichendes Futterangebot die Ruhezeiten verlängert (Bogner u. Grauvogel, 1984).

Der motorischen Aktivität liegt nach Gill (1991) ein circadianer Rhythmus zugrunde, der jedoch von einer Vielzahl von Umweltfaktoren und physiologischen Gegebenheiten beeinflusst wird. Wetter, Temperatur, die Möglichkeit zu Grasens und die Belästigung durch Fliegen sind Umweltbedingungen, die die motorische Aktivität eines Individuums von Tag zu Tag verändern können. Trächtigkeit und Geburt sind physiologische Zustände mit Einfluss auf den Rhythmus der motorischen Aktivität. Auch ultradiane Rhythmen sind bei der Betrachtung der motorischen Aktivität von Pferden nachzuweisen. Gill (1991) konnte im Rahmen seiner Untersuchungen zur motorischen Aktivität von Pferden zeigen, dass Fohlen ihren eigenen circadianen Rhythmus besitzen und dieser unabhängig von dem der Mutter ist.

Ultradiane Rhythmen dominieren das Aktivitätsverhalten bei Pflanzenfressern. Dabei zeigen Przewalski Pferde nach Scheibe et al. (1999) deutlich längere Aktivitätsphasen als Wildwiederkäuer. Das komplexe Aktivitätsmuster der Wildpferde wird im Wesentlichen durch einen Rhythmus mit einer Phasenlänge von acht Stunden bestimmt, wobei eine zweite ultradiane Komponente mit einer Phasenlänge von 4,8 Stunden zu beobachten ist.

Kownacki et al. (1978) beobachteten den Tagesrhythmus einer Gruppe von Pferden, die das ganze Jahr in einem Freigehege verbrachten. Stuten standen 23,3% des Tages, 3,6% verbrachten sie liegend. Die Vorwärtsbewegung beanspruchte 3,5% der 24 Stunden. Im Gegensatz dazu lagen Fohlen 7,1% der Zeit, 19,4% des Tages standen sie, und 18,2% der 24 Stunden verbrachten sie in Bewegung. Stehen wurde nach Kownacki et al. (1978) vermehrt während der Morgen- und Abenddämmerung beobachtet. Liegen wurde gehäuft in der Nacht und am Morgen gesehen, wobei Fohlen deutlich mehr lagen als adulte Tiere. Dabei waren die Liegephasen der Fohlen über den Tag und die Nacht gleichmäßig verteilt, lediglich zwischen 15.00 Uhr und 20.00 Uhr legten sich die Fohlen nicht hin.

Die Fortbewegung der Pferde fand in der Hauptsache im Schritt statt, nur selten bewegten sich die Tiere im Trab oder Galopp fort. Die während 24 Stunden zurückgelegte Wegstrecke betrug im Durchschnitt 2000 bis 2500 Meter, wobei die Werte von 300 bis 4500 Meter reichten.

Kownacki et al. (1978) beobachteten mehr motorische Aktivität in den frühen Morgenstunden und am Nachmittag als zur Mittagszeit und in der Nacht.

McDonnell et al. (1999) berichten von 30 bis 110 Aktivitätsphasen in 24 Stunden, wobei die Dauer einer Aktivitätsperiode mit 20 bis 60 Minuten angegeben wird.

5.3.2. Rind

Der Drang zur Bewegung ist beim adulten Rind im Vergleich zum Pferd weniger ausgeprägt (Bogner u. Grauvogel, 1984). Werden den Rindern Futter, Wasser, Liegeplatz und die Möglichkeit zur Hautpflege auf engem Raum angeboten, dann legen die Tiere nach Methling u. Unshelm (2002) nur einige 100 Meter am Tag zurück.

Der Aktivitätsrhythmus von auf der Weide gehaltenen Rindern ist nach Rist et al. (1992) von großer Regelmäßigkeit geprägt, indem einer Periode des Grasens eine Phase der sozialen Körperpflege und dieser eine ausgedehnte Ruhephase folgt, in der die Rinder wiederkäuen. Dabei fallen die Hauptaktivitätsphasen in die Stunden nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang. Bei Stallhaltung wird der Aktivitätsrhythmus weitgehend durch die Fütterung bestimmt (Sambraus, 1978). Nach Rist et al. (1992) macht das Gehen in Boxenlauf- und Tiefstreuställen im Durchschnitt 2 % des Tages aus. Auf der Weide nimmt es infolge der Futtersuche dagegen 12 bis 25% der Gesamtaktivität in Anspruch. Obwohl Rinder einheimischer Rassen kein großes Bewegungsbedürfnis haben, sind Rinder unter entsprechenden Haltungsbedingungen nach Methling u. Unshelm (2002) bereit, viele Kilometer täglich zwischen Weidegründen, Tränken und Ruheplätzen zurückzulegen.

Die Nachtruhe wird bei Rindern nach Sambraus (1978) kurz vor dem Sonnenaufgang durch eine etwa zweistündige Grasezeit beendet. Aktivitäts- und Ruhephasen wechseln sich im Tagesverlauf ab, wobei Ruheperioden v.a. am Vormittag, in der Mittagszeit und am späten Nachmittag beobachtet werden. Kurz vor dem Eintreten der Dunkelheit beginnt die Nachtruhe der Rinder, die allerdings bei länger andauernden Dunkelperioden durch eine Periode des Grasens in der Zeit um Mitternacht unterbrochen wird. Während in heißen Klimazonen die Temperatur entscheidenden Einfluss auf die circadiane Aktivitätsverteilung ausübt, und die Phasen motorischer Aktivität im Wesentlichen in die Morgen- und Abenddämmerung, sowie in die Nacht fallen, zeigt die motorische Aktivität im Stall gehaltener Rinder eine starke Abhängigkeit von der Fütterung. Der Tagesrhythmus wird zudem durch die Melkzeiten beeinflusst. Störungen durch Artgenossen führen insbesondere bei rangniederen Tieren zu verkürzten Liegeperioden (Sambraus, 1978).

Veissier et al. (1989) berichten von einem Aktivitätsmaximum am frühen Morgen und einem weiteren Maximum am späten Nachmittag, wobei die verstärkte Aktivität der Rinder vor allem in die Fütterungszeiten fiel. Während der Nachtstunden wurde nur wenig Aktivität beobachtet.

Der Rhythmus der motorischen Aktivität von zwei Rinderrassen im tropischen Klima von Kuba war Gegenstand der Untersuchung von Langbein u. Nichelmann (1993). Die erste Tiergruppe bestand aus Holstein Friesian, die zweite Gruppe aus einer Kreuzung 5/8 HF x 3/8 Zebu. Das Alter der Rinder betrug fünf bis sieben Jahre. Die Melkzeiten lagen am Morgen zwischen 6.00 und 7.00 Uhr und am Abend zwischen 15.00 und 16.00 Uhr. Der Beginn der ersten Aktivitätsphase wurde um 5.00 Uhr und damit vor Sonnenaufgang beobachtet. Das Maximum dieser ersten Phase motorischer Aktivität lag in der Zeit von 8.00 bis 9.00 Uhr. Die motorische Aktivität nahm im Folgenden kontinuierlich ab, um bei

der zweiten Gruppe ab 14.00 Uhr wieder anzusteigen. Dem abendlichen Melken folgte ein weiteres Aktivitätsmaximum, das für die zweite Gruppe sofort nach dem Melken, für die erste Gruppe hingegen erst um 17.00 Uhr begann. Der abendliche Höhepunkt der Aktivität lag bei der zweiten Gruppe zwischen 18.00 Uhr und 19.00 Uhr, und bei der ersten Gruppe zwischen 19.00 Uhr und 20.00 Uhr. Der Eintritt der Dunkelheit beendete diese Aktivitätsperiode. In der Zeit zwischen 23.00 Uhr und 2.00 Uhr konnte eine weitere Phase motorischer Aktivität beobachtet werden, jedoch mit einem deutlich geringeren Maximum, das nur 40-60% der Werte des Tages erreichte.

Langbein u. Nichelmann (1993) betonen den starken Einfluss des Zeitgebers Photoperiode auf den Rhythmus der motorischen Aktivität der Rinder. Die Beobachtung, dass bei der ersten Gruppe 41% der täglichen Aktivität in die Nachtstunden fielen, im Gegensatz zur zweiten Gruppe mit 28%, führen Langbein u. Nichelmann (1993) auf die Entkopplung von endogenem Rhythmus und exogenen Zeitgebern aufgrund mangelhafter Adaptation der Tiere der ersten Gruppe an die Umweltbedingungen zurück.

Gonyou u. Stricklin (1984) beobachteten das Verhalten von in Feedlots gehaltenen männlichen Rindern. Die Dauer der täglichen Lichtphase lag zwischen 7 Stunden 45 Minuten und 16 Stunden 45 Minuten.

Die Rinder verbrachten 27,4% der 24 Stunden eines Tages stehend und 60% liegend. Sonnenauf- und Untergang übten deutlichen Einfluss auf die Aktivitätsphasen aus, indem sich das Steh- und Liegeverhalten der Tiere an der Morgen- und Abenddämmerung orientierte. In der Mittagszeit war eine Ruhephase zu beobachten, während der ein Großteil der Tiere sich niederlegte. Im Laufe der Nacht ruhten die Tiere, gegen Mitternacht zeigte sich jedoch übereinstimmend mit den Beobachtungen von Sambras (1978) eine Phase mit erhöhter motorischer Aktivität, die um so ausgeprägter war, je länger die Dunkelphase andauerte.

In einem weiteren Versuch geben Gonyou u. Stricklin (1984) die von den Rindern im Durchschnitt stehend verbrachte Zeit mit 464 Minuten pro 24 Stunden an. Die Tiere erhoben sich dabei circa eine Stunde vor Sonnenaufgang, wobei der Beginn der Aktivität und die Futteraufnahme in engem Zusammenhang standen. Auch am Abend ungefähr 1,5 Stunden vor bis 1,5 Stunden nach Sonnenuntergang war eine Periode des Stehens, verbunden mit der Futteraufnahme, zu sehen. Eine dritte Periode fand an Tagen mit langer Lichtphase von mehr als zehn Stunden um die Mittagszeit statt. Die Tiere zeigten nach Gonyou u. Stricklin (1984) ein Minimum an Aktivität in der Zeit vor der morgendlichen und nach der abendlichen Fressperiode.

Ray u. Roubicek (1971) führten eine Verhaltensstudie an 144 in Feedlots gehaltenen männlichen Rindern durch. Der größte Anteil der 24 Stunden wurde von den Rindern liegend verbracht, die Hauptaktivitätsphasen wurden im Wesentlichen durch die Futteraufnahme beeinflusst, was mit den Ergebnissen von Gonyou u. Stricklin (1984) übereinstimmt. 80 bis 90% der Tiere lagen während der Dunkelphase. Nach einer mit der morgendlichen Fütterung verbundenen Aktivitätsphase ruhten im Durchschnitt 60 bis 80% der Tiere bis zum Nachmittag. Der Fütterung am Nachmittag ging nach Ray u. Roubicek (1971) eine Periode vermehrter motorischer Aktivität voraus.

5.3.3. Schwein

Als Waldbewohner sind Schweine darauf ausgerichtet, sich im Unterholz langsam laufend fortzubewegen, allerdings können auch längere Strecken im Trab zurückgelegt werden (Hörning et al., 1992). Da die verschiedenen Aktivitätsphasen bei frei lebenden Schweinen mit Ortsveränderungen verbunden sind, legen Wildschweine nach Hörning et al. (1992) im Schnitt fünf Kilometer pro Tag zurück.

Das Wildschwein in freier Wildbahn ist nach Briedermann (1971) und Ingram u. Dauncey (1985) ein dämmerungs- und nachtaktives Tier. Das Hauptaktivitätsmaximum ist in den Stunden nach Eintritt der Dämmerung am Abend zu beobachten, ein Nebenmaximum zeigt sich vor der Morgendämmerung. Die Domestikation führt nach Ingram u. Dauncey (1985) zu einer Verlagerung der motorischen Aktivität in die Lichtphase der Photoperiode.

In Gattern gehaltene Wildschweine, die keiner Bejagung durch den Menschen ausgesetzt sind, zeigen ihr Hauptaktivitätsmaximum nach Briedermann (1971) in den Nachmittagsstunden. Der Eintritt der Dämmerung beendet diese Aktivitätsphase. Die Tiere zeigen ein zweites, jedoch weniger ausgeprägtes Aktivitätsmaximum nach Sonnenaufgang, welches eine Dauer von zwei bis drei Stunden aufweist. Eine starke Synchronisation innerhalb der Gruppe besteht bezüglich des Beginns und des Endes der Aktivitätsphasen, die bei allen Tieren nahezu zur gleichen Zeit stattfinden. Während der 24 Stunden eines Tages sind die Schweine acht bis elf Stunden aktiv. Durchschnittlich 85%, und damit der Hauptanteil der Aktivitätsphasen, werden der Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme gewidmet. Weniger als 10% der aktiven Zeit entfallen auf die reine motorische Aktivität. Die Aktivität unterliegt nach Briedermann (1971) einer Altersabhängigkeit, indem im Alter von fünf bis 13 Monaten der durchschnittliche Aktivitätsanteil pro Stunde 27 Minuten beträgt, danach nur noch 20,8 Minuten. Die Ausprägung der Aktivitätsphasen unterliegt weiterhin einer Temperaturabhängigkeit, wobei sehr trockenes und warmes Wetter die Aktivität der Wildschweine senkt und zu einer Verlagerung der Aktivität in die Dunkelphase führt. Der primäre Zeitgeber ist sowohl für das in freier Wildbahn lebende Schwein, als auch für das im Gatter gehaltene Wildschwein, die Photoperiode (Briedermann, 1971).

Die beiden Hauptaktivitätsphasen des Wildschweins liegen nach Sambraus (1978) in der Morgen- und Abenddämmerung. Das Hausschwein unterliegt hingegen einer Beeinflussung durch Managementfaktoren, indem der Zeitpunkt der Fütterung starken Einfluss auf die circadiane Verteilung der Aktivitätsperioden ausübt.

Bei in Wildgattern gehaltenen Wildschweinen folgen Beginn und Ende der Aktivitätszeit nach Gundlach (1968) dem Sonnenauf- und -untergang. Neben der Photoperiode als primärem Zeitgeber hat nach Gundlach (1968) auch die Temperatur Einfluss auf den Aktivitätsrhythmus, indem die Tiere bei kaltem Wetter am Morgen ihr Nest später als sonst üblich verlassen. Bei Muttertieren fällt nach einem Vormaximum, das auch fehlen kann, das erste Hauptaktivitätsmaximum in die Vormittagsstunden. Nach einem Aktivitätsminimum am Mittag zeichnet sich ein zweites Hauptaktivitätsmaximum nach Gundlach (1968) am Nachmittag und Abend ab.

Madec et al. (1986) führten Untersuchungen zur motorischen Aktivität von trächtigen Sauen durch. In die Untersuchung einbezogen wurden 125 angebunden gehaltene trächtige Tiere aus sechs Herden. Die durchschnittliche Zeit, welche die Tiere pro 24 Stunden stehend verbrachten, lag nach Madec et al. (1986) bei 250 Minuten. Ein diurnaler Rhythmus war dabei deutlich zu beobachten, dessen primärer Zeitgeber die Fütterung war. Das Alter, das Körpergewicht und der Klauenzustand hatten nach Madec et al. (1986) Einfluss auf die gesamte stehend verbrachte Zeit. Junge Sauen standen mit 178 Minuten kürzere Zeit als Altsauen, die 295 Minuten stehend verbrachten. Tiere mit hohem Körpergewicht lagen länger als schlanke Tiere. Sauen mit Klauenproblemen zeigten mit 164 Minuten weniger stehend verbrachte Zeit als gesunde Tiere mit 275 Minuten. Die Anzahl der stehend verbrachten Perioden geben Madec et al. (1986) mit 9,8 Standperioden pro 24 Stunden an, wobei kein Zusammenhang mit der gesamten stehend verbrachten Zeit bestand. Individuelle Unterschiede in der Dauer der Standzeit pro 24 Stunden waren nach Madec et al. (1986) bei hyperaktiven Sauen mit durchschnittlicher Standzeit von 353 Minuten am deutlichsten ausgeprägt. 20% der fixierten Sauen verbrachten nach Madec et al. (1986) über 22 Stunden des Tages liegend.

Übereinstimmend mit den Untersuchungen von Madec et al. (1986) ermittelten auch Cariolet u. Dantzer (1984) während ihrer Untersuchungen an angebundenen trächtigen Sauen eine durchschnittliche Standzeit von 250 Minuten pro 24 Stunden, aufgeteilt in 9,5 Perioden. Ein diurnaler Rhythmus konnte auch hier beobachtet werden, wobei in die Zeit von 22.00 Uhr bis 6.00 Uhr nur 2% der gesamten stehend verbrachten Zeit fiel. Ältere Sauen verbrachten nach Cariolet u. Dantzer (1984) 60% mehr Zeit stehend als Jungsauen. Ein weiterer Faktor mit Einfluss auf die Gesamtstandzeit war die Klauengesundheit, indem Sauen mit Klauenproblemen an beiden Hintergliedmaßen nur 164 Minuten pro Tag stehend verbrachten. Der primäre Zeitgeber für den Rhythmus der motorischen Aktivität war auch in dieser Untersuchung die Fütterung, die jedoch keinen Einfluss auf die Gesamtstandzeit der Tiere hatte.

Schweine zeigen nach Hörnicke (1981) einen ausgeprägten circadianen Rhythmus bezüglich der Stehzeit. In einer Untersuchung an 36 Hausschweinen und sechs Wildschweinen konnte gezeigt werden, dass die maximalen Stehzeiten in die Zeit nach der Morgen- und Abendfütterung fielen. Das abendliche Aktivitätsmaximum war deutlicher und regelmäßiger ausgeprägt als das morgendliche Maximum. In den Vormittagsstunden und in der Nacht hingegen standen die Tiere mit nur fünf Minuten pro Stunde auffallend wenig im Vergleich zu über 30 Minuten pro Stunde während der beiden Aktivitätsmaxima. Die gesamte stehend verbrachte Zeit pro 24 Stunden beträgt nach Hörnicke (1981) 260 Minuten, was 18% der Gesamtzeit ausmacht. Bei Wildschweinen konnte eine ausgeprägte Aktivitätsperiode zwischen 17.00 Uhr und 20.00 Uhr beobachtet werden, wobei ein Nebenaktivitätsmaximum zwischen 6.00 Uhr und 8.00 Uhr auftrat. Die Wildschweine zeigten das Verhalten dämmerungsaktiver Tiere, indem sie nachts aktiver als am Tage waren. Hörnicke (1981) erwähnt die Feststellungen von Briedermann (1971), nach dem es sich bei Wildschweinen in ungestörter Umgebung um tagaktive Tiere handelt. Die Bejagung durch den Menschen führt hingegen dazu, dass die Tiere ein mehr dämmerungs- und nachtaktives Verhalten zeigen.

Auch Dantzer (1973) konnte zeigen, dass die Aktivität von Schweinen einem circadianen Rhythmus folgt, mit einem ersten Aktivitätsmaximum am Morgen und einem weiteren,

noch deutlicheren Maximum am Nachmittag. Die Verteilung der motorischen Aktivität über die 24 Stunden kann nach Dantzer (1973) eine Aussage über die Adaptation der Tiere an eine neue Umgebung machen.

Schweine besitzen übereinstimmend mit Dantzer (1973) auch nach Schrenk u. Marx (1982) einen endogenen Aktivitätsrhythmus mit zwei Maxima, die innerhalb von acht bis zehn Stunden zu beobachten sind. Die Photoperiode stellt sich gegenüber der Fütterung als der stärkere Zeitgeber für den Rhythmus der motorischen Aktivität dar. In einem ersten Versuch von Schrenk u. Marx (1982) wurden die Schweine einmal täglich von 10.30 Uhr bis 11.00 Uhr gefüttert, was dazu führte, dass sich nach einer Eingewöhnungszeit ab dem 20. Lebenstag der Tiere ein zweigipfelter Aktivitätsrhythmus mit einem ersten Maximum zum Zeitpunkt der Fütterung, die mit einer 30-minütigen Beleuchtung des Stalls einherging, und einem zweiten Maximum in der Zeit zwischen 14.00 Uhr und 20.00 Uhr, zeigte. Der zweite Versuch beinhaltete zusätzlich zu den vorher genannten Versuchsbedingungen eine weitere Kurzzeitbeleuchtung von 22.30 Uhr bis 23.00 Uhr. Wiederum nach einer kurzen Eingewöhnungszeit kam es um die Zeit der Fütterung zu einem ersten Aktivitätsmaximum, dem ein zweites Maximum kurz vor und um den Zeitpunkt der nächtlichen Kurzzeitbeleuchtung folgte, das mit zunehmendem Alter der Tiere stärker wurde. Die Dauerbeleuchtung von 23.00 Uhr bis 11.00 Uhr im dritten Versuch führte ab der sechsten Woche zu vermehrter Aktivität zu Beginn der Lichtphase, die Aktivität nahm ab 4.00 Uhr stark zu, um ein Maximum zwischen 8.00 Uhr und 10.00 Uhr zu erreichen. Ab 12.00 Uhr sankt die motorische Aktivität der Tiere. Der endogene circadiane Rhythmus der Aktivität passt seine zwei Maxima somit nach Schrenk u. Marx (1982) den beiden Beleuchtungszeiten bei Kurzzeitbeleuchtung an, während die Dauerbeleuchtung zu einer weitgehenden Verschmelzung der beiden Maxima führt. Durch die Veränderung der Lichtperiode lässt sich somit der Aktivitätsrhythmus der Schweine beeinflussen.

Die Verteilung der motorischen Aktivität von Schweinen im Alter von sechs bis zwölf Wochen war Gegenstand der Untersuchung von Ingram et al. (1980). In Gruppen mit vier Tieren gehaltene Schweine zeigten motorische Aktivität unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit hauptsächlich während der Lichtphase zwischen 6.00 Uhr und 18.00 Uhr, mit einem Maximum gegen Ende der Lichtperiode. Einzel gehaltene Tiere zeigten sich im Allgemeinen ebenfalls aktiver während der Lichtphase des Tages, bei einem Tier wurde motorische Aktivität jedoch vermehrt in den Nachtstunden beobachtet. Ingram et al. (1980) sehen den Grund für die weniger deutliche Ausprägung circadianer Aktivitätsrhythmen bei einzeln gehaltenen Tieren im fehlenden sozialen Einfluss der Gruppe. Das Fehlen des Zeitgebers Photoperiode führte zu einer Abschwächung der Ausprägung des Rhythmus der motorischen Aktivität, wobei dies insbesondere bei den einzeln gehaltenen Schweinen zu beobachten war. Ein Temperaturunterschied von 35°C in der Lichtphase und 25°C in der Dunkelperiode führte zu einer Verlagerung der Aktivitätsphase in die kühleren Nachtstunden. Junge Schweine zeigen nach Ingram et al. (1980) somit einen wenig ausgeprägten circadianen Aktivitätsrhythmus, was den Tieren die Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen durch die Verlagerung der Aktivität entweder in die Tag- oder Nachtstunden ermöglicht.

Ingram et al. (1985) untersuchten den Einfluss unterschiedlicher Photoperioden auf das Wachstum junger Schweine. Zu diesem Zweck setzten sie eine erste Gruppe von Tieren einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit aus, wobei die Lichtphase jeweils zu Beginn und am Ende eine zweistündige Dämmerlichtphase beinhaltete. Die zweite Gruppe erhielt neun Stunden Licht und neun Stunden Dunkelheit, wobei auch hier am Anfang und am Ende der Lichtphase je 1,5 Stunden Dämmerlicht eingeschaltet war. Futter stand nur während der Lichtphase der Photoperiode zur Verfügung.

Motorische Aktivität wurde nach Ingram et al. (1985) im Wesentlichen während der Lichtphase der Photoperiode beobachtet, wobei hier kein Unterschied zwischen den beiden Gruppen zu erkennen war. Die Schweine der ersten Gruppe zeigten motorische Aktivität mit dem Beginn der Dämmerlichtphase am Morgen, das Ende der Phase motorischer Aktivität fiel mit dem Ende der Fütterung zusammen. Die Beobachtungen der zweiten Gruppe ergaben, dass bei diesen Tieren motorische Aktivität bereits vor dem Beginn der Dämmerlichtphase auftrat, aber auch hier endete die Phase motorischer Aktivität mit der Phase der Futteraufnahme. Die in der Dunkelphase beobachtete Aktivität war sowohl von geringerer Intensität als auch von kürzerer Dauer.

Ingram et al. (1985) betonen, dass die motorische Aktivität auch unabhängig von der Aktivität im Zusammenhang mit der Fütterung unter beiden Photoperioden einen deutlichen 24-Stunden- bzw. 18-Stunden-Rhythmus zeigt. Junge Schweine bis zum Alter von acht Wochen sind demnach in der Lage, sich an sehr unterschiedliche Photoperioden zu adaptieren, wofür auch die Tatsache spricht, dass sich weder die Futteraufnahme noch die Wachstumsrate der beiden Gruppen signifikant unterschied.

5.3.4. Legehennen

Hühner sind nach Bogner u. Grauvogel (1984) Tiere, deren Aktivität im Wesentlichen durch die Photoperiode bestimmt wird. 30 bis 60 Minuten vor Sonnenaufgang verlassen die Tiere morgens den Stall, um am Abend 30 Minuten vor Einsetzen der Dämmerung zum Stall zurückzukehren. Besonders ausgeprägte Aktivitätsphasen treten nach Bogner u. Grauvogel (1984) am Morgen, um die Mittagszeit und am späten Nachmittag auf.

Die Aktivität von in Käfigen gehaltenen Legehennen beginnt nach Bessei (1973) gegen 8.00 Uhr, wobei ein Aktivitätsmaximum um die Mittagszeit kurz vor der Eiablage beobachtet wird. Einer Ruhephase folgt von 14.00 bis 19.00 Uhr ein zweites, jedoch deutlich geringeres Aktivitätsmaximum. Bessei (1973) berichtet von nahezu fehlender Aktivität in der Dunkelphase der Photoperiode.

In Käfigen mit ein bis fünf Tieren gehaltene Legehennen unter einer Photoperiode mit 13 Stunden Licht von 6.30 bis 19.30 Uhr zeigen nach Bessei (1977) ein Laufverhalten mit zwei täglichen Maxima. Das erste Maximum zu Beginn der Lichtperiode fällt gegen 11.00 Uhr ab und erreicht in der fünften Lichtstunde ein Minimum. Die Laufaktivität steigt hiernach wieder an, um in der letzten Stunde der Lichtperiode einen zweiten Höhepunkt zu erreichen. Jede Legehenne besitzt nach Bessei (1977) einen individuellen Rhythmus des Laufverhaltens, wobei die Veränderungen von Tag zu Tag bei ein und demselben Tier gering sind. Obwohl ein bei allen Hennen auftretender Grundrhythmus der Laufaktivität

zu erkennen ist, existieren nach Bessei (1977) große interindividuelle Schwankungen bezüglich der Ausprägung dieses Rhythmus. Allen Tieren gemeinsam ist die hohe Aktivität um den Zeitpunkt der Eiablage.

Bessei (1977) beschreibt, dass das Stehen ein Maximum in der ersten Lichtstunde zeigt und hiernach kontinuierlich abfällt, mit Ausnahme der fünften Stunde der Lichtphase, in der sich ein schwaches Maximum andeutet. Bei der Verhaltensweise Sitzen zeigt sich nach Bessei (1977) ein deutlicher eingipfeliger Verlauf, dessen Höhepunkt in die fünfte Stunde der Lichtphase fällt.

Bessei (1982) untersuchte den Rhythmus der Futteraufnahme- und Laufaktivität von fünf Legehennen und konnte zeigen, dass diese beiden Verhaltensweisen in enger Verbindung zueinander stehen. Neben einem circadianen Rhythmus beschreibt Bessei (1982) in diesem Zusammenhang zwei ultradiane Rhythmen mit einer Dauer von zwölf und acht Stunden, die jedoch nicht bei allen Tieren gleich deutlich ausgeprägt waren.

In Käfigen gehaltene Legehennen zeigen nach Bessei (1982) im Allgemeinen eine höhere Aktivität als Tiere in Bodenhaltung. Sowohl bei Käfigtieren als auch bei Tieren in Bodenhaltung konnte ein Aktivitätsanstieg im Zusammenhang mit der Eiablage beobachtet werden.

Den Einfluss einer Reihe unterschiedlicher Zeitgeber auf biologische Rhythmen untersuchten Cain u. Wilson (1974) im Rahmen einer Studie an fünf Weissen Leghorn Hennen.

Unter konstanten Umweltbedingungen konnte kein circadianer Rhythmus der motorischen Aktivität beobachtet werden, und Perioden der Aktivität folgten 30 Minuten bis eine Stunde andauernde Ruheperioden.

In einem ersten Versuch wurden die Hennen einem Temperaturrehythmus mit zehn Stunden $33 \pm 1,5^\circ\text{C}$, zehn Stunden $10 \pm 1^\circ\text{C}$ und zwei Stunden Übergangszeit zwischen den Temperaturextremen mit ansonsten konstanten Umweltbedingungen ausgesetzt, um den Einfluss des Zeitgebers Temperatur zu überprüfen. Eine Periode intensiver Aktivität mit einer Dauer von zwei Stunden konnte nach Cain u. Wilson (1974) zu Beginn der warmen Periode gesehen werden. Während die gesamte warme Phase durch Aktivität der Tiere gekennzeichnet war, erreichte die Aktivität am Ende der warmen Periode ein zweites Maximum. Während die Hennen in der ersten Hälfte der kalten Phase noch deutliche Aktivität zeigten, war die zweite Hälfte dieser Phase durch Inaktivität der Tiere gekennzeichnet.

Der zweite Versuch war charakterisiert durch konstante Umweltbedingungen mit Ausnahme der täglichen Stallarbeit, die jeweils um 9.00 Uhr im Rahmen einer viertel Stunde verrichtet wurde. Unter diesen Versuchsbedingungen zeigten die Tiere keinen Aktivitätsrhythmus, lediglich 30 bis 60 Minuten nach den Stallarbeiten war vermehrt Aktivität zu beobachten.

Die Bedingungen des dritten Versuches führten zu einer Synchronisation des Rhythmus der Aktivität mit der Umwelt. Unter ansonsten konstanten Bedingungen wurden die Tiere für zwölf Stunden einem Tonband mit Geräuschen von Artgenossen ausgesetzt. Die Aktivität der Hennen war während dieser Phase deutlich höher als in der ruhigen Phase, in der nahezu keine Aktivität beobachtet wurde.

Cain u. Wilson (1974) untersuchten weiterhin den Einfluss unterschiedlicher Photoperioden auf die biologischen Rhythmen der Hennen. Unter einer Stunde Dunkelheit und 23 Stunden Licht zeigten die Hennen vor und nach der Dunkelheit vermehrt Aktivität, während der Stunde Dunkelheit war keine Aktivität zu beobachten. Cain u. Wilson (1974) berichten von einer weiteren Periode relativer Inaktivität der Hennen sechs bis elf Stunden nach dem Ende der Dunkelphase.

Zur sofortigen Synchronisation des Aktivitätsrhythmus mit den Umweltbedingungen führte eine Photoperiode mit einer sechs Stunden andauernden Dunkelperiode und 18 Stunden Licht. Die Hauptaktivitätsphase der Hennen fiel in den Zeitraum zwei bis drei Stunden vor Ende der Lichtphase. In der Dunkelperiode fand wenig bis keine Aktivität statt (Cain u. Wilson, 1974).

Unabhängig von den Umweltbedingungen beobachteten Cain u. Wilson (1974) erhöhte Aktivität im Zusammenhang mit der Eiablage.

Der Einfluss der Henne auf die Aktivität vier Tage alter Küken war Gegenstand der Untersuchung von Wauters et al. (2002). Zehn Küken aufgeteilt in Gruppen mit je zwei Tieren wurden in Anwesenheit einer Henne beobachtet, zehn weitere Tiere wurden ohne Henne, jedoch ebenfalls in Gruppen mit zwei Tieren gehalten. Die Photoperiode während des Versuches beinhaltete zehn Stunden Licht und 14 Stunden Dunkelheit, wobei die Beobachtungen ausschließlich in der Lichtphase stattfanden.

Beide Gruppen zeigten sich während 50% der Beobachtungszeit inaktiv, 30% der beobachteten Aktivität stand in Zusammenhang mit der Futteraufnahme, 14 % entfielen auf die motorische Aktivität, und 5% des aktiven Verhaltens war im Zusammenhang mit Komfortverhalten zu sehen. Die Anzahl der Aktivitätsperioden betrug für mit einer Henne gehaltene Küken 166, im Gegensatz dazu zeigten die Küken ohne den Einfluss der Henne 200 Aktivitätsperioden in den zehn Beobachtungsstunden. Ein signifikanter Unterschied bestand nach Wauters et al. (2002) in der durchschnittlichen Dauer der Aktivitätsperioden beider Gruppen, mit einer Dauer von 457,4 +/- 150,4 Sekunden in der Gruppe mit Henne und 102,7 +/- 12,5 Sekunden in der Gruppe ohne Henne.

Jedes der zehn Tiere in den Gruppen mit Henne zeigte einen klaren ultradianen Rhythmus bezüglich der allgemeinen Aktivität und der Aktivität in Zusammenhang mit der Fütterung, die Phasenlänge dieser Rhythmen unterlag jedoch zwischen den Zweiergruppen erheblichen Schwankungen und reichte von zehn bis 38 Minuten. Das rhythmische Verhalten war in den Gruppen ohne Henne deutlich reduziert, indem nur zwei der zehn Tiere rhythmische allgemeine Aktivität und nur vier der zehn Tiere einen Rhythmus in der Aktivität in Zusammenhang mit der Futteraufnahme zeigten. In allen Fällen erfolgte sowohl bei den Küken ohne Henne als auch bei den Tieren mit Henne eine Synchronisation der Aktivität zwischen den beiden Küken einer Zweiergruppe. Die Synchronisation zwischen den beiden Küken war dabei nach Wauters et al. (2002) bei den Tieren ohne Henne deutlicher ausgeprägt. Das Aktivitätsmuster der Küken in Anwesenheit einer Henne folgte im Wesentlichen dem der Henne, und die Küken folgten der Henne in ihrer motorischen Aktivität, was zu einer besseren Ausnutzung des vorhandenen Platzes bei diesen Küken führte. Wauters et al. (2002) kommen zu dem Ergebnis, dass die Anwesenheit einer Henne strukturgebend auf das Verhalten von Küken wirkt.

5.3.5. Enten

Nach Raethel (1988) gehören Enten zu den Tieren, die sowohl während des Tages als auch während der Nacht aktiv sind. Dabei wechseln sich Aktivitätsperioden von 45 bis 75 Minuten mit 30- bis 45minütigen Ruheperioden ab, wobei die Ruhezeiten überwiegend in die hellen Tagesstunden, die Hauptaktivitätsphasen in die Nacht- und Morgenstunden fallen. Im Gegensatz zu Wildenten, die während der ganzen Nacht und in den frühen Morgenstunden mit der Futtersuche beschäftigt sind, passt sich der Aktivitätsrhythmus der domestizierten Enten der tagsüber erfolgenden Fütterung an (Raethel, 1988).

Aktivitätsphasen bei Enten sind auch nach Hawking et al. (1971) sowohl während der Licht- als auch während der Dunkelphase der Photoperiode zu beobachten. Hawking et al. (1971) beschreiben das Aktivitätsmuster einer ausgewachsenen Ente, das in mehrere Perioden unterschiedlicher Länge über die gesamten 24 Stunden verteilt war, wobei die Dauer der einzelnen Perioden von 30 Minuten bis sieben Stunden reichte.

Die ersten Flugversuche junger Entenküken häufen sich nach Weidmann (1956) am Morgen und am späten Nachmittag. Erwachsene Enten wurden am Morgen, jedoch gehäuft am Abend, beim Fliegen beobachtet. In der Mittagszeit flogen die Tiere nur bei Bedarf, die Flugtätigkeit war in dieser Zeit stark reduziert. Im Herbst, zur Zeit der Zugunruhe, dauerten die abendlichen Flüge nach Weidmann (1956) länger. Die Flugtätigkeit nahm zudem in den Monaten Februar und März zu.

5.3.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen der motorischen Aktivität der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

Motorische Aktivität wird beim Pferd gehäuft in den Morgenstunden und am Nachmittag gesehen (Kownacki et al., 1978). Die Verteilung der Aktivitätsperioden wird jedoch wesentlich durch die Haltungsbedingungen beeinflusst (Bogner u. Grauvogel, 1984; Ihle, 1984; Gill, 1991). Beim Rind werden zwei Hauptaktivitätsphasen beschrieben, wobei ein erstes Maximum regelmässig am Morgen, ein zweites in den Abendstunden beobachtet wird (Ray u. Roubicek, 1971; Sambras, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984; Veissier et al., 1989; Rist et al., 1992; Langbein u. Nichelmann, 1993). Abhängig von der Photoperiode zeigt sich eine weitere Aktivitätsphase bei langer Lichtphase in den Mittagsstunden, bei langer Dunkelphase hingegen gegen Mitternacht (Sambras, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984). Das domestizierte Schwein besitzt zwei Hauptaktivitätsperioden, wobei sich die erste Phase motorischer Aktivität an der Morgendämmerung, die zweite Phase an der Abenddämmerung orientiert (Gundlach, 1968; Briedermann, 1971; Dantzer, 1973; Sambras, 1978; Hörnicke, 1981; Schrenk u. Marx, 1982). Während sich die motorische Aktivität der Legehenne hauptsächlich auf die Lichtphase beschränkt (Bessei, 1973; Bessei, 1977; Bogner u. Grauvogel, 1984), zeigt die Ente nach Weidmann (1956), Hawking et al. (1971) und Raethel (1988) sowohl am Tage als auch am Abend und in der Nacht Phasen motorischer Aktivität.

Eine Übersicht über die circadianen Rhythmen der motorischen Aktivität der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 3.

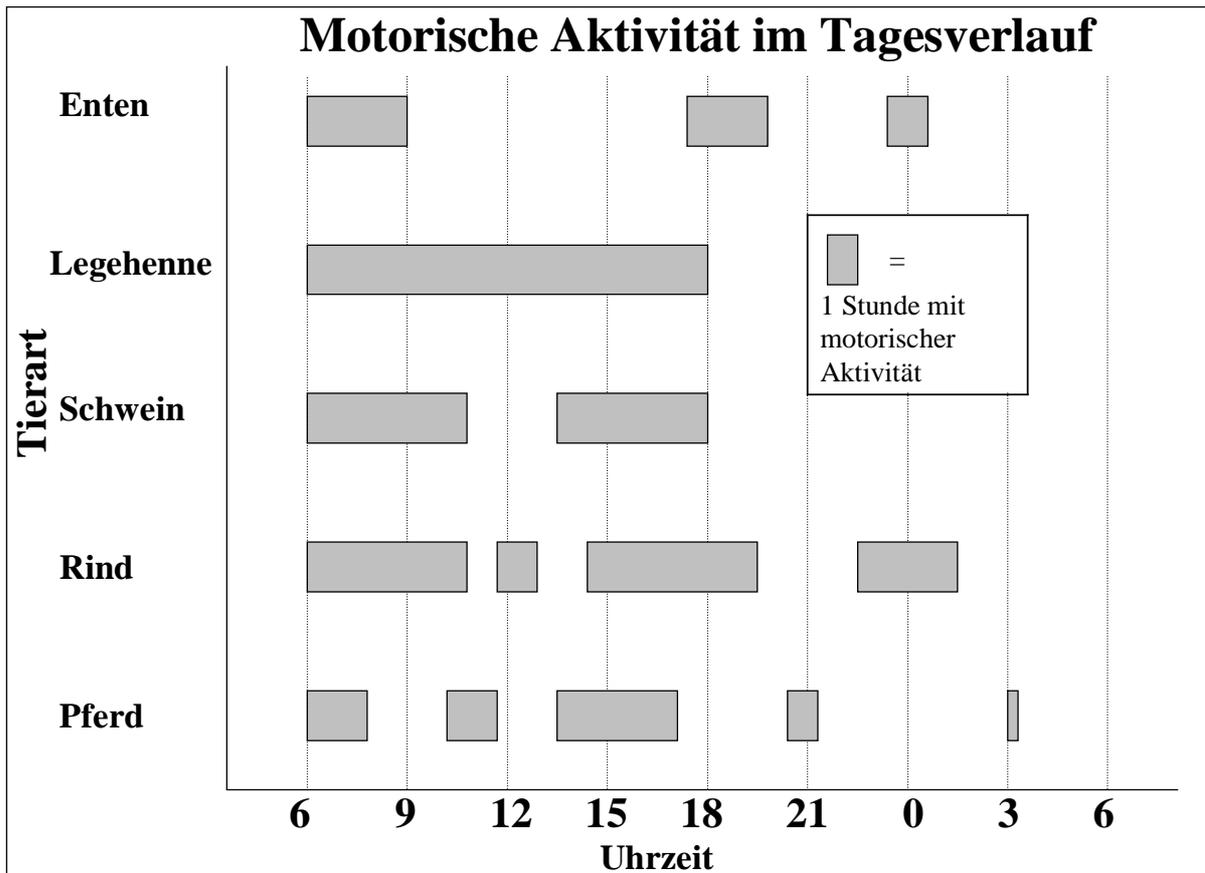


Abb. 3: Circadiane Rhythmen der motorischen Aktivität bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden

5.4. Rhythmen der Futter- und Wasseraufnahme

Der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme zeigt ein für jede Tierart eigenes und spezifisches Muster (Senn et al., 2000). Da der Futteraufnahme in der Tierproduktion eine bedeutende Rolle zukommt, ist der ungestörte Ablauf dieser Verhaltensweise nach Senn et al. (2000) von großer Bedeutung.

Beim Rhythmus der Futteraufnahme unterscheidet man nach Armstrong (1980) polyzyklische und monozyklische Rhythmen. Wichtige Faktoren, die die Ausprägung des circadianen Futteraufnahmerhythmus einer Tierart bestimmen, sind die Beschaffenheit der Nahrung, die Verfügbarkeit der Nahrung, sowie vorhersehbare tägliche Veränderungen der Umwelt des Individuums. Der endogene Rhythmus der Futteraufnahme unterliegt der Beeinflussung durch eine Reihe von Umwelteinflüssen, zu denen örtliche und zeitliche biologische Faktoren, aber auch meteorologische Einflüsse, wie das Klima und die Jahreszeit, zählen.

Bei einer Reihe von Tierarten konnte nachgewiesen werden, dass ein restriktives Fütterungsmanagement in der Lage ist, sowohl rhythmisches Verhalten als auch rhythmische metabolische Veränderungen zu induzieren, wobei diese durch die Fütterung synchronisierten Rhythmen sich von den durch die Photoperiode synchronisierten Rhythmen unterscheiden (Boulos u. Terman, 1980).

Die restriktive Fütterung eines Tieres hat nach Stephan (2002) sowohl Veränderungen im Verhalten des Tieres als auch physiologische Veränderungen zur Folge. Die Aufnahme von Futter ist für das Individuum eine lebensnotwendige Tätigkeit. Der Sinn eines circadianen Futteraufnahmerhythmus könnte in der Tatsache liegen, dass solch ein Rhythmus dem Tier ermöglicht, zur richtigen Zeit am richtigen Ort zu sein um Nahrung aufnehmen zu können. Sowohl für Jäger als auch für Beutetiere ist somit nicht nur eine räumliche, sondern auch eine zeitliche Strukturierung ihres Tagesablaufs von Vorteil.

Die Photoperiode gilt als der wichtigste Zeitgeber biologischer Rhythmen, jedoch scheint auch der Nahrungsaufnahme eine gewisse Zeitgeberfunktion zuzukommen. Während man zunächst davon ausging, dass der Nucleus suprachiasmaticus (SCN), dessen Synchronisation mit der Umwelt durch den Hell-Dunkelwechsel stattfindet, der einzige Ort sei, an dem so genannte „clock genes“ exprimiert werden, wurden diese Gene inzwischen in einer Reihe weiterer ZNS-Strukturen sowie in peripheren Geweben gefunden (Stephan, 2002). Es liegt die Vermutung nahe, dass die Expression dieser in der Leber und anderen peripheren Geweben gefundenen Gene durch restriktive Futteraufnahme synchronisiert wird, wobei das Entrainment der Genexpression des SCN unabhängig davon weiterhin durch die Photoperiode stattfindet. Neben den „light-entrainable oscillators“, wie dem SCN, sprechen eine Reihe von Fakten für die Existenz von „food-entrainable oscillators“, sog. FEOs (Stephan, 2002). Die Kopplung zwischen den beiden Systemen scheint schwach zu sein, was in der unterschiedlichen Natur ihrer Zeitgeber begründet sein könnte, so die sich im Laufe des Jahres langsam verändernde Photoperiode im Gegensatz zu der sich potentiell schnell verändernden Verfügbarkeit von Nahrung (Stephan, 2002).

Die circadiane Genexpression in der Leber erfüllt nach Damiola et al. (2000) eine anderen circadianen Rhythmen vergleichbare Aufgabe. Die Vorhersage der Zeit der Futtermittelaufnahme und die Aktivierung der an der Verdauung beteiligten Organe erleichtert dem Organismus die Verstoffwechslung der Nahrungsbestandteile. Die Leber und andere periphere Organe stehen grundsätzlich unter dem Einfluss des SCN. Unter besonderen Umständen, wie am Beispiel der restriktiven Fütterung untersucht, stehen einzelne Umweltereignisse in Konflikt zum vom SCN vorgegebenen Rhythmus, was zu einer Entkopplung der peripheren Strukturen vom SCN, der „master-clock“, führt. Dabei reagiert die Leber am schnellsten auf eine Veränderung des Fütterungsregimes. Entfällt die Notwendigkeit zur Entkopplung, indem beispielsweise die restriktive Fütterung aufgehoben wird, kommt es zu einer Resynchronisation des Futtermittelaufnahmerhythmus durch den SCN (Damiola et al., 2000).

Wird ein Individuum gezwungen, einen Futtermittelaufnahmerhythmus anzunehmen, der nicht seinem natürlichen circadianen Rhythmus entspricht, kann es in der Folge zu pathologischen Veränderungen kommen (Armstrong, 1980). Zudem können Veränderungen im Tagesrhythmus der Futtermittelaufnahmeaktivität auf mangelnde Anpassung eines Individuums an seine Umwelt hindeuten (Sambraus, 1978).

5.4.1. Pferd

§2 des Tierschutzgesetzes fordert, dass Tiere ihrer Art und ihren Bedürfnissen entsprechend ernährt werden müssen. Die Futtersuche und Futtermittelaufnahme nimmt zwei Drittel der Zeit frei lebender Pferde in Anspruch. Gemäß den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten (Stand: 10. Nov. 1995) muss den Pferden aus diesem Grund genügend Zeit und Ruhe zur Futtermittelaufnahme gewährt werden. Dabei wird betont, dass die Futtermittelaufnahme neben der Ernährung auch der Beschäftigung dient. Nach Beyer et al. (1995) ist der Verdauungstrakt des Pferdes darauf ausgelegt, kontinuierlich kleine Portionen aufzunehmen, wobei unter natürlichen Bedingungen die Nahrungsaufnahme innerhalb des Herdenverbandes unter langsamer Fortbewegung mit kleinen Pausen über den ganzen Tag verteilt stattfindet. Die Futtermittelaufnahme nimmt folglich im Tagesrhythmus eine breite Zeitspanne ein und sollte die Tiere nach Bogner u. Grauvogel (1984) viele Stunden am Tag beschäftigen. Die tägliche gleichmäßige ruhige Bewegung ist für die ungestörte Funktion der Verdauungsorgane wichtig, weshalb während der Weideperiode weniger Koliken auftreten (Bogner u. Grauvogel, 1984). Bei Pferden im Freiland vergeht nahezu keine Stunde, in der nicht zumindest einige Bissen Gras aufgenommen werden, und auch Pferde in Gruppenauslaufhaltung mit freiem Zugang zu Dauerraufer suchen mindestens einmal jede Stunde die Fressboxen auf, um Heu zu fressen (Pirkelmann, 1991).

Pferde fressen nach Sambraus (1978) circa zwölf Stunden täglich, wobei diese Zeit in einzelne Fressperioden aufgeteilt ist. Die längste dieser Perioden beginnt im Sommer am späten Nachmittag und endet in der Zeit um Mitternacht. Sambraus (1978) fasst die Beobachtungen von Schäfer (1974) zusammen, nach dem eine weitere Fressphase in den frühen Morgenstunden beginnt und am frühen Vormittag endet. Kurze Perioden der Futtermittelaufnahme sind am späten Vormittag und frühen Nachmittag zu beobachten.

Bogner u. Grauvogel (1984) fassen die Beobachtungen einer Reihe von Autoren zusammen die zeigen, dass die Futteraufnahme der Pferde einem endogenen circadianen Rhythmus folgt, der jedoch durch eine Reihe von Faktoren, so dem Lebensraum, dem Klima, der Verfügbarkeit von Futtermitteln und der Jahreszeit, aber auch individuellen Faktoren, beeinflusst wird. Die Hauptfressperioden liegen bei auf der Weide gehaltenen Pferden in der Nacht und am frühen Morgen.

Die Häufigkeit der Wasseraufnahme hängt nach Bogner u. Grauvogel (1984) vom Wasserangebot ab, wobei die benötigte Wassermenge in einer Portion oder in zwei bis drei über den Tag verteilten Portionen aufgenommen wird.

Die Futteraufnahme nimmt nach McDonell et al. (1999) vier bis zwölf Stunden im Tagesablauf von Pferden ein, wobei die Dauer der zehn bis 30 Futteraufnahmeperioden mit fünf bis 120 Minuten angegeben wird. Die Wasseraufnahme dauert eine bis acht Minuten pro Tag, und zwei bis acht Perioden mit einer Dauer von zehn bis 60 Sekunden werden beobachtet.

Eine Übersicht über das Futteraufnahmeverhalten und das dieses Verhalten beeinflussende Faktoren findet sich bei Ralston u. Baile (1983). Der diurnale Rhythmus der Futteraufnahme unterliegt der Beeinflussung durch die zur Verfügung stehende Nahrung, so der Qualität, dem Geruch, Geschmack und der Konsistenz des Futters, sowie der Beeinflussung durch Umweltbedingungen, wie das Vorhandensein von Fressfeinden und dem Auftreten von anderen für das Tier beunruhigenden Ereignissen. Auch metabolische Signale haben Einfluss auf die Häufigkeit und Dauer der Fressperioden. Pferde und Ponys auf der Weide grasen durchschnittlich zehn bis zwölf Stunden täglich. Diese Zeit ist in Graseperioden mit einer Dauer von zwei bis drei Stunden aufgeteilt. Der Rhythmus der Futteraufnahme wird bei frei lebenden Equiden sowohl durch die Qualität der verfügbaren Nahrung als auch durch klimatische Faktoren beeinflusst.

Auch bei im Stall gehaltenen Pferden und Ponys mit freiem Zugang zum Futter zeigen sich Futteraufnahmerythmen, die denen von frei lebenden Pferden gleichen. Ponys widmen 38% der 24 Stunden eines Tages der Futteraufnahme, wobei im Durchschnitt zehn Fressperioden mit einer mittleren Dauer von 44 Minuten gesehen werden. Übereinstimmend berichten nach Ralston u. Baile (1983) mehrere Autoren von einem diurnalen Rhythmus der Futteraufnahmeaktivität. Dabei werden mehr und länger andauernde Mahlzeiten in der Zeit von 8.00 Uhr bis 17.00 Uhr beobachtet. Im Allgemeinen wird die Zeitspanne von drei bis fünf Stunden zwischen zwei Mahlzeiten nicht überschritten. Die geringste Futteraufnahmeaktivität fällt in die Stunden zwischen 1.00 Uhr und 6.00 Uhr.

Sweeting et al. (1985) beschreiben den Einfluss von Artgenossen auf das Futteraufnahmeverhalten von Ponystuten. Die Tiere, denen Heu ad libitum zur Verfügung stand, wurden am Morgen von 10.00 Uhr bis 12.00 Uhr und am Nachmittag von 14.00 Uhr bis 16.00 Uhr beobachtet. Die Futteraufnahme nahm 70,1 +/- 8,6% der Beobachtungszeit ein, 1,9 +/- 2,9% der Zeit widmeten die Ponys der Wasseraufnahme. Während sich die Futteraufnahme am Morgen nach der Vorlage von frischem Heu für Tiere mit und ohne Sichtkontakt zu einem Artgenossen nicht unterschied, verbrachten die Ponys, die Sichtkontakt zu einem anderen Pony hatten, mit 73 +/- 4% am Nachmittag mehr Zeit mit der Aufnahme von Heu als Ponys ohne Sichtkontakt, die nur 60 +/- 7% der

Beobachtungszeit zwischen 14.00 Uhr und 16.00 Uhr der Futteraufnahme widmeten. Die Futteraufnahme steht demnach beim Pony unter einem sozialen Einfluss, wobei insbesondere der Sichtkontakt zu Artgenossen eine entscheidende Rolle spielt (Sweeting et al., 1985).

Das Futteraufnahmeverhalten von Ponystuten und ihren Fohlen wurde von Crowell-Davis et al. (1985) mit dem Ziel untersucht, den Einfluss der Mutter auf die Entwicklung des Fressverhaltens des Fohlens zu beschreiben. Die Tiere wurden auf der Weide gehalten und hatten freien Zugang zum Wasser. Die Fohlen verbrachten während der ersten Lebenswoche 8,1 +/- 1,5% des Beobachtungszeitraumes von 5.00 Uhr bis 21.00 Uhr mit der Futteraufnahme. Die Futteraufnahme nahm in den folgenden Wochen kontinuierlich mehr Zeit in Anspruch, und mit 21 Wochen widmeten die Tiere 46,6 +/- 6,0% des Beobachtungszeitraumes diesem Verhalten. Im Gegensatz dazu verbrachten die Ponystuten durchschnittlich 70% der 16 Stunden mit der Nahrungsaufnahme. Im Spätsommer sank dieser Prozentsatz nach Crowell-Davis et al. (1985) auf 57,2 +/- 4,4%, was darauf zurückzuführen war, dass die Stuten während der heißen Stunden des Tages an einem schattigen Platz ruhten. Maxima in der Futteraufnahme zeigten sich sowohl bei den Stuten als auch bei den Fohlen am frühen Morgen zwischen 5.00 Uhr und 9.00 Uhr und am Abend zwischen 17.00 Uhr und 21.00 Uhr. Die Futteraufnahme der Fohlen orientierte sich im Wesentlichen am Futteraufnahmeverhalten ihrer Mütter.

Da in der Regel alle Tiere der Gruppe gemeinsam eine Wasserstelle aufsuchten, war das Wasseraufnahmeverhalten nach Crowell-Davis et al. (1985) neben individuellen Faktoren auch vom Verhalten der Gruppe geprägt. Die Häufigkeit der in der Regel weniger als eine Minute andauernden Wasseraufnahmeperioden war temperaturabhängig und mit einer Wasseraufnahme pro 1,8 Stunden waren die Perioden bei einer Temperatur von 30 bis 35°C am zahlreichsten zu beobachten. Von der gesamten Wasseraufnahmeaktivität entfielen 13,6% auf den frühen Morgen zwischen 5.00 Uhr und 9.00 Uhr, 26,6% der Wasseraufnahme erfolgte zwischen 9.00 Uhr und 13.00 Uhr, 30,2% zwischen 13.00 Uhr und 17.00 Uhr und 29,6% zwischen 17.00 Uhr und 21.00 Uhr (Crowell-Davis et al., 1985).

Die Untersuchungen von Kownacki et al. (1978) beschreiben das Saugverhalten von Fohlen einer Pferdegruppe, die auf einem umzäunten Gelände ohne wesentlichen menschlichen Einfluss gehalten wurde. Die Fohlen zeigten im Durchschnitt 18 Saugperioden pro Tag, wobei in den dunklen Stunden der Photoperiode keine Saugakte beobachtet wurden.

Ralston et al. (1979) berichten über das spontane Futteraufnahmeverhalten von fünf Ponys, die einem Lichtregime mit 24 Stunden Beleuchtung ausgesetzt waren. Die Tiere hatten ad libitum Zugang zu pelletiertem Futter. Die Ponys zeigten im Durchschnitt 10 Mahlzeiten pro 24 Stunden mit einer Länge von 44 +/- 10 Minuten. Die Zeit zwischen einzelnen Mahlzeiten wird von Ralston et al. (1979) mit 84 +/- 10 Minuten angegeben, wobei das Maximum hier bei drei Stunden lag. Die Futteraufnahmeaktivität nahm 38 +/- 7,2% der 24 Stunden in Anspruch, wobei 49% des täglich aufgenommenen Futters in der Zeit von 8.00 Uhr bis 17.00 Uhr konsumiert wurde.

Wird den Pferden Heu in kleinen Portionen zwei- bis dreimal täglich angeboten, fressen die meisten Tiere sofort nach der Fütterung (McDonnell et al., 1999). Die zwei- bis dreimal täglich erfolgende Fütterung von frischem Heu hat auch bei kontinuierlichem Angebot von Heu zur Folge, dass die Pferde unmittelbar nach der Fütterung längere Fressperioden zeigen. Die Wasseraufnahme ist nach McDonnell et al. (1999) eng mit der Aufnahme von Heu verbunden und findet während oder kurze Zeit nach der Futteraufnahme statt.

Das Futteraufnahmeverhalten von Pflanzenfressern ist nach Scheibe et al. (1999) durch einen ultradianen Rhythmus gekennzeichnet. Zusätzlich besteht ein circannualer Rhythmus in der Futteraufnahme, mit niedriger Futteraufnahmeintensität in den Sommermonaten und steigender Futteraufnahme im Herbst. Das Maximum der Futteraufnahmeintensität wird nach Scheibe et al. (1999) zu Beginn des Frühjahrs beobachtet, um gegen Ende des Frühlings wieder abzufallen und das niedrigste Niveau im Sommer zu erreichen.

Unterschiedliche Tränkeregime, von kontinuierlichem Zugang zu Trinkwasser bis zur restriktiven Tränkung dreimal täglich für fünf Minuten, haben nach McDonnell et al. (1999) keinen Einfluss auf das Wohlbefinden von Pferden. Unterschiede zwischen ad libitum und restriktiv getränkten Tieren bestehen bezüglich der gesamten mit der Wasseraufnahme verbrachten Zeit und der Anzahl der Wasseraufnahmeperioden pro 24 Stunden, die bei Tieren, denen Wasser ad libitum zur Verfügung steht höher ist als bei restriktiv getränkten Tieren. Auf die Ausprägung der anderen Verhaltensweisen der Pferde hatten die Unterschiede in der Wasserverfügbarkeit nach McDonnell et al. (1999) keinen Einfluss.

5.4.2. Rind

Die Futteraufnahme beschäftigt ganztägig auf der Weide gehaltene Tiere acht bis elf Stunden am Tag (Methling u. Unshelm, 2002). Dabei erfolgt die Futteraufnahme im langsamen Gehen (Rist et al., 1992). Durch Stimmungsübertragung fressen Rinder einer Herde oft gleichzeitig (Sambraus, 1978). Gegenüber der Weidehaltung verkürzt sich die Fressdauer bedingt durch die Art des Futterangebotes bei Stallhaltung, wobei Kühe ungefähr fünf Stunden, Bullen etwas länger fressen (Sambraus, 1978). Die Wiederkautätigkeit beginnt nach Sambraus (1978) etwa eine bis eineinhalb Stunden nach dem Grasens und ist in zehn bis 15 Perioden von ungefähr 30 Minuten aufgeteilt.

Nach Sambraus (1978) wirkt die Futteraufnahme als wichtiger Zeitgeber für viele andere Aktivitäten.

Die Jahreszeit, die Photoperiode und die Temperatur haben nach Sambraus (1978) Einfluss auf den circadianen Rhythmus der Futteraufnahme des Rindes. In den Sommermonaten April bis Juli wird Grasens nahezu ausschließlich während der Lichtphase der Photoperiode beobachtet, wobei die erste und längste Grasesperiode kurz vor Sonnenaufgang beginnt. Eine zweite längere Fressperiode findet nach Sambraus (1978) in den drei bis vier Stunden vor dem Beginn der Dunkelperiode statt. Während des Tages zeigen die Rinder eine bis drei weitere kurze Perioden der Futteraufnahme. Die

längeren Nächte im Herbst und Winter führen zu einer Veränderung im circadianen Rhythmus der Futteraufnahme, indem ab August eine weitere Graseperiode in der Zeit um Mitternacht zu beobachten ist. Sehr kurze Tage führen nach Sambraus (1978) dazu, dass die Tiere während des Tages nur eine Fressperiode am späten Vormittag zeigen.

In sehr warmen Gebieten wird der Rhythmus der Futteraufnahme nach Sambraus (1978) weniger durch die Photoperiode als durch die Temperatur beeinflusst, indem 50 bis 70% der Fressperioden in die Zeit von 16.00 bis 8.00 Uhr fallen.

Die zweite Nachthälfte wird nach Bogner u. Grauvogel (1984) kaum zur Futteraufnahme genutzt.

Rinder im Laufstall, die ad libitum gefüttert werden, zeigen nach Sambraus (1978) im Durchschnitt zehn Fressperioden, wobei sich diese Zahl jedoch sowohl bei steigender Besatzdichte, als auch für rangniedere Tiere, erhöht.

Managementfaktoren haben nach Sambraus (1978) Auswirkungen auf den circadianen Futteraufnahmerrhythmus, indem bei Milchkühen die Hauptgraseperioden nach dem Melken auftreten.

Bogner u. Grauvogel (1984) sind der Meinung, dass bei im Stall gehaltenen Tieren der Beeinflussung durch das Management, insbesondere durch feste Fütterungszeiten, große Bedeutung bezüglich der Veränderung der Tagesrhythmik zukommt.

Bogner u. Grauvogel (1984) fassen die Ergebnisse verschiedener Autoren zusammen, nach denen der Hell-Dunkelwechsel der wichtigste Zeitgeber für den Rhythmus der Futteraufnahme des Rindes ist.

Bogner u. Grauvogel (1984) erwähnen die Untersuchungen von Himmel (1965), nach denen 60% der Graseperioden von 6.00 Uhr bis 14.00 Uhr und 40% von 17.00 Uhr bis 3.00 Uhr beobachtet werden, wobei nur 13% der Dunkelperiode für die Futteraufnahme genutzt wird. Bogner u. Grauvogel (1984) berichten weiterhin von den Ergebnissen von Fraser (1978), der bei auf der Weide gehaltenen Rindern vier Phasen der Futteraufnahme beschreibt. Die erste Phase wird kurz vor Sonnenaufgang, die zweite in der Mitte des Vormittags beobachtet. Einer dritten Fressperiode am frühen Nachmittag folgt vor Anbruch der Dunkelheit eine vierte Periode der Futteraufnahme. Dabei sind die ersten und letzten Futteraufnahmephasen bezüglich ihrer Länge besonders ausgeprägt.

Das Futter- und Wasseraufnahmeverhalten wird nach Shultz (1984) von der Umgebungstemperatur beeinflusst. Der Anteil an fressenden Kühen in einer Herde war an heißen Tagen, vor allem bei fehlender Möglichkeit zum Aufenthalt an schattigen Plätzen, deutlich reduziert. Die der morgendlichen Futtervorlage folgende Futteraufnahme war weniger vom Wetter beeinflusst als die auf die abendliche Fütterung folgende Futteraufnahmeaktivität. Diese war bei hohen Temperaturen und bei fehlendem Schatten wesentlich reduziert. Hohe Umgebungstemperaturen führten zur vermehrten Wasseraufnahmeaktivität, was bei Tieren ohne Schattenplätze deutlicher in Erscheinung trat.

Die Futteraufnahme stellt nach Dürst et al. (1993) gerade in der Früh-laktation oft den produktionslimitierenden Faktor dar. Die Futteraufnahmeaktivität von im Laufstall gehaltenen Milchkühen verschiedener Rassen war Gegenstand der Untersuchung von

Dürst et al. (1993), die Kühe der Rassen Holstein-Friesian, Simmentaler und Jersey einer Photoperiode mit 18 Stunden Licht von 4.00 Uhr bis 22.00 Uhr und sechs Stunden Dunkelheit aussetzten. Die Tiere erhielten Gras und Heu ad libitum und zusätzlich eine individuelle Kraftfütterration. Die Kühe wurden zweimal täglich um 4.30 Uhr und um 15.30 Uhr gemolken.

Bei allen drei Rassen war nach Dürst et al. (1993) ein deutlicher diurnaler Rhythmus in der Grasaufnahme zu beobachten, indem 94% der gesamten Grasaufnahme in der Lichtperiode zwischen 4.00 Uhr und 22.00 Uhr stattfanden. In der Zeit von 3.00 Uhr bis 4.30 Uhr erfolgte nahezu keine Aufnahme von Gras. Das Auffüllen der Futterstellen mit frischem Gras induzierte bei allen drei Rinderrassen eine erhöhte Grasaufnahme, was nach Dürst et al. (1993) mit der Neugier der Tiere, aber auch mit dem besseren Geschmack von frischem Gras zu tun haben könnte. Im Gegensatz zur Rauhfutteraufnahme stellte sich der diurnale Rhythmus der Kraftfutteraufnahme weniger deutlich dar. Zwar wurde auch hier der Hauptanteil in der Zeit zwischen 4.00 Uhr und 22.00 Uhr aufgenommen, mit immerhin 28% nahmen die Tiere jedoch auch einen großen Teil des Kraftfutters in der Dunkelperiode zu sich. Maxima in der Kraftfutteraufnahme waren am Abend zwischen 18.00 Uhr und 19.00 Uhr sowie nach Mitternacht zu verzeichnen. Insgesamt zeigten die Kühe Maxima in der Futteraufnahme am Morgen zwischen 8.00 Uhr und 13.00 Uhr und am Nachmittag zwischen 13.00 Uhr und 17.00 Uhr.

Unterschiede zwischen den drei Rassen zeigten sich, indem Jersey Rinder mehr, jedoch kleinere, Grasmahlzeiten zu sich nahmen als Holstein-Friesian und Simmentaler Kühe. Obwohl Jersey Kühe in den 24 Stunden eines Tages mit sieben Stunden mehr Zeit der Futteraufnahme widmeten als die anderen beiden Rassen mit jeweils sechs Stunden, war die Futteraufnahme bei den Holstein-Friesian und Simmentaler Rindern höher als bei den Jersey Rindern.

Dürst et al. (1993) weisen auf den Einfluss von Zeitgebern, wie dem Milchentzug und der Vorlage von frischem Futter, auch bei ad libitum Fütterung der Tiere hin. Weiterhin unterliegt der Rhythmus der Futteraufnahme eines Individuums möglicherweise einer Beeinflussung durch Artgenossen.

In einer Studie von Senn et al. (1995) an drei verschiedenen Rinderrassen konnte ein deutlicher circadianer Rhythmus sowohl in der Futteraufnahmeaktivität der Tiere als auch in den von den Tieren gewählten Futtermitteln nachgewiesen werden. Laktierenden Kühen der Rassen Holstein-Friesian, Simmentaler und Jersey standen Heu, Körnersilage und Grassilage als Futtermittel zur Verfügung. Die Tiere wurden im Laufstall unter einer Photoperiode mit Licht von 4.30 Uhr bis 22.00 Uhr in Gruppen mit je zwölf Tieren gehalten. Gemolken wurde zweimal täglich um 4.30 Uhr und um 15.30 Uhr.

Die Rinder nahmen 85,8% ihrer Mahlzeiten während der Lichtperiode auf. Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Dürst et al. (1993) waren zwei Maxima in der Futteraufnahme zu erkennen, wovon sich das erste am Morgen zwischen 8.00 Uhr und 13.00 Uhr, das zweite am Nachmittag von 13.00 Uhr bis 17.00 Uhr ereignete. 57% der am Tage beobachteten Mahlzeiten bestanden nach Senn et al. (1995) aus nur einer Futterart. Mit 43% war das Heu das am Tage bevorzugte Futtermittel, die Körnersilage folgte mit 9% und die Grassilage mit 5%. Die restlichen am Tage aufgenommenen Mahlzeiten bestanden aus mehr als einem Futtermittel. Ein circadianer Rhythmus in der Aufnahme der verschiedenen Futtermittel zeigte sich bei allen drei Rassen. Im Gegensatz zur

Lichtperiode bestanden während der Nacht nur 23% der aufgenommenen Mahlzeiten aus Heu, 16% bestanden aus Körnersilage und 21% aus Grassilage.

Rasseunterschiede im Futteraufnahmeverhalten bestanden hinsichtlich der Anzahl der pro 24 Stunden beobachteten Mahlzeiten, die bei den Holstein-Friesian und Simmentaler Rindern elf, bei den Jersey Rindern 13 betrug. Die Futteraufnahme nahm bei den Jersey Rindern sechs Stunden pro Tag in Anspruch, Holstein-Friesian und Simmentaler Rinder benötigten weniger Zeit für diese Tätigkeit.

Die circadianen Rhythmen im Futteraufnahmeverhalten und in der Bevorzugung unterschiedlicher Futtermittel legen nach Senn et al. (1995) die Vermutung nahe, dass die am Tage stattfindende Futteraufnahme und die nächtliche Futteraufnahme durch unterschiedliche Faktoren beeinflusst werden.

Das Futteraufnahmeverhalten von in Feedlots gehaltenen männlichen Rindern wird von Ray u. Roubicek (1971) beschrieben. Danach können im Allgemeinen zwei Maxima im Futteraufnahmeverhalten beobachtet werden, wobei die erste Periode in der Zeit um den Sonnenaufgang beginnt und am Vormittag beendet ist. Die zweite und längere Periode fällt in die Nachmittagszeit und die frühen Abendstunden. Dies stimmt mit den Ergebnissen bei weiblichen Rindern weitgehend überein. In den Monaten Juli bis August beginnt die mit der Futteraufnahme verbundene Aktivität circa zwei Stunden früher als in den Wintermonaten Februar bis März. Die am Nachmittag zu beobachtende Futteraufnahmeperiode verschiebt sich in den Sommermonaten Juli bis August und findet im Vergleich zu den Wintermonaten zwei Stunden später statt.

Die Fütterung fand während der Untersuchungen von Ray u. Roubicek (1971) in den Sommermonaten zwischen 7.00 und 8.00 Uhr am Morgen und zwischen 15.00 und 16.00 Uhr am Nachmittag statt. In den Wintermonaten fand die morgendliche Fütterung zwischen 7.00 und 8.00 Uhr statt, am Nachmittag wurde zwischen 14.00 und 15.00 Uhr gefüttert. Damit fiel das Maximum der Futteraufnahme im Winter mit der Fütterung am Nachmittag zusammen. Im Sommer wurde das Maximum der Futteraufnahme um 18.00 Uhr beobachtet und stand somit nicht im Zusammenhang mit der Fütterungszeit.

Der Rhythmus der Futteraufnahme ist nach Ray u. Roubicek (1971) in den Sommermonaten eng mit dem Sonnenauf- und Sonnenuntergang verbunden. Diesem Rhythmus sollten nach Ray u. Roubicek (1971) die Fütterungszeiten angepasst werden, indem die Morgenration vor Sonnenaufgang oder aber in Verbindung mit der Nachmittagsration am Vortag gefüttert wird, um die Tiere optimal mit Futter zu den benötigten Zeiten zu versorgen.

Die managementbedingten Fütterungszeiten von in Feedlots gehaltenen männlichen Rindern hatten auch nach Gonyou u. Stricklin (1984) keinen Einfluss auf das Futteraufnahmeverhalten der Tiere. Maxima der Futteraufnahme wurden in den Morgenstunden und am Nachmittag bzw. Abend beobachtet, wobei als primäre Zeitgeber für die Futteraufnahme übereinstimmend mit den Ergebnissen von Ray u. Roubicek (1971) der Sonnenauf- und Sonnenuntergang dienten. Die Fütterung der Tiere fand unabhängig von der Jahreszeit um 9.00 Uhr und um 16.00 Uhr statt, was zur Folge hatte, dass die Tiere in den Monaten mit langer Lichtperiode schon vor der morgendlichen Fütterung das Futter des Vortages zu fressen begonnen hatten, und das Futter der Abendfütterung erst gegen Ende der Lichtphase Beachtung durch die Tiere fand. Zusätzlich zu den beiden Hauptfütterungszeiten zu Beginn und am Ende der Lichtperiode

zeigten die Rinder eine weitere Futteraufnahmeperiode, die bei kurzer Lichtperiode in der Zeit um Mitternacht, bei langer Lichtperiode hingegen in der Mittagszeit beobachtet wurde. Dadurch erreichten die Tiere eine gleichmäßige Verteilung der Futteraufnahme über die 24 Stunden unabhängig von der Photoperiode und der Jahreszeit. Der Rhythmus der Wasseraufnahme folgte im Wesentlichen dem Rhythmus der Futteraufnahme (Gonyou u. Stricklin, 1984).

Zur Wasseraufnahme nutzen Rinder nach Ray u. Roubicek (1971) vor allem die Lichtphase der Photoperiode, wobei in den Wintermonaten das Maximum der Wasseraufnahme gegen Mittag beobachtet wird. Im Sommer werden zwei Maxima gesehen, das erste gegen 13.00 Uhr, das zweite um circa 20.00 Uhr. Im Gegensatz zu den Beobachtungen im Winter wird von den Rindern im Sommer vereinzelt Wasser auch während der Nacht aufgenommen.

Krysl u. Hess (1993) geben einen Überblick über das Futteraufnahmeverhalten von auf der Weide gehaltenen Rindern und der Beeinflussung dieses Verhaltens durch Substitution von bestimmten Nährstoffen.

Zu den das Graseverhalten beeinflussenden Faktoren zählen Umwelteinflüsse, wie die Temperatur und die Windstärke. Bei einer Tageshöchsttemperatur von unter 15°C kommt es nur selten zu Grasaufnahmeperioden während der Nacht. Liegen die Temperaturen im Gegensatz dazu über 25°C, kann das nächtliche Grasens bis zu 70% der Gesamtgrasezeit pro 24 Stunden ausmachen. Krysl u. Hess (1993) berichten weiter von Untersuchungen die zeigen, dass 65 bis 100% des Grasens in die Zeit zwischen 6.00 Uhr und 19.00 Uhr fällt, und dass Umweltfaktoren, wie die Umgebungstemperatur und Managementfaktoren, wie die Supplementierung von Nährstoffen, auf diesen Rhythmus wenig Einfluss ausüben. Es besteht Grund zu der Annahme, dass die Supplementierung von Nährstoffen in der Lage ist, das Graseverhalten während der Lichtperiode zu beeinflussen, jedoch bewirkt der Nährstoffzusatz keine Veränderung im Verhältnis der Grasaufnahme während des Tages zu jener während der Nacht (Krysl u. Hess, 1993). Rinder scheinen jedoch durchaus in der Lage zu sein, ihr Futteraufnahmeverhalten als Antwort auf exogene Reize zu verändern. Unabhängig von einer Vielzahl an exogenen Faktoren, wie der Umgebungstemperatur, der Zuführung von Nährstoffergänzungen und dem Weidemanagement, wird in der Literatur von einer täglichen Grasezeit von 359 bis 771 Minuten berichtet.

Der diurnale Rhythmus der Futteraufnahme ist nach Tolkamp et al. (2000) im Gegensatz zu den Ergebnissen von Ray u. Roubicek (1971) und Gonyou u. Stricklin (1984) eng mit der Vorlage von frischem Futter am Morgen und am späten Nachmittag verbunden. Während der Nacht ist die Futteraufnahme der Rinder reduziert, was sich in längeren Intervallen zwischen einzelnen Futteraufnahmeperioden und einer geringeren Futteraufnahme pro Fressperiode in der Dunkelphase manifestiert.

Neben der täglichen Fütterung üben eine Reihe weiterer Managementfaktoren, so zum Beispiel die Beschaffenheit der Futteranlagen, einen bedeutenden Einfluss auf den diurnalen Rhythmus der Futteraufnahme des Rindes aus (Tolkamp et al., 2000). Die durchschnittliche tägliche Futteraufnahme ist davon jedoch nicht betroffen. Tolkamp et al. (2000) fassen die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zusammen, die übereinstimmend zu dem Ergebnis kommen, dass Rinder sich unterschiedlichen Managementfaktoren durch

eine Veränderung ihres Futteraufnahmehythmus anpassen, um eine bestimmte Menge an Futter aufnehmen zu können.

Das Futteraufnahmeverhalten von Kälbern war Gegenstand der Untersuchung von Senn et al. (2000). Männlichen Braunviehkälbern im Alter von fünf Wochen wurde zu diesem Zweck Milch ad libitum angeboten. Die Tiere waren einer Photoperiode mit 17 Stunden Licht von 5.00 Uhr bis 22.00 Uhr und sieben Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Futteraufnahme erfolgte hauptsächlich während der Lichtphase und 86% der insgesamt eingenommenen Mahlzeiten wurden in dieser Phase beobachtet. In die Dunkelperiode fielen nur 14% aller Futteraufnahmen. Senn et al. (2000) berichten von einer vermehrten Futteraufnahmeaktivität zu Beginn der Lichtphase um 5.00 Uhr. Das Erscheinen des Stallpersonals war ebenfalls von einem Anstieg in der Futteraufnahmeaktivität begleitet. Ein dritter morgendlicher Anstieg in der Milchaufnahme war nach 9.00 Uhr zu verzeichnen. Nach einer Phase am Nachmittag, während der die Kälber im Abstand von zwei bis drei Stunden regelmäßig Milch aufnahmen, wurde die Futteraufnahme nach 22.00 Uhr mit dem Beginn der Dunkelperiode nahezu eingestellt. Die während der Nacht eingenommenen Mahlzeiten unterschieden sich jedoch weder in der aufgenommenen Menge noch in ihrer Dauer von den am Tage beobachteten Futteraufnahmeperioden.

Sowell et al. (1999) untersuchten das Futter- und Wasseraufnahmeverhalten von gesunden im Vergleich zu kranken männlichen Rindern. Die Futter- und Wasseraufnahme erfolgte zum überwiegenden Teil während der Lichtphase der Photoperiode und beide standen in engem Zusammenhang mit der Futtermenge. Viele der Tiere zeigten jedoch eine Futter- oder Wasseraufnahmeperiode in der Zeit um Mitternacht. Der tägliche Rhythmus der Futter- und Wasseraufnahme war für gesunde und kranke Tiere im Wesentlichen gleich und war gekennzeichnet durch ein morgendliches Maximum sowie ein zweites Maximum in den frühen Abendstunden. Sowohl gesunde als auch kranke Tiere verbrachten nach Sowell et al. (1999) sechs bis acht Minuten täglich mit der Wasseraufnahme, wobei gesunde Tiere mehr Wasseraufnahmeperioden zeigten als kranke Tiere. Gesunde Tiere zeigten im Durchschnitt eine größere Anzahl an Fressperioden pro Tag als kranke Tiere. Dabei unterschieden sich die beiden Gruppen nicht in der Anzahl der Futteraufnahmeperioden am Morgen zwischen 24.00 Uhr und 6.00 Uhr und am Abend zwischen 18.00 Uhr und 24.00 Uhr. Gesunde Rinder zeigten jedoch im Vergleich zu den Kranken mehr Futteraufnahmeverhalten in der Zeit von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr (Sowell et al., 1999).

Robinson et al. (1997) konnten zeigen, dass die Fütterung eines proteinreichen Zusatzfutters an Milchkühe zu unterschiedlichen Tageszeiten Einfluss auf den Nährwert der ganzen Futterration hat. Das Zusatzfutter wurde den Tieren entweder am Morgen um 8.30 Uhr, eine halbe Stunde nach der morgendlichen Fütterung, oder in der Nacht um 00.30 Uhr, 7,5 Stunden nach der Abendfütterung verabreicht. Robinson et al. (1997) kommen zu dem Ergebnis, dass der Zeitpunkt der Proteinfütterung den diurnalen Rhythmus der ruminalen Fermentation beeinflusst, und die nächtliche Proteingabe zu einer erhöhten Verdauungstätigkeit im Vormagensystem führt. Der Nährwert der gesamten Ration wird somit durch die nächtliche Proteingabe, nicht jedoch durch die gleiche Proteingabe am Tage, erhöht.

Johannesson u. Ladewig (2000) untersuchten den Einfluss von unregelmäßigen Fütterungszeiten auf das Verhalten, die Leistung und die Gesundheit von Kälbern. Kälber im Alter von fünf Tagen wurden zu diesem Zweck in drei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe, die als Kontrollgruppe diente, erhielt regelmäßig zweimal täglich Milch um 7.10 Uhr und 14.30 Uhr. Die Fütterungszeiten der zweiten Gruppe waren identisch mit denen der ersten Gruppe, lediglich an zwei Tagen erfolgten beide Fütterungen drei Stunden später als gewöhnlich. Die Tiere waren zu diesen Zeitpunkten fünf bzw. acht Wochen alt. Bei der dritten Gruppe erfolgten die beiden Fütterungen jeden Tag zu unterschiedlichen Zeiten. Wasser, Heu und Kraftfutter stand den Tieren aller Gruppen ad libitum zur Verfügung.

Im Alter von fünf Wochen reagierten die Tiere der zweiten Gruppe auf die verspätete Futtergabe lediglich mit einem Anstieg des Wasseraufnahmeverhaltens. Im Gegensatz dazu bewirkte die spätere Fütterung bei den acht Wochen alten Tieren eine Verstärkung des Komfortverhaltens und des Futteraufnahmeverhaltens. Die Anzahl der Liegeperioden hingegen war vermindert, was Johannesson u. Ladewig (2000) auf eine verstärkte Unruhe der Kälber zurückführen. Die Kälber der dritten Gruppe zeigten mit fünf Wochen vermehrtes Futteraufnahmeverhalten im Vergleich zu den Tieren der beiden anderen Gruppen. Johannesson u. Ladewig (2000) geben zu bedenken, dass Tiere in einer vorhersehbaren Umgebung sich eventuell passiver verhalten als Tiere, die keiner täglichen Routine ausgesetzt sind und folglich mehr Erkundungsverhalten zeigen. Das Verhalten der Kälber der dritten Gruppe glich jedoch mit acht Wochen dem der Kontrollgruppe, was darauf hindeutet, dass diese Tiere sich an die unregelmäßigen Fütterungszeiten gewöhnt hatten. Ebenfalls konnten keine negativen Einflüsse der unregelmäßigen Fütterung auf die Leistung und Gesundheit der Kälber nachgewiesen werden.

5.4.3. Schwein

Schweine sind darauf spezialisiert, weit verstreute und schwer zu gewinnende Nahrung aufzunehmen, wobei das Wühlen bei der Nahrungsaufnahme eine besondere Eigenschaft der Schweine darstellt (Hörning et al., 1992). Sambras (1978) stellt fest, dass Fressen und Erkundungsverhalten beim Wildschwein in engem Bezug zueinander stehen. Unter den Bedingungen der Weidehaltung, bei der sich die Tiere ausschließlich von Gras ernähren, nehmen die Fresszeiten eine Zeitspanne von vier bis neun Stunden in Anspruch. Weitere ein bis sechs Stunden widmen die Tiere unter diesen Haltungsbedingungen dem Wühlen (Bogner u. Grauvogel, 1984). Die rationierte Fütterung der Hausschweine, bei der die Tiere zweimal täglich etwa zehn Minuten fressen, dient zwar der Versorgung der Tiere mit Nährstoffen, jedoch können mit der Futteraufnahme eng verbundene Verhaltensweisen wie Erkundung, Wühlen und Kauen nicht ausgeübt werden (Sambras, 1978). Auch Methling u. Unshelm (2002) betonen, dass unter den modernen Haltungsbedingungen die Verhaltensansprüche der Schweine in Bezug auf Nahrungssuche und Futtermanipulation häufig nicht ausreichend befriedigt werden.

Steht Futter zur freien Verfügung, zeigen Schweine nach Sambras (1978) im Durchschnitt acht Fressperioden in 24 Stunden, wobei die Hauptfressperioden am Morgen und am Abend beobachtet werden.

Übereinstimmend mit den Beobachtungen von Sambraus (1978) berichten auch Bogner u. Grauvogel (1984) von zwei Hauptfresszeiten, von denen die erste in die Zeit von 6.00 Uhr bis 9.00 Uhr, die zweite in die Zeit von 15.00 Uhr bis 18.00 Uhr fällt. Eine bis zwei kürzere Futteraufnahmeperioden werden bei wachsenden Tieren während der Dunkelperiode gesehen. Schweine im Freigehege haben nach Hörning et al. (1992) gemeinsame Fressperioden, wobei fressende Schweine Artgenossen zur Futteraufnahme animieren (Bogner u. Grauvogel, 1984).

Ad libitum gefütterte männliche Schweine mit einem durchschnittlichen Gewicht von 14,3 kg waren in den Untersuchungen von Whittemore et al. (2002) einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Ein Maximum der Futteraufnahmeaktivität wurde um 8.30 Uhr beschrieben, wobei dies die Zeit war, zu der den Tieren frisches Futter verabreicht wurde. Whittemore et al. (2002) berichten von einem zweiten, geringeren, jedoch länger anhaltenden Maximum im Futteraufnahmeverhalten in den Nachmittagsstunden. Alle Tiere zeigten einen diurnalen Rhythmus in der Futteraufnahme, wobei während der Dunkelphase nur eine geringe Futteraufnahme beobachtet wurde.

Die Futteraufnahme erfolgt bei jungen Schweinen nach Ingram et al. (1980) hauptsächlich während der Lichtphase der Photoperiode, wobei ein Maximum gegen Ende der hellen Phase gesehen wird. Der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme lässt sich jedoch durch Umweltveränderungen leicht beeinflussen, und Futteraufnahmeverhalten wird auch in der Dunkelphase der Photoperiode beobachtet.

Bigelow u. Houpt (1988) untersuchten das Futter- und Wasseraufnahmeverhalten von sechs einzeln gehaltenen weiblichen Schweinen im Alter von drei Wochen bis zu sechs Monaten. Die Photoperiode bestand aus zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit, wobei die Lichtperiode um 7.00 Uhr begann. Unabhängig vom Alter der Tiere erfolgten 64% der gesamten Futteraufnahme während der Lichtperiode und nur 36% des Futters wurde während der Dunkelheit aufgenommen. Innerhalb der zwölf Stunden Licht war die Anzahl der auftretenden Futteraufnahmeperioden höher als während der Nacht, jedoch war die Futteraufnahmezeit, ausgedrückt in Gramm Futter pro Minute, in der Dunkelphase höher. Die Futteraufnahmeperioden während des Tages oder der Nacht unterschieden sich nicht wesentlich in Bezug auf ihre Dauer, allerdings war die Größe, d.h. das Gewicht, einer einzelnen Mahlzeit in der Dunkelphase der Photoperiode signifikant größer als in der Lichtphase. Die Wasseraufnahme der Schweine erfolgte nach Bigelow u. Houpt (1988) im Wesentlichen in zeitlichem Zusammenhang mit der Futteraufnahme, wobei 83% der während der Lichtphase beobachteten Futteraufnahmen und 66% der in der Dunkelphase gesehenen Futteraufnahmen von einer Wasseraufnahme begleitet waren.

Die Wasseraufnahme des Schweins hängt auch nach Madec et al. (1986) eng mit der Futteraufnahme zusammen, und der Großteil des Wassers wird zu den Fütterungszeiten aufgenommen. Die geringe Wasseraufnahme von fixierten Schweinen kurz nach der Umstellung aus einer Gruppenhaltung ohne Fixierung deutet nach Madec et al. (1986) auf Schwierigkeiten in der Adaptation der Tiere an die neue Umgebung hin.

Die Futteraufnahme von Schweinen mit einem Gewicht von 27 bis 81,5 kg zeigte nach Hyun et al. (1997) einen diurnalen Rhythmus mit einem Minimum in den Nachtstunden zwischen 20.00 Uhr und 4.00 Uhr. Der Anstieg in der Futteraufnahme in der Zeit ab 6.00 Uhr erreichte um 9.00 Uhr ein Maximum. Ab 10.00 Uhr kam es zu einem Abfall in der Futteraufnahmeaktivität, der bis 20.00 Uhr andauerte. Die Phasen maximaler Futteraufnahmeaktivität gingen mit vermehrter Futteraufnahme und verminderter Futteraufnahmezeit an der Futterstelle einher (Hyun et al., 1997).

Das diurnale Futteraufnahmeverhalten von Schweinen beschreiben auch Hyun u. Ellis (2001), die unter anderem den Einfluss der Gruppengröße auf die Futteraufnahme von jungen Schweinen untersuchten. Vier verschiedene Gruppengrößen, mit jeweils zwei, vier, acht und zwölf Tieren, gingen in die Untersuchung mit ein. Die geringste Futteraufnahme wurde in der Nacht zwischen 2.00 Uhr und 4.00 Uhr beobachtet, am frühen Morgen und am Vormittag in der Zeit von 6.00 Uhr bis 11.00 Uhr nahmen die Schweine am häufigsten Nahrung auf. Während die Tiere in den Gruppen mit zwei, vier und acht Schweinen das meiste Futter während des Tages aufnahmen, wurden die Futterstellen von den Schweinen, die in einer Gruppe mit zwölf Artgenossen gehalten wurden, über die ganzen 24 Stunden eines Tages aufgesucht. Hyun u. Ellis (2001) sehen in der nächtlichen Futteraufnahme der Schweine eine Anpassung an die Haltungsbedingungen, die den Nährstoffbedarf der Tiere sicherstellen soll.

In einer weiteren Untersuchung an älteren Schweinen mit einem Körpergewicht von 84,4 kg bis 112,8 kg kamen Hyun u. Ellis (2002) zu dem Ergebnis, dass Schweine, die in Gruppen mit zwei oder vier Tieren gehalten wurden, zwei Maxima in der Futteraufnahme zeigten. Einem ersten und größeren Maximum in der Zeit von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr folgte ein zweites Maximum zwischen 17.00 Uhr und 21.00 Uhr. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Hyun u. Ellis (2001) berichten auch Hyun u. Ellis (2002) von einer gleichmäßigeren Benutzung der Futterstelle über die 24 Stunden in den Gruppen mit acht und zwölf Schweinen.

Übereinstimmend mit den Untersuchungen von Hyun u. Ellis (2001) und Hyun u. Ellis (2002) konnten auch Nielsen et al. (1995) einen Einfluss der Gruppengröße auf das Futteraufnahmeverhalten von Schweinen nachweisen. Gegenstand der Untersuchung von Nielsen et al. (1995) war die Futteraufnahme von vier Gruppengrößen von Schweinen mit entweder fünf, zehn, 15 oder 20 Tieren, einem Futterautomaten pro Gruppe und einer Photoperiode mit Licht von 5.00 Uhr bis 20.00 Uhr.

Schweine aus den Gruppen mit 20 Tieren zeigten weniger, dafür jedoch längere Futteraufnahmeperioden. Auffallend war der Unterschied in der circadianen Verteilung, mit der der Futterautomat benutzt wurde. Die Gruppen mit 15 und 20 Tieren benutzten den Futterautomaten im Gegensatz zu den Gruppen mit fünf und zehn Schweinen nach Nielsen et al. (1995) 60 bis 100% der Zeit während nahezu der gesamten Lichtperiode. Für alle Gruppen war ein morgendliches Maximum der Futteraufnahme gegen 8.00 Uhr zu erkennen, das zweite Maximum hingegen verteilte sich in den Gruppen mit 15 und 20 Tieren über einen längeren Zeitraum als dies bei den kleineren Gruppen zu beobachten war. Weiterhin fiel bei den Gruppen mit 20 Tieren im Gegensatz zu den kleineren Gruppen eine vermehrte nächtliche Futteraufnahme auf. Auch Nielsen et al. (1995) werten die gleichmäßigere Verteilung der Nahrungsaufnahme der Tiere über die 24 Stunden als eine Anpassung der Tiere an die Umweltbedingungen.

Aufgrund seiner hohen Adaptationsfähigkeit passt sich das Schwein nach Bogner u. Grauvogel (1984) problemlos an einen von der Umwelt vorgegebenen Rhythmus der Futteraufnahme an, wobei Managementfaktoren als Zeitgeber für den Futteraufnahmehythmus dienen können.

Im Gegensatz dazu konnten Vargas et al. (1987) zeigen, dass Schweine auch bei restriktiver Fütterung eine verminderte Futteraufnahme während der Nachtstunden aufweisen. Vargas et al. (1987) fütterten Schweine zweimal täglich in der Zeit zwischen 11.00 Uhr und 14.00 Uhr und zwischen 23.00 Uhr und 2.00 Uhr. Trotz einer Lichtperiode von 24 Stunden war in der Nacht das Futteraufnahmeverhalten der Tiere deutlich reduziert.

Musial et al. (1998) untersuchten das Futteraufnahmeverhalten von Münchner Mini-Schweinen im Alter von sechs bis neun Monaten, die in zwei Gruppen mit jeweils zwei Tieren gehalten wurden. Die Tiere waren einer Photoperiode mit 13 Stunden Licht in der Zeit von 7.00 Uhr bis 20.00 Uhr und elf Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Futter stand ad libitum zur Verfügung. Musial et al. (1998) konnten keinen eindeutigen circadianen Rhythmus im Futteraufnahmeverhalten der Mini-Schweine nachweisen. Die Futteraufnahme erfolgte während der ersten Beobachtungswoche zu 41 bis 46% in der Dunkelperiode, in der zweiten Woche nahmen die Tiere 37,6 bis 48% ihrer Nahrung im Dunkeln auf. Die Schweine zeigten während der Nacht weniger Futteraufnahmeperioden, jedoch waren die beobachteten Perioden länger als die während des Tages auftretenden Futteraufnahmephasen. Die beiden Tiere einer Gruppe zeigten ab der zweiten Beobachtungswoche eine Synchronisation des Futteraufnahmeverhaltens, die dadurch zustande kam, dass ein Tier seine Futteraufnahme dem Futteraufnahmeverhalten des Artgenossen anpasste (Musial et al., 1998).

5.4.4. Legehennen

Die Futteraufnahme von Hühnern unterliegt nach Bogner u. Grauvogel (1984) einem circadianen Rhythmus, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist.

Sambraus (1978) fasst die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zusammen, die alle einen circadianen Rhythmus der Nahrungsaufnahme beim Huhn feststellen konnten, wobei dieser auch unter konstanten Lichtverhältnissen persistierte. Bei einer Lichtperiode von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr sind zwei Maxima in der Futteraufnahme in der Zeit von 6.00 Uhr bis 9.00 Uhr und um 15.00 Uhr zu beobachten. Während die Futteraufnahme bei jungen Tieren vor allem am Anfang und am Ende der Lichtphase stattfindet, tritt mit dem Legebeginn eine Verschiebung in Richtung zweites und drittes Viertel ein.

Der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme des Huhns ist unter einer dreizehn Stunden andauernden Lichtperiode nach Bessei (1977) durch zwei Maxima gekennzeichnet, wobei das erste Maximum in den ersten zwei bis drei Stunden der Photoperiode beobachtet wird. Der zweite Höhepunkt im Futteraufnahmeverhalten wird nach Bessei (1977) ein bis zwei Stunden vor dem Ende der Lichtperiode gesehen. Das zweite Maximum dient der Füllung des Kropfes als Vorrat für die Nacht, während der die Tiere kein Futter aufnehmen. Die beiden Maxima lassen sich nochmals unterteilen, indem das Morgenmaximum aus einem

Hauptmaximum in der ersten Stunde der Lichtphase und einem Nebenmaximum in der dritten Stunde besteht. Auch das abendliche Maximum ist nach Bessei (1977) unterteilt in ein Nebenmaximum in der achten Stunde der Lichtperiode und in ein Hauptmaximum in der zehnten Stunde der hellen Periode. In der fünften und sechsten Stunde der Lichtphase erreicht die Futtermittelaufnahme des Huhns ein Minimum, was mit der zu dieser Zeit häufig stattfindenden Eiablage in Zusammenhang steht.

Die Photoperiode und die Eiablage zählen nach Bessei (1977) zu den wesentlichen Zeitgebern des biologischen Rhythmus der Futtermittelaufnahme des Huhns.

Die Wasseraufnahme zeigt nach Bessei (1977) einen mit der Futtermittelaufnahme vergleichbaren zweigipfeligen Verlauf, wobei das erste Maximum am Morgen und das Minimum in der fünften und sechsten Stunde mit jenen der Futtermittelaufnahme zusammenfallen. Das abendliche Maximum der Wasseraufnahme fällt dagegen in die letzte Stunde der Lichtphase.

Die Calciumaufnahme folgt bei der Henne einem circadianen Rhythmus. Die Verabreichung von Calcium vermischt mit dem Futter führt nach Etches (1987) zu einer relativ gleichmäßigen Calciumaufnahme im Verlauf des Tages. Wird der Henne hingegen die Möglichkeit zur selektiven Calciumaufnahme gegeben, erfolgt die Calciumaufnahme bevorzugt gegen Ende der Lichtperiode und die ersten zehn bis zwölf Stunden der Lichtphase sind durch eine geringe Calciumaufnahme gekennzeichnet (Etches, 1987).

Die Rhythmen der Futtermittelaufnahme, Körperinnentemperatur und Eiablage von zehn Weissen Leghorn Hennen unter verschiedenen Lichtregimen werden von Kadono et al. (1981) beschrieben. Die Tiere wurden während der Untersuchung einzeln gehalten und erhielten Futter ad libitum. Unter einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit zeigten die Tiere nur in der Lichtperiode von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr Futtermittelaufnahmeaktivität. Unter konstanten Lichtverhältnissen berichten Kadono et al. (1981) von einem Free-running des Futtermittelaufnahmerhythmus mit einer Phasenlänge von 25,3 Stunden. Der Rhythmus der Körperinnentemperatur schien unter der Photoperiode mit 24 Stunden Licht in Verbindung zum Rhythmus der Futtermittelaufnahme zu stehen, indem ein Anstieg in der Futtermittelaufnahmeaktivität mit einem Anstieg in der Körperinnentemperatur, ein Minimum in der Futtermittelaufnahme mit einer niedrigen Körpertemperatur einherging. Auch der biologische Rhythmus der Eiablage zeigte sich unter konstantem Licht mit einer Phasenlänge von 25,3 Stunden. Kadono et al. (1981) kommen zu dem Ergebnis, dass die drei biologischen circadianen Rhythmen der Futtermittelaufnahme, der Körperinnentemperatur und der Eiablage auch beim Fehlen von externen Zeitgebern in enger Verbindung zueinander stehen.

Duncan u. Hughes (1975) untersuchten das Futtermittelaufnahmeverhalten von Legehennen im Alter von 30 bis 35 Wochen unter konstanten Lichtverhältnissen. Vier der fünf untersuchten Tiere wiesen einen circadianen Rhythmus der Futtermittelaufnahme auf, der unter den konstanten Umweltbedingungen Free-running zeigte. Die Eiablage hatte Einfluss auf das Futtermittelaufnahmeverhalten der Legehennen, indem in den zwölf Stunden vor der Eiablage weniger Futtermittelaufnahmeaktivität als in den zwölf der Eiablage folgenden Stunden gezeigt wurde. Der präovulatorische LH-Peak 32 Stunden vor der Eiablage war mit einer geringen Futtermittelaufnahme verbunden, die Ovulation hingegen ging mit einem

Anstieg in der Futteraufnahme 23 bis 18 Stunden vor der Eiablage einher. Diesem hohen Level in der Futteraufnahme folgte nach Duncan u. Hughes (1975) eine kontinuierliche Abnahme bis kurz vor der Eiablage, wobei in der Zeit direkt vor dem Legen unterschiedliche Futteraufnahmeintensitäten beobachtet wurden.

Das Futteraufnahmeverhalten von vier Tage alten Küken in Anwesenheit einer Henne unterschied sich vom Verhalten von ohne Henne aufgezogenen Tieren (Wauters et al., 2002). Beide Gruppen widmeten 30% der zehn Stunden andauernden Lichtphase der Futteraufnahmeaktivität. Während jedoch jedes der zehn Küken, die mit einer Henne gehalten wurden, einen klaren Rhythmus in der Futteraufnahmeaktivität zeigte, konnte solch ein rhythmisches Verhalten nur bei vier der zehn Küken, die ohne Henne großgezogen wurden, beobachtet werden.

5.4.5. Enten

Das Tauchen nach Futter unterliegt bei Enten einem circadianen Rhythmus (Woodin u. Stephenson, 1998). Enten, die einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt waren, tauchten mit 76% mehr in der Dunkelperiode nach Futter. Nur 24% des Futtertauchens wurde in der Lichtperiode beobachtet. Ein Anstieg im Tauchverhalten wurde nach Woodin u. Stephenson (1998) sowohl beim Übergang von der Dunkelperiode zur Lichtperiode als auch umgekehrt gesehen. Der Anstieg zu Beginn der Lichtphase war mit ein bis zwei Stunden deutlich kürzer als der Anstieg im Tauchverhalten zu Beginn der Dunkelphase, der circa acht Stunden andauerte. In der Zeit zwischen 8.00 Uhr und 11.00 Uhr wurde am wenigsten nach Futter getaucht, Futtertauchen wurde am häufigsten in der Zeit zwischen 21.00 Uhr und 23.00 Uhr gesehen. Die Dauer der Tauchphasen war in dem Zeitraum von 21.00 Uhr bis 23.00 Uhr mit 14,7 +/- 0,7 Sekunden um 37% länger als zwischen 9.00 Uhr und 11.00 Uhr mit 10,7 +/- 0,7 Sekunden (Woodin u. Stephenson, 1998). Das Tauchverhalten der Enten wird durch einen circadianen Rhythmus in der Empfindlichkeit des Organismus auf Hypoxie und Hypercapnie begleitet, wobei die verminderte Empfindlichkeit der Enten auf Sauerstoffmangel während der Nacht das Futtertauchen zu dieser Zeit begünstigt. Die Kopplung von circadianen respiratorischen Rhythmen und circadianen Rhythmen im Verhalten ermöglicht den Tieren die getrennte Ausübung von stark sauerstoffabhängigen Verhaltensweisen, wie dem Schwimmen und Fliegen, am Tage, und die Ausübung von eine geringere Chemosensitivität erfordernden Verhaltensweisen, wie dem Futtertauchen, in der Nacht.

Lee et al. (1992) beobachteten im Gegensatz dazu bei in Käfigen gehaltenen Enten erhöhte Futter- und Wasseraufnahme während des Tages. Futteraufnahmeaktivität wurde im Wesentlichen zwischen 3.00 Uhr und 9.00 Uhr mit einem Maximum um 9.00 Uhr und einem Minimum um 23.00 Uhr gesehen. Die Wasseraufnahmeaktivität der Tiere erreichte ebenfalls ein Maximum um 9.00 Uhr und ein Minimum gegen 23.00 Uhr. Die um 9.00 Uhr erhöhte Futteraufnahme hing nach Lee et al. (1992) möglicherweise mit der zu dieser Zeit erfolgenden Vorlage von frischem Futter zusammen.

5.4.6. Zusammenfassung der circadianen Rhythmen der Futteraufnahme der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

Pferde zeigen im Wesentlichen ein kontinuierliches Futteraufnahmeverhalten (Sambraus, 1978), wobei vermehrte Futteraufnahmeaktivität jedoch in den Morgenstunden und am Nachmittag oder gegen Abend und weniger in den Nachtstunden gesehen wird (Ralston u. Baile, 1983; Crowell-Davis et al., 1985). Auch beim Rind erfolgt die Futteraufnahme weitgehend kontinuierlich, Maxima im Futteraufnahmeverhalten am Morgen und am Abend (Ray u. Roubicek, 1971) werden unter einer langen Lichtphase durch ein Maximum in der Mittagszeit, bei langen Dunkelphasen durch ein Maximum gegen Mitternacht ergänzt (Sambraus, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984).

Futteraufnahmeverhalten wird beim Schwein vermehrt am Morgen und in den Nachmittags- und Abendstunden gesehen (Sambraus, 1978; Ingram et al., 1980; Bogner u. Grauvogel, 1984; Nielsen et al., 1995; Hyun et al., 1997; Hyun u. Ellis, 2001; Hyun u. Ellis, 2002; Whittmore et al., 2002). Ähnlich dem Schwein zeigt auch die Legehenne am Morgen und am Nachmittag und Abend vermehrte Futteraufnahmeaktivität (Bessei, 1977; Sambraus, 1978). Bei der Ente kann Futteraufnahmeverhalten nach Woodin u. Stephenson (1998) hauptsächlich während des Übergangs von der Licht- zur Dunkelperiode und umgekehrt beobachtet werden, Lee et al. (1992) berichten von einem Maximum des Futteraufnahmeverhaltens in den Morgenstunden.

Eine Übersicht über die circadianen Rhythmen des Futteraufnahmeverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 4.

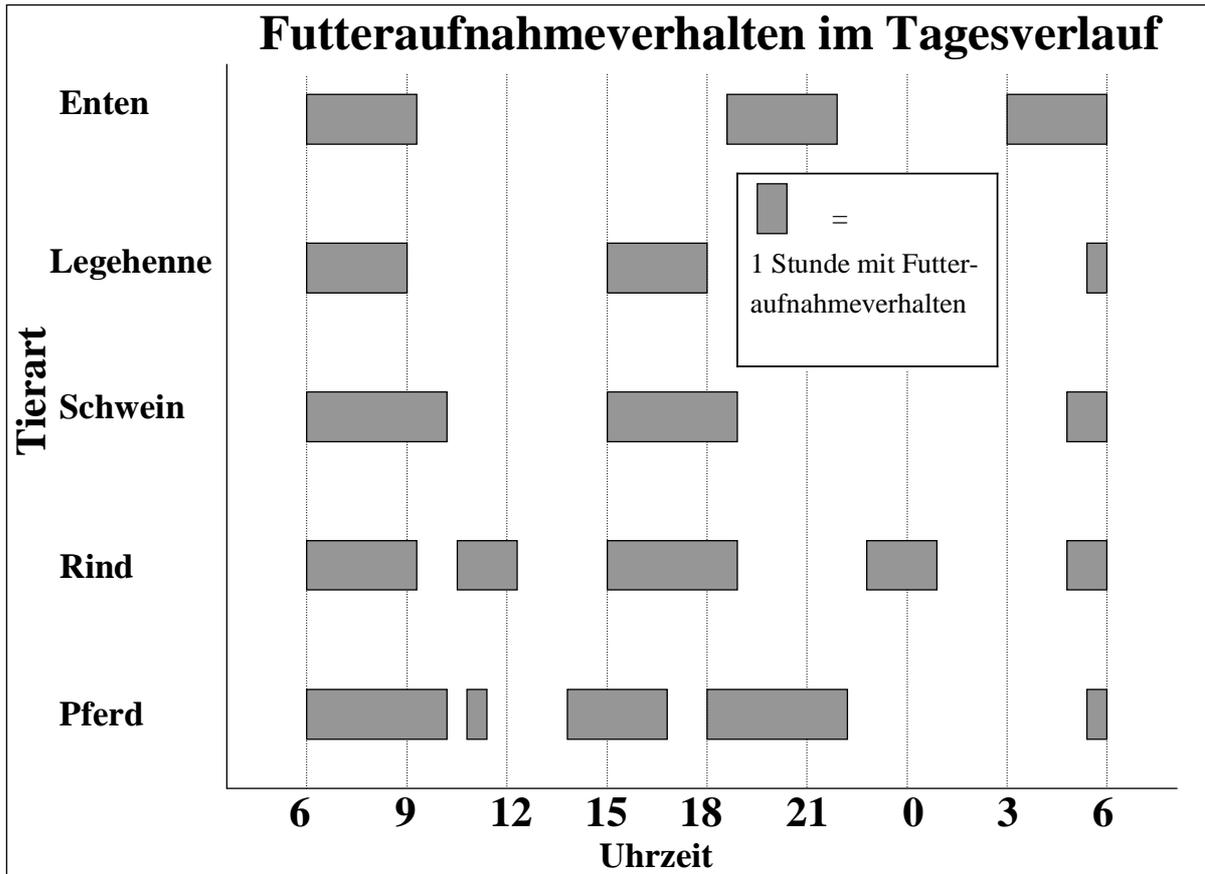


Abb. 4: Circadiane Rhythmen des Futteraufnahmeverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden

5.5. Rhythmen im Komfortverhalten

Unter Komfortverhalten werden arttypische Verhaltensweisen von Tieren verstanden, die zur Steigerung des Wohlbefindens und der Behaglichkeit geeignet sind. Unter anderem zählen hierzu Verhaltensweisen, die der Körperpflege dienen, so das Putzen, Baden, Sandbaden, Suhlen, Beleckern, die Gefiederpflege, das Sich-Kratzen, Sich-Scheuern und das Wälzen. Streckbewegungen, Sich-Schütteln, Flügelschlagen und Gähnen sind weitere Komponenten des Komfortverhaltens.

5.5.1. Pferd

Kownacki et al. (1978) beschreiben das Verhalten einer Gruppe von frei lebenden Pferden. Komforthandlungen, wie Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen, treten gehäuft in der Zeit von 6.00 Uhr bis 9.00 Uhr und in der Zeit zwischen 12.00 Uhr und 18.00 Uhr auf, während sie in der Nacht nahezu nicht zu beobachten sind.

Ponystuten, die in einer Untersuchung von Sweeting et al. (1985) zweimal täglich in der Zeit von 10.00 Uhr bis 12.00 Uhr und von 14.00 Uhr bis 16.00 Uhr beobachtet wurden, verbrachten 1,3 +/- 1,1% der Beobachtungszeit mit der Fellpflege dienenden Komforthandlungen.

5.5.2. Rind

Komfortverhalten wird ausgeführt, um das Wohlbefinden des Tieres zu steigern (Bogner u. Grauvogel, 1984). Neben den Streckbewegungen zählen nach Bogner u. Grauvogel (1984) zu diesem Funktionskreis eine Reihe von Bewegungen, die der Körperpflege dienen. Für die eigene Körperpflege werden Zunge, Hörner und Klauen eingesetzt, um Haut und Haare zu reinigen (Bogner u. Grauvogel, 1984). Schwer erreichbare Körperteile werden im Rahmen der sozialen Körperpflege gereinigt (Sambraus, 1978), die nach Bogner und Grauvogel (1984) hauptsächlich aus gegenseitigem Beleckern besteht und der zudem auch eine regulierende Funktion im sozialen Leben der Rinder zukommt. Leckkontakte folgen dabei nach Sambraus (1978) einem haltungsbedingten Tagesrhythmus indem sie immer zwischen einer Fress- und Liegephase stattfinden. Feste Gegenstände wie Bäume, Pfähle und Scheuermatten werden von den Tieren zum Scheuern von schwer zu erreichenden Körperteilen genutzt (Rist et al., 1992). Nach längerer Anbindehaltung zeigen die Tiere nach Sambraus (1978) ein besonders großes Bedürfnis, sich zu scheuern und zu putzen. Die stark eingeschränkte Möglichkeit zur Körperpflege im Anbindestall sollte durch Maßnahmen des Tierhalters, wie etwa regelmäßiges Striegeln der Tiere, ausgeglichen werden (Methling u. Unshelm, 2002).

Bei Rindern auf der Weide beeinflusst zudem die Jahreszeit die Anzahl der Leckphasen, wobei im Durchschnitt drei bis vier Phasen mit einer Häufung in den Abendstunden gesehen werden. Rinder im Laufstall zeigen vermehrt Leckkontakte nach der Fütterung. Bei nachts im Stall untergebrachten Tieren folgt dem morgendlichen Austrieb auf die Weide nach Sambraus (1978) eine Phase intensiver Sozialkontakte.

Spielphasen, die am häufigsten bei Kälbern beobachtet werden, finden häufig zwischen Fress- und Liegeperioden statt (Sambraus, 1978).

5.5.3. Schwein

Komfortverhalten kann als ein Parameter für die Beurteilung des Wohlbefindens der Tiere herangezogen werden, da es mit Entspannung, Kontaktbereitschaft, Verträglichkeit und verminderter Aggressivität einhergeht (Sambraus, 1978). Ein wesentlicher Bestandteil des Komfortverhaltens ist die eigene Körperpflege, die sich nach Bogner u. Grauvogel (1984) weiter in Sich-Reiben, Sich-Kratzen, Sich-Beknabbern, Sich-Lecken und Sich-Suhlen unterteilt, wobei Reiben und Suhlen am häufigsten beobachtet wird. Die soziale Körperpflege spielt im Gegensatz zum Pferd und Rind bei den Schweinen eine eher untergeordnete Rolle (Sambraus, 1978). Nach Bogner u. Grauvogel (1984) sollten den Schweinen Scheuermöglichkeiten zur Verfügung gestellt werden, da sie für das Wohlbefinden der Tiere von großer Bedeutung sind.

Bei der Ausübung des Komfortverhaltens ist nach Sambraus (1978) eine Tagesperiodik zu beobachten. Danach tritt diese Verhaltensweise einerseits temperaturabhängig, andererseits gekoppelt an andere Verhaltensweisen auf.

Komforthandlungen sind bei im Gatter gehaltenen Wildschweinen häufig zur Zeit des Frühjahrshaarwechsels zu beobachten (Briedermann, 1971). Putzbewegungen im Sommer dienen im Wesentlichen der Bekämpfung von Ektoparasiten. In den Monaten Oktober bis Februar werden Putzbewegungen nur sehr selten gesehen. Das Suhlen tritt zwischen April und August gehäuft vor allem in der warmen Mittagszeit auf, zwischen November und März ist es nach Briedermann (1971) nur selten zu beobachten.

Das Suhlen zählt zu den wichtigsten Komforthandlungen des Schweins. Sambraus (1981) gibt zu bedenken, dass das Wohlbefinden von Sauen, denen das Suhlen nicht möglich ist, zumindest zeitweise beeinträchtigt ist. Sambraus (1981) beobachtete mehrere Sauengruppen im Auslauf von Ende August bis Mitte Oktober in der Zeit zwischen 6.00 Uhr und 18.00 Uhr. Die Fütterung der Tiere erfolgte einmal täglich zwischen 8.00 Uhr und 9.00 Uhr.

Bei einer durchschnittlichen Temperatur zwischen 19,4°C und 28°C suhlten sich die Sauen ungefähr zweimal täglich. Sambraus (1981) berichtet von zwei Maxima in der Suhl­tätigkeit. Das erste Maximum stand im Zusammenhang mit der Fütterung und wurde ein bis zwei Stunden nach dieser, d.h. in der Zeit von 9.00 Uhr bis 11.00 Uhr beobachtet. Das zweite Maximum zeigte sich zwischen 12.00 Uhr und 15.00 Uhr, der Zeit, zu der die Lufttemperaturen ihr Maximum erreichten. Die Tageszeit hatte nach Sambraus (1981) nicht nur Einfluss auf die Suhl­häufigkeit, auch die Suhl­dauer unterlag tageszeitlichen Schwankungen. In der ersten Stunde nach dem Beginn der Fütterung betrug die Suhl­dauer im Durchschnitt nur etwa drei Minuten. Im Gegensatz dazu suhlten sich die Tiere ungefähr eine halbe Stunde, wenn sie später als zwei Stunden nach Fütterungsbeginn die Suhle aufsuchten. In der Mittags- und Nachmittagszeit erfolgte somit eine intensivere Nutzung der Suhle durch die Tiere.

Auch der Zusammenhang des Suhlens mit anderen Verhaltensweisen der Sauen war Gegenstand der Untersuchung von Sambraus (1981). Danach zeigte sich der schon

erwähnte Zusammenhang mit der Futteraufnahme am Morgen, während das Suhlen später am Tag in der Regel auf eine Liegeperiode folgte. Unterhalb einer Umgebungstemperatur von 20°C wurde das Suhlen nur im Zusammenhang mit der Fütterung gesehen, unter 12°C suhlten sich die Sauen nicht. Dem Suhlen folgte öfters eine weitere Komforthandlung, indem sich die Tiere an einem Scheuerpfahl scheuerten. Stichproben in der Nacht ergaben, dass sich das Suhlen offenbar auf den Tag beschränkte.

Zu Beginn der Aktivitätsphase zeigten in Wildgattern gehaltene Wildschweine nach Gundlach (1968) nach einer Phase des Gähnens, Sichstreckens und Sichschüttelns vermehrt Körperpflege. Dabei rieben und scheuerten sich die Tiere noch in der Nähe ihrer Schlafplätze an Baumstämmen. Auch Kratzen mit den Hinterbeinen wurde in diesem Zusammenhang beobachtet. Bei hohen Außentemperaturen suhlten sich die Schweine nach Gundlach (1968) um die Mittagszeit, wobei auch zu diesem Zeitpunkt Körperpflegehandlungen auftraten. Komfortverhalten steht nach Gundlach (1968) beim Wildschwein in enger Beziehung zur circadianen Periodik.

5.5.4. Legehennen

Das Komfortverhalten von Legehennen zeigt nach Bessei (1977) einen dem Ruheverhalten dieser Tierart ähnlichen tageszeitlichen Verlauf. Bei Weissen Legehybriden, die eine 13-stündige Lichtperiode von 6.30 Uhr bis 19.30 Uhr erhielten, war ein eingipfelter Verlauf in der Ausübung der Gefiederpflege zu beobachten, dessen Maximum in die siebte Stunde der Lichtphase fiel.

Vier Tage alte Küken unter einer Photoperiode mit zehn Stunden Licht und 14 Stunden Dunkelheit widmen 5% der Lichtperiode dem Komfortverhalten. Die Ausübung von sozialem Verhalten wird durch die Anwesenheit einer Henne positiv beeinflusst (Wauters et al., 2002).

5.5.5. Enten

Die Komforthandlungen im engeren Sinn, d.h. das Sich-Kratzen, Sich-Strecken und Sich-Schütteln, treten nach Weidmann (1956) in der Regel nicht gehäuft oder in eigenen Phasen auf. Auch Lee et al. (1992) konnte keinen deutlichen diurnalen Rhythmus in der Ausübung von Komforthandlungen bei der Ente beobachten. Häufiger werden sie nach Weidmann (1956) lediglich bei Tieren während des Übergangs vom Schlaf zu größeren körperlichen Leistungen gesehen.

Während Enten am Morgen meist nur flüchtig baden, wird nach Weidmann (1956) in der Zeit zwischen 11.00 Uhr und 14.00 Uhr ausgiebiges Badeverhalten beobachtet. In einigen Fällen werden vor Sonnenuntergang nochmals vermehrt badende Tiere gesehen. An schönen Tagen baden die Enten oft im Anschluss an die Fütterung.

5.5.6. Zusammenfassung circadianer Rhythmen im Komfortverhalten der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

Kownacki et al. (1978) beschreiben das Auftreten von Komforthandlungen wie Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen beim Pferd in den Morgenstunden und am Nachmittag und Abend. Auch beim Rind zeigen sich, beeinflusst durch die Haltung und Aufstallungsart, Komforthandlungen, die der Körperpflege dienen, gehäuft in den Abendstunden und am Morgen (Sambras, 1978). Eine der wichtigsten Komforthandlungen des Schweins, das Suhlen, tritt mit zwei Maxima hauptsächlich in den Morgenstunden und am Nachmittag auf (Sambras, 1981). Bessei (1977) beschreibt bei Legehennen ein Maximum der Gefiederpflege um die Mittagszeit. Studien zu täglichen Rhythmen anderer Komforthandlungen bei der Legehenne, insbesondere zum Sandbaden, konnten in der verfügbaren Literatur nicht gefunden werden. Eine der wichtigsten Komforthandlungen bei der Ente, das Baden, wird lediglich von Weidmann (1956) beschrieben, der ein Maximum des Badeverhaltens in der Mittagszeit beobachten konnte.

Eine Übersicht über die circadianen Rhythmen des Komfortverhaltens der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 5.

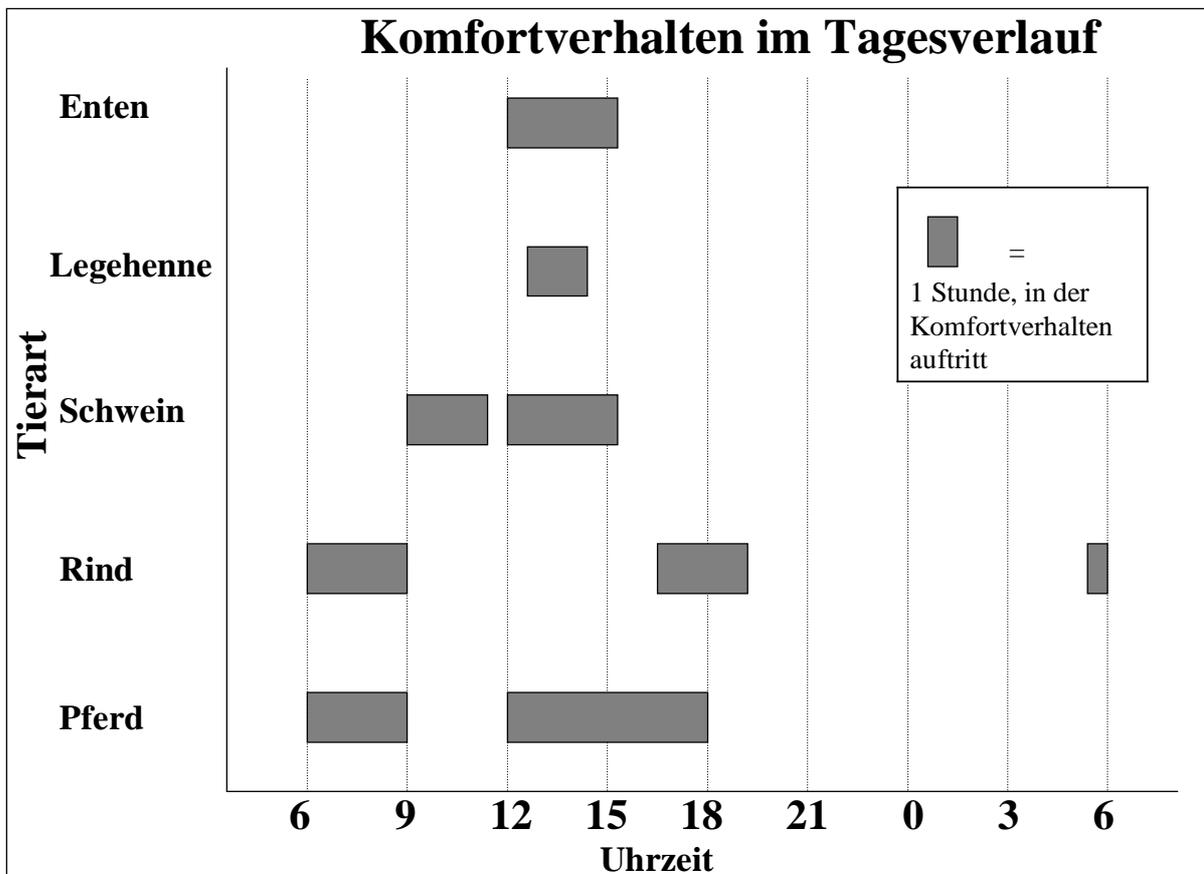


Abb. 5: Circadiane Rhythmen des Komfortverhaltens bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden

5.6. Zusammenfassende Darstellung der ethologischen Rhythmen der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten

5.6.1. Pferd

Eine Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und der Komfortverhalten Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen beim Pferd gibt Abb. 6.

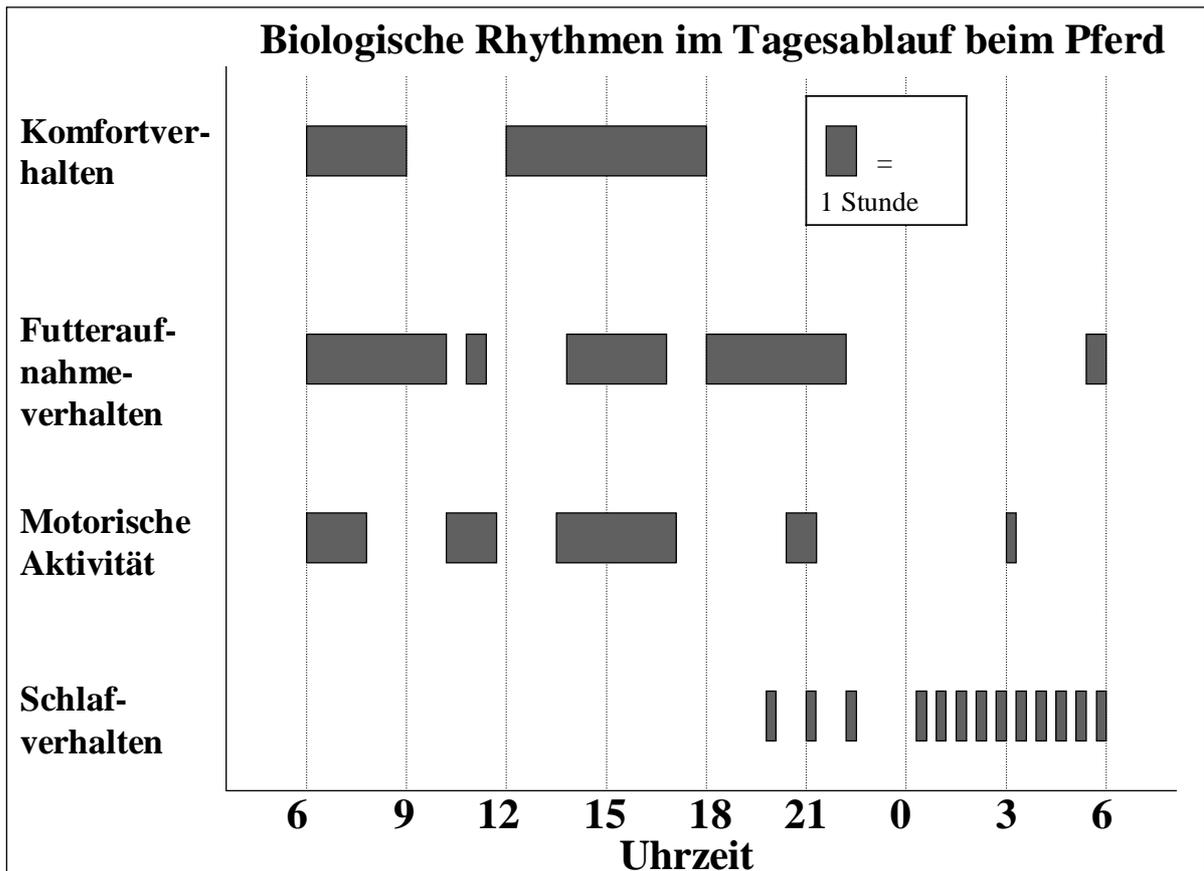


Abb. 6: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und der Komfortverhalten Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen beim Pferd

5.6.2. Rind

Eine Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futterraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Körperpflege beim Rind gibt Abb. 7.

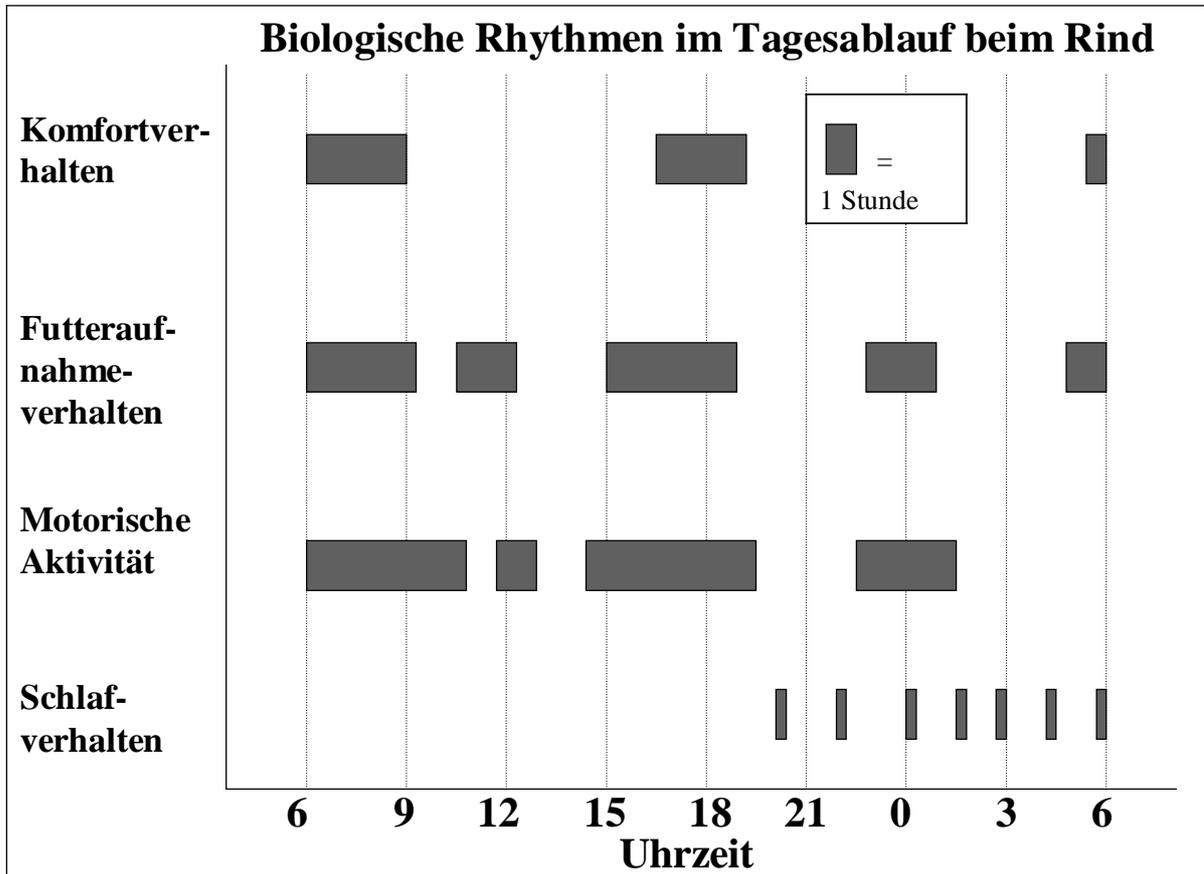


Abb. 7: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futterraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Körperpflege beim Rind

5.6.3. Schwein

Eine Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Suhlens beim Schwein gibt Abb. 8.

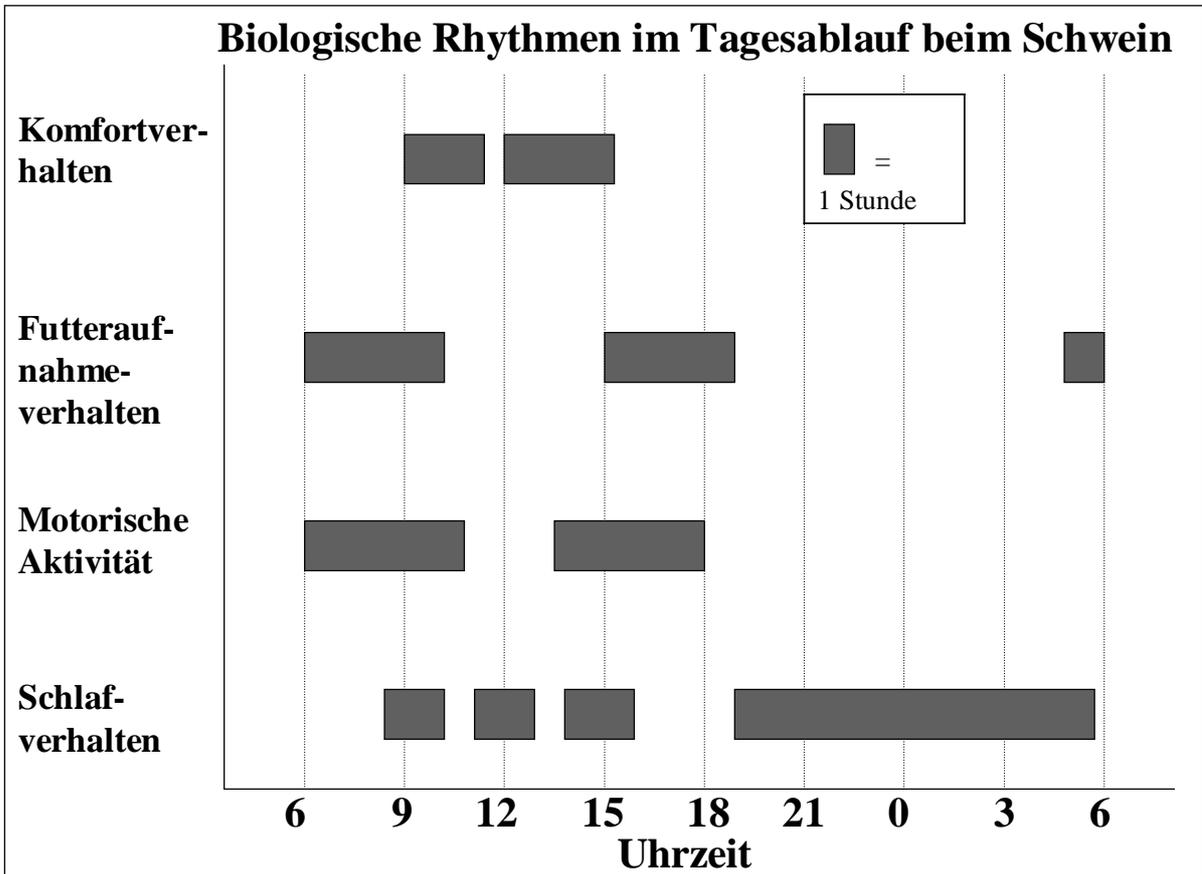


Abb. 8: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Suhlens beim Schwein

5.6.4. Legehennen

Eine Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futterraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Gefiederpflege bei der Legehenne gibt Abb. 9.

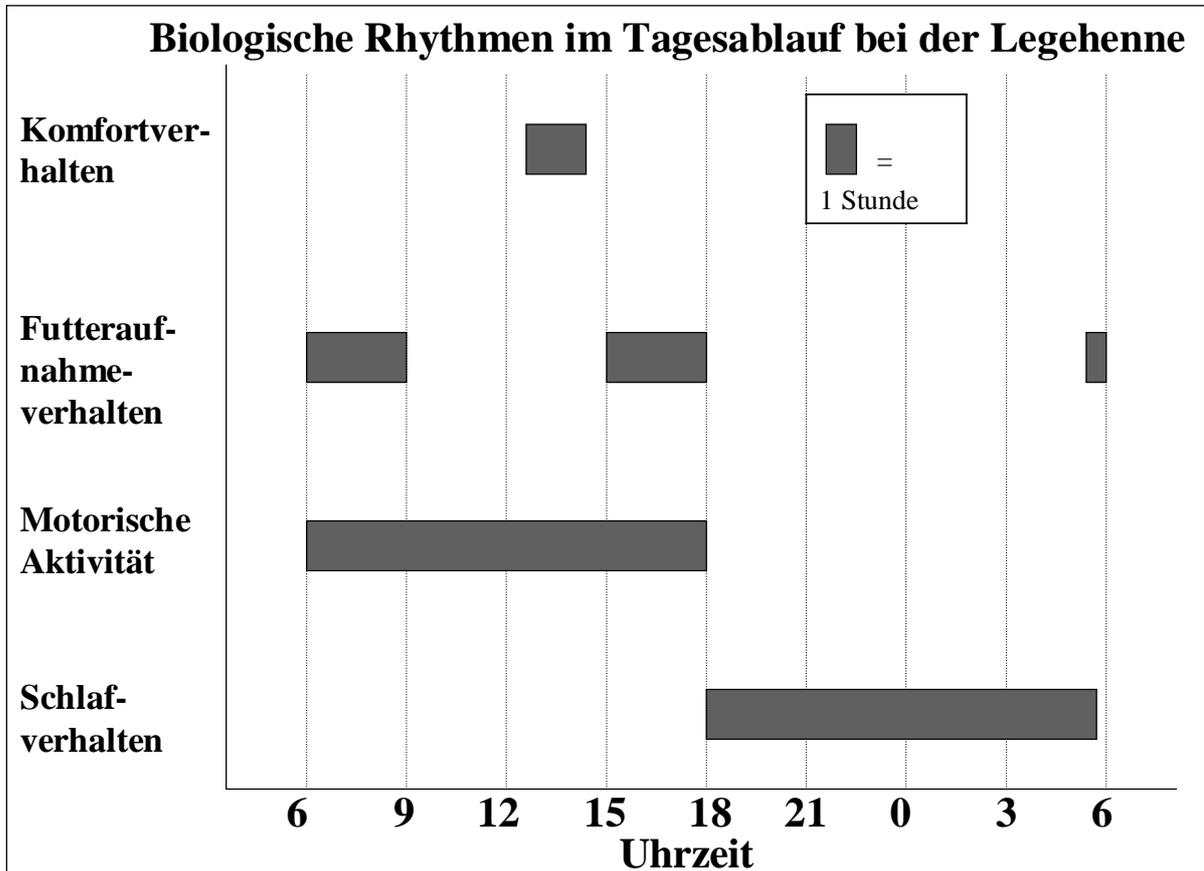


Abb. 9: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futterraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Gefiederpflege bei der Legehenne

5.6.5. Enten

Eine Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Baden bei der Ente gibt Abb. 10.

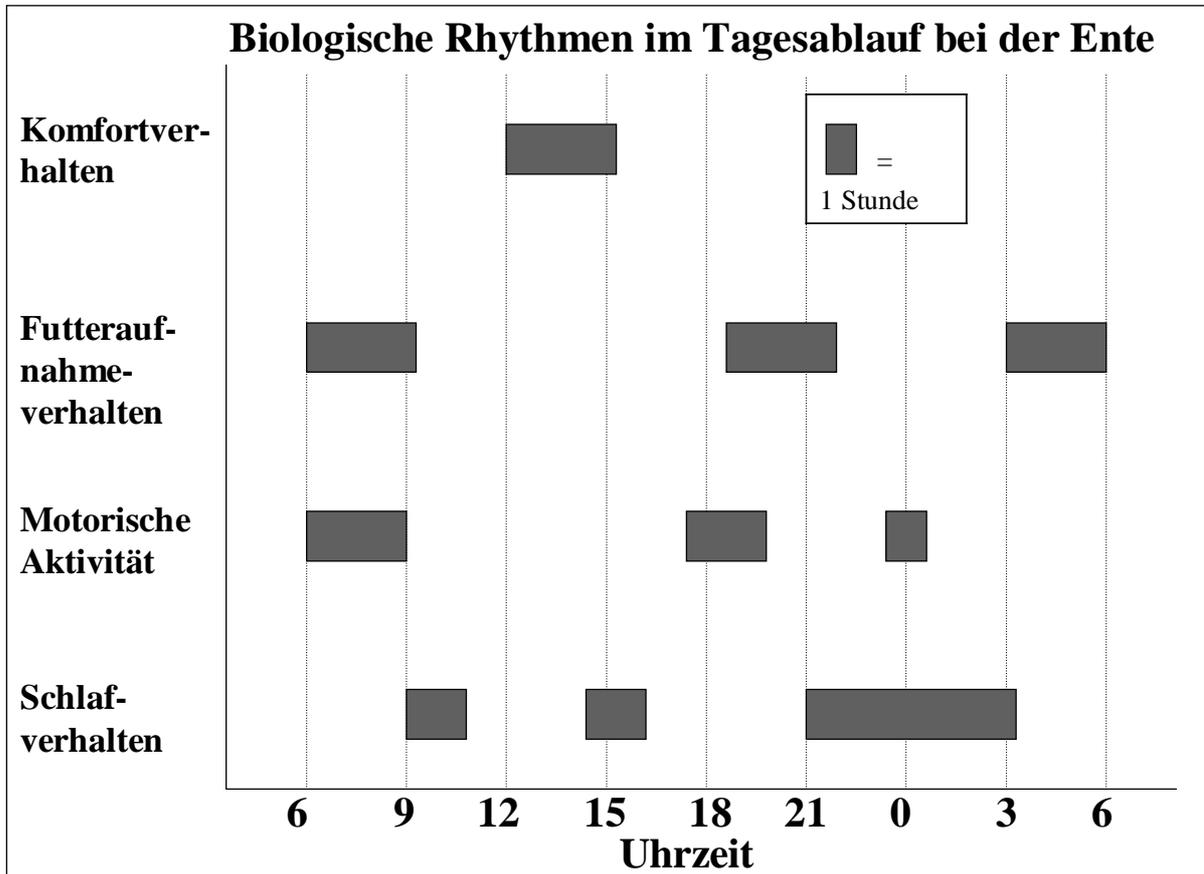


Abb. 10: Übersicht über die biologischen Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, der motorischen Aktivität, des Futteraufnahmeverhaltens und des Komfortverhaltens Baden bei der Ente

6. Biologische Rhythmen der Körpertemperatur

Refinetti u. Menaker (1992) fassen die Ergebnisse einer Reihe von Autoren zum circadianen Rhythmus der Körpertemperatur im Rahmen einer Literaturübersicht zu diesem Thema zusammen. Danach erkannte man bereits im Jahre 1736, dass die Körpertemperatur des Menschen im Tagesverlauf Schwankungen unterliegt.

Zu den die Körpertemperatur beeinflussenden Faktoren zählt unter anderem der Reproduktionszyklus. Refinetti u. Menaker (1992) erwähnen Untersuchungen, nach denen Legehennen sowohl unter synchronisierten Bedingungen als auch in Abwesenheit externer Zeitgeber ungefähr alle 24 Stunden ovulieren und ein Ei ablegen, wobei in der Zeit der Eiablage eine Temperaturerhöhung von ca. 1°C beobachtet wird. Da der Zyklus der Ovulation unter konstanten Umweltbedingungen jedoch eine geringfügig längere Phasenlänge als der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur zeigt, wird letzterer unter konstanten Bedingungen von der mit der Eiablage einhergehenden Temperaturerhöhung überlagert.

Refinetti u. Menaker (1992) berichten von den Untersuchungen von Aschoff et al. (1967), die den Temperaturrehythmus des Menschen beschreiben. Individuen, die um 7.00 Uhr das Bett verließen, zeigten bereits drei Stunden vor dem Aufstehen einen Temperaturanstieg, der um 9.00 Uhr 37,2°C erreichte. Nach einem kontinuierlichen Anstieg folgte um 20.00 Uhr ein Maximum von 37,4°C. Im Weiteren fiel die Temperatur der Individuen, die um 23.00 Uhr zu Bett gingen, um gegen 4.00 Uhr ein Minimum von 36,5°C zu erreichen.

Die Amplitude des Körpertemperaturrehythmus eines Individuums kann durch eine Reihe von Faktoren beeinflusst werden, zu denen nach Refinetti u. Menaker (1992) eine Störung zwischen dem endogenen Rhythmus und exogenen Zeitgebern zählt. So ist bekannt, dass die Amplitude von Menschen, die sich nur schwer an Schichtarbeit gewöhnen können, kleiner als bei den Menschen ist, die mit dieser Form der Arbeitszeiten keine Probleme haben.

Obwohl Muskelaktivität, Nahrungsaufnahme und der Schlaf durchaus einen gewissen Einfluss auf die Werte der Körpertemperatur haben, konnte der biologische Rhythmus der Körpertemperatur auch unter konstanten Versuchsbedingungen, so bei fastenden oder im Bett liegenden Individuen, nachgewiesen werden (Palmer, 1970). Die Temperaturkurve, und somit der circadiane Rhythmus von Menschen, die in den Morgenstunden besonders produktiv und aufnahmefähig sind, unterscheidet sich nach Palmer (1970) vom Rhythmus der Individuen, deren Leistungsfähigkeit eher in den Abendstunden ihren Höhepunkt erreicht. Während der biologische Rhythmus der Körpertemperatur der ersten Gruppe sein Maximum bereits vor der Mittagszeit erreicht, liegt das Maximum der zweiten Gruppe in den späten Nachmittags- und frühen Abendstunden.

Bailey u. Heitkemper (2001) bestätigen die Ergebnisse von Palmer (1970) und berichten, dass Menschen, die am Morgen aktiver sind, ihr Körpertemperaturmaximum 68 Minuten früher erreichen als Individuen, die sich am Abend aktiver fühlen.

Die Körpertemperatur von Ziegen zeigte nach Piccione et al. (2003) unter verschiedenen Photoperioden und Fütterungsregimen einen robusten circadianen Rhythmus. Bei Tieren unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit und einer einmal täglichen Fütterung zu Beginn der Lichtperiode kam es zu einem Anstieg der

Körpertemperatur im Verlauf der Lichtperiode. Ein Temperaturmaximum wurde zu Beginn der Dunkelperiode erreicht. Eine konstante Photoperiode mit Dauerbeleuchtung und die Veränderung des Fütterungszeitpunktes beeinflussten den Rhythmus der Körpertemperatur nach Piccione et al. (2003) nicht wesentlich. Jedoch fiel auf, dass das Maximum der Körpertemperatur unabhängig von der Photoperiode neun bis zwölf Stunden nach der Fütterung zu beobachten war, was auf die mögliche Zeitgeberfunktion der Fütterung hindeuten könnte (Piccione et al., 2003).

Die Unabhängigkeit des Temperaturrehythmus von anderen biologischen Rhythmen spiegelt sich nach Allison u. Van Twyver (1970) unter anderem in der Tatsache wieder, dass auch unter den Bedingungen des Schlafentzuges das Temperaturminimum in der Zeit auftritt, zu der der Organismus normalerweise schlafen würde.

Bailey u. Heitkemper (2001) betonen die Verbindung des circadianen Rhythmus der Körpertemperatur mit dem circadianen Rhythmus der Cortisolausschüttung beim Menschen.

Die thermoregulatorischen Mechanismen des Körpers, d. h. die Antwort eines Organismus auf Wärme- oder Kältereize, unterliegen ebenso wie die Körpertemperatur einem circadianen Rhythmus. Refinetti u. Menaker (1992) geben eine Übersicht über die Ergebnisse verschiedener Autoren, die darauf hindeuten, dass die Thermoregulation während der aktiven Phase eines Individuums effektiver ist als in der Zeit der Inaktivität. Die Frage, ob der Rhythmus der Körpertemperatur das thermoregulatorische System des Organismus überlagert, oder ob dieser Rhythmus die Folge einer rhythmischen Schwankung des Sollwertes der Körpertemperatur ist, bedarf nach Refinetti u. Menaker (1992) der weiteren Abklärung.

Strijkstra et al. (1999) konnten an Ratten zeigen, dass die motorische Aktivität eines Organismus wenig Einfluss auf den circadianen Rhythmus der Körpertemperatur besitzt. In ihren Untersuchungen desynchronisierten sie den Rhythmus der Aktivität vom Rhythmus der Körpertemperatur, indem sie die Ratten einem Aktivitätsrhythmus mit zehn Stunden Aktivität und zehn Stunden Ruhe aussetzten. Der circadiane Rhythmus der Temperatur zeigte ein Free-running ähnlich dem, das unter konstanten Umweltbedingungen beobachtet wird. Übereinstimmend mit den Untersuchungen von Strijkstra et al. (1999) kommen auch Aschoff et al. (1967) zu dem Ergebnis, dass der Rhythmus der Körpertemperatur des Menschen nicht bloß die Folge des Rhythmus der motorischen Aktivität oder die des Wach-Schlafrhythmus ist. Der circadiane Rhythmus der motorischen Aktivität und der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur sind nach Aschoff et al. (1967) zwar in den meisten Fällen miteinander synchronisiert, eine interne Desynchronisation der beiden Rhythmen ist jedoch durchaus möglich.

Die Amplitude des circadianen Rhythmus der Körpertemperatur ist nach Refinetti (1999) speziesspezifisch. Refinetti (1999) untersuchte den circadianen Körpertemperaturverlauf von elf Kleinsäugetieren unter gleichen Haltungsbedingungen und einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit. Futter und Wasser standen ad libitum zur Verfügung.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, dass die Amplitude des Rhythmus der Körpertemperatur nicht mit der Körpergröße bzw. der Körperoberfläche in Zusammenhang steht. Nachtaktive Tiere wiesen hingegen eine kleinere Amplitude als tagaktive Tiere auf. Bei nachtaktiven Tieren finden sich die Temperaturmaxima in der Dunkelperiode der Photoperiode, umgekehrt verhält es sich dagegen bei tagaktiven Spezies. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse liegt die Vermutung nahe, dass zudem der Lebensraum einer Tierart Auswirkungen auf den Körpertemperaturrhythmus hat. In tropischen Gebieten lebende Tierarten zeigten eine größere Amplitude als in Wüstenregionen lebende Spezies. Tierarten mit Lebensraum in gemäßigten Klimazonen wiesen die geringste Amplitude auf (Refinetti, 1999).

Während der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur von Säugetieren und Vögeln, und dessen endogene Natur, vielfach untersucht und bestätigt wurden, scheinen auch wechselwarme Tiere einen Rhythmus der Körpertemperatur zu zeigen. Neben den durch die Umgebungstemperatur passiv ausgelösten Temperaturschwankungen scheinen einige dieser Tiere ihre Körpertemperatur durch das rhythmische Aufsuchen unterschiedlich warmer Orte aktiv zu verändern (Refinetti u. Menaker, 1992). Eine Untersuchung an Honigbienen zeigte weiter, dass diese Tiere unter konstanten Temperaturbedingungen während der Lichtphase der Photoperiode ihren Stoffwechsel erhöhten und so einen Temperaturrhythmus mit einer Amplitude von 5 bis 10°C aufwiesen.

Das Alter spielt bei der Betrachtung des Rhythmus der Körpertemperatur eine interessante Rolle. Während sich bei Jungtieren der unterschiedlichsten Tierarten ein noch unvollkommener Temperaturrhythmus zeigt, der sich erst allmählich stabilisiert, finden sich auch bei alten Individuen Störungen in der Ausprägung des Rhythmus, die sich beispielsweise in einer verminderten Amplitude manifestieren (Refinetti u. Menaker, 1992).

Weinert et al. (2002) berichten von einer Veränderung des circadianen Körpertemperaturrhythmus von Mäusen während der letzten Tage ihres Lebens. Obwohl sich der Körpertemperaturrhythmus stabiler als der Rhythmus der motorischen Aktivität darstellte, war auch bei diesem Rhythmus eine verminderte Fähigkeit zur Synchronisation mit exogenen Zeitgebern zu bemerken, was zum Free-running führte. Zu den Zeiten, zu denen der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur normalerweise sein Minimum erreichte, war bei einer Maus ein drastischer Abfall in der Körpertemperaturkurve zu beobachten. Alle Mäuse verstarben in dem Zeitraum, in dem ihre Temperaturkurve auf das tägliche Minimum abfiel (Weinert et al., 2002).

6.1. Pferd

Als Bewohner der Steppe verfügt das Pferd über eine hohe Toleranz gegenüber wechselnden Temperaturen, wobei sein ausgeprägtes Thermoregulationsvermögen eine Anpassung an große Temperaturbereiche ermöglicht. Diese Fähigkeit sollte jedoch durch natürliche Temperaturschwankungen der Haltungsumwelt trainiert und nicht durch konstante Stalltemperaturen gefährdet werden (Methling u. Unshelm, 2002).

Der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur von zehn Vollblutstuten im Alter von acht bis zehn Jahren war Gegenstand der Untersuchung von Piccione et al. (2002). Die Tiere waren einer natürlichen winterlichen Photoperiode mit neun Stunden Licht von 8.00 Uhr bis 17.00 Uhr und 15 Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte viermal täglich um 7.00 Uhr, 12.00 Uhr, 17.00 Uhr und 22.00 Uhr.

Unter diesen Bedingungen zeigten alle Stuten nach Piccione et al. (2002) einen circadianen Körpertemperaturrhythmus mit einer Phasenlänge von 24 Stunden. Die Körpertemperatur betrug bei allen Tieren $38,32 \pm 0,01^\circ\text{C}$, wobei der tägliche Temperaturunterschied von Piccione et al. (2002) mit $1,02 \pm 0,03^\circ\text{C}$ angegeben wird. Das Minimum der Temperaturkurve zeigte sich zu Beginn der Lichtphase um 8.00 Uhr, der Temperaturrhythmus erreichte sein Maximum um 22.00 Uhr. Die Fütterung hatte keinen Einfluss auf den Verlauf der Temperaturkurve.

Unter konstanten Lichtverhältnissen mit einer Lichtphase von 24 Stunden persistierte der Rhythmus der Körpertemperatur mit einer Phasenlänge von $24,2 \pm 0,05$ Stunden und einem täglichen Temperaturunterschied von $0,84 \pm 0,05^\circ\text{C}$. Dies spricht nach Piccione et al. (2002) für den endogenen Ursprung des Körpertemperaturrhythmus.

6.2. Rind

Die thermoneutrale Zone, also der Temperaturbereich, in dem das Tier seine Körpertemperatur am wenigsten regulieren muss, liegt für Rinder zwischen vier und 15°C (Methling u. Unshelm, 2002). Wird eine trockene und windgeschützte Liegefläche angeboten, sind Rinder temperaturtolerant. Hitze stellt für Rinder nach Methling u. Unshelm (2002) eher ein Problem dar als Kälte, weshalb bei Weidehaltung eine Schutzhütte benötigt wird.

Der biologische Rhythmus der Körpertemperatur von Rindern zeigt nach Bitman et al. (1984) sowohl eine circadiane als auch eine ultradiane Komponente. Die Körperinnen- und Eutertemperatur von sechs laktierenden Holstein Rindern wurde über einen Zeitraum von fünf Tagen aufgezeichnet. Die Photoperiode bestand aus einer Lichtphase von 7.30 Uhr bis 16.30 Uhr und einer weiteren Lichtphase von 21.00 Uhr bis 2.00 Uhr. Von 8.30 Uhr bis 9.30 Uhr und am Abend von 20.00 Uhr bis 21.00 Uhr erhielten die Kühe Auslauf. Der Milchzug begann am Morgen um 9.30 Uhr, am Abend um 21.00 Uhr.

Die Körperinnentemperatur und die Temperatur im Euter standen nach Bitman et al. (1984) in enger Verbindung zueinander mit einem durchschnittlichen Wert von $38,8 \pm 0,1^\circ\text{C}$. Die Tiere zeigten einen circadianen Temperaturrhythmus mit einem Minimum in der Zeit von 9.30 Uhr bis 11.00 Uhr. Von 12.00 Uhr bis 13.00 Uhr erfolgte ein Temperaturanstieg um $1,0^\circ\text{C}$, dem ein Temperaturabfall um $1,0^\circ\text{C}$ von 20.00 Uhr bis

22.00 Uhr folgte. Ein zweites Minimum wurde in der Zeit von 21.00 Uhr bis 22.00 Uhr erreicht. Von 23.00 Uhr bis 8.00 Uhr beobachteten Bitman et al. (1984) einen konstanten Temperaturanstieg. Neben dem circadianen Rhythmus war ein ultradianer Rhythmus mit einer Phasenlänge von im Durchschnitt 90 Minuten, mit individuellen Schwankungen von 80 bis 120 Minuten, zu erkennen. Der Unterschied zwischen den beiden Temperaturminima zwischen 9.00 Uhr bis 11.00 Uhr und 21.00 Uhr bis 23.00 Uhr und den beiden Maxima zwischen 24.00 Uhr bis 8.00 Uhr und 13.00 Uhr bis 20.00 Uhr betrug für den circadianen Rhythmus 1,25°C. Bitman et al. (1984) geben die Amplitude des ultradianen Temperaturrhythmus mit 0,41°C an.

Auch die Körpertemperatur von sechs laktierenden Rindern unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr und acht Stunden Dunkelheit zeigte nach Bitman et al. (1994) einen circadianen Rhythmus mit maximalen Werten am späten Nachmittag und am Abend und niedrigen Werten am frühen Morgen.

Die pararectal gemessene Körpertemperatur von vier erwachsenen laktierenden Rindern folgte nach Simmons et al. (1965) einen täglichen Rhythmus mit zwei Maxima. Eines der Maxima zeigte sich zwischen 6.00 Uhr und 9.00 Uhr, das zweite Maximum war zwischen 17.00 Uhr und 19.00 Uhr zu beobachten.

Lefcourt et al. (1999) beschreiben den Temperaturverlauf von sechs laktierenden Holstein Rindern, die eine Lichtphase von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr erhielten. Die Rinder wurden um 9.00 Uhr gefüttert und um 8.00 Uhr und 20.00 Uhr gemolken. Bei allen Tieren war nach Lefcourt et al. (1999) ein circadianer Temperaturrhythmus zu erkennen. Fünf der sechs Tiere wiesen einen Rhythmus mit einer Amplitude von 0,34 +/- 0,15°C und einem Maximum um 23.23 +/- 2.33 Uhr auf. Der Rhythmus des sechsten Tieres zeigte eine Amplitude von 0,12 +/- 0,05°C und ein Temperaturmaximum um 12.30 +/- 1.22 Uhr und war somit um 180° phasenverschoben. Übereinstimmend mit den Beobachtungen von Bitman et al. (1984) berichten auch Lefcourt et al. (1999) von einem ultradianen Rhythmus der Körpertemperatur, der nach Lefcourt et al. (1999) eine Phasenlänge von durchschnittlich 100 Minuten aufweist.

Die im Gehörgang gemessenen Körpertemperatur von Holstein Kälbern zeigte nach Macaulay et al. (1995) einen circadianen Rhythmus mit einem Maximum von 12.00 Uhr bis 17.00 Uhr und einem Minimum in der Zeit von 6.00 Uhr bis 9.00 Uhr. Die Aufstellungsart der Tiere, die von der Geburt bis zum Alter von acht Wochen beobachtet wurden, zeigte dabei keinen Einfluss auf diesen Rhythmus.

6.3. Schwein

Ingram u. Legge (1970) untersuchten den Verlauf der Körperinnentemperatur von Schweinen unter drei Versuchsbedingungen. Schweine im Alter von zehn bis 14 Wochen wurden im ersten Versuch unter konstanten Umgebungstemperaturen und Lichtverhältnissen einzeln in Käfigen gehalten. Wasser stand ad libitum zur Verfügung, die Fütterung erfolgte einmal täglich. Unter diesen Bedingungen erfolgte nach Ingram u. Legge (1970) ein Temperaturanstieg unmittelbar nach der Fütterung, wobei der Zeitpunkt

der Fütterung dabei unerheblich war. Die Körpertemperatur der Schweine schwankte zwischen 37,8°C und 40,0°C. Im zweiten Versuch wurde der Temperaturverlauf von einzeln im Freien gehaltenen Schweinen untersucht. Die Tiere, denen eine Holzhütte und ein kleiner Auslauf zur Verfügung standen, waren der natürlichen Photoperiode und den Geräuschen der Umgebung ausgesetzt. Auch hier folgte auf die Fütterung ein Temperaturanstieg, davon abgesehen konnte kein circadianer Rhythmus erkannt werden. Die gemessene Körpertemperatur lag zwischen 40,6°C und 38,0°C. Wurden wie im dritten Versuch zwei Schweine im Freien in einem größeren Auslauf gehalten, zeigte sich nach Ingram u. Legge (1970) ein von der Fütterung unabhängiger Rhythmus mit höheren Temperaturen während der Lichtphase. Das Maximum des Körpertemperaturrhythmus lag bei 40,7°C, das Minimum bei 38,0°C. Dieser Rhythmus, der nach Ingram u. Legge (1970) mit der vermehrten Aktivität der Tiere während des Tages in Zusammenhang stehen könnte, verschwand, wenn man die Tiere einzeln konstanten Umweltbedingungen aussetzte.

Bei fastenden Schweinen zeigt sich nach Ingram u. Mount (1973) ein täglicher Rhythmus der Körperinnentemperatur. Sechs bis zwölf Wochen alte Schweine wurden im Rahmen der Untersuchung von Ingram u. Mount (1973) drei unterschiedlichen Fütterungsbedingungen unterzogen. Die Tiere wurden unter konstanter Umgebungstemperatur und Dauerbeleuchtung einzeln in Käfigen gehalten. Die Tiere des ersten Versuchs erhielten einmal täglich Futter. Übereinstimmend mit den Untersuchungen von Ingram u. Legge (1970) berichten auch Ingram u. Mount (1973) von einer der Fütterung folgenden Temperaturerhöhung. Im zweiten Versuch stand den Tieren Futter ad libitum zur Verfügung. Unter diesen Bedingungen konnte kein Rhythmus der Körperinnentemperatur festgestellt werden. Die fastenden Schweine des dritten Versuches zeigten im Gegensatz dazu einen 24-stündigen Temperaturrhythmus, mit steigender Temperatur in der Zeit von 12.00 Uhr bis 24.00 Uhr und fallender Temperatur in den restlichen zwölf Stunden. Möglicherweise kommt es durch die Fütterung zu einer Maskierung des circadianen Rhythmus der Körperinnentemperatur (Ingram u. Mount, 1973).

6.4. Legehennen

Hawking et al. (1971) beschreiben die Körpertemperaturkurve einer Henne unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit. Ein bis zwei Stunden vor Beginn der Lichtphase kam es zu einem Anstieg der Temperatur, der sich mit Beginn der hellen Phase und dem Beginn der Aktivität des Tieres verstärkte. Mit Einsetzen der Dunkelheit kam es zu einem Abfall der Körpertemperatur.

Der Verlauf der Körpertemperatur unterliegt nach Kadono et al. (1981) bei der Legehenne einem circadianen Rhythmus. Zehn Weisse Leghorn Hennen erhielten Futter und Wasser ad libitum und wurden zwei unterschiedlichen Photoperioden ausgesetzt. Während sie zunächst 14 Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr und zehn Stunden Dunkelheit erhielten, bestand die folgende Photoperiode aus 24 Stunden Dauerbeleuchtung. Dabei zeigte sich nach Kadono et al. (1981), dass die Photoperiode den circadianen Rhythmus der Körpertemperatur beeinflusst, indem es während der Lichtperiode zu einem Anstieg

und während der Dunkelperiode zu einem Abfall der Körpertemperatur kam. Ein deutlicher Anstieg der Körpertemperatur war nach Kadono et al. (1981) insbesondere zu Beginn der Lichtperiode und zum Zeitpunkt der Eiablage zu beobachten. Kadono et al. (1981) teilen den Temperaturverlauf der Legehennen innerhalb von 24 Stunden in drei Phasen ein. Von 23.00 Uhr bis 6.00 Uhr, d.h. während der Schlafphase der Tiere, werden niedrige Werte beobachtet. Von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr sind im Durchschnitt mittlere Werte zu messen, wobei in diese Zeitspanne die Eiablage fällt. Der Eiablage folgt von 12.00 Uhr bis 23.00 Uhr eine Phase mit hoher Körpertemperatur. Unter konstanten Lichtverhältnissen kam es zum Free-running des Körpertemperaturrhythmus mit einer Periodenlänge von 25,2 Stunden.

Den Einfluss verschiedener Zeitgeber auf den Rhythmus der Körpertemperatur von fünf Weissen Leghorn Hennen beschreiben Cain u. Wilson (1974). Zu den untersuchten Zeitgebern zählten die Photoperiode, die Umgebungstemperatur, Geräusche und der Einfluss von Stallarbeiten.

Wurden die Tiere für zehn Stunden einer Umgebungstemperatur mit 33°C und für zehn Stunden einer Temperatur mit 10°C mit je zwei Stunden Übergangszeit ausgesetzt, zeigte sich ein Körpertemperaturrhythmus. Dabei war ein Maximum zu Beginn der warmen Phase zu beobachten, wonach die Körpertemperatur bis etwa zur Hälfte der kühlen Phase erhöht war, um hiernach gegen Ende der kühlen Phase ein Minimum zu erreichen. Unter konstanten Umweltbedingungen kam es jedoch nach Cain u. Wilson (1974) rasch zum Erlöschen dieses Rhythmus. Während die Anwesenheit eines Tierpflegers geringen Einfluss auf den Temperaturrhythmus der Legehennen hatte, führte das Abspielen eines zwölf Stunden dauernden Tonbandes mit Geräuschen von Artgenossen zu einer Beeinflussung des Temperaturrhythmus. Die Geräusche führten zu einer Erhöhung der Körpertemperatur, in den zwölf Stunden ohne Geräuschhintergrund zeigten die Tiere eine niedrigere Temperatur. Eine Henne reagierte nach Cain u. Wilson (1974) jedoch nicht auf die Geräusche der Artgenossen. Die Photoperiode zeigte den größten Einfluss auf die Körpertemperatur der Tiere. Auf eine Stunde Dunkelheit von 12.00 Uhr bis 13.00 Uhr reagierten die Hennen mit einem Abfall der Körpertemperatur in diesem Zeitraum. Wurden die Tiere einer Lichtphase von 18 Stunden Dauer und einer Dunkelphase von sechs Stunden ausgesetzt, zeigten sich maximale Werte während der Lichtphase mit Peaks zu Beginn dieser Periode. Minimale Temperaturwerte waren in den sechs Stunden Dunkelheit zu verzeichnen.

Vier Monate alte Hennen unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit zeigten während der Lichtperiode mit 41,05±0,14°C bis 41,33±0,12°C eine höhere Körpertemperatur als in der Dunkelperiode, während der Werte zwischen 40,71±0,11°C und 40,89±0,07°C gemessen wurden. Auch unter Futterentzug war dieser Rhythmus zu erkennen, die durchschnittliche Körpertemperatur in der Nacht zeigte mit 39,76±0,12°C bis 40,73±0,1°C jedoch geringere Werte als die nächtliche Temperatur der gefütterten Tiere (Decuypere u. Kühn, 1984).

6.5. Enten

Die Temperaturkurve einer Ente unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit zeigte nach Hawking et al. (1971) einen über die 24 Stunden verteilten unregelmäßigen Verlauf mit einer während des Tages im Durchschnitt geringfügig höheren Körpertemperatur.

Die Körpertemperatur der Ente wird nach Smith et al. (1976) im Wesentlichen durch die Umgebungstemperatur beeinflusst. Der während der Dunkelperiode von 18.00 Uhr bis 6.00 Uhr zu beobachtende Körpertemperaturabfall von ca. 42°C auf bis zu 38°C, dem mit Beginn der Lichtperiode ein erneuter Anstieg bis ungefähr 42°C folgte, stand weniger unter dem Einfluss der Photoperiode als unter jenem der Umgebungstemperatur. Auch die in der Lichtphase erhöhte Aktivität könnte nach Smith et al. (1976) mit der in dieser Phase erhöhten Körpertemperatur in Zusammenhang stehen.

7. Hormonelle Rhythmen bei Nutztieren

7.1. Biologische Rhythmen der Corticosteroide

Die in der Nebennierenrinde synthetisierten Corticosteroide erfüllen eine Vielzahl von Aufgaben im Organismus. Neben der Beeinflussung des Kohlenhydrat-, Fett- und Proteinstoffwechsels wirken Corticosteroide entzündungshemmend und immunsupprimierend. Die Sekretion der Corticosteroide unterliegt einem stabilen circadianen Rhythmus. Stressoren wie physische und psychische Belastungen führen jedoch zur vermehrten Ausschüttung von endogenen Corticosteroiden und damit letztendlich zur Störung des circadianen Sekretionsrhythmus (v. Engelhardt u. Breves, 2000).

Der Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut ist beim Menschen eng mit dem Rhythmus der Körpertemperatur verknüpft. Dabei wird das morgendliche Maximum des circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration bei Menschen, die in den Morgenstunden besonders aktiv und produktiv sind, 55 Minuten früher erreicht als bei so genannten Nachtmenschen (Bailey u. Heitkemper, 2001). Der circadiane Rhythmus der Körpertemperatur zeigt sein morgendliches Maximum bei den zu dieser Tageszeit aktiveren Menschen mit 68 Minuten ebenfalls früher. Bailey u. Heitkemper (2001) berichten weiterhin, dass der Cortisolrhythmus der am Abend aktiveren Menschen eine geringere Amplitude aufweist als der Rhythmus der morgens aktiven Personen.

Die Cortisolkonzentration im Blut erreicht beim Menschen ein Minimum gegen Mitternacht (Palm et al., 1996). Nach einem Konzentrationsanstieg ab 4.00 Uhr werden nach Palm et al. (1996) maximale Cortisolkonzentrationen um 7.00 Uhr erreicht.

Przekop et al. (1985) untersuchten den Einfluss von chronischem Stress auf den circadianen Rhythmus der Cortisolausschüttung beim Schaf. Zu diesem Zweck wurden die Vorderbeine von weiblichen Schafen an drei aufeinander folgenden Tagen für jeweils neun Stunden einer schwachen elektrischen Stimulation ausgesetzt. Während sich bei den Tieren der Kontrollgruppe ein circadianer Rhythmus mit einem Maximum gegen 7.20 Uhr zeigte, kam es infolge der durch die elektrische Stimulation ausgelösten Stressreaktion nach Przekop et al. (1985) zum Verschwinden des circadianen Rhythmus der Cortisolausschüttung. Weiterhin zeigte sich eine durch die Stresssituation ausgelöste Veränderung der durchschnittlichen Cortisolkonzentration im Blut der Schafe, wobei es zunächst zu einem Anstieg gegenüber den Ausgangswerten kam. Hierauf folgte nach Przekop et al. (1985) ein Absinken der durchschnittlichen Cortisolkonzentration.

7.1.1. Pferd

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im folgenden Abschnitt erwähnten biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion des Pferdes am Ende des Abschnitts in Tab. 1 zusammengefasst.

Die Cortisolkonzentration im Blut trächtiger Stuten zeigt nach Gill et al. (1985) einen circannualen Rhythmus mit einem Maximum von April bis Mai. Bei nichtträchtigen Stuten wird im Gegensatz dazu das Maximum des circannualen Cortisolrhythmus von November bis Dezember beobachtet.

Auch Komosa et al. (1990b) beschreiben bei der Stute jahreszeitliche Schwankungen der Cortisolkonzentration im Blut. Im Gegensatz zu Gill et al. (1985) fallen die Maxima nach Komosa et al. (1990b) in die Monate Juni, Juli und Oktober.

Während bei jüngeren Fohlen maximale Cortisolwerte im Blut von Juni bis Juli auftreten, ist dies bei älteren Fohlen von Januar bis Februar der Fall (Gill et al., 1985).

Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) untersuchten den Verlauf der Cortisolkonzentration im Blut trächtiger und nichtträchtiger Stuten und konnten sowohl diurnale als auch circannuale Rhythmen beobachten. Vier trächtigen und vier nichtträchtigen Stuten, die der natürlichen Photoperiode ausgesetzt waren, wurde zum Zwecke der Untersuchung jeden Monat einmal über 24 Stunden alle vier Stunden Blut entnommen. Dabei zeigten nichtträchtige Tiere nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) einen diurnalen Rhythmus der Cortisolkonzentration, der das ganze Jahr über nachweisbar war. Das Maximum der Cortisolkonzentration wurde ca. eine Stunde nach Beginn der Lichtperiode beobachtet und fiel im Juli auf 5.30 Uhr und im Dezember auf 8.30 Uhr. Ein circannualer Cortisolrhythmus im Blut konnte nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) bei nichtträchtigen Stuten im Gegensatz zu den Ergebnissen von Gill et al. (1985) nicht nachgewiesen werden. Bis zum fünften Trächtigkeitmonat zeigte sich nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) ein mit dem Rhythmus nichtträchtiger Stuten vergleichbarer diurnaler Rhythmus der Cortisolkonzentration. Im weiteren Verlauf der Trächtigkeit war kein diurnaler Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut mehr zu beobachten. Im Gegensatz zu den nichtträchtigen Stuten zeigten die trächtigen Tiere nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) einen circannualen Rhythmus mit maximalen Cortisolkonzentrationen Mitte bis Ende Juli, was dem dritten Trächtigkeitmonat entsprach.

Die Konzentration des Hormons Cortisol im Blut unterliegt bei erwachsenen Stuten nach Komosa et al. (1990b) einem diurnalen Rhythmus, der ein Maximum am Morgen um 6.30 Uhr erreicht. Bereits im Alter von zwei Monaten konnte auch beim Fohlen ein diurnaler Rhythmus der Cortisolkonzentration nachgewiesen werden, wobei die durchschnittlichen Cortisolwerte niedriger als bei den erwachsenen Tieren waren. Zudem wurde das Maximum später am Morgen, gegen 8.30 Uhr, gesehen. Die durchschnittliche Cortisolkonzentration der Fohlen begann im Alter von sechs Monaten kontinuierlich anzusteigen (Komosa et al., 1990b).

Im Plasma von Pferden beträgt das Verhältnis der Glucocorticoide Cortisol, Cortison und Corticosteron nach Zolovick et al. (1966) 16 : 8 : 0,5. Während die Konzentration von

Corticosteron keine wesentlichen Schwankungen im Verlauf von 24 Stunden zeigt, unterliegt die Cortisolkonzentration auch nach Zolovick et al. (1966), die im Rahmen ihrer Untersuchung fünf adulten Pferden im Abstand von vier Stunden Blut abnahmen, einem täglichen Rhythmus, wobei minimale Werte um 22.00 Uhr gemessen werden. Maximale Werte werden nach Zolovick et al. (1966) im Gegensatz zu Komosa et al. (1990b) um 10.00 Uhr beobachtet, und die zu diesem Zeitpunkt gemessenen Werte liegen 53% über den minimalen Werten. Der Rhythmus des Hormons Cortison ist durch ein Maximum um 2.00 Uhr und ein Minimum gegen 14.00 Uhr geprägt. Unter Einbeziehung der Rhythmen der einzelnen Glucocorticoide ergibt sich nach Zolovick et al. (1966) ein gemeinsamer Rhythmus der Glucocorticoidkonzentration, dessen Maximum um 10.00 Uhr erreicht wird und dessen Minimum um 20.00 Uhr zu finden ist.

Pferde, die keiner Beeinflussung durch den Menschen unterliegen, zeigen auch nach Irvine u. Alexander (1994) einen circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut. Jede Beeinflussung der Pferde, so durch Managementfaktoren, kann jedoch dazu führen, dass es während des normalerweise auftretenden Minimums der Cortisolkonzentration zu erhöhten Werten des Hormons im Blut und so zum Verschwinden des Rhythmus kommt. Zehn Stuten im Alter von fünf bis 16 Jahren, die auf einer Koppel gehalten wurden, zeigten nach Irvine u. Alexander (1994) einen circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut mit einem Maximum am Morgen. Während in der Untersuchung von Zolovick et al. (1966) maximale Cortisolkonzentrationen um 10.00 Uhr gemessen wurden, zeigte sich das Maximum in der Untersuchung von Irvine u. Alexander (1994) bereits zwischen 6.00 Uhr und 9.00 Uhr. Auch das Minimum zwischen 18.00 Uhr und 21.00 Uhr war früher als in der Untersuchung von Zolovick et al. (1966) zu beobachten. Das Verbringen der Pferde in eine neue Umgebung führte nach Irvine u. Alexander (1994) zum Verschwinden des circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut. Gegenstand einer weiteren Untersuchung von Irvine u. Alexander (1994) war der Verlauf der Cortisolkonzentration im Blut von vier drei bis sechsjährigen männlich kastrierten Rennpferden im Training. Die Tiere unterlagen einem geordneten Tagesablauf mit Kraftfuttergabe um 7.30 Uhr, einem 45 bis 60 Minuten andauernden Training um 10.00 Uhr, einem Paddockaufenthalt bis 15.00 Uhr mit anschließender Rückkehr zum Stall und der zweiten Kraftfuttergabe um 15.30 Uhr. Die Konzentration des Hormons der vier Rennpferde veränderte sich ähnlich wie jene der Stuten in dem Zeitraum von 7.30 Uhr bis 20.00 Uhr mit einem Maximum am frühen Morgen und einem kontinuierlichen Abfall bis zum Abend.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Irvine und Alexander (1994) gelang auch Larsson et al. (1979) der Nachweis eines diurnalen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut beim Pferd mit maximalen Werten um 6.00 Uhr und einen Minimum gegen 18.00 Uhr.

Auch Hoffsis et al. (1970) berichten von einem diurnalen Rhythmus der Cortisol- und Corticosteronkonzentration im Plasma von Pferden. Die Blutentnahme erfolgte im Rahmen dieser Untersuchung alle 28 Stunden. Nach Hoffsis et al. (1970) erreicht die Hormonkonzentration ihr Maximum um 8.00 Uhr, die geringsten Werte werden hingegen um 16.00 Uhr gemessen.

Einen circadianen Rhythmus der Cortisol- und Corticosteronkonzentration im Blut von Stuten konnten auch Bottoms et al. (1972) nachweisen. Die Konzentrationen der beiden Hormone erreichten bei vier adulten Tieren, deren Blut im Abstand von zwei Stunden untersucht wurde, nach Bottoms et al. (1972) in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Irvine u. Alexander (1994) ein Maximum zwischen 6.00 Uhr und 10.00 Uhr. Während die Cortisolkonzentration ein deutliches Minimum gegen 22.00 Uhr erreichte, verlief die Kurve der Corticosteronkonzentrationen flacher, und das Minimum wurde bereits gegen 18.00 Uhr erreicht.

Gegenstand der Untersuchung von Toutain et al. (1988) war der Verlauf der Plasmakonzentration des Hormons Hydrocortison von sechs einzeln gehaltenen Pferden, die zwischen fünf und 17 Jahre alt waren. Wasser und Stroh standen ad libitum zur Verfügung, Kraftfutter wurde dreimal täglich um 8.00 – 9.00 Uhr, um 12.00 Uhr und um 19.00 Uhr zugeteilt. Die Tiere wurden regelmäßig zwei bis drei Stunden am Nachmittag bewegt. Die Ergebnisse der stündlichen Blutentnahme ergaben nach Toutain et al. (1988) einen circadianen Rhythmus der Hormonsekretion mit einem Maximum um 9.19 +/- 0.59 Uhr und einem Minimum um 21.19 +/- 0.59 Uhr.

Der tägliche Verlauf der Cortisolkonzentration des Pferdes unter verschiedenen Photoperioden war Gegenstand der Untersuchung von Johnson u. Malinowski (1986). Stuten im Alter zwischen fünf und 17 Jahren wurden der natürlichen Photoperiode und einer künstlichen Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Weiterhin erhielten die Tiere fragmentierte Lichtprogramme mit einer Hauptlichtphase von zehn Stunden Dauer, wobei zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der Dunkelperiode ein einmaliger Lichtimpuls von je zwei Stunden Dauer eingeschoben wurde.

Unter allen Lichtregimen zeigte sich nach Johnson u. Malinowski (1986) ein circadianer Rhythmus in der Sekretion des Hormons Cortisol. Dabei lag das Maximum der Hormonsekretion im Falle der nicht fragmentierten Lichtregime früh in der Lichtphase, das Minimum zeigte sich spät in der Lichtphase bzw. früh in der Dunkelperiode. Bei den Stuten, die der fragmentierten Photoperiode ausgesetzt waren, zeigte sich die maximale Cortisolkonzentration zu Beginn der zehn Stunden andauernden und damit längeren Lichtperiode. Die niedrigsten Konzentrationen des Hormons ließen sich nach Johnson u. Malinowski (1986) vier Stunden nach dem Ende dieser Lichtperiode nachweisen.

Neben dem circadianen Cortisolrhythmus im Blut kann nach Irvine u. Alexander (1994) ein ultradianer Rhythmus der Cortisolausschüttung mit 0,56 +/- 0,03 Maxima pro Stunde beobachtet werden.

Zusammenfassend wird der circadiane Rhythmus der Cortisolsekretion beim Pferd in der Literatur weitgehend einheitlich beschrieben, mit maximalen Konzentrationen am Morgen und minimalen Konzentrationen am Abend. Im Gegensatz dazu besteht keine Übereinstimmung bezüglich des Verlaufs des circannualen Rhythmus der Cortisolkonzentration bei dieser Tierart.

Tab. 1: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Cortisol aus Plasma	RIA	Untrainierte Pferde auf der Weide	220 nmol/l von 6.00 – 9.00 Uhr	110 nmol/l von 18.00 – 21.00 Uhr	Irvine u. Alexander (1994)
Cortisol aus Plasma	EIA	Aufgestallte Pferde im Training	220 – 240 nmol/l von 8.00 – 9.00 Uhr	60 – 80 nmol/l von 18.00 – 19.00 Uhr	Irvine u. Alexander (1994)
Cortisol aus Plasma	RIA	Rennpferde am Renntag	190 nmol/l von 6.00 – 9.00 Uhr	90 nmol/l von 18.00 – 21.00 Uhr	Irvine u. Alexander (1994)
Hydrocortison aus Plasma	HPLC	Sechs Pferde, 5 – 7 Jahre alt	58,8 ng/ml um 9.19 Uhr	27,9 ng/ml um 21.19 Uhr	Toutain et al. (1988)
Cortisol aus Serum	RIA	31 Stuten, 5 – 7 Jahre alt	66 ng/ml von 7.00 – 9.00 Uhr	31 ng/ml von 19.00 – 23.00 Uhr	Johnson u. Malinowski (1986)
Cortisol aus Plasma	CPBA	Vier Wallache, 6 – 13 Jahre alt	65 ng/ml (49 – 97 ng/ml) um 6.00 Uhr	20 ng/ml (15 – 27 ng/ml) um 18.00 Uhr	Larsson et al. (1979)
Cortisol aus Plasma	TLC	Vier erwachsene Stuten	2,67 µg/100 ml um 8.00 Uhr	0,55 µg/100 ml um 22.00 Uhr	Bottoms et al. (1972)
Corticosteron aus Plasma	TLC	Vier erwachsene Stuten	0,32 µg/100 ml um 6.00 Uhr	0,15 µg/100 ml um 18.00 Uhr	Bottoms et al. (1972)
Cortisol und Corticosteron aus Plasma	CPBA	Gesunde Pferde, 7 – 25 Jahre alt	4,2 µg/100 ml um 8.00 Uhr	1,7 µg/100 ml um 16.00 Uhr	Hoffsis et al. (1970)
Cortisol aus Plasma	TLC	Fünf erwachsene Wallache	260 µg/100 ml um 10.00 Uhr	169 µg/100 ml um 22.00 Uhr	Zolovick et al. (1966)
Cortison aus Plasma	TLC	Fünf erwachsene Wallache	140 µg/100 ml um 2.00 Uhr	65 µg/100 ml um 14.00 Uhr	Zolovick et al. (1966)

CPBA= Competitive protein binding assay

EIA= Enzymimmunoassay

HPLC= High performance liquid chromatography

RIA= Radioimmunoassay

TLC= Thin-layer chromatography

7.1.2. Rind

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im folgenden Abschnitt erwähnten biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion des Rindes am Ende des Abschnitts in Tab. 2 zusammengefasst.

Die Cortisolkonzentration im Blut erwachsener Bullen folgt nach Thun et al. (1981) einem circadianen Rhythmus mit episodischer Sekretion. Die Tiere waren der natürlichen Photoperiode mit Dunkelheit von 20.00 Uhr bis 4.00 Uhr ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte zweimal täglich um 7.00 Uhr und um 15.00 Uhr, Wasser stand ad libitum zur Verfügung. Die Blutentnahme erfolgte alle 30 Minuten. Thun et al. (1981) unterteilten die 24 Stunden in drei Perioden. Die erste Periode umfasste den Zeitraum von 9.00 Uhr bis 17.00 Uhr, während dem die Tiere einer Reihe von Umwelteinflüssen ausgesetzt waren. Die zweite Periode von 17.00 Uhr bis 1.00 Uhr repräsentierte den Übergang vom Tag zur Nacht, die dritte Periode von 1.00 Uhr bis 9.00 Uhr jenen von der Nacht zum Tag. Dabei war die Cortisolkonzentration im Blut in der zweiten Periode im Vergleich zur ersten und dritten Periode deutlich geringer. Im Verlauf des Tages kam es nach Thun et al. (1981) zu einem kontinuierlichen Abfall der Cortisolkonzentration, einem drastischen Abfall der Hormonkonzentration gegen 17.00 Uhr folgte ein Minimum der Cortisolwerte um 20.00 Uhr, dem Beginn der Dunkelphase. Die Nacht war durch sehr niedrige Cortisolkonzentrationen gekennzeichnet, gegen 3.00 Uhr erfolgte jedoch nach Thun et al. (1981) ein starker Anstieg der Cortisolsekretion, dem um 4.00 Uhr, dem Beginn der Lichtperiode, ein Maximum der Hormonkonzentration folgte.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Thun et al. (1981) berichten auch Hays et al. (1975) von einer in Episoden erfolgenden Cortisolsekretion beim Rind. Männlich kastrierte Rinder, die einer Photoperiode mit Licht von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr ausgesetzt waren, zeigten nach Hays et al. (1975) einen circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Plasma. Dabei zeigten sich die Maxima in der Cortisolkonzentration in der Zeit von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr, minimale Konzentrationen wurden im Gegensatz dazu von 0.30 Uhr bis 6.00 Uhr gefunden. Ein simulierter Aufenthalt der Rinder in 5000 Meter Höhe führte nach Hays et al. (1975) zu einem kurzfristigen Anstieg der Cortisolkonzentration im Plasma, nach einem Tag war die Hormonkonzentration wieder auf die Ausgangswerte abgesunken. Auch der Rhythmus der Cortisolsekretion zeigte sich nach einem Tag unter den neuen Umweltbedingungen in der gleichen Weise wie vorher beschrieben.

Auch die Cortisolkonzentration im Blut von Milchkühen zeigt nach Macadam u. Eberhart (1972) einen diurnalen Rhythmus. Weibliche Holstein Friesian Rinder erhielten zweimal täglich Kraftfutter um 7.15 Uhr und um 15.15 Uhr und zweimal tägliche Heu um 9.00 Uhr und um 16.30 Uhr. Alle Stallarbeiten wurden in der Zeit von 7.00 Uhr bis 17.00 Uhr verrichtet, während der Nachtstunden waren die Rinder ungestört. Unter diesen Managementbedingungen zeigten sich nach Macadam u. Eberhart (1972) am Morgen zwischen 2.30 Uhr und 6.30 Uhr maximale Cortisolkonzentrationen mit einem Peak um 4.30 Uhr, was weitgehend mit den Ergebnissen von Thun et al. (1981) übereinstimmt. Ein geringer Anstieg der Cortisolkonzentration trat zudem um 18.30 Uhr auf. Minimale Konzentrationen wurden um 20.30 Uhr, ebenfalls in Übereinstimmung mit den

Ergebnissen von Thun et al. (1981), beobachtet. Trächtigkeit oder Laktation hatten keinen Einfluss auf diesen täglichen Rhythmus. Managementfaktoren stehen nach Macadam u. Eberhart (1972) möglicherweise in engem Zusammenhang mit dem Rhythmus der Cortisolkonzentration und sollten bei dessen Interpretation Beachtung finden.

Im Gegensatz zu Macadam u. Eberhart (1972), Hays et al. (1975) und Thun et al. (1981) konnten Hudson et al. (1975) keinen diurnalen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut von Rindern nachweisen. Hudson et al. (1975) nennen als eine mögliche Ursache hierfür die Kopplung des Cortisolrhythmus an den Wach-Schlafrhythmus der Rinder, der durch einen unregelmäßigen Verlauf gekennzeichnet ist.

Unter kontrollierten Versuchsbedingungen mit 16 Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr, einmal täglicher Fütterung um 9.00 Uhr und zweimal täglichem Milchentzug um 8.30 Uhr und 20.00 Uhr mit anschließender Bewegungsmöglichkeit, zeigen laktierende Rinder nach Lefcourt et al. (1993) einen circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration mit einem Maximum gegen 5.30 Uhr und einem Minimum um 18.00 Uhr.

Kalbinnen im Alter von 18 Monaten zeigten nach Fulkerson et al. (1980) sowohl einen circadianen als auch einen ultradianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut. Die Blutentnahme erfolgte alle zehn Minuten. Die Tiere erhielten Futter und Wasser ad libitum und waren der natürlichen Photoperiode mit Licht von ca. 6.40 Uhr bis 18.50 Uhr ausgesetzt. Fulkerson et al. (1980) beschreiben einen diurnalen Rhythmus der Cortisolkonzentration mit hohen Werten von Mitternacht bis zum Morgen und minimalen Werten am Nachmittag. Ähnlich wie Lefcourt et al. (1993), die einen ultradianen Cortisolrhythmus mit einem Zyklus pro zwei Stunden beschreiben, geben Fulkerson et al. (1980) 0,6 Zyklen pro Stunde für den ultradianen Rhythmus der Cortisolkonzentration an. Fulkerson et al. (1980) konnten jedoch gerade am Nachmittag oft keinen ultradianen Rhythmus nachweisen.

Gardy-Godillot et al. (1989) beschreiben den diurnalen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut von Milchkälbern in Abhängigkeit von der Fütterung. Die Fütterung der fünf bis sechs Wochen alten Kälber erfolgte zweimal täglich um 9.00 Uhr und um 16.00 Uhr. Nach beiden Mahlzeiten war ein Abfall der Cortisolkonzentration zu beobachten. Zwischen den beiden Mahlzeiten zeigten sich drei Maxima der Hormonkonzentration, das erste um 10.45 Uhr, das zweite um 12.00 Uhr und das dritte zwischen 14.00 Uhr und 15.00 Uhr. Dem dritten Maximum folgten erhöhte Cortisolkonzentrationen bis zur Fütterung um 16.00 Uhr. Zwischen 18.00 Uhr und 8.00 Uhr kam es erneut zum Anstieg der Cortisolkonzentration.

Im Gegensatz dazu zeigten die Kälber im Verlauf eines Fastentages zwei Maxima nach den sonst üblichen Fütterungszeiten um 9.00 Uhr und 16.00 Uhr. Gardy-Godillot et al. (1989) berichten von vier weiteren Maxima der Cortisolkonzentration um 13.00 Uhr, um 19.00 Uhr, um 23.00 Uhr und um 3.00 Uhr. Im Vergleich zu den gefütterten Kälbern zeigte sich bei den fastenden Tieren ein geringerer Konzentrationsanstieg in der Zeit von 20.00 Uhr bis 8.00 Uhr. Gardy-Godillot et al. (1989) kommen zu dem Ergebnis, dass die in Schüben stattfindende Cortisolausschüttung einer Beeinflussung durch die Fütterung unterliegt.

Zusammenfassend wird der circadiane Rhythmus der Cortisolsekretion beim Rind weitgehend einheitlich beschrieben, mit Maxima in den Morgenstunden und Minima gegen Abend, wobei unterschiedliche Zeitangaben möglicherweise auf verschiedene Managementbedingungen zurückgeführt werden können.

Tab. 2: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Rind

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
Cortisol aus Plasma	RIA	Sechs laktierende Kühe	4,5 ng/ml um 5.30 Uhr	3,1 ng/ml um 18.00 Uhr	Lefcourt et al. (1993)
Cortisol aus Plasma	CPBA	Sechs gefastete männl. Milchkälber	10,5 ng/ml 9.30 9,0 ng/ml 13.00 10,3 ng/ml 17.00 8,0 ng/ml 19.00 7,5 ng/ml 23.00 8,0 ng/ml 3.00	3,8 ng/ml 2.00 4,0 ng/ml 24.00 4,2 ng/ml 12.00 4,3 ng/ml 16.00	Gardy-Godillot et al. (1989)
Cortisol aus Plasma	RIA	Sieben erwachsene Bullen	>8,0 ng/ml von 9.00 – 17.00 Uhr und von 1.00 – 9.00 Uhr	0,4 ng/ml von 17.00 – 1.00 Uhr	Thun et al. (1981)
Cortisol aus Plasma	RIA	Vier weibl. Tiere, 18 Mon. alt	ca. 30 ng/ml von 0.00 – 7.00 Uhr	ca. 10 – 15 ng/ml am Nachmittag	Fulkerson et al. (1980)
Cortisol aus Plasma	CPBA	Männl. kastr. Tiere	0,96 µg/100 ml von 6.00 – 12.00 Uhr	0,55 µg/100 ml von 0.30 – 6.00 Uhr	Hays et al. (1975)
Corticosteroidkonzentration im Plasma	CPBA	Weibliche Rinder	0,65 – 0,79 µg/100 ml von 2.30 – 6.30 Uhr	0,31 µg/100 ml um 20.30 Uhr	Macadam u. Eberhart (1972)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

7.1.3. Schwein

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im folgenden Abschnitt erwähnten biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion des Schweins am Ende des Abschnitts in Tab. 3 zusammengefasst.

Die Cortisolkonzentration im Blut von Schweinen unterliegt nach Bottoms et al. (1972) einem circadianen Rhythmus. Die höchsten Konzentrationen waren um 10.00 Uhr nachzuweisen, die Werte erreichten ein Minimum um 2.00 Uhr. Für die Konzentration des Hormons Corticosteron konnten Bottoms et al. (1972) keinen circadianen Rhythmus

nachweisen, die maximalen bzw. minimalen Konzentrationen wurden im Gegensatz zum Cortisol gegen 18.00 Uhr bzw. 6.00 Uhr erreicht.

Die Hydrocortisonkonzentration drei bis sechs Monate alter Schweine zeigt nach Whipp et al. (1970) eine diurnale Schwankung mit maximalen Hormonkonzentrationen um 8.00 Uhr und minimalen Konzentrationen um 16.00 Uhr. Auch Topel et al. (1973) untersuchten diurnale Variationen in der Hydrocortisonkonzentration im Blut von Schweinen. Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Whipp et al. (1970) berichten Topel et al. (1973) ebenfalls von hohen Hydrocortisonkonzentrationen um 8.00 Uhr und niedrigen Werten gegen 16.00 Uhr. Um 24.00 Uhr zeigte sich nach Topel et al. (1973) ein leichter Anstieg der Hydrocortisonkonzentration.

Übereinstimmend mit anderen Autoren berichten auch Edquist et al. (1980) von einem circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut von Schweinen, wobei hohe Konzentrationen am Morgen und niedrige Werte ab der Mittagszeit bis Mitternacht gemessen werden.

Klemcke et al. (1989) beschreiben den Verlauf der Cortisolkonzentration im Blut von männlich kastrierten Schweinen unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit. Maximale Cortisolkonzentrationen wurden im Rahmen der Untersuchung von Klemcke et al. (1989) um 7.00 Uhr, minimale Konzentrationen um 19.00 Uhr erreicht. Der Unterschied zwischen den minimalen und den maximalen Cortisolkonzentrationen betrug dabei 114%.

Griffith u. Minton (1992) setzten Schweine einer Photoperiode mit Licht von 8.00 Uhr bis 16.00 Uhr aus, wobei die Tiere der ersten Gruppe Licht mit einer Intensität von 113 lx, die Tiere der zweiten Gruppe Licht mit einer Intensität von 1783 lx erhielten. Unter beiden Lichtintensitäten zeigte sich ein circadianer Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut der Schweine mit einem täglichen Minimum gegen 18.00 Uhr.

Zusammenfassend zeigt sich ähnlich wie beim Pferd und Rind auch beim Schwein ein circadianer Rhythmus der Corticosteroidkonzentration im Blut mit maximalen Konzentrationen am Morgen und minimalen Konzentrationen am Abend und in der Nacht.

Dieser diurnale Rhythmus der Cortisolkonzentration entwickelt sich beim Schwein mit zunehmendem Alter (Evans et al., 1988). Zehn weiblichen Schweinen unter einer Photoperiode mit Licht von 7.00 Uhr bis 17.00 Uhr wurde mit vier, acht, zwölf, 16, 20, 24 und 28 Wochen über einen Zeitraum von je 24 Stunden Blut abgenommen. Dabei zeigte sich, dass die Cortisolkonzentration im Alter von vier Wochen keinen diurnalen Schwankungen unterliegt. Im Gegensatz dazu fiel mit acht und zwölf Wochen die Entwicklung eines Minimums der Cortisolkonzentration in den Nachmittagsstunden auf. Ein Maximum der Hormonkonzentration am Nachmittag zeigte sich dagegen im Alter von 16 Wochen. Mit 20 und 24 Wochen war ein morgendliches Maximum zu beobachten, und mit 28 Wochen zeigte sich ein deutlicher Rhythmus in der Hormonkonzentration, mit einem Hauptmaximum am Morgen, einem weiteren, jedoch weniger deutlichen Maximum am Nachmittag, und minimalen Werten am Abend. Evans et al. (1988) kommen zu dem

Ergebnis, dass der circadiane Cortisolrhythmus von adulten Schweinen sich mit dem Erreichen der Geschlechtsreife einstellt.

Griffith u. Minton (1991) setzten eine Gruppe von Schweinen einer konstanten Photoperiode mit 24 Stunden Licht aus, eine weitere Gruppe erhielt eine Photoperiode mit 24 Stunden Dunkelheit. Unter beiden Lichtregimen kam es zum Free-running des Cortisolrhythmus mit einer Periodenlänge von ungefähr 24 Stunden. Die Periodenlänge des Cortisolrhythmus variierte unter der Photoperiode mit 24 Stunden Licht mit 22 bis 27 Stunden stärker als unter den Bedingungen konstanter Dunkelheit, während derer Periodenlängen von 23 bis 24 Stunden beobachtet wurden (Griffith u. Minton, 1991). Die Ergebnisse der Untersuchung von Griffith u. Minton (1991) sprechen für den endogenen Ursprung des circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion beim Schwein.

Der Tagesverlauf der Cortisolkonzentration im Speichel von 14 Schweinen im Alter von acht Wochen war Gegenstand der Untersuchung von Ekkel et al. (1996). Die Tiere wurden in Buchten mit zur Hälfte perforiertem Boden in Gruppen mit je zwei Tieren unter einer Photoperiode mit Licht von 8.00 Uhr bis 17.00 Uhr gehalten. Ekkel et al. (1996) beschreiben einen circadianen Rhythmus mit einem Anstieg der Cortisolkonzentration im Speichel in der zweiten Hälfte der Nacht und in den frühen Morgenstunden. Nach einem Maximum in den Mittagsstunden folgt ein steiler Abfall der Cortisolkonzentration am Nachmittag und Abend. Ekkel et al. (1996) betonen den Einfluss der Haltungsumwelt und der Versuchsbedingungen auf den Rhythmus der Cortisolkonzentration.

Der circadiane Rhythmus der Cortisolkonzentration im Speichel zeigt nach Ruis et al. (1997) beim Schwein Maxima am späten Morgen und frühen Nachmittag, was weitgehend mit den Untersuchungen von Ekkel et al. (1996) übereinstimmt. Dabei wird der circadiane Rhythmus der Cortisolkonzentration im Speichel nach Ruis et al. (1997) ähnlich wie jener im Blut vom Alter beeinflusst, wobei die Tiere ungefähr im Alter von 20 Wochen einen Rhythmus vergleichbar dem adulter Schweine zeigen.

Die Isolation der Tiere für vier Stunden von 18.00 Uhr bis 22.00 Uhr führte in den Untersuchungen von Ruis et al. (1997) zu Veränderungen des circadianen Rhythmus der Speichelcortisolkonzentration, während die Isolation der Schweine für vier Stunden von 8.00 Uhr bis 12.00 Uhr den circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Speichel nach Ruis et al. (1997) nicht wesentlich beeinflusste.

Auch Klemcke et al. (1989) untersuchten den Einfluss von Stressoren zu unterschiedlichen Tageszeiten auf die Cortisolkonzentration von Schweinen. Dabei konnte gezeigt werden, dass Stressoren, die um 8.00 Uhr auf das Tier einwirken zu ähnlichen Veränderungen der Cortisolkonzentration im Plasma führen wie Stressoren, die um 16.00 Uhr auf das Tier einwirken.

Janssens et al. (1995) konnten zeigen, dass sich der Einfluss von chronischem Stress auf die Cortisolkonzentration je nach Tageszeit unterschiedlich auswirkt. Zwölf weiblichen Schweinen unter einer Photoperiode mit Licht von 7.30 Uhr bis 19.00 Uhr und zweimal täglicher Fütterung um 9.00 Uhr und 17.00 Uhr wurde um 10.00 Uhr und 18.00 Uhr Blut zur Cortisolbestimmung entnommen. Sechs Tiere wurden in Einzelboxen gehalten, die restlichen sechs Tiere in Anbindehaltung. Nach Janssens et al. (1995) zeigte die

Cortisolkonzentration aller Tiere einen diurnalen Rhythmus mit höheren Hormonkonzentrationen um 10.00 Uhr als um 18.00 Uhr. Im Vergleich zur Kontrollgruppe zeigten die Tiere in Anbindehaltung erhöhte Cortisolkonzentrationen um 18.00 Uhr, nicht jedoch um 10.00 Uhr, was nach Janssens et al. (1995) auf eine diurnal unterschiedliche Ansprechbarkeit der Nebennierenrinde auf Stress hindeuten könnte. Nach ungefähr elf Wochen war dieser abendliche Cortisolanstieg der durch die Anbindehaltung unter chronischem Stress stehenden Tiere im Vergleich zur Kontrollgruppe nicht mehr nachzuweisen. Auch unter chronischem Stress blieb der circadiane Rhythmus der Cortisolsekretion erhalten, es kam lediglich zu einer Verringerung der Amplitudenhöhe. Janssens et al. (1995) kommen zu dem Schluss, dass sich bei den chronisch gestressten Tieren nach ungefähr elf Wochen eine Adaptation der Hypothalamus-Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse an die vorhandenen Umweltbedingungen zeigte.

Ziel der Untersuchung von Becker et al. (1985) war es festzustellen, inwieweit sich der Transport in einem Tiertransporter auf den circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration beim Schwein auswirkt. 16 ovariektomierten Schweinen, die einer Photoperiode mit Licht von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr ausgesetzt waren und deren Fütterung um 11.00 Uhr erfolgte, wurde um 7.00 Uhr und um 19.00 Uhr Blut entnommen. Am Tag des zehn bis 15 Minuten dauernden Transportes erfolgte die Blutentnahme um 7.00 Uhr, nach dem Einladen, vor dem Ausladen, 30, 90 und 120 Minuten nach dem Ausladen und um 19.00 Uhr. Während an den Tagen vor dem Transport am Morgen höhere Cortisolkonzentrationen als am Abend gemessen wurden, führte der Transport nach Becker et al. (1985) zu einem Anstieg der Cortisolkonzentration vor dem Ausladen der Tiere. Nachdem maximale Konzentrationen 30 Minuten nach dem Ausladen gemessen wurden, fielen die Cortisolwerte der Schweine nach Becker et al. (1985) wieder auf die Ausgangskonzentrationen zurück. Der Transport führte somit nur zur vorübergehenden Erhöhung der Cortisolkonzentration im Blut der Tiere, der circadiane Rhythmus wurde durch diesen akuten Stressor jedoch nach Becker et al. (1985) nicht beeinflusst.

Zusammenfassend spielt bei der Beeinflussung des circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion durch Stress neben dem Zeitpunkt der Stresseinwirkung auch die Dauer der Stressbelastung, d.h. die Frage, ob es sich um akuten oder chronischen Stress handelt, eine Rolle.

Barnett et al. (1981) untersuchten den Einfluss der Photoperiode und der Fütterung auf den biologischen Rhythmus der Corticosteroidkonzentration im Blut beim Schwein. Während die Fütterung den Corticosteroidrhythmus im Blut nach Barnett et al. (1981) nicht beeinflusste, bewirkte die Veränderung des Lichtregimes Veränderungen dieses Rhythmus. Unter einer natürlichen Photoperiode mit 11,5 Stunden Licht und 12,5 Stunden Dunkelheit zeigten sich nach Barnett et al. (1981) erhöhte Corticosteroidkonzentrationen am Morgen zwischen 9.00 Uhr und 11.00 Uhr. Unter 14 Stunden Tageslicht und zehn Stunden Dunkelheit waren erhöhte Hormonkonzentrationen von 8.00 Uhr bis 11.00 Uhr zu beobachten. Ein künstliches Lichtregime mit neun Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 16.00 Uhr und 15 Stunden Dunkelheit im Sommer führte nach Barnett et al. (1981) zu höheren Corticosteroidkonzentrationen zwischen 19.00 Uhr und 3.00 Uhr verglichen mit jenen unter natürlich kurzer Lichtphase. Unter einem künstlichen Lichtregime mit neun Stunden Licht von 23.00 Uhr bis 8.00 Uhr kam es nach Barnett et al. (1981) im Vergleich

zu natürlich kurzen Lichtperioden zu geringeren Corticosteroidkonzentrationen in der Zeit zwischen 8.00 Uhr und 11.00 Uhr.

Den Einfluss der Photoperiode auf den Rhythmus der Cortisolkonzentration beim Schwein konnten auch Minton et al. (1989) im Rahmen ihrer Untersuchung an vier männlichen, 25 Wochen alten Schweinen bestätigen. Die Tiere waren einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt und erhielten Futter und Wasser ad libitum. Während im ersten Teil der Untersuchung die Lichtphase um 2.00 Uhr und die Dunkelphase um 18.00 Uhr begannen, verschob sich im zweiten Teil der Untersuchung der Beginn der Licht- und Dunkelphase um sechs Stunden, d.h. die Tiere erhielten Licht ab 8.00 Uhr und Dunkelheit ab 24.00 Uhr. Die unter beiden Lichtregimen durchgeführte einstündliche Blutentnahme ergab nach Minton et al. (1989) höhere Cortisolkonzentrationen ein bis zwei Stunden vor Beginn und während der Dunkelphase. Sechs bis zehn Stunden nach Beginn der Lichtphase wurden nach Minton et al. (1989) die niedrigsten Cortisolkonzentrationen gemessen. Der Veränderung der Photoperiode folgte somit eine Veränderung und Anpassung des circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration (Minton et al., 1989).

Die Ergebnisse der Untersuchungen von Barnett et al. (1981) und Minton et al. (1989) betonen den Einfluss des Zeitgebers Photoperiode auf den Rhythmus der Cortisolsekretion. Das Lichtregime sollte bei der Bewertung von Cortisolkonzentrationen somit stets miteinbezogen werden.

De Jong et al. (2000) beschreiben den Einfluss von Enrichment in der Haltungsumwelt auf die Cortisolkonzentration im Speichel junger Schweine. Dazu wurden die Tiere in zwei Gruppen aufgeteilt, wobei die erste Gruppe im Gegensatz zur zweiten Gruppe Stroheinstreu erhielt. Die Photoperiode bestand aus zwölf Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit. Im Alter von neun und 22 Wochen wurde jeweils über 24 Stunden stündlich Speichel gewonnen. Dabei zeigte sich nach De Jong et al. (2000), dass sich die beiden Gruppen im Alter von neun Wochen weder bezüglich der basalen Cortisolkonzentration, noch im Hinblick auf den circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Speichel unterschieden. Im Alter von 22 Wochen beobachteten De Jong et al. (2000) hingegen bei der Gruppe ohne Enrichment ein Abflachen des circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration im Speichel im Vergleich zur anderen Gruppe, bei der ein deutlicher circadianer Rhythmus zu erkennen war. Der Rhythmus der Gruppe mit Enrichment war gekennzeichnet durch signifikant höhere Cortisolkonzentrationen während der Lichtperiode im Vergleich zur Gruppe ohne Enrichment. De Jong et al. (2000) geben zu bedenken, dass der abgeflachte circadiane Rhythmus der Cortisolkonzentration der Gruppe ohne Enrichment mit seinen abgeschwächten Maxima Ausdruck mangelhaften Wohlbefindens sein könnte.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von De Jong et al. (2000) konnten auch De Jong et al. (1998) und De Groot et al. (2000) im Rahmen ihrer Untersuchungen einen circadianen Rhythmus der Speichelcortisolkonzentration beim Schwein nachweisen, wobei die durchschnittliche Cortisolkonzentration der Tiere mit Enrichment der Haltungsbedingungen auch hier während des Tages höher war als jene der Tiere ohne Enrichment.

Die Haltungsumwelt ist damit neben der Photoperiode in der Lage, den circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion zu beeinflussen, wobei erhöhte Cortisolkonzentrationen nicht automatisch mit mangelndem Wohlbefinden der Schweine gleichgesetzt werden dürfen.

Zusammenfassend zeigt das Schwein einen circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion, dessen Maxima und Minima ähnlich wie beim Pferd und Rind in die Morgen- bzw. Abendstunden fallen. Auch beim Schwein kann die Photoperiode als wichtigster Zeitgeber für diesen Rhythmus angesprochen werden, jedoch sollten auch das Alter der Tiere und die Haltungsumwelt bei der Interpretation von Rhythmen und insbesondere beim Vergleich von Ergebnissen verschiedener Studien Berücksichtigung finden.

Tab. 3: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben beim Schwein

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Cortisol aus Speichel	RIA	Neun Wochen alte Schweine	ca. 2 – 4 ng/ml während der Lichtperiode	ca. 1,5 – 2 ng/ml während der Dunkelperiode	De Jong et al. (2000)
Cortisol aus Speichel	RIA	22 Wochen alte Schweine	ca. 1,5 – 5,5 ng/ml während der Lichtperiode	ca. 1 – 2 ng/ml während der Dunkelperiode	De Jong et al. (2000)
Cortisol aus Speichel	RIA	Schweine mit Enrichment, 20-22 Wo. alt	3,38 – 3,90 ng/ml während der Lichtperiode	1,31 – 1,80 ng/ml während der Dunkelperiode	De Groot et al. (2000)
Cortisol aus Speichel	RIA	Schweine ohne Enrichment, 20-22 Wo. alt	1,58 – 2,34 ng/ml während der Lichtperiode	1,15 – 1,61 ng/ml während der Dunkelperiode	De Groot et al. (2000)
Cortisol aus Speichel	RIA	20 Wochen alte Schweine	0,9 ng/ml gegen 12.00 Uhr	0,4 ng/ml von 22.00 – 24.00 Uhr	Ruis et al. (1997)
Cortisol aus Plasma	RIA	12 nichttr. weibl. Schweine	17,9 ng/ml um 10.00 Uhr	7,2 ng/ml um 18.00 Uhr	Janssens et al. (1995)
Cortisol aus Serum	RIA	Vier männl. Schweine, 25 Wo. alt	ca. 15 – 30 ng/ml kurz vor Beginn und während der Dunkelperiode	ca. 5 – 10 ng/ml 6 – 10 Stunden nach Beginn der Lichtperiode	Minton et al. (1989)
Cortisol aus Plasma	RIA	14 kastr. männl. Schweine	44 ng/ml um 7.00 Uhr	21 ng/ml um 19.00 Uhr	Klemcke et al. (1989)

Corticosteroide

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
Cortisol aus Plasma	RIA	8 Wo. alte Schweine	50 ng/ml gegen 14.00 Uhr	21 ng/ml gegen 16.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Plasma	RIA	12 Wo. alte Schweine	58 ng/ml gegen 2.00 Uhr	20 ng/ml von 17.00 – 20.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Plasma	RIA	16 Wo. alte Schweine	52 ng/ml gegen 15.00 Uhr	8 ng/ml gegen 20.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Plasma	RIA	20 Wo. alte Schweine	30 ng/ml gegen 6.00 Uhr	10 ng/ml gegen 17.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Plasma	RIA	24 Wo. alte Schweine	ca. 50 ng/ml von 7.00 – 9.00 Uhr	16 ng/ml gegen 19.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Plasma	RIA	28 Wo. alte Schweine	48 ng/ml gegen 2.00 Uhr	12 ng/ml gegen 17.00 Uhr	Evans et al. (1988)
Cortisol aus Serum	RIA	Weibl. Schweine vor Transport	24,7 ng/ml von 0.00 – 12.00 Uhr	13,2 ng/ml von 12.00 – 24.00 Uhr	Becker et al. (1985)
Cortisol aus Serum	RIA	Weibl. Schweine nach Transport	19,8 ng/ml von 0.00 – 12.00 Uhr	8,4 ng/ml von 12.00 – 24.00 Uhr	Becker et al. (1985)
Corticosteroidkonzentrationen aus Plasma	CPBA	Schweine unter natürlich langer Photoperiode	53,5 ng/ml um 9.10 Uhr	7 ng/ml von ca. 13.00 – 15.00 Uhr	Barnett et al. (1981)
Cortisol aus Plasma	CPBA	Vier männl. Schweine, 11 – 17 Mon. alt	60 nmol/l um 11.00 Uhr	15 nmol/l von ca. 18.00 – 24.00 Uhr	Edquist et al. (1980)
Hydrocortison aus Plasma	CPBA	Acht Schweine, 163 Tage alt	41,2 µg/ml um 8.00 Uhr	31,50 µg/ml um 16.00 Uhr	Topel et al. (1973)
Cortisol aus Plasma	TLC; Radio-steroid-assay	Fünf Schweine	1,40 µg/100ml um 10.00 Uhr	0,59 µg/100ml um 14.00 Uhr	Bottoms et al. (1972)
Corticosteron aus Plasma	TLC; Radio-steroid-assay	Fünf Schweine	0,34 µg/100ml um 18.00 Uhr	0,17 µg/100ml um 6.00 Uhr	Bottoms et al. (1972)
Hydrocortison aus Plasma	CPBA	Sieben männl. Schweine, 3 – 6 Mon. alt	2,4 µg/100ml um 8.00 Uhr	0,6 µg/100ml um 16.00 Uhr	Whipp et al. (1970)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

TLC= Thin-layer chromatography

7.1.4. Legehennen

Die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im folgenden Abschnitt erwähnten biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion der Legehenne werden aus Gründen der Übersicht am Ende des Abschnitts in Tab. 4 zusammengefasst.

Hühner unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit zeigten während der Dunkelphase nach Skwarlo-Sonta et al. (1983) eine konstant hohe Corticosteronkonzentration im Plasma. Mit dem Beginn der Lichtperiode kam es zum Abfall der Hormonkonzentration, wobei diese nach acht Stunden ein Minimum erreichte. Ein Anstieg der Corticosteronkonzentration bis zum Beginn der Dunkelperiode folgte diesem Minimum. Tiere unter einer Lichtperiode mit sechs Stunden Licht zeigten im Gegensatz dazu maximale Werte in der zweiten Hälfte der 18-stündigen Dunkelperiode. Nach diesem Maximum war ein Abfall der Hormonkonzentration zu beobachten, dem nach Skwarlo-Sonta et al. (1983) erst mit Beginn der nächsten Dunkelperiode ein erneuter Anstieg der Corticosteronkonzentration folgte.

Neben der Photoperiode hat auch das Alter Einfluss auf die diurnalen Schwankungen der Corticosteronkonzentration im Blut beim Huhn (Wilson et al., 1984). Die Tiere waren im Rahmen der Untersuchung von Wilson et al. (1984) entweder einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit oder einer Photoperiode mit acht Stunden Licht und 16 Stunden Dunkelheit ausgesetzt, wobei die Dunkelperiode in beiden Fällen um 16.00 Uhr begann. Futter und Wasser standen ad libitum zur Verfügung. Hierbei zeigte sich nach Wilson et al. (1984), dass der diurnale Rhythmus der Corticosteronkonzentration bei Tieren im Alter von 4,5 Wochen deutlicher als bei älteren Tieren ausgeprägt war. Tiere unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht zeigten einen Anstieg der Corticosteronkonzentration zwischen 13.00 Uhr und 16.00 Uhr. Hohen Werten während der Dunkelphase folgte zwei Stunden vor Ende der Dunkelphase zwischen 22.00 Uhr und 24.00 Uhr ein Abfall der Corticosteronkonzentration. Tiere, die acht Stunden Licht und 16 Stunden Dunkelheit erhielten, zeigten im Alter von 4,5 Wochen einen signifikanten Konzentrationsanstieg während der Dunkelperiode mit einem Maximum um 3.00 Uhr. Hierauf kam es zu einem Abfall der Corticosteronkonzentration, wobei um 9.00 Uhr das Minimum erreicht wurde. Während bei 8,5 Wochen alten Tieren unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht nach Wilson et al. (1984) ein Konzentrationsanstieg um 12.30 Uhr und ein Maximum um 21.30 Uhr beobachtet wurde, konnte bei gleichaltrigen Tieren unter einer Photoperiode mit acht Stunden Licht keine deutliche diurnale Schwankung der Corticosteronkonzentration nachgewiesen werden. Bei Hühnern im Alter von 13 und 15 Wochen war unabhängig von der Photoperiode kein Anstieg der Corticosteronkonzentration im Zusammenhang mit der Dunkelphase mehr zu erkennen. Lediglich eine Tendenz zu ansteigenden Corticosteronkonzentrationen war nach Wilson et al. (1984) bei Tieren unter einer kurzen Dunkelperiode zwischen 12.30 Uhr und 15.30 Uhr und bei Tieren unter einer langen Dunkelphase zwischen 18.30 Uhr und 21.30 Uhr zu erkennen. Hühner im Alter von 17,5 und 19 Wochen zeigten nach Wilson et al. (1984) keinen diurnalen Rhythmus der Corticosteronkonzentration im Blut.

Majsa et al. (1976) konnten einen circadianen Rhythmus der endogenen Glucocorticoidkonzentration beim Huhn nachweisen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Skwarlo-Sonta et al. (1983) und Wilson et al. (1984) fällt das Maximum des täglichen

Rhythmus der Corticosteronsekretion nach Majsa et al. (1976) jedoch in die Lichtperiode. Die Tiere waren drei Wochen alt und einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 5.30 Uhr bis 17.30 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte ad libitum, frisches Futter wurde zwischen 9.00 Uhr und 10.00 Uhr bereitgestellt. Die Nebennieren der Hühner zeigten in vitro vermehrte Corticosteronproduktion während der Lichtphase zwischen 6.00 Uhr und 12.00 Uhr. Messungen in der Dunkelphase um 18.00 Uhr und um 24.00 Uhr hingegen ergaben geringere Hormonkonzentrationen. Zudem zeigte sich nach Majsa et al. (1976) ein diurnaler Rhythmus der Nebennieren in der Sensitivität gegenüber dem Hormon ACTH, mit höherer Empfindlichkeit von 10.00 Uhr bis 12.00 Uhr als in der Zeit von 19.00 Uhr bis 21.00 Uhr. Die Plasmakonzentration der endogenen Glucocorticoide zeigte ähnlich wie die Konzentration dieser Hormone in der Nebenniere einen diurnalen Rhythmus. Die Cortisolkonzentration erreichte maximale Konzentrationen morgens um 6.00 Uhr, worauf bis Mitternacht ein kontinuierlicher Abfall folgte. Dagegen zeigte die Corticosteronkonzentration in der Zeit von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr einen Anstieg, diesem folgte ein Abfall der Hormonkonzentration bis Mitternacht.

Neben der Photoperiode und dem Alter der Tiere zeigt der circadiane Rhythmus der Corticosteroidsekretion beim Huhn auch eine Beeinflussung durch den Ovarialzyklus. Wilson u. Cunningham (1981) berichten von einem circadianen Rhythmus der Corticosteronkonzentration bei Legehennen, wobei unter Dauerbeleuchtung erhöhte Corticosteronkonzentrationen elf bis neun Stunden vor der Ovulation gemessen werden.

Majsa u. Peczely (1976) gelang zudem der Nachweis eines circannualen Rhythmus der Corticosteroidsekretion beim Huhn. Die Untersuchung wurde an drei Wochen alten Tieren unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit durchgeführt. Das Maximum der Corticosteronproduktion in den Nebennieren zeigte sich im Monat Februar. Von Februar bis Mai fiel die Corticosteronproduktion in den Nebennieren steil ab. Die bis August niedrige Corticosteronproduktion erreichte ihr Minimum im November.

Auch bei der Legehenne zeigen die Corticosteroide somit endogene Sekretionsrhythmen, allerdings besteht Uneinigkeit über den Verlauf dieser Rhythmen und das zeitliche Auftreten von Maxima und Minima der Hormonkonzentration.

Tab. 4: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Corticosteron aus Plasma	RIA	4,5 Wo. alte Hennen	3,4 – 5 nmol/l in der Dunkelperiode	1 – 1,5 nmol/l in der Lichtperiode	Wilson et al. (1984)
Corticosteron aus Plasma	RIA	8,5 Wo. alte Hennen	2 – 4,5 nmol/l in der Dunkelperiode	1,5 – 2 nmol/l in der Lichtperiode	Wilson et al. (1984)
Corticosteron aus Plasma	CPBA	Hühner unter 12 Stunden Licht	ca. 4 ng/ml während der Dunkelperiode	ca. 2 ng/ml gegen Ende der Lichtperiode	Skwarlo- Sonta et al. (1983)
Corticosteron aus Plasma	RIA	14 Mon. alte Hennen; Tag ohne Ovulation	ca. 3,6 ng/ml gegen Ende der Dunkelperiode	ca. 1,9 ng/ml gegen Ende der Lichtperiode	Wilson u. Cunningham (1981)
Corticosteron aus Plasma	RIA	14 Mon. alte Hennen; Tag mit 1. Ei einer Sequenz	ca. 2,8 ng/ml Mitte der Dunkelperiode	ca. 1,8 ng/ml Ende der Licht- und Beginn der Dunkelperiode	Wilson u. Cunningham (1981)
„Cortisol“ aus Plasma	Direkte Fluorimetrie	Drei Wochen alte Tiere	2,35 µg/100 ml um 6.00 Uhr	1,62 µg/100 ml um 24.00 Uhr	Majsa et al. (1976)
Corticosteron aus Plasma	Direkte Fluorimetrie	Drei Wochen alte Tiere	0,98 µg/100 ml um 12.00 Uhr	0,68 µg/100 ml um 24.00 Uhr	Majsa et al. (1976)
Corticosteron aus NNR	Direkte Fluorimetrie	Drei Wochen alte Tiere	0,92 µg/100 ml im Februar	0,36 – 0,42 µg/100 ml von August – Mitte November	Majsa u. Peczely (1976)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

7.1.5. Enten

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im folgenden Abschnitt erwähnten biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion der Ente am Ende des Abschnitts in Tab. 5 zusammengefasst.

Die Aktivität der Nebennierenrinde zeigt nach Chan u. Phillips (1973) bei der Ente einen biologischen Rhythmus mit einer Periodenlänge von zwölf Stunden. Die Corticosteronproduktion zeigt im Tagesverlauf ein erstes Maximum am frühen Morgen von 6.00 Uhr bis 8.00 Uhr. Das zweite Maximum innerhalb von 24 Stunden tritt von 16.00 Uhr bis 20.00 Uhr auf. Nach den Phasen maximaler Hormonproduktion kommt es nach Chan u. Phillips (1973) jeweils zu einem starken Abfall der Produktion, minimale Werte der Corticosteronproduktion werden gegen Mittag und gegen Mitternacht erreicht. Damit fallen die maximalen Corticosteronwerte nach Chan u. Phillips (1973) mit den Zeiten maximaler Aktivität der Enten zusammen.

Alter und Photoperiode nehmen nach Wilson et al. (1982) Einfluss auf tägliche Schwankungen der Corticosteronkonzentration im Blut der Ente. Zwölf Enten waren im Rahmen der Untersuchung von Wilson et al. (1982) einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt, weitere zwölf Enten erhielten ein der natürlichen Photoperiode nachempfundenes Lichtregime. Tiere unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit zeigten nach Wilson et al. (1982) im Alter von elf Wochen minimale Corticosteronkonzentrationen um 3.00 Uhr und maximale Konzentrationen um 12.00 Uhr. Unter einem der natürlichen Photoperiode nachempfundenen Lichtregime zeigten elf Wochen alte Tiere einen Corticosteronkonzentrationsanstieg 4,5 Stunden nach Beginn der Dunkelphase mit einem Maximum kurz nach Beginn der Lichtphase. Diesem folgten niedrige Konzentrationen im weiteren Verlauf der Lichtphase. Mit 15 Wochen zeigten Tiere unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit einen Anstieg der Corticosteronkonzentration von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr, einem Anstieg zu Beginn der Dunkelperiode folgten jedoch nach Wilson et al. (1982) ein Konzentrationsabfall und niedrige Corticosteronkonzentrationen im Verlauf der Nacht. Bei Tieren im Alter von 19 Wochen wurde unter dieser Photoperiode ein Konzentrationsanstieg im Verlauf der Dunkelperiode mit maximalen Werten zu Beginn der Lichtphase gemessen. Tiere unter einer der natürlichen Photoperiode ähnlichen Beleuchtung zeigten mit 15 und 19 Wochen keinen monophasischen diurnalen Rhythmus der Corticosteronkonzentration mehr (Wilson et al., 1982).

Somit unterscheidet sich der tägliche Rhythmus der Corticosteroidsekretion der Ente von jenem des Pferdes, des Rindes, des Schweins und der Legehenne, indem bei der Ente im Laufe von 24 Stunden, allerdings abhängig vom Alter der Tiere, mehrere Maxima auftreten.

Neben dem täglichen Rhythmus unterliegt die Corticosteroidkonzentration bei der Ente nach Assenmacher et al. (1975) zudem jährlichen Schwankungen. Im Blut männlicher Enten zeigt sich nach Assenmacher et al. (1975) ein Anstieg der Corticosteroidkonzentration während der Fortpflanzungssaison.

Tab. 5: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Corticosteroidsekretion mit Konzentrationsangaben bei der Ente

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Corticosteron aus Plasma	RIA	Elf Wo. alte Enten unter 16 Std. Licht / 8 Std. Dunkel	ca. 17,5 nmol/l um 12.00 Uhr	ca. 13 nmol/l um 3.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus Plasma	RIA	15 Wo. alte Enten unter 16 Std. Licht / 8 Std. Dunkel	16 nmol/l um 12.00 Uhr und 16,5 nmol/l um 24.00 Uhr	12,5 nmol/l um 6.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus Plasma	RIA	19 Wo. alte Enten unter 16 Std. Licht / 8 Std. Dunkel	17,5 nmol/l um 9.00 Uhr	13,5 nmol/l um 21.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus Plasma	RIA	Elf Wo. alte Enten unter natürlicher Photoperiode	14,5 nmol/l um 7.00 Uhr	10,8 nmol/l um 21.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus Plasma	RIA	15 Wo. alte Enten unter natürlicher Photoperiode	16,5 nmol/l um 18.00 Uhr	13,2 nmol/l um 13.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus Plasma	RIA	19 Wo. alte Enten unter natürlicher Photoperiode	17,5 nmol/l um 12.00 und 24.00 Uhr	12,5 nmol/l um 18.00 Uhr	Wilson et al. (1982)
Corticosteron aus NNR	Chromato- graphie; RA	Männl. Pekingenten	12681 dpm von 6.00 – 8.00 Uhr und 10504 - 11595 dpm von 16.00 – 20.00 Uhr	4715 dpm um 12.00 Uhr und 5658 dpm um 24.00 Uhr	Chan u. Phillips (1973)
Corticosteron aus Plasma	CPBA	Männl. Enten	ca. 2,1 µg/100ml im März	ca. 1,4 µg/100ml im Dezember	Assenmacher et al. (1975)

CPBA= Competitive protein binding assay

NNR= Nebennierenrinde

RA= Radioassay

RIA= Radioimmunoassay

7.1.6. Zusammenfassende Darstellung circadianer Rhythmen der Corticosteroidsekretion

Eine Übersicht über die Verteilung der Maxima und Minima der circadianen Rhythmen der Corticosteroide bei den Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten gibt Abb. 11.

Circadiane Rhythmen der Corticosteroide		
Enten	Angaben zu Maxima und Minima des circadianen Rhythmus je nach Autor unterschiedlich. Beeinflussung durch Alter und Photoperiode .	
Legehenne	Angaben zu Maxima und Minima des circadianen Rhythmus je nach Autor unterschiedlich. Tendenz zu höheren Werten während der Dunkelperiode . Beeinflussung durch Alter und Photoperiode .	
Schwein	Maxima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 7.00 Uhr bis 11.00 Uhr auf	Minima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 16.00 Uhr bis 2.00 Uhr auf
Rind	Maxima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 2.30 Uhr bis 12.00 Uhr auf	Minima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 18.00 Uhr bis 6.00 Uhr auf
Pferd	Maxima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 5.30 Uhr bis 10.00 Uhr auf	Minima des circadianen Rhythmus treten in der Zeit von 16.00 Uhr bis 22.00 Uhr auf

Abb. 11: Übersicht über die Maxima und Minima der circadianen Rhythmen der Corticosteroide bei Enten, Legehennen, Schweinen, Rindern und Pferden

7.2. Biologische Rhythmen der Schilddrüsenhormone T3 und T4

Bei den Schilddrüsenhormonen handelt es sich um die Hormone Trijodthyronin (T3) und Tetrajodthyronin (T4). Während die Schilddrüsenhormone beim jungen Organismus eine wichtige Rolle im Rahmen von Wachstums- und Entwicklungsprozessen spielen, kommt diesen Hormonen beim erwachsenen Individuum eine stabilisierende Funktion für eine Vielzahl metabolischer Prozesse zu. Unter anderem kommt es infolge der Ausschüttung von Schilddrüsenhormonen zu einer Steigerung des Grundumsatzes (v. Engelhardt u. Breves, 2000). Neben erhöhtem Sauerstoffverbrauch führt dies auch zu einer Erhöhung der Körpertemperatur, weshalb diese beiden Parameter in engem Zusammenhang zueinander stehen.

7.2.1. Pferd

Die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Schilddrüsenhormone des Pferdes werden aus Gründen der Übersicht am Ende des Abschnitts in Tab. 6 zusammengefasst.

Duckett et al. (1989) beschreiben den circadianen Rhythmus der Konzentration der Schilddrüsenhormone beim Pferd. Zehn Wallachen im Alter von zwei bis 13 Jahren wurde im Abstand von vier Stunden Blut entnommen. Die Fütterung der einzeln aufgestellten Tiere erfolgte um 6.00 Uhr und um 14.00 Uhr. Die Konzentration des Schilddrüsenhormons T3 zeigte ein Maximum gegen 8.00 Uhr, gegen 24.00 Uhr wurden minimale Konzentrationen gemessen. Duckett et al. (1989) beschreiben ein Plateau der T3-Konzentration von 8.00 Uhr bis 16.00 Uhr. Durchgehend niedrige T3-Werte waren von 20.00 Uhr bis 4.00 Uhr zu verzeichnen. Dem Maximum der T3-Konzentration folgte das Maximum der T4-Konzentration um 16.00 Uhr. Der circadiane Rhythmus des Schilddrüsenhormons T4 erreichte sein Minimum gegen 4.00 Uhr (Duckett et al., 1989).

Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) gelang der Nachweis eines diurnalen Rhythmus der T3-Konzentration im Blut der Stute. Während das Maximum bei trächtigen Stuten in die Zeit zwischen 13.30 Uhr und 15.00 Uhr fiel, war der Verlauf des Rhythmus der T3-Konzentration bei nichtträchtigen Stuten abhängig von der Jahreszeit. Maximale T3-Konzentrationen wurden bei diesen Stuten im Sommer zwischen 13.00 Uhr und 14.00 Uhr, im Winter zwischen 17.00 Uhr und 19.00 Uhr gemessen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Duckett et al. (1989), der beim Wallach einen circadianen Rhythmus des Schilddrüsenhormons T4 beschreibt, unterliegt die T4-Konzentration bei der Stute nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) keinem diurnalen Rhythmus, lediglich ein leichter Anstieg der T4-Konzentration während des Tages konnte beobachtet werden.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) zeigt das Schilddrüsenhormon T4 auch nach Komosa et al. (1990b) bei der Stute keinen diurnalen Rhythmus. Ebenso wie Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) berichten Komosa et al. (1990b) von einem jahreszeitlichen Einfluss auf den täglichen Rhythmus der T3-Konzentration bei der Stute, wobei die T3-Konzentration im Blut erwachsener Stuten im

Rahmen der Untersuchung von Komosa et al. (1990b) ausschließlich in den Sommermonaten einen rhythmischen Verlauf zeigte.

Ein circadianer Rhythmus der Schilddrüsenhormone, insbesondere des Hormons T3, mit höheren Konzentrationen während des Tages, deutet sich somit zwar an, hinsichtlich des genauen Verlaufs dieser Rhythmen besteht jedoch Uneinigkeit zwischen den Autoren. Bei der Beurteilung des täglichen Verlaufs der Schilddrüsenhormonkonzentrationen sollte die Jahreszeit zum Zeitpunkt der Messungen miteinbezogen werden, vor allem beim Vergleich unterschiedlicher Studien.

Neben täglichen Schwankungen unterliegt die Konzentration der Schilddrüsenhormone einem jährlichen Rhythmus. Die höchste Konzentration des Schilddrüsenhormons T4 findet sich bei der Stute nach Johnson (1986) im Oktober und November. Das Hormon T3 erreicht maximale Konzentrationen von Dezember bis Mai, niedrige T3-Konzentrationen werden von Juli bis Oktober beobachtet.

Auch Komosa et al. (1990b) beschreiben einen circannualen Rhythmus der Schilddrüsenhormone beim Pferd. Im Gegensatz zu Johnson (1986) erreichen beide Schilddrüsenhormone nach Komosa (1990b) ihr jährliches Maximum bei der Stute in den Monaten Juni und Juli. Fohlen zeigen maximale T3- und T4-Konzentrationen bereits im April.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Komosa (1990b) fällt das jährliche Maximum der T3-Konzentration bei der Stute nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) in den Monat Juli. Im Gegensatz dazu zeigt sich der jährliche Verlauf der T4-Konzentration nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) abhängig vom Reproduktionsgeschehen, indem nichtträchtige Stuten ein T4-Maximum im März, trächtige Tiere hingegen ein Maximum im Dezember zeigten.

Die Konzentration von T3 und T4 im Blut von Fohlen bis zum Alter von einem Jahr zeigt nach Komosa et al. (1990b) keinen diurnalen Rhythmus.

Zusammenfassend unterliegt der Verlauf der Schilddrüsenhormonkonzentration beim Pferd neben der Photoperiode dem Einfluss der Jahreszeit, des Reproduktionsgeschehens und dem des Alters der Tiere. Ergebnisse bezüglich des Verlaufs der Sekretionsrhythmen dieser Hormone sind unter Einbeziehung dieser Faktoren zu interpretieren.

Tab. 6: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
T3 aus Serum	RIA	Trächtige Stuten	13.30 – 15.30 Uhr keine Konzentrationsangaben		Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T3 aus Serum	RIA	Nicht trächtige Stuten	13.00 – 14.00 Uhr im Sommer 17.00 – 19.00 Uhr im Winter; keine Konzentrationsangaben		Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T3 aus Serum	RIA	Trächtige Stuten	0,10 ng/g Protein im Juli	0,05 ng/g Protein im Januar	Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T3 aus Serum	RIA	Nicht trächtige Stuten	0,10 ng/g Protein im Juli	0,05 ng/g Protein im Mai	Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T4 aus Serum	RIA	Trächtige Stuten	2,7 ng/g Protein im Dezember	1,7 ng/g Protein im Juni	Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T4 aus Serum	RIA	Nicht trächtige Stuten	3,3 ng/g Protein im März	1,8 ng/g Protein im Juli	Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
T3 aus Serum	RIA	Stuten	0,11 ng/g Protein im März und Juni	0,05 ng/g Protein von April bis Mai	Komosa et al. (1990b)
T3 aus Serum	RIA	Fohlen	0,35 ng/g Protein im April	0,07 ng/g Protein von Nov. bis März	Komosa et al. (1990b)
T4 aus Serum	RIA	Stuten	3ng/g Protein im Juli	2 ng/g Protein im August	Komosa et al. (1990b)
T4 aus Serum	RIA	Fohlen	19 ng/g Protein im April	5 ng/g Protein im Januar	Komosa et al. (1990b)
T3 aus Serum	RIA	Zehn Wallache	54,1 ng/dl um 8.00 Uhr	38,7 ng/dl um 24.00 Uhr	Duckett et al. (1989)
T4 aus Serum	RIA	Zehn Wallache	2,43 µg/dl um 16.00 Uhr	1,79 µg/dl um 4.00 Uhr	Duckett et al. (1989)
T3 aus Serum	RIA	Sechs Stuten	0,5 ng/ml von Dez. bis Mai	0,15 ng/ml von Juli bis Okt.	Johnson (1986)
T4 aus Serum	RIA	Sechs Stuten	18 ng/ml im Okt. und Nov.		Johnson (1986)

RIA= Radioimmunoassay

T3= Trijodthyronin

T4= Tetrajodthyronin

7.2.2. Rind

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Schilddrüsenhormone des Rindes am Ende des Abschnitts in Tab. 7 zusammengefasst.

Jährliche Konzentrationsschwankungen der Schilddrüsenhormone im Blut des Rindes unterliegen nach Nixon et al. (1988) mehr dem Einfluss des Laktationsstadiums als jenem der Jahreszeit. Sowohl freies T3 als auch freies T4 weisen nach Nixon et al. (1988) höhere Konzentrationen in der Mitte der Laktationsperiode als zu Laktationsbeginn auf. Insgesamt zeigt sich jedoch auch beim Rind, ähnlich wie beim Pferd, ein jahreszeitabhängiger Konzentrationsverlauf der Schilddrüsenhormone, wobei sowohl Gesamt-T4 und freies T4, als auch Gesamt-T3 und freies T3 ihr Maximum beim Rind im Herbst und ihr Minimum im Winter erreichen. Mittlere Serumkonzentrationen zeigen sich nach Nixon et al. (1988) im Frühjahr und Sommer.

Die Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 im Blut des Rindes zeigt nach Bitman et al. (1994) einen circadianen Rhythmus. Sechs Tiere waren im Rahmen der Untersuchung von Bitman et al. (1994) einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Fütterung fand um 9.00 Uhr statt, nach dem um 8.00 Uhr und 20.00 Uhr erfolgenden Milchentzug hatten die Rinder für 30-45 Minuten Auslauf. Die Konzentration des Hormons T3 zeigte nach Bitman et al. (1994) gegen Ende des Tages hohe Werte, der Beginn der Lichtperiode zeichnete sich durch geringe Hormonkonzentrationen aus. Das Maximum der Konzentration von T4 am Ende des Tages trat im Vergleich zu dem der T3-Konzentration rund zwei Stunden später auf. Das Maximum der T3-Konzentration konnte nach Bitman et al. (1994) um 18.46 Uhr beobachtet werden. Diesem folgte zwei Stunden später das Maximum der T4-Konzentration um 20.54 Uhr. Während minimale T3-Konzentrationen um 7.03 Uhr beobachtet wurden, erreichte die Konzentration des Hormons T4 um 10.00 Uhr minimale Werte. Minima und Maxima der Hormonkonzentration lagen jeweils zwölf Stunden auseinander.

Übereinstimmend mit Bitman et al. (1994) konnten auch Scott et al. (1983) zeigen, dass die Konzentration des Schilddrüsenhormons T4 im Blut einem diurnalen Rhythmus mit maximalen Hormonkonzentrationen am Abend und minimalen Konzentrationen am Morgen unterliegt. Scott et al. (1983) setzten zwölf nichtlaktierende Rinder einer Reihe von Umgebungstemperaturen aus und kommen zu dem Ergebnis, dass ein biologischer Rhythmus der T4-Konzentration sowohl unter verschiedenen klimatischen Bedingungen als auch unter konstanten Umgebungstemperaturen zu beobachten ist. Die Minima der T4-Konzentration wurden in der Zeit von 6.00 Uhr bis 14.00 Uhr gefunden, Maxima der Hormonkonzentration zeigten sich zwischen 20.00 Uhr und 1.00 Uhr, was im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Bitman et al. (1994) übereinstimmt.

Eng verbunden mit dem Rhythmus der T4-Konzentration im Blut ist nach Scott et al. (1983) und Bitman et al. (1994) der Rhythmus der Körpertemperatur.

Auch beim Rhythmus der Körpertemperatur waren maximale Werte in der Untersuchung von Scott et al. (1983) am Abend, in der Zeit von 22.00 Uhr bis 1.00 Uhr zu finden. Hohe

Umgebungstemperaturen führten zu einem Abfall der durchschnittlichen T4-Konzentration und zu einem Anstieg der durchschnittlichen Körpertemperatur. Stand den Rindern am Abend eine Möglichkeit zur Abkühlung zur Verfügung, führte dies dazu, dass sich die Werte der T4-Konzentration den unter thermoneutralen Bedingungen gemessenen Werten annäherten.

Der Rhythmus der Körperinnentemperatur folgte in der Untersuchung von Bitman et al. (1994) jenem der T4-Konzentration mit einer Verzögerung von zwei bis drei Stunden, wobei das Maximum übereinstimmend mit den Ergebnissen von Scott et al. (1983) in der Zeit um Mitternacht zu beobachten war. Bei einem der Tiere, dessen T4-Rhythmus, nicht jedoch der T3-Rhythmus, um zwölf Stunden im Vergleich zu dem der restlichen Rinder verschoben war, zeigte auch der Rhythmus der Körpertemperatur eine Verschiebung um zwölf Stunden.

Neben den circadianen Rhythmen unterliegt der Verlauf der Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 beim Rind nach Bitman et al. (1994) ultradianen Rhythmen. Dabei beträgt die Periodenlänge des ultradianen Rhythmus der T3-Konzentration 90 Minuten, jene des ultradianen Rhythmus der T4-Konzentration 87,9 Minuten.

Zusammenfassend zeigt die Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 beim Rind circannuale, circadiane und ultradiane Schwankungen. Dabei steht der circadiane Rhythmus der T4-Konzentration in engem Zusammenhang mit jenem der Körperinnentemperatur.

Tab. 7: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben beim Rind

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
T3 aus Plasma	RIA	Sechs lakt. Rinder	1,58 ng/ml um 18.46 Uhr	0,94 ng/ml um 7.03 Uhr	Bitman et al. (1994)
T4 aus Plasma	RIA	Sechs lakt. Rinder	50,3 ng/ml um 20.54 Uhr	41,9 ng/ml um 10.00 Uhr	Bitman et al. (1994)
freies T3 aus Serum	RIA	Lakt. Holstein Rinder	5,37 pg/ml Mitte der Laktation	3,45 pg/ml zu Laktationsbeginn	Nixon et al. (1988)
freies T4 aus Serum	RIA	Lakt. Holstein Rinder	1,85 ng/dl Mitte der Laktation	1,34 ng/dl zu Laktationsbeginn	Nixon et al. (1988)
T4 aus Plasma	RIA	Nichtlakt. Rinder unter thermoneutr. Bedingungen	ca. 75 – 78 ng/ml von 18.00 – 4.00 Uhr	ca. 68 ng/ml von 6.00 – 14.00 Uhr	Scott et al. (1983)

RIA= Radioimmunoassay

T3= Trijodthyronin

T4= Tetrajodthyronin

7.2.3. Schwein

Maxima und Minima der Konzentration des Schilddrüsenhormons T4 beim Schwein finden sich in Tab. 8.

Die Konzentration des Schilddrüsenhormons T4 unterliegt beim Schwein nach Toniollo et al. (1998) einem circadianen Rhythmus. Vier adulten weiblichen Schweinen wurde im Rahmen der Untersuchung von Toniollo et al. (1998) im Abstand von vier Stunden Blut entnommen. Dabei zeigte die T4-Konzentration einen circadianen Rhythmus mit einem Maximum gegen 15.00 Uhr. Diesem Maximum folgte nach Toniollo et al. (1998) ein Konzentrationsabfall, woraufhin minimale T4-Konzentrationen in der Zeit zwischen 0.00 Uhr und 4.00 Uhr auftraten.

Moss u. Jordan (1980) beobachteten einen diurnalen Rhythmus in der Ausscheidung des Schilddrüsenhormons Thyroxin im Urin des Schweins. Maximale Hormonkonzentrationen im Urin zeigten sich dabei am Morgen gegen 9.00 Uhr, d.h. kurz vor der Fütterung. Regelmäßig zu dieser Zeit stattfindende Stallarbeiten und die damit verbundene Aufregung der Schweine könnten nach Moss u. Jordan (1980) ein Grund für die am Morgen erhöhte Hormonausscheidung sein.

Über endogene Sekretionsrhythmen der Schilddrüsenhormone T3 und T4 beim Schwein finden sich in der Literatur nur wenige Angaben. Es scheint, dass die Konzentration von T4 im Blut ähnlich wie beim Pferd und Rind in der zweiten Hälfte des Tages maximale Konzentrationen erreicht. Über den Zusammenhang zwischen der täglichen Sekretion der Schilddrüsenhormone und dem endogenen Rhythmus der Körpertemperatur, sowie über jahreszeitlich bedingte Einflüsse auf den Verlauf der täglichen Ausschüttung dieser Hormone, konnten in der Literatur keine Studien gefunden werden.

Tab. 8: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T4-Konzentration beim Schwein

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
T4 aus Serum	RIA	Vier adulte weibl. Schweine	15.00 Uhr keine Konz.- Angaben	0.00 – 4.00 Uhr keine Konz.- Angaben	Toniollo et al. (1998)
Unkonj. T4 aus Urin	Modifikation des CPBA	Drei Schweine	ca. 600 – 700 ng/h um 9.00 Uhr	ca. 100 – 200 ng/h von 12.00 – 18.00 Uhr	Mass u. Jordan (1980)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

T4= Tetrajodthyronin

7.2.4. Legehennen

Aus Gründen der Übersicht werden die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Schilddrüsenhormone bei der Legehenne am Ende des Abschnitts in Tab. 9 zusammengefasst.

Unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht ab 5.00 Uhr bzw. 6.00 Uhr und acht Stunden Dunkelheit zeigte die Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 im Blut männlicher Hühner nach Newcomer (1974) einen diurnalen Rhythmus. Dabei erreichte die Konzentration des Hormons T4 um 7.04 Uhr maximale Werte, die T3-Konzentration erreichte ihr Maximum gegen 16.16 Uhr.

Klandorf et al. (1978) untersuchten den Verlauf der Schilddrüsenhormone T3 und T4 beim juvenilen Huhn unter zwei unterschiedlichen Photoperioden. Einen Tag alte weibliche Hühner wurden bis zum Alter von zwölf Wochen entweder einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit oder einer Photoperiode mit acht Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Unter beiden Lichtregimen war nach Klandorf et al. (1978) ein Rhythmus des Hormons T3 zu beobachten. Die T3-Konzentration stieg während der Lichtperiode an und erreichte unter beiden Lichtregimen ein Maximum acht Stunden nach Beginn der Lichtphase, was im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Newcomer (1974) übereinstimmt. Mit Beginn der Dunkelperiode kam es

zu einem Abfall der Hormonkonzentration. Das Hormon T4 zeigte im Gegensatz dazu nach Klandorf et al. (1978) nur unter der Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit einen circadianen Rhythmus. Dabei kam es auch in der Untersuchung von Klandorf et al. (1978) ähnlich wie bei Newcomer (1974) acht Stunden nach Beginn der Dunkelphase zu maximalen Hormonkonzentrationen. Unter der Photoperiode mit acht Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit zeigten sich maximale T4-Konzentrationen zum Ende der Dunkelperiode oder kurz nach dem Ende dieser Phase. Ein deutlicher biologischer Rhythmus war jedoch unter diesem Lichtregime nach Klandorf et al. (1978) für das Hormon T4 nicht nachweisbar.

Der diurnale Verlauf der Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 im Blut männlicher Hühner unterschiedlichen Alters war Gegenstand der Untersuchung von Muray et al. (1981). Die Tiere waren einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt, Futter und Wasser standen ad libitum zur Verfügung. Die Bestimmung der Hormonkonzentrationen erfolgte im Alter von einem Tag und im Alter von drei, 15, 21 und 22 Wochen. Dabei zeigte das Schilddrüsenhormon T3 nach Muray et al. (1981) im Alter von einem Tag und im Alter von drei Wochen ein Minimum um 6.00 Uhr und ein Maximum um 18.00 Uhr. Nach Muray et al. (1981) war dieser Rhythmus der T3-Konzentration bei den älteren Tieren nicht mehr nachzuweisen. Im Gegensatz dazu berichten Klandorf et al. (1978) von einem circadianen Rhythmus der T3-Konzentration bei zwölf Wochen alten Tieren. Die T4-Konzentration zeigte nach Muray et al. (1981) bei allen Alterklassen einen diurnalen Rhythmus. Das Maximum der T4-Konzentration wurde um 6.00 Uhr beobachtet, was mit den Ergebnissen von Newcomer (1974) und Klandorf et al. (1978) übereinstimmt. Um 18.00 Uhr, gegen Ende der Lichtperiode, wurden minimale Hormonkonzentrationen gemessen (Muray et al., 1981).

Die Fütterung und der Zeitpunkt der Futteraufnahme beeinflussen neben der Photoperiode und dem Alter der Tiere den Rhythmus der Schilddrüsenhormone T3 und T4 beim Huhn (Decuypere u. Kühn, 1984). Vier Monate alte Hennen wurden einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 6.30 Uhr bis 18.30 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Den Tieren wurde über einen Zeitraum von drei Tagen das Futter entzogen, Wasser stand ad libitum zur Verfügung. Während die Kontrollgruppe nach Decuypere u. Kühn (1984) einen circadianen Rhythmus der T4-Konzentration mit einem Maximum am Morgen bzw. Vormittag zeigte, führte der Futterentzug zwar in den ersten zwei Tagen nicht zum Verschwinden des circadianen Rhythmus, jedoch verschob sich das Maximum in die Nachmittagsstunden. Die Fütterung der Tiere am vierten Tag ging mit einer Rückkehr des Konzentrationsmaximums von T4 in den Morgenstunden einher. Die Konzentration des Hormons T3 zeigte bei den Kontrolltieren einen circadianen Rhythmus, dessen Maximum nach Decuypere u. Kühn (1984) am Nachmittag auftrat. Bei den gefasteten Tieren verschwand das Maximum am zweiten und dritten Fastentag, nach der Fütterung am vierten Tag kam es jedoch zu einer Rückkehr des circadianen Rhythmus. Der Einfluss der Fütterungszeit auf den Rhythmus der Schilddrüsenhormone war Gegenstand einer weiteren Untersuchung von Decuypere u. Kühn (1984). Drei Wochen alte Tiere erhielten Futter entweder in der Zeit von 9.00 Uhr bis 12.00 Uhr oder von 15.00 Uhr bis 18.00 Uhr. Einer dritten Gruppe stand Futter ad libitum zur Verfügung. Maximale T3-Konzentrationen zeigten sich bei allen drei Gruppen am Nachmittag oder Abend,

wobei die ad libitum gefütterte Gruppe das Maximum früher als die am Morgen gefütterte Gruppe erreichte. Das Maximum der am Abend gefütterten Gruppe verschob sich in die späten Abendstunden. Die T4-Konzentrationen erreichten ihr Maximum am Morgen und der Abfall der morgendlichen T4-Konzentration verlief bei der am Abend gefütterten Gruppe langsamer. Während das Maximum von T4 der ad libitum gefütterten Gruppe nach Decuypere u. Kühn (1984) um 8.40 +/- 1.28 Uhr beobachtet wurde, lag jenes der morgens gefütterten Gruppe um 9.28 +/- 1.38 Uhr. Bei der am Abend gefütterten Gruppe kam es zu einer Verschiebung der maximalen T4-Konzentration in die Mittagszeit.

Zusammenfassend erreicht die Konzentration des Schilddrüsenhormons T3 beim Huhn maximale Konzentrationen in den Nachmittagsstunden, während die Konzentration von T4 am Morgen ein Maximum zeigt. Im Gegensatz zum Pferd, Rind und Schwein, bei denen maximale T4-Konzentrationen in den Abendstunden gemessen werden, kommt es beim Huhn offenbar zu einer Verschiebung dieses Maximums in die Morgenstunden. Photoperiode, Fütterung und das Alter der Tiere sind bei der Interpretation der endogenen Sekretionsrhythmen der Schilddrüsenhormone zu berücksichtigen.

Schilddrüsenhormone

Tab. 9: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
T3 aus Serum	keine Angaben	4 Mon. alte, gefütterte Hennen	ca. 2,5 – 3 ng/ml am Nachmittag	ca. 1,5 ng/ml gegen Ende der Dunkelperiode	Decuypere u. Kühn (1984)
T4 aus Serum	keine Angaben	4 Mon. alte, gefütterte Hennen	ca. 17 ng/ml vor 12.00 Uhr oder früh am Morgen	ca. 10 ng/ml vor Beginn oder am Anfang der Dunkelperiode	Decuypere u. Kühn (1984)
T3 aus Plasma	RIA	Männl. Tiere, 1 Tag bis 22 Wo. alt	bis zu ca. 3,5 ng/ml um 18.00 Uhr	1,3 - 2,5 ng/ml um 6.00 Uhr	Murray et al. (1981)
T4 aus Plasma	RIA	Männl. Tiere, 1 Tag bis 22 Wo. alt	7,2 - 17,5 ng/ml um 6.00 Uhr	3,4 - 6,9 ng/ml gegen Ende der Lichtperiode	Murray et al. (1981)
freies T3 aus Plasma	RIA	12 Wo. alte Tiere	ca. 2,8 - 3 ng/ml acht Stunden nach Beginn der Lichtperiode	ca. 1,5 - 1,7 ng/ml in der Dunkelperiode	Klandorf et al. (1978)
freies T4 aus Plasma	RIA	12 Wo. alte Tiere	ca. 11,5 - 16 ng/ml Dunkelperiode	ca. 7,0 ng/ml Lichtperiode	Klandorf et al. (1978)
T3 aus Serum	CPBA	Männl. Tiere	ca. 250 ng/100 ml um 16.16 Uhr	ca. 120 ng/100 ml gegen 6.00 Uhr	Newcomer (1974)
T4 aus Serum	CPBA	Männl. Tiere	ca. 2,3 µg/100 ml um 7.04 Uhr	ca. 1,8 µg/100 ml gegen 21.00 Uhr	Newcomer (1974)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

T3= Trijodthyronin

T4= Tetrajodthyronin

7.2.5. Enten

Die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Schilddrüsenhormone der Ente werden am Ende des Abschnitts in Tab. 10 zusammengefasst.

Die Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 im Blut unterliegt auch bei der Ente einem circadianen Rhythmus (Harvey et al., 1980). Vier Wochen alte Tiere unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 8.00 Uhr bis 20.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit erhielten Futter und Wasser ad libitum. Dabei zeigten die Tiere während der Dunkelphase erhöhte Konzentrationen des Schilddrüsenhormons T4. Das Maximum der T4-Konzentration wurde nach Harvey et al. (1980) gegen 2.52 Uhr erreicht. Auch beim Hormon T3 war ein circadianer Rhythmus zu erkennen. Maximale Werte zeigten sich gegen Ende der Lichtphase, während der Dunkelphase fiel die Hormonkonzentration ab, um zwischen 12.00 Uhr und 14.00 Uhr wieder maximale Werte zu erreichen. Die Konzentrationen von T4 und T3 standen nach Harvey et al. (1980) im Verlauf von 24 Stunden in keinem Zusammenhang zueinander.

Nach Assenmacher et al. (1975) unterliegt die Konzentration des Schilddrüsenhormons Thyroxin zudem einem circannualen Rhythmus. Im Blut männlicher Enten zeigten sich minimale Thyroxinkonzentrationen im Herbst, worauf ein Anstieg der Hormonkonzentration von Januar bis März erfolgte. Maximale Konzentrationen waren nach Assenmacher et al. (1975) im Juni und Juli zu beobachten.

Zusammenfassend wird die Schilddrüsenhormonkonzentration ähnlich wie beim Pferd und Rind auch bei der Ente durch die Jahreszeit beeinflusst. Zudem zeigt auch die Ente Konzentrationsschwankungen der Schilddrüsenhormone im Tagesverlauf.

Tab. 10: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der T3- und T4-Sekretion mit Konzentrationsangaben bei der Ente

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
T3 aus Plasma	RIA	Vier Wo. alte Enten	ca. 2,75 – 3 ng/ml von 12.00 – 14.00 Uhr	ca. 2,5 ng/ml in der Dunkelperiode	Harvey et al. (1980)
T4 aus Plasma	RIA	Vier Wo. alte Enten	ca. 6 – 7 ng/ml um 2.52 Uhr	ca. 3,5 – 5 ng/ml in der Lichtperiode	Harvey et al. (1980)
T4 aus Plasma	CPBA	Männl. Enten	bis zu 14 ng/ml von Juni bis Juli	ca. 4 – 6 ng/ml im Herbst	Assenmacher et al. (1975)

CPBA= Competitive protein binding assay

RIA= Radioimmunoassay

T3= Trijodthyronin

T4= Tetrajodthyronin

7.3. Biologische Rhythmen der Sexualhormone

Zu den Sexualhormonen zählen die Hormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, LH und FSH. Die gonadotropen Hormone LH (luteinisierendes Hormon) und FSH (follikelstimulierendes Hormon) beeinflussen die Gonadenfunktion und führen zur Follikelreifung, Ovulation und Spermio-genese. Während die Östrogene die dominierenden Hormone während der Phase des Östrus des weiblichen Individuums sind, bestimmt das Progesteron die Lutealphase und damit den Diöstrus. Die Sekretion der Östrogene und die des Progesterons, sowie die Ausschüttung der Hormone LH und FSH, erfolgen beim weiblichen Tier im Rahmen des Ovarialzyklus mit dem für die jeweilige Tierart typischen Rhythmus. Auch die Sekretion des Geschlechtshormons Testosteron erfolgt beim männlichen Tier nicht kontinuierlich, sondern zeigt mitunter tägliche und jahreszeitabhängige Schwankungen.

7.3.1. Pferd

Die Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Testosteron-, Östradiol-, Progesteron-, FSH- und LH-Konzentrationen beim Pferd sind am Ende des Abschnitts in Tab. 11 zusammengefasst.

Eine Übersicht über den Konzentrationsverlauf der Hormone LH, Östradiol und Progesteron im Rahmen des 20 bis 23 Tage dauernden Ovarialzyklus der Stute geben Oxender et al. (1977). Die Konzentration des Hormons LH im Blut der Stute steigt nach Oxender et al. (1977) während der Phase des Östrus, um kurz nach der Ovulation wieder abzufallen. Maximale Konzentrationen werden am Tag der Ovulation oder am Tag danach erreicht. Im Diöstrus werden niedrige LH-Konzentrationen gemessen. Die Östradiolkonzentration steigt innerhalb der ersten drei bis vier Tage des Östrus an, um maximale Konzentrationen einen oder zwei Tage vor der Ovulation zu erreichen (Oxender et al., 1977). Darauf kommt es zu einem Konzentrationsabfall mit niedrigen Östradiolwerten während des Diöstrus. Die Konzentration des Hormons Progesteron steigt im Anschluss an die Ovulation. Hohen Konzentrationen im Diöstrus folgt nach Oxender et al. (1977) ein Konzentrationsabfall mit Beginn des Östrus.

Während der Periode des Anöstrus im Winter werden nach Oxender et al. (1977) niedrige LH-, Östradiol- und Progesteronkonzentrationen gemessen.

Der Verlauf der Progesteronkonzentration während des Ovarialzyklus der Stute war auch Gegenstand der Untersuchung von Smith et al. (1970). Im Blut der Stuten zeigten sich nach Smith et al. (1970) minimale Progesteronkonzentrationen am Tag der Ovulation. Danach kam es zu einem Anstieg der Progesteronkonzentration, das erste Maximum wurde sechs Tage nach der Ovulation erreicht. Während sich auch an den folgenden Tagen erhöhte Progesteronkonzentrationen zeigten, wurde ein zweites Maximum am zehnten Tag nach der Ovulation beobachtet. Diesem Maximum folgte ein Abfall der Progesteronkonzentration, wobei bis zur nächsten Ovulation nach Smith et al. (1970) niedrige Werte gemessen wurden.

Minimale Progesteronkonzentrationen bei der Stute finden sich übereinstimmend mit Smith et al. (1970) auch nach Terblanche u. Maree (1981) während des Östrus. Innerhalb von drei bis vier Tagen nach der Ovulation werden maximale Progesteronkonzentrationen erreicht. Nach weiteren fünf bis acht Tagen kommt es nach Terblanche u. Maree (1981) im Laufe von 24 bis 48 Stunden zu einem steilen Abfall der Progesteronkonzentrationen, wonach niedrige Konzentrationen bis zur folgenden Ovulation gemessen werden.

Die Progestagenkonzentration im Blut der Stute unterliegt nach Cockrill u. Allen (1978) zudem diurnalen Schwankungen. Vier trächtigen und zwei nichtträchtigen Ponystuten im Diöstrus wurde im Rahmen der Untersuchung von Cockrill u. Allen (1978) über 48 Stunden stündlich Blut entnommen. Dabei zeigten sich am Nachmittag zwischen 14.00 Uhr und 19.00 Uhr höhere Progestagenkonzentrationen als am Morgen zwischen 7.00 Uhr und 12.00 Uhr.

Die Testosteronkonzentration im Blut des Hengstes unterliegt nach Sharma (1976) einem diurnalen Rhythmus. Erwachsene Hengste, denen im Rahmen der Untersuchung von Sharma (1976) alle vier Stunden Blut entnommen wurde, zeigten einen diurnalen Rhythmus mit einem Maximum um 8.00 Uhr morgens. Niedrige Testosteronkonzentrationen wurden zwischen 16.00 Uhr und 24.00 Uhr, mit einem Minimum um 20.00 Uhr, beobachtet. Die Tiere waren der natürlichen Photoperiode ausgesetzt, wobei die Untersuchung im März in Kentucky stattfand.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Sharma (1976) berichten auch Kirkpatrick et al. (1976) von diurnalen Schwankungen der Testosteronkonzentration im Blut von Hengsten. Drei männliche Wildpferde, denen im Oktober, d. h. außerhalb der Fortpflanzungssaison, stündlich Blut entnommen wurde, zeigten nach Kirkpatrick et al. (1976) minimale Testosteronkonzentrationen gegen 23.00 Uhr. Das Maximum der Testosteronkonzentration war am Morgen um 8.00 Uhr zu beobachten. Während es in den frühen Morgenstunden nach Kirkpatrick et al. (1976) zu einem Anstieg der Testosteronkonzentration kam, zeigten sich im Zeitraum zwischen 8.00 Uhr und 18.00 Uhr konstant hohe Hormonkonzentrationen.

Nach Byers et al. (1983) unterliegt die Testosteronkonzentration im Blut beim Hengst sowohl circadianen als auch saisonalen Schwankungen. Gegenstand der aus Australien stammenden Untersuchung war die Testosteronkonzentration im Tages- und Jahresverlauf von drei Hengsten, denen zu diesem Zweck alle 28 Tage im stündlichen Abstand über 25 Stunden Blut entnommen wurde. Dabei war nach Byers et al. (1983) ein circadianer Rhythmus der Testosteronkonzentration zu erkennen. Maxima zeigten sich in der Untersuchung von Byers et al. (1988) am Nachmittag von 14.00 Uhr bis 17.00 Uhr und während der Nacht von 22.00 Uhr bis 1.00 Uhr, was nicht mit den Ergebnissen von Sharma (1976) und Kirkpatrick et al. (1976) übereinstimmt. Während der Sommermonate wurden nach Byers et al. (1983) durchschnittlich höhere Testosteronkonzentrationen mit einem Maximum im Monat Dezember beobachtet. Ein zweites, jedoch weniger deutlich ausgeprägtes Maximum war im Herbst in den Monaten März bis April zu erkennen. Nach Byers et al. (1983) zeigten die Hengste eine pulsatile Testosteronausschüttung ins Blut, wobei die Anzahl und Amplitude dieser Hormonschübe zur Zeit des Konzentrationsmaximum im Dezember am größten war. Auch das Herbstmaximum war

mit einer Erhöhung der Anzahl und Amplitude der pulsilen Testosteronausschüttungsschübe verbunden.

Die Konzentration der Hormone Testosteron, Östradiol, FSH und LH im Blut von fünf erwachsenen Hengsten zeigte in der Untersuchung von Nagata et al. (1998) einen saisonalen Rhythmus. Bei den Tieren, denen über zwei Jahre monatlich Blut entnommen wurde, konnte ein circannualer Rhythmus mit maximalen Hormonkonzentrationen während der Reproduktionsphase in den Monaten März bis Juni beobachtet werden. Minimale Konzentrationen waren nach Nagata et al. (1998) in den Monaten September bis Dezember zu messen.

Tab. 11: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Testosteron aus Plasma	RIA	Fünf erwachsene Hengste	ca. 1,4 ng/ml von März bis Juni (Zuchtsaison)	ca. 0,55 ng/ml von Sept. bis Dez.	Nagata et al. (1998)
Östradiol aus Plasma	RIA	Fünf erwachsene Hengste	ca. 150 pg/ml von März bis Juni (Zuchtsaison)	ca. 50 pg/ml von Sept. bis Dez.	Nagata et al. (1998)
FSH aus Plasma	RIA	Fünf erwachsene Hengste	ca. 5,5 ng/ml von März bis Juni (Zuchtsaison)	ca. 4 ng/ml von Sept. bis Dez.	Nagata et al. (1998)
LH aus Plasma	RIA	Fünf erwachsene Hengste	ca. 4 ng/ml von März bis Juni (Zuchtsaison)	ca. 2 ng/ml von Sept. bis Dez.	Nagata et al. (1998)
Testosteron aus Plasma	RIA	Drei Hengste	0,81 nmol/l im Sommer	<0,34 nmol/l im Winter	Byers et al. (1983)
Testosteron aus Plasma	RIA	Drei Hengste	0,5 – 1,25 nmol/l von 14.00 – 17.00 Uhr und von 22.00 – 1.00 Uhr	0,2 – 0,6 nmol/l von 18.00 – 21.00 Uhr	Byers et al. (1983)
Progesteron aus Plasma	CPBA	Zwei Stuten	31,8 nmol/l 3 – 4 Tage nach der Ovulation	3,18 nmol/l während des Östrus	Terblanche u. Maree (1981)
Progestagen aus Plasma	RIA	Sechs Ponystuten	ca. 5,5 ng/ml von 14.00 – 19.00 Uhr	ca. 4,5 ng/ml von 7.00 – 12.00 Uhr	Cockrill u. Allen (1978)
LH aus Serum	RIA	Fünf erwachsene Stuten	125 ng/ml im Östrus	50 ng/ml im Diöstrus	Oxender et al. (1977)
Östradiol aus Serum	RIA	Fünf erwachsene Stuten	5 – 10 pg/ml im Östrus	3 pg/ml im Diöstrus	Oxender et al. (1977)
Progesteron aus Serum	RIA	Fünf erwachsene Stuten	10 ng/ml im Diöstrus	<1 ng/ml im Östrus	Oxender et al. (1977)
Testosteron aus Plasma	CPBA	Drei männl. Wildpferde	3,48 ng/ml um 8.00 Uhr	1,37 ng/ml um 23.00 Uhr	Kirkpatrick et al. (1976)
Testosteron aus Plasma	RIA	Acht erwachsene Hengste	3,49 ng/ml um 8.00 Uhr	1,25 ng/ml um 20.00 Uhr	Sharma (1976)

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Progesteron aus Plasma	CPBA	12 erwachsenen Stuten	7,7 ng/ml am Tag 6 nach der Ovulation; 7,8 ng/ml am Tag 10 nach der Ovulation	0,4 ng/ml am Tag der Ovulation; 0,97 ng/ml 6 – 7 Tage vor der Ovulation	Smith et al. (1970)

CPBA= Competitive protein binding assay

FSH= Follikelstimulierendes Hormon

LH= Luteinisierendes Hormon

RIA= Radioimmunoassay

7.3.2. Rind

Aus Gründen der Übersicht sind die Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Testosteron-, Östradiol-, Progesteron- FSH- und LH-Konzentrationen beim Rind am Ende des Abschnitts in Tab. 12 zusammengefasst.

Der Verlauf der Progesteronkonzentration während des 18 bis 24 Tage dauernden Ovarialzyklus des Rindes war Gegenstand der Untersuchung von Terblanche u. Labuschagne (1981). Maximale Progesteronkonzentrationen konnten in der Lutealphase zwölf bis 16 Tage nach der Brunst gemessen werden. Innerhalb der letzten fünf Tage des Zyklus kam es nach Terblanche u. Labuschagne (1981) zu einem Abfall der Progesteronkonzentration. Am Tag der Brunst wurden minimale Konzentrationen erreicht. Auch Schallenberger et al. (1985) berichten von einem Anstieg der Progesteronkonzentration während der Lutealphase, wobei die Luteolyse mit einem Konzentrationsabfall einhergeht.

Die LH-Konzentration beim weiblichen Rind zeigt nach Rahe et al. (1980) ein vom Zyklusstand abhängiges pulsatile Sekretionsmuster. Die LH-Sekretion in der frühen Lutealphase ist dabei durch eine hohe Frequenz und niedrige Amplitude gekennzeichnet, wobei jedes Einzeltier einen ihm eigenen Rhythmus von 40 bis 70 Minuten Länge besitzt. Im Gegensatz dazu zeigt sich nach Rahe et al. (1980) in der Mitte der Lutealphase eine durch eine niedrige Frequenz und hohe Amplitude charakterisierte LH-Sekretion, wobei kein individueller Rhythmus mehr zu erkennen ist. An den Tagen 18 oder 19 des Ovarialzyklus kommt es zum präovulatorischen LH-Peak, der nach Rahe et al. (1980) sechs bis acht Stunden andauert.

Nach niedrigen Konzentrationen im Verlauf der Lutealphase kommt es während und nach der Luteolyse nach Schallenberger et al. (1985) zu einem Anstieg der basalen LH-Konzentration. Hohen Konzentrationen im Proöstrus und Östrus folgen nach dem präovulatorischen LH-Peak niedrige Konzentrationen im Verlauf der nächsten Lutealphase.

Peters (1985) beschreibt den Verlauf der Hormone LH, FSH, Progesteron, und Östradiol im Zusammenhang mit dem Ovarialzyklus des Rindes. Danach zeigt sich in der Mitte der Lutealphase eine pulsatile LH-Sekretion mit niedriger Frequenz (2 – 3 Sekretionsspitzen in 8 Stunden), was mit den Ergebnissen von Rahe et al. (1980) und Schallenberger et al. (1985) übereinstimmt. Der während der Luteolyse erfolgende Progesteronabfall geht übereinstimmend mit den Ergebnissen von Schallenberger et al. (1985) mit einer Erhöhung der Frequenz der LH-Sekretion einher (ca. 1 Sekretionsspitze pro Stunde). Die daraufhin erfolgende Follikelreifung führt zu erhöhten Östradiolkonzentrationen. Abgesehen von erhöhten Östradiolkonzentrationen im Proöstrus und Östrus zeigt die Konzentration dieses Hormons einen gleichmässigen Verlauf während der restlichen Zyklusphasen (Schallenberger et al., 1985). Nach dem präovulatorischen LH-Peak und der Ovulation kommt es während der Lutealphase zu erhöhten Progesteronkonzentrationen. Damit einher geht eine wieder verminderte Frequenz der LH-Sekretion. Die FSH-Konzentration zeigt während des Ovarialzyklus nach Peters (1985) keine bedeutenden Schwankungen, lediglich die Luteolyse wird drei bis vier Tage vor dem LH-Peak von einem Abfall der FSH-Konzentration begleitet. Auch Schallenberger et al. (1985) berichten von konstanten FSH-Konzentrationen im Verlauf des Ovarialzyklus. Lediglich im Proöstrus und Östrus werden nach Schallenberger et al. (1985) niedrigere Konzentrationen beobachtet, was mit den Ergebnissen von Peters (1985) übereinstimmt.

Die Konzentration des Hormons Östradiol-17 β in der Milch zeigt nach Pandey et al. (1981) sowohl Schwankungen im Verlauf des Ovarialzyklus als auch diurnale Schwankungen. Dabei zeigt sich das Maximum im Rahmen des Zyklusgeschehens am Tag der Brunst, zwei weitere schwächere Maxima können an den Tagen 4 und 11 des Ovarialzyklus beobachtet werden. Im Tagesverlauf werden nach Pandey et al. (1981) höhere Östradiol-17 β -Konzentrationen am Abend, niedrigere Konzentrationen in der Morgenmilch gemessen.

Im Rahmen ihrer Untersuchung an zwei Färsen, denen in stündlichem Abstand Blut entnommen wurde, kamen Katongole et al. (1973) zu dem Ergebnis, dass die Hormone Östrogen, Progesteron und LH zur Zeit des Östrus keinen diurnalen Rhythmus zeigen. Auch nach Schallenberger et al. (1985) können die Sekretionsmuster der Hormone LH, FSH und Progesteron nicht als diurnale Rhythmen angesprochen werden. Zeitgeber wie die Photoperiode, Temperatur oder die Fütterung haben nach Schallenberger et al. (1985) keinen Einfluss auf den täglichen Konzentrationsverlauf dieser Sexualhormone.

Während sich sowohl bei intakten weiblichen *B.indicus*-Rindern als auch bei intakten weiblichen *B.taurus*-Rindern unter subtropischen Umweltbedingungen nach Kinder et al. (1997) kein saisonaler Rhythmus der LH-Konzentration zeigte, konnten saisonale Schwankungen dieses Hormons bei ovariektomierten Tieren nachgewiesen werden. Die LH-Konzentration im Blut ovariektomierter Tiere stieg dabei im späten Frühling an, im Sommer kam es zu einem Konzentrationsabfall. Einem zweiten Konzentrationsanstieg im Spätherbst und frühen Winter folgte ein weiterer Abfall der LH-Konzentration im späten Winter und zu Frühlingsbeginn. Durch den nicht vorhandenen Einfluss der Ovarien auf die Hypothalamus-Hypophysen-Achse bei ovariektomierten Tieren zeigt sich nach Kinder et al. (1997) möglicherweise der Einfluss von Zeitgebern wie der Photoperiode und der Fütterung auf die LH-Ausschüttung. Der Feedback-Mechanismus der Ovarien auf die

Hypothalamus-Hypophysen-Achse würde danach den saisonalen Rhythmus der LH-Sekretion maskieren.

Zusammenfassend folgt die Konzentration der Sexualhormone beim weiblichen Rind im Wesentlichen den mit dem Ovarialzyklus zusammenhängenden Schwankungen. Circadiane Rhythmen und Zeitgeber aus der Haltungsumwelt scheinen in diesem Zusammenhang von untergeordneter Bedeutung zu sein. Auch circannuale Rhythmen spielen beim weiblichen Rind eine eher hintergründige Rolle.

Die Testosteronkonzentration im Blut erwachsener Bullen unterliegt nach Sundby u. Tollman (1978) saisonalen Schwankungen. Vier Bullen im Alter zwischen 14 und 23 Monaten zeigten Ende Oktober niedrige Testosteronkonzentrationen. Im Verlauf der Monate Dezember und Februar kam es zu einem Anstieg der Testosteronkonzentration, die im Juni und August die höchsten Werte erreichte. Die durchschnittliche Testosteronkonzentration war nach Sundby u. Tollman (1978) im Oktober und Dezember signifikant geringer als in den Monaten Juni, August und Februar. Neben den saisonalen Schwankungen zeigte die Testosteronkonzentration nach Sundby u. Tollman (1978) auch diurnale Schwankungen, mit hohen Hormonkonzentrationen um 12.00 Uhr und 20.00 Uhr und niedrigen Konzentrationen um 16.00 Uhr. Im Gegensatz zum Testosteron unterlag das Hormon LH in der Untersuchung von Sundby u. Tollman (1978) beim Bullen keinem saisonalen Einfluss.

Die Testosteronkonzentration im Blut von Bullen unterliegt auch nach Sanwal et al. (1974) einem diurnalen Rhythmus. Vier erwachsenen Bullen wurde stündlich über 24 Stunden Blut entnommen. Dabei zeigte sich nach Sanwal et al. (1974) im Gegensatz zu den Ergebnissen von Sundby u. Tollman (1978) ein diurnaler Rhythmus mit drei Maxima. Das erste Maximum war gegen 22.00 Uhr zu beobachten, diesem folgten zwei weitere gegen 6.00 Uhr und gegen 12.00 Uhr. Zusätzlich zeigte einer der Bullen ein viertes Maximum gegen 2.00 Uhr. Die Testosteronkonzentration zwischen den Maxima wies nach Sanwal et al. (1974) signifikant geringere Werte auf.

Thibier (1976) untersuchte die Testosteronkonzentration im Blut erwachsener Bullen und konnte im Gegensatz zu Sanwal et al. (1974) und Sundby u. Tollman (1978) keinen biologischen Rhythmus nachweisen. Den sechs einzeln gehaltenen Bullen im Alter von einem Jahr, denen Futter am frühen Morgen und Nachmittag vorgelegt wurde, wurde im Rahmen der Untersuchung im stündlichen Abstand über 25 Stunden Blut entnommen. Obwohl nach Thibier (1976) kein circadianer Rhythmus zu beobachten war, zeigte sich unabhängig von der Jahreszeit ein Minimum der Testosteronkonzentration gegen 10.00 Uhr. Dieses Minimum folgte nach Thibier (1976) unabhängig von der Photoperiode der morgendlichen Fütterung und ereignete sich zeitgleich mit der Spermagewinnung der Bullen. Im weitem Tagesverlauf kam es zu einem Anstieg der Testosteronkonzentration.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Thibier (1976) berichten auch Chantaraprateep u. Thibier (1979) von minimalen Testosteronkonzentrationen im Blut erwachsener Bullen in der Zeit zwischen 10.00 Uhr und 12.00 Uhr. Sechs Bullen im Alter von einem Jahr wurde zwischen 8.00 Uhr und 20.00 Uhr alle 30 Minuten Blut entnommen. Hierbei zeigte sich nach Chantaraprateep u. Thibier (1979) eine in Episoden

erfolgende Testosteronsekretion. Ein circadianer Rhythmus konnte jedoch nicht beobachtet werden.

Zusammenfassend zeigt der Verlauf der Testosteronkonzentration beim männlichen Rind sowohl tägliche als auch jahreszeitlich bedingte Schwankungen. Circadiane und circannuale Schwankungen der Sexualhormonkonzentration spielen somit beim Bullen eine bedeutendere Rolle als beim weiblichen Rind.

Tab. 12: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Rind

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
LH aus Plasma	RIA	Weibl. <i>B.indicus</i>	1,5 ng/ml zu Sommerbeginn und im Winter	1,0 ng/ml Ende des Sommers und zu Frühjahrsbeginn	Kinder et al. (1997)
LH aus Plasma	RIA	Weibl. <i>B.taurus</i>	2 – 2,5 ng/ml zu Sommerbeginn und im Winter	1 – 1,5 ng/ml Ende des Sommers und im Frühjahr	Kinder et al. (1997)
LH aus Plasma	RIA	Sechs weibl. Tiere; 18 – 23 Mon. alt	1,3 ng/ml während und nach der Luteolyse	0,6 ng/ml Mitte und Ende der Lutealphase	Schallenberger et al. (1985)
FSH aus Plasma	RIA	Sechs weibl. Tiere; 18 – 23 Mon. alt	55,9 ng/ml während und nach der Luteolyse	35,6 ng/ml im Proöstrus und Östrus	Schallenberger et al. (1985)
Progesteron aus Plasma	RIA	Sechs weibl. Tiere; 18 – 23 Mon. alt	6,7 ng/ml in der späten Lutealphase	0,2 ng/ml im Proöstrus und Östrus	Schallenberger et al. (1985)
Östradiol-17 β aus Plasma	RIA	Sechs weibl. Tiere; 18 – 23 Mon. alt	7,1 pg/ml im Proöstrus und Östrus	3,5 – 3,9 pg/ml in der Lutealphase	Schallenberger et al. (1985)
Östradiol-17 β aus Milch	RIA	Neun laktierende Rinder	25,9 pg/ml am Abend	21,9 pg/ml am Morgen	Pandy et al. (1981)
Progesteron aus Plasma	CPBA	Erwachsene weibl. Rinder	4 – 7 ng/ml Lutealphase	<0,5 ng/ml am Tag der Brunst	Terblanche u. Labuschagne (1981)

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
LH aus Plasma	RIA	Vier Kühe, 17 – 20 Mon. alt	ca. 30 ng/ml am Tag 18/19 des Ovarialzyklus		Rahe et al. (1980)
Testosteron aus Plasma	RIA	Sechs Bullen, 1 Jahr alt	keine Angaben	ca. 0,5 – 1 ng/ml von 10.00 – 12.00 Uhr	Chantaraprateep u. Thibier (1979)
Testosteron aus Plasma	RIA	Vier Bullen, 14 – 23 Mon. alt	12.00 und 20.00 Uhr; keine Konz.-Angaben	16.00 Uhr; keine Konz.-Angaben	Sundby u. Tollman (1978)
Testosteron aus Plasma	RIA	Vier Bullen, 14 – 23 Mon. alt	3,5 – 3,7 ng/ml im Feb., Juni u. August	1,8 ng/ml Ende Oktober; 2,5 ng/ml im Dezember	Sundby u. Tollman (1978)
Testosteron aus Plasma	RIA	Sechs Bullen, 1 Jahr alt	keine Angaben	bis zu ca. 2 ng/ml um 10.00 Uhr	Thibier (1976)
Testosteron aus Plasma	RIA	Vier erwachsene Bullen	6,2 ng/ml 22.00 6,1 ng/ml 6.00 4,2 ng/ml 12.00 (8,2 ng/ml 2.00)	2,2 ng/ml 16.00 2,9 ng/ml 2.00 1,8 ng/ml 9.00	Sanwal et al. (1974)

CPBA= Competitive protein binding assay

FSH= Follikelstimulierendes Hormon

LH= Luteinisierendes Hormon

RIA= Radioimmunoassay

7.3.3. Schwein

Eine Übersicht über die Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Progesteron-, Östradiol-, FSH-, LH- und Testosteronkonzentrationen beim Schwein gibt Tab. 13.

Im Rahmen des rund 21 Tage dauernden Ovarialzyklus (Eiler u. Nalbandov, 1977) kommt es auch beim Schwein zu charakteristischen Konzentrationsschwankungen der Sexualhormone Östradiol, Progesteron, LH und FSH. Das Hormon Progesteron zeigt im Rahmen des Ovarialzyklus beim Schwein drei Tage nach dem LH-Peak einen Konzentrationsanstieg im Blut, und erreicht zehn Tage nach dem LH-Peak ein Konzentrationsmaximum (Knox et al., 2003). Nach hohen Progesteronkonzentrationen während der Lutealphase kommt es im Zusammenhang mit der Luteolyse zu einem Abfall der Progesteronkonzentration (Eiler u. Nalbandov, 1977; Knox et al., 2003). Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Eiler u. Nalbandov (1977) und Knox et al. (2003) berichten auch Magness u. Ford (1983) von einem Anstieg der Progesteronkonzentration drei bis vier Tage nach dem Östrusbeginn und maximalen Konzentrationen am elften Tag nach dem Östrus. Fünf Tage vor dem nächsten Östrus

kommt es nach Magness u. Ford (1983) zu einem Konzentrationsabfall, dem minimale Progesteronkonzentrationen drei Tage vor dem nächsten Östrus folgen. Abweichend davon steigt die Progesteronkonzentration nach Okrasa (1978) erst vier bis sechs Tage nach dem Östrus und erreicht am 14. und 15. Tag nach Östrusbeginn maximale Konzentrationen. Das Minimum der Progesteronkonzentration wird auch nach Okrasa (1978) zur Zeit der Ovulation gemessen. Das Hormon Östradiol-17 β zeigt im Laufe des Ovarialzyklus nach Knox et al. (2003) eine sieben Tage andauernde Konzentrationserhöhung, wobei erhöhte Hormonkonzentrationen übereinstimmen mit den Ergebnissen von Magness u. Ford (1983) fünf Tage vor und am Tag des Östrusbegins, sowie einen Tag danach gemessen werden. Das Maximum der Östradiolkonzentration wird am Tag vor oder am Tag des Östrus beobachtet. Zwei bis drei Tage nach Östrusbeginn werden niedrige Werte erreicht (Magness u. Ford, 1983). Das Hormon Östron zeigt nach Magness u. Ford (1983) einen ähnlichen Verlauf wie das Hormon Östradiol-17 β , indem es fünf Tage vor Östrusbeginn zu einem Konzentrationsanstieg kommt, der zu maximalen Konzentrationen zwei Tage vor bis einen Tag nach Östrusbeginn führt. Drei bis 15 Tage nach Östrusbeginn werden konstant niedrige Östronkonzentrationen beobachtet (Magness u. Ford, 1983). Das Hormon FSH zeigt einen Konzentrationsanstieg im Zusammenhang mit der Ovulation, dem ein weiterer Konzentrationsanstieg einen bis sieben Tage nach dem LH-Peak folgt. Einem Konzentrationsanstieg kurz vor der Luteolyse folgt ein Abfall der FSH-Konzentration bis zur Ovulation (Knox et al., 2003). Der Verlauf der Konzentration des Hormons LH zeigt nach Knox et al. (2003) ein Maximum in Form des präovulatorischen LH-Peaks, im Übrigen sind keine weiteren Maxima im Zyklusverlauf zu beobachten. Der präovulatorische LH-Peak ist dabei nach Ziecik et al. (1982) ein bis zwei Tage vor Östrusbeginn zu beobachten.

Während der Trächtigkeit sind nach Ziecik et al. (1982) tageszeitabhängige Schwankungen der LH-Konzentration im Blut des Schweines zu beobachten. So konnten im Rahmen der Untersuchung von Ziecik et al. (1982) zwischen dem 60. und 68. Tag der Trächtigkeit am Abend gegen 19.00 Uhr höhere LH-Konzentrationen als am Tage von 7.00 Uhr bis 15.00 Uhr gemessen werden.

Im Rahmen ihrer Untersuchung an vier adulten weiblichen Schweinen gelang es Toniollo et al. (1998), einen circadianen Rhythmus der Progesteron-17-alpha-OH-Konzentration im Blut nachzuweisen. Maximale Konzentrationen zeigten sich gegen 3.00 Uhr. Im Laufe des Tages war ein Konzentrationsabfall zu beobachten, der zu minimalen Werten von 12.00 Uhr bis 15.00 Uhr führte. Hierauf folgte ein Anstieg der Progesteron-17-alpha-OH-Konzentration gegen Abend und in der Nacht (Toniollo et al., 1998).

Die Untersuchungen von Ziecik et al. (1982) und Toniollo et al. (1998) deuten darauf hin, dass die Konzentrationen der Sexualhormone LH und Progesteron beim weiblichen Schwein neben den Schwankungen im Rahmen des Ovarialzyklus und der Trächtigkeit zusätzlich circadianen Schwankungen unterliegen.

Ellendorff et al. (1975) gelang es, einen diurnalen Rhythmus der Testosteronkonzentration, nicht jedoch der LH-Konzentration im Blut beim Schwein nachzuweisen. Erwachsenen männlichen Miniaturschweinen, die der natürlichen

Photoperiode der Monate Mai bis Juli ausgesetzt waren, wurde im Rahmen der Untersuchung stündlich Blut entnommen. Dabei zeigte die LH-Konzentration nach Ellendorff et al. (1975) keine circadianen Schwankungen. Die Testosteronkonzentration der Schweine hingegen wies am Morgen gegen 8.00 Uhr signifikant höhere Werte als am Abend zwischen 19.00 Uhr und 21.00 Uhr auf.

Die Konzentration des Hormons Testosteron im Blut unterliegt beim männlichen Schwein auch nach Claus u. Gimenez (1977) einem diurnalen Rhythmus. Drei männlichen Schweinen im Alter von 147 bis 166 Tagen wurde dreimal über 48 Stunden alle 30 Minuten Blut entnommen. Hierbei zeigte sich im Gegensatz zu den Ergebnissen von Ellendorff et al. (1975) nach Claus u. Gimenez (1977) ein diurnaler Rhythmus der Testosteronkonzentration mit zwei täglichen Maxima am Nachmittag und nach Mitternacht und zwei Minima am frühen Abend und in den Morgenstunden.

Die Ausschüttung der Hormone FSH und LH zeigt nach Liptrap et al. (1986) episodischen Charakter. Acht männlichen Schweinen, die unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit gehalten wurden, wurde während der Lichtperiode alle 15 Minuten Blut entnommen. Hierbei konnten nach Liptrap et al. (1986) für das Hormon FSH eine bis vier und für das Hormon LH null bis vier pulsatile Ausschüttungsphasen gemessen werden. Sechs der acht Tiere zeigten während des Untersuchungszeitraums von zwölf Stunden einen Anstieg der Testosteronausschüttung, bei zwei Tieren konnte ein solcher nach Liptrap et al. (1986) nicht beobachtet werden.

Tab. 13: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben beim Schwein

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine, 8 – 9 Mon. alt	31,8 – 45,0 ng/ml 11 – 15 Tage nach LH-Peak	3,2 – 3,4 ng/ml 1 Tag vor bis 1 Tag nach LH-Peak	Knox et al. (2003)
Östradiol-17 β aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine, 8 – 9 Mon. alt	37,9 – 44,7 pg/ml 1 Tag vor bis 1 Tag nach LH-Peak	4,4 – 4,6 pg/ml 1 – 5 Tage nach LH-Peak	Knox et al. (2003)
FSH aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine, 8 – 9 Mon. alt	3,2 – 3,6 ng/ml 1 – 5 Tage nach LH-Peak	1,1 – 1,2 ng/ml 5 Tage vor – 1 Tag nach LH-Peak	Knox et al. (2003)
LH aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine, 8 – 9 Mon. alt	1,7 – 2,3 ng/ml zu Östrusbeginn (LH-Peak)	0,8 – 1,2 ng/ml im Verlauf des restlichen Zyklus	Knox et al. (2003)

Sexualhormone

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Östradiol-17 β aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine	17,1 pg/ml 2 Tage vor bis 1 Tag nach Östrusbeginn	8,8 pg/ml 2 – 3 Tage nach Östrusbeginn bis 2 Tage vor nächstem Östrus	Magness u. Ford (1983)
Östron aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine	17,0 pg/ml 2 Tage vor bis 1 Tag nach Östrusbeginn	9,0 pg/ml 3 – 15 Tage nach Östrusbeginn	Magness u. Ford (1983)
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine	56,6 ng/ml am Tag 11 nach Östrusbeginn	1,1 ng/ml 3 Tage vor Östrusbeginn	Magness u. Ford (1983)
LH aus Plasma	RIA	Trächtige Schweine; Tag 60 - 68 der Trächtigkeit	1,17 ng/ml um 19.00 Uhr	0,61 – 0,72 ng/ml um 7.00 Uhr, 11.00 Uhr und 15.00 Uhr	Ziecik et al. (1982)
LH aus Plasma	RIA	35 weibl. Schweine	3,00 – 4,24 ng/ml 1 – 2 Tage vor Östrusbeginn	<1 ng/ml im Verlauf des restlichen Zyklus	Ziecik et al. (1982)
Progesteron aus Plasma	CPBA	12 Weibl. Schweine	12,4 – 12,7 ng/ml am Tag 14 und 15 nach dem Östrus	1,0 ng/ml während der Ovulation	Okrasa (1978)
Testosteron aus Plasma	RIA	Drei männl. Schweine; 147 – 166 Tage alt	ca. 2 – 2,5 ng/ml am Nachmittag und nach Mitternacht	ca. 1 – 1,5 ng/ml am frühen Abend und in den Morgenstunden	Claus u. Gimenez (1977)
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Schweine	ca. 27 ng/ml ca. 10 – 11 Tage nach der Ovulation	ca. 0,4 ng/ml von Tag 17 bis ca. Tag 3 des nächsten Zyklus (Tag 0= 1.Tag des Östrus)	Eiler u. Nalbandov (1977)
Testosteron aus Plasma	RIA	Erwachsene männl. Miniaturschweine	ca. 7 ng/ml um 8.00 Uhr	ca. 3 ng/ml von 19.00 – 21.00 Uhr	Ellendorff et al. (1975)

CPBA= Competitive protein binding assay

FSH= Follikelstimulierendes Hormon

LH= Luteinisierendes Hormon

RIA= Radioimmunoassay

7.3.4. Legehennen

Eine Übersicht über die Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Östradiol-, Östron-, Progesteron und LH-Konzentrationen bei der Legehenne gibt Tab. 14.

Der Verlauf der Östradiol- und LH-Konzentration vor der Ovulation war Gegenstand der Untersuchung von Senior u. Cunningham (1974). Weisse Leghorn Hennen unter einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit zeigten nach Senior u. Cunningham (1974) zehn bis 14 Stunden vor der Ovulation sowohl niedrige Östradiol- als auch niedrige LH-Konzentrationen. Die Östradiolkonzentration begann acht Stunden vor der Ovulation anzusteigen, um sechs Stunden vor der Ovulation ein Maximum zu erreichen. Im Gegensatz dazu wurde ein Anstieg der LH-Konzentration nach Senior u. Cunningham (1974) erst sechs Stunden vor der Ovulation beobachtet, worauf maximale LH-Konzentrationen vier Stunden vor der Ovulation folgten.

Im Verlauf des Ovarialzyklus der Legehenne zeigen sich nach Senior (1974) 18 bis 12 Stunden vor der Ovulation minimale Östradiolkonzentrationen. Zwölf Stunden vor der Ovulation kommt es zu einem Konzentrationsanstieg, was übereinstimmend mit den Ergebnissen von Senior u. Cunningham (1974) zu maximalen Östradiolkonzentrationen sechs Stunden vor der Ovulation führt. Die Konzentration des Hormons Östron zeigt nach Senior (1974) einen dem Östradiol ähnlichen Verlauf, die Östronkonzentration fiel allerdings nach der Ovulation schneller ab als die Östradiolkonzentration. Auch nach Johnson u. van Tienhoven (1980) werden Maxima der Östradiol- und Östronkonzentration sechs bis vier Stunden vor der Ovulation gemessen. Etches u. Cheng (1981) berichten von maximalen Östradiolkonzentrationen fünf bis vier Stunden vor der Eiablage.

Bei nicht legenden Hennen, zeigen sich nach Senior (1974) im Verlauf von 24 Stunden keine signifikanten Schwankungen der Östradiolkonzentration.

Im Rahmen des Ovarialzyklus der Legehenne werden maximale Progesteronkonzentrationen nach Johnson u. van Tienhoven (1980) sechs bis zwei Stunden vor der Ovulation gefunden, das Maximum der LH-Konzentration zeigt sich sechs bis vier Stunden vor der Ovulation, was weitgehend mit den Ergebnissen von Senior u. Cunningham (1974) übereinstimmt. Auch Etches u. Cheng (1981) berichten von einem Anstieg der Progesteronkonzentration sieben bis sechs Stunden vor der Ovulation, maximale Konzentrationen werden vier bis zwei Stunden vor der Eiablage erreicht. Im Gegensatz zu Senior u. Cunningham (1974) und Johnson u. van Tienhoven (1980) kommt es im Verlauf eines Ovarialzyklus nach Etches u. Cheng (1981) zu zwei Maxima der LH-Konzentration. Dem ersten Maximum drei Stunden vor der Eiablage folgt ein zweites Maximum 15 Stunden vor der Eiablage.

Sowohl das Alters des Tieres als auch die Photoperiode beeinflussen nach Wilson et al. (1983) den diurnalen Rhythmus der LH-Sekretion bei der Henne. Junghennen unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit zeigten ebenso wie Junghennen unter einer Photoperiode mit acht Lichtstunden und 16 Stunden Dunkelheit einen Anstieg der LH-Konzentration im Blut zu Beginn der Dunkelphase. Die Dauer des LH-Anstiegs wird von Wilson et al. (1983) mit sechs Stunden für die erste Gruppe mit

einer Lichtphase von 16 Stunden und mit zwölf Stunden für die Tiere der zweiten Gruppe mit acht Stunden Licht angegeben. Eine Änderung dieses diurnalen Rhythmus zeigte sich im Alter von 19 Wochen, wobei dem Anstieg der LH-Konzentration zu Beginn der Dunkelphase schon nach zwei bis drei Stunden ein steiler Abfall der Hormonkonzentration folgte. Ein zweiter, jedoch geringerer LH-Anstieg war elf bis 14 Stunden nach Beginn der Dunkelphase zu beobachten. Damit passte sich der Rhythmus der LH-Sekretion dem von erwachsenen Legehennen an. Überlagert wurde der diurnale Rhythmus der LH-Sekretion der erwachsenen Legehennen durch einen LH-Anstieg acht bis vier Stunden vor der Ovulation sowie einem weiteren, jedoch geringeren Anstieg der LH-Konzentration null bis acht Stunden nach der Ovulation.

Auch Johnson u. van Tienhoven (1980) berichten von einem Anstieg der LH-Konzentration bei Legehennen zu Beginn der Dunkelphase, wobei dieser unabhängig von der Ovulation auftrat, und auch an Tagen ohne Ovulation zu beobachten war.

Den Einfluss des Alters auf den diurnalen Rhythmus der LH-Konzentration im Blut bei der Henne beschreiben Wilson et al. (1991). Im Rahmen der Untersuchung von Wilson et al. (1991) erhielten die Tiere eine Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit von 17.00 Uhr bis 1.00 Uhr. Die LH-Konzentration von Junghennen zeigte unter diesem Lichtregime einen Anstieg zwischen 15.00 Uhr und 18.00 Uhr. Hennen im Alter von neun und 15 Wochen zeigten einen Konzentrationsabfall zwischen 18.00 Uhr und 24.00 Uhr, im Gegensatz dazu kam es bei Hennen im Alter von elf und 13 Wochen nach Wilson et al. (1991) in der Zeit von 18.00 Uhr bis 21.00 Uhr zu einem weiteren Anstieg der LH-Konzentration. Der Verlauf der LH-Konzentration von Legehennen im Alter von 30 Wochen war gekennzeichnet durch einen Konzentrationsabfall im Zeitraum von einer bis vier Stunden nach Beginn der Dunkelperiode, was mit den Ergebnissen von Wilson et al. (1983) übereinstimmt.

Morris et al. (1975) konnten bei Legehennen unter einem Lichtregime mit 14 Stunden Licht und 13 Stunden Dunkelheit, ähnlich wie bei Hennen unter 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkelheit, maximale LH-Konzentrationen 3,5 Stunden vor der Eiablage, d.h. 4 Stunden vor der Ovulation, messen. Der LH-Peak fiel auch unter dieser künstlichen Photoperiode in die Dunkelphase, mit einem Maximum zwei Stunden nach Beginn der Dunkelperiode. Eine Photoperiode mit 27 Stunden scheint damit als Zeitgeber für den Rhythmus der LH-Sekretion wirksam zu werden und diesen mit der Umwelt zu synchronisieren (Morris et al., 1975).

Zusammenfassend werden die täglichen Schwankungen der LH-, Östrogen- und Progesteronkonzentration bei der Legehennen im Wesentlichen durch den Ovarialzyklus bestimmt. Allerdings scheint auch der Photoperiode und dem Alter der Tiere eine gewisse Bedeutung in diesem Zusammenhang zuzukommen.

Tab. 14: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Östradiol, Östron, Progesteron und LH mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
LH aus Plasma	RIA	Hennen im Alter von 9 und 15 Wo.	ca. 3 – 3,5 µg/l gegen 18.00 Uhr	ca. 2 – 3,75 µg/l vor Beginn der Dunkelphase	Wilson et al. (1991)
LH aus Plasma	RIA	Hennen im Alter von 11 und 13 Wo.	ca. 3 – 3,75 µg/l gegen 21.00 Uhr	ca. 1,5 – 2 µg/l gegen 15.00 Uhr	Wilson et al. (1991)
LH aus Plasma	RIA	Legehennen im Alter von 30 Wo.	ca. 1,5 µg/l gegen 15.00 Uhr	ca. 1,0 µg/l gegen 21.00 Uhr	Wilson et al. (1991)
LH aus Plasma	RIA	Junghennen	ca. 2,0 – 4,5 µg/l zu Beginn der Dunkelperiode		Wilson et al. (1983)
Östradiol aus Plasma	RIA	Legehennen	0,4 ng/ml 5 – 4 Std. vor der Eiablage		Etches u. Cheng (1981)
Progesteron aus Plasma	RIA	Legehennen	6,5 – 7,0 ng/ml 4 – 2 Std. vor der Eiablage	ca. 1 ng/ml 24 – 7 Std. vor der Eiablage	Etches u. Cheng (1981)
LH aus Plasma	RIA	Legehennen	4 ng/ml 15 und 3 Std. vor der Eiablage		Etches u. Cheng (1981)
Östradiol-17β aus Plasma	RIA	Legehennen in der ersten Legeperiode	ca. 300 pg/ml 6 – 4 Std. vor der Ovulation		Johnson u. van Tienhoven (1980)
Östron aus Plasma	RIA	Legehennen in der ersten Legeperiode	ca. 170 pg/ml 6 – 4 Std. vor der Ovulation		Johnson u. van Tienhoven (1980)
Progesteron aus Plasma	RIA	Legehennen in der ersten Legeperiode	ca. 4,0 ng/ml 6 – 4 Std. vor der Ovulation	ca. 0,5 ng/ml vom Zeitpunkt der Ovulation bis 6 Std. vor folg. Ovulation	Johnson u. van Tienhoven (1980)
LH aus Plasma	RIA	Legehennen in der ersten Legeperiode	5,5 – 7,0 ng/ml 6 – 4 Std. vor der Ovulation	ca. 3,5 ng/ml 2 Std. vor Ovulation bis 8 Std. vor folg. Ovulation	Johnson u. van Tienhoven (1980)
LH aus Plasma	RIA	Legehennen	2 – 7 ng/ml ca. 3,5 Std. vor der Eiablage		Morris et al. (1975)

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Östradiol aus Plasma	RIA	Legehennen	ca. 160 pg/ml 6 Std. vor der Ovulation	ca. 80 pg/ml 18 – 12 Std. vor der Ovulation	Senior (1974)
LH aus Plasma	RIA	Legehennen	ca. 2,8 ng/ml 4 Std. vor der Ovulation	ca. 1,0 ng/ml 14 Std. vor der Ovulation	Senior u. Cunningham (1974)
Östradiol aus Plasma	RIA	Legehennen	ca. 150 pg/ml 6 Std. vor der Ovulation	ca. 70 pg/ml 12 Std. vor der Ovulation	Senior u. Cunningham (1974)

LH= Luteinisierendes Hormon

RIA= Radioimmunoassay

7.3.5. Enten

Eine Zusammenfassung der Maxima und Minima der im Folgenden bei der Ente erwähnten biologischen Rhythmen der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben findet sich in Tab.15.

Die Produktion der Steroidhormone Östradiol und Progesteron unterliegt bei der weiblichen Ente nach Romboli u. Poli (1988) einem jahreszeitlichen Einfluss. Zehn weibliche Enten wurden im Rahmen der Untersuchung von Romboli u. Poli (1988) in zwei Gruppen aufgeteilt, wobei die eine Gruppe ein der natürlichen Photoperiode nachempfundenen Lichtregime erhielt, die andere Gruppe war einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 22.00 Uhr und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Hierbei zeigte sich nach Romboli u. Poli (1988) unabhängig von der Photoperiode eine niedrige Konzentration des Hormons Östradiol außerhalb der Legeperiode. Den Beginn der Reproduktionsphase im März begleitete unter beiden Lichtregimen ein Anstieg der Östradiolkonzentration. Im September, dem Ende der Fortpflanzungssaison, waren maximale Östradiolkonzentrationen zu messen. Auch das Hormon Progesteron zeigte nach Romboli u. Poli (1988) unter beiden Lichtregimen einen Konzentrationsanstieg im März. Bei den Tieren, die einer natürlichen Photoperiode ausgesetzt waren, wurden maximale Progesteronkonzentrationen im September beobachtet, hingegen fiel das Maximum der Progesteronkonzentration bei Enten unter 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit in den Monat Juli (Romboli u. Poli, 1988). Weiterhin zeigten die Hormone Östradiol und Progesteron neben den circannualen Schwankungen während der Legeperiode circadiane Schwankungen. Der Eiablage folgte nach Romboli u. Poli (1988) gegen 8.00 Uhr ein Abfall der Östradiol- und Progesteronkonzentration. Um 18.00 Uhr waren minimale Hormonkonzentrationen zu messen. Diesen folgten Maxima der Östradiol- und Progesteronkonzentration um 24.00 Uhr. Im Gegensatz dazu waren im November, außerhalb der Reproduktionsphase, keine wesentlichen circadianen Schwankungen der Östradiol- und Progesteronkonzentration messbar (Romboli u. Poli, 1988).

Die Photoperiode hat nach Tanabe et al. (1980) entscheidenden Einfluss auf den täglichen Konzentrationsverlauf der Hormone LH, Progesteron und Östradiol bei der Ente. Weibliche Enten unter einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht von 5.00 Uhr bis 19.00 Uhr zeigten kurz nach Beginn der Dunkelperiode einen Anstieg der LH-, Progesteron- und Östradiolkonzentration. Drei Stunden vor der Ovulation erreichten diese Hormone ihr Maximum, um kurz darauf steil abzufallen. Zum Zeitpunkt der Ovulation waren minimale Hormonkonzentrationen zu beobachten. Auch bei Tieren unter einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 22.00 Uhr kam es mit dem Beginn der Dunkelperiode zu einem Anstieg der Hormonkonzentration, und die Hormone LH, Progesteron und Östradiol erreichten nach Tanabe et al. (1980) ihr Maximum fünf Stunden vor der Ovulation. Auch unter diesen Lichtverhältnissen fielen die Minima der Hormonkonzentrationen mit der Ovulation zusammen. Bei Tieren, die nicht ovulierten, zeigte sich lediglich ein geringer Anstieg in der Progesteronkonzentration während der Dunkelperiode. In einem dritten Versuch bestand die Photoperiode aus 18 Stunden Licht von 6.30 Uhr bis 0.30 Uhr und sechs Stunden Dunkelheit. Wiederum kam es zu einem Anstieg der Hormonkonzentrationen mit Beginn der Dunkelphase, die Maxima wurden eine Stunde vor der Ovulation erreicht (Tanabe et al., 1980).

Zusammenfassend hängt der jährliche Konzentrationsverlauf der Sexualhormone Östradiol und Progesteron bei der weiblichen Ente eng mit dem Fortpflanzungsgeschehen zusammen. Auch die täglichen Schwankungen der Östradiol-, Progesteron- und LH-Konzentrationen sind über die Eiablage und Ovulation eng mit dem Fortpflanzungsgeschehen verknüpft.

Haase et al. (1975a) und Haase et al. (1985) konnten zeigen, dass die LH-Konzentration im Blut männlicher Wildenten einem circannualen Rhythmus unterliegt. Im März konnte ein Anstieg in der LH-Konzentration beobachtet werden, dem maximale Hormonkonzentrationen im April (Haase et al., 1985) und April und Mai (Haase et al., 1975a) folgten. Im Juni kam es zu einem Abfall der LH-Konzentration, wobei in diesem Monat nach Haase et al. (1975a) und Haase et al. (1985) die niedrigsten Werte im Jahresverlauf gemessen wurden. Während es im Juli und August zu einem geringfügigen Anstieg der Hormonkonzentration kam, zeigte sich im September ein erneuter Abfall der LH-Konzentration. Im Spätherbst beobachteten Haase et al. (1975a) und Haase et al. (1985) einen Anstieg der LH-Werte. Danach zeigte die LH-Konzentration von November bis Februar keine Veränderung mehr.

Auch die LH-Konzentration im Blut domestizierter männlicher Enten unterliegt nach Haase et al. (1975b) einem circannualen Rhythmus. Haase et al. (1975b) untersuchten neun Tiere und konnten zeigen, dass die LH-Konzentration bei allen Enten im März und April anstieg um im Mai ein Maximum zu erreichen. Während bei drei Tieren weiterhin erhöhte Werte beobachtet wurden, kam es bei den restlichen sechs Tieren zu einem Abfall der Hormonkonzentration im Juni und Juli. Im August erfolgte ein erneuter Anstieg der Hormonkonzentration. Im September kam es bei allen Enten zu einem Konzentrationsabfall. Haase et al. (1975b) beobachteten einen vorübergehenden Anstieg der LH-Konzentration im November bzw. Dezember.

Männliche Enten im Alter von zwei bis sechs Jahren, denen im Rahmen der Untersuchung von Penfold et al. (2000) einmal wöchentlich Blut entnommen wurde, zeigten circannuale Schwankungen der LH-Konzentration mit maximalen Werten im Mai und November und minimalen Konzentrationen im Juli und August, was nicht mit den Untersuchungen von Haase et al. (1975a), Haase et al. (1975b) und Haase et al. (1985) übereinstimmt. Die Testosteronkonzentration unterlag nach Penfold et al. (2000) ebenfalls einer saisonalen Schwankung, indem einem Minimum im Sommer ein geringfügiger Anstieg im Herbst folgte. Der Konzentrationsanstieg von Januar bis März führte nach Penfold et al. (2000) zu einem jährlichen Maximum der Testosteronkonzentration im April und Mai. Im Juni war ein Abfall der Testosteronkonzentration zu beobachten.

Die Konzentration des Hormons Testosteron im Blut männlicher Enten unterliegt auch nach Balthazart u. Hendrick (1976) einem circannualen Rhythmus, im Gegensatz zu Penfold et al. (2000) zeigen sich nach Balthazart u. Hendrick (1976) jedoch zwei jährliche Maxima. Das erste Maximum von März bis April fällt mit dem Höhepunkt der Fortpflanzungssaison zusammen. Das zweite Maximum tritt im Dezember auf. Balthazart u. Hendrick (1976) berichten von einem weiteren Anstieg der Testosteronkonzentration im Oktober.

Auch Assenmacher et al. (1975) konnten einen circannualen Rhythmus der Testosteronkonzentration im Blut männlicher Enten beobachten. Das erste der zwei jährlichen Maxima zeigte sich nach Assenmacher et al. (1975) in den Monaten März und April, was mit den Ergebnissen von Balthazart u. Hendrick (1976) übereinstimmt. Ein zweites Maximum trat im Spätsommer auf.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Balthazart u. Hendrick (1976) und Assenmacher et al. (1975) gelang auch Paulke u. Haase (1978) der Nachweis saisonaler Schwankungen der Testosteronkonzentration im Blut männlicher Enten. Im Rahmen der Untersuchung von Paulke u. Haase (1978) wurde wilden und domestizierten männlichen Enten über einen Zeitraum von zwei Jahren monatlich Blut entnommen und die Testosteronkonzentration bestimmt. Die wilden männlichen Enten zeigten nach Paulke u. Haase (1978) einen Anstieg der Testosteronkonzentration im Blut von Februar bis März, dem ein Maximum im April folgte. Von Mai bis Juni kam es zu einem Abfall des Hormons Testosteron, das daraufhin bis September niedrige Konzentrationen zeigte. Zwischen September und Oktober war ein Anstieg der Hormonkonzentration zu beobachten, dem nach Paulke u. Haase (1978) bis zum Februar des darauf folgenden Jahres ein Konzentrationsabfall folgte. Auch im zweiten Beobachtungsjahr waren nach Paulke u. Haase (1978) zwei jährliche Maxima der Testosteronkonzentration, eines im Zusammenhang mit der Fortpflanzungssaison und das andere im Herbst, zu erkennen. Die domestizierten männlichen Tiere zeigten nach Paulke u. Haase (1978) zwischen März und April einen Konzentrationsanstieg des Hormons Testosteron, dem ein Maximum im Mai folgte. Minimale Hormonkonzentrationen waren im Juli zu beobachten, woraufhin es zu einem Konzentrationsanstieg zwischen Juli und August kam. Diesem zweiten Maximum im August folgte nach Paulke u. Haase (1978) ein drittes Maximum im November. Somit zeigten sich bei der domestizierten männlichen Ente drei Maxima der Testosteronkonzentration im Jahresverlauf. Das erste Maximum trat im späten Frühling auf, das zweite gewöhnlich im August und das dritte Maximum fiel in die Monate

Oktober, November oder Dezember. Die Domestikation könnte nach Paulke u. Haase (1978) zu einer Abschwächung der saisonalen Testosteronschwankungen bei der männlichen Ente führen.

Ein Anstieg der Konzentration des Hormons FSH im Blut männlicher Enten lässt sich nach Balthazart u. Hendrick (1976) ab September nachweisen. Diesem kontinuierlichen Anstieg folgt im Februar das jährliche Maximum der Hormonkonzentration. Nach einem wiederum konstanten Abfall der Hormonkonzentration werden im Sommer minimale FSH-Konzentrationen erreicht.

Die FSH-Konzentration im Blut männlicher Wildenten zeigt nach Haase et al. (1985) einen Anstieg im Februar und März, um im Gegensatz zu den Untersuchungen von Balthazart u. Hendrick (1976) Ende März/Anfang April ein jährliches Maximum zu erreichen. Minimale FSH-Konzentrationen sind nach Haase et al. (1985) Ende Mai bis Mitte Juni zu beobachten. Abgesehen von einem geringfügigen Konzentrationsanstieg im Winter zeigen sich bis zum nächsten Frühjahr niedrige FSH-Konzentrationen (Haase et al., 1985).

Zusammenfassend unterliegen die Konzentrationen der Hormone LH, FSH und Testosteron bei der männlichen Ente saisonalen Schwankungen, wobei sich der Verlauf im Wesentlichen an der Fortpflanzungssaison orientiert. Andere Zeitgeber sind möglicherweise in der Lage, den genauen Konzentrationsverlauf zu beeinflussen, was ein Grund für die zum Teil abweichenden Ergebnisse verschiedener Autoren sein könnte.

Die Testosteronkonzentration im peripheren Blut männlicher Enten unterliegt nach Balthazart (1976) diurnalen Schwankungen. In zwei Gruppen mit jeweils fünf männlichen Enten wurden maximale Testosteronkonzentrationen am Morgen um 8.00 Uhr beobachtet. Zwischen 8.00 Uhr und 12.00 Uhr kam es zu einem starken Abfall der Hormonkonzentration. Die beiden Gruppen zeigten am Nachmittag unterschiedliche Testosteronkonzentrationen. Während in einer Gruppe nach Balthazart (1976) ein kontinuierlicher Abfall der Testosteronkonzentration am Nachmittag zu sehen war, kam es in der anderen Gruppe zu einem Anstieg der Hormonkonzentration in den Nachmittagsstunden. Die durchschnittliche Testosteronkonzentration in dieser Gruppe zeigte jedoch niedrigere Werte als jene in der anderen Gruppe.

Nach Balthazart et al. (1977) zeigen die Hormone LH und FSH bei der männlichen Ente im Gegensatz zum Testosteron (Balthazart, 1976) keinen circadianen Rhythmus. Dies konnte zu drei unterschiedlichen Zeitpunkten, d.h. an Jungtieren, an Tieren zur Zeit des Wachstums der Gonaden und an Tieren während der Reproduktionsphase bestätigt werden.

Sharp et al. (1986) setzten männliche Enten für vier Monate einer Photoperiode mit sechs Stunden Licht und 18 Stunden Dunkelheit aus. Im Anschluss daran erhielten die Tiere eine Photoperiode mit 20 Stunden Licht von 4.00 Uhr bis 24.00 Uhr und vier Stunden Dunkelheit. Dieser Wechsel im Lichtregime führte zu einem Anstieg sowohl der LH-Konzentration als auch der Testosteronkonzentration im Blut der Enten, wobei maximale Hormonwerte zwei bis drei Wochen nach Verlängerung der Lichtperiode erreicht wurden.

Diesem Maximum folgte ein Abfall der LH- und Testosteronkonzentration, und fünf Wochen nach dem Wechsel der Photoperiode zeigten sich niedrigere Werte als unter der ersten Photoperiode. Während der folgenden 19 Wochen der Untersuchung veränderten sich die Konzentrationen von LH und Testosteron nach Sharp et al. (1986) nicht mehr.

Tab. 15: Zusammenfassung der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion der Sexualhormone Testosteron, Östradiol, Progesteron, FSH und LH mit Konzentrationsangaben bei der Ente

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
LH aus Plasma	RIA	Adulte männl. Enten	ca. 45 – 50 ng/ml im Mai u. November	ca. 0,1 ng/ml im Juli und Aug	Penfold et al. (2000)
Testosteron aus Plasma	RIA	Adulte männl. Enten	ca. 1,25 ng/ml von April bis Juni	gegen 0 ng/ml im Sommer (Juli bis September)	Penfold et al. (2000)
Östradiol aus Plasma	RIA	Weibl. Enten, 1 Jahr alt	ca. 260 pg/ml im September	ca. 130 pg/ml November bis Februar	Romboli u. Poli (1988)
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Enten, 1 Jahr alt	ca. 520 pg/ml Juli bis September	ca. 220 pg/ml November bis Februar	Romboli u. Poli (1988)
Östradiol aus Plasma	RIA	Weibl. Enten, 1 Jahr alt	ca. 500 pg/ml um 24.00 Uhr	ca. 50 pg/ml um 18.00 Uhr	Romboli u. Poli (1988)
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Enten, 1 Jahr alt	ca. 3,0 ng/ml um 24.00 Uhr	gegen 0 ng/ml um 18.00 Uhr	Romboli u. Poli (1988)
LH aus Plasma	RIA	Sieben männl. Wildenten	ca. 5,5 ng/ml im Frühjahr ca. 3,5 ng/ml im Herbst	ca. 2,0 ng/ml im Sommer	Haase et al. (1985)
FSH aus Plasma	RIA	Sieben männl. Wildenten	ca. 19 – 21 ng/ml im März und April	ca. 4 – 6 ng/ml Ende Mai bis Mitte Juni	Haase et al. (1985)
LH aus Plasma	RIA	Weibl. Enten	ca. 6 ng/ml einige Std. vor Ovulation	ca. 4,5 ng/ml zum Zeitpunkt der Ovulation	Tanabe et al. (1980)
Progesteron aus Plasma	RIA	Weibl. Enten	ca. 7 – 9,5 ng/ml einige Std. vor Ovulation	ca. 2 ng/ml zum Zeitpunkt der Ovulation	Tanabe et al. (1980)
Östradiol aus Plasma	RIA	Weibl. Enten	ca. 10 - 11 pg/ml einige Std. vor Ovulation	ca. 5,5 pg/ml zum Zeitpunkt der Ovulation	Tanabe et al. (1980)

Sexualhormone

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Testosteron aus Plasma	CPBA / RIA	Wilde männl. Enten	1,5 – 2,4 ng/ml im April 1,2 – 1,7 ng/ml im Herbst	0,5 – 0,7 ng/ml Juni bis September	Paulke u. Haase (1978)
Testosteron aus Plasma	CPBA / RIA	Dom. männl. Enten	2,5 – 5,0 ng/ml im Mai 2,5 – 4,0 ng/ml im August 1,5 – 1,8 ng/ml im November	1,0 – 2,5 ng/ml im Juli	Paulke u. Haase (1978)
Testosteron aus Plasma	RIA	Dom. männl. Enten	ca. 1,25 ng/ml um 8.00 Uhr	ca. 0,7 ng/ml gegen 12.00 Uhr	Balthazart (1976)
Testosteron aus Plasma	RIA	Dom. männl. Enten	>5ng/ml von März bis April ca. 4,5 ng/ml im Dezember ca. 1,5 ng/ml im Oktober		Balthazart u. Hendrick (1976)
FSH aus Plasma	RIA	Dom. männl. Enten	260 ng/ml im Februar	60 ng/ml im Sommer	Balthazart u. Hendrick (1976)
Testosteron aus Plasma	Gaschromatographie / RIA	Männl. Enten	ca. 23 ng/10ml im März und April ca. 35 ng/10ml im Spätsommer	0 – 3 ng/10ml von Oktober bis Dezember 5 ng/10 ml im Juni	Assenmacher et al. (1975)
LH aus Plasma	RIA	Neun männl. Wildenten	ca. 2,5 – 3 ng/ml im April/Mai ca. 1,5 ng/ml im Spätherbst	ca. 0,5 ng/ml im Juni	Haase et al. (1975a)
LH aus Plasma	RIA	Neun männl. dom. Enten	2,4 ng/ml im Mai 2,5 ng/ml im August	0,4 – 0,9 ng/ml Juni und Juli	Haase et al. (1975b)

CPBA= Competitive protein binding assay

FSH= Follikelstimulierendes Hormon

LH= Luteinisierendes Hormon

RIA= Radioimmunoassay

7.4. Biologische Rhythmen des Hormons Prolactin

Das in der Hypophyse synthetisierte Hormon Prolactin spielt im Rahmen der Reproduktion, insbesondere der Laktation, eine wichtige Rolle. Daneben besitzt das Prolactin offenbar eine immunmodulierende Funktion (v. Engelhardt u. Breves, 2000).

7.4.1. Pferd

Die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Prolactinkonzentration beim Pferd werden am Ende des Abschnitts in Tab. 16 zusammengefasst.

Die Prolactinkonzentration im Blut der Stute unterliegt nach Johnson (1986) einem circannualen Rhythmus. Während in den Monaten Mai bis August hohe Konzentrationen beobachtet werden, erreicht die Prolactinkonzentration von September bis Februar die niedrigsten Werte. Sowohl die Photoperiode als auch die Umgebungstemperatur haben nach Johnson (1986) Einfluss auf den biologischen Rhythmus der Prolactinkonzentration im Blut der Stute.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Johnson (1986) berichten auch Fitzgerald et al. (2000) von einem circannualen Rhythmus der Prolactinkonzentration bei der Stute. Dabei kommt es auch nach Fitzgerald et al. (2000) im Spätsommer und frühen Herbst zu einem Abfall der Prolactinkonzentration, die im Winter ihr Minimum erreicht. Im Frühjahr beginnt die Prolactinkonzentration wieder anzusteigen.

Die Untersuchungen von Fitzgerald et al. (2000) deuten zudem darauf hin, dass auch die Ansprechbarkeit der Stute auf das Hormon Melatonin, das zu einem Abfall der Prolactinkonzentration führt, einem circannualen Rhythmus unterliegt. In drei Versuchen wurde den Stuten kontinuierlich exogenes Melatonin zugeführt, wobei der erste Versuch am 9. Mai, der zweite am 22. September, und der dritte Versuch am 21. Dezember begann. In einem vierten Versuch wurde den Tieren vom 21. Juni bis zum 21. Dezember einmal täglich um 17.00 Uhr exogenes Melatonin verabreicht. Die Prolactinkonzentration im Blut konnte in allen Versuchen nur in den Monaten April bis August durch die Verabreichung von exogenem Melatonin gesenkt werden, während der übrigen Monate glich der Verlauf der Prolactinkonzentration dem unbehandelter Stuten. Der circannuale Rhythmus der Prolactinkonzentration wurde durch die Melatoningabe nicht beeinflusst, was nach Fitzgerald et al. (2000) für den endogenen Ursprung des Rhythmus spricht.

Johnson (1987) beschreibt den Effekt unterschiedlicher Lichtprogramme auf den Verlauf der Konzentration des Hormons Prolactin im Blut der Stute. Eine Gruppe von Stuten wurde im September, eine zweite Gruppe im Dezember, einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Stuten der Kontrollgruppe waren der natürlichen Photoperiode der Jahreszeit ausgesetzt, die im September 12,4 Stunden Licht und im Dezember 8,3 Stunden Licht beinhaltete. Während die Prolactinkonzentration bei der Kontrollgruppe im September abfiel und im Dezember unverändert blieb, kam es nach Johnson (1987) unter der Photoperiode mit 16 Stunden Licht sowohl im September als auch im Dezember zu einem Anstieg der

Prolactinkonzentration. Zudem konnte Johnson (1987) zeigen, dass die durch das Hormon TRH induzierte Prolactinsekretion bei der Stute der Beeinflussung durch die Jahreszeit unterliegt, indem es zwar sowohl im Januar als auch im Juni zu einem TRH-induzierten Anstieg der Prolactinkonzentration kam, dieser jedoch im Juni signifikant stärker ausgeprägt war.

Zusammenfassend unterliegt der Verlauf der Prolactinkonzentration sowie auch die Beeinflussbarkeit dieses Verlaufs bei der Stute deutlichen jahreszeitlichen Schwankungen.

Tab. 16: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Prolactin aus Serum	RIA	Erwachsene Stuten	9 ng/ml April bis Juli	ca. 1 ng/ml November bis Februar	Fitzgerald et al. (2000)
Prolactin aus Serum	RIA	Nicht trächtige Stuten	ca. 2,8 ng/ml Mai bis August	ca. 1,2 ng/ml September bis Februar	Johnson (1986)

RIA= Radioimmunoassay

7.4.2. Rind

Die Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der im Folgenden erwähnten biologischen Rhythmen der Prolactinkonzentration beim Rind werden aus Gründen der Übersicht am Ende des Abschnitts in Tab. 17 zusammengefasst.

Die Prolactinkonzentration im Plasma laktierender Rinder zeigt nach Mollett u. Malven (1982) sowohl einen circadianen als auch einen ultradianen Rhythmus. Die Plasmakonzentration des Hormons Prolactin von sechs nichtträchtigen laktierenden Holstein Rindern wurde im Abstand von 30 Minuten ermittelt. Die Tiere waren einer Lichtperiode von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr ausgesetzt. Futter und Wasser standen jederzeit ad libitum zur Verfügung, die Vorlage von frischem Futter erfolgte um 7.15 Uhr und um 19.15 Uhr. Der Milchentzug erfolgte zweimal täglich in der Zeit zwischen 5.15 Uhr und 5.45 Uhr und am Abend zwischen 17.15 Uhr und 17.45 Uhr.

Mollett u. Malven (1982) berichten von einem circadianen Rhythmus der Hormonkonzentration sowie einem ultradianen Rhythmus mit einer Phasenlänge von sechs Stunden. Die Hauptmaxima der Prolactinkonzentration wurden zwischen 10.30 Uhr und 16.00 Uhr erreicht, die Minima zwischen 6.00 Uhr und 9.00 Uhr. Von 18.00 Uhr bis 20.00 Uhr war ein Abfall in der Konzentration des Prolactins zu beobachten. Es zeigte sich ein ultradianer Rhythmus in der Ausschüttung des Hormons mit Spitzen um 22.00

Uhr, 4.00 Uhr und 10.30 Uhr. Minima des ultradianen Rhythmus waren um 19.00 Uhr, 1.00 Uhr und 7.00 Uhr zu sehen (Mollett u. Malven, 1982).

Übereinstimmend mit den Ergebnissen von Mollett u. Malven (1982) berichten auch Lefcourt et al. (1994) von einem circadianen und ultradianen Rhythmus der Prolactinkonzentration im Plasma von Rindern. Sechs weibliche laktierende Rinder waren im Rahmen der Untersuchung von Lefcourt et al. (1994) einer Photoperiode mit 16 Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 23.00 Uhr ausgesetzt. Der Milchentzug fand zweimal täglich um 8.00 Uhr und 20.00 Uhr statt, danach erhielten die Tiere ca. eine halbe Stunde Auslauf. Die Fütterung der Rinder erfolgte um 9.00 Uhr. Zwei der sechs Rinder zeigten nach Lefcourt et al. (1994) einen circadianen Rhythmus der Prolactinkonzentration mit einem Maximum um 7.30 Uhr und einem Minimum um 19.00 Uhr. Bei den restlichen vier Kühe war ein circadianer Rhythmus mit maximalen Prolactinkonzentrationen um 19.20 Uhr und minimalen Werten um 8.40 Uhr zu erkennen. Bei den ersten beiden Kühen zeigte sich zudem ein ultradianer Rhythmus der Plasmaprolactinkonzentration mit einer Periodenlänge von ca. 100 Minuten, die vier anderen Kühe zeigten einen ultradianen Rhythmus, dessen Periodenlänge von Lefcourt et al. (1994) mit 150 Minuten angegeben wird. Lefcourt et al. (1994) kommen zu dem Schluss, dass neben der Photoperiode möglicherweise andere Faktoren auf den circadianen Rhythmus der Prolactinkonzentration und auf die Periodenlänge des ultradianen Rhythmus dieses Hormons Einfluss nehmen. Die Periodenlänge des ultradianen Rhythmus könnte sich auf den Zeitpunkt der Maxima und Minima des circadianen Rhythmus auswirken.

Auch die Prolactinkonzentration im Blut von Färsen unterliegt nach Madej et al. (1985) einem täglichen Rhythmus mit maximalen Werten in der Nacht von 20.00 Uhr bis 22.00 Uhr und von 2.00 Uhr bis 5.00 Uhr und minimalen Werten am Nachmittag von 12.00 Uhr bis 18.00 Uhr. 15 Monate alte Tiere, die im Rahmen der Untersuchung von Madej et al. (1985) zweimal täglich um 7.00 Uhr und um 14.30 Uhr Futter erhielten und der natürlichen Photoperiode des Monats April mit Licht zwischen 13,9 und 15 Stunden ausgesetzt waren, zeigten die höchste durchschnittliche Prolactinkonzentration zum Zeitpunkt der Brunst. Betrug die Progesteronkonzentration im Blut der Rinder mehr als 1,3 nmol/l, zeigten sich nach Madej et al. (1985) drei biologische Rhythmen mit einer Periodenlänge von 24, zwölf und acht Stunden. Das Maximum des circadianen Rhythmus wurde um 1.30 Uhr beobachtet, die Maxima des Rhythmus mit zwölf Stunden Dauer lagen bei 9.00 Uhr und 21.00 Uhr. Der Rhythmus mit einer Periodenlänge von acht Stunden zeigte Maxima um 3.00 Uhr, 11.00 Uhr und 19.00 Uhr. Minimale Werte wurden bei dem circadianen Rhythmus nach Madej et al. (1985) um 13.30 Uhr gemessen, bei dem Rhythmus mit zwölf Stunden Dauer um 3.00 Uhr und um 15.00 Uhr, und bei dem Rhythmus mit einer Länge von acht Stunden um 7.00 Uhr, 15.00 Uhr und 23.00 Uhr. Bei Progesteronkonzentrationen unter 1,3 nmol/l zeigte sich nach Madej et al. (1985) nur ein circadianer Rhythmus der Prolactinkonzentration mit maximalen Werten um 3.30 Uhr und einem Minimum um 15.30 Uhr. Ein weiteres Tier zeigte vor Eukleation des Corpus luteum 24-, 12- und 8-Stunden Rhythmen der Prolactinkonzentration. Im Anschluss an die Eukleation war nur noch der Rhythmus mit acht Stunden Dauer nachweisbar (Madej et al., 1985).

Zusammenfassend unterliegt der Verlauf der Prolactinkonzentration beim Rind endogenen Sekretionsrhythmen, die sich gegenseitig beeinflussen. Auch eine Beeinflussung durch andere endokrine Rhythmen, wie den Reproduktionszyklus, ist zu erkennen.

Evans et al. (1991) berichten vom Einfluss der Photoperiode auf den circadianen Rhythmus der Prolactinkonzentration im Blut von Rindern. In ihren Untersuchungen setzten Evans et al. (1991) Milchkühe vier unterschiedlichen Photoperioden aus. Die erste Gruppe erhielt zwölf bis 13 Stunden Licht ab 5.00 Uhr und elf bzw. zwölf Stunden Dunkelheit. Die restlichen drei Gruppen erhielten insgesamt acht Stunden Licht, wobei diese Lichtphase aufgeteilt war in sechs Stunden Licht von 5.00 Uhr bis 11.00 Uhr für alle Gruppen, eine zweistündige Lichtphase von 15.00 Uhr bis 17.00 Uhr für die zweite Gruppe, eine Lichtphase von 18.00 Uhr bis 20.00 Uhr für die dritte Gruppe, und Licht von 21.00 Uhr bis 23.00 Uhr für die vierte Gruppe. Nach Evans et al. (1991) zeigte die Konzentration des Hormons Prolactin bei allen Gruppen einen circadianen Rhythmus mit zwei bis drei Maxima. Ein Maximum findet sich dabei regelmäßig zu Beginn der Hauptlichtphase, d.h. der Morgendämmerung, ein zweites am Ende der Lichtperiode, d.h. unter den fragmentierten Lichtregimen während des zweistündigen Lichtimpulses. Die zweistündige Lichtphase von 18.00 Uhr bis 20.00 Uhr führte nach Evans et al. (1991) zur Ausprägung eines besonders stabilen circadianen Rhythmus, weshalb die photosensitive Phase für das Hormon Prolactin nach Evans et al. (1991) 13 bis 15 Stunden nach der Morgendämmerung, d.h. dem Beginn der Hauptlichtperiode, liegt. Der circadiane Rhythmus der Prolactinkonzentration unter den anderen Lichtregimen zeigte sich dagegen weniger konstant.

Im Gegensatz zu Mollett u. Malven (1982), Madej et al. (1985) und Lefcourt et al. (1994) konnten Fulkerson et al. (1980) im Rahmen ihrer Untersuchungen an 18 Monate alten, nicht trächtigen Kalbinnen weder einen circadianen noch einen ultradianen Rhythmus der Prolactinkonzentration feststellen. Die Sekretion des Hormons Prolactin erfolgte vielmehr in unregelmäßigen Schüben.

Der circadiane Verlauf der Prolactinkonzentration unterliegt nach Borromeo et al. (1994) einem jahreszeitlichen Einfluss. Die Prolactinkonzentration im Blut von 16 Monate alten, nichtträchtigen Rindern zeigt im Winter nach Borromeo et al. (1994) ein nächtliches Maximum gegen 4.00 Uhr. Im Sommer folgt dem Maximum um 4.00 Uhr hingegen ein zweiter Konzentrationsanstieg gegen 12.30 Uhr sowie ein drittes Maximum um 22.30 Uhr. Neben dem circadianen Sekretionsmuster zeigt das Hormon Prolactin nach Borromeo et al. (1994) einen circannualen Rhythmus. Maximale Prolactinkonzentrationen werden hierbei in den Monaten Mai bis Juli beobachtet, minimale Konzentrationen zeigen sich von November bis Januar. Dies stimmt im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Fitzgerald et al. (2000) und Johnson (1986) bei der Stute überein.

Dahl et al. (2002) geben einen Überblick über die Effekte der Photoperiode auf das Immunsystem von Rindern. Eine Photoperiode mit langer Lichtperiode vermindert im Organismus die Ausschüttung des Hormons Melatonin, was wiederum zu einem erhöhten Spiegel des Hormons Prolactin führt. Die Ergebnisse einer Reihe von Autoren deuten nach Dahl et al. (2002) darauf hin, dass dem Prolactin eine Vermittlerrolle zwischen der Photoperiode einerseits und dem Immunsystem andererseits zukommt. Der Nachweis von

Prolactinrezeptoren auf bovinen Lymphozyten, sowie die gesteigerte Resistenz gegenüber Lipopolysacchariden von Kälbern, die einer Photoperiode mit langer Lichtphase ausgesetzt waren, spricht für die wichtige Rolle des rhythmisch sezernierten Hormons Prolactin als Immunmodulator (Dahl et al., 2002).

Tab. 17: Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Rind

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
Prolactin aus Plasma	EIA	Nicht trächtige Rinder, 16 Mon. alt	23,4 ng/ml von Mai bis Juli	2,2 ng/ml von November bis Januar	Borromeo et al. (1994)
Prolactin aus Plasma	RIA	Sechs weibl.lakt. Rinder	40 ng/ml um 19.20 Uhr (vier Kühe) 29 ng/ml um 7.30 Uhr (zwei Kühe)	28 ng/ml um 8.40 Uhr (vier Kühe) 15 ng/ml um 19.00 Uhr (zwei Kühe)	Lefcourt et al. (1994)
Prolactin aus Plasma	RIA	Weibl. Tiere; 15 Mon. alt	ca. 10 – 15 µg/l von 20.00 – 22.00 Uhr und von 2.00 – 5.00 Uhr	ca. 3 – 8 µg/l von 12.00 – 18.00 Uhr	Madej et al. (1985)
Prolactin aus Plasma	RIA	Sechs nichtträcht. laktierende Rinder	ca. 34 – 36 ng/ml von 10.30 – 16.00 Uhr	ca. 25 ng/ml von 6.00 – 9.00 Uhr	Mollett u. Malven (1982)

EIA= Enzymimmunoassay

RIA= Radioimmunoassay

7.4.3. Schwein

Die Konzentrationsangaben des Maximums und Minimums des circannualen Rhythmus der Prolactinkonzentration beim Schwein finden sich in Tab. 18.

Die Prolactinkonzentration im Blut von Wildschweinen unterliegt nach Ravault et al. (1982) saisonalen Schwankungen. Bei weiblichen Wildschweinen zeigte sich nach Ravault et al. (1982) von Januar bis Juni/Juli ein signifikanter Anstieg der Prolactinkonzentration im Blut, diesem folgte ein Konzentrationsabfall bis Dezember. Auch beim männlichen Wildschwein wurden im Juni höhere Prolactinkonzentrationen als im Januar gemessen.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen beim Wildschwein wurden nach Ravault et al. (1982) auch bei domestizierten weiblichen Schweinen in den Sommermonaten höhere Prolactinkonzentrationen im Blut beobachtet. Hohen Prolactinkonzentrationen von Juni

bis September standen niedrige Konzentrationen von Oktober bis März gegenüber. Beim männlichen domestizierten Schwein zeigten die Prolactinkonzentrationen hingegen nach Ravault et al. (1982) keine saisonalen Schwankungen. Bei domestizierten, ovariektomierten Schweinen konnten Ravault et al. (1982) einen signifikanten Abfall der Prolactinkonzentration von Oktober bis Dezember gegenüber den Monaten Juni bis September nachweisen.

Ein circadianer Rhythmus der Prolactinkonzentration konnte nach Ravault et al. (1982) im Rahmen einer Untersuchung an vier weiblich kastrierten Schweinen mittels stündlicher Blutentnahme in den Monaten Juli und Dezember nicht nachgewiesen werden. Die durchschnittliche Prolactinkonzentration über 24 Stunden war jedoch auch hier im Juli höher als im Dezember (Ravault et al., 1982).

Tab. 18: Maximum und Minimum des circannualen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben beim Schwein

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Prolactin aus Plasma	RIA	Wildschweine	ca. 55 ng/ml (männl.) und ca. 50 ng/ml (weibl.) im Juni/Juli	ca. 20 ng/ml (männl.) und ca. 30 ng/ml (weibl.) im Dezember	Ravault et al. (1982)

RIA= Radioimmunoassay

7.4.4. Legehennen

Maximale und minimale Konzentrationen des täglichen Prolactinverlaufs bei der Legehenne ergeben sich aus Tab. 19.

Scanes et al. (1977) untersuchten den Verlauf der Konzentration des Hormons Prolactin im Blut von Legehennen im Zusammenhang mit dem Ovulationszyklus. 24 Weisse Leghorn Hennen waren einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Dabei zeigte sich nach Scanes et al. (1977), dass es ungefähr zwei Stunden vor dem präovulatorischen LH-Peak zu einem signifikanten Abfall der Prolactinkonzentration kommt. Minimale Werte waren während des LH-Peaks zu beobachten, nach diesem kam es zu einem Anstieg der Prolactinkonzentration.

Ähnlich wie beim Rind zeigt sich damit auch bei der Legehenne der Einfluss des Ovarialzyklus auf die Sekretion des Hormons Prolactin.

Tab. 19: Maximum und Minimum des biologischen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben bei der Legehenne

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/Zeit	Minimale Konzentrationen/Zeit	Autor
Prolactin aus Plasma	RIA	Weisse Leghorn Hennen	ca. 56 ng/ml nach LH-Peak	ca. 35 ng/ml vor und während LH-Peak	Scanes et al. (1977)

RIA= Radioimmunoassay

7.4.5. Enten

Maximale und minimale Konzentrationen des circannualen Rhythmus der Prolactinkonzentration bei der Ente ergeben sich aus Tab. 20.

Der circadiane Rhythmus der Prolactinkonzentration zeigt nach Ensor u. Phillips (1970) bei der Ente ein Maximum nach Sonnenaufgang und ein Minimum zwölf Stunden danach. Die Photoperiode, Futter und der Hydratationszustand des Tieres beeinflussen die Prolactinkonzentration, indem zum einen dem Sonnenaufgang ein Anstieg der Hormonkonzentration folgt, zum anderen ein Konzentrationsanstieg unmittelbar vor der Fütterung beobachtet wird. Dehydratation des Tieres führt im Gegensatz dazu zu einem Abfall der Prolactinkonzentration (Ensor u. Phillips, 1970).

Darüber hinaus zeigt sich bei männlichen Wildenten nach Haase et al. (1985) ein circannualer Rhythmus der Prolactinkonzentration im Blut. Dabei wird im April und Mai parallel zur Fortpflanzungssaison ein Anstieg der Prolactinkonzentration beobachtet, dem maximale Konzentrationen im Juni folgen. Das Maximum der Prolactinkonzentration fällt somit mit dem Ende der Fortpflanzungssaison zusammen. Während der Sommermonate kommt es nach Haase et al. (1985) zu einem Abfall der Prolactinwerte. Den niedrigen Konzentrationen im Herbst folgt ein geringer und unregelmäßiger Konzentrationsanstieg im Winter.

Auch bei der Ente sind somit neben täglichen Schwankungen Konzentrationsunterschiede im Jahresverlauf zu beobachten.

Tab. 20: Maximum und Minimum des biologischen Rhythmus der Sekretion des Hormons Prolactin mit Konzentrationsangaben bei der Ente

Hormon	Methode	Tiere	Maximale Konzentrationen/ Zeit	Minimale Konzentrationen/ Zeit	Autor
Prolactin aus Plasma	RIA	Männl. Wildenten	ca. 21 ng/ml im Juni	ca. 14 ng/ml im Herbst	Haase et al. (1985)

RIA= Radioimmunoassay

8. Biologische Rhythmen bei Blutparametern

Beim Menschen unterliegt eine Reihe von biochemischen Blutparametern diurnalen Schwankungen (Pocock et al., 1989). Im Rahmen einer Studie von Pocock et al. (1989) wurde Männern im Alter von 40 bis 59 Jahren in der Zeit von 9.00 Uhr bis 19.00 Uhr Blut entnommen. Obwohl die meisten untersuchten biochemischen Blutparametern diurnale Veränderungen zeigten, waren diese bei einer Reihe von Parametern besonders deutlich. Die Bilirubinkonzentration zeigte nach Pocock et al. (1989) am Morgen erhöhte Werte, gegen Nachmittag war ein starker Konzentrationsabfall zu beobachten. Im Gegensatz dazu waren die Phosphatkonzentration und die Konzentration der Triglyceride nach Pocock et al. (1989) durch einen über den Tag verteilten kontinuierlichen Anstieg gekennzeichnet. Die Kaliumkonzentration war am Vormittag erhöht und zeigte am Nachmittag niedrige Werte. Bei den Parametern Harnstoff und Creatinin war nach Pocock et al. (1989) ein Anstieg im Verlauf des Nachmittages zu erkennen, wobei die Harnstoffkonzentration stärkere diurnale Veränderungen zeigte.

8.1. Pferd

Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind Konzentrationsangaben der Maxima und Minima der erwähnten Blutparameter beim Pferd Tab. 21 zu entnehmen.

Die Konzentration des Enzyms Alaninaminotransferase, das sich vor allem im Herz- und Skelettmuskel sowie in der Leber findet, zeigt bei erwachsenen Stuten nach Komosa et al. (1990b) einen diurnalen Rhythmus mit einem Maximum in der Zeit um Mitternacht. Auch die Konzentration des Muskel- und Leberenzym Aspartataminotransferase unterliegt einem diurnalen Rhythmus, wobei das Maximum auch hier um Mitternacht beobachtet wird. Die beiden Enzyme zeigen zudem nach Komosa et al. (1990b) jahreszeitlich bedingte Konzentrationsschwankungen, indem es ab September/November bis März zu einem Anstieg der durchschnittlichen Konzentration der beiden Werte im Blut kommt. Im Gegensatz zum erwachsenen Tier kann ein diurnaler Rhythmus in der Konzentration der Alaninaminotransferase im Blut beim Fohlen erst im Alter von sieben Monaten, d.h. nach dem Absetzen, beobachtet werden. Der Rhythmus der Aspartataminotransferase zeigt sich beim Fohlen erst im Alter von zwölf Monaten.

Die Aktivität der Enzyme Alaninaminotransferase und Aspartataminotransferase unterliegt auch nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) bei der Stute sowohl diurnalen als auch saisonalen Schwankungen. Vier trächtigen und vier nichtträchtigen Stuten wurde im Rahmen der Untersuchung einmal im Monat über 24 Stunden alle vier Stunden Blut entnommen. Die Tiere waren der natürlichen Photoperiode ausgesetzt. Die Alaninaminotransferase nichtträchtiger Stuten zeigte nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) einen diurnalen Rhythmus mit maximalen Werten gegen 23.30 Uhr. Bei den trächtigen Stuten konnte der diurnale Rhythmus des Enzyms bis zum Ende des ersten Drittels der Trächtigkeit beobachtet werden. Zudem zeigte sich nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) ein circannualer Rhythmus der Alaninaminotransferaseaktivität, dessen Maximum übereinstimmend mit den Ergebnissen von Komosa

et al. (1990b) bei nichtträchtigen Stuten in die zweite Januarhälfte, bei trächtigen Stuten hingegen in die erste Januarhälfte fiel.

Die Aktivität der Aspartataminotransferase zeigte nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) diurnale Schwankungen mit Maxima in der Zeit zwischen 22.00 Uhr und 24.00 Uhr und Minima zwischen 4.00 Uhr und 6.00 Uhr, wobei die Trächtigkeit hierauf keinen Einfluss hatte. Ein circadianer Rhythmus mit maximalen Werten um 24.00 Uhr zeigte sich jedoch nur bei den nichtträchtigen Tieren. Auch bei diesem Enzym war nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) ein saisonaler Rhythmus zu beobachten, wobei maximale Enzymaktivitäten bei den nichtträchtigen Stuten in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Komosa et al. (1990b) in der zweiten Januarhälfte auftraten. Im Gegensatz dazu zeigte sich das saisonale Maximum der Aspartataminotransferaseaktivität bei den trächtigen Stuten im September.

Die Konzentration des Gesamtproteins im Serum von Stuten zeigte in den Untersuchungen von Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) weder bei trächtigen noch bei nichtträchtigen Tieren einen diurnalen Rhythmus. Nichtträchtige Tiere wiesen einen circannualen Rhythmus bezüglich des Gesamtproteins im Blut auf mit maximalen Werten im August und minimalen Konzentrationen während der Wintermonate. Der Abfall der Gesamtproteinkonzentration im Winter konnte bei trächtigen Stuten nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991a) nicht beobachtet werden. Bei trächtigen Stuten kam es zum Verschwinden des circannualen Rhythmus der Gesamtproteinkonzentration.

Die Glucose- und Laktatkonzentrationen im Blut des Pferdes zeigen nach Gill et al. (1984) keinen circadianen Rhythmus. Trotzdem unterliegen die Konzentrationen beider Parameter diurnalen Schwankungen. Mittels einer alle vier Stunden erfolgenden Blutentnahme konnten Gill et al. (1984) zeigen, dass die Laktatkonzentration im Blut beim Hengst zwei Maxima, das erste um 16.00 Uhr und das zweite um 24.00 Uhr, aufwies. Minimale Laktatwerte wurden um 4.00 Uhr beobachtet. Bei den Stuten erreichte die Laktatkonzentration ein Maximum um 20.00 Uhr und ein Minimum um 4.00 Uhr. Das Maximum der Glucosekonzentration war beim Hengst nach Gill et al. (1984) um 8.00 Uhr zu beobachten, minimale Konzentrationen wurden gegen 4.00 Uhr gemessen. Bei den Stuten erreichte die Blutglucose nach Gill et al. (1984) um 20.00 Uhr maximale und um 16.00 Uhr minimale Werte.

Mäenpää et al. (1988) konnten im Rahmen ihrer Untersuchung an 20 trächtigen Stuten und 15 Fohlen zeigen, dass die Konzentration der fettlöslichen Vitamine A und E im Blut saisonalen Schwankungen unterliegt. Die Vitamin A-Konzentration der Tiere, die von Juni bis Oktober auf der Weide gehalten wurden, verringerte sich nach Mäenpää et al. (1988) während der Wintermonate und erreichte ein Minimum von April bis Mai. Mit Beginn der Weidesaison kam es im Juni zu einem Anstieg der Vitamin A-Konzentration. Auch die Vitamin E-Konzentration zeigte einen Abfall in den Wintermonaten mit minimalen Werten von April bis Mai. Das Verbringen der Tiere auf die Weide führte nach Mäenpää et al. (1988) auch im Falle des Vitamin E zu einem Konzentrationsanstieg im Juni.

Die Erythrozytenzahl und der Hämoglobingehalt im Blut der Stute unterliegen nach Gill u. Wanska (1978) saisonalen Schwankungen. Dabei kommt es nach Gill u. Wanska (1978)

im Winter zu einem Abfall der Erythrozytenzahl, des Hämoglobingehaltes und des Hämatokrits.

Trächtigkeit und Laktation führen nach Gill u. Kownacka (1979) zur Anpassung saisonaler Schwankungen einiger Blutparameter an die veränderten Bedürfnisse der Stute. Zehn trächtigen Stuten wurde zum Zwecke der Untersuchung einiger hämatologischer Parameter einmal im Monat über den Zeitraum von einem Jahr Blut entnommen. Die Anzahl der Erythrozyten im Blut der trächtigen Stuten erreichte dabei maximale Werte im Herbst und Winter, minimale Werte wurden im späten Frühling und im Sommer gemessen. Der Abfall der Erythrozytenanzahl von März bis Juni und der Anstieg von Juni bis August waren nach Gill u. Kownacka (1979) signifikant. Die hohen Hämoglobinkonzentrationen im Winter wurden nach Gill u. Kownacka (1979) durch einen Anstieg von November bis März verursacht. Dem Maximum im März folgte ein Abfall der Hämoglobinkonzentration von März bis August. Der Hämatokritwert der trächtigen Stuten zeigte einen Abfall von September bis November, woraufhin ein steiler Anstieg zu beobachten war, der zu maximalen Werten im Februar führte. In den folgenden Monaten fiel der Hämatokrit ab bis zum Minimum im Mai (Gill u. Kownacka, 1979).

Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) berichten über saisonale Schwankungen hämatologischer Parameter bei Araber-Pferden. Im Rahmen ihrer Untersuchung erfolgte eine Einteilung der Tiere in vier Gruppen. Die erste Gruppe bestand aus trächtigen Stuten, die zweite Gruppe aus nicht trächtigen Stuten. In die dritte und vierte Gruppe waren ältere und jüngere Fohlen eingeteilt. Der Hämoglobingehalt im Blut zeigte nach Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) bei allen Gruppen einen circannualen Rhythmus mit maximalen Werten während der Wintermonate, was mit den Ergebnissen von Gill u. Kownacka (1979) übereinstimmt. Das Maximum bei den trächtigen Stuten fiel in den Monat Dezember, das Maximum der nichtträchtigen Stuten zeigte sich zwischen November und Dezember. Bei den älteren Fohlen waren maximale Hämoglobinwerte im Januar zu beobachten, während die jüngeren Fohlen maximale Werte zwischen Dezember und Januar zeigten. Auch der Hämatokrit unterlag nach Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) circannualen Schwankungen. Das winterliche Maximum war nach Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) im Gegensatz zu Gill u. Kownacka (1979) bei den trächtigen Stuten jedoch im Dezember zu beobachten. Bei den nichtträchtigen Stuten fiel das Maximum in den Monat November. Die älteren Fohlen zeigten maximale Hämatokritwerte im Januar, die jüngeren Fohlen hingegen zwischen Oktober und November. Im Gegensatz zu den vorher erwähnten Parametern und zu den Ergebnissen von Gill u. Kownacka (1979) zeigten nach Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) nur die Fohlen saisonale Schwankungen in der Erythrozytenzahl. Die Gruppe älterer Fohlen zeigte maximale Werte im April, die Gruppe jüngerer Fohlen zwischen Februar und März.

Ein circadianer Rhythmus konnte im Rahmen der Untersuchung von Komosa et al. (1990a) weder für den Hämatokrit noch für den Hämoglobingehalt im Blut laktierender Stuten und ihrer Fohlen nachgewiesen werden.

Zusammenfassend unterliegen die circannualen Rhythmen des roten Blutbildes beim Pferd der Beeinflussung durch das Alter und den Reproduktionsstatus der Tiere.

Tab.21: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Gesamtprotein aus Serum	Buret-Methode	Nicht trächtige Stuten	6,9 g/100 ml im August und Mai	5,0 bis 5,4 g/100 ml im Oktober und in den Wintermonaten	Flisinska-Bojanowska et al. (1991a)
Alaninamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier trächtige Stuten	7,00 U	3,33 U	Flisinska-Bojanowska et al. (1991b)
Alaninamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier nicht trächtige Stuten	7,70 U um 23.30 Uhr	3,73 U	Flisinska-Bojanowska et al. (1991b)
Aspartatamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier trächtige Stuten	215 U von 22.00 – 24.00 Uhr	96 U von 4.00 – 6.00 Uhr	Flisinska-Bojanowska et al. (1991b)
Aspartatamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier nicht trächtige Stuten	277 U von 22.00 – 24.00 Uhr	94 U von 4.00 – 6.00 Uhr	Flisinska-Bojanowska et al. (1991b)
Alaninamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier nicht trächtige Stuten	1,15 U/g Protein im Januar/Februar	0,70 U/g Protein im August	Komosa et al. (1990b)
Aspartatamino-transferase aus Serum	Bestimmung nach Reitman u. Fränkel	Vier nicht trächtige Stuten	39 U/g Protein im Januar	15 U/g Protein im August u. September	Komosa et al. (1990b)
Vitamin A aus Serum	HPLC	Stuten und Fohlen	ca. 250 – 300 µg/l von Juli bis September	ca. 150 µg/l im April/Mai	Mäenpää et al. (1988)
Vitamin E aus Serum	HPLC	Stuten und Fohlen	ca. 2,5 – 3 mg/l von Juli bis September	ca. 1,5 mg/l im April/Mai	Mäenpää et al. (1988)
Erythrozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Ältere Fohlen	13,5 x 10 ⁶ /mm ³ im April	10 x 10 ⁶ /mm ³ im Februar	Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986)
Erythrozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Jüngere Fohlen	14,7 x 10 ⁶ /mm ³ von Februar bis März	10,8 x 10 ⁶ /mm ³ im April	Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986)

Blutparameter

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Hkt	Mikro- methode	Trächtige Stuten	43,8% im Dezember	35,3% im April	Gill u. Kompanows- ka-Jeziarska (1986)
Hkt	Mikro- methode	Nicht trächtige Stuten	48,7% im November	37,3% im Februar	Gill u. Kompanows- ka-Jeziarska (1986)
Hkt	Mikro- methode	Ältere Fohlen	40,8% im Januar 40,9% im September	32,8% im August	Gill u. Kompanows- ka-Jeziarska (1986)
Hkt	Mikro- methode	Jüngere Fohlen	38,9% von Oktober bis November	32,4% im April	Gill u. Kompanows- ka-Jeziarska (1986)
Glucose im Blut	O-toluidin- Methode	Acht Hengste	89,2 mg% um 8.00 Uhr	67,1 mg% um 4.00 Uhr	Gill et al. (1984)
Glucose im Blut	O-toluidin- Methode	Sechs Stuten	78,4 mg% um 20.00 Uhr	59,9 mg% um 16.00 Uhr	Gill et al. (1984)
Laktat im Blut	Bestimmung nach Baker und Summerson	Acht Hengste	11,2 mg% um 16.00 Uhr 11,3 mg% um 24.00 Uhr	8,2 mg% um 4.00 Uhr	Gill et al. (1984)
Laktat im Blut	Bestimmung nach Baker und Summerson	Sechs Stuten	13,1 mg% um 20.00 Uhr	8,0 mg% um 4.00 Uhr	Gill et al. (1984)
Hkt	Mikro- methode	Zehn trächtige Stuten	48,9% Februar	35,2% Mai	Gill u. Kownacka (1979)
Erythrozyten	Thom-Zeiss- Kammer	Zehn trächtige Stuten	9,7 x 10 ⁶ /mm ³ im Oktober	6,7 x 10 ⁶ /mm ³ im Juni	Gill u. Kownacka (1979)
Erythrozyten	Thom-Zeiss- Kammer	Nicht trächtige Stuten, 5 – 13 Jahre alt	10,8 x 10 ⁶ /mm ³ Juli	8,4 x 10 ⁶ /mm ³ Januar	Gill u. Wanska (1978)

Hkt= Hämatokrit

HPLC= High performance liquid chromatography

8.2. Rind

Die Konzentrationsangaben der beim Rind besprochenen Blutparameter sind Tab. 22 zu entnehmen.

Nach Unshelm (1969b) unterliegen das Gesamteiweiss und die Albuminfraktion, nicht jedoch die Globuline, im Blut des Rindes signifikanten diurnalen Schwankungen. Im Rahmen der Untersuchung von Unshelm (1969b) erfolgte die Blutprobenentnahme alle zwei Stunden von 8.00 Uhr bis 18.00 Uhr. Dabei zeigte sich nach Unshelm (1969b) eine Verminderung der Gesamteiweisswerte von 8.00 Uhr bis 14.00 Uhr. Um 16.00 Uhr erfolgte ein deutlicher Anstieg, dem wiederum ein Abfall der Werte bis 18.00 Uhr folgte. Der Albuminanteil stieg von 8.00 Uhr bis zu einem Maximum um 14.00 Uhr. Einem Abfall bis 16.00 Uhr folgte nach Unshelm (1969b) ein zweiter Anstieg bis 18.00 Uhr. Die Globuline zeigten nach Unshelm (1969b) keine signifikanten tageszeitlichen Schwankungen, wobei die β -Globuline ein Minimum um 14.00 Uhr, die γ -Globuline einen Abfall der Werte von 8.00 Uhr bis 14.00 Uhr mit einem darauf folgenden geringfügigen Anstieg zeigten.

15 Simmentalerkühen aus fünf Betrieben wurde im Rahmen der Untersuchung von Stämpfli et al. (1980) über einen Zeitraum von 18 Stunden alle zwei Stunden Blut entnommen. Bei 13 der 30 untersuchten Blutparameter wirkte sich der Entnahmezeitpunkt nach Stämpfli et al. (1980) auf das Ergebnis aus. Die Konzentration des Gesamtproteins nahm im Tagesverlauf ab, wobei maximale Konzentrationen im Gegensatz zu den Ergebnissen von Unshelm (1969b) von 4.30 Uhr bis 6.30 Uhr, minimale Konzentrationen von 20.30 Uhr bis 22.30 Uhr beobachtet wurden. Albumin fiel im Unterschied zum Gesamtprotein erst ab 16.30 Uhr ab.

Die höchsten Chloridkonzentrationen traten nach Stämpfli et al. (1980) in der zweiten Tageshälfte, d.h. zwischen 14.30 Uhr und 22.30 Uhr auf. Die Kalium- und Calciumkonzentration fiel von 4.30 Uhr bis 8.30 Uhr, um hiernach anzusteigen. Nach einem tiefen Wert um 18.30 Uhr kam es nach Stämpfli et al. (1980) erneut zum Ansteigen der beiden Elektrolytwerte. Die Magnesiumkonzentration zeigte erhöhte Werte in der Zeit von 10.30 Uhr bis 16.30 Uhr mit einem Maximum um 14.30 Uhr. Dies stimmt mit den Untersuchungen von Unshelm u. Hagemeister (1971) überein, die das Maximum der Magnesiumkonzentration im Zeitraum von 12.00 Uhr bis 14.00 Uhr beobachteten. Neben der Tageszeit und interindividuellen Faktoren beeinflusst nach Stämpfli et al. (1980) auch der Betrieb eine Reihe von Blutparametern, wobei markante Unterschiede zwischen den Betrieben in der Untersuchung von Stämpfli et al. (1980) vor allem beim Cholesterin und Kupfer auftraten.

Unshelm u. Hagemeister (1971) untersuchten den tageszeitlichen Verlauf einer Reihe von Blutparametern beim Rind. Im Zeitraum von 8.00 Uhr bis 18.00 Uhr wurde zwölf Kühen alle zwei Stunden Blut entnommen. Die Fütterung erfolgte am Morgen zwischen 6.00 Uhr und 8.00 Uhr und am Nachmittag in der Zeit von 14.00 Uhr bis 16.00 Uhr. Eine deutliche Schwankung im Tagesverlauf zeigte die Natriumkonzentration, deren Werte sich von 8.00 Uhr bis 14.00 Uhr verringerten, um hiernach wieder anzusteigen mit einem zweiten Maximum gegen 16.00 Uhr. Im Gegensatz dazu zeigte sich bei der Kaliumkonzentration ein Anstieg bis zum Mittag, dem ein Abstieg und ein Minimum um 16.00 Uhr folgten.

Stämpfli et al. (1980) beobachteten dagegen maximale Kaliumkonzentrationen um 22.30 Uhr. Während die Eisenkonzentration in der Untersuchung von Unshelm u. Hagemeister (1971) ein Maximum am Morgen um 8.00 Uhr zeigte, lag das Maximum der Calciumkonzentration im Zeitraum zwischen 10.00 Uhr und 12.00 Uhr, was weitgehend mit den Ergebnissen von Stämpfli et al. (1980) übereinstimmt. Das Maximum der Magnesiumkonzentration wurde nach Unshelm u. Hagemeister (1971) um 12.00 Uhr erreicht, jenes der Glucosekonzentration um 14.00 Uhr.

Unshelm u. Hagemeister (1969) beschreiben Veränderungen verschiedener Kriterien des Säurebasenhaushaltes im Tagesverlauf beim Rind. Im Rahmen der Untersuchung wurde zwölf Kühen an drei Tagen von 8.00 Uhr bis 18.00 Uhr alle zwei Stunden Blut entnommen. Standard-Bikarbonat und der Basenüberschuss, eine Messgrösse für die Konzentration an Pufferbasen im Blut, verminderten sich nach Unshelm u. Hagemeister (1969) im Tagesverlauf, lediglich um 14.00 Uhr zeigten diese Parameter einen geringen Anstieg. Der pCO₂-Wert zeigte ab 8.00 Uhr einen Abfall, veränderte sich in der Zeit zwischen 10.00 Uhr und 14.00 Uhr wenig, und stieg zwischen 14.00 Uhr und 16.00 Uhr stark an. Bis 18.00 Uhr fiel der pCO₂-Wert nach Unshelm u. Hagemeister (1969) erneut ab. Der pH-Wert im Blut der Rinder zeigte zwei Maxima gegen 10.00 Uhr und 14.00 Uhr und ein Minimum um 12.00 Uhr. Von 14.00 Uhr bis 16.00 Uhr beobachteten Unshelm u. Hagemeister (1969) einen starken Abfall des pH-Wertes. Die Kriterien des Säurebasenhaushaltes unterliegen nach Unshelm u. Hagemeister (1969) einer signifikanten Beeinflussung durch die Tageszeit, wobei den Veränderungen eine endogene Rhythmik zugrunde liegen dürfte.

Die Erythrozytenzahl, der Hämoglobingehalt und der Hämatokrit unterliegen nach Unshelm (1968) beim Rind tageszeitabhängigen Schwankungen. Zum Zwecke der Untersuchung diurnaler Schwankungen dieser Blutparameter wurde zwölf Kühen zwischen 8.00 Uhr und 18.00 Uhr alle zwei Stunden Blut entnommen. Die Tiere erhielten zweimal täglich Grundfutter zwischen 6.00 Uhr und 8.00 Uhr und zwischen 14.00 Uhr und 16.00 Uhr und Kraftfutter um 4.00 Uhr und 14.00 Uhr. Die Erythrozyten zeigten nach Unshelm (1968) ein Maximum am Morgen. Um 14.00 Uhr erfolgte ein Anstieg der Erythrozytenzahl, dem eine Verminderung der Werte bis zum Abend folgte. Das Maximum der Hämoglobinkonzentration wurde nach Unshelm (1968) am Morgen um 8.00 Uhr beobachtet. Die Hämoglobinkonzentration fiel im Tagesverlauf bis zum Minimum um 18.00 Uhr kontinuierlich ab, lediglich um 16.00 Uhr zeigte sich ein leichter Anstieg. Der Hämatokrit zeigte maximale Werte am Morgen und minimale Werte am Abend. Die Verminderung des Hämatokritwertes im Verlauf des Tages wurde nach Unshelm (1968) durch zwei Anstiege um 12.00 Uhr und 16.00 Uhr unterbrochen.

Paape et al. (1974) führten Untersuchungen an zwölf laktierenden Holstein Friesian Rindern zur Bestimmung rhythmischer Schwankungen von Parametern des roten Blutbildes bei dieser Tierart durch. Die Konzentration der Erythrozyten im Blut unterlag nach Paape et al. (1974) deutlichen Schwankungen innerhalb der 24 Stunden, jedoch war kein diurnaler Rhythmus zu erkennen.

Tab. 22: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Rind

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Gesamtprotein im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 81 g/l von 4.30 – 6.30 Uhr	ca. 74 g/l von 20.30 – 22.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Albumin im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 37,5 g/l um 8.30 u. 16.30 Uhr	ca. 34,0 g/l um 22.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Chlorid im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 104 mmol/l von 14.30 – 22.30 Uhr	ca. 101 mmol/l um 8.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Kalium im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 4,50 mmol/l um 22.30 Uhr	ca. 3,75 mmol/l um 8.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Calcium im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 2,5 mmol/l um 12.30 u. 22.30 Uhr	ca. 2,3 mmol/l um 8.30 u. 18.30 – 20.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Magnesium im Blut	keine Angaben	15 weibl. Rinder	ca. 1,05 mmol/l um 10.30 – 16.30 Uhr	ca. 0,85 mmol/l von 18.30 – 22.30 Uhr	Stämpfli et al. (1980)
Natrium im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	331 mg/100 ml um 8.00 Uhr	323 mg/100 ml um 14.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)
Kalium im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	17,5 mg/100 ml von 10.00 – 12.00 Uhr	16,6 mg/100 ml um 16.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)
Eisen im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	160 µg/100 ml um 8.00 Uhr	145 µg/100 ml um 18.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)
Calcium im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	9,7 mg/100 ml von 10.00 – 12.00 Uhr	9,5 mg/100 ml um 18.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)
Magnesium im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	1,95 mg/100 ml von 12.00 – 14.00 Uhr	1,85 mg/100 ml um 8.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)
Glucose im Blut	keine Angaben	12 gesunde Rinder, durchschnittl. 5 Jahre alt	65 mg/100 ml um 14.00 Uhr	59 mg/100 ml um 10.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1971)

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Standard-Bikarbonat im venösen Blut	elektronisch	12 Rinder, 3 – 8 Jahre alt	26,3 meq/l Plasma um 8.00 Uhr	25,3 meq/l Plasma von 16.00 – 18.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1969)
Basenüberschuss im venösen Blut	elektronisch	12 Rinder, 3 – 8 Jahre alt	2,8 meq/l Blut um 8.00 Uhr	1,6 meq/l Blut von 16.00 – 18.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1969)
pCO ₂ im venösen Blut	elektronisch	12 Rinder, 3 – 8 Jahre alt	46,0 mm Hg um 16.00 Uhr	43,5 mm Hg um 12.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1969)
pH im venösen Blut	elektronisch	12 Rinder, 3 – 8 Jahre alt	7,405 um 10.00 u. 14.00 Uhr	7,385 um 16.00 Uhr	Unshelm u. Hagemeister (1969)
Gesamteiweiss aus Serum	photometrisch (Biuret-Methode)	29 gesunde Kühe, 4 – 11 Jahre alt	7,8 g/100 ml um 8.00 u. 16.00 Uhr	7,6 g/100 ml um 18.00 Uhr	Unshelm (1969b)
Albuminfraktion aus Serum	elektrophoretische Auftrennung	29 gesunde Kühe, 4 – 11 Jahre alt	43,5% am Gesamtprotein um 14.00 Uhr	41% am Gesamtprotein um 8.00 Uhr	Unshelm (1969b)
Erythrozyten	Elektronische Zellzählung	Weibl. Rinder, 3 – 8 Jahre alt	ca. 4,8 Mill/mm ³ um 8.00 und 14.00 Uhr	ca. 4,5 Mill/mm ³ um 18.00 Uhr	Unshelm (1968)
Hkt	Wintrobe-Röhrchen	Weibl. Rinder, 3 – 8 Jahre alt	37,5% um 8.00 Uhr	35% um 18.00 Uhr	Unshelm (1968)

Hkt= Hämatokrit

8.3. Schwein

Aus Gründen der Übersicht sind die Maxima und Minima der beim Schwein besprochenen Blutparameter mit Konzentrationsangaben am Ende des Abschnitts in Tab. 23 zusammengefasst.

Tsutsumi et al. (1999) konnten im Rahmen ihrer Untersuchung an 17 Minischweinen nachweisen, dass einige Serumparameter beim Schwein diurnalen Schwankungen unterliegen. Das Alter der Tiere lag zwischen sechs und 16 Monaten. Die Photoperiode bestand aus zwölf Stunden Licht zwischen 7.00 Uhr und 19.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit, die Fütterung erfolgte um 9.00 Uhr. Sowohl bei den männlichen als auch bei den weiblichen Tieren zeigte das Muskel- und Leberenzym GOT (Aspartat-Aminotransferase) nach Tsutsumi et al. (1999) einen Konzentrationsanstieg vom Morgen bis zum Nachmittag, in der Zeit zwischen Mitternacht und frühem Morgen kam es zu einem Konzentrationsabfall. Der Serumparameter Harnstoff-Stickstoff stieg bei den männlichen Tieren ab dem Nachmittag bis zur Nacht an, bei den weiblichen Tieren war ein Anstieg am Nachmittag zu beobachten. Am Morgen zeigte sich bei beiden Geschlechtern nach Tsutsumi et al. (1999) ein Abfall des Harnstoff-Stickstoffwertes im

Serum. Während männliche Tiere keine diurnale Schwankung des Calciumwertes im Serum aufwiesen, war eine solche im Serum weiblicher Tiere zu erkennen, mit ansteigenden Ca-Konzentrationen ab dem Nachmittag bis in die Nacht und einem Konzentrationsabfall am Morgen (Tsutsumi et al., 1999). Das anorganische Phosphat zeigte bei beiden Geschlechtern einen Konzentrationsabfall am Nachmittag. Diesem folgte ein Anstieg ab Mitternacht bis zum nächsten Morgen. Das Fasten der Tiere für 48 Stunden führte nach Tsutsumi et al. (1999) zum Verschwinden der diurnalen Schwankungen der vorher erwähnten Serumparameter GOT, Harnstoff-Stickstoff, anorganisches Phosphat und Calcium.

Auch Tumbleson et al. (1972) gelang der Nachweis diurnaler Schwankungen einer Reihe von Blutparametern beim Schwein. Acht männlichen, elf Monate alten Miniaturschweinen wurde im Rahmen der Untersuchung um 6.00 Uhr, 12.00 Uhr, 18.00 Uhr und 24.00 Uhr Blut entnommen. Die Tiere hatten um 6.00 Uhr und 18.00 Uhr für je 30 Minuten Gelegenheit, Futter aufzunehmen. Nach Tumbleson et al. (1972) zeigten die Parameter Gesamtprotein, GOT, LDH (Laktatdehydrogenase, ein Enzym der Herz- und Skelettmuskulatur), anorganisches Phosphat und Cholesterol um 18.00 Uhr maximale Werte. Das Maximum des Enzyms GOT wird auch nach Tsutsumi et al. (1999) am Abend erreicht. Harnstoff-Stickstoff und Blutglucose wiesen nach Tumbleson et al. (1972) um 18.00 Uhr minimale Konzentrationen auf. Gesamtprotein, GOT, LDH, anorganisches Phosphat und Cholesterol erreichten um 6.00 Uhr ein Minimum. Die Glucosekonzentration erreichte um 6.00 Uhr hingegen ein Maximum. Harnstoff-Stickstoff zeigte nach Tumbleson et al. (1972) maximale Konzentrationen um 24.00 Uhr, was nicht mit den Ergebnissen von Tsutsumi et al. (1999) übereinstimmt, der das Maximum dieses Parameters bei weiblichen Tieren um 15.00 Uhr, bei männlichen um 18.00 Uhr und um 21.00 Uhr beobachtete.

Das Fütterungsregime nimmt nach Cai et al. (1994) beim Schwein Einfluss auf den diurnalen Rhythmus der Harnstoff-Stickstoff-Konzentration sowie auf den diurnalen Rhythmus der Aminosäurenkonzentration im Blut. Sieben kastrierte männliche Schweine, die unter einer konstanten Photoperiode mit 24 Stunden Licht gehalten wurden, bildeten für die Untersuchung zwei Gruppen. Während die eine Gruppe freien Zugang zu Futter und Wasser hatte, erfolgte die Fütterung der anderen Gruppe restriktiv, wobei die Schweine zweimal täglich um 8.00 Uhr und um 20.00 Uhr gefüttert wurden. Die Blutentnahme erfolgte alle zwei Stunden. Ad libitum gefütterte Schweine zeigten dabei nach Cai et al. (1994) nur geringfügige rhythmische Schwankungen der Harnstoff-Stickstoff-Konzentration mit höheren Konzentrationen gegen Mitternacht, was mit der Beobachtung von Tumbleson et al. (1972) übereinstimmt. Im Gegensatz dazu waren bei restriktiv gefütterten Schweinen deutlichere rhythmische Tagesschwankungen mit maximalen Harnstoff-Stickstoff-Konzentrationen 3,6 Stunden nach der Futteraufnahme zu beobachten (Cai et al., 1994). Die Konzentrationen der Aminosäuren im Blut zeigten nach Cai et al. (1994) bei den ad libitum gefütterten Schweinen nahezu konstante Werte innerhalb der 24 Stunden, bei den restriktiv gefütterten Tieren wurden ca. zwei Stunden nach der Fütterung höhere Konzentrationen beobachtet (Cai et al., 1994).

Im Rahmen einer Untersuchung an neun männlichen Miniaturschweinen konnten Hitz et al. (1987) zeigen, dass die Konzentration einiger Blutparameter beim Schwein täglichen Schwankungen unterliegt. Die Bilirubinkonzentration, sowie die Konzentration der Enzyme CK (Creatinkinase, ein Muskelenzym) und AST (Aspartataminotransferase) waren nach Hitz et al. (1987) um 8.00 Uhr konstant niedriger als um 12.00 Uhr und 18.00 Uhr.

Die Laktatkonzentration im Blut von Schweinen war nach Topel et al. (1973) um 8.00 Uhr erhöht und erreichte um 16.00 Uhr niedrige Werte. Die Konzentrationen der Elektrolyte Natrium und Kalium zeigten in der Untersuchung von Topel et al. (1973) die höchsten Werte am Morgen um 8.00 Uhr, jedoch war der Unterschied zu den um 16.00 Uhr und um 24.00 Uhr gemessenen Konzentrationen nicht signifikant.

Die Aktivität des Knochen- und Leberenzym Alkalische Phosphatase im Blut von Schweinen unterliegt nach Kierek-Jaszczuk u. Zurkowski (1980) circadianen Schwankungen. Im Rahmen ihrer Untersuchung an sechs Schweinen, denen über 24 Stunden alle vier Stunden Blut entnommen wurde, konnten Kierek-Jaszczuk u. Zurkowski (1980) eine Schwankung dieses Parameters im Blut mit niedrigen Werten während der Nachtstunden und erhöhten Werten zur Zeit der Fütterung nachweisen.

Marshall et al. (1973) untersuchten den Tagesverlauf der Glucose- und Insulinkonzentration bei sechs Hanford-Miniaturschweinen. Die Fütterung erfolgte zweimal täglich um 8.00 Uhr und um 15.00 Uhr, Wasser stand ad libitum zur Verfügung. Der maximale Plasmainsulinanstieg nach der Morgenfütterung unterschied sich nicht von jenem nach der Abendfütterung. Nach Marshall et al. (1973) war jedoch ein verzögerter Abfall des Plasmainsulins nach der Nachmittagsfütterung zu beobachten. Während die Insulinkonzentration in der Nacht konstant blieb, fiel die Glucosekonzentration nach Marshall et al. (1973) nachts deutlich ab. Topel et al. (1973) entnahmen Schweinen, die um 7.00 Uhr und um 17.00 Uhr gefüttert wurden, um 8.00 Uhr, 16.00 Uhr und um 24.00 Uhr Blut. Dabei zeigte sich abweichend von den Ergebnissen von Marshall et al. (1973) nach Topel et al. (1973) keine diurnale Schwankung der Glucosekonzentration.

Die Sekretion des exokrinen und endokrinen Pankreas unterliegt nach Thaela et al. (1995) einem circadianen Rhythmus. Im Rahmen der Untersuchung von Thaela et al. (1995) wurde vier männlichen Tieren im Alter von sechs bis sieben Wochen über 24 Stunden Pankreassaft und Blut entnommen. Die Tiere waren einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 8.00 Uhr bis 20.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte dreimal täglich um 8.00 Uhr, 15.00 Uhr und 22.00 Uhr. Wasser stand ad libitum zur Verfügung. Dabei zeigte sich nach Thaela et al. (1995), dass die Sekretion des exokrinen Pankreas einem biphasischen circadianen Rhythmus folgt. Die erste Phase schloss sich dabei unmittelbar der dreimal täglich erfolgenden Futteraufnahme an. In der Zeit zwischen den Fütterungen war eine zweite Sekretionsphase zu beobachten. Im Gegensatz zum exokrinen Pankreas folgte die Sekretion des endokrinen Pankreas nach Thaela et al. (1995) einem monophasischen Muster mit einem Sekretionsanstieg nach der Fütterung der Schweine. Thaela et al. (1995) kommen zu dem Schluss, dass die Fütterung nicht der alleinige Zeitgeber für den circadianen Rhythmus der Sekretion der Bauchspeicheldrüse ist.

Die Gallensäurekonzentration im portalen und arteriellen Blut unterliegt beim Schwein einer circadianen Schwankung (Legrand-Defretin et al., 1986). Maximale Konzentrationen zeigten sich bei den um 9.15 Uhr und 17.15 Uhr gefütterten Schweinen jeweils vier Stunden nach der Fütterung, minimale Konzentrationen waren nach Legrand-Defretin et al. (1986) vor der Fütterung zu beobachten. Zudem unterlag die intestinale Absorption der Gallensäuren nach Legrand-Defretin et al. (1986) täglichen Schwankungen. Absorptionsmaxima zeigten sich fünf Stunden nach der Fütterung, minimale Werte wurden vor der Futteraufnahme und in der Zeit zwischen 1.00 Uhr und 3.00 Uhr gemessen.

Zusammenfassend wird der Einfluss des Fütterungsregimes auf den Verlauf einer Reihe von Blutparametern beim Schwein deutlich. So wird insbesondere die Konzentration von Harnstoff-Stickstoff, die Konzentration der Aminosäuren, aber auch die Glucose- und Insulinkonzentration vom Zeitpunkt der Fütterung beeinflusst. Daneben unterliegen die Sekretion der Bauchspeicheldrüse und die Gallensäurekonzentration dem Einfluss des Futteraufnahmezeitpunktes.

Die Erythrozytenzahl, der Hämatokrit und die Thrombozytenzahl zeigen beim Minischwein nach Tsutsumi et al. (1999) keine diurnalen Schwankungen. Im Rahmen ihrer Untersuchung wurde 17 Minischweinen im Alter von sechs bis 16 Monaten über 24 Stunden alle drei Stunden Blut entnommen. Die Schweine waren einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht von 7.00 Uhr bis 19.00 Uhr ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte um 9.00 Uhr, Wasser stand ad libitum zur Verfügung.

Tab. 23: Zusammenfassung der Maxima und Minima einiger Blutparameter mit Konzentrationsangaben beim Schwein

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
GOT (Aspartat-amino-transferase) aus Serum	Hitachi Auto-Analyzer;	Weibl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	16,2 IU/l um 18.00 Uhr	13,5 IU/l um 6.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
GOT (Aspartat-amino-transferase) aus Serum	Hitachi Auto-Analyzer;	Männl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	16,9 IU/l um 15.00 Uhr	13,1 IU/l um 3.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Harnstoff-Stickstoff aus Serum	Urease-Indophenol-Methode	Weibl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	12,3 mg/dl um 15.00 Uhr	7,5 mg/dl um 9.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Harnstoff-Stickstoff aus Serum	Urease-Indophenol-Methode	Männl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	9,6 mg/dl um 18.00 u. 21.00 Uhr	6,0 mg/dl um 9.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)

Blutparameter

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Calcium aus Serum	OCPC (O-cresolphthalein complexone) Methode	Weibl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	10,8 mg/dl um 18.00 Uhr	10,1 mg/dl um 9.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Anorganisches Phosphat aus Serum	Molybden-Blau Methode	Weibl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	6,6 mg/dl um 9.00 Uhr	5,4 mg/dl um 15.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Anorganisches Phosphat aus Serum	Molybden-Blau Methode	Männl. Minischweine, 6 – 16 Mon. alt	6,9 mg/dl um 0.00 Uhr	5,5 mg/dl um 15.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Harnstoff-Stickstoff aus Plasma	keine Angaben	Männl. kastr. Schweine; Fütterung ad libitum	5,06 mmol/l um 13.20 u. 1.20 Uhr	4,63 mmol/l um 18.00 Uhr	Cai et al. (1994)
Harnstoff-Stickstoff aus Plasma	keine Angaben	Männl. kastr. Schweine; Fütterung restriktiv	5,02 mmol/l um 24.00 Uhr	4,13 mmol/l um 20.00 Uhr	Cai et al. (1994)
Aminosäurenkonzentration aus Plasma	keine Angaben	Männl. kastr. Schweine; Fütterung ad libitum	konstante Werte	konstante Werte	Cai et al. (1994)
Aminosäurenkonzentration aus Plasma	keine Angaben	Männl. kastr. Schweine; Fütterung restriktiv	2 Std. nach Fütterung	vor Fütterung	Cai et al. (1994)
Gallensäure-Konzentration im portalen und arteriellen Blut	Enzymatisch	Kastrierte Schweine	133,8 µM vier Stunden nach der Fütterung im portalen Blut; 26,6 µM vier Stunden nach der Fütterung im arteriellen Blut	60 µM vor der Fütterung im portalen Blut; 12 µM vor der Fütterung im arteriellen Blut	Legrand-Defretin et al. (1986)
Alkalische Phosphatase aus Serum	keine Angaben	Sechs Schweine im Alter von 85 Tagen	2,35 - 5,40 B.L. units von 10.00 – 18.00 Uhr	2,04 – 4,69 B.L. units von 18.00 – 6.00 Uhr	Kierek-Jaszczuk u. Zurkowski (1980)
Glucose aus Plasma	Enzymatisch	Sechs Hanford-Miniatur-schweine	121,1 mg / 100 ml und 131,7 mg / 100 ml je 30 Min. nach der Fütterung	88,1 mg / 100 ml um 8.00 Uhr vor der Morgen-fütterung	Marshall et al. (1973)

Blutparameter

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Insulin aus Plasma	Radio-immunologisch	Sechs Hanford-Miniatur-schweine	63,1 u. 64,9 µg/ml 30 Min. nach der Morgen- und Abendfütterung	22,8 µg/ml um 15.00 Uhr vor der Abendfütterung	Marshall et al. (1973)
Laktat aus Plasma	keine Angaben	Acht Schweine, durchschnittl. 163 Tage alt	2,12 mg% um 8.00 Uhr	1,65 mg% um 16.00 Uhr	Topel et al. (1973)
Natrium aus Plasma	Autoanalyzer	Acht Schweine, durchschnittl. 163 Tage alt	137,3 meg/l um 8.00 Uhr	134,4 meg/l um 16.00 Uhr	Topel et al. (1973)
Kalium aus Plasma	Autoanalyzer	Acht Schweine, durchschnittl. 163 Tage alt	5,3 meg/l um 8.00 Uhr	4,9 meg/l um 16.00 Uhr	Topel et al. (1973)
Gesamtprotein aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	8,76 g/100 ml um 12.00 u. 18.00 Uhr	8,55 g/100 ml um 6.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
GOT (Aspartat-amino-transferase) aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	62,5 mU/ml um 18.00 Uhr	52,8 mU/ml um 6.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
LDH (Laktat-dehydro-genase) aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniaturschweine, 11 Mon. alt	674 mU/ml um 18.00 Uhr	582 mU/ml um 6.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
Anorganisches Phosphat aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	6,91 mg/100 ml um 18.00 Uhr	6,67 mg/100 ml um 6.00 Uhr u. 12.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
Cholesterol aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	70,5 mg/100 ml um 18.00 Uhr	63,0 mg/100 ml um 6.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
Harnstoff-Stickstoff aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	13,3 mg/100 ml um 24.00 Uhr	12,0 mg/100 ml um 18.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)
Glucose aus Serum	Autoanalyzer	Acht männl. Miniatur-schweine, 11 Mon. alt	70,0 mg/100 ml um 6.00 Uhr	56,6 mg/100 ml um 18.00 Uhr	Tumbleson et al. (1972)

8.4. Legehennen

Die durchschnittliche Aminosäurenkonzentration im Blut der Legehenne zeigt nach Taylor et al. (1970) in der Nacht von 23.00 Uhr bis 24.00 Uhr höhere Werte als am Morgen zwischen 9.00 Uhr und 10.00 Uhr. Die Tiere waren im Rahmen der Untersuchung von Taylor et al. (1970) einer Photoperiode mit 14 Stunden Beleuchtung von 5.30 Uhr bis 19.30 Uhr und zehn Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Futter stand für eine Gruppe ad libitum zur Verfügung, die andere Gruppe wurde zum Zwecke der Untersuchung gefastet. Der Futterentzug hatte nach Taylor et al. (1970) keinen Einfluss auf den Unterschied zwischen der durchschnittlichen Aminosäurenkonzentration in der Nacht und am Morgen, indem auch die gefasteten Tiere nachts höhere durchschnittliche Konzentrationen aufwiesen. In einem weiteren Versuch konnten Taylor et al. (1970) bei Hähnen im Gegensatz zu Hennen keinen Unterschied der durchschnittlichen Aminosäurenkonzentration im Blut zwischen Nacht und Morgen beobachten, die Behandlung der Tiere mit dem Hormon Östrogen führte jedoch zu Konzentrationsunterschieden, wobei sich auch hier eine höhere durchschnittliche Aminosäurenkonzentration in der Nacht zeigte.

8.5. Enten

In der verfügbaren Literatur finden sich keine Angaben zu biologischen Rhythmen von Serumwerten, Enzymwerten oder Elektrolyten im Blut der Ente.

Eine Reihe hämatologischer Parameter unterliegen bei der Ente nach Shave u. Howard (1976) saisonalen Schwankungen. Im Rahmen der Untersuchung von Shave u. Howard (1976) wurde den Tieren im Winter, d.h. im Januar, vor und nach der Brutzeit, d.h. im März und im Juli, und während der Migrationsperiode im Oktober Blut entnommen. Hierbei zeigten die Parameter Hämatokrit und Erythrozytenanzahl im Januar und vor Beginn der Brutzeit im März höhere Werte als im Juli und Oktober. Im Gegensatz zum Parameter Hämoglobin, der ebenfalls im Januar und März höher war als in den Monaten Juli und Oktober, zeigten die Parameter MCV, MCH und MCHC nach Shave u. Howard (1976) nach der Brutzeit und im Oktober höhere Werte als im Januar und März.

Maxima und Minima der Erythrozytenkonzentration und des Hämatokrits bei der Ente sind Tab. 24 zu entnehmen.

Tab. 24: Biologischer Rhythmus der Erythrozytenkonzentration und des Hämatokrits mit Konzentrationsangaben bei der Ente

Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Erythrozyten	Elektronische Zellzählung	Enten	3,0 – 3,7 x 10 ⁶ /mm ³ Januar/März	2,0 – 2,2 x 10 ⁶ /mm ³ Juli/Oktober	Shave u. Howard (1976)
Hkt	Mikromethode	Enten	48% u. 50% im Januar u. März	39% u. 42% im Juli u. Oktober	Shave u. Howard (1976)

Hkt= Hämatokrit

9. Biologische Rhythmen bei Parametern des Immunsystems

Eine Reihe von Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Funktion des Immunsystems einem circannualen Rhythmus unterliegt, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996). Danach kommt es zu einer gesteigerten Funktion des Immunsystems infolge von Umweltveränderungen, die für das Individuum mit Stress verbunden sind (Nelson u. Blom, 1994; Nelson u. Demas, 1996). Von besonderem Vorteil für das Individuum ist die Möglichkeit der Vorhersage von belastenden Umweltbedingungen, beispielsweise der kalten Jahreszeit oder begrenzter Futtermittelverfügbarkeit, und eine dementsprechende Vorbereitung auf diese Bedingungen. Nelson et al. (1995) und Nelson u. Demas (1996) zählen zu den möglichen Vorbereitungen auf stressauslösende Umweltbedingungen, die mit der Ausschüttung von immunsupprimierenden Glucocorticoiden verbunden sind, die Vergrößerung lymphatischer Organe und den Anstieg zirkulierender Antikörper. Die lymphatischen Organe erreichen bei Säugetieren ihre maximale Masse in den Herbst- und Wintermonaten, minimale Werte werden im Frühling und Sommer beobachtet. Dem circannualen Rhythmus der Funktion des Immunsystems steht der circannuale Rhythmus des Auftretens von Antigenen, Allergenen und Pathogenen gegenüber (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996).

Zu den möglicherweise belastenden Umweltbedingungen zählt auch sozialer Stress, der über die Sekretion von körpereigenen Glucocorticoiden in der Lage ist, Einfluss auf das Immunsystem auszuüben. Der Einfluss der Sexualhormone auf das Immunsystem dürfte insbesondere bei Tierarten mit saisonaler Reproduktion von Bedeutung sein. Nach Nelson et al. (1995) und Nelson u. Demas (1996) wirken Östrogene im Allgemeinen immunstimulierend, Androgene immunsupprimierend, während Progesteron nach Nelson u. Demas (1996) sowohl stimulierend als auch supprimierend auf das Immunsystem wirken kann. Neben den Sexualhormonen spielen möglicherweise die Hormone Melatonin und Prolactin eine Rolle in der Vermittlung des Zeitgebers Photoperiode auf den circannualen Rhythmus der Immunfunktion (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996). Durch die kürzeren Tage und die damit einhergehende gesteigerte Melatoninausschüttung ist eine Vorbereitung auf die für das Tier stressvollen Winterbedingungen möglich (Nelson u. Drazen, 1999). Die verstärkte Ausschüttung von Melatonin während der Wintermonate und die damit verbundene Steigerung der Immunabwehr ermöglichen dem Organismus nach Nelson et al. (1995) die Auseinandersetzung mit Stressoren, die ansonsten zu einer für das Individuum kritischen Immunschwäche führen würden.

Während bei Wildtieren im Winter oft eine reduzierte Funktion des Immunsystems beobachtet wird, reagieren Tiere unter Laborbedingungen auf eine Photoperiode, die den Wintermonaten nachempfunden ist, meist mit einer Erhöhung der Immunfunktion (Demas u. Nelson, 1996). Die Untersuchung dieses Phänomens war Gegenstand der Versuche von Demas u. Nelson (1996), im Rahmen derer sie Mäuse vier verschiedenen Umweltbedingungen aussetzten. Die erste Gruppe erhielt eine Photoperiode mit 16 Stunden Licht und acht Stunden Dunkelheit sowie 20°C Außentemperatur. Die zweite Gruppe erhielt die gleiche Photoperiode, allerdings betrug die Temperatur für diese

Gruppe nur 8°C. Die dritte und vierte Gruppe war einer Photoperiode mit acht Stunden Licht und 16 Stunden Dunkelheit ausgesetzt, wobei auch hier die Außentemperatur einmal 20°C und im anderen Fall 8°C betrug. Hierbei zeigte sich nach Demas u. Nelson (1996), dass die Tiere, die kurzen Lichtperioden und höheren Außentemperaturen ausgesetzt waren, höhere IgG-Konzentrationen im Blut aufwiesen als Artgenossen unter einer Photoperiode mit langen Lichtperioden. Lange Lichtphasen und niedrige Außentemperaturen führten nach Demas u. Nelson (1996) zu niedrigen IgG-Konzentrationen und erhöhten Corticosteronwerten im Blut der Tiere. Es schien, als ob die durch niedrige Außentemperaturen induzierten niedrigen IgG-Konzentrationen unter einer kurzen Lichtperiode ansteigen würden. Kurze Tage und niedrige Temperaturen führten nach Demas u. Nelson (1996) zu ähnlichen IgG-Konzentrationen wie lange Tage in Kombination mit höheren Außentemperaturen. Tiere unter 16 Stunden Licht und 8°C wiesen die niedrigsten IgG-Konzentrationen auf. Der durch Stressoren wie niedrige Außentemperatur und mangelnde Futtermittelverfügbarkeit einerseits verminderten Immunfunktion in der kalten Jahreszeit steht somit nach Demas u. Nelson (1996) andererseits eine Steigerung der Immunfunktion durch die Photoperiode im Winter gegenüber.

Einen circannualen Rhythmus bezüglich des Einflusses von Stress auf das Immunsystem von Ratten beschreiben Amat u. Torres (1993). Stress führte im Gegensatz zu den Ergebnissen von Demas u. Nelson (1996) nach Amat u. Torres (1993) in den Monaten Juli bis August zu einer gesteigerten Antikörperbildung, in den Monaten September bis Februar zeigte sich bei der gestressten Gruppe eine verminderte Antwort auf ein Antigen im Vergleich zur Kontrollgruppe. Die Monate März bis Mai und August bis September, während denen es zu wesentlichen Veränderungen der natürlichen Photoperiode kam, stellten nach Amat u. Torres (1993) eine Übergangszeit dar.

MacMurray et al. (1983) konnten zeigen, dass verschiedene Funktionen des Immunsystems circannualen Schwankungen unterliegen. So wird ein circannualer Rhythmus in der Aktivität der T- und B-Lymphozyten beobachtet, der zu einer verminderten zellulären und vermehrten humoralen Immunantwort während der kalten Wintermonate führt. Die warmen Sommermonate hingegen führen zur Steigerung der zellulären Immunantwort bei gleichzeitig verminderter humoraler Immunität. Übereinstimmend mit diesen Ergebnissen konnten signifikante Unterschiede für die durchschnittliche IgG-Konzentration im Blut zu unterschiedlichen Jahreszeiten nachgewiesen werden (MacMurray et al., 1983). Dabei zeigten sich höhere IgG-Konzentrationen in den Winter- im Vergleich zu den Sommermonaten. Auch die Immunglobuline IgM und IgA wiesen im Winter höhere Werte als im Sommer auf. MacMurray et al. (1983) kommen zu dem Schluss, dass die erhöhte Konzentration der endogenen Glucocorticoide in den Wintermonaten die wesentliche Ursache für die herabgesetzte Aktivität der T-Lymphozyten darstellt. Die insbesondere verminderte Aktivität der T-Suppressor-Zellen führt wiederum zu einer erhöhten Aktivität der B-Lymphozyten.

Eine Reihe von das Immunsystem betreffenden Rhythmen sind nach Haus et al. (1983) und Haus u. Smolensky (1999) endogener Natur und durch Zeitgeber, wie den Hell-Dunkelwechsel, mit der Umwelt synchronisiert. Daneben kann es durch den Einfluss von

mit dem täglichen Leben verbundenen Ereignissen, so physischen und psychischen Belastungen oder Infektionen, zur Maskierung eines biologischen Rhythmus des Immunsystems kommen (Haus u. Smolensky, 1999). Haus u. Smolensky (1999) fassen weiterhin die Ergebnisse verschiedener Autoren zusammen die darauf hindeuten, dass sich der Zeitpunkt einer Impfung auf die der Impfung folgende Antikörperbildung auswirkt, bedingt durch die biologischen Rhythmen der verschiedenen Teile des Immunsystems.

Die Photoperiode beeinflusst neben dem Immunsystem möglicherweise auch die Entwicklung bestimmter Tumoren. Nelson u. Blom (1994) konnten im Rahmen ihrer Untersuchungen an Mäusen zeigen, dass Tiere unter den Bedingungen einer langen Lichtperiode anfälliger für das Wachstum eines Plattenepithelkarzinoms, induziert durch die Injektion eines Karzinogens, waren als ihre Artgenossen, die einer kurzen Lichtperiode ausgesetzt waren. Obwohl die Photoperiode in der Untersuchung von Nelson u. Blom (1994) keinen Einfluss auf die Bildung von Antikörpern auf ein Antigen hatte, zeigte sich eine schnellere Wundheilung in der Gruppe von Tieren, die einer Photoperiode mit kurzer Lichtperiode ausgesetzt waren. Dies könnte nach Nelson u. Blom (1994) auf den Einfluss der Photoperiode auf die Zytokinaktivität zurückzuführen sein. Während das Hormon Melatonin das Auftreten von Tumoren verminderte, kam es unter dem Einfluss von Prolactin zu vermehrtem Tumorwachstum. Das Hormon Östrogen hatte nach Nelson u. Blom (1994) keinen Einfluss auf das durch ein Karzinogen induzierte Tumorwachstum.

Die Anzahl der Leukozyten im Blut zeigt nach Haus u. Smolensky (1999) beim Menschen einen circadianen Rhythmus. Den periodischen Veränderungen der Leukozytenzahlen im Blut liegen dabei möglicherweise mehrere Mechanismen zugrunde, so die unterschiedliche Verteilung der Zellen zwischen Blut und Geweben zu bestimmten Zeitpunkten, die zeitlich begrenzte Freisetzung aus Speichern, die im Tagesverlauf sich verändernde Freisetzung von Leukozyten aus dem Knochenmark, sowie die vermehrte Zerstörung von weißen Blutzellen zu gewissen Zeiten (Haus u. Smolensky, 1999).

Auch die Anzahl der mononukleären Zellen im Blut unterliegt beim Menschen einem circadianen Rhythmus (Abo et al., 1981). Einer geringen Anzahl am Morgen und einem Anstieg am Nachmittag folgt ein Maximum gegen Mitternacht. Hierauf kommt es erneut zu einem Abfall der Anzahl der mononukleären Zellen im Blut. Der Anteil der B- und T-Lymphozyten unterliegt nach Abo et al. (1981) ebenfalls einem circadianen Rhythmus, indem am Morgen gegen 8.00 Uhr minimale Werte, in der Nacht gegen 0.00 Uhr maximale Werte erreicht werden. Der Anteil der Monozyten hingegen zeigt nach Abo et al. (1981) keinen rhythmischen Verlauf. Im Gegensatz dazu unterliegt die Anzahl der im Blut zirkulierenden Monozyten nach Melchart et al. (1992) einem Rhythmus mit einer Phasenlänge von sechs Stunden. Der circadiane Rhythmus der Plasmakonzentration des Hormons Cortisol, mit niedrigen Werten während der Nacht, einem Anstieg gegen 4.00 Uhr und maximalen Werten um 8.00 Uhr, übt nach Abo et al. (1981) Einfluss auf den Rhythmus der mononukleären Zellen im Blut aus.

Übereinstimmend mit den Untersuchungen von Abo et al. (1981) berichten Kawate et al. (1981) von einem circadianen Rhythmus in der Anzahl der B- und T-Lymphozyten im Blut von Mäusen. Ergänzend konnten Kawate et al. (1981) einen circadianen Rhythmus bezüglich der Anzahl von B- und T-Lymphozyten in der Milz nachweisen. Die unter einer

Photoperiode mit Licht von 8.00 Uhr bis 20.00 Uhr gehaltenen Mäuse zeigten einen dem des Menschen entgegengesetzten Rhythmus der Lymphozytenzahl. Sowohl im Blut als auch in der Milz kam es am Ende der Lichtperiode zu einem Abfall der Zellzahl, worauf zu Beginn der Dunkelphase ein Minimum folgte. Der darauf folgende Anstieg der Zellzahl gipfelte in einem Maximum in der Lichtperiode gegen 12.00 Uhr. Der Anteil der B- und T-Lymphozyten an der Gesamtlymphozytenzahl zeigte im peripheren Blut einen Rhythmus ähnlich dem der Anzahl der B- und T-Lymphozyten. Im Gegensatz dazu zeigte der Anteil der B- und T-Lymphozyten in der Milz nach Kawate et al. (1981) einen circadianen Rhythmus mit einem zusätzlichen Minimum zu Beginn der Lichtperiode. Eine Lichtperiode von 20.00 Uhr bis 8.00 Uhr ließ hohe Zellzahlen zu Beginn der Lichtphase erkennen, am Ende der Lichtperiode kam es zu einem rapiden Abfall der Lymphozytenzahl. Ebenso wie Abo et al. (1981) sehen auch Kawate et al. (1981) einen Zusammenhang zwischen dem Rhythmus der Cortisolkonzentration und jenem der Lymphozytenanzahl. Dies wird bestätigt durch die Beobachtung, dass die Entfernung der Nebennieren nicht nur den Cortisolrhythmus zum Verschwinden bringt, sondern auch zum Verlust des circadianen Rhythmus der mononukleären Zellen führt (Kawate et al., 1981).

Der circadiane Rhythmus der Gesamtleukozyten im Blut zeigt nach Haus et al. (1983) bei Menschen, die in der Zeit zwischen 23.00 Uhr und 6.30 Uhr schlafen, ein Maximum am späten Nachmittag und frühen Abend. Niedrige Werte werden am frühen Morgen gesehen. Im Gegensatz zu Abo et al. (1981) berichten Haus et al. (1983) von einem circadianen Rhythmus der Monozytenkonzentration, mit maximalen Konzentrationen am Abend und minimalen Werten am Morgen. Der circadiane Rhythmus der eosinophilen Granulozyten zeichnet sich durch ein Maximum in den Nachtstunden aus, dem ein Konzentrationsabfall am Morgen folgt. Die Lymphozyten zeigen nach Haus et al. (1983) maximale Konzentrationen zwischen 24.00 Uhr und 4.00 Uhr. Einem Abfall der Lymphozyten im peripheren Blut bis ca. 8.00 Uhr folgt ein kontinuierlicher Anstieg bis Mitternacht. Betrachtet man den Rhythmus der B- und T-Lymphozyten getrennt, so zeigen die B-Lymphozyten einen deutlichen Konzentrationsabfall von 6.00 Uhr bis 12.00 Uhr, dem bis 0.00 Uhr ein schwacher Anstieg folgt. Im Gegensatz dazu ist bei den T-Lymphozyten von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr ein Abfall der Konzentration zu beobachten, hierauf kommt es bis Mitternacht zu einem steilen Konzentrationsanstieg. Während die weißen Blutzellen mit der Dunkelperiode und der Ruhephase des Individuums assoziiert sind, zeigen die Parameter des roten Blutbildes, so das Hämoglobin, die Erythrozytenanzahl und der Hämatokrit, ihr Maximum in der Mittagszeit und damit in der Lichtphase (Haus et al., 1983).

Die Phagozytoseaktivität neutrophiler Granulozyten im Blut unterliegt nach Melchart et al. (1992) beim Menschen einem circadianen Rhythmus. Das Maximum der Phagozytoseaktivität neutrophiler Granulozyten zeigt sich gegen 1.00 Uhr und fällt mit dem Maximum zirkulierender Lymphozyten und dem Maximum der Anzahl der Gesamtleukozyten im Blut zusammen. Gegen 10.00 Uhr ist nach Melchart et al. (1992) ein Minimum der Phagozytoseaktivität neutrophiler Granulozyten zu beobachten. Das Maximum der Lymphozytenkonzentration könnte über die Produktion und Freisetzung von IgG und verschiedener Zytokine mit dem Maximum der Phagozytoseaktivität neutrophiler Granulozyten in Verbindung stehen (Melchart et al., 1992).

Circadiane Rhythmen immunologischer Parameter werden nach Haus et al. (1983) von Rhythmen mit längerer Phasenlänge, den infradianen und circannualen Rhythmen, überlagert. Auf der anderen Seite überlagern circadiane Rhythmen oft biologische Rhythmen mit höherer Frequenz, die in Form von ultradianen Rhythmen auftreten.

Petrovsky et al. (1998) konnten einen diurnalen Rhythmus der proinflammatorischen Zytokine IFN- γ , TNF-alpha, IL-1a und IL-12 beim Menschen nachweisen. Maximale Werte für IFN- γ , TNF-alpha, IL-1a und IL-12 zeigten sich um jeweils 00.00 Uhr, 21.30 Uhr, 21.00 Uhr und 23.00 Uhr. Die Cortisolkonzentration im Blut erreichte zu dieser Zeit minimale Konzentrationen (Petrovsky et al., 1998).

Die Zytokine IFN- γ , TNF-alpha, IL-1 und IL-12 unterliegen nach Petrovsky u. Harrison (1998) einem diurnalen Rhythmus, mit maximalen Konzentrationen während der Nacht und in den Morgenstunden, zur Zeit minimaler Cortisolkonzentrationen.

Die IL-2-Konzentration im Blut zeigte in der Untersuchung von Lissoni et al. (1998) beim Menschen einen nächtlichen Anstieg mit maximalen Werten gegen 1.00 Uhr. Minimale IL-2-Konzentrationen konnten Palm et al. (1996) um 8.00 Uhr nachweisen, d.h. zum Zeitpunkt maximaler Cortisolausschüttung. Während die IL-6-Konzentration im Blut nach Lissoni et al. (1998) im Verlauf der Nacht abfiel, zeigte sich ein Anstieg der IL-12-Konzentration, die Konzentrationsschwankungen erreichten jedoch nach Lissoni et al. (1998) keine Signifikanz. Auch die IL-10-Konzentration wies nach Lissoni et al. (1998) keine signifikanten circadianen Schwankungen auf.

Die Konzentrationen der Zytokine TNF-alpha, IL-2, GM-CSF und IL-10 im Blut des Menschen unterliegen nach Young et al. (1995) circadianen Rhythmen mit allgemein niedrigeren Konzentrationen während der Nachtstunden und höheren Konzentrationen am Tage. Der Konzentrationsverlauf des TNF-alpha zeigte in der Untersuchung von Young et al. (1995) zwei tägliche Maxima, das erste um 7.30 Uhr, das zweite um 13.30 Uhr. Im Gegensatz dazu erreichte die Konzentration von IL-2 ein tägliches Maximum um 12.00 Uhr. IL-10 und GM-CSF zeigten wiederum einen circadianen Rhythmus mit zwei Maxima. Maximale GM-CSF-Konzentrationen wurden um 13.30 Uhr und um 19.30 Uhr, maximale IL-10-Konzentrationen um 7.30 Uhr und um 19.30 Uhr erreicht. Die untersuchten Zytokine besitzen demnach nach Young et al. (1995) einen ihnen eigenen charakteristischen circadianen Rhythmus, die immunologischen Konsequenzen dieser Rhythmen bedürfen jedoch noch weiterer Untersuchungen.

Auch Zabel et al. (1990) gelang es, einen circadianen Rhythmus der IL-1-Konzentration im Blut des Menschen nachzuweisen. Das Maximum dieses circadianen Rhythmus zeigte sich um 16.00 Uhr, minimale IL-1-Konzentrationen konnten um 4.00 Uhr nachgewiesen werden. Während der physiologische circadiane Rhythmus der Cortisolkonzentration im Blut nach Zabel et al. (1990) keinen Einfluss auf die IL-1-Konzentration hat, kann es durch unphysiologisch hohe Konzentrationen endogener und exogener Glucocorticoide zu einer Veränderung des Rhythmus der IL-1-Konzentration kommen.

Nach Petrovsky u. Harrison (1997) zeigen die Zytokine IFN- γ und IL-10 beim Menschen einen diurnalen Rhythmus. Maximale IFN- γ -Konzentrationen waren im Rahmen der Untersuchung von Petrovsky u. Harrison (1997) gegen 23.00 Uhr zu beobachten, das

Minimum der IFN- γ -Konzentration wurde ungefähr zwölf Stunden später erreicht. Die IL-10-Konzentration wies ein Maximum um 22.00 Uhr auf, minimale Konzentrationen zeigten sich gegen Mittag. Die Hormone Cortisol und Melatonin üben nach Petrovsky u. Harrison (1997) wesentlichen Einfluss auf den diurnalen Rhythmus der IFN- γ - und IL-10-Konzentration aus.

Die Konzentration der Immunglobuline IgM, IgG und IgA im Blut unterliegt beim Menschen nach Casale et al. (1983) einem circadianen Rhythmus. Maximale Konzentrationen zeigten sich für alle untersuchten Immunglobuline am frühen Nachmittag gegen 13.00 Uhr.

Hayashi u. Kikuchi (1985) gelang im Rahmen einer Untersuchung an Mäusen der Nachweis, dass es infolge einer Umkehr der Photoperiode zu einer temporären Immunsuppression kommen kann. Die Verschiebung der Lichtphase um 12 Stunden führte insbesondere nach fünf und sechs Tagen zu einer Suppression der Immunfunktion, was Hayashi u. Kikuchi (1985) mit der fünf und sechs Tage nach Veränderung der Photoperiode beobachteten erhöhten Corticosteronkonzentration im Blut in Verbindung bringen.

Zusammenfassend wird deutlich, dass Teile des Immunsystems endogenen Rhythmen unterliegen, die in ihrer Gesamtheit betrachtet biologische Rhythmen der Immunfunktion bedingen. Die Rolle des Hormons Cortisol wird bezüglich der Beeinflussung dieser Rhythmen hierbei immer wieder diskutiert.

9.1. Pferd

Gill et al. (1985) konnten eine saisonale Schwankung der Lysozym-Aktivität im Blut von Pferden nachweisen. Trächtige Stuten zeigten dabei ein Maximum von Dezember bis Januar, nichtträchtige Stuten von Dezember bis Februar. Bei älteren Fohlen wurden maximale Lysozym-Aktivitäten von November bis Dezember beobachtet.

Zu den Risikofaktoren für die Ausscheidung des EHV-4 (Equines Herpesvirus 4) zählen Gilkerson et al. (1994) u. a. die Jahreszeit. Im Rahmen ihrer Studie an australischen Vollblutfohlen konnte gezeigt werden, dass die Ausscheidung des EHV-4 saisonalen Charakter besitzt. Während in den Monaten Januar, Februar, März, April, Juni und Juli Tupferproben aus der Nase der zwischen zwei und elf Monate alten Fohlen entnommen wurden, konnte das EHV-4 nur in den Monaten Januar, Februar und März (Sommer) nachgewiesen werden. 18 von 26 positiven Tupfern wurden im März entnommen. Gilkerson et al. (1994) kommen zu dem Schluss, dass der Kalendermonat eine entscheidende Rolle bezüglich der Virusausscheidung spielt. Das endemische Vorkommen in Pferdeställen verbunden mit der saisonalen Virusausscheidung könnte eine Erklärung für das saisonale Auftreten der Erkrankung liefern.

Aus Gründen der Übersicht werden die Maxima und Minima der im Folgenden angesprochenen Rhythmen des weissen Blutbildes des Pferdes mit Konzentrationsangaben bzw. prozentualen Anteilen am Ende des Abschnitts in Tab. 25 zusammengefasst.

Während die Gesamtleukozytenzahl und der Anteil an Lymphozyten im Blut der nicht trächtigen Stute im Winter nach Gill u. Wanska (1978) abfällt, zeigt der Anteil der neutrophilen Granulozyten in dieser Zeit einen Anstieg. Monozyten und basophile Granulozyten verhalten sich im Jahresverlauf relativ konstant, die eosinophilen Granulozyten zeigen in den Monaten Januar bis März auffallend niedrige Werte (Gill u. Wanska, 1978).

Die Gesamtleukozytenzahl besitzt nach Gill u. Kownacka (1979) bei der trächtigen Stute im Jahresverlauf zwei Maxima im Februar und im August/September und zwei Minima im Oktober und Mai. Einem Abfall von September bis Oktober folgte ein Anstieg zu maximalen Werten im Februar. Im weiteren Jahresverlauf zeigte sich ein Abfall der Gesamtleukozyten im Frühjahr bis zum Minimum im Mai und ein Anstieg bis zum Monat August. Der saisonale Verlauf der neutrophilen Granulozyten und Lymphozyten verhielt sich nach Gill u. Kownacka (1979) spiegelbildlich mit der größten Differenz im Monat Juni. Die Neutrophilen zeigten ein Minimum im September und ein Maximum im Januar. Auf einen Abfall der Neutrophilen bis Juli folgte ein Anstieg der Werte im August. Im Gegensatz dazu beobachteten Gill u. Kownacka (1979) einen Abfall der Lymphozyten von September bis Januar, einen Anstieg im Juli und einen Abfall im August. Der Anteil der eosinophilen Granulozyten fiel von September bis Januar (Gill u. Kownacka, 1979). Danach zeigte sich ein Anstieg bis zu den maximalen Werten im Juni, woraufhin der Anteil der eosinophilen Granulozyten wieder abfiel. Der saisonale Verlauf der Monozyten und basophilen Granulozyten im Blut der trächtigen Stuten zeigte nach Gill u. Kownacka (1979) nur unbedeutende Schwankungen.

Alter und Trächtigkeit beeinflussen nach Gill et al. (1985) den saisonalen Verlauf der Komponenten des weissen Blutbildes beim Araber-Pferd. In der Untersuchung von Gill et al. (1985) erfolgte eine Einteilung in vier Gruppen. Die erste Gruppe bestand aus trächtigen, die zweite Gruppe aus nichtträchtigen Stuten. Ältere und jüngere Fohlen bildeten jeweils die dritte und vierte Gruppe. Alle Gruppen waren der natürlichen Photoperiode ausgesetzt. Die Gesamtleukozytenzahl zeigte nach Gill et al. (1985) bei den trächtigen Stuten und den Fohlen eine circannuale Schwankung, nicht jedoch bei den nichtträchtigen Tieren. Das Maximum wurde dabei bei den trächtigen Stuten im Dezember beobachtet, was nicht mit den Ergebnissen von Gill u. Kownacka (1979) übereinstimmt, die von zwei jährlichen Maxima im Februar und im August und September berichten. Bei den älteren Fohlen zeigten sich maximale Konzentrationen von Februar bis März, bei den jüngeren Fohlen zwischen Juli und Mitte September. Der Anteil der Lymphozyten zeigte nach Gill et al. (1985) bei den Tieren aller Gruppen saisonale Schwankungen. Maximale Werte ergaben sich für die Gruppe trächtiger Stuten von März bis Juli, für die Gruppe nichtträchtiger Stuten von Oktober bis Dezember. Gill u. Kownacka (1979) sahen hingegen das Maximum dieses Parameters bei trächtigen Stuten im September. Die älteren Fohlen zeigten nach Gill et al. (1985) ein Maximum von Februar bis März, die jüngeren Fohlen von August bis Oktober. Während die stabkernigen

Neutrophilen nach Gill et al. (1985) keinem saisonalen Zyklus unterlagen, konnte ein solcher bei den segmentkernigen Neutrophilen nachgewiesen werden. Die segmentkernigen Neutrophilen erreichten bei den trächtigen Stuten ihr Maximum im November bis Januar, bei den nichtträchtigen Tieren von März bis Mai. Im Vergleich dazu konnten Gill u. Wanska (1978) bei nicht trächtigen Stuten im Juli ein Maximum der neutrophilen Granulozyten nachweisen. Dieser Parameter erreichte sein Maximum bei den älteren Fohlen von Juni bis Dezember und bei den jüngeren Tieren von Februar bis April. Im Gegensatz zu den basophilen Granulozyten und Monozyten ergab sich für die eosinophilen Granulozyten ein circannualer Rhythmus, dessen Maximum nach Gill et al. (1985) bei allen Gruppen im Herbst erreicht wurde.

Zusammenfassend unterliegen die jährlichen Schwankungen der Parameter des weissen Blutbildes beim Pferd dem Einfluss des Alters und Reproduktionsstatus.

Vier Pferde im Alter von 2,5 bis 24 Jahren zeigten in der Untersuchung von Bubna-Littitz u. Jaksch (1986) in der Ruhephase geringere Leukozytenwerte im Blut als in der Aktivitätsphase, wobei die Amplitude des täglichen Rhythmus der Leukozytenkonzentration mit zunehmendem Alter der Tiere abnahm. Der Verlauf der weissen Blutzellen unterliegt somit beim Pferd neben circannualen Rhythmen auch täglichen Schwankungen.

Tab. 25: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Pferd

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Leukozyten	Elektronische Zellzählung (Coulter Counter)	Vier Kaltblutpferde, 2,5 – 24 Jahre alt	5500 – 8000/mm ³ am Tag	5000 – 7500/mm ³ in der Nacht	Bubna-Littitz u. Jaksch (1986)
Gesamt-leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Trächtige Stuten	9211/mm ³ Nov./Dez.	6344/mm ³ April	Gill et al. (1985)
Gesamt-leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Nicht trächtige Stuten	10100/mm ³ Februar	5376/mm ³ Dezember	Gill et al. (1985)
Gesamt-leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Ältere Fohlen	15166/mm ³ Feb – März und September	8680/mm ³ August	Gill et al. (1985)
Gesamt-leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Jüngere Fohlen	12400/mm ³ Jan. und Juli – September	6983/mm ³ Januar	Gill et al. (1985)
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Trächtige Stuten	60,4% März bis Juli	36,8% August	Gill et al. (1985)

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten	60,0% Sept. bis Dezember	28,0% Mai	Gill et al. (1985)
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	ltere Fohlen	77,0% Februar bis Mrz	54,8% Juni	Gill et al. (1985)
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Jngere Fohlen	75,7% August bis Oktober	49,2% Januar	Gill et al. (1985)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Trchtige Stuten	58,2% November bis Januar	35,7% August	Gill et al. (1985)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten	68,0% Mrz bis Mai	32,0% September	Gill et al. (1985)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	ltere Fohlen	40,9% Juni bis Dezember	19,0% September	Gill et al. (1985)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Jngere Fohlen	48,0% Januar bis April	19,9% August	Gill et al. (1985)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Trchtige Stuten	11,6% November	1% Mrz	Gill et al. (1985)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten	9,2% August	1,7% Mai	Gill et al. (1985)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	ltere Fohlen	10,6% September	0,8% Juni	Gill et al. (1985)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Jngere Fohlen	4,0% November	0,3% Januar	Gill et al. (1985)

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Gesamt-leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Zehn trchtige Stuten	8,4 x 10 ³ /mm ³ im Februar 8,2 x 10 ³ /mm ³ im August u. September	5,9 x 10 ³ /mm ³ im Oktober 5,6 x 10 ³ /mm ³ im Mai	Gill u. Kownacka (1979)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Zehn trchtige Stuten	70,3% Januar	56,5% September	Gill u. Kownacka (1979)
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Zehn trchtige Stuten	34,9% September	22,8% August	Gill u. Kownacka (1979)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Zehn trchtige Stuten	11,9% Juni	3,4% Dezember bis Februar	Gill u. Kownacka (1979)
Leukozyten	Thom-Zeiss-Kammer	Nicht trchtige Stuten, 5 – 13 Jahre alt	10,3 x 10 ³ /mm ³ November	6,9 x 10 ³ /mm ³ Mrz	Gill u. Wanska (1978)
Anteil der Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten, 5 – 13 Jahre alt	72,0% Oktober	44,0% Juli	Gill u. Wanska (1978)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten, 5 – 13 Jahre alt	44,7% Juli	22,6% September	Gill u. Wanska (1978)
Anteil der Eosinophilen an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Nicht trchtige Stuten, 5 – 13 Jahre alt	8,5% Juli	1,4% Januar bis Mrz	Gill u. Wanska (1978)

9.2. Rind

Antikrper gegen die Substanz J im Blut von Rindern zeigen nach Stone (1956) einen circannualen Rhythmus. Niedrigen Antikrperkonzentrationen im Januar folgt nach Stone (1956) ein geringer Anstieg whrend der Monate Februar bis Juni. Im Juli und August kommt es zu einem starken Anstieg des Antikrperkonzentrationen, im August wird das jhrliche Maximum erreicht. Einem Abfall der Antikrperkonzentrationen im September folgt ein Anstieg im Oktober. Danach kommt es zu einem Abfall der Antikrperkonzentrationen bis zum Monat Mai. Wiederum zeigt sich im Juni ein Anstieg und im August ein Maximum der Antikrperkonzentrationen gegen die Substanz J. Inwieweit auch der Titer anderer Antikrper des Rindes solchen circannualen Rhythmen unterliegt, bedarf nach Stone (1956) weiterer Untersuchungen.

Aus Gründen der Übersicht werden die Maxima und Minima der angesprochenen Rhythmen des weissen Blutbildes des Rindes mit Konzentrationsangaben bzw. prozentualen Anteilen am Ende des Abschnitts in Tab. 26 zusammengefasst.

Unshelm (1969a) konnte beim Rind im Rahmen einer Untersuchung mit zweistündlicher Blutentnahme zwischen 8.00 Uhr und 18.00 Uhr keine signifikanten tageszeitabhängigen Schwankungen der Gesamtleukozytenzahl und der Zahl der eosinophilen Granulozyten im Blut feststellen. Jedoch zeigte sich ein tendenzieller Abfall der Leukozyten und Eosinophilen am Vormittag. Die Gesamtleukozyten zeigten maximale Konzentrationen gegen 16.00 Uhr, was mit den Ergebnissen von Paape et al. (1974) weitgehend übereinstimmt. Nach geringen Konzentrationen am Mittag erreichten die Eosinophilen zwischen 14.00 Uhr und 16.00 Uhr maximale Konzentrationen.

Die Konzentration der Leukozyten im Blut zeigte im Rahmen der Untersuchungen von Paape et al. (1974) einen circadianen Rhythmus mit einem Minimum in der Zeit zwischen 2.00 Uhr und 13.00 Uhr, was nicht mit den Ergebnissen von Unshelm (1969a) übereinstimmt, der ein Minimum der Gesamtleukozytenzahl gegen 18.00 Uhr beschreibt. Das Differentialblutbild zeigte nach Paape et al. (1974), dass die Zahl der neutrophilen Granulozyten von 3.00 Uhr bis 12.00 Uhr anstieg, um hiernach kontinuierlich abzufallen. Zwischen 15.00 Uhr und 18.00 Uhr wurde die höchste Monozytenkonzentration gemessen. Die Lymphozyten und die eosinophilen Granulozyten zeigten nach Paape et al. (1974) keinen circadianen Rhythmus.

Im Gegensatz zum Pferd beschäftigt sich die verfügbare Literatur beim Rind mit circadianen Schwankungen der Parameter des weissen Blutbildes. Studien zu jahreszeitlichen Schwankungen, insbesondere zum Einfluss des Alters und des Reproduktionsstatus auf den Verlauf dieser Parameter, konnten nicht gefunden werden.

Tab. 26: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Rind

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima/ Zeit	Minima/ Zeit	Autor
Gesamtleukozyten	Elektronische Zellzählung	Holstein Friesian Rinder	6,5 – 8,5 x 10 ⁶ /cmm von 13.00 – 18.00 Uhr	6,25 – 8,0 x 10 ⁶ /cmm von 2.00 – 13.00 Uhr	Paape et al. (1974)
Anteil der Neutrophilen an Gesamt- leukozyten	Blutausstrich	Holstein Friesian Rinder	39 – 45% von 3.00 – 12.00 Uhr	31 – 37% von 0.00 – 3.00 Uhr	Paape et al. (1974)
Gesamtleukozyten	Elektronische Zellzählung	Weibl. Rinder, 3 – 8 Jahre alt	8000/mm ³ gegen 16.00 Uhr	7400/mm ³ gegen 18.00 Uhr	Unshelm (1969a)

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima/ Zeit	Minima/ Zeit	Autor
Eosinophile Granulozyten	Liquorzähl- kammer nach Fuchs- Rosenthal	Weibl. Rinder, 3 – 8 Jahre alt	750/mm ³ 14.00 – 16.00 Uhr	720/mm ³ gegen 12.00 Uhr	Unshelm (1969a)

9.3. Schwein

Nach Teubner (2002) unterliegt die IgA-Konzentration im Speichel beim Schwein einem circadianen Rhythmus. Dabei zeigen sich nachts von 20.00 Uhr bis 4.00 Uhr hohe Werte, niedrige Werte werden am Tage von 8.00 Uhr bis 16.00 Uhr beobachtet.

Maxima und Minima der nachfolgend angesprochenen Rhythmen des weissen Blutbildes des Schweins mit Konzentrationsangaben werden aus Gründen der Übersicht am Ende des Abschnitts in Tab. 27 zusammengefasst.

Die Leukozytenzahl im Blut zeigte nach Tsutsumi et al. (1999) bei männlichen Tieren einen Anstieg im Laufe des Nachmittags, bei weiblichen Tieren zeigte sich der Anstieg am Abend. Das Maximum der Leukozytenzahl wurde bei den männlichen Tieren um 15.00 Uhr, bei den weiblichen Tieren um 21.00 Uhr beobachtet. Minimale Werte wurden bei den männlichen Schweinen gegen 9.00 Uhr, bei den weiblichen Schweinen gegen 6.00 Uhr gemessen. Nach Tsutsumi et al. (1999) bestanden zwischen maximalen und minimalen Werten jedoch keine signifikanten Unterschiede.

Magnusson u. Dalin (1992) beschreiben diurnale Veränderungen im Leukogramm adulter Schweine. Danach war die Konzentration der Gesamtleukozyten um 9.00 Uhr signifikant niedriger als um 12.00 Uhr und 20.00 Uhr. Somit konnten Magnusson u. Dalin (1992) im Gegensatz zu Tsutsumi et al. (1999) zwei Maxima im Tagesverlauf messen. Bei den Lymphozyten war nach Magnusson u. Dalin (1992) ein Abfall von 12.00 Uhr bis 15.00 Uhr zu beobachten. Die Neutrophilen Granulozyten zeigten im Verlauf der Untersuchungszeit von 9.00 Uhr bis 20.00 Uhr einen kontinuierlichen Konzentrationsanstieg. Die Cortisolkonzentration im Blut erreichte um 9.00 Uhr und um 12.00 Uhr höhere Werte verglichen mit jenen um 17.00 Uhr und 20.00 Uhr. Magnusson u. Dalin (1992) geben zu bedenken, dass neben der Cortisolkonzentration möglicherweise auch andere Faktoren Einfluss auf die Leukozytenkonzentration im peripheren Blut ausüben.

Der Gehalt an eosinophilen Granulozyten im Blut unterliegt beim Schwein nach Gabriel et al. (1965) einem biologischen Rhythmus. Als Zeitgeber für diesen Rhythmus kamen in der Untersuchung von Gabriel et al. (1965) die Photoperiode und die Fütterung in Betracht. Die Tiere erhielten zunächst zwölf Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 18.00 Uhr und Futter um 6.00 Uhr und um 15.30 Uhr. In einem weiteren Versuch waren die Tiere einer zwölfstündigen Photoperiode mit Licht von 18.00 Uhr bis 6.00 Uhr ausgesetzt, wobei um 18.00 Uhr und um 3.30 Uhr gefüttert wurde. Unter den Bedingungen des ersten

Versuches zeigten die Tiere einen biologischen Rhythmus mit maximalen Zellzahlen am Abend zwischen 18.00 Uhr und 24.00 Uhr und minimalen Zellzahlen am Morgen um 6.00 Uhr. Die Phasenverschiebung der Zeitgeber im zweiten Versuch führte nach Gabriel et al. (1965) zu einem Verschwinden der Maxima und Minima und somit zu einer Glättung der Kurve.

Auch beim Schwein konnten keine Untersuchungen zu circannualen Rhythmen der Parameter des weissen Blutbildes in der Literatur gefunden werden.

Tab. 27: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben beim Schwein

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima/ Zeit	Minima/ Zeit	Autor
Gesamtleukozyten	Elektronische Zellzählung	Zehn männl. Schweine	114,6 (10 ² /μl) um 15.00 Uhr	94,6 (10 ² /μl) um 9.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Gesamtleukozyten	Elektronische Zellzählung	Sieben weibliche Schweine	102,0 (10 ² /μl) um 21.00 Uhr	84,0 (10 ² /μl) um 6.00 Uhr	Tsutsumi et al. (1999)
Gesamtleukozyten	keine Angaben	Acht adulte Schweine, 10 Mon. alt	18,7 x 10 ⁹ /l um 12.00 Uhr 18,6 x 10 ⁹ /l um 20.00 Uhr	16,7 x 10 ⁹ /l um 9.00 Uhr	Magnusson u. Dalin (1992)
Lymphozyten	keine Angaben	Acht adulte Schweine, 10 Mon. alt	11,5 x 10 ⁹ /l um 12.00 Uhr	9,7 x 10 ⁹ /l um 15.00 Uhr	Magnusson u. Dalin (1992)
Neutrophile Granulozyten	keine Angaben	Acht adulte Schweine, 10 Mon. alt	6,5 x 10 ⁹ /l um 20.00 Uhr	5,0 x 10 ⁹ /l um 9.00 Uhr	Magnusson u. Dalin (1992)
Eosinophile Granulozyten	Zählkammer nach Fuchs-Rosenthal	16 männl. kastr. Schweine	784/mm ³ um 22.00 Uhr	380/mm ³ um 6.00 Uhr	Gabriel et al. (1965)

9.4. Legehennen

Rosolowska-Huszcz et al. (1991) untersuchten den Einfluss der Epiphyse auf zwei unspezifische Immunparameter, die Granulozytenzahl im Blut und die Lysozymkonzentration im Serum, beim Huhn. Die bis zu fünf Wochen alten Tiere waren einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht ab 6.00 Uhr und zwölf Stunden Dunkelheit ausgesetzt und erhielten Futter und Wasser ad libitum. Während der Rhythmus der Granulozytenzahl bei Kontrolltieren ein Maximum in der ersten Hälfte der Dunkelperiode zeigte, führte die Entfernung der Epiphyse nach Rosolowska-Huszcz et al. (1991) zu einer Verschiebung dieses Maximums zum Ende der Dunkelperiode. Der diurnale Rhythmus der Lysozymkonzentration zeigte bei den Tieren der Kontrollgruppe ein Maximum in der

Mitte der Lichtphase, die Entfernung der Epiphyse führte nach Rosolowska-Huszcz et al. (1991) zum Verschwinden des diurnalen Rhythmus der Lysozymkonzentration. Die Injektion des Hormons Melatonin in physiologischen Dosen zu Beginn der Dunkelphase führte nach Rosolowska-Huszcz et al. (1991) bei den Tieren, denen die Epiphyse entfernt wurde, zur Wiederherstellung beider biologischer Rhythmen.

Maxima und Minima der im Folgenden angesprochenen Rhythmen des weissen Blutbildes der Legehennen mit Konzentrationsangaben bzw. prozentualen Anteilen werden aus Gründen der Übersicht am Ende des Abschnitts in Tab. 28 zusammengefasst.

Der diurnale Rhythmus der Leukozytenzahl im Blut wird beim Huhn nach Karmakar u. Kundu (1995) wesentlich vom Alter beeinflusst. Im Rahmen der Untersuchung von Karmakar u. Kundu (1995) wurde Tieren im Alter von vier Wochen und fünf bis sieben Monaten, die einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht und zehn Stunden Dunkelheit ausgesetzt waren, zwei Tage lang alle sechs Stunden Blut entnommen. Die Lymphozyten zeigten in der Gruppe der älteren Tiere nach Karmakar u. Kundu (1995) ein Maximum um 13.30 Uhr. Während der Nacht wurden niedrige Werte gemessen, ein Anstieg zeigte sich um 7.30 Uhr. Im Gegensatz dazu erreichten die Lymphozyten bei den jüngeren Tieren ihr Maximum um 7.30 Uhr, worauf es zu einem Abfall bis 13.30 Uhr kam. Am Abend und um Mitternacht konnten Karmakar u. Kundu (1995) einen Anstieg der Lymphozyten im Blut der jüngeren Tiere bis zum Maximum um 7.30 Uhr beobachten. Die Heterophilen der älteren Tiere zeigten um 13.30 Uhr ein Minimum, woraufhin sich bis 19.30 Uhr ein starker Anstieg zeigte. Bis 7.30 Uhr fielen die Heterophilen nach Karmakar u. Kundu (1995) wieder ab. Maximale Konzentrationen an Heterophilen wurden in der Gruppe junger Tiere um 13.30 Uhr, minimale Konzentrationen um 7.30 Uhr beobachtet. Im Laufe des Tages und Abends verliefen die Werte nach Karmakar u. Kundu (1995) nahezu konstant, um nach Mitternacht bis zum Morgen hin abzufallen. Die eosinophilen Granulozyten der fünf bis sieben Monate alten Tiere erreichten ein erstes Maximum um 19.30 Uhr, ein zweites Maximum um 1.30 Uhr und ein Minimum um 7.30 Uhr. Die vier Wochen alten Tiere zeigten ein Maximum um 13.30 Uhr, wonach es bis 19.30 Uhr zu einem Abfall der Eosinophilen kam. Nach Mitternacht zeigte sich nach Karmakar u. Kundu (1995) ein Anstieg der Eosinophilen, der von einem Abfall bis zum Minimum um 7.30 Uhr gefolgt war. Die basophilen Granulozyten der älteren Tiere erreichten ein Minimum um 19.30 Uhr und ein Maximum um Mitternacht. Um 7.30 Uhr wurden niedrige Werte gemessen. Die jüngeren Tiere zeigten hohe Basophilenkonzentrationen um 13.30 Uhr und niedrige Konzentrationen um 19.30 Uhr. Um Mitternacht kam es zu einem Anstieg, gegen 7.30 Uhr zu einem Abfall der Konzentration der basophilen Granulozyten. Die fünf bis sieben Monate alten Tiere erreichten um 19.30 Uhr minimale Monozytenkonzentrationen im Blut mit einem Anstieg über Nacht und einem Maximum um 7.30 Uhr. Im Gegensatz dazu beobachteten Karmakar u. Kundu (1995) bei den jüngeren Tieren ein Minimum um 7.30 Uhr, dem ein Anstieg der Monozyten bis zu maximalen Werten am Abend folgte.

Neben dem Alter übt nach Skwarlo-Sonta et al. (1983) die Photoperiode wesentlichen Einfluss auf den Verlauf der Lymphozyten- und Granulozytenkonzentration im Blut von Hühnern aus. Unter einer Photoperiode mit zwölf Stunden Licht und zwölf Stunden Dunkelheit zeigte sowohl der diurnale Rhythmus der Lymphozytenkonzentration als auch jener der Granulozytenkonzentration eine höhere Amplitude als unter einer Photoperiode

mit entweder acht Stunden Licht/16 Stunden Dunkelheit oder 16 Stunden Licht/acht Stunden Dunkelheit. Unter zwölf bzw. 18 Stunden Licht zeigte sich das Maximum der Granulozytenkonzentration am Ende der Lichtperiode. Tiere unter einer Photoperiode mit sechs Stunden Licht zeigten minimale Granulozytenkonzentrationen drei Stunden nach Beginn der 18-stündigen Dunkelphase. Zwölf Stunden Licht führten nach Skwarlo-Sonta et al. (1983) zu maximalen Lymphozytenkonzentrationen vier Stunden vor Beginn der Dunkelperiode, unter 18 Stunden Licht war das Maximum der Lymphozytenkonzentration zwei Stunden nach Beginn der Dunkelperiode zu beobachten.

Der Einsatz unterschiedlicher Photoperioden und die Verwendung unterschiedlich alter Tiere erschweren einen Vergleich der Ergebnisse von Skwarlo-Sonta et al. (1983) mit jenen von Karmakar u. Kundu (1995).

Die Anzahl der Monozyten im Blut zeigt nach Kondo et al. (1992) beim Huhn einen diurnalen Rhythmus. Zudem konnte in der Untersuchung von Kondo et al. (1992) ein diurnaler Rhythmus der Aktivität peritonealer Makrophagen nachgewiesen werden. Die Tiere waren einer Photoperiode mit 14 Stunden Licht von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr und zehn Stunden Dunkelheit ausgesetzt, Futter und Wasser standen ad libitum zur Verfügung. Die Blutentnahme erfolgte alle zwei Stunden, Makrophagen aus der Peritonealhöhle wurden im Abstand von vier Stunden gewonnen. Der diurnale Rhythmus der Monozytenanzahl im peripheren Blut zeigte nach Kondo et al. (1992) Maxima um 11.00 Uhr und um 1.00 Uhr. Um 7.00 Uhr erreichte die Monozytenzahl ein Minimum. Die Phagozytoseaktivität der Peritonealmakrophagen zeigte ein erstes Maximum am frühen Morgen um 7.00 Uhr und ein zweites Maximum am Nachmittag gegen 15.00 Uhr (Kondo et al., 1992). Minimale Phagozytoseaktivitäten wurden nach Kondo et al. (1992) um 11.00 Uhr und um 23.00 Uhr erreicht. Der diurnale Rhythmus der mikrobiziden Aktivität der Peritonealmakrophagen war nach Kondo et al. (1992) durch zwei Maxima, um 11.00 Uhr und um 3.00 Uhr, gekennzeichnet. Minimale mikrobizide Aktivität war um 7.00 Uhr und um 19.00 Uhr zu beobachten.

Tab. 28: Zusammenfassung biologischer Rhythmen des weissen Blutbildes mit Konzentrationsangaben bzw. prozentualen Angaben bei der Legehenne

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Anteil Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Vier Wochen alte Tiere	77,4% um 7.30 Uhr	60,3% um 13.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Lymphozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Fünf bis sieben Monate alte Tiere	78,1% um 13.30 Uhr	64,5 – 64,7% in der Nacht (19.30 u. 1.30 Uhr)	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Heterophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Vier Wochen alte Tiere	20,2% um 13.30 Uhr	13,7% um 7.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Heterophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Fünf bis sieben Monate alte Tiere	27,3% um 19.30 Uhr	13,6% um 13.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Eosinophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Vier Wochen alte Tiere	10,6% um 13.30 Uhr	2,8% um 7.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Eosinophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Fünf bis sieben Monate alte Tiere	4,8% um 19.30 u. 1.30 Uhr	2,9% um 7.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Basophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Vier Wochen alte Tiere	2% um 13.30 Uhr	0,9% um 19.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil Basophile an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Fünf bis sieben Monate alte Tiere	2,7% um 1.30 Uhr	0,6% um 19.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil der Monozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Vier Wochen alte Tiere	8,0% um 19.30 Uhr	5,1% um 7.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Anteil der Monozyten an Gesamt-leukozyten	Blutausstrich	Fünf bis sieben Monate alte Tiere	5,1% um 7.30 Uhr	2,4% um 19.30 Uhr	Karmakar u. Kundu (1995)
Monozyten	Elektronische Zellzählung	6 – 12 Wo. alte Tiere	$1,4 \times 10^6$ /ml um 1.00 Uhr	$0,1 \times 10^6$ /ml um 7.00 Uhr	Kondo et al. (1992)

Zellart/ Parameter	Methode	Tiere	Maxima / Zeit	Minima / Zeit	Autor
Lymphozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 12 Std. Licht / 12 Std. Dunkel	ca. $14 \times 10^3/\text{mm}^3$ acht Std. nach Beginn der Lichtperiode	ca. $6,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ zu Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)
Lymphozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 6 Std. Licht / 18 Std. Dunkel	$14,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ 20 Std. nach Beginn der Lichtperiode	$11,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ fünf Std. nach Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)
Lymphozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 18 Std. Licht / 6 Std. Dunkel	$13,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ 21 Std. nach Beginn der Lichtperiode	$7,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ acht Std. nach Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)
Granulozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 12 Std. Licht / 12 Std. Dunkel	$6,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ zwölf Std. nach Beginn der Lichtperiode	$2 \times 10^3/\text{mm}^3$ zu Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)
Granulozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 6 Std. Licht / 18 Std. Dunkel	$3,5 \times 10^3/\text{mm}^3$ 4,5 Std. nach Beginn der Lichtperiode	$1 \times 10^3/\text{mm}^3$ acht Std. nach Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)
Granulozyten	Blutausstrich	5 Wo. alte Tiere unter 18 Std. Licht / 6 Std. Dunkel	$3 \times 10^3/\text{mm}^3$ 16 Std. nach Beginn der Lichtperiode	$1 \times 10^3/\text{mm}^3$ 12 u. 24 Std. nach Beginn der Lichtperiode	Skwarlo-Sonta et al. (1983)

9.5. Enten

Das Gewicht des Thymus erwachsener Enten unterliegt nach Höhn (1947) saisonalen Schwankungen. Im Rahmen seiner Untersuchung an 57 adulten Tieren konnte Höhn (1947) zeigen, dass der Thymus kurz nach Ende der Reproduktionssaison in der Zeit von Mitte Juli bis Mitte August eine Gewichtszunahme um circa das zehnfache des Normalgewichts aufwies. Fehlendes Fortpflanzungsverhalten in diesem Zeitraum und niedrige Sexualhormonkonzentrationen während dieser Zeit könnten nach Höhn (1947) die Ursache für die Veränderung des Thymusgewichts sein.

Studien zu biologischen Rhythmen der Parameter des weissen Blutbildes bei der Ente konnten in der verfügbaren Literatur nicht gefunden werden.

10. Diskussion

10.1. Allgemeines

Biologische Rhythmen üben einen entscheidenden Einfluss auf wichtige Verhaltensweisen bei Mensch und Tier aus. Das Wach-Schlafverhalten, das Futteraufnahmeverhalten, das Verhalten der motorischen Aktivität, das Sozial- und Komfortverhalten sowie insbesondere das Fortpflanzungsverhalten der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten weisen endogene biologische Rhythmen auf, die durch exogene Zeitgeber gesteuert werden. Auch physiologische Parameter, wie die Körpertemperatur, die Sekretion einer Reihe von Hormonen und das Immunsystem unterliegen dem Einfluss endogener und exogener Parameter.

Die vorliegende Arbeit stellt eine Zusammenfassung der in der verfügbaren Literatur erwähnten biologischen Rhythmen bei den Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten dar. Hierbei ist zu beachten, dass die Aussagekraft der erwähnten Studien und Untersuchungen zum Teil kritisch betrachtet werden muss. Einerseits flossen sehr alte Arbeiten und Untersuchungen in diese Literaturstudie mit ein. Die Begründung hierfür liegt in der Tatsache, dass neuere Studien zu biologischen Rhythmen bei Nutztieren oft nicht verfügbar sind. Zum Anderen unterschieden sich die Versuchsbedingungen der einzelnen Studien zum Teil erheblich. Unterschiedlich große Tiergruppen, Tiere verschiedener Rassen, der Einfluss unterschiedlicher Zeitgeber auf die Versuchstiere, sowie die Tatsache, dass ein Teil der Untersuchungen an Wildtieren, ein anderer Teil hingegen an domestizierten Tieren durchgeführt wurde, lassen einen direkten Vergleich der zitierten Studien oft nicht zu und erschweren die Interpretation der Ergebnisse. Auch die Begriffe Rhythmus und Schwankung werden gerade in den älteren Arbeiten oft nicht definiert bzw. unkritisch verwendet. Nicht zuletzt erschwert die in den zitierten Arbeiten sehr unterschiedliche Häufigkeit der Beobachtungen bzw. Probenentnahmen den Vergleich der einzelnen Studien. Trotzdem lässt sich für viele Verhaltensweisen und physiologischen Parameter ein zugrunde liegender endogener biologischer Rhythmus erkennen.

Neuere Studien befassen sich in erster Linie mit der Erforschung biologischer Rhythmen beim Menschen. Neben Studien an Versuchspersonen erfolgt ein großer Teil der Untersuchungen im Bereich der Chronobiologie an kleinen Labortieren, hauptsächlich Hamstern und Mäusen. Die Ergebnisse dieser Studien, insbesondere die Erkenntnis, dass eine Störung biologischer Rhythmen zu mangelndem Wohlbefinden und Krankheit führen kann (Palmer, 1976; Turek, 1994), in Verbindung mit der Tatsache fehlender Verfügbarkeit neuerer Studien zu einer Vielzahl biologischer Rhythmen beim Nutztier, sollte, auch unter dem Aspekt des Tierschutzes, weitere Forschungsarbeiten auf dem Gebiet der Chronobiologie bei Nutztieren anregen.

Das Tierschutzgesetz (in der Fassung der Bekanntmachung vom 25. Mai 1998, geändert durch Artikel 2 des Gesetzes vom 12. April 2001) enthält allgemeine Bestimmungen für das Halten von Tieren. Diese Bestimmungen werden im Nutztierbereich durch Verordnungen oder Richtlinien ergänzt. Nach §2 des Tierschutzgesetzes muss ein Tier seiner Art und seinen Bedürfnissen entsprechend ernährt, gepflegt und verhaltensgerecht untergebracht werden. Weiterhin darf die Möglichkeit des Tieres zu artgerechter

Bewegung nach §2 des Tierschutzgesetzes nicht so eingeschränkt werden, dass dem Tier Schmerzen, vermeidbare Leiden oder Schäden zugefügt werden.

Moderne leistungsorientierte Haltungssysteme werden diesen Anforderungen des Tierschutzgesetzes oft nicht in vollem Maße gerecht. Betriebsspezifische Haltungsbedingungen und Managementfaktoren wirken auf die Tiere ein und bestimmen den Tagesablauf der Tiere. Oft wird hierbei endogenen, für die jeweilige Tierart charakteristischen biologischen Rhythmen keine Beachtung geschenkt. Inwieweit das Nichtbeachten der endogenen biologischen Rhythmen einer Tierart zu Schmerzen, Leiden oder Schäden führt, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt im Nutztierbereich wenig untersucht. Die Ergebnisse verschiedener Studien zu den Themen externe und interne Desynchronisation verdeutlichen jedoch die Bedeutung und Wichtigkeit des ungestörten Ablaufs biologischer Rhythmen. Die interne Desynchronisation von physiologischen und ethologischen Rhythmen kann zur Beeinträchtigung der Gesundheit eines Individuums führen (Hurd u. Ralph, 1998). Somit sollten nicht nur unter dem Gesichtspunkt optimaler Managementbedingungen und Leistungssteigerungen in der Tierproduktion, sondern auch im Interesse des Tierschutzes, biologische Rhythmen bei Nutztieren Beachtung finden.

10.2. Ethologische Rhythmen beim Nutztier in Zusammenhang mit den derzeit üblichen Haltungsbedingungen

Das **Fortpflanzungsverhalten** ist in der Tierproduktion von großer Bedeutung und bestimmt in erheblichem Maße die Leistung der Tiere. Störungen im Reproduktionsverhalten führen zu Leistungsminderung und finanziellen Verlusten, denen oft die Abschaffung der betroffenen Tiere folgt. Bei vielen Tierarten ist das Fortpflanzungsgeschehen auf eine bestimmte Jahreszeit beschränkt. Die Reproduktion findet unter natürlichen Bedingungen zu einer für das Muttertier und für das Überleben der Nachkommen günstigen Zeit statt (Reiter, 1974; Thiery et al., 2002). Biologische Rhythmen im Fortpflanzungsgeschehen stehen damit wirtschaftlichen Interessen und der kontinuierlichen Versorgung des Verbrauchers mit Lebensmitteln tierischer Herkunft gegenüber.

Das Fortpflanzungsverhalten der Stute unterliegt einem deutlichen circannualen Rhythmus (Wesson u. Ginther, 1981; Wintzer, 1999; Gerlach u. Aurich, 2000; Nagy et al., 2000), der auch unter konstanten Umweltbedingungen erhalten bleibt (Nagy et al., 2000). Der primäre Zeitgeber, der diesen Rhythmus mit der Umwelt synchronisiert, ist die Photoperiode (Sambraus, 1978; Bogner u. Grauvogel, 1984; Wintzer, 1999; Gerlach u. Aurich, 2000; Nagy et al., 2000). Die Fortpflanzungssaison des Pferdes umfasst die Monate April bis August (Wintzer, 1999) bzw. April bis September (Hughes et al., 1975), weshalb es nach Wintzer (1999) und Gerlach u. Aurich (2000) zu den „long-day-breeders“ zu rechnen ist. Die Photoperiode spielt bei den saisonal polyöstrischen (Wintzer, 1999; Nagy et al., 2000) domestizierten Stuten jedoch eine weniger ausgeprägte Rolle als bei den monoöstrischen Wildpferden (Bogner u. Grauvogel, 1984). Dies zeigt sich unter anderem in der Tatsache, dass eine gewisse Anzahl an Stuten einen ganzjährig ablaufenden Ovarialzyklus zeigt (Wesson u. Ginther, 1981; Fitzgerald et al., 2002). Die Domestikation ermöglicht grundsätzlich das Überleben der Jungtiere unabhängig von der Jahreszeit, da sekundäre Zeitgeber wie Temperatur und Nahrungsmittelverfügbarkeit

(Gerlach u. Aurich, 2000; Nagy et al., 2000) durch das Eingreifen des Menschen an Bedeutung verlieren. Auch der primäre Zeitgeber für das Reproduktionsgeschehen, die Photoperiode, ist durch den Menschen manipulierbar. Die Stute besitzt eine photosensitive Phase 9,5 bis 10,5 Stunden (Wintzer, 1999) bzw. 9,5 Stunden (Nagy et al., 2000) nach Beginn der Dunkelperiode, wobei Licht zu dieser Zeit die Reproduktionsaktivität der Stute stimuliert.

Der Wunsch der Pferdezüchter nach einem frühen Geburtstermin der Fohlen im Jahr und hoher Fruchtbarkeit der Stuten, sowie das Wissen um die Wichtigkeit des Zeitgebers Photoperiode, führten zum Einsatz von speziellen Lichtprogrammen für Stuten. Die frühe Wiederaufnahme des Ovarialzyklus soll hierbei den frühen Eintritt einer Trächtigkeit im Jahr ermöglichen, bzw. auch einen gewissen Spielraum für nicht sofort aufnehmende Stuten schaffen. Bei der Durchführung von Lichtprogrammen ist die Beeinflussung der Stuten durch natürliche Zeitgeber von Nachteil. Fenster, die der Stute den natürlichen Hell-Dunkelwechsel vermitteln, oder der Jahreszeit entsprechende Temperaturen, stehen zu der künstlichen Photoperiode im Widerspruch. Andererseits entspricht eine von der Umwelt isolierte Haltung unter Kunstlicht nicht den in den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten (Stand: 10. Nov. 1995) geforderten Haltungsbedingungen, die Licht, Luft und ausreichende Bewegung für das Pferd fordern. Nach den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten übt das natürliche Sonnenlicht einen positiven Einfluss auf den Stoffwechsel allgemein und auf die Fruchtbarkeit der Tiere aus. Grasens auf der Weide wirkt sich nach Nagy et al. (2000) positiv auf den Zeitpunkt der ersten Ovulation des Jahres aus. Die natürliche Haltung der Pferde mit Koppelgang wäre demnach als Alternative zu den Lichtprogrammen zur Erzielung guter Reproduktionserfolge zu nennen. Im Sinne des Tierschutzes ist dieser Haltung sicherlich der Vorzug zu geben.

Auch beim Hengst zeigt das Reproduktionsverhalten einen circannualen Rhythmus, was sich in weniger ausgeprägtem Sexualverhalten (Clay et al., 1987), geringeren Sexualhormonkonzentrationen (Hoffmann u. Landeck, 1999) sowie geringerer Hodengröße und Spermienproduktion (Clay et al., 1987) zur Zeit der sexuellen Inaktivität in den Herbst- und Wintermonaten zeigt. Dies muss vor allem bei Hengsten, die im Natursprung decken, beachtet werden.

Das domestizierte Rind gilt, im Gegensatz zum Pferd, als eine Tierart mit ganzjährigem Reproduktionsgeschehen (Grunert u. Berchtold, 1999; Methling u. Unshelm, 2002) und domestizierte Rinder europäischer Nutzungsrassen sind als ganzjährig polyöstrisch zu bezeichnen (Grunert u. Berchtold, 1999). Es finden sich in der Literatur jedoch eine Vielzahl von Studien, die auf einen circannualen Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen beim domestizierten Rind hinweisen (Plasse et al., 1970; Sambras, 1978; Tucker, 1982; Chesworth u. Easdon, 1983; Randel, 1984; Cavestany et al., 1985; Hansen, 1985). Beim Wildrind zeigt sich ein biologischer Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen, weshalb diese Tiere als saisonal polyöstrisch zu bezeichnen sind (Grunert u. Berchtold, 1999). Optimale Umweltbedingungen für die neugeborenen Kälber finden sich im Frühjahr und in den Sommermonaten (Peters u. Riley, 1982a; Hansen, 1985).

Trotz einer Selektion, die die jahreszeitunabhängige Fortpflanzung begünstigt (Peters u. Riley, 1982a), deuten eine Reihe von Fakten darauf hin, dass die Photoperiode und evtl. weitere sekundäre Zeitgeber auch auf das domestizierte Rind Einfluss ausüben. Früheres Einsetzen der Pubertät unter einer Photoperiode mit langen Lichtperioden und warmen

Umgebungstemperaturen (Tucker, 1982; Hansen, 1985), bessere Ergebnisse beim Embryotransfer in den Sommermonaten (Randel, 1984), jahreszeitlich bedingte Unterschiede im Intervall zwischen Geburt und erster Brunst post partum (Peters u. Riley, 1982a; Peters u. Riley, 1982b; Grunert u. Berchtold, 1999), höhere Milchleistung unter einer Photoperiode mit längerer Lichtphase (Tucker, 1982), schwächer ausgeprägte Brunstsymptome und kürzere Dauer der Brunst in den Wintermonaten (Hansen, 1985; Pennington et al., 1985; White et al., 2002) sowie am Ovar zu beobachtende jahreszeitliche Unterschiede (McNatty et al., 1984) sind Merkmale eines saisonal beeinflussten Reproduktionsgeschehens, das unter natürlichen Bedingungen zur Geburt der Kälber in den Frühjahrs- und Sommermonaten führen würde (Hansen, 1985).

Ein biologischer Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen ist beim domestizierten Rind unerwünscht, da er einer gleichmäßigen, über das Jahr verteilten Fleisch- und Milchleistung entgegensteht und zu ungleichmäßigen Arbeitsbedingungen mit Spitzen zu bestimmten Jahreszeiten führt. Andererseits kann es durch die Nichtbeachtung des biologischen Rhythmus des Fortpflanzungsgeschehens zu wirtschaftlichen Verlusten kommen. Mehr Besamungen pro Trächtigkeit, verlängerte Zwischenkalbezeiten und Abschaffung von Tieren wegen verminderter Fruchtbarkeit führen zu finanziellen Verlusten, die unter Umständen durch die Beachtung des dem Tier eigenen Rhythmus der Fortpflanzung eingrenzbar und vermeidbar wären. Photoperioden mit langen Lichtphasen wirken sich möglicherweise positiv auf die Fruchtbarkeit von im Stall gehaltenen Tieren aus. Da auch der Nahrungsmittelverfügbarkeit eine Zeitgeberfunktion bezüglich des circannualen Rhythmus der Fortpflanzung zukommt (Randel, 1984) und eine energiereiche Ration nach Hansen (1985) den Einfluss des Zeitgebers Photoperiode abschwächt, könnte durch Änderungen des Fütterungsmanagements, d.h. energiereicher Fütterung der zur Besamung anstehenden Rinder, Einfluss auf den Befruchtungserfolg ausgeübt werden.

Das Fortpflanzungsgeschehen des Rindes weist neben einem circannualen Rhythmus offenbar auch eine circadiane Periodik auf (Plasse et al., 1970; Sambraus, 1978), die durch die Umgebungstemperatur und Managementfaktoren wie den Milchentzug beeinflusst wird (Pennington et al., 1985). Dabei fällt das Maximum des Brunstbeginns in die Morgenstunden (Sambraus, 1978) und hellen Stunden des Tages (Plasse et al., 1970). Eine circadiane Periodik im Brunstgeschehen konnte nach White et al. (2002) allerdings nicht beobachtet werden. Eine verstärkte Brunstbeobachtung am Morgen wäre dennoch möglicherweise sinnvoll, wobei die Laufstallhaltung zusätzlich gegenüber der Anbindehaltung einen Vorteil bezüglich des Erkennens brünstiger Tiere bietet (Bogner u. Grauvogel, 1984; Methling u. Unshelm, 2002) und im Übrigen aus ethologischer Sicht der Anbindehaltung vorzuziehen ist (Rist et al., 1992).

Der auch beim männlichen Rind angedeutete saisonale Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen (Hansen, 1985; Godfrey et al., 1990) ist durch die Möglichkeit der Spermakonservierung und künstlichen Besamung weniger bedeutend, wobei sich in Anlehnung an die Maßnahmen zur Verbesserung der Fruchtbarkeit weiblicher Tiere auch hier stimulierende Photoperioden und gezieltes Fütterungsmanagement positiv auf die Fruchtbarkeit auswirken könnten.

Die Fortpflanzung des domestizierten Schweins ist nicht streng auf eine Jahreszeit begrenzt, weshalb es ähnlich wie das domestizierte Rind zu den Tierarten mit nicht-saisonaalem Reproduktionsgeschehen zählt (Love et al., 1995; Peltoniemi et al., 1999b). Im

Gegensatz dazu ist beim Wildschwein ein deutlicher circannualer Rhythmus im Reproduktionsgeschehen zu beobachten (Sambraus, 1978; Mauget, 1982; Claus u. Weiler, 1985). Dabei fällt das Maximum der Fortpflanzungsaktivität in den späten Herbst (Sambraus, 1978; Claus u. Weiler, 1985) und frühen Winter (Mauget, 1982). Ein weiteres, jedoch weniger deutlich ausgeprägtes Maximum im Reproduktionsgeschehen des Wildschweins findet sich im April (Claus u. Weiler, 1985). Die Geburt der Jungen wird im Frühjahr beobachtet (Sambraus, 1978; Mauget, 1982; Claus u. Weiler, 1985). Wildschweine haben normalerweise einen Wurf pro Jahr (Sambraus, 1978; Love et al., 1993), bei ausreichendem Nahrungsangebot (Sambraus, 1978) oder beim Verlust der Jungen vor der Mitte des Sommers (Love et al., 1993) kann es jedoch zur Geburt eines weiteren Wurfs kommen.

Ähnlich wie beim domestizierten Rind (Peters u. Riley, 1982a) scheint aber auch beim Hausschwein eine gewisse Sensibilität gegenüber der Jahreszeit vorhanden geblieben zu sein (Love et al., 1995; Bassett et al., 2001), was sich in der jahreszeitlichen Schwankung einer Reihe von Fertilitätsparametern widerspiegelt. Altersunterschiede im Jahresverlauf bezüglich des Zeitpunkts der ersten Belegung (Peltoniemi et al., 1999a), bessere Abferkelquoten bei im Winter und Frühjahr belegten Sauen (Hurtgen u. Leman, 1981; Love 1981; Peltoniemi et al., 1999a; Tast et al., 2002), kürzere Absetz-Belegintervalle im Winter und Frühjahr (Lahrman u. Gardner, 1997; Tast et al., 2002), niedrigere Wiederbelegungsraten im Winter (Peltoniemi et al., 1999a; Peltoniemi et al., 1999b) und die Beeinflussung des Wurfgewichtes durch den Geburtszeitpunkt (Peltoniemi et al., 1999a) sind Manifestationen eines biologischen Rhythmus im Reproduktionsgeschehens beim Hausschwein. Der circannuale Rhythmus der Fortpflanzung äußert sich weiterhin durch den in den Winter- und Frühjahrsmonaten häufiger zu beobachtenden frühen Abbruch einer nachgewiesenen Trächtigkeit (Tast et al., 2002), durch häufigere Aborte bei zwischen Mai und Oktober belegten Schweinen (Stork, 1979) und durch die Inaktivität der Ovarien im Sommer und frühen Herbst (Peltoniemi et al., 1999b). Berichte über das spontane Aussetzen der Fortpflanzungsaktivität in den Sommer- und Herbstmonaten (Claus u. Weiler, 1985; Love et al., 1995) bestätigen weiterhin die Vermutung, dass der circannuale Rhythmus des Fortpflanzungsgeschehens des Wildschweins durch die Domestikation nicht vollständig verschwunden ist. Ein Rückgang des Reproduktionserfolgs von 10 – 25% in den Sommermonaten (Bassett et al., 2001), sowie durch die Saisonalität des Fortpflanzungsgeschehens auftretende finanzielle Verluste, bedingt durch ungleichmäßige Produktion und Mehraufwand zur Erzielung einer konstanten Leistung, führen zur Suche nach Managementstrategien, die den jahreszeitlichen Einfluss auf das Reproduktionsgeschehen des Schweins begrenzen.

Der primäre Zeitgeber für das Fortpflanzungsgeschehen ist auch beim Schwein die Photoperiode (Love et al., 1993; Love et al., 1995; Tast et al., 2001). Die Manipulation des Zeitgebers Photoperiode wäre somit eine Möglichkeit, die Reproduktionsleistung des Schweins zu steigern, indem die Tiere Photoperioden mit kurzen Lichtphasen ausgesetzt werden. Durch Stallfenster einfallendes natürliches Licht kann den Erfolg künstlicher Lichtregime jedoch gefährden (Tast et al., 2001). Sekundäre Zeitgeber der Reproduktionsaktivität sind das Nahrungsangebot, die Umgebungstemperatur und soziale Interaktionen (Love et al., 1993). Die Bedeutung der Nahrungsmittelverfügbarkeit im Reproduktionsgeschehen des Schweins zeigt sich unter anderem in der Tatsache, dass Wildschweine beim Vorhandensein von ausreichendem Futter zwei Würfe pro Jahr zur Welt bringen können (Sambraus, 1978). Einheitliches Futterangebot hat auch beim

Hausschwein einen positiven Einfluss auf die Reproduktionsleistung (Hennessy u. Williamson, 1984; Love et al., 1993). Die Vorlage einer großen Futterration in den Sommer- und Herbstmonaten führt zur Abschwächung des negativen Einfluss dieser Jahreszeiten auf die Fortpflanzung (Love et al., 1995). Auch die Rauhfuttermittelvorgabe wirkt sich positiv auf den Fortpflanzungserfolg beim Schwein aus (Peltoniemi et al., 1999a). Weitere Managementstrategien, die die erfolgreiche Reproduktion des Schweins fördern sollen, sind die Haltung auf Einstreu und der Einsatz des natürlichen Deckaktes (Peltoniemi et al., 1999a). Die Gruppenhaltung von Sauen wirkt sich im Gegensatz dazu negativ auf die Fruchtbarkeit der Tiere aus (Love et al., 1995). Die bei Wildschweinen zu beobachtende Synchronisation der Fortpflanzungsaktivität (Delcroix et al., 1990) könnte bei der Gruppenhaltung eine Rolle spielen (Love et al., 1995) und sich negativ auf die Reproduktion auswirken. Andererseits bietet die Gruppenhaltung den Tieren die Möglichkeit zum Sozialkontakt (Hörning et al., 1992; Methling u. Unshelm, 2002). Die Einzelaufstallung zum Zeitpunkt der Belegung mit anschließender Gruppenhaltung könnte somit den Reproduktionserfolg erhöhen und gleichzeitig Anforderungen an eine tiergerechte Haltung erfüllen. Verminderter Stress durch Beschäftigung der Tiere mit Raufutter und Haltung auf Einstreu (Peltoniemi et al., 1999a) sowie die Vermeidung von sozialem Stress durch Einzelaufstallung der Tiere (Love et al., 1995; Peltoniemi et al., 2000) sind Managementstrategien, die zur Leistungssteigerung der Tiere beitragen könnten.

Ein circannualer Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen zeigt sich sowohl beim männlichen Wildschwein (Claus u. Weiler, 1985) als auch beim domestizierten männlichen Schwein (Claus u. Weiler, 1985; Andersson et al., 1998). Zu den Managementfaktoren, die in der Lage sind, diese saisonalen Schwankungen abzuschwächen, dürften in Anlehnung an die Untersuchungen beim weiblichen Schwein ebenfalls die Manipulation der Photoperiode, das Fütterungsmanagement mit gleichmäßiger Futtermittelvorgabe und die Stressreduzierung durch artgerechte Haltung zu rechnen sein.

Das Fortpflanzungsverhalten der wilden Vorfahren unserer Legehennen wird durch einen biologischen Rhythmus gesteuert, der den Schlupf der Küken in einer Jahreszeit mit ausreichendem Nahrungsangebot ermöglicht. Der primäre Zeitgeber dieses circannualen Rhythmus ist die Photoperiode (West u. Zhou, 1989). Auch das Reproduktionsgeschehen der domestizierten Legehennen ist durch einen biologischen Rhythmus geprägt, der bei Tieren mit niedriger Eiproduktion deutlicher ausgeprägt ist als bei Hennen, die eine hohe Legeleistung zeigen (Whetham, 1933). Legehennen unter einer natürlichen Photoperiode beginnen im Winter kurz nach der Sonnenwende mit dem Legen. Dem Höhepunkt der Legetätigkeit zu Beginn des Frühlings folgt ein Abfall bis zu einem Minimum im Spätherbst und frühen Winter (Sharp, 1993). Der primäre Zeitgeber, der den Rhythmus der Reproduktion der Legehennen mit der Umwelt synchronisiert, ist die Photoperiode (Whetham, 1933; Okumura et al., 1988; Sharp, 1993). Der mit dem saisonalen Reproduktionsgeschehen verbundene saisonale Rhythmus der Eiproduktion, mit hoher Eiproduktion im Frühjahr und Frühsommer und niedriger Produktion im Spätherbst und frühen Winter (Sharp, 1993), ist aus Sicht des Verbrauchers unerwünscht. Unter betriebswirtschaftlichen Gesichtspunkten steht der circannuale Rhythmus der Reproduktion der Legehennen einer konstanten Produktion mit gleichmäßiger Ausnutzung der Kapazitäten entgegen. Die Erkenntnis, dass der primäre Zeitgeber des

Fortpflanzungsgeschehens die Photoperiode ist, führte zur Entwicklung einer Reihe von künstlichen Lichtregimen. Zehn bis zwölf Stunden Licht führen hierbei zur Stimulierung der Legetätigkeit (Sharp, 1993). Die Photoperiode in der Legeperiode beträgt nach Methling u. Unshelm (2002) täglich 14 bis 16 Stunden. Der stimulierenden Wirkung der Photoperiode sind jedoch Grenzen gesetzt, was mit dem Einsetzen einer photorefraktären Periode bei wildlebenden Hühnern Mitte des Sommers erklärbar ist (Sharp, 1993). Der Effekt des Zeitgebers Photoperiode ist bei jungen Tieren stärker ausgeprägt, der Einfluss der Umgebungstemperatur, der die Rolle eines sekundären Zeitgebers zukommen könnte, ist hingegen bei älteren Tieren größer (Okumura et al., 1988).

Unter den Bedingungen der Käfig- und Bodenhaltung in geschlossenen Räumen ist die Manipulation der Photoperiode leicht durchführbar und hat sich als wirksames Mittel zur Beeinflussung der Reproduktionsaktivität bei der Legehenne erwiesen. In zunehmendem Maße steigt jedoch die Nachfrage nach Eiern aus Freilandhaltung. Bei dieser Form der Legehennenhaltung sind die Tiere zumindest zeitweise der natürlichen Photoperiode ausgesetzt, die somit den Tieren als Zeitgeber dienen kann.

Der Zeitpunkt des Schlüpfens wirkt sich auf Leistungsparameter bei der Legehenne aus (Whetham, 1933; Okumura et al., 1988), was als eine weitere Manifestation des saisonalen Reproduktionsgeschehens der Legehenne angesehen werden kann. In den Sommermonaten geschlüpfte Hennen zeigen hierbei eine höhere Eiproduktion als im Winter geschlüpfte Tiere (Whetham, 1933; Okumura et al., 1988). Bei im Sommer geschlüpfen Tieren fällt der Beginn der Legetätigkeit mit dem unter natürlichen Bedingungen beobachteten Zeitpunkt des Beginns der Eiablage zusammen.

Neben dem circannualen Rhythmus zeigt das Reproduktionsgeschehen der Henne zwei weitere biologische Rhythmen. Der Zeitpunkt der Eiablage folgt einem circadianen Rhythmus, wobei der Grossteil der Eier während der Lichtperiode, und nur ein sehr geringer Anteil in der Dunkelperiode gelegt wird (Lillpers, 1991). Auch für diesen Rhythmus stellt die Photoperiode den wichtigsten Zeitgeber dar, wobei dem Sonnenuntergang bezüglich der Synchronisation des endogenen Rhythmus mit der Umwelt eine bedeutende Rolle zukommt (Bhatti u. Morris, 1978). Die Paarungshäufigkeit unterliegt ebenfalls einem täglichen Rhythmus und wird am späten Nachmittag vermehrt beobachtet (Sambraus, 1978).

Auch das Fortpflanzungsverhalten der Ente unterliegt einem circannualen Rhythmus (Weidmann, 1956; Benoit, 1978; Gorman, 1977). Balzverhalten wird erstmals im Spätsommer und Herbst beobachtet (Weidmann, 1956; Gorman, 1977), nach einer geringen Balzaktivität in den Wintermonaten folgt im Frühjahr ein zweites Maximum (Gorman, 1977). Die Spermaproduktion erfolgt von April bis Juni (Penfold et al., 2000). Die meisten Eier werden von März bis Juni gelegt (Weidmann, 1956), wobei Enten normalerweise eine Brut im Jahr haben (Hafez, 1975). Die Tatsache, dass auch in Brütereien die Schlupfergebnisse einer Schwankung unterliegen und schlechtere Ergebnisse im August und September erzielt werden (von Luttitz, 1997), spricht dafür, dass auch die domestizierte Ente einen jährlichen Fortpflanzungsrhythmus ähnlich dem der frei lebenden Ente besitzt. Dafür spricht auch, dass die Hodengröße und das Hodengewicht der Hausente einem endogenen circannualen Rhythmus folgen (Benoit, 1978). Die Lichtverhältnisse spielen bezüglich der Dauer der Legeperiode eine wichtige Rolle (Gerth u. Tüller, 1987). Hierbei ist zu bedenken, dass bei der Intensivhaltung ohne Auslauf der Zeitgeber Photoperiode leichter manipuliert werden kann als im Rahmen der

Extensiv-, und Halbintensivhaltung, bei der die Tiere durch den Auslauf der natürlichen Photoperiode ausgesetzt sind und durch diese beeinflusst werden.

Die Ausübung des Sexualverhaltens unterliegt einem circadianen Rhythmus (Gorman, 1977; Raud u. Faure, 1990), dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist (Raud u. Faure, 1990). Während Weidmann (1956) von einer Häufung der Paarungsakte am Morgen berichtet, finden nach Raud u. Faure (1990) 51% aller Kopulationen in den letzten sechs Stunden einer 15 Stunden andauernden Lichtperiode statt. In der Dunkelperiode wird keine Sexualaktivität beobachtet (Gorman, 1977; Raud u. Faure, 1990). Die höchste Fertilität wird in der Zeit acht bis vier Stunden vor der Eiablage und im Zeitraum eine bis sieben Stunden nach der Eiablage beobachtet (Raud u. Faure, 1990). Soziale Einflüsse spielen neben der Photoperiode eine Rolle im Fortpflanzungsverhalten der Ente, indem sich Sozialkontakte sowohl auf die Größe der Eierstöcke als auch auf das Hodengewicht auswirken können (Bluhm et al., 2000).

Zusammenfassend kann bei allen in dieser Arbeit behandelten Tierarten ein circannualer Rhythmus des Reproduktionsgeschehens beobachtet werden, der lediglich unterschiedlich stark ausgeprägt ist. Der primäre Zeitgeber dieses biologischen Rhythmus ist in allen Fällen die Photoperiode, des Weiteren kommt der Fütterung, der Umgebungstemperatur und sozialen Kontakten die Rolle von sekundären Zeitgebern zu. Da die Reproduktion ein wesentlicher Bestandteil der Leistung von Nutztieren ist, und diese Leistung kontinuierlich erbracht werden soll, ist ein Rhythmus im Fortpflanzungsgeschehen unerwünscht. Die Manipulation der Photoperiode, des primären Zeitgebers der Fortpflanzung, stellt eine vielfach eingesetzte Möglichkeit zur Beeinflussung der Reproduktion dar. Jedoch muss beachtet werden, dass die Tiere sowohl durch die natürliche Photoperiode, als auch durch sekundäre Zeitgeber beeinflusst werden können, was den Erfolg von künstlichen Lichtregimen eventuell in Frage stellt. Andererseits kann durch den gezielten Einsatz von sekundären Zeitgebern der Fortpflanzung, beispielsweise von bestimmten Fütterungsregimen, die Reproduktion und damit die Leistung der Tiere gesteigert werden.

Der **Wach-Schlafrhythmus** unterliegt einem circadianen Rhythmus (Webb, 1994), der unter Abwesenheit von Zeitgebern persistiert (Mistlberger u. Rusak, 1989; Webb, 1994), was auf den endogenen Ursprung des Rhythmus hindeutet. Der primäre Zeitgeber des Wach-Schlafrhythmus ist die Photoperiode (Campbell u. Tobler, 1984), der Umgebungstemperatur und Fütterung kommt die Rolle von sekundären Zeitgebern zu (Campbell u. Tobler, 1984). Die Sicherheit des Schlafplatzes und die Nahrungsmittelverfügbarkeit wirken sich auf das Schlafmuster aus (Allison u. Van Twyver, 1970; Ruckebusch, 1975), weiterhin zeigen sich individuelle Unterschiede im Wach-Schlafrhythmus innerhalb einer Tierart (Ruckebusch, 1972a). Der Schlaf der meisten Tierarten ist als polyphasisch zu bezeichnen (Tobler, 1995). Neben dem circadianen Rhythmus beeinflussen ultradiane Rhythmen, wie der REM-Zyklus (Weitzmann, 1972; Webb, 1994) und Rhythmen mit längeren Perioden, wie circannuale Rhythmen (Walker et al., 1980; Webb, 1994) das Wach-Schlafverhalten, so der circannuale Wach-Schlafrhythmus, der bei einer Reihe von Tierarten zum Winterschlaf führt und ebenso wie der circadiane Rhythmus endogenen Ursprungs ist (Walker et al., 1980). Zu den Aufgaben des Schlafes und des biologischen Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens zählen die optimale Anpassung an die Umwelt (Richardson u. Malin,

1996), die Immobilisation des Individuums zu bestimmten Zeiten (Meddis, 1975), das Umgehen ungünstiger Umweltbedingungen und das Meiden von Fressfeinden (Meddis, 1975), und die Regeneration des zentralen Nervensystems (Cartmill, 1996). Wird ein Individuum zwanghaft wach gehalten, führt dies zu pathologischen Zuständen (Ruckebusch, 1972b; Cartmill, 1996). Die Desynchronisation des circadianen Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens und seines primären Zeitgebers, der Photoperiode, führt beim Menschen zum Jet-lag-Syndrom (Richardson u. Malin, 1996). Das Wach-Schlafverhalten kann nach Ruckebusch (1975) zur Beurteilung der Anpassung eines Tieres an seine Umwelt herangezogen werden. Auch wenn sich das Wach-Schlafverhalten im Gegensatz zum Fortpflanzungsverhalten nicht unmittelbar auf die Leistung der Tiere auswirkt, kann die Störung des biologischen Rhythmus zur Beeinträchtigung des Wohlbefindens und zu Stress für das Tier führen, was sich indirekt auf die Leistungsfähigkeit auswirken kann. Auch unter Tierschutzgesichtspunkten sollte der natürliche Wach-Schlafrhythmus einer Tierart bei der Haltung berücksichtigt werden.

Pferde zeigen ein polyphasisches Schlafmuster (Littlejohn u. Munro, 1972). Das Wach-Schlafverhalten folgt dabei einem täglichen Rhythmus und der Hauptanteil des Schlafes wird während der Nachtstunden beobachtet (Ruckebusch, 1972a; Ruckebusch, 1972b; Dallaire u. Ruckebusch, 1974b; Ihle, 1984). Weiterhin teilt sich die Gesamtschlafzeit in zwei Perioden auf, wobei eine erste Schlafphase vor Mitternacht, eine zweite Schlafphase in der Zeit nach Mitternacht gesehen wird (Dallaire u. Ruckebusch, 1974b). Beim Einzeltier werden Schlafphasen von durchschnittlich 41 Minuten beobachtet, die wiederum aus mehreren Schlafzyklen bestehen (Dallaire u. Ruckebusch, 1974b). Auch Ruckebusch (1972b) beschreibt mehrere Schlafperioden während der Dunkelphase, die eine zyklische Abfolge von Leicht- und Tiefschlaf beinhalten. Tiefschlaf wird nur bei Tieren in gewohnter Umgebung gesehen (Ihle, 1984). Das Erschrecken des Pferdes zu Beginn einer Tiefschlafphase führt zu einer Störung des Wach-Schlafrhythmus (Ruckebusch, 1974b).

Als Fluchttier bevorzugt das Pferd einen Schlafplatz, der ihm gute Sicht, Witterung und die Möglichkeit zur Flucht bietet (Pirkelmann, 1991). Tiefschlaf wird niemals bei allen Tieren einer Gruppe gleichzeitig gesehen. Für Pferde ohne Geruchs-, Hör-, und Sichtkontakt zu Artgenossen ist die Möglichkeit zur vollständigen Entspannung nicht gegeben (Pirkelmann, 1991). Sozialkontakte nehmen darüber hinaus Einfluss auf das Ruheverhalten von Pferden, indem ranghohe Tiere das Niederlegen und Aufstehen innerhalb einer Gruppe synchronisieren.

Neben der Photoperiode und sozialen Einflüssen spielen auch Managementbedingungen eine Rolle im Wach-Schlafverhalten von Pferden. So wird der Tiefschlaf nur zu ruhigen Tageszeiten gesehen (Ihle, 1984) und die Umstallung führt zu einer vorübergehenden Veränderung des Wach-Schlafrhythmus (Ruckebusch, 1975). Die Fütterung einer Getreideration führt im Gegensatz zur Vorlage von Rauhfutter zu einer Verlängerung der Schlafphasen (Dallaire u. Ruckebusch, 1974a).

Obgleich das Schlafverhalten von Pferden einem circadianen Rhythmus folgt, sind Störungen dieses Rhythmus gerade beim Fluchttier Pferd durch eine Vielzahl von Umweltbedingungen möglich. Ruhe im Stall, insbesondere zur Nachtzeit, konstantes Fütterungs- und Aufstallungsmanagement, und die Kommunikation mit Artgenossen ermöglichen den ungestörten Ablauf des Wach-Schlafrhythmus des Pferdes.

In der Literatur finden sich nur wenige Studien zum Wach-Schlafverhalten des Rindes. Der Schlaf des Rindes fällt überwiegend in die Nachtstunden (Ruckebusch, 1972a), was auf die Beeinflussung auch dieses biologischen Rhythmus durch die Photoperiode hindeutet. Weiterhin ist der Schlaf des Rindes in einzelne Schlafperioden aufgeteilt, wobei auch bei dieser Tierart Tiefschlafphasen mit Phasen des leichten Schlafes abwechseln (Ruckebusch et al., 1974). Managementfaktoren sind in der Lage, das Schlafverhalten zu beeinflussen. So wird nur bei an ihre Umgebung adaptierten Tieren REM-Schlaf beobachtet (Ruckebusch et al., 1974), und Umstellungen bedingen eine vorübergehende Veränderung des Wach-Schlafrhythmus mit einer Verminderung der Gesamtschlafzeit (Ruckebusch, 1975). Mangelnde Adaptation an veränderte Umweltbedingungen kann sich nach Ruckebusch (1975) in einer Fragmentierung der Leichtschlafperioden manifestieren. Eine Fragmentierung der Schlafperioden kann auch bei Krankheit und Schmerzen beobachtet werden (Ruckebusch, 1975).

Diese Ergebnisse sollten Anlass zu weiteren Untersuchungen des Wach-Schlafverhaltens des Rindes geben, da die Vermutung nahe liegt, dass Störungen des normalen Ablaufs dieser Verhaltensweise auf mangelnde Adaptation der Tiere an ihre Umwelt, Krankheit und Stress hindeuten. Das Wach-Schlafverhalten unter dem Einfluss verschiedener Zeitgeber in unterschiedlichen Haltungssystemen bedarf der weiteren Beschreibung, um in Anlehnung an die hierbei gewonnenen Erkenntnisse Aussagen über das Wohlbefinden der Tiere anhand von Veränderungen dieses Rhythmus treffen zu können.

Obwohl beim Schwein der größte Teil des Schlafes in den Nachtstunden zu beobachten ist (Ruckebusch, 1972a; Ruckebusch, 1975; Bogner u. Grauvogel, 1984; Robert u. Dallaire, 1986; Hörning et al., 1992), werden schlafende Tiere auch während des Tages gesehen (Ruckebusch, 1972a; Hörning et al., 1992). Neben der Photoperiode unterliegt das Wach-Schlafverhalten der Beeinflussung durch die Fütterung (Sambraus, 1978; Ruckebusch, 1975; Bubenik et al., 2000), indem insbesondere Veränderungen des Fütterungsregimes zu vorübergehenden Veränderungen des Wach-Schlafrhythmus führen können (Ruckebusch, 1975). Managementbedingungen wirken sich auf die Gesamtdauer und die circadiane Verteilung des Schlafes aus, wodurch an Wochenenden zusätzliche Schlafphasen während des Tages gesehen werden (Ruckebusch, 1975). Nach Ladewig u. Ellendorff (1983) wirken sich unterschiedliche Aufstallungsarten, so die Haltung auf Stroheinstreu oder Spaltenboden, nicht auf die Gesamtschlafzeit der Tiere aus.

Insgesamt beschäftigen sich ähnlich den Verhältnissen beim Rind wenige Studien mit dem Wach-Schlafrhythmus des Schweins. Der Einfluss verschiedener Zeitgeber auf den Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens ist nicht genügend untersucht, und so ist es zum gegenwärtigen Zeitpunkt schwierig, den Wach-Schlafrhythmus als Indikator für das Wohlbefinden der Schweine heranzuziehen. Die durch Managementveränderungen hervorgerufenen vorübergehenden Störungen des Wach-Schlafrhythmus (Ruckebusch, 1975) deuten jedoch darauf hin, dass dieser biologische Rhythmus sich als Antwort auf Umweltbedingungen verändert. Eine Veränderung des Schlafmusters könnte somit auf Stress der Tiere hindeuten, andererseits kann die Modifikation des Rhythmus durch Umweltveränderungen zur Desynchronisation biologischer Rhythmen und damit zu Stress für die Tiere führen.

Der Schlaf von Hühnern setzt sich aus Leichtschlaf- und Tiefschlafphasen zusammen (Ookawa u. Gotoh, 1964; Hishikawa et al., 1969; Schlehuber et al., 1974; Van Luijtelaar

et al., 1987), und Schlafverhalten wird im Wesentlichen in der Dunkelperiode beobachtet (Schlehuber et al., 1974). Neben der Photoperiode hat das Alter einen Einfluss auf das Schlafmuster von Hühnern (Schlehuber et al., 1974).

Das Schlafverhalten von Hühnern, insbesondere die Untersuchung biologischer Rhythmen des Wach-Schlafverhaltens, finden darüber hinaus in der Literatur wenig Beachtung. Die Fragen, inwieweit neben der Photoperiode Aufstellungsbedingungen, Fütterung, Sozialkontakte und sonstige Umweltfaktoren als Zeitgeber für den Wach-Schlafrhythmus dienen, in welchem Maße der Wach-Schlafrhythmus bei Hühnern als Indikator für das Wohlbefinden und die Adaptation an die Umwelt dienen kann, und ob sich eine Störung des Wach-Schlafrhythmus auf das Wohlbefinden der Hühner auswirkt, sollten Gegenstand zukünftiger Untersuchungen sein.

Im Gegensatz zu Legehennen, die als tagaktive Tiere (Methling u. Unshelm, 2002) ein von der Photoperiode beeinflusstes Wach-Schlafverhalten zeigen und grundsätzlich nachts schlafen, unterliegt der circadiane Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens der Ente keiner wesentlichen Beeinflussung durch die Photoperiode, weshalb der Wach-Schlafrhythmus bei dieser Tierart als aphasisch mit einer gleichmäßigen Verteilung über die 24 Stunden bezeichnet werden kann (Schmidt et al., 1994). Während auch Weidmann (1956) und Zepelin et al. (1982) sowohl am Tage als auch in der Nacht Schlafverhalten bei der Ente beobachten konnten, fällt der Schlaf nach Lee et al. (1992) vorwiegend in die Nachtstunden mit einem ersten Maximum in den frühen Nachtstunden und einem zweiten Maximum nach Mitternacht.

Diese Unterschiede in der Beschreibung des Schlafmusters sind möglicherweise auf unterschiedliche Haltungs- und Umweltbedingungen in den erwähnten Studien zurückzuführen. Im Übrigen wären auch bei der Ente noch Untersuchungen unter standardisierten Bedingungen sowie unter dem Einfluss verschiedener potentieller Zeitgeber durchzuführen, um das Wach-Schlafverhalten unter verschiedenen Haltungsbedingungen beurteilen zu können.

Zusammenfassend wird deutlich, dass biologische Rhythmen im Wach-Schlafverhalten eine bedeutende Rolle spielen. Circannuale Rhythmen führen zum Phänomen des Winterschlafes, circadiane Rhythmen zu einer charakteristischen Verteilung des Schlafes innerhalb der 24 Stunden eines Tages. Der SWS-REM-Schlaf-Zyklus unterliegt einem ultradianen Rhythmus. Die primären und sekundären Zeitgeber des Wach-Schlafrhythmus von Tieren sind nicht genau definiert, auch wenn der Photoperiode sicherlich große Bedeutung zukommen dürfte. Um Empfehlungen hinsichtlich optimaler Haltungsbedingungen für den ungestörten Ablauf des biologischen Rhythmus des Wach-Schlafverhaltens geben zu können, sind weitere Untersuchungen dieser Verhaltensweise bei unseren landwirtschaftlichen Nutztieren erforderlich. Eine der natürlichen Photoperiode vergleichbare Beleuchtung des Stalls, konstante Fütterungszeiten, ein regelmäßiger Tagesablauf und Stallruhe während der Dunkelperiode dürften sich jedoch positiv auf den ungestörten Ablauf des Wach-Schlafrhythmus auswirken. Ruckebusch (1975) ist der Ansicht, dass das Wach-Schlafverhalten als Indikator für die Adaptation eines Tieres an seine Umwelt dienen kann, wobei die Gesamtschlafzeit, der Anteil des SWS und REM-Schlafes am Gesamtschlaf, die Fragmentierung des Schlafes sowie Verschiebungen der Schlafenszeit als Messgrößen dienen können. Um den Wach-Schlafrhythmus als Anzeiger für die Anpassung eines Tieres an seine Umwelt und

Haltungsbedingungen heranziehen zu können, sind jedoch weitere Untersuchungen unter konstanten und natürlichen Bedingungen notwendig.

Der biologische Rhythmus der **motorischen Aktivität** wird durch die Photoperiode mit der Umwelt synchronisiert (Ashby, 1972; McManus u. Wyers, 1982). Handling, soziale Interaktionen (McManus u. Wyers, 1982) und die Fütterung (Boulos u. Terman, 1980; McManus u. Wyers, 1982) können daneben auf den Rhythmus der motorischen Aktivität Einfluss nehmen. Neben dem circadianen Rhythmus (Ashby, 1972) finden sich ultradiane Rhythmen der motorischen Aktivität (Ashby, 1972; Grau et al., 1995), die nach Brusca (1985) mit dem Auftreten von Stereotypen in Zusammenhang stehen könnten. Inwieweit das Auftreten von Stereotypen beim Tier einem ultradianen Rhythmus folgt, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht genau erforscht.

Die motorische Aktivität des Pferdes unterliegt einem circadianen Rhythmus (Bogner u. Grauvogel, 1984; Gill, 1991) sowie ultradianen Rhythmen (Scheibe et al., 1999). Motorische Aktivität wird vor allem in den frühen Morgenstunden und am Nachmittag beobachtet (Kownacki et al., 1978), wobei Wetter, Temperatur, die Möglichkeit zu Grasens und die Belästigung durch Fliegen die biologischen Rhythmen beeinflussen (Gill, 1991). Die Fortbewegung erfolgt beim Pferd unter natürlichen Bedingungen hauptsächlich im Schritt (Kownacki et al., 1978; Ihle, 1984). Damit wird deutlich, dass die Haltung der Tiere in Boxen ohne Auslauf dem Bewegungsbedürfnis des Pferdes nicht gerecht wird. Auch die tägliche Arbeit, beispielsweise auf dem Reitplatz, berücksichtigt weder die biologischen Rhythmen der motorischen Aktivität, noch das große Bewegungsbedürfnis des Pferdes. Fehlende Möglichkeit zur Ausübung motorischer Aktivität kann zum Auftreten von Stereotypen führen (Marten, 1996), die als scheinbar ungerichtete motorische Aktivität aufgefasst werden können (Brusca, 1985). Neben der Laufstallhaltung oder einer ganzjährigen Weidehaltung mit Witterungsschutz, bei denen sich die Tiere den Rhythmen der motorischen Aktivität gemäß bewegen können, käme als alternative Haltungsform die Haltung in einer Box während der Nachtstunden mit täglichem Weidegang in Frage, da motorische Aktivität in der Nacht bei Pferden seltener auftritt (Kownacki et al., 1978).

Auf der Weide gehaltene Rinder zeigen einen Aktivitätsrhythmus mit Maxima in den Stunden nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang (Rist et al., 1992). Auch Veissier et al. (1989) berichten von Aktivitätsmaxima am frühen Morgen und späten Nachmittag. Andere Autoren berichten von einem Aktivitätsbeginn vor Sonnenaufgang (Sambraus, 1978; Langbein u. Nichelmann, 1993). Der Rhythmus der motorischen Aktivität im Stall gehaltener Rinder wird wesentlich durch die Fütterung beeinflusst (Ray u. Roubicek, 1971; Sambraus, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984; Veissier et al., 1989). Lange Lichtphasen führen zu einer Phase vermehrter Aktivität um die Mittagszeit, während langer Dunkelperioden zeigt sich eine Aktivitätsphase in der Zeit um Mitternacht, wobei die Aktivität in beiden Fällen mit der Futteraufnahme in Verbindung steht (Gonyou u. Stricklin, 1984). Neben der Photoperiode und der Fütterung beeinflussen die Umgebungstemperatur (Sambraus, 1978; Langbein u. Nichelmann, 1993), die Melkzeiten und Sozialkontakte (Sambraus, 1978) den Rhythmus der motorischen Aktivität.

Rinder einheimischer Rassen besitzen kein großes Bewegungsbedürfnis (Methling u. Unshelm, 2002), dessen ungeachtet sollte den Tieren die Möglichkeit zur Ausübung von

ihrem biologischen Rhythmus entsprechender motorischer Aktivität ermöglicht werden. Da die Anbindehaltung ohne Auslauf zu einer starken Einschränkung der motorischen Aktivität führt, ist der Laufstallhaltung in der Rinderhaltung der Vorzug zu geben. Auch die Haltung auf der Weide mit der Möglichkeit zum Unterstand käme den natürlichen Bedürfnissen der Tiere nach Ausübung der motorischen Aktivität gemäß ihres endogenen biologischen Rhythmus nach.

Die Photoperiode ist unter natürlichen Bedingungen der primäre Zeitgeber für den Rhythmus der motorischen Aktivität beim Schwein (Gundlach, 1968; Briedermann, 1971; Schrenk u. Marx, 1982; Ingram et al., 1985). Während das Wildschwein zu den dämmerungs- und nachtaktiven Tieren mit Aktivitätsmaxima nach Eintritt der abendlichen Dämmerung und vor der Morgendämmerung zu rechnen ist (Briedermann, 1971; Sambras, 1978; Hörnicke, 1981), bedingt die Domestikation eine Verlagerung der motorischen Aktivität in die Lichtphase der Photoperiode (Ingram u. Dauncey, 1985). So folgt die motorische Aktivität des Hausschweins einem circadianen Rhythmus mit einem ersten Maximum am Morgen und einem noch deutlicheren zweiten Maximum am Nachmittag (Dantzer, 1973). Der Rhythmus der motorischen Aktivität des domestizierten Schweins unterliegt neben der Photoperiode der Beeinflussung durch Managementfaktoren (Sambras, 1978), wobei der Fütterung in diesem Zusammenhang eine bedeutende Rolle zukommt (Sambras, 1978; Cariolet u. Dantzer, 1984; Madec et al., 1986). Der Einfluss von Sozialkontakten auf den Rhythmus der motorischen Aktivität manifestiert sich in der Synchronisation des Rhythmusablaufes innerhalb einer Gruppe (Briedermann, 1971; Ingram et al., 1980). Umgebungstemperatur (Gundlach, 1968; Briedermann, 1971; Ingram et al., 1980), Alter (Briedermann, 1971) und Gesundheitszustand (Cariolet u. Dantzer, 1984; Madec et al., 1986) sind weitere Faktoren, die den biologischen Rhythmus der motorischen Aktivität beeinflussen.

Nach Hörning et al. (1992) ist die langsame Fortbewegung die beim Schwein unter natürlichen Bedingungen am häufigsten anzutreffende Gangart, wobei Wildschweine durchschnittlich fünf Kilometer pro Tag zurücklegen. Moderne Haltungsbedingungen ermöglichen die Ausübung motorischer Aktivität nur in begrenztem Maße. Stereotypien, d.h. scheinbar ungerichtete motorische Aktivität (Brusca, 1985), gehören unter den Bedingungen der Massentierhaltung zum Alltag der Tiere. Die Ausübung motorischer Aktivität dem biologischen Rhythmus entsprechend könnte zur Reduzierung des Auftretens von Stereotypien führen. Gesteigertes Wohlbefinden für die Tiere und weniger finanzielle Verluste für den Tierhalter wären die Folge.

Auch die motorische Aktivität von Legehennen folgt einem circadianen Rhythmus (Bessei, 1982), der im Wesentlichen durch die Photoperiode mit der Umwelt synchronisiert wird (Bessei, 1973; Cain u. Wilson, 1974; Bogner u. Grauvogel, 1984). Während Bogner u. Grauvogel (1984) drei Aktivitätsmaxima beobachten konnten, berichten Bessei (1973) und Bessei (1977) von zwei Maxima. Während das Aktivitätsmaximum am Abend gehäuft beobachtet wird, zeigen sich Maxima am Morgen oder Mittag nicht in allen Fällen. Übereinstimmend wird jedoch nahezu keine Aktivität der Tiere in der Dunkelphase der Photoperiode gesehen (Bessei, 1973; Cain u. Wilson, 1974). Neben dem Hell-Dunkelwechsel spielt die Eiablage im Rhythmus der motorischen Aktivität eine Rolle, indem sie mit gesteigerter Aktivität einhergeht (Bessei, 1973; Cain u. Wilson, 1974; Bessei, 1977; Bessei, 1982). Temperatur, Geräusche (Cain u. Wilson,

1974), Fütterung (Bessei, 1982) und soziale Einflüsse (Wauters et al., 2002) führen zusätzlich zu einer Strukturierung der motorischen Aktivität der Hühner.

Da die motorische Aktivität bei der Legehennen auf die Lichtphase der Photoperiode beschränkt ist, sollte den Tieren während dieser Zeit, insbesondere zum Zeitpunkt der Eiablage, die Möglichkeit zur Ausübung dieses Verhaltens gegeben werden. Auslauf während der hellen Stunden des Tages und Haltung im Stall über die Nacht stellen somit eine Haltungsform dar, die den natürlichen Bedürfnissen der Legehennen hinsichtlich der Ausübung motorischer Aktivität gerecht wird.

Der biologische Rhythmus der motorischen Aktivität der Ente findet in der Literatur wenig Beachtung. Nach Hawking et al. (1971) werden Aktivitätsphasen sowohl während der Licht- als auch in der Dunkelphase gesehen. Weidmann (1956) berichtet allerdings von vermehrter Flugaktivität am Morgen und am Abend. Zudem nimmt die Flugtätigkeit im Februar und März zu.

Aussagen bezüglich optimaler Haltungsbedingungen für die Ausübung der motorischen Aktivität gemäß dem natürlichen Rhythmus der Tiere bedürfen weitergehender Untersuchungen.

Zusammenfassend kann die motorische Aktivität als eine einem biologischen Rhythmus folgende Verhaltensweise angesprochen werden, wobei der primäre Zeitgeber für den circadianen Rhythmus die Photoperiode ist. Daneben kann eine Reihe von Managementfaktoren den biologischen Rhythmus beeinflussen. Ultradiane Rhythmen der motorischen Aktivität werden in Zusammenhang mit dem Auftreten von Stereotypen gebracht. Die Möglichkeit der Ausübung der tierartspezifischen motorischen Aktivität zu den für die Tierart natürlichen Zeiten könnte somit zur Verminderung dieser Verhaltensstörungen führen. Auslaufmöglichkeiten, insbesondere während der Lichtperioden des Hell-Dunkelwechsels, würden in diesem Rahmen einen Beitrag zur artgerechten Tierhaltung liefern.

Die **Futtermaufnahme** unterliegt einem circadianen Rhythmus (Armstrong, 1980; Senn et al., 2000), dessen Verlauf durch tierartspezifische Unterschiede geprägt ist (Senn et al., 2000). Der Rhythmus bewirkt eine zeitliche Strukturierung der Futtermaufnahme, die dem Tier die Nahrungsaufnahme zum günstigsten Zeitpunkt vermittelt (Stephan, 2002). Der Futtermaufnahme kommt in der Tierhaltung eine bedeutende Rolle zu, da sie sich direkt auf das Wachstum, die Milchproduktion und somit auf die Leistung der Tiere auswirkt. §2 des Tierschutzgesetzes fordert, dass Tiere ihrer Art und ihren Bedürfnissen entsprechend ernährt werden müssen.

Neben der Photoperiode beeinflusst eine Vielzahl von Umweltfaktoren den Rhythmus der Futtermaufnahme, unter anderem die Verfügbarkeit und Beschaffenheit der Nahrung (Armstrong, 1980; Ralston u. Baile, 1983). Unter einem restriktiven Fütterungsregime kann die Fütterung zum Zeitgeber für andere biologische Rhythmen werden (Boulos u. Terman, 1980; Stephan, 2002), wobei sich möglicherweise durch die Fütterung synchronisierbare Oszillatoren in einer Reihe peripherer Gewebe finden (Stephan, 2002). Der Rhythmus und die Zeitgeberfunktion der Futtermaufnahme könnten so zu einer vorhersehbaren und damit besseren Verstoffwechslung der Bestandteile der Nahrung beitragen (Damiola et al., 2000).

Das Futteraufnahmeverhalten von Pferden zeigt neben einem circadianen Rhythmus (Bogner u. Grauvogel, 1984) einen circannualen Rhythmus sowie ultradiane Rhythmen (Scheibe et al., 1999). Das Maximum des circannualen Rhythmus wird nach Scheibe et al. (1999) zu Frühlingsbeginn, das Minimum im Sommer gesehen. Die tägliche Futteraufnahme des Pferdes ist in mehrere Fressperioden aufgeteilt (Sambraus, 1978; Ralston u. Baile, 1983; McDonnell et al., 1999), wobei Futteraufnahmeaktivität im Wesentlichen während der Lichtphase der Photoperiode gesehen wird (Ralston u. Baile, 1983). Hierbei zeichnen sich zwei Maxima in der Futteraufnahme ab, mit einem ersten Maximum am Morgen und einem zweiten Maximum am Nachmittag und Abend (Sambraus, 1978; Crowell-Davis et al., 1985). Neben der Photoperiode unterliegt der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme dem Einfluss des Klimas (Ralston u. Baile, 1983; Bogner u. Grauvogel, 1984; Crowell-Davis et al., 1985), indem während der heißen Stunden des Tages weniger Futter aufgenommen wird. Die Vorlage von frischem Futter (McDonnell et al., 1999) sowie der Sichtkontakt zu Artgenossen (Sweeting et al., 1985) sind zudem in der Lage, die Futteraufnahme des Pferdes zu stimulieren. Die Wasseraufnahme erfolgt über den Tag verteilt (Crowell-Davis et al., 1985) und wird neben dem Verhalten der Gruppe (Crowell-Davis et al., 1985) von der Futteraufnahme (McDonnell et al., 1999), der Konsistenz des Futters und dem Schweißverlust (Pirkelmann, 1991) beeinflusst. Nach McDonnell et al. (1999) haben unterschiedliche Tränkeregime keinen Einfluss auf das Wohlbefinden der Pferde.

Dem Pflanzenfresser Pferd ist gemäß den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten (Stand: 10. Nov. 1995) genügend Zeit und Ruhe zur Futteraufnahme zu gewähren. Trotz der Maxima der Futteraufnahme am Morgen und am Nachmittag und Abend (Sambraus, 1978; Crowell-Davis et al., 1985) ist der Verdauungstrakt des Pferdes nach Beyer et al. (1995) auf die kontinuierliche Futteraufnahme ausgelegt. Die zwei- bis dreimal tägliche Fütterung entspricht gerade in Bezug auf die Rauhfuttermvorlage nicht den verdauungsphysiologischen Anforderungen des Pferdes. Aus diesem Grund sollte den Tieren neben der zwei- bis dreimal täglichen Kraftfuttermgabe Gras oder Rauhfutter kontinuierlich zur Verfügung gestellt werden. Weniger Koliken und Beschäftigungsmöglichkeit sind neben der Möglichkeit zur Futteraufnahme gemäß dem biologischen Rhythmus weitere Vorteile der ad libitum Fütterung.

Der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme des Rindes zeigt zwei Maxima. Das erste Maximum zeichnet sich am Morgen, das zweite am Nachmittag und Abend ab (Ray u. Roubicek, 1971; Sambraus, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984; Dürst et al., 1993; Senn et al., 1995; Sowell et al., 1999). Die Photoperiode spielt eine bedeutende Rolle als Zeitgeber für den circadianen Rhythmus der Futteraufnahme (Sambraus, 1978; Bogner u. Grauvogel, 1984; Gonyou u. Stricklin, 1984), was sich unter anderem in einer deutlich geringeren Futteraufnahme in den Nachtstunden manifestiert (Dürst et al., 1993; Senn et al., 1995; Tolkamp et al., 2000; Senn et al., 2000). Während unter einer Photoperiode mit langer Lichtphase eine Fressperiode in der Mitte der Lichtphase beobachtet werden kann, kommt es jedoch im Zusammenhang mit langen Dunkelperioden zu einer nächtlichen Futteraufnahme (Sambraus, 1978; Gonyou u. Stricklin, 1984). Neben der Photoperiode bestimmt die Umgebungstemperatur den Futteraufnahmerhythmus des Rindes (Sambraus, 1978; Krysl u. Hess, 1993). Fehlende Möglichkeiten zum Aufenthalt an schattigen Plätzen führen zu verminderter Futteraufnahmeaktivität (Shultz, 1984). Der circadiane

Futteraufnahmeerhythmus wird weiterhin durch soziale Einflüsse der Gruppe (Sambraus, 1978; Dürst et al., 1993), durch Managementfaktoren wie den Milchentzug (Sambraus, 1978; Dürst et al., 1993), und durch die Rasse der Tiere (Dürst et al., 1993) beeinflusst. Letztendlich kommt der Futtervorlage selbst eine wichtige Zeitgeberfunktion für den Rhythmus der Futteraufnahme zu (Bogner u. Grauvogel, 1984; Dürst et al., 1993; Tolkamp et al., 2000). Die Fütterung führt allerdings nicht in allen Fällen zu einer Synchronisation des Futteraufnahmeerhythmus (Ray u. Roubicek, 1971; Gonyou u. Stricklin, 1984). Neben der Futteraufnahme allgemein unterliegt auch die Wahl der Futtermittel einem circadianen Rhythmus und bestimmte Futtermittel werden zu bestimmten Zeiten bevorzugt (Senn et al., 1995). Um eine bestimmte Menge an Futter aufnehmen zu können sind die Tiere in der Lage, ihren Futteraufnahmeerhythmus den Managementbedingungen anzupassen (Johannesson u. Ladewig, 2000; Tolkamp et al., 2000). Die Wasseraufnahme erfolgt ähnlich wie die Futteraufnahme im Wesentlichen während der Lichtphase der Photoperiode (Ray u. Roubicek, 1971; Gonyou u. Stricklin, 1984), wobei die Umgebungstemperatur und die Milchleistung die Wasseraufnahme beeinflussen (Bogner u. Grauvogel, 1984).

Der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme des Rindes sollte bei der Fütterung berücksichtigt werden, um dem Tier die Möglichkeit zu geben, gemäß seinem biologischen Rhythmus Nahrung aufzunehmen. Insbesondere sollten die Tiere am frühen Morgen und am Nachmittag und Abend fressen können. Zusätzlich sollte den Tieren bei langen Lichtperioden am Tage, hingegen bei langen Dunkelperioden in der Nacht, Futter vorgelegt werden, um eine gleichmäßige Nahrungsaufnahme der Rinder gemäß dem biologischen Rhythmus zu fördern. Weiterhin ist zu bedenken, dass die Rinder infolge des circadianen Futteraufnahmeerhythmus, aber auch durch Stimmungsübertragung, das Bedürfnis haben, gleichzeitig zu fressen. Dies sollte bei der Planung der Anzahl der Futterstellen bedacht werden. Im Sommer sollten den Tieren schattige Fressplätze zur Verfügung gestellt werden, da es infolge der Hitzebelastung zu mangelnder Futteraufnahme und damit zu schlechteren Leistungen der Tiere kommen kann.

Im Futteraufnahmeverhalten des Schweins zeichnen sich zwei Maxima ab. Ein erstes Maximum wird am Morgen, ein weiteres in den Abendstunden gesehen (Sambraus, 1978; Bogner u. Grauvogel, 1984; Hyun u. Ellis, 2002; Whittemore et al., 2002). Die Futteraufnahmeaktivität des Schweins ist im Wesentlichen auf die Lichtphase der Photoperiode beschränkt (Ingram et al., 1980; Bigelow u. Houpt, 1988; Whittemore et al., 2002). Steht den Schweinen einer Gruppe hingegen nur eine begrenzte Anzahl an Futterstellen zur Verfügung, sind die Tiere in der Lage, ihren diurnalen Futteraufnahmeerhythmus den Haltungsbedingungen anzupassen, was durch die vermehrte Futteraufnahme während der Nachtstunden deutlich wird (Nielsen et al., 1995; Hyun u. Ellis, 2001; Hyun u. Ellis, 2002). Die Synchronisation des Futteraufnahmeerhaltens zwischen Artgenossen führt dazu, dass die Tiere einer Gruppe gemeinsame Fressperioden zeigen (Bogner u. Grauvogel, 1984; Hörning et al., 1992; Musial et al., 1998). Die Wasseraufnahme folgt auch beim Schwein der Futteraufnahme und wird hauptsächlich am Tage beobachtet (Madec et al., 1986; Bigelow u. Houpt, 1988).

Die einmal tägliche Fütterung entspricht nicht dem biologischen Rhythmus der Futteraufnahme des Schweins. Den Tieren sollte die Möglichkeit zur Futteraufnahme gemäß ihrem circadianen Rhythmus gegeben werden. Trotz der Anpassungsfähigkeit des Schweins, die sich in der Verlagerung der Futteraufnahme in die Nachtstunden bei

mangelndem Fressplatzangebot zeigt, sollte den Tieren die Möglichkeit zur gemeinsamen Futteraufnahme gemäß ihrem natürlichen Bedürfnis und ihrem biologischen Rhythmus gegeben werden. Einem beim Schwein mit der Nahrungsaufnahme eng verbundenen Verhalten, dem Wühlen, wird unter den modernen Haltungsbedingungen keine Beachtung geschenkt. Die fehlende Möglichkeit zur Ausübung dieser Verhaltensweise führt zu Langeweile der Tiere und möglicherweise zum Auftreten von Stereotypen.

Der primäre Zeitgeber des circadianen Rhythmus der Futteraufnahme des Huhns ist die Photoperiode (Bogner u. Grauvogel, 1984). Neben der Photoperiode beeinflusst die Eiablage den Futteraufnahmerhythmus (Duncan u. Hughes, 1975; Bessei, 1977; Kadono et al., 1981). Während in der Nacht kein Futter aufgenommen wird (Bessei, 1977; Kadono et al., 1981), werden am Tage zwei Maxima der Futteraufnahmeaktivität beobachtet. Ein erstes Maximum zeigt sich zu Beginn der Lichtperiode, ein weiteres am Ende der Lichtperiode (Bessei, 1977; Sambras, 1978). Die Wasseraufnahme ist nach Bessei (1977) eng mit der Futteraufnahme verbunden.

Den Tieren sollte somit die Möglichkeit gegeben werden, am Morgen und am Abend Futter aufzunehmen. Auch bei dieser Tierart wird eine Synchronisation der Futteraufnahmeaktivität innerhalb der Gruppe gesehen (Sambras, 1978). Aus diesem Grund und in Anbetracht des biologischen Rhythmus der Futteraufnahmeaktivität sollte eine gemeinsame Fütterung aller Tiere am Morgen und am Abend erfolgen.

In der Literatur finden sich wenige Angaben zu biologischen Rhythmen im Futteraufnahmeverhalten der Ente. Während Woodin u. Stephenson (1998) einen circadianen Rhythmus des Futtertauchens bei der Ente mit einem Maximum vor Mitternacht beschreiben, wird erhöhte Futter- und Wasseraufnahme bei in Käfigen gehaltenen Enten nach Lee et al. (1992) während des Tages mit einem Maximum um 9.00 Uhr gesehen. Die Futter- und Wasseraufnahme erfolgt bei den dämmerungsaktiven Enten nach Methling u. Unshelm (2002) auch nachts. Weitere Studien auf diesem Gebiet sind erforderlich, bevor Empfehlungen zum Fütterungsmanagement gemäß dem biologischen Rhythmus der Tiere gegeben werden können.

Zusammenfassend unterliegt das Futteraufnahmeverhalten einem für jede Tierart eigenen circadianen Rhythmus. Der primäre Zeitgeber des Futteraufnahmerhythmus ist die Photoperiode, allerdings kann es durch eine Vielzahl von Umweltfaktoren und Managementbedingungen zu einer Beeinflussung des biologischen Rhythmus kommen. Die Fütterung selber kann zum Zeitgeber für andere biologische Rhythmen werden. Haltungsbedingte Veränderungen des circadianen Rhythmus der Futteraufnahme ermöglichen den Tieren zwar die Versorgung mit Nährstoffen, jedoch kommt es zu einer internen Desynchronisation des biologischen Futteraufnahmerhythmus mit anderen biologischen Rhythmen. Inwieweit interne Desynchronisation in Anlehnung an die Erkenntnisse beim Menschen (Palmer, 1976; Turek, 1994) auch beim Nutztier zu mangelndem Wohlbefinden führt, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt weitgehend unbekannt. Diese Frage könnte Gegenstand weiterer Untersuchungen sein. Ungeachtet dieser Fragestellung dient die Futteraufnahme neben der Zuführung von Nahrungsbestandteilen der Beschäftigung der Tiere. Daneben unterliegt die Futteraufnahme einer Synchronisation durch die Gruppe, indem die Tiere das Bedürfnis haben, gemeinsam zu fressen. Eine artgerechte Tierhaltung sollte dies berücksichtigen und

den Tieren die gemeinsame Futteraufnahme gemäß dem biologischen Rhythmus ermöglichen. Da die Futteraufnahme in Anlehnung an den biologischen Rhythmus die Aufnahme von Nahrung zu für das Tier optimalen Zeitpunkten vermittelt, könnte durch die Beachtung dieses Rhythmus die Leistung der Tiere möglicherweise gesteigert werden.

Biologische Rhythmen im Sozial- und **Komfortverhalten** bei Nutztieren finden in der Literatur wenig Beachtung. Da es sich bei den Nutztieren in der Regel um gesellige Tiere handelt, für die das Leben in der Gruppe und die damit verbundene Ausübung von Sozial- und Komfortverhalten eine wichtige Rolle im Tagesablauf spielen, sollten auf diesem Gebiet weitere Untersuchungen durchgeführt werden.

Pferde sind nach den Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten (Stand: 10. Nov. 1995) in Gruppen lebende Tiere. Soziale Kontakte sind für diese Tiere unerlässlich. Nach Beyer et al. (1995) ist beim Pferd die Fellpflege eng an den Herdenverband gekoppelt, und neben der solitären Fellpflege kommt der sozialen Fellpflege eine wichtige gruppenstabilisierende Funktion zu (Pirkelmann, 1991). Komforthandlungen, wie Sich-Kratzen, Sich-Reiben und Wälzen, werden im Wesentlichen in der Lichtphase der Photoperiode gesehen (Kownacki et al., 1978). Wälzen ist für das Wohlbefinden der Pferde von großer Wichtigkeit (Pirkelmann, 1991). Die Boxenhaltung mit gemeinsamem Weidegang am Tage oder die Laufstallhaltung zählen zu den Haltungsformen, die den Pferden den täglichen Sozialkontakt und die Möglichkeit zur Ausübung von Komforthandlungen ermöglichen.

Rinder sind sozial lebende Tiere, und Mangel an Sozialkontakt beeinträchtigt das Wohlbefinden der Rinder (Sambras, 1978). Nach Bogner u. Grauvogel (1984) wird Komfortverhalten ausgeführt, um das Wohlbefinden der Tiere zu steigern. Die soziale Körperpflege folgt nach Sambras (1978) einem circadianen Rhythmus, der durch die Haltungsform beeinflusst wird. Leckkontakte werden häufig nach der Fütterung und vor einer Liegephase gesehen. Am Morgen und Abend werden vermehrt Sozialkontakte beobachtet. Anbindehaltung wird dem Bedürfnis der Tiere nach Sozial- und Komfortverhalten nicht gerecht, und die Rinder zeigen nach längerer Anbindehaltung ein großes Bedürfnis, sich zu scheuern und zu putzen (Sambras, 1978). Obwohl Maßnahmen des Tierhalters, wie Striegeln der Rinder, geeignet sind, das Wohlbefinden der Tiere zu steigern (Methling u. Unshelm, 2002), sollte den Tieren der Sozialkontakt und die Möglichkeit zur Ausübung von Komforthandlungen im Herdenverband gegeben werden. Die Haltung in Laufställen oder der tägliche Weidegang sind Haltungsformen, die den Tieren ermöglichen, Sozial- und Komforthandlungen gemäß ihrem biologischen Rhythmus auszuführen.

Schweine sind gesellige Tiere, deren Wohlbefinden von der Anwesenheit von Artgenossen abhängt (Hörning et al., 1992). Die Ausübung von Komfortverhalten ist nach Sambras (1978) ein Anzeichen für das Wohlbefinden der Schweine. Die soziale Körperpflege spielt bei dieser Tierart eine untergeordnete Rolle. Die Ausübung von Komforthandlungen folgt einer Tagesperiodik. Dem Suhlen kommt beim Schwein eine bedeutende Rolle zu. Das Wohlbefinden von Schweinen, die dieses Komfortverhalten nicht ausüben können, ist nach Sambras (1981) zumindest teilweise beeinträchtigt. Das Suhlen folgt einem täglichen Rhythmus mit einem ersten Maximum in der Zeit nach der

morgentlichen Fütterung und einem weiteren Maximum in der Mittags- und Nachmittagszeit (Sambraus, 1981). Auch Gundlach (1968) konnte in der Mittagszeit vermehrtes Suhlen beobachten. Suhlen tritt nach Sambraus (1981) nur in der Lichtphase der Photoperiode auf. Komforthandlungen unterliegen neben einer circadianen Periodik auch einem circannualen Rhythmus (Briedermann, 1971). Der Frühjahrshaarwechsel, die Bekämpfung von Ektoparasiten im Sommer und hohe Außentemperaturen führen zu vermehrten Komforthandlungen.

Das Suhlen ist in modernen Haltungssystemen nicht möglich. Suhlen ist zu den wichtigsten Komforthandlungen des Schweins zu rechnen, und Komforthandlungen tragen zum Wohlbefinden der Tiere bei. Da Suhlen unter anderem der Abkühlung der Tiere dient, sollte den Tieren bei fehlender Möglichkeit zum Suhlen zumindest ein ausreichend kühler Aufenthaltsort gerade für die warmen Mittagsstunden im Sommer zur Verfügung gestellt werden. Scheuermöglichkeiten, in Form von Pfählen oder ähnlichem, könnten zudem das Wohlbefinden der Tiere durch die Möglichkeit zur eigenen Körperpflege steigern.

Auch Hühner zeigen ein ausgeprägtes Sozialverhalten, und neben der eigenen Körperpflege wird auch Fremdputzen beobachtet (Sambraus, 1978). Komfortverhalten in Form der Gefiederpflege wird in der Lichtphase der Photoperiode gesehen (Bessei, 1977). Studien zu täglichen Rhythmen anderer Komponenten des Komfortverhaltens, insbesondere zum Sandbaden, konnten in der verfügbaren Literatur nicht gefunden werden. Die circadianen Rhythmen des Sozial- und Komfortverhaltens des Huhns bedürfen der weiteren Untersuchung, um Konsequenzen für die Haltung der Tiere in Bezug auf den ungestörten Ablauf dieser biologischen Rhythmen geben zu können.

Enten zählen zu den geselligen Tierarten. Im Gegensatz zu den anderen in dieser Arbeit erwähnten Nutztieren zeigen Enten jedoch keinen diurnalen Rhythmus in der Ausübung von Komforthandlungen (Lee et al., 1992), was mit der Dämmerungsaktivität der Tiere in Zusammenhang stehen könnte. Allerdings konnte Weidmann (1956) verstärktes Badeverhalten in der Mittagszeit beobachten. Das Wissen um einen circadianen Rhythmus im Badeverhalten und eine damit übereinstimmende zeitlich begrenzte Bereitstellung von Wasser wären möglicherweise geeignet, das Wohlbefinden der Tiere zu steigern. Im Übrigen bedarf es auch bei der Ente weiterer Untersuchungen zum circadianen Rhythmus des Sozial- und Komfortverhaltens, um daraus Konsequenzen für die Haltung dieser Tiere ziehen zu können.

Zusammenfassend sind die in der vorliegenden Literaturstudie erwähnten Nutztiere als Tierarten mit ausgeprägtem Sozialverhalten zu bezeichnen, für die das Leben in der Gruppe von großer Bedeutung ist. Das Komfortverhalten wird allgemein mit dem Wohlbefinden der Tiere in Zusammenhang gebracht. Ein circadianer Rhythmus in der Ausübung des Komfortverhaltens deutet sich zwar an, um genaue Aussagen, gerade bezüglich der Konsequenzen für die Haltung der Tiere, machen zu können, sollten jedoch weitere Untersuchungen zum Rhythmus des Komfortverhaltens und der Beeinflussung dieses Verhaltens durch unterschiedliche Zeitgeber und Haltungsbedingungen durchgeführt werden. In Anbetracht der Tatsache, dass die ungestörte Ausübung von Sozial- und Komfortverhalten gemäß der endogenen biologischen Rhythmen auch unter

Tierschutzaspekten von Bedeutung sein könnte, muss noch einmal betont werden, dass weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet stattfinden sollten.

10.3. Biologische Rhythmen der Körpertemperatur

Der Verlauf der **Körpertemperatur** unterliegt einem circadianen Rhythmus (Aschoff et al., 1967; Refinetti u. Menaker, 1992; Piccione et al., 2002), der unter konstanten Umweltbedingungen persistiert (Palmer, 1970; Strijkstra et al., 1999), und damit endogenen Ursprungs ist. Eine Reihe von anderen biologischen Rhythmen, so der circadiane Rhythmus der motorischen Aktivität, der circadiane Rhythmus der Futteraufnahme sowie der tägliche Wach-Schlafrythmus sind zwar möglicherweise in der Lage, den Rhythmus der Körpertemperatur zu beeinflussen (Palmer, 1970), jedoch ist auch eine interne Desynchronisation dieser biologischen Rhythmen möglich (Aschoff et al., 1967; Strijkstra et al., 1999). Neben der Körpertemperatur unterliegen auch thermoregulatorische Mechanismen einem circadianen Rhythmus, wobei die Thermoregulation während der aktiven Phase des Individuums effektiver ist (Refinetti u. Menaker, 1992). Dies sollte bei der Haltung der Tiere, insbesondere bei der Gestaltung der Umgebungstemperaturen, berücksichtigt werden. Die Photoperiode kann auch bei diesem biologischen Rhythmus als wichtiger Zeitgeber angesprochen werden. So finden sich bei tagaktiven Tieren die Körpertemperaturmaxima in der Lichtperiode, bei nachtaktiven Tieren hingegen in der Dunkelphase der Photoperiode (Refinetti, 1999). Eine Störung zwischen endogenem Rhythmus und exogenen Zeitgebern führt nach Refinetti u. Menaker (1992) zur Verkleinerung der Amplitude des Rhythmus der Körpertemperatur. Die Höhe der Amplitude dieses biologischen Rhythmus könnte möglicherweise herangezogen werden, um bei landwirtschaftlichen Nutztieren den Grad der Synchronisation zwischen endogenem Rhythmus und exogenen Zeitgebern abzuschätzen.

Die Körpertemperatur des Pferdes folgt einem endogenen circadianen Rhythmus (Piccione et al., 2002), der durch Zeitgeber, wie die Photoperiode, mit der Umwelt synchronisiert wird. Minimale Temperaturen werden am Morgen gegen 8.00 Uhr gemessen, ein Maximum zeigt sich in der Nacht um 22.00 Uhr (Piccione et al., 2002). Das Pferd besitzt ein ausgeprägtes Thermoregulationsvermögen. Durch die Haltung im Stall unter konstanten Umgebungstemperaturen geht den Tieren möglicherweise die Fähigkeit, wechselnde Temperaturen zu tolerieren, verloren. Aus diesem Grund sollten Pferde so oft wie möglich den natürlichen Schwankungen der Außentemperatur ausgesetzt werden (Methling u. Unshelm, 2002).

Auch die Körpertemperatur des Rindes unterliegt einem circadianen Rhythmus (Simmons et al., 1965; Bitman et al., 1984; Bitman et al., 1994; Lefcourt et al., 1999), hinsichtlich der Maxima und Minima bestehen jedoch Unterschiede zwischen den Angaben verschiedener Autoren. Während Bitman et al. (1994) und Lefcourt et al. (1999) von einem Maximum am Abend berichten, zeigt der Körpertemperaturverlauf des Rindes nach Simmons et al. (1965) und Bitman et al. (1984) zwei Maxima. Das erste Maximum ist dabei am frühen Morgen, das zweite am Nachmittag und frühen Abend zu beobachten. Minimale Körpertemperaturwerte werden nach Bitman et al. (1994) am frühen Morgen und nach Bitman et al. (1984) am Morgen und am späten Abend in der Zeit vor

Mitternacht gemessen. Der Einfluss verschiedener Zeitgeber auf die Rinder, insbesondere unterschiedliche Photoperioden, könnte möglicherweise die Ursache für die Unterschiede in den Ergebnissen der erwähnten Untersuchungen sein.

Der Körpertemperaturverlauf des Rindes zeigt zudem einen ultradianen Rhythmus, dessen Phasenlänge von Bitman et al. (1984) mit durchschnittlich 90 Minuten, von Lefcourt et al. (1999) mit 100 Minuten angegeben wird.

Bei der Haltung von Rindern ist zu berücksichtigen, dass Hitze die Tiere, deren thermoneutrale Zone zwischen 4°C und 15°C liegt, mehr belastet als kältere Temperaturen (Methling u. Unshelm, 2002). Aus diesem Grund sollten die Rinder Zugang zu Schattenplätzen bzw. zu einer Schutzhütte haben, oder aber an besonders heißen Tagen im Stall gelassen werden.

Fastende Schweine zeigen einen circadianen Körpertemperaturrhythmus mit steigenden Temperaturen zwischen 12.00 Uhr und 24.00 Uhr und fallenden Temperaturen von 24.00 Uhr bis 12.00 Uhr (Ingram u. Mount, 1973). Der Fütterung folgt nach Ingram u. Legge (1970) und Ingram u. Mount (1973) ein Körpertemperaturanstieg, ein circadianer Rhythmus ist bei gefütterten Schweinen jedoch nicht zu erkennen. Das Ergebnis eines Versuchs von Ingram u. Legge (1970), in dem zwei Schweine in einem Auslauf der natürlichen Photoperiode ausgesetzt waren, und unter diesen Bedingungen einen fütterungsunabhängigen Rhythmus mit höheren Werten während der Lichtphase der Photoperiode zeigten, deutet darauf hin, dass der Körpertemperaturrhythmus beim Schwein in besonderem Maße durch Zeitgeber wie die Photoperiode, die Fütterung oder Sozialkontakte beeinflusst wird.

Bei der Haltung sollte bedacht werden, dass Schweine ein schlechtes Thermoregulationsvermögen besitzen (Bogner u. Grauvogel, 1984), weshalb der Liegeplatz der Tiere die Thermoregulation bei jeder Umgebungstemperatur ermöglichen sollte (Methling u. Unshelm, 2002). Die Möglichkeit zum Suhlen würde den Schweinen bei hohen Umgebungstemperaturen die Thermoregulation erleichtern und zudem das Wohlbefinden der Tiere steigern.

Der Verlauf der Körpertemperatur der Legehennen folgt einem circadianen Rhythmus, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist (Cain u. Wilson, 1974; Kadono et al., 1981). In der Lichtphase zeigt sich ein Körpertemperaturanstieg, während die Dunkelphase von einem Körpertemperaturabfall begleitet wird (Hawking et al., 1971; Kadono et al., 1981). Neben der Photoperiode beeinflussen die Eiablage (Kadono et al., 1981) sowie die Umgebungstemperatur und Geräusche (Cain u. Wilson, 1974) den täglichen Verlauf der Körpertemperatur der Legehennen. Den Stallarbeiten kommt nach Cain u. Wilson (1974) hingegen keine Zeitgeberfunktion zu. Konstante Lichtverhältnisse führen zum Free-running des Rhythmus der Körpertemperatur der Legehennen, was auf den endogenen Ursprung dieses biologischen Rhythmus hinweist (Kadono et al., 1981).

Bei der Haltung der Tiere ist zu berücksichtigen, dass der Bereich optimaler Umgebungstemperaturen zwischen 12°C und 22°C liegt (Fölsch et al., 1992).

Der Verlauf der Körpertemperatur der Ente findet in der Literatur wenig Beachtung. Die während der Lichtphase der Photoperiode zu beobachtenden höheren Körpertemperaturen (Hawking et al., 1971; Smith et al., 1976), stehen nach Smith et al. (1976) möglicherweise mehr mit den zu dieser Zeit höheren Umgebungstemperaturen und der vermehrten

Aktivität der Tiere als mit der Photoperiode in Zusammenhang. Enten besitzen ein gutes Thermoregulationssystem, wobei die optimalen Umgebungstemperaturen im Bereich zwischen 5°C und 20°C liegen (Methling u. Unshelm, 2002).

Zusammenfassend zeichnet sich in Anlehnung an die Ergebnisse beim Menschen auch beim Tier ein circadianer Rhythmus der Körpertemperatur ab, der jedoch bei einigen Tierarten, beispielsweise beim Schwein, schwächer ausgeprägt zu sein scheint. Allerdings bedarf die genaue Beschreibung des Rhythmus der Körpertemperatur beim Nutztier weiterer Untersuchungen, insbesondere ist der Einfluss einer Reihe von Zeitgebern auf diesen Rhythmus bei den verschiedenen Tierarten näher abzuklären. Erst wenn der Verlauf des Rhythmus einer Tierart unter verschiedenen Umwelt- und Haltungsbedingungen und dem Einfluss verschiedener Zeitgeber bekannt ist, kann dieser biologische Rhythmus möglicherweise in Anlehnung an die Ergebnisse von Refinetti u. Menaker (1992) als Indikator für die vollzogene Synchronisation des Tiers mit seiner Umgebung herangezogen werden.

Optimale Haltungsbedingungen in Bezug auf die Körpertemperatur sollten den Tieren bei hohen und belastenden Umgebungstemperaturen die Möglichkeit zur Abkühlung in Form von Schattenplätzen, Schutzhütten, Suhlen oder ähnlichen Vorrichtungen geben. Im Winter sind die Tiere vor grosser Kälte zu schützen, was durch die Haltung in Stallungen erreicht werden kann.

Während der Rhythmus der Körpertemperatur in Bezug auf die Haltung möglicherweise als Indikator für das Wohlbefinden der Tiere dienen könnte, ist dieser biologische Rhythmus auch für die Interpretation von Körpertemperaturmessungen von Bedeutung. Die Temperaturmessung im Rahmen einer tierärztlichen Untersuchung sollte täglich zum gleichen Zeitpunkt vorgenommen werden, da sich nur solche Messergebnisse direkt miteinander vergleichen lassen.

10.4. Hormonelle biologische Rhythmen

Auch die Konzentration einer Reihe von Hormonen im Blut folgt ähnlich den oben erwähnten Verhaltensweisen und der Körpertemperatur biologischen Rhythmen. Der circadiane Rhythmus des Stresshormons Cortisol zeigt beim Menschen ein Maximum in den Morgenstunden und ein nächtliches Minimum (Palm et al., 1996). Auch beim Tier wird ein täglicher Rhythmus der **Corticosteroidausschüttung**, ähnlich dem beim Menschen, beobachtet. Die Konzentration der Corticosteroide unterliegt zudem der Beeinflussung durch die auf das Individuum einwirkenden Stressoren. Somit kann es infolge von Stress sowohl zu Veränderungen des circadianen Rhythmus der Hormonkonzentration als auch zu Veränderungen der durchschnittlichen Konzentration der Stresshormone kommen (Przekop et al., 1985). Neben der bereits eingesetzten Beurteilung einzelner Stichproben der Corticosteroidkonzentration könnte der biologische Rhythmus der Konzentration der Stresshormone zur Beurteilung von Haltungssystemen herangezogen werden. Abweichungen vom für die jeweilige Tierart typischen circadianen Rhythmus könnten als Indikator für Stress und mangelndes Wohlbefinden der Tiere dienen.

Cortisol ist das dominierende Corticosteroidhormon im Blut des Pferdes (Zolovick et al., 1966). Die Cortisolkonzentration im Blut des Pferdes unterliegt einem circadianen Rhythmus, mit maximalen Werten am Morgen zwischen 6.00 Uhr und 10.00 Uhr und minimalen Werten am Abend zwischen 18.00 Uhr und 22.00 Uhr (Zolovick et al., 1966; Bottoms et al., 1972; Larsson et al., 1979; Irvine u. Alexander, 1994). Der primäre Zeitgeber des circadianen Rhythmus der Cortisolausschüttung ist die Photoperiode, indem maximale Hormonkonzentrationen früh in der Lichtphase beobachtet werden (Johnson u. Malinowski, 1986; Flisinska-Bojanowska et al., 1991a). Stress, so eine Veränderung der Haltungsumwelt, kann zum Verschwinden des circadianen Cortisolrhythmus führen (Irvine u. Alexander, 1994). Neben dem circadianen Rhythmus zeigt die Cortisolkonzentration beim Pferd ultradiane (Irvine u. Alexander, 1994) und circannuale Rhythmen (Gill et al., 1985; Komosa et al., 1990b; Flisinska-Bojanowska et al., 1991a). Der circannuale Rhythmus wird bei der Stute durch die Trächtigkeit beeinflusst. So finden sich bei nichtträchtigen Stuten maximale Werte in den Wintermonaten November und Dezember (Gill et al., 1985), trächtige Tiere zeigen ein Maximum im Frühjahr und Sommer (Gill et al., 1985; Flisinska-Bojanowska et al., 1991a). Bei den nichtträchtigen Tieren unterliegt der circannuale Rhythmus der Cortisolkonzentration somit möglicherweise im Wesentlichen dem Stressor Winter, die Trächtigkeit führt zu einer Verschiebung des Maximums in die Frühjahrs- und Sommermonate.

Auch die Cortisolkonzentration im Blut des Rindes unterliegt einem circadianen Rhythmus mit maximalen Werten in den frühen Morgenstunden und minimalen Konzentrationen am Abend und in der Nacht (Macadam u. Eberhart, 1972; Hays et al., 1975; Thun et al., 1981). Die Photoperiode, aber auch andere auf die Tiere einwirkende Umweltfaktoren, führen zu Veränderungen des circadianen Rhythmus (Macadam u. Eberhart, 1972), weshalb die Beurteilung von Abweichungen dieses biologischen Rhythmus immer unter Berücksichtigung der Managementfaktoren und des damit einhergehenden circadianen Rhythmus erfolgen sollte. Der circadiane Rhythmus der Cortisolsekretion wird durch einen ultradianen Rhythmus ergänzt (Fulkerson et al., 1980; Lefcourt et al., 1993).

Der circadiane Rhythmus der Cortisolkonzentration zeigt beim Schwein ein Maximum am Morgen und ein Minimum in den Nachtstunden (Bottoms et al., 1972; Edquist et al., 1980; Klemcke et al., 1989; Janssens et al., 1995). Einige Autoren berichten von einem weiteren Maximum am Nachmittag (Ruis et al., 1997). Dabei betonen Ekkel et al. (1996), dass die Ausprägung des biologischen Rhythmus der Cortisolkonzentration durch eine Reihe von Umweltbedingungen beeinflusst wird, was eine Erklärung für unterschiedliche Angaben für die Maxima und Minima der Hormonkonzentration liefern würde. Der wesentliche Zeitgeber für den Rhythmus der Cortisolsekretion ist die Photoperiode (Barnett et al., 1981; Minton et al., 1989), unter einer konstanten Photoperiode kommt es zum Free-running des circadianen Rhythmus (Griffith u. Minton, 1991). Um den circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion zur Beurteilung von Stress und mangelndem Wohlbefinden heranziehen zu können, bedarf es einer genauen Beschreibung des Rhythmus unter verschiedenen Haltungsbedingungen mit anschließender Darstellung des Einflusses von akutem und chronischem Stress auf diesen biologischen Rhythmus. Während akuter Stress nur zu einem vorübergehenden Anstieg der Cortisolkonzentration führt, ohne den circadianen Rhythmus zu beeinflussen (Becker et al., 1985), wirkt sich

chronischer Stress je nach Tageszeit unterschiedlich auf die Cortisolkonzentration aus. Chronischer Stress führt am Abend zu einer Konzentrationserhöhung des Hormons Cortisol, die Werte am Morgen zeigen sich jedoch unverändert, was insgesamt zu einer Verringerung der Amplitudenhöhe führt (Janssens et al., 1995). Isolation am Morgen beeinflusst den circadianen Rhythmus der Cortisolkonzentration nicht wesentlich, der mit der Isolation verbundene Stress führt hingegen am Abend zu einer Veränderung des biologischen Rhythmus (Ruis et al., 1997). Der circadiane Rhythmus des Stresshormons Cortisol zeigt bei Schweinen mit Enrichment der Haltungsbedingungen eine höhere Amplitude als bei Tieren unter herkömmlichen Haltungsbedingungen (De Groot et al., 2000; De Jong et al., 2000). Höhere Cortisolkonzentrationen am Tage können somit nicht automatisch mit Stress gleichgesetzt werden, vielmehr könnte die Abflachung des biologischen Rhythmus auf Stress für die Tiere infolge der Haltungsbedingungen hindeuten. Die Beurteilung des circadianen Rhythmus der Cortisolsekretion wäre somit möglicherweise ein besseres Kriterium zur Beurteilung des Wohlbefindens der Tiere als einzelne Konzentrationsmessungen.

Die Glucocorticoidkonzentration unterliegt auch beim Huhn einem biologischen Rhythmus. Während Majsa et al. (1976) einen circadianen Rhythmus mit maximalen Hormonkonzentrationen am Morgen und Vormittag beschreiben, konnten Skwarlo-Sonta et al. (1983) und Wilson et al. (1984) erhöhte Glucocorticoidkonzentrationen während der Dunkelphase der Photoperiode messen. Neben der Photoperiode beeinflusst das Alter der Tiere den biologischen Rhythmus der Glucocorticoidsekretion, der nach Wilson et al. (1984) bei jüngeren Tieren deutlicher ausgeprägt ist. Zudem nimmt das Reproduktionsgeschehen Einfluss auf den circadianen Rhythmus der endogenen Glucocorticoide (Wilson u. Cunningham, 1981). Neben dem circadianen Rhythmus der Corticosteroidsekretion zeigt das Huhn einen circannualen Rhythmus mit einem Maximum im Februar und einem Minimum im November (Majsa u. Peczely, 1976). Der biologische Rhythmus der endogenen Glucocorticoidsekretion beim Huhn findet in der Literatur wenig Beachtung, und die unterschiedlichen Ergebnisse der hier erwähnten Studien sind mit großer Wahrscheinlichkeit unter anderem auf ungleiche Versuchsbedingungen zurückzuführen. Weitere Studien unter konstanten Umweltbedingungen sind hier nötig, um den endogenen circadianen Rhythmus der Glucocorticoidsekretion beschreiben zu können. Zudem ist im Anschluss der Einfluss einer Reihe von potentiellen Zeitgebern, so der Photoperiode und der Fütterung, sowie der Einfluss des Alters und des Reproduktionsgeschehens, abzuklären. Die Konzentration der Stresshormone und der ungestörte Ablauf des biologischen Rhythmus der Hormonkonzentration könnten dann zur Beurteilung des Wohlbefindens der Tiere unter den gegebenen Haltungsbedingungen herangezogen werden.

Auch bei der Ente deutet sich ein biologischer Rhythmus der Corticosteronsekretion an. Während Chan u. Phillips (1973) von einem Rhythmus mit zwei täglichen Maxima am Morgen und Abend und zwei Minima gegen Mittag und Mitternacht berichten, werden die täglichen Schwankungen der Corticosteronkonzentration nach Wilson et al. (1982) neben der Photoperiode auch vom Alter der Tiere beeinflusst. Bei jüngeren Tieren werden im Wesentlichen am Morgen und am Vormittag erhöhte Corticosteronkonzentrationen gemessen, diese monophasischen Schwankungen verschwinden mit zunehmendem Alter der Tiere (Wilson et al., 1982). Neben täglichen Konzentrationsschwankungen ist nach

Assenmacher et al. (1975) bei der männlichen Ente ein circannualer Rhythmus mit hohen Konzentrationen während der Fortpflanzungssaison zu beobachten.

In der Literatur sind wenige Studien zu finden, die sich mit biologischen Rhythmen der Corticosteronkonzentration der Ente beschäftigen. Aus diesem Grund sind eine Reihe weiterer Untersuchungen nötig, um den täglichen und jährlichen Rhythmus der Corticosteronkonzentration und die Zeitgeber dieser Rhythmen bei der Ente zu definieren. Erst dann lassen sich die biologischen Rhythmen und ihr Verlauf unter Umständen auch bei dieser Tierart als eine Art Stressindikator einsetzen.

Zusammenfassend bestimmen biologische Rhythmen die Sekretion der endogenen Glucocorticoide, wobei neben dem sicherlich wichtigsten Rhythmus, dem circadianen Rhythmus, auch ultradiane und circannuale Rhythmen existieren. Die Rhythmen unterliegen der Beeinflussung durch die Photoperiode, das Reproduktionsgeschehen und das Alter der Tiere. Den Glucocorticoiden wird insbesondere im Rahmen der Beurteilung von für das Tier mit Stress verbundenen Haltungsbedingungen grosse Aufmerksamkeit geschenkt. Hierbei ist zu beachten, dass gerade chronischer Stress zu Veränderungen der biologischen Rhythmen führen kann. Die Veränderung dieser Rhythmen könnte somit zur Beurteilung von Haltungsbedingungen und zum Nachweis von chronischem Stress für die Tiere herangezogen werden. Da es infolge von akutem Stress nicht zu einer Veränderung des biologischen Rhythmus der Glucocorticoidsekretion kommt, sollten hier Einzelmessungen als Beurteilungsgrundlage herangezogen werden.

Neben den endogenen Glucocorticoiden unterliegt die Sekretion einer Reihe weiterer Hormone biologischen Rhythmen.

Die **Schilddrüsenhormone T3 und T4** zeigen beim Pferd sowohl circadiane (Duckett et al., 1989) als auch circannuale Rhythmen (Johnson, 1986; Komosa et al., 1990b; Flisinska-Bojanowska et al., 1991a), die wesentlich vom Reproduktionsgeschehen, d.h. der Trächtigkeit, beeinflusst werden (Flisinska-Bojanowska et al., 1991a). Bei der Interpretation der unterschiedlichen Ergebnisse bezüglich des Verlaufs des circannualen und auch des circadianen Rhythmus ist zu berücksichtigen, dass die vorliegenden Studien unter unterschiedlichen Bedingungen stattfanden, und somit eine Reihe unterschiedlicher Zeitgeber auf die Tiere einwirkten. Der zum Teil fehlende Nachweis eines biologischen Rhythmus (Komosa et al., 1990b) könnte unter anderem mit einem zu großen Untersuchungsintervall der Blutproben zusammenhängen.

Die Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 folgt beim Rind einem circadianen und ultradianen Rhythmus (Bitman et al., 1994). Der tägliche Rhythmus der T4-Konzentration ist dabei durch maximale Konzentrationen am Abend und minimale Konzentrationen am Morgen gekennzeichnet (Scott et al., 1983; Bitman et al., 1994). Auch die Konzentration des Hormons T3 folgt einem ähnlichen Rhythmus, die Maxima und Minima gehen jenen der T4-Konzentration um einige Stunden voraus (Bitman et al., 1994). Zwischen den biologischen Rhythmen der T4-Konzentration und der Körperinnentemperatur besteht ein Zusammenhang (Scott et al., 1983; Bitman et al., 1994), und der Verschiebung des Rhythmus der T4-Konzentration folgt nach Bitman et al. (1994) eine Verschiebung des Rhythmus der Körperinnentemperatur. Die durchschnittliche T4-Konzentration unterliegt der Beeinflussung durch hohe Umgebungstemperaturen (Scott et al., 1983). Daneben existiert ein circannualer

Rhythmus der T3- und T4-Konzentration beim Rind, auf den die Jahreszeit, vor allem aber das Laktationsstadium, Einfluss nehmen (Nixon et al., 1988). Photoperiode, Umgebungstemperatur, Jahreszeit, Reproduktionsstatus und der tägliche Rhythmus der Körpertemperatur sollten somit in die Bewertung von Konzentrationsrhythmen miteinfließen. Als weiterer Zeitgeber für den circadianen Rhythmus der Schilddrüsenhormonkonzentration käme möglicherweise die Fütterung in Betracht.

Biologische Rhythmen der Schilddrüsenhormone des Schweins finden in der Literatur wenig Beachtung, lediglich Toniollo et al. (1998) berichten von einem circadianen Rhythmus des Hormons T4 mit maximalen Konzentrationen am Nachmittag und minimalen Konzentrationen in der Nacht.

Die Konzentration der Schilddrüsenhormone unterliegt beim Huhn einem circadianen Rhythmus. Das Hormon T3 zeigt dabei am Nachmittag und Abend maximale Konzentrationen, Maxima der T4-Konzentration werden am Morgen beobachtet (Newcomer, 1974; Klandorf et al., 1978; Muray et al., 1981; Decuypere u. Kühn, 1984). Der biologische Rhythmus unterliegt dem Einfluss der Photoperiode (Klandorf et al., 1978), des Alters der Tiere (Muray et al., 1981), der Fütterung und des Fütterungszeitpunktes (Decuypere u. Kühn, 1984).

Auch bei der Ente steht die Konzentration der Schilddrüsenhormone unter dem Einfluss biologischer Rhythmen. So berichten Assenmacher et al. (1975) von einem circannualen Rhythmus der Thyroxinkonzentration mit einem Maximum in den Sommermonaten. Harvey et al. (1980) konnten einen circadianen Rhythmus nachweisen, wobei das Hormon T4 im Laufe der Nacht, das Hormon T3 gegen Abend und in der Mittagszeit maximale Konzentrationen erreicht.

Zusammenfassend deuten sich bei allen im Rahmen dieser Literaturstudie erwähnten landwirtschaftlichen Nutztieren biologische Rhythmen der Konzentration der Schilddrüsenhormone T3 und T4 an. Ein Vergleich zwischen den erwähnten Untersuchungen gestaltet sich jedoch aufgrund der teilweise sehr unterschiedlichen Versuchsbedingungen schwierig. Allerdings liegt die Vermutung nahe, dass der Rhythmus der Schilddrüsenhormone neben der Photoperiode dem Einfluss der Fütterung, dem Einfluss des Reproduktionsgeschehens und dem des Alters der Tiere unterliegt. Untersuchungen unter konstanten Umweltbedingungen und an einheitlichen Tiergruppen sind nötig, um den Verlauf der biologischen Rhythmen dieser Hormone genau zu definieren. Im Rahmen von tierärztlichen Untersuchungen sollten Blutprobenentnahmen zur gleichen Tageszeit vorgenommen werden.

In Anlehnung an das Fortpflanzungsgeschehen folgt auch die Konzentration der **Sexualhormone** biologischen Rhythmen.

Die Testosteronkonzentration im Blut des Hengstes zeigt einen circannualen Rhythmus mit höheren Konzentrationen in den Sommermonaten (Byers et al., 1983; Nagata et al., 1998). Daneben existiert ein diurnaler Rhythmus, wobei maximale Testosteronkonzentrationen am Morgen, minimale Konzentrationen in der Nacht beobachtet werden (Kirkpatrick et al., 1976; Sharma, 1976). Im Gegensatz dazu berichten

Byers et al. (1983) von einem circadianen Rhythmus mit einem ersten Maximum am Nachmittag und einem Weiteren in der Nacht.

Konzentrationschwankungen der Sexualhormone Östradiol, Progesteron und LH im Blut der Stute unterliegen im Wesentlichen dem rund 21 Tage dauernden Ovarialzyklus (Smith et al., 1970; Oxender et al., 1977; Terblanche u. Maree, 1981). Daneben scheinen jedoch auch diurnale Schwankungen zu existieren (Cockrill u. Allen, 1978). Die Periode des Anöstrus in den Wintermonaten führt zu niedrigen Östradiol-, Progesteron- und LH-Konzentrationen (Oxender et al., 1977).

Auch beim Bullen zeigen sich ähnlich wie beim Hengst saisonale Schwankungen der Testosteronkonzentration, mit maximalen Konzentrationen im Sommer zur Zeit der Fortpflanzungssaison (Sundby u. Tollman, 1978). Während die Testosteronkonzentration nach Thibier (1976) und Chantaraprateep u. Thibier (1979) keinem circadianen Rhythmus folgt, konnten Sanwal et al. (1974) und Sundby u. Tollman (1978) einen täglichen Rhythmus nachweisen. Nicht standardisierte Versuchsbedingungen sind möglicherweise auch hier die Ursache für unterschiedliche Ergebnisse bezüglich der täglichen Maxima und Minima der Testosteronkonzentration.

Der im Durchschnitt 21 Tage dauernde Ovarialzyklus führt ähnlich wie bei der Stute auch beim weiblichen Rind zu charakteristischen Konzentrationsschwankungen der Sexualhormone Östradiol, Progesteron, LH und FSH (Rahe et al., 1980; Terblanche u. Labuschagne, 1981; Peters, 1985; Schallenberger et al., 1985). Circadiane und circannuale Rhythmen spielen beim weiblichen Rind keine bedeutende Rolle (Katongole et al., 1973; Schallenberger et al., 1985; Kinder et al., 1997), was möglicherweise mit der Dominanz des Zyklusgeschehens und den damit verbundenen Konzentrationsschwankungen zu tun haben könnte (Kinder et al., 1997).

Die Testosteronkonzentration des Ebers unterliegt einem diurnalen Rhythmus (Ellendorff et al., 1975; Claus u. Gimenez, 1977). Maximale Testosteronkonzentrationen werden nach Ellendorff et al. (1975) am Morgen, nach Claus u. Gimenez (1977) am Nachmittag und nach Mitternacht gemessen. Studien zum biologischen Rhythmus der Sexualhormone unter standardisierten Versuchsbedingungen liegen beim männlichen Schwein nicht vor, ebenso fehlen in der Literatur Untersuchungen zum Einfluss von Zeitgebern auf den Konzentrationsverlauf der Sexualhormone beim Eber.

Beim weiblichen Schwein zeigen die Sexualhormone Östradiol, Progesteron, LH und FSH charakteristische Schwankungen im Rahmen des circa 21 Tage dauernden Ovarialzyklus (Eiler u. Nalbandov, 1977; Okrasa, 1978; Ziecik et al., 1982; Magness u. Ford, 1983; Knox et al., 2003). Neben den Schwankungen im Verlauf des Zyklusgeschehens deuten sich auch circadiane Schwankungen an (Ziecik et al., 1982; Toniollo et al., 1998).

Die Konzentration der Sexualhormone Östradiol, Progesteron und LH folgt bei der Legehennen einem durch den Ovarialzyklus bestimmten täglichen Verlauf (Senior, 1974; Senior u. Cunningham, 1974; Johnson u. van Tienhoven, 1980; Etches u. Cheng, 1981). Dieser Verlauf wird durch das Alter der Tiere und die Photoperiode beeinflusst (Morris et al., 1975; Wilson et al., 1983; Wilson et al., 1991).

Die Testosteronkonzentration bei der männlichen Ente folgt einem circannualen Rhythmus, der mit dem biologischen Rhythmus des Reproduktionsgeschehens in

Zusammenhang steht. Dabei zeigt sich nach Penfold et al. (2000) ein jährliches Maximum im Frühjahr. Im Gegensatz dazu berichten Assenmacher et al. (1975), Balthazart u. Hendrick (1976) und Paulke u. Haase (1978) von zwei Maxima im Jahresverlauf, wobei das erste Maximum im Frühjahr, das zweite Maximum im Spätsommer und Herbst auftritt. Domestizierte Enten zeigen in der Untersuchung von Paulke u. Haase (1978) ein drittes Maximum im Winter, was auf eine Abschwächung der saisonalen Testosteronschwankungen im Rahmen der Domestikation hindeuten könnte. Einen circannualen Rhythmus zeigt auch die LH-Konzentration im Blut der männlichen Ente. Während Haase et al. (1975a), Haase et al. (1975b) und Haase et al. (1985) ein jährliches Maximum im Frühjahr nachweisen konnten, zeigt der circannuale Rhythmus der LH-Konzentration nach Penfold et al. (2000) ein zweites Maximum zu Beginn des Winters. Im Spätherbst und zu Winterbeginn wird nach Weidmann (1956) und Gorman (1977) vermehrt Sexualverhalten beobachtet, was möglicherweise mit einer erhöhten Konzentration der Hormone Testosteron und LH in dieser Zeit in Verbindung zu bringen ist. Das jährliche Maximum der Konzentration des Hormons FSH zeigt sich nach Balthazart u. Hendrick (1976) im Februar, nach Haase et al. (1985) Ende März/Anfang April. Die Testosteronkonzentration im Blut der männlichen Ente zeigt neben dem circannualen Rhythmus eine diurnale Schwankung mit einem Maximum am Morgen (Balthazart, 1976), im Gegensatz dazu unterliegen die Hormone LH und FSH bei der männlichen Ente keinem circadianen Rhythmus (Balthazart et al., 1977).

Bei der weiblichen Ente unterliegt der Konzentrationsverlauf der Hormone LH, Progesteron und Östradiol einem biologischen Rhythmus, der neben der Photoperiode dem Einfluss des Ovulationszeitpunktes unterliegt. So zeigt sich mit Beginn der Dunkelperiode ein Konzentrationsanstieg, maximale Konzentrationen werden vor der Ovulation erreicht (Tanabe et al., 1980). Auch Romboli u. Poli (1988) konnten circadiane Konzentrationsschwankungen der Hormone Östradiol und Progesteron mit einem Maximum gegen Mitternacht nachweisen. Außerhalb der Fortpflanzungszeit konnten diese täglichen Schwankungen jedoch nicht beobachtet werden. Die Hormone Östradiol und Progesteron folgen bei der weiblichen Ente zudem einem jährlichen Rhythmus mit maximalen Östradiolkonzentrationen im September und maximalen Progesteronkonzentrationen, abhängig von der Photoperiode, im Juli oder September (Romboli u. Poli, 1988).

Zusammenfassend unterliegt die Konzentration der Sexualhormone der im Rahmen dieser Literaturstudie behandelten landwirtschaftlichen Nutztiere biologischen Rhythmen, wobei sowohl circadiane als auch circannuale Rhythmen erwähnt werden. Der Konzentrationsverlauf der Sexualhormone wird beim weiblichen Tier jedoch im Wesentlichen durch den Ovarialzyklus bestimmt. Ein Zusammenhang zwischen den Rhythmen der Hormonkonzentration und den Rhythmen des Fortpflanzungsverhaltens zeichnet sich sowohl bei männlichen als auch bei weiblichen Tieren ab. Inwieweit Störungen der Rhythmen der Hormonsekretion zu einer Störung des Rhythmus der Reproduktion und umgekehrt führen, ist nicht eindeutig nachgewiesen, ebenso bedarf der Einfluss von verschiedenen Zeitgebern auf die hormonellen Rhythmen weiterer Untersuchungen. Interpretationen von Sexualhormonkonzentrationen sollten unter Berücksichtigung der Tageszeit, Jahreszeit und beim weiblichen Tier unter Beachtung des Zyklusstandes erfolgen.

Biologische Rhythmen des Hormons **Prolactin** sind bei landwirtschaftlichen Nutztieren wenig untersucht. Dennoch deutet sich auch bei diesem Hormon das Vorhandensein ultradianer, circadianer und circannualer Rhythmen an.

Die Prolactinkonzentration der Stute folgt einem circannualen Rhythmus mit minimalen Hormonkonzentrationen in den Wintermonaten (Johnson, 1986; Fitzgerald et al., 2000) und maximalen Konzentrationen im Sommer (Johnson, 1986). Der biologische Rhythmus der Prolactinsekretion wird von der Photoperiode (Johnson, 1986; Johnson, 1987) und der Umgebungstemperatur (Johnson, 1986) beeinflusst, denen somit Zeitgeberfunktion zukommen dürfte.

Die Photoperiode ist auch beim Rind ein wichtiger Zeitgeber für den circadianen Rhythmus der Prolactinsekretion und beeinflusst die Stabilität des circadianen Rhythmus (Evans et al., 1991). Neben dem circadianen Rhythmus unterliegt die Sekretion des Hormons Prolactin einem ultradianen Rhythmus (Mollett u. Malven, 1982; Lefcourt et al., 1994), der nach Lefcourt et al. (1994) Einfluss auf den Verlauf des circadianen Rhythmus ausübt. Der Verlauf der Maxima und Minima der biologischen Rhythmen der Prolactinsekretion beim Rind unterliegt nach Madej et al. (1985) dem Einfluss des Sexualzyklus. Damit zeigt sich, dass der biologische Rhythmus der Prolactinsekretion einer Reihe von Beeinflussungen exogenen und endogenen Ursprungs unterliegt, was eine mögliche Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse verschiedener Studien bezüglich der Maxima und Minima der Hormonkonzentration sein könnte. Die Beschreibung der biologischen Rhythmen der Prolactinsekretion beim Rind bedarf weiterer Untersuchungen unter konstanten Umweltbedingungen. Der Einfluss einer Reihe von möglichen Zeitgebern auf den Rhythmus, sowie der Zusammenhang zwischen der Prolactinkonzentration und anderen physiologischen Schwankungen, könnte Gegenstand weiterer Studien sein.

Die Prolactinkonzentration folgt beim Schwein saisonalen Schwankungen mit erhöhten Konzentrationen in den Sommermonaten und minimaler Sekretion im Verlauf des Winters, wobei diese Schwankungen beim domestizierten männlichen Schwein nicht mehr zu beobachten sind (Ravault et al., 1982). Ein circadianer Rhythmus der Prolactinsekretion existiert nach Ravault et al. (1982) beim Schwein nicht.

Die täglichen Schwankungen der Prolactinkonzentration stehen bei der Legehenne in Zusammenhang mit dem Ovulationszyklus, wobei zeitgleich mit dem LH-Peak minimale Konzentrationen gemessen werden (Scanes et al., 1977). Der circadiane Rhythmus der Prolactinkonzentration wird bei der Ente durch die Photoperiode, die Fütterung und den Hydratationszustand beeinflusst, und ein Maximum in der Hormonkonzentration zeigt sich nach Sonnenaufgang (Ensor u. Phillips, 1970). Weiterhin folgt die Prolactinkonzentration bei der Ente einem jährlichen Rhythmus mit einem Maximum zum Ende der Fortpflanzungssaison (Haase et al., 1985).

Zusammenfassend beeinflussen biologische Rhythmen den Verlauf der Konzentration des Hormons Prolactin bei den im Rahmen dieser Literaturstudie erwähnten Nutztieren, die genaue Beschreibung dieser Rhythmen und ihrer Zeitgeber erfordert allerdings eine Reihe weitere Untersuchungen. Da dem Prolactin möglicherweise eine Vermittlerrolle zwischen der Photoperiode und dem Immunsystem zukommt (Dahl et al., 2002), könnte die

Kenntnis der biologischen Rhythmen dieses Hormons unter Umständen zu einem besseren Verständnis der rhythmischen Schwankungen der Immunfunktion beitragen.

10.5. Immunologische Rhythmen und Rhythmen klassischer Blutparameter

Eine Reihe von biochemischen **Blutparametern** unterliegt beim Menschen physiologischen Schwankungen (Pocock et al., 1989). Für das Nutztier finden sich in der Literatur nur vereinzelt Studien, die sich mit biologischen Rhythmen biochemischer Parameter beschäftigen.

Beim Pferd unterliegen die Enzyme **Alaninaminotransferase** und **Aspartataminotransferase** sowohl diurnalen als auch saisonalen Schwankungen (Komosa et al., 1990b; Flisinska-Bojanowska et al., 1991b). Beide Enzyme erreichen dabei gegen Mitternacht maximale Konzentrationen (Komosa et al., 1990b; Flisinska-Bojanowska et al., 1991b). Das Alter der Tiere (Komosa et al., 1990b) sowie die Trächtigkeit (Flisinska-Bojanowska et al., 1991b) beeinflussen den täglichen Verlauf der Alaninaminotransferase und der Aspartataminotransferase. Auch der saisonale Verlauf der Konzentration dieser beiden Enzyme wird nach Flisinska-Bojanowska et al. (1991b) von der Trächtigkeit beeinflusst. Die Trächtigkeit beeinflusst auch den circannualen Rhythmus der **Gesamtproteinkonzentration** im Serum bei der Stute, indem bei nicht trächtigen Tieren ein Rhythmus mit maximalen Konzentrationen im August beobachtet wird. Dieser Rhythmus ist bei trächtigen Stuten nicht nachweisbar (Flisinska-Bojanowska et al., 1991a). Die **Glucose- und Laktatkonzentrationen** unterliegen beim Pferd diurnalen Schwankungen, wobei das Geschlecht der Tiere Einfluss auf den täglichen Verlauf der Glucose- und Laktatkonzentration hat (Gill et al., 1984). Die **Vitamin A- und Vitamin E-Konzentration** im Blut des Pferdes zeigt saisonale Schwankungen, die mit der Weidesaison in Zusammenhang stehen (Mäenpää et al., 1988).

Die **Erythrozytenzahl** und der **Hämatokrit** zeigen beim Pferd saisonale Schwankungen (Gill u. Wanska, 1978), die der Beeinflussung durch Alter und Trächtigkeit unterliegen (Gill u. Kownacka, 1979; Gill u. Kompanowska-Jeziarska, 1986). Die circannualen Rhythmen der Erythrozytenkonzentration und des Hämatokrits erreichen bei der Stute ein Maximum im Herbst und Winter, ein Minimum zeigt sich im späten Frühling und Sommer (Gill u. Kownacka, 1979). Auch Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) berichten von einem circannualen Rhythmus des Hämatokrits mit maximalen Werten in den Wintermonaten, saisonale Schwankungen der Erythrozytenzahl wurden im Rahmen der Untersuchung von Gill u. Kompanowska-Jeziarska (1986) allerdings nur bei Fohlen gesehen. Im Gegensatz dazu berichten Gill u. Wanska (1978) von einem circannualen Rhythmus der Erythrozytenzahl und des Hämatokrits bei der Stute mit einem Abfall der Werte in den Wintermonaten.

Die **Gesamteiweisskonzentration** und die Konzentration des **Albumins** unterliegen beim Rind einer diurnalen Schwankung (Unshelm, 1969b; Stämpfli et al., 1980). Auch die Konzentration der Elektrolyte **Kalium**, **Calcium**, **Magnesium** (Unshelm u. Hagemeister, 1971; Stämpfli et al., 1980), **Chlorid** (Stämpfli et al., 1980), **Natrium**, **Eisen** und die **Glucosekonzentration** (Unshelm u. Hagemeister, 1971) zeigen beim Rind tägliche

Schwankungen. Die Cholesterin- und Kupferkonzentration unterliegt neben täglichen Schwankungen dem Einfluss des landwirtschaftlichen Betriebs (Stämpfli et al., 1980). Den Veränderungen verschiedener Kriterien des **Säurebasenhaushaltes** liegt nach Unshelm u. Hagemeister (1969) eine endogene Rhythmik zugrunde.

Beim Rind unterliegen ferner die **Erythrozytenzahl** und der **Hämatokrit** tageszeitabhängigen Schwankungen. Im Gegensatz zu Paape et al. (1974), die keinen diurnalen Rhythmus feststellen konnten, zeigen nach Unshelm (1968) sowohl die Erythrozytenzahl als auch der Hämatokrit beim Rind ein Maximum am Morgen.

Auch beim Schwein unterliegen eine Reihe biochemischer Parameter, so die Enzyme **GOT** (Tumbleson et al., 1972; Hitz et al., 1987; Tsutsumi et al., 1999), **LDH** (Tumbleson et al., 1972), **CK** (Hitz et al., 1987), **alkalische Phosphatase** (Kierek-Jaszczuk u. Zurkowski, 1980), sowie die **Harnstoff-Stickstoff-Konzentration** (Tumbleson et al., 1972; Cai et al., 1994; Tsutsumi et al., 1999) und die **Bilirubinkonzentration** (Hitz et al., 1987) im Blut täglichen Schwankungen. Konzentrationsunterschiede im Tagesverlauf konnten auch für die Elektrolyte **Natrium**, **Kalium** (Topel et al., 1973), **anorganisches Phosphat** (Tumbleson et al., 1972; Tsutsumi et al., 1999) und **Calcium** (Tsutsumi et al., 1999) nachgewiesen werden. Die diurnale Schwankung der Calciumkonzentration unterliegt dem Geschlecht der Tiere und ist nach Tsutsumi et al. (1999) nur bei weiblichen Schweinen zu beobachten. Neben dem Geschlecht beeinflusst das Fütterungsmanagement den Verlauf einiger biochemischer Parameter (Cai et al., 1994; Tsutsumi et al., 1999), wobei sowohl der Futterentzug (Tsutsumi et al., 1999) als auch die Fütterung ad libitum zum Verlust deutlicher rhythmischer Schwankungen beispielsweise der Harnstoff-Stickstoff-Konzentration im Blut führt. Die Fütterung ist außerdem ein wesentlicher Zeitgeber für den Rhythmus der Sekretion des exokrinen und endokrinen **Pankreas** (Thaela et al., 1995), sowie für die **Gallensäurekonzentration** im portalen und arteriellen Blut (Legrand-Defretin et al., 1986). Während nach Marshall et al. (1973) auch die **Glucosekonzentration** einer durch die Fütterung beeinflussten täglichen Schwankung unterliegt, konnten Topel et al. (1973) keine diurnalen Schwankungen der Glucosekonzentration nachweisen.

Die **Erythrozytenzahl** und der **Hämatokrit** unterliegen beim Schwein nach Tsutsumi et al. (1999) keinen diurnalen Schwankungen.

Biologische Rhythmen von Blutparametern bei der Legehennen finden in der Literatur wenig Beachtung, lediglich Taylor et al. (1970) berichten von einer täglichen Schwankung der **Aminosäurekonzentration** im Blut der Legehennen, die vom Geschlecht der Tiere beeinflusst wird und bei männlichen Tieren nicht nachzuweisen ist.

In der Literatur finden sich keine Studien über biologische Rhythmen biochemischer Parameter im Blut bei der Ente. Die **Erythrozytenzahl** und der **Hämatokrit** unterliegen bei der Ente saisonalen Schwankungen, mit höheren Werten im Januar und März als im Juli und Oktober (Shave u. Howard, 1976).

Zusammenfassend zeigt sich, dass die Konzentrationen biochemischer Parameter, die Konzentrationen der Elektrolyte im Blut, sowie Parameter des roten Blutbildes beim landwirtschaftlichen Nutztier biologischen Rhythmen folgen. Alter, Geschlecht,

Photoperiode, Fütterung und die Jahreszeit haben Einfluss auf den Verlauf dieser biologischen Rhythmen. Unterschiedliche Ergebnisse verschiedener Studien bezüglich des Verlaufs einzelner Parameter können vermutlich auf unterschiedliche Versuchsbedingungen und damit auf das Einwirken einer Vielzahl unterschiedlicher Zeitgeber auf die Tiere, zurückgeführt werden. Die Definition des täglichen und jährlichen Verlaufs von Blutparametern bei den einzelnen Tierarten bedarf weiterer Studien unter konstanten Bedingungen, sowie der Untersuchung des Einflusses einer Reihe von potentiellen Zeitgebern auf diese biologischen Rhythmen. Auch bei der Untersuchung von Blutparametern ist davon auszugehen, dass die tägliche Blutprobenentnahme zur gleichen Zeit die Interpretation der Ergebnisse vereinfacht.

Die Funktion des **Immunsystems** unterliegt einem circannualen Rhythmus (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996). Der primäre Zeitgeber dieses biologischen Rhythmus ist die Photoperiode, durch die das Individuum in der Lage ist, ungünstige Umweltbedingungen vorherzusagen und sich durch Synchronisation des biologischen Rhythmus der Immunfunktion mit der Umwelt auf diese vorzubereiten (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996). Zu den ungünstigen Umweltbedingungen, die zur Ausschüttung endogener immunsupprimierender Glucocorticoide führen, zählen unter anderem verminderte Nahrungsmittelverfügbarkeit und niedrige Umgebungstemperaturen. Durch eine gesteigerte Immunfunktion in diesen für das Individuum stressvollen Zeiten kann eine für das Tier gefährliche Immunsuppression verhindert werden (Nelson et al., 1995; Nelson u. Demas, 1996). Nach Amat u. Torres (1993) unterliegt die Wirkung von Stress auf das Immunsystem einem circannualen Rhythmus. Dabei reagieren gestresste Tiere allerdings nach Amat u. Torres (1993) in den Sommermonaten auf ein Antigen mit einer höheren Antikörperbildung als in den Wintermonaten. Bei der Interpretation der Ergebnisse verschiedener Studien zu saisonalen Schwankungen der Immunfunktion ist jedoch zu bedenken, dass ungleiche Versuchsbedingungen zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen können, und dass sich die Ergebnisse von Studien unter Laborbedingungen zum Teil von jenen unter Feldbedingungen unterscheiden. Während im Labor kontrollierte Umweltbedingungen herrschen, wirken unter natürlichen Bedingungen eine Reihe von möglicherweise unbekanntem Zeitgebern auf die Tiere ein. Dies kann zu einer Veränderung der biologischen Rhythmen des Immunsystems führen.

Die Anzahl der Gesamtleukozyten im Blut unterliegt beim Menschen einem circadianen Rhythmus (Haus et al., 1983; Haus u. Smolensky, 1999) mit maximalen Konzentrationen am späten Nachmittag und frühen Abend und einem Minimum am Morgen (Haus et al., 1983). Die Anzahl der Lymphozyten folgt dabei einem circadianen Rhythmus mit maximalen Zellzahlen gegen Mitternacht und minimalen Werten am Morgen (Abo et al., 1981; Haus et al., 1983). Darüber hinaus unterliegt die Aktivität der T- und B-Lymphozyten circannualen Schwankungen. In den kalten Wintermonaten wird eine verminderte zelluläre und vermehrte humorale Immunität mit höheren Immunglobulinkonzentrationen beobachtet, im Sommer zeigt sich eine Steigerung der zellulären und eine Verminderung der humoralen Immunität (MacMurray et al., 1983). Ein circadianer Rhythmus wird im Zusammenhang mit der Phagozytoseaktivität neutrophiler Granulozyten gesehen, mit einem Maximum gegen 1.00 Uhr und einem Minimum gegen 10.00 Uhr (Melchart et al., 1992). In engem Zusammenhang zum

circadianen Rhythmus der Leukozyten steht der circadiane Rhythmus der Cortisolsekretion (Abo et al., 1981; Kawate et al., 1981).

Die Anzahl der **Gesamtleukozyten** zeigt beim Pferd saisonale Schwankungen (Gill u. Wanska, 1978; Gill u. Kownacka, 1979). Diese circannualen Schwankungen werden vom Alter der Tiere und von der Trächtigkeit beeinflusst (Gill et al., 1985). Während Gill u. Kownacka (1979) von einem jährlichen Rhythmus der Gesamtleukozytenzahl mit zwei Maxima im Februar und August/September und zwei Minima im Oktober und Mai bei der trächtigen Stute berichten, konnten Gill et al. (1985) bei trächtigen Stuten und Fohlen, nicht jedoch bei nicht trächtigen Stuten, einen circannualen Rhythmus mit einem jährlichen Maximum, das sich abhängig vom Alter der Tiere zwischen Juli und September zeigte, nachweisen.

Während die Konzentration der **Leukozyten** beim Rind nach Paape et al. (1974) einem circadianen Rhythmus mit minimalen Werten zwischen 2.00 Uhr und 13.00 Uhr folgt, kann Unshelm (1969a) nur einen tendenziellen Abfall der Leukozyten am Vormittag erkennen.

Das Geschlecht übt beim Schwein Einfluss auf den täglichen Verlauf der **Leukozytenzahl** aus, Maxima werden am Nachmittag und Abend, Minima am Morgen gesehen (Tsutsumi et al., 1999). Auch Magnusson u. Dalin (1992) beobachten das Minimum der Gesamtleukozytenzahl beim Schwein am Morgen.

Der tägliche Verlauf der **Leukozytenzahl** wird beim Huhn vom Alter (Karmakar u. Kundu, 1995) und von der Photoperiode (Skwarlo-Sonta et al., 1983) beeinflusst. Die Aktivität der **Peritonealmakrophagen** unterliegt beim Huhn einem diurnalen Rhythmus (Kondo et al., 1992). Dabei erreicht die Phagozytoseaktivität zwei Maxima um 7.00 Uhr und um 15.00 Uhr, die mikrobizide Aktivität zeigt ein erstes Maximum um 11.00 Uhr, ein weiteres um 3.00 Uhr.

Das **Thymusgewicht** unterliegt bei der Ente nach Höhn (1947) saisonalen Schwankungen. Darüber hinaus fanden sich in der verfügbaren Literatur keine Studien zu immunologischen Rhythmen bei dieser Tierart.

Zusammenfassend deuten sich bei den im Rahmen der vorliegenden Literaturstudie untersuchten Nutztieren biologische Rhythmen immunologischer Parameter an. Studien unter kontrollierten und standardisierten Bedingungen fehlen jedoch weitgehend für diese Tierarten, was möglicherweise eine Erklärung für die teils sehr unterschiedlichen Ergebnisse bezüglich des Verlaufs der biologischen Rhythmen der Blutzellen sein könnte. Alter (Gill et al., 1985), Geschlecht (Tsutsumi et al., 1999), Trächtigkeit (Gill u. Kownacka, 1979; Gill et al., 1985) und die Photoperiode (Gabriel et al., 1965; Skwarlo-Sonta et al., 1983) sind Faktoren, die diese biologischen Rhythmen beeinflussen. Inwieweit weitere Zeitgeber den täglichen und jährlichen Verlauf immunologischer Rhythmen beeinflussen, ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch unbekannt. Dem Rhythmus der Konzentration der endogenen Glucocorticoide dürfte hier allerdings auch beim Nutztier eine Bedeutung zukommen. Tierärztliche Blutprobenentnahmen,

insbesondere Verlaufskontrollen, sollten nach Möglichkeit immer zur gleichen Zeit durchgeführt werden.

In der Literatur finden sich eine Vielzahl von Studien, die sich mit biologischen Rhythmen verschiedener Zytokine im Blut beim Menschen beschäftigen. Eine Reihe von Autoren sehen beim Menschen einen Zusammenhang zwischen den Rhythmen der Zytokinkonzentrationen und dem biologischen Rhythmus der Cortisolkonzentration (Palm et al., 1996; Petrovsky u. Harrison, 1997; Petrovsky u. Harrison, 1998; Petrovsky et al., 1998). Studien zum Verlauf biologischer Rhythmen der Zytokinkonzentrationen bei den Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten fehlen in der Literatur. Die Erforschung dieser biologischen Rhythmen könnte Gegenstand einer Vielzahl weiterer Studien sein.

Der im Rahmen dieser Literaturstudie erstellte Überblick über biologische Rhythmen bei Nutztieren zeigt, dass sowohl das Verhalten der Tiere als auch eine Vielzahl physiologischer Variablen biologischen Rhythmen unterliegt, die normalerweise eine interne Synchronisation untereinander, sowie eine externe Synchronisation mit der Umwelt des Individuums zeigen. Die Fragen, inwieweit es durch moderne Haltungsbedingungen zu Störungen dieser biologischen Rhythmen kommt, ob Störungen des Ablaufs der biologischen Rhythmen verbunden mit Desynchronisation der Rhythmen zu mangelndem Wohlbefinden der Tiere und Leistungsminderung führen, und in welchem Maße der Verlauf biologischer Rhythmen als Indikator für die Anpassung des Tieres an seine Umwelt und Haltungsbedingungen herangezogen werden kann, können zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Physische Beschwerden, die aufgrund interner und externer Desynchronisation möglicherweise auftreten, könnten Erkrankungen des Gastrointestinaltraktes, unter Umständen mit verminderter Futteraufnahme oder -verwertung, und Krankheiten aufgrund einer Immunsuppression, unter anderem Krankheiten des Respirationssystems, sein. Psychische Folgen interner und externer Desynchronisation könnten sich in Form von Stereotypien und Aggressivität äußern. Dies wiederum erschwert den Umgang mit den Tieren und wirkt sich gerade beim Pferd ungünstig auf die Nutzung aus. Zudem sollten sowohl physische als auch psychische Erkrankungen nicht nur unter dem Aspekt der Leistungsfähigkeit des Tieres, sondern vor allem aus Tierschutzgründen vermieden werden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sollen zu weiterführenden Untersuchungen auf dem Gebiet der Chronobiologie bei Nutztieren anregen.

11. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, einen Überblick über biologische Rhythmen bei den Nutztieren Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten zu erstellen. Weiterhin soll dargestellt werden, inwieweit die dem Tier eigenen biologischen Rhythmen unter den derzeit üblichen Haltungsbedingungen ungestört ablaufen können, und welche Änderungen der Haltungs- und Managementbedingungen gegebenenfalls geeignet wären, den natürlichen Ablauf dieser Rhythmen zu fördern.

Das Fortpflanzungsgeschehen zeigt bei allen im Rahmen dieser Literaturstudie berücksichtigten Tierarten einen circannualen Rhythmus, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist. Während der jährliche Rhythmus der Reproduktionsaktivität beim Pferd, bei der Legehenne und bei der Ente vielfach beschrieben wird, zählen das Rind und das Schwein allgemein zu den Tierarten mit ganzjährigem Reproduktionsgeschehen. Obwohl domestizierte Rinder und Schweine grundsätzlich die Möglichkeit zur ganzjährigen Fortpflanzung besitzen, deutet sich auch bei diesen Tierarten ein zugrunde liegender circannualer Rhythmus der Reproduktionsaktivität an.

Das Wach-Schlafverhalten landwirtschaftlicher Nutztiere unterliegt dem Einfluss circadianer und ultradianer biologischer Rhythmen. Der Ablauf dieser Rhythmen ist dabei für jede Tierart charakteristisch. Die Photoperiode ist als wichtiger Zeitgeber für den Wach-Schlafrhythmus anzusprechen.

Circadiane und ultradiane Rhythmen prägen die motorische Aktivität der Tierarten Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten, wobei auch hier der Verlauf der Rhythmen einem tierartspezifischen Muster folgt. Der gestörte Ablauf des biologischen Rhythmus der motorischen Aktivität, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist, wird in Zusammenhang mit dem Auftreten von Stereotypen gebracht.

Die Futteraufnahme unterliegt einem tierartspezifischen circadianen Rhythmus, der neben der Photoperiode von der Verfügbarkeit und Beschaffenheit der Nahrung und von sozialen Kontakten beeinflusst wird. Daneben kann die Futteraufnahme selbst als Zeitgeber für den Ablauf anderer Rhythmen dienen.

Das Sozial- und Komfortverhalten spielt bei den in größeren Gemeinschaften lebenden Nutztieren Pferd, Rind, Schwein, Legehennen und Enten eine wichtige Rolle. Der Einfluss circadianer Rhythmen deutet sich auch bei diesen Verhaltensweisen, die unter anderem für das Wohlbefinden der Tiere von Bedeutung sind, an.

Der Verlauf der Körpertemperatur folgt beim landwirtschaftlichen Nutztier einem circadianen Rhythmus, der allerdings nicht bei allen Tierarten gleich stark ausgeprägt ist. Der Rhythmus der Körpertemperatur ist endogenen Ursprungs, wird jedoch durch andere Rhythmen, wie den Rhythmus der motorischen Aktivität, den Wach-Schlafrhythmus und den Futteraufnahmehythmus, beeinflusst.

Circannuale, circadiane und ultradiane Rhythmen prägen den Verlauf der Corticosteroidkonzentration. Die biologischen Rhythmen unterliegen dem Einfluss der Photoperiode, des Reproduktionsgeschehens und des Alters der Tiere. Der Verlauf des circadianen Rhythmus der Glucocorticoidsekretion kann möglicherweise zur Beurteilung der Haltungsumwelt, insbesondere zum Nachweis von chronischem Stress, herangezogen werden.

Der Verlauf einer Reihe weiterer Hormone wird beim landwirtschaftlichen Nutztier durch endogene Steuerungsvorgänge beeinflusst. So unterliegen die Konzentrationen der Schilddrüsenhormone T3 und T4 und einiger Sexualhormone, sowie die Konzentration des Hormons Prolactin, endogenen Rhythmen.

Die Funktion des Immunsystems folgt einem circannualen Rhythmus, dessen primärer Zeitgeber die Photoperiode ist. Daneben werden circannuale und circadiane Rhythmen hämatologischer und biochemischer Parameter beobachtet.

Obwohl sich eine Vielzahl von Studien mit dem Verlauf bestimmter biologischer Rhythmen beim Nutztier beschäftigt, fehlen Studien unter kontrollierten und standardisierten Bedingungen zu chronobiologischen Fragestellungen beim Nutztier weitgehend. Die Durchführung von Untersuchungen zum Ablauf biologischer Rhythmen unter konstanten Umweltbedingungen, zum Einfluss verschiedener Zeitgeber auf diese Rhythmen und zu Veränderungen dieser biologischen Rhythmen unter den gegenwärtigen Haltungsbedingungen, könnte zur Verbesserung der Tierhaltung beitragen.

12. Summary

Biological rhythms in livestock

A literature study

The goal of this study is to provide an overview of the biological rhythms in horses, cows, pigs, laying hens and ducks. Additionally, this research examines the ability of animals kept in captivity to maintain their biological rhythms and what changes in management and living conditions would be beneficial to promoting a natural rhythm.

All of the animals examined in this study showed a circannual rhythm that governed their reproductive cycle, whose primary zeitgeber is the photoperiod. While the annual reproductive activity of the horse, the laying hen and the duck has been frequently described, the cow and pig have an all-year round reproductive season. Even though domesticated cows and pigs have the opportunity to reproduce throughout the entire year, a circannual rhythm seems to be present also.

The awake-sleep behavior of livestock is under the influence of circadian and ultradian biological rhythms. These rhythms are characteristic for each species. The photoperiod is an important zeitgeber of the awake-sleep rhythm.

Circadian and ultradian rhythms influence motor activity in horses, cows, pigs, laying hens and ducks and these rhythms follow a species-specific pattern. A disturbed pattern involving the motor activity rhythm, whose primary zeitgeber is the photoperiod, is brought in conjunction with the occurrence of a stereotypy.

The period of feeding is regulated by a species-specific circadian rhythm, which is influenced by the photoperiod, but also by the availability and composition of the feed and the social surroundings. The feeding itself can in turn be a zeitgeber for other rhythms.

The social and comfort behavior plays an important role in the larger groups of horses, cows, pigs, laying hens and ducks. The circadian rhythm's influence can also be seen in these, for the comfort and well-being important, behaviors.

Body temperature in livestock follows a circadian rhythm, although it is not prominent in all the species. The rhythm regarding the body's temperature has endogenic roots, but the others such as the motor activity, the awake-sleep and the feeding rhythm, influence it.

Circannual, circadian and ultradian rhythms influence the levels of the corticosteroid concentration. The biological rhythms are influenced by the photoperiod, the reproductive cycle and the animal's age. The circadian rhythm governing the secretion of glucocorticosteroids could possibly be used to assess the living environment, especially to prove chronic stress.

The levels of an array of hormones in livestock are steered by endogenous processes. The concentration of the thyroid hormones T3 and T4 and a few sex hormones as well as the concentration of the hormone prolactin are controlled by endogenous rhythms.

The immune system follows a circannual rhythm, whose primary zeitgeber is the photoperiod. Circannual and circadian rhythms have been observed in haematological and biochemical parameters.

Even though a number of studies have examined the course and details of specific biological rhythms in livestock, there is a lack of research regarding chronobiological

questions surrounding food animals performed in controlled and standardized environments. Further research and study regarding the course of biological rhythms under constant environmental conditions, the influence of varying zeitgebers on these rhythms and changing these biological rhythms under present barn conditions, could lead to an improvement in animal husbandry.

13. Literaturverzeichnis

Abo, T., T. Kawate, K. Itoh und K. Kumagai (1981).

Circadian rhythms of human T, B, and K cell traffic in the peripheral blood.
J Immunol **126**(4): 1360-1363.

Allison, T. und H. Van Twyver (1970).

The evolution of sleep.
Nat Hist **79**(2): 56-65.

Amat, J. und A. Torres (1993).

Circannual rhythm in the effects of stress on the humoral immune response of the rat.
Neurosci Lett **160**: 190-192.

Andersson, H., M. Wallgren, L. Rydhmer, K. Lundström, K. Andersson und M. Forsberg (1998).

Photoperiodic effects on pubertal maturation of spermatogenesis, pituitary responsiveness to exogenous GnRH, and expression of boar taint in crossbred boars.
Anim Reprod Sci **54**: 121-137.

Armstrong, S. (1980).

A chronometric approach to the study of feeding behavior.
Neurosci Biobehav Rev **4**: 27-53.

Aschoff, J. (1954).

Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik.
Naturwissenschaften **41**(3): 49-56.

Aschoff, J. (1964).

Circadian Clocks.
Amsterdam, North-Holland Publishing Company.

Aschoff, J., U. Gerecke und R. Wever (1967).

Phasenbeziehungen zwischen den circadianen Perioden der Aktivität und der Kerntemperatur beim Menschen.
Pflugers Arch **295**: 173-183.

Aschoff, J. (1981).

Handbook of behavioral neurobiology 4.
New York, London, Plenum Pr.

Ashby, K. R. (1972).

Patterns of daily activity in mammals.
Mammal Rev **1**: 171-185.

Assenmacher, I., H. Astier, J. Y. Daniel und M. Jallageas (1975).

Experimental studies on the annual cycles of thyroid and adrenocortical functions in relation to the reproductive cycle of drakes.

J Physiol Paris **70**: 507-520.

Bailey, S. L. und M. M. Heitkemper (2001).

Circadian rhythmicity of cortisol and body temperature: morningness-eveningness effects.

Chronobiol Int **18**(2): 249-261.

Balthazart, J. (1976).

Daily variations of behavioural activities and of plasma testosterone levels in the domestic duck *Anas platyrhynchos*.

J Zool (Lond) **180**: 155-173.

Balthazart, J. und J. Hendrick (1976).

Annual variation in reproductive behavior, testosterone, and plasma FSH levels in the Rouen duck, *Anas platyrhynchos*.

Gen Comp Endocrinol **28**: 171-183.

Balthazart, J., J.-C. Hendrick und P. Deviche (1977).

Diurnal variations of plasma gonadotrophins in male domestic ducks during the sexual cycle.

Gen Comp Endocrinol **32**: 376-389.

Barnett, J. L., C. G. Winfield, G. M. Cronin und A. W. Makin (1981).

Effects of photoperiod and feeding on plasma corticosteroid concentrations and maximum corticosteroid-binding capacity in pigs.

Aust J Biol Sci **34**: 577-585.

Bassett, J. M., C. J. Bray und C. E. Sharpe (2001).

Reproductive seasonality in domestic sows kept outdoors without boars. *Reproduction* **121**: 613-629.

Becker, B. A., J. A. Nienaber, J. A. DeShazer und G. L. Hahn (1985).

Effect of transportation on cortisol concentrations and on the circadian rhythm of cortisol in gilts.

Am J Vet Res **46**(7): 1457-1459.

Benoit, J. M. (1978).

Chronobiologic study in the domestic duck - I. Quantitative and temporal study of the action of the white light, factor releasing the gonad-stimulation.

Chronobiologia **5**: 147-157.

Bessei, W. (1973).

Das Futteraufnahmeverhalten des Huhns unter besonderer Berücksichtigung der Korngrössenselektion.

Diss agr., Universität Hohenheim.

Bessei, W. (1977).

Einige wichtige Verhaltensweisen bei Legehennen und ihre tagesperiodischen Abläufe.
Arch Geflügelk **41**: 62-71.

Bessei, W. (1982).

Untersuchungen zur Laufaktivität beim Huhn.
Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer.

Beyer, S., Arbeitsgemeinschaft „Artgemäße Pferdehaltung“. Hessisches Landesamt für Regionalentwicklung und Landwirtschaft (1995).

IbB Information für Beratung und Verwaltung. Kriterien für eine artgemäße Pferdehaltung.
Kassel.

Bhatti, B. M. und T. R. Morris (1978).

The relative importance of sunrise and sunset for entrainment of oviposition in the fowl.
Br Poult Sci **19**: 365-371.

Bigelow, J. A. und T. R. Houpt (1988).

Feeding and drinking patterns in young pigs.
Physiol Behav **43**: 99-109.

Bitman, J., A. Lefcourt, D. L. Wood und B. Stroud (1984).

Circadian and ultradian temperature rhythms of lactating dairy cows.
J Dairy Sci **67**(5): 1014-1023.

Bitman, J., S. Kahl, D. L. Wood und A. M. Lefcourt (1994).

Circadian and ultradian rhythms of plasma thyroid hormone concentrations in lactating dairy cows.
Am J Physiol **266**(6 Pt 2): R1797-1803.

Bluhm, C. K., I. Rozenboim, J. Silsby und M. El Halawani (2000).

Sex-related differences in the effects of late winter pairing activity and seasonal influences on neuroendocrinology and gonadal development of mallards.
Gen Comp Endocrinol **118**: 310-321.

Bogner, H. und A. Grauvogel (Hrsg.) (1984).

Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. 1. Auflage.
Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer.

Borrromeo, V., F. Cremonesi, E. Perucchetti, A. Berrini und C. Secchi (1994).

Circadian and circannual plasma secretory patterns of growth hormone and prolactin in fresian heifers: hormonal profiles and signal analysis.
Comp Biochem Physiol Comp Physiol **107**(2): 313-321.

Bottoms, G. D., O. F. Roesel, F. D. Rausch und E. L. Akins (1972).

Circadian variation in plasma cortisol and corticosterone in pigs and mares. *Am J Vet Res* **33**(4): 785-790.

Boulos, Z. und M. Terman (1980).

Food availability and daily biological rhythms.
Neurosci Biobehav Rev **4**: 119-131.

Briedermann, L. (1971).

Ermittlungen zur Aktivitätsperiodik des Mitteleuropäischen Wildschweines (*Sus s. scrofa* L.).
Zool. Garten N. F., Leipzig **40**(6): 302-327.

Brusca, R. (1985).

Chronobiological aspects of stereotypy.
Am J Ment Defic **89**(6): 650-652.

Bubenik, G. A., S. F. Pang, J. R. Cockshut, P. S. Smith, L. W. Grovum, R. M. Friendship und R. R. Hacker (2000).

Circadian variation of portal, arterial and venous blood levels of melatonin in pigs and its relationship to food intake and sleep.
J Pineal Res **28**: 9-15.

Bubna-Littitz, H. (1980).

Biologische Rhythmenforschung und ihre Beziehung zur Klinik.
Wien Tierarztl Monatsschr **67**(4): 127-133.

Bubna-Littitz, H. und W. Jaksch (1986).

Orientierungsstudie über Tagesschwankungen von Blutparametern bei Pferden verschiedenen Alters.
Wien Tierarztl Monatsschr **73**(9): 293-299.

Byers, S. W., K. F. Dowsett und T. D. Glover (1983).

Seasonal and circadian changes of testosterone levels in the peripheral blood plasma of stallions and their relation to semen quality.
J Endocrinol **99**: 141-150.

Cai, Y., D. R. Zimmerman und R. C. Ewan (1994).

Diurnal variation in concentrations of plasma urea nitrogen and amino acids in pigs given free access to feed or fed twice daily.
J Nutr **124**: 1088-1093.

Cain, J. R. und W. O. Wilson (1974).

The influence of specific environmental parameters on the circadian rhythms of chickens.
Poult Sci **53**(3-4): 1438-1447.

Cambrosio, A. und P. Keating (1983).

The disciplinary stake: The case of chronobiology.
Soc Stud Sci **13**: 323-353.

Campbell, S. S. und I. Tobler (1984).

Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny.
Neurosci Biobehav Rev **8**: 269-300.

Cariolet, R. und R. Dantzer (1984).

Motor activity of pregnant tethered sows.
Ann Rech Vet **15**(2): 257-261.

Cartmill, M. (1996).

Do horses gallop in their sleep ? Consciousness, evolution, and the problem of animal minds.

Sixty-sixth James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain. New York.

Casale, G., G. L. Marinoni, R. d'Angelo und P. de Nicola (1983).

Circadian rhythm of immunoglobulins in aged persons.
Age Ageing **12**: 81-85.

Cavestany, D., A. B. El-Wishy und R. H. Foote (1985).

Effect of season and high environmental temperature on fertility of holstein cattle.
J Dairy Sci **68**: 1471-1478.

Chan, S. W. C. und J. G. Phillips (1973).

Circadian variation in activity of the duck (*Anas platyrhynchos*) adrenal gland.
Gen Comp Endocrinol **20**: 291-296.

Chantaraprateep, P. und M. Thibier (1979).

Relationship between plasma androstenedione and testosterone concentrations during the day in young postpubertal bulls.

Gen Comp Endocrinol **37**: 233-239.

Chesworth, J. M. und M.P. Easdon (1983).

Effect of diet and season on steroid hormones in the ruminant.
J Steroid Biochem **19**(1): 715-723.

Clarke, J. R. (1981).

Physiological problems of seasonal breeding in eutherian mammals.
Oxf Rev Reprod Biol **3**: 244-309.

Claus, R. und T. Gimenez (1977).

Diurnal rhythm of 5-alpha-androst-16-en-3-one and testosterone in peripheral plasma of boars.

Acta Endocrinol (Copenh) **84**: 200-206.

Claus, R. und U. Weiler (1985).

Influence of light and photoperiodicity on pig prolificacy.
J Reprod Fertil Suppl **33**: 185-197.

Clay, C. M., E. L. Squires, R. P. Amann und B. W. Pickett (1987).

Influences of season and artificial photoperiod on stallions: testicular size, seminal characteristics and sexual behavior.
J Anim Sci **64**: 517-525.

Cockrill, T. und W. E. Allen (1978).

Diurnal variation of plasma progesterone concentration in pony mares.
Vet Rec **102**(23): 503.

Crowell-Davis, S. L., K. A. Houpt und J. Carnevale (1985).

Feeding and drinking behavior of mares and foals with free access to pasture and water.
J Anim Sci **60**(4): 883-889.

Czeisler, C. A. und C. Guilleminault (1979).

250 years ago: Tribute to a new discipline (1729-1979).
Sleep **2**(2): 155-160.

Dahl, G. E., T. L. Auchtung und P. E. Kendall (2002).

Photoperiodic effects on endocrine and immune function in cattle.
In: **Skinner, D. C.** (Hrsg.) (2002) Large animals as neuroendocrine models.
Society for Reproduction and Fertility: Reprod Suppl **59**: 191-201.

Dallaire, A. und Y. Ruckebusch (1974 a).

Sleep and wakefulness in the housed pony under different dietary conditions.
Can J Comp Med **38**: 65-71.

Dallaire, A. und Y. Ruckebusch (1974 b).

Sleep patterns in the pony with observations on partial perceptual deprivation.
Physiol Behav **12**: 789-796.

Damiola, F., N. Le Minh, N. Preitner, B. Kornmann, F. Fleury-Olele und U. Schibler (2000).

Restricted feeding uncouples circadian oscillators in peripheral tissues from the central pacemaker in the suprachiasmatic nucleus.
Genes Dev **14**: 2950-2961.

Dantzer, R. (1973).

Locomotor activity adjustments of piglets introduced into a new environment.
J Physiol Paris **66**: 495-503.

De Groot, J., I. C. de Jong, I. T. Preme und J. M. Koolhaas (2000).

Immunity in barren and enriched housed pigs differing in baseline cortisol concentration.
Physiol Behav **71**: 217-223.

- De Jong, I. C., E. D. Ekkel, J. A. van de Burgwal, E. Lambooi, S. M. Korte, M. A. W. Ruis, J. M. Koolhaas und H. J. Blokhuis (1998).**
Effects of strawbedding on physiological responses to stressors and behavior in growing pigs.
Physiol Behav **64**(3): 303-310.
- De Jong, I. C., I. T. PELLE, J. A. van de Burgwal, E. Lambooi, S. M. Korte, H. J. Blokhuis und J. M. Koolhaas (2000).**
Effects of environmental enrichment on behavioral responses to novelty, learning, and memory, and the circadian rhythm in cortisol in growing pigs.
Physiol Behav **68**: 571-578.
- De Silva, A. W. M. V., G. W. Anderson, F. C. Gwazdauskas, M. L. McGilliard und J. A. Lineweaver (1981).**
Interrelationships with estrous behavior and conception in dairy cattle.
J Dairy Sci **64**: 2409-2418.
- Decuyper, E. und E. R. Kühn (1984).**
Effect of fasting and feeding time on circadian rhythms of serum thyroid hormone concentrations, glucose, liver monodeiodinase activity and rectal temperature in growing chickens.
Domest Anim Endocrinol **1**(3): 251-262.
- Delcroix, I., R. Mauget und J. P. Signoret (1990).**
Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the european wild boar (*Sus scrofa*).
J Reprod Fertil **89**: 613-617.
- Demas, G. E. und R. J. Nelson (1996).**
Photoperiod and temperature interact to affect immune parameters in adult male deer mice (*Peromyscus maniculatus*).
J Biol Rhythms **11**(2): 94-102.
- Döcke, F. (Hrsg.) (1994).**
Veterinärmedizinische Endokrinologie. 3., völlig überarbeitete u. erweiterte Auflage.
Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- Drischel, H. (1972).**
Biologische Rhythmen.
Berlin, Akademie-Verlag.
- Duckett, W. M., J. P. Manning und P. G. Weston (1989).**
Thyroid hormone periodicity in healthy adult geldings.
Equine Vet J **21**(2): 123-125.

Duncan, I. J. H. und B. O. Hughes (1975).

Feeding activity and egg formation in hens lit continuously.
Br Poult Sci **16**: 145-155.

Dürst, B., M. Senn und W. Langhans (1993).

Eating patterns of lactating dairy cows of three different breeds fed grass ad lib.
Physiol Behav **54**: 625-631.

Edquist, L.-E., S. Einarsson, K. Larsson und K. Lundström (1980).

Diurnal variations in peripheral plasma levels of testosterone, androstenone and cortisol in boars.
Acta Vet Scand **21**: 451-453.

Eiler, H. und A. V. Nalbandov (1977).

Sex steroids in follicular fluid and blood plasma during the estrous cycle of pigs.
Endocrinology **100**(2): 331-338.

Ekkel, E. D., S. J. Dieleman, W. G. P. Schouten, A. Portela, G. Cornelissen, M. J. M. Tielen und F. Halberg (1996).

The circadian rhythm of cortisol in the saliva of young pigs.
Physiol Behav **60**(3): 985-989.

Ellendorff, F., N. Parvizi, D. K. Pomerantz, A. Hartjen, A. König, D. Smidt und F. Elsaesser (1975).

Plasma luteinizing hormone and testosterone in the adult male pig: 24 hour fluctuations and the effect of copulation.
J Endocrinol **67**: 403-410.

Ensor, D. M. und J. G. Phillips (1970).

The effect of environmental stimuli on the circadian rhythm of prolactin production in the duck (*Anas platyrhynchos*).
J Endocrinol **48**(4): lxxi.

Etches, R. J. und K. W. Cheng (1981).

Changes in the plasma concentrations of luteinizing hormone, progesterone, oestradiol and testosterone and in the binding of follicle-stimulating hormone to the theca of follicles during the ovulation cycle of the hen (*Gallus domesticus*).
J Endocrinol **91**(1): 11-22.

Etches, R. J., J. N. Petitte und C. E. Anderson-Langmuir (1984).

Interrelationship between the hypothalamus, pituitary gland, ovary, adrenal gland, and the open period for LH release in the hen (*Gallus domesticus*).
J Exp Zool **232**: 501-511.

Etches, R. J. (1987).

Calcium logistics in the laying hen.
J Nutr **117**: 619-628.

Evans, F. D., R. J. Christopherson und F. X. Aherne (1988).

Development of the circadian rhythm of cortisol in the gilt from weaning until puberty.
Can J Anim Sci **68**: 1105-1111.

Evans, N. M., R. R. Hacker und J. Hoover (1991).

Effect of chronobiological alteration of the circadian rhythm of prolactin and somatotropin release in the dairy cow.
J Dairy Sci **74**: 1821-1829.

Fitzgerald, B. P., L. A. Davison und C. J. Mc Manus (2000).

Evidence for a seasonal variation in the ability of exogenous melatonin to suppress prolactin secretion in the mare.
Domest Anim Endocrinol **18**: 395-408.

Fitzgerald, B. P., S. E. Reedy, D. R. Sessions, D. M. Powell und C. J. McManus (2002).

Potential signals mediating the maintenance of reproductive activity during the non-breeding season of the mare.
In: **Skinner, D. C.** (Hrsg.) (2002) Large animals as neuroendocrine models.
Society for Reproduction and Fertility: *Reprod Suppl* **59**: 115-129.

Flisinska-Bojanowska, A., M. Komosa und J. Gill (1991 a).

Influence of pregnancy on diurnal and seasonal changes in cortisol, T3 and T4 levels in the mare blood serum.
Comp Biochem Physiol A Physiol **98A**(1): 23-30.

Flisinska-Bojanowska, A., M. Komosa und J. Gill (1991 b).

Influence of pregnancy on diurnal and seasonal changes in glucose level and activity of FDPA, ALAT and AspAT in mares.
Comp Biochem Physiol A Physiol **98A**(1): 31-35.

Fölsch, D. W., R. Hoffmann, B. Hörning, S. Raskopf, C. Simantke; Beratung Artgerechte Tierhaltung e.V. (1992).

Artgemäße Hühnerhaltung - Grundlagen und Beispiele aus der Praxis.
Karlsruhe, Verlag C.F. Müller.

Fulkerson, W. J., G. J. Sawyer und C. B. Gow (1980).

Investigations of ultradian and circadian rhythms in the concentration of cortisol and prolactin in the plasma of dairy cattle.
Aust J Biol Sci **33**: 557-561.

Gabriel, B., L. Lyhs und B. Schülke (1965).

Zum Tagesrhythmus der eosinophilen Granulozyten beim Schwein.
Monatsh Veterinarmed **20**(22): 911-916.

Gardy-Godillot, M., D. Durand, M. Dalle und D. Bauchart (1989).

Diurnal pattern of plasma cortisol in preruminant calves fasted or fed different milk proteins.

J Dairy Sci **72**: 1842-1846.

Gerlach, T. und J. E. Aurich (2000).

Regulation of seasonal reproductive activity in the stallion, ram and hamster.

Anim Reprod Sci **58**: 197-213.

Gerth, C. und Raimund Tüller (1987).

Enten, Gänse, Spezialgeflügel.

Münster-Hiltrup, Landwirtschaftsverlag.

Gilkerson, J., L. R. Jorm, D. N. Love, G. L. Lawrence und J. M. Whalley (1994).

Epidemiological investigation of equid herpesvirus-4 (EHV-4) excretion assessed by nasal swabs taken from thoroughbred foals.

Vet Microbiol **39**: 275-283.

Gill, J. und E. Wanska (1978).

Seasonal changes in erythrocyte, hemoglobin and leukocyte indexes in barren Mares of thoroughbred horses.

Bull Acad Pol Sci Biol **26**(5): 347-353.

Gill, J. und M. Kownacka (1979).

Seasonal changes in erythrocyte, hemoglobin and leukocyte indexes in pregnant mares of thoroughbred horses.

Bull Acad Pol Sci Biol **27**(2): 143-148.

Gill, J., H. Cedro und B. Pirog (1984).

Diurnal changes in the metabolic indices in the blood of racing arabian horses.

Acta Physiol Pol **35**(2): 159-163.

Gill, J., E. Kompanowska-Jeziarska, K. Jakubow, A. Kott und D. Szumska (1985).

Seasonal changes in the white blood cell system, lysozyme activity and cortisol level in Arabian brood mares and their foals.

Comp Biochem Physiol A Physiol **81A**(3): 511-523.

Gill, J. und E. Kompanowska-Jeziarska (1986).

Seasonal changes in the red blood cell indices in Arabien brood mares and their foals.

Comp Biochem Physiol A Physiol **83A**(4): 643-651.

Gill, J. (1991).

A new method for continuous recording of motor activity in horses.

Comp Biochem Physiol A Physiol **99A**(3): 333-341.

Godfrey, R. W., D. D. Lunstra, T. G. Jenkins, J. G. Berardinelli, M. J. Guthrie, D. A. Neuendorff, C. R. Long und R. D. Randel (1990).

Effect of season and location on semen quality and serum concentrations of luteinizing hormone and testosterone in Brahman and Hereford bulls.

J Anim Sci **68**: 734-749.

Goldman, B. D. (1999).

The circadian timing system and reproduction in mammals.

Steroids **64**: 679-685.

Gonyou, H. W. und W. R. Stricklin (1984).

Diurnal behavior patterns of feedlot bulls during winter and spring in northern latitudes.

J Anim Sci **58**(5): 1075-1083.

Gorman, M. L. (1977).

Sexual behaviour and plasma androgen concentrations in the male eider duck (*Somateria mollissima*).

J Reprod Fertil **49**: 225-230.

Grandin, T. (Hrsg.) (1998).

Genetics and the behavior of domestic animals.

San Diego, Academic Press.

Grau, C., C. Escera, R. Cilveti, M. Garcia, A. Mojon, J. R. Fernandez und R. C. Hermida (1995).

Ultradian rhythms in gross motor activity of adult humans.

Physiol Behav **57**(3): 411-419.

Griffith, M. K. und J. E. Minton (1991).

Free-running rhythms of adrenocorticotrophic hormone (ACTH), cortisol and melatonin in pigs.

Domest Anim Endocrinol **8**(2): 201-208.

Griffith, M. K. und J. E. Minton (1992).

Effect of light intensity on circadian profiles of melatonin, prolactin, ACTH, and cortisol in pigs.

J Anim Sci **70**: 492-498.

Grunert, E. und M. Berchtold (1999).

Fertilitätsstörungen beim weiblichen Rind. 3., neubearbeitete Auflage.

Berlin, Parey.

Gundlach, H. (1968).

Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltensontogenese und Tagesperiodeik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.).

Z Tierpsychol **25**: 955-995.

Gwinner, E. (1986).

Circannual rhythms - Endogenous annual clocks in the organization of seasonal processes.
Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo; Springer Verlag.

Gwinner, E., M. Hau und S. Heigl (1997).

Melatonin: Generation and modulation of avian circadian rhythms.
Brain Res Bull **44**(4): 439-444.

Gwinner, E. und R. Brandstätter (2001).

Complex bird clocks.
Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **356**: 1801-1810.

Haase, E., P. J. Sharp und E. Paulke (1975 a).

Annual cycle of plasma luteinizing hormone concentration in wild mallard drakes.
J Exp Zool **194**(3): 553-558.

Haase, E., P. J. Sharp und E. Paulke (1975 b).

Seasonal changes in plasma LH levels in domestic ducks.
J Reprod Fertil **44**: 591-594.

Haase, E., P. J. Sharp und E. Paulke (1985).

Seasonal changes in the concentrations of plasma gonadotropins and prolactin in the wild mallard drakes.
J Exp Zool **234**: 301-305.

Hafez, E. S. E. (Hrsg.) (1975).

The Behaviour of Domestic Animals. 3rd Edition.
London, Bailliere Tindall.

Halberg, F. (1959).

Physiologic 24-hour periodicity in human beings and mice, the lighting regimen and daily routine.

In: **Withrow, R. B. (Hrsg.) (1959)** Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals.

Washington, D.C., American Association for the Advancement of Science: 803-878.

Halberg, F., F. Carandente, G. Cornelissen und G. Katinas (1977).

Chronobiologia - Glossary of Chronobiology **4** Suppl 1: 1-189
Arkansas, International Society for Chronobiology

Hansen, P. J. (1985).

Seasonal modulation of puberty and the postpartum anestrus in cattle: a review.
Livest Prod Sci **12**: 309-327.

- Harvey, S., T. F. Davison, H. Klandorf und J. G. Phillips (1980).**
Diurnal changes in the plasma concentrations of thyroxine and triiodothyronine and their binding to plasma proteins in the domestic duck (*Anas platyrhynchos*).
Gen Comp Endocrinol **42**: 500-504.
- Haus, E., D. J. Lakatua, J. Swoyer und L. Sackett-Lundeen (1983).**
Chronobiology in hematology and immunology.
Am J Anat **168**: 467-517.
- Haus, E. und M. H. Smolensky (1999).**
Biologic rhythms in the immune system.
Chronobiol Int **16**(5): 581-622.
- Hawking, F., M. C. Lobban, K. Gammage und M. J. Worms (1971).**
Circadian rhythms (activity, temperature, urine and microfilariae) in dog, cat, hen, duck, thomomys and gerbillus.
I Interdiscipl Cycle Res **2**(4): 455-473.
- Hayashi, O. und M. Kikuchi (1985).**
The influence of phase shift in the light-dark cycle on humoral immune responses of mice to sheep red blood cells and polyvinylpyrrolidone.
J Immunol **134**(3): 1455-1461.
- Hays, F. L., H. Armbruster, W. Vetter und W. Bianca (1975).**
Plasma cortisol in cattle: Circadian rhythm and exposure to a simulated high altitude of 5000 m.
Int J Biometeorol **19**(2): 127-135.
- Hediger, H. (1969).**
Comparative observations on sleep.
Proc R Soc Med **62**: 153-156.
- Hennessy, D. P. und P. E. Williamson (1984).**
Stress and summer infertility in pigs.
Aust Vet J **61**(7): 212-215.
- Hillers, J. K., P. L. Senger, R. L. Darlington und W. N. Fleming (1984).**
Effects of production, season, age of cow, days dry, and days in milk on conception to first service in large commercial dairy herds.
J Dairy Sci **67**: 861-867.
- Hishikawa, Y., H. Cramer und W. Kuhlo (1969).**
Natural and melatonin-induced sleep in young chickens - A behavioral and electrographic study.
Exp Brain Res **7**: 84-94.

Hitz, J., F. Devaux, F. Galli, G. Siest und J. R. Kiechel (1987).

Valeurs de reference des constituants chimiques et des enzymes plasmatiques chez le miniporc.

Ann Biol Clin (Paris) **45**: 532-536.

Hoffmann, B. und A. Landeck (1999).

Testicular endocrine function, seasonality and semen quality of the stallion. Anim Reprod Sci **57**: 89-98.

Hoffsis, G. F., P. W. Murdick, V. L. Tharp und K. Ault (1970).

Plasma concentrations of cortisol and corticosterone in the normal horse.

Am J Vet Res **31**(8): 1379-1387.

Höhn, E. O. (1947).

Seasonal cyclical changes in the thymus of the mallard.

J Exp Biol **24**: 184-191.

Hörnigke, H. (1981).

Gaswechselformungen an Haus- und Wildschweinen. Einflüsse von Tageszeit, Fütterung und Aktivität.

Dtsch Tierarztl Wochenschr **88**: 411-415.

Hörning, B., S. Raskopf und C. Simantke (1992).

Artgemäße Schweinehaltung - Grundlagen und Beispiele aus der Praxis. Karlsruhe, Verlag C.F. Müller.

Hudson, S., M. Mullord, W. G. Whittlestone und E. Payne (1975).

Diurnal variations in blood cortisol in the dairy cow.

J Dairy Sci **58**(1): 30-33.

Hughes, J. P., G. H. Stabenfeldt und J. W. Evans (1975).

The oestrous cycle of the mare.

J Reprod Fertil Suppl **23**: 161-166.

Hurd, M. W. und M. R. Ralph (1998).

The significance of circadian organization for longevity in the golden hamster.

J Biol Rhythms **13**(5): 430-436.

Hurtgen, J. P. und A. D. Leman (1981).

The seasonal breeding pattern of sows in seven confinement herds.

Theriogenology **16**(5): 505-511.

Hyun, Y., M. Ellis, F. K. McKeith und E. R. Wilson (1997).

Feed intake pattern of group-housed growing-finishing pigs monitored using a computerized feed intake recording system.

J Anim Sci **75**: 1443-1451.

Hyun, Y. und M. Ellis (2001).

Effect of group size and feeder type on growth performance and feeding patterns in growing pigs.

J Anim Sci **79**: 803-810.

Hyun, Y. und M. Ellis (2002).

Effect of group size and feeder type on growth performance and feeding patterns in finishing pigs.

J Anim Sci **80**: 568-574.

Ihle, P. (1984).

Ethologische Studie über den Tagesrhythmus von Pferden in Abhängigkeit von der Haltungsform.

Diss. med. vet., Justus-Liebig-Universität, Gießen.

Ingram, D. L. und K. F. Legge (1970).

Variations in deep body temperature in the young unrestrained pig over the 24 hour period.

J Physiol **210**: 989-998.

Ingram, D. L. und L. E. Mount (1973).

The effects of food intake and fasting on 24-hourly variations in body temperature in the young pig.

Pflugers Arch **339**: 299-304.

Ingram, D. L., D. E. Walters und K. F. Legge (1980).

Variations in motor activity and in food and water intake over 24 h periods in pigs.

J Agr Sci Camb **95**: 371-380.

Ingram, D. L. und M. J. Dauncey (1985).

Circadian rhythms in the pig.

Comp Biochem Physiol **82**(1): 1-5.

Ingram, D. L., M. J. Dauncey und K. F. Legge (1985).

Synchronisation of motor activity in young pigs to a non-circadian rhythm without affecting food intake and growth.

Comp Biochem Physiol A Physiol **80A**(3): 363-368.

Irvine, C. H. G. und S. L. Alexander (1994).

Factors affecting the circadian rhythm in plasma cortisol concentration in the horse.

Domest Anim Endocrinol **11**(2): 227-238.

Janssens, C. J. J. G., F. A. Helmond und V. M. Wiegant (1995).

The effect of chronic stress on plasma cortisol concentrations in cyclic female pigs depends on the time of day.

Domest Anim Endocrinol **12**: 167-177.

Johannesson, T. und J. Ladewig (2000).

The effect of irregular feeding times on the behaviour and growth of dairy calves.
Appl Anim Behav Sci **69**: 103-111.

Johnson, A. L. und A. van Tienhoven (1980).

Plasma concentrations of six steroids and LH during the ovulatory cycle of the hen, *Gallus domesticus*.
Biol Reprod **23**(2): 386-393.

Johnson, A. L. (1986).

Serum concentrations of prolactin, thyroxine and triiodothyronine relative to season and the estrous cycle in the mare.
J Anim Sci **62**: 1012-1020.

Johnson, A. L. und K. Malinowski (1986).

Daily rhythm of cortisol, and evidence for a photo-inducible phase for prolactin secretion in nonpregnant mares housed under non-interrupted and skeleton photoperiods.
J Anim Sci **63**: 169-175.

Johnson, L. und H. B. Nguyen (1986).

Annual cycle of the sertoli cell population in adult stallions.
J Reprod Fertil **76**: 311-316.

Johnson, L. und D. L. Thompson jr. (1986).

Seasonal variation in the total volume of leydig cells in stallions is explained by variation in cell number rather than cell size.
Biol Reprod **35**: 971-979.

Johnson, A. L. (1987).

Seasonal and photoperiod-induced changes in serum prolactin and pituitary responsiveness to thyrotropin-releasing hormone in the mare (42455).
Proc Soc Exp Biol Med **184**: 118-122.

Kadono, H., E. L. Besch und E. Usami (1981).

Body temperature, oviposition, and food intake in the hen during continuous light.
J Appl Physiol **51**(5): 1145-1149.

Karmakar, R. und S. N. Kundu (1995).

Variations in diurnal rhythm of leukocytes in white leghorn chicks of two different ages.
Folia Biol (Praha) **41**: 106-111.

Karmanova, I. G. und E. V. Churnosov (1972).

Electrophysiological investigation of natural sleep and wakefulness in tortoises and chickens.
J Evol Biochem Physiol **8**(1): 59-66.

Katongole, C. B., F. Naftolin und E. V. YoungLai (1973).

Diurnal variations in ovarian steroids and luteinizing hormone in cows at oestrus.
Steroids Lipids Res **4**: 1-5.

Kawate, T., T. Abo, S. Hinuma und K. Kumagai (1981).

Co-variations of murine T and B cells and a role of corticosteroid.
J Immunol **126**(4): 1364-1367.

Kierek-Jaszczuk, D. und M. Zurkowski (1980).

24 hours day cycle variations of serum alkaline phosphatase activity in piglets.
Acta Physiol Pol **31**(5): 581-583.

Kinder, J. E., T. R. Whyte, A. Creed, W. J. Aspden und M. J. D`Occhio (1997).

Seasonal fluctuations in plasma concentrations of luteinizing hormone and progesterone in Brahman (*Bos indicus*) and Hereford-Shorthorn (*Bos taurus*) cows grazing pastures at two stocking rates in a subtropical environment.
Anim Reprod Sci **49**: 101-111.

Kirkpatrick, J. F., R. Vail, S. Devous, S. Schwend, C. B. Baker und L. Wiesner (1976).

Diurnal variation of plasma testosterone in wild stallions.
Biol Reprod **15**: 98-101.

Klandorf, H., P. J. Sharp und I. J. H. Duncan (1978).

Variations in levels of plasma thyroxine and triiodothyronine in juvenile female chickens during 24- and 16-hr lighting cycles.
Gen Comp Endocrinol **36**: 238-243.

Klemcke, H. G., J. A. Nienaber und G. LeRoy Hahn (1989).

Plasma adrenocorticotrophic hormone and cortisol in pigs: Effects of time of day on basal and stressor-altered concentrations (42828).
Proc Soc Exp Biol Med **190**: 42-53.

Knox, R. V., G. Vatzias, C. H. Naber und D. R. Zimmerman (2003).

Plasma gonadotropins and ovarian hormones during the estrous cycle in high compared to low ovulation rate gilts.
J Anim Sci **81**(1): 249-260.

Komosa, M., A. Flisinska-Bojanowska und J. Gill (1990 a).

Diurnal changes in the haemoglobin level, red blood cell number and mean corpuscular haemoglobin in foals during the first 13 weeks of life and in their lactating mothers.
Comp Biochem Physiol A Physiol **96A**(1): 151-155.

Komosa, M., A. Flisinska-Bojanowska und J. Gill (1990 b).

Development of diurnal rhythm in some metabolic parameters in foals.
Comp Biochem Physiol A Physiol **95A**(4): 549-552.

Kondo, Y., U. Cahyaningsih, A. Abe und A. Tanabe (1992).

Presence of the diurnal rhythms of monocyte count and macrophage activities in chicks.
Poult Sci **71**: 296-301.

Kownacki, M., E. Sasimowski, M. Budzynski, T. Jezierski, M. Kapron, B. Jelen, M. Jaworska, R. Dzedzic, A. Seweryn und Z. Slomka (1978).

Observations of the twenty-four hours rhythm of natural behaviour of polish primitive horse bred for conservation of genetic resources in a forest reserve.
Gen Pol **19**(1): 61-77.

Krysl, L. J. und B. W. Hess (1993).

Influence of supplementation on behavior of grazing cattle.
J Anim Sci **71**: 2546-2555.

Krzak, W. E., H. W. Gonyou und L. M. Lawrence (1991).

Wood chewing by stabled horses: diurnal pattern and effects of exercise.
J Anim Sci **69**: 1053-1058.

Kuipers, M. und T. S. Watson (1979).

Sleep in piglets: an observational study.
Applied Animal Ethology **5**: 145-151.

Ladewig, J. und F. Ellendorff (1983).

The sleep-waking pattern and behavior of pigs kept in different husbandry systems.
In: **Smidt, D.** (Hrsg) (1983) Current topics in veterinary medicine and animal science-indicators relevant to farm animal welfare. **23**: 55-60.
Martinus Nijhoff Publishers.

Lahrman, K. H. und I. A. Gardner (1997).

Epidemiologische Studien zum "Summer Infertility Syndrome" bei Sauen in Stallhaltung.
Dtsch Tierarztl Wochenschr **104**: 383-386.

Langbein, J. und M. Nichelmann (1993).

Comparative study of rectal temperature and of the 24-hour activity in cattle (Holstein Friesian and Siboney de Cuba) on tropical pasture.
Zool Jb Physiol **97**: 173-185.

Larsson, M., L.-E. Edquist, L. Ekman und S. Persson (1979).

Plasma cortisol in the horse, diurnal rhythm and effects of exogenous ACTH.
Acta Vet Scand **20**: 16-24.

Lee, S. R., Y. P. Lee und B. J. Chen (1992).

Diurnal behavior patterns of cage-reared Brown Tsaiya ducks (*Anas platyrhynchos* var. domestica).
Appl Anim Behav Sci **34**: 255-262.

Lefcourt, A. M., J. Bitman, S. Kahl und D. L. Wood (1993).

Circadian and ultradian rhythms of peripheral cortisol concentrations in lactating dairy cows.

J Dairy Sci **76**: 2607-2612.

Lefcourt, A. M., R. M. Akers, D. L. Wood und J. Bitman (1994).

Circadian and ultradian rhythms of peripheral prolactin concentrations in lactating dairy cows.

Am J Physiol **267**(6 Pt 2): R1461-1466.

Lefcourt, A. M., J. B. Huntington, R. M. Akers, D. L. Wood und J. Bitman (1999).

Circadian and ultradian rhythms of body temperature and peripheral concentrations of insulin and nitrogen in lactating dairy cows.

Domest Anim Endocrinol **16**(1): 41-55.

Legrand-Defretin, V., C. Juste, T. Corring und A. Rerat (1986).

Enterohepatic circulation of bile acids in pigs: diurnal pattern and effect of a reentrant biliary fistula.

Am J Physiol **250**: G295-G301.

Lillpers, K. (1991).

Genetic variation in the time of oviposition in the laying hen.

Br Poult Sci **32**: 303-312.

Liptrap, R. M., E. Doble und K. W. Cheng (1986).

Plasma concentration profiles of gonadotrophins and testosterone in the adult boar.

Can J Vet Res **50**: 427-432.

Lissoni, P., F. Rovelli, F. Brivio, O. Brivio und L. Fumagalli (1998).

Circadian secretions of IL-2, IL-12, IL-6 and IL-10 in relation to the light/dark rhythm of the pineal hormone melatonin in healthy humans.

Nat Immun **16**: 1-5.

Littlejohn, A. und R. Munro (1972).

Equine Recumbency.

Vet Rec **90**(4): 83-85.

Love, R. J. (1978).

Definition of a seasonal infertility problem in pigs.

Vet Rec **103**: 443-446.

Love, R. J. (1981).

Seasonal infertility in pigs.

Vet Rec **109**: 407-409.

Love, R. J., G. Evans und C. Klupiec (1993).

Seasonal effects on fertility in gilts and sows.
J Reprod Fertil Suppl **48**: 191-206.

Love, R. J., C. Klupiec, E. J. Thornton und G. Evans (1995).

An interaction between feeding rate and season affects fertility of sows. Anim Reprod Sci **39**: 275-284.

Macadam, W. R. und R. J. Eberhart (1972).

Diurnal variation in plasma corticosteroid concentration in dairy cattle.
J Dairy Sci **55**(12): 1792-1795.

Macaulay, A. S., G. L. Hahn, D. H. Clark und D. V. Sisson (1995).

Comparison of calf housing types and tympanic temperature rhythms in Holstein calves.
J Dairy Sci **78**: 856-862.

MacMurray, J. P., J. P. Barker, J. D. Armstrong, L. P. Bozzetti und I. N. Kuhn (1983).

Circannual changes in immune function.
Life Sci **32**: 2363-2370.

Madec, F., R. Cariolet und R. Dantzer (1986).

Relevance of some behavioural criteria concerning the sow (motor activity and water intake) in intensive pig farming and veterinary practice.
Ann Rech Vet **17**(2): 177-184.

Madej, A., L.-E. Edqvist, H. Kindahl und G. Ekbohm (1985).

Circadian rhythm of plasma prolactin in heifers.
Zentralbl Veterinarmed A **32**: 419-427.

Mäenpää, P. H., T. Koskinen und E. Koskinen (1988).

Serum profiles of vitamins A, E and D in mares and foals during different seasons.
J Anim Sci **66**: 1418-1423.

Magness, R. R. und S. P. Ford (1983).

Estron, estradiol-17 β and progesterone concentrations in uterine lymph and systemic blood throughout the porcine estrous cycle.
J Anim Sci **57**(2): 449-455.

Magnusson, U. und A.-M. Dalin (1992).

Diurnal changes in the leucogram of ovariectomized gilts.
Acta Vet Scand **33**: 189-190.

Majsa, Z., K. Mihaly und P. Peczely (1976).

Circadian rhythm of hypothalamo-hypophyseal-adrenal activity in the chicken.
Acta Physiol Acad Sci Hung **47**(2-3): 101-109.

Majsa, Z. und P. Peczely (1976).

Seasonal rhythm in the hypothalamo-hypophyseal-adrenal function of the chicken.
Acta Physiol Acad Sci Hung **47**(2-3): 111-115.

Maletto, S. (1975).

Fourth dimension and vital phenomena: chronobiology.
Folia Vet Lat **5**: 229-253.

Marshall, M., G. Schuckert, U. Sprandel und N. Zöllner (1973).

Zirkadiane Schwankungen von Plasmaglukose und Insulin beim jungen Miniaturschwein.
Zentralbl Veterinarmed A **20**: 382-387.

Marten, J. (1996).

Pferdehaltung.
aid-Medien.

Mauget, R. (1982).

Seasonality of reproduction in the wild boar.
In: Cole, D. J. A. und G. R. Foxcroft (Hrsg.) (1982) Control of pig reproduction: 509 -
526
London, Butterworth

McDonnel, S. M., D. A. Freeman, N. F. Cymbaluk, H. C. Schott, K. Hinchcliff und B. Kyle (1999).

Behavior of stabled horses provided continuous or intermittent access to drinking water.
Am J Vet Res **60**(11): 1451-1456.

McManus, F. E. und E. J. Wyers (1982).

Induced variability in the distribution of activity over the circadian cycle.
J Comp Physiol Psychol **96**(6): 1022-1026.

McNatty, K. P., N. Hudson, M. Gibb, K. M. Henderson, S. Lun, D. Heath und G. W. Montgomery (1984).

Seasonal differences in ovarian activity in cows.
J Endocrinol **102**: 189-198.

Meddis, R. (1975).

On the function of sleep.
Anim Behav **23**: 676-691.

Melchart, D., P. Martin, M. Hallek, M. Holzmann, X. Jurcic und H. Wagner (1992).

Circadian variation of the phagocytic activity of polymorphonuclear leukocytes and of various other parameters in 13 healthy male adults.
Chronobiol Int **9**(1): 35-45.

Methling, W. und J. Unshelm (Hrsg.) (2002).

Umwelt- und tiergerechte Haltung von Nutz-, Heim- und Begleittieren. 1. Auflage.
Berlin, Wien, Blackwell Wissenschaftsverlag.

Minton, J. E., D. L. Davis und J. S. Stevenson (1989).

Contribution of the photoperiod to circadian variations in serum cortisol and melatonin in boars.

Domest Anim Endocrinol **6**(2): 177-181.

Mistlberger, R. und B. Rusak (1989).

Mechanisms and models of the circadian timekeeping system.

In: **Kryger, M. H., T. Roth und W. C. Dement (Hrsg.) (1989)** Principles and practice of sleep medicine: 141-153.

Philadelphia, W. B. Saunders Company.

Mollett, T. A. und P. V. Malven (1982).

Chronological profiles of prolactin and growth hormone in lactating cows.

J Dairy Sci **65**: 211-216.

Morris, T. R., O. Melek und F. J. Cunningham (1975).

Luteinizing hormone concentrations in the plasma of laying hens exposed to a 27-hr cycle of light and darkness.

J Reprod Fertil **42**(2): 381-384.

Moss, B. W. und J. W. Jordan (1980).

Preliminary investigations of urinary thyroxine excretion by young pigs.

Res Vet Sci **28**: 1-5.

Muray, T., G. Pethes, S. Losonczy und P. Rudas (1981).

Diurnal variations in plasma triiodothyronine and thyroxine levels of the domestic chicken from day-old to egg-producing age.

Acta Vet Acad Sci Hung **29**(3): 277-281.

Musial, F., A. Kowalski, K.-T. Kalveram und P. Enck (1998).

Temporal analysis of feeding behavior in miniature pigs.

Dtsch Tierarztl Wochenschr **105**: 456-460.

Nagata, S., N. Tsunoda, N. Nagamine, Y. Tanaka, H. Taniyama, Y. Nambo, G. Watanabe und K. Taya (1998).

Testicular inhibin in the stallion: Cellular source and seasonal changes in its secretion.

Biol Reprod **59**: 62-68.

Nagy, P., D. Guillaume und P. Daels (2000).

Seasonality in mares.

Anim Reprod Sci **60-61**: 245-262.

Nelson, R. J. und J. M. C. Blom (1994).

Photoperiodic effects on tumor development and immune function.
J Biol Rhythms **9**(3-4): 233-249.

Nelson, R. J., G. E. Demas, S. L. Klein und L. J. Kriegsfeld (1995).

The influence of season, photoperiod, and pineal melatonin on immune function.
J Pineal Res **19**: 149-165.

Nelson, R. J. und G. E. Demas (1996).

Seasonal changes in immune function.
Q Rev Biol **71**(4): 511-548.

Nelson, R. J. und D. L. Drazen (1999).

Melatonin mediates seasonal adjustments in immune function.
Reprod Nutr Dev **39**: 383-398.

Nelson, R. J. (2000).

An Introduction to Behavioral Endocrinology. 2nd Edition.
Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.

Newcomer, W. S. (1974).

Diurnal rhythms of thyroid function in chicks.
Gen Comp Endocrinol **24**: 65-73.

Nichelmann, M., J. Höchel und B. Tzschentke (1999).

Biological rhythms in birds - development, insights and perspectives.
Comp Biochem Physiol A Physiol **124**: 429-437.

Nielsen, B. L., A. B. Lawrence und C. T. Whittemore (1995).

Effect of group size on feeding behaviour, social behaviour, and performance of growing pigs using single-space feeders.
Livest Prod Sci **44**: 73-85.

Nixon, D. A., M. A. Akasha und R. R. Anderson (1988).

Free and total thyroid hormones in serum of Holstein cows.
J Dairy Sci **71**(5): 1152-1160.

Okumura, J., N. Mori, T. Muramatsu, I. Tasaki und F. Saito (1988).

Analysis of factors affecting year-round performance of single comb White Leghorn laying hens reared under an open-sided housing system.
Poult Sci **67**: 1130-1138.

Okrasa, S. (1978).

Changes of progesterone level in the plasma of sows during the estrous cycle.
Acta Physiol Pol **29**(2): 177-183.

Ookawa, T. und J. Gotoh (1964).

Electroencephalographic study of chickens: periodic recurrence of low voltage and fast waves during behavioral sleep.

Poult Sci **43**: 1603-1604.

Ortavant, R., J. Pelletier, J. P. Ravault, J. Thimonier und P. Volland-Nail (1985).

Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals.

In: **Clarke, J. R.** (Hrsg.) (1985) Oxf Rev Reprod Biol **7**.

Oxford, Clarendon press.

Oxender, W. D., P. A. Noden und H. D. Hafs (1977).

Estrus, ovulation, and serum progesterone, estradiol, and LH concentrations in mares after an increased photoperiod during winter.

Am J Vet Res **38**(2): 203-207.

Paape, M. J., D. W. Carroll, A. J. Kral, R. H. Miller und C. Desjardins (1974).

Corticosteroids, circulating leukocytes, and erythrocytes in cattle: Diurnal changes and effects of bacteriologic status, stage of lactation, and milk yield on response to adrenocorticotropin.

Am J Vet Res **35**(3): 355-362.

Palm, S., E. Postler, H. Hinrichsen, H. Maier, P. Zabel und W. Kirch (1996).

Twenty-four-hour analysis of lymphocyte subpopulations and cytokines in healthy subjects.

Chronobiol Int **13**(6): 423-434.

Palmer, J. D. (1970).

The many clocks of man.

Nat Hist **79**(4): 52-59.

Palmer, J. D. (1976).

An Introduction to Biological Rhythms.

New York, Academic Press.

Pandy, R. S., G. S. Pahwa, A. K. Suri und S. K. Batra (1981).

Diurnal variations of oestradiol-17 β in milk of cross-bred cows during oestrus cycle and early pregnancy.

Br Vet J **137**(6): 596-600.

Paulke, E. und E. Haase (1978).

A comparison of seasonal changes in the concentrations of androgens in the peripheral blood of wild and domestic ducks.

Gen Comp Endocrinol **34**: 381-390.

Peltoniemi, O. A. T., R. J. Love, M. Heinonen, V. Tuovinen und H. Saloniemi (1999 a).

Seasonal and management effects on fertility of the sow: A descriptive study.
Anim Reprod Sci **55**: 47-61.

Peltoniemi, O. A. T., M. Heinonen, A. Leppävuori und R. J. Love (1999 b).

Seasonal effects on reproduction in the domestic sow in Finland - A herd record study.
Acta Vet Scand **40**: 133-144.

Peltoniemi, O. A. T., A. Tast und R. J. Love (2000).

Factors effecting reproduction in the pig: Seasonal effects and restricted feeding of the pregnant gilt and sow.
Anim Reprod Sci **60-61**: 173-184.

Penfold, L. M., D. E. Wildt, T. L. Herzog, W. Lynch, L. Ware, S. E. Derrickson und S. L. Monfort (2000).

Seasonal patterns of LH, testosterone and semen quality in the Northern pintail duck (*Anas acuta*).
Reprod Fertil Dev **12**: 229-235.

Pennington, J. A., J. L. Albright und M. A. Diekman (1985).

Sexual activity of Holstein cows: Seasonal effects.
J Dairy Sci **68**: 3023-3030.

Peters, A. R. und G. M. Riley (1982 a).

Is the cow a seasonal breeder?
Br Vet J **138**: 533-537.

Peters, A. R. und G. M. Riley (1982 b).

Milk progesterone profiles and factors affecting post partum ovarian activity in beef cows.
Anim Prod **34**: 145-153.

Peters, A. R. (1985).

Studies of hormone patterns during the oestrus cycle of beef cows.
Reprod Nutr Dev **25(5)**: 919-927.

Petrovsky, N. und L. C. Harrison (1997).

Diurnal rhythmicity of human cytokine production.
J Immunol **158**: 5163-5168.

Petrovsky, N. und L. C. Harrison (1998).

The chronobiology of human cytokine production.
Int Rev Immunol **16**: 635-649.

- Petrovsky, N., P. McNair und L. C. Harrison (1998).**
Diurnal rhythms of pro-inflammatory cytokines: Regulation by plasma cortisol and therapeutic implications.
Cytokine **10**(4): 307-312.
- Piccione, G., G. Caola und R. Refinetti (2002).**
The circadian rhythm of body temperature of the horse.
Biol Rhythm Res **33**(1): 113-116.
- Piccione, G., G. Caola und R. Refinetti (2003).**
Circadian rhythms of body temperature and liver function in fed and food-deprived goats.
Comp Biochem Physiol A Physiol **134**: 563-572.
- Pirkelmann, H. (Hrsg.) (1991).**
Pferdehaltung. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage.
Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer.
- Plasse, D., A. C. Warnick und M. Koger (1970).**
Reproductive behavior of *Bos indicus* females in a subtropical environment. IV. Length of estrus cycle, duration of estrus, time of ovulation, fertilization and embryo survival in Grade Brahman heifers.
J Anim Sci **30**(1-3): 63-72.
- Pocock, S. J., D. Ashby, A. G. Shaper, M. Walker und P. M. G. Broughton (1989).**
Diurnal variations in serum biochemical and haematological measurements.
J Clin Pathol **42**: 172-179.
- Przekop, F., E. Stupnicka, E. Wolinska-Witort, K. Mateusiak, B. Sadowski und E. Domanski (1985).**
Changes in circadian rhythm and suppression of the plasma cortisol level after prolonged stress in the sheep.
Acta Endocrinol (Copenh) **110**: 540-545.
- Raethel, H.-S. (1988).**
Enten, Zier- und Hausenten.
GU Gräfe und Unzer.
- Rahe, C. H., R. E. Owens, J. L. Fleeger, H. J. Newton und P. G. Harms (1980).**
Pattern of plasma luteinizing hormone in the cyclic cow: Dependence upon the period of the cycle.
Endocrinology **107**(2): 498-503.
- Ralston, S. L., G. van den Broek und C. A. Baile (1979).**
Feed intake patterns and associated blood glucose, free fatty acid and insulin changes in ponies.
J Anim Sci **49**(3): 838-845.

Ralston, S. L. und C. A. Baile (1983).

Factors in the control of feed intake of horses and ponies.
Neurosci Biobehav Rev **7**: 465-470.

Randel, R. D. (1984).

Seasonal effects on female reproductive functions in the bovine (Indian breeds).
Theriogenology **21**(1): 170-185.

Rattenborg, N. C., S. L. Lima und C. J. Amlaner (1999).

Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation.
Behav Brain Res **105**: 163-172.

Raud, H. und J. M. Faure (1990).

Rhythmic occurrence of sexual behaviour and egg laying activity of Muscovy ducks.
Br Poult Sci **31**: 23-32.

Ravault, J. P., F. Martinat-Botte, R. Mauget, N. Martinat, A. Locatelli und F. Bariteau (1982).

Influence of the duration of daylight on prolactin secretion in the pig: Hourly rhythm in ovariectomized females, monthly variation in domestic (male and female) and wild strains during the year.
Biol Reprod **27**: 1084-1089.

Ray, D. E. und C. B. Roubicek (1971).

Behavior of feedlot cattle during two seasons.
J Anim Sci **33**(1): 72-76.

Refinetti, R. und M. Menaker (1992).

The circadian rhythm of body temperature.
Physiol Behav **51**: 613-637.

Refinetti, R. (1999).

Amplitude of the daily rhythm of body temperature in eleven mammalian species.
J Therm Biol **24**: 477-481.

Reinberg, A. E., H. Lewy und M. Smolensky (2001).

The birth of chronobiology: Julien Joseph Virey 1814.
Chronobiol Int **18**(2): 173-186.

Reiter, R. J. (1974).

Circannual reproductive rhythms in mammals related to photoperiod and pineal function: A review.
Chronobiologia **1**: 365-395.

Richardson, G. S. und H. V. Malin (1996).

Circadian rhythm sleep disorders: Pathophysiology and treatment.
J Clin Neurophysiol **13**(1): 17-31.

Rietveld, W. J. (1990).

The central control and ontogeny of circadian rhythmicity.
Eur J Morphol **28**(2-4): 301-307.

Rist, M., I. Schragel, B. Hörning, S. Raskopf, C. Simantke und P. Weiberg (1992).

Artgemäße Rinderhaltung - Grundlagen und Beispiele aus der Praxis.
Karlsruhe, Verlag C.F. Müller.

Robert, S. und A. Dallaire (1986).

Polygraphic analysis of the sleep-wake states and the REM sleep periodicity in domesticated pigs (*Sus scrofa*).
Physiol Behav **37**: 289-293.

Robinson, P. H., M. Gill und J. J. Kennelly (1997).

Influence of time of feeding a protein meal on ruminal fermentation and forestomach digestion in dairy cows.
J Dairy Sci **80**: 1366-1373.

Romboli, I. und A. Poli (1988).

Investigation into the relationship between the production of steroids and different light cycles in the Muscovy duck.
Colloques- de- l' INRA **42**: 63-72.

Rosolowska-Huszcz, D., M.-J. Thaela, M. Jagura, D. Stepień und K. Skwarło-Sonta (1991).

Pineal influence on the diurnal rhythm of nonspecific immunity indices in chickens.
J Pineal Res **10**(4): 190-195.

Ruckebusch, Y. (1972 a).

The relevance of drowsiness in the circadian cycle of farm animals.
Anim Behav **20**: 637-643.

Ruckebusch, Y. (1972 b).

Comparative Aspects of Sleep and Wakefulness in Farm Animals.
In: Chase, M. H. (Hrsg.) (1972) *The Sleeping Brain* **1**: 23-28.
Los Angeles, Brain Information Service.

Ruckebusch, Y., R. W. Dougherty und H. M. Cook (1974).

Jaw movements and rumen motility as criteria for measurement of deep sleep in cattle.
Am J Vet Res **35**(10): 1309-1312

Ruckebusch, Y. (1975).

The hypnogram as an index of adaptation of farm animals to changes in their environment.
Applied Animal Ethology **2**: 3-18.

Ruis, M. A. W., J. H. A. Te Brake, B. Engel, E. D. Ekkel, W. G. Buist, H. J. Blokhuis und J. M. Koolhaas (1997).

The circadian rhythm of salivary cortisol in growing pigs: Effects of age, gender, and stress.

Physiol Behav **62**(3): 623-630.

Rusak, B. und I. Zucker (1975).

Biological rhythms and animal behavior.

Annu Rev Psychol **26**: 137-71.

Sachverständigengruppe tierschutzgerechte Pferdehaltung (1995).

Leitlinien zur Beurteilung von Pferdehaltungen unter Tierschutzgesichtspunkten.

Stand: 10. November 1995.

Sambras, H. H. (Hrsg.) (1978).

Nutztier Ethologie - Das Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere - Eine angewandte Verhaltenskunde für die Praxis. 1. Auflage.

Berlin Hamburg, Verlag Paul Parey.

Sambras, H. H. (1981).

Das Suhlen von Sauen.

Dtsch Tierarztl Wochenschr **88**: 65-67.

Sanwal, P. C., A. Sundby und L.-E. Edquist (1974).

Diurnal variation of peripheral plasma levels of testosterone in bulls measured by a rapid radioimmunoassay procedure.

Acta Vet Scand **15**: 90-99.

Scanes, C. G., P. J. Sharp und A. Chadwick (1977).

Changes in plasma prolactin concentration during the ovulatory cycle of the chicken.

J Endocrinol **72**: 401-402.

Schallenberger, E., A. M. Schöndorfer und D. L. Walters (1985).

Gonadotrophins and ovarian steroids in cattle. I. Pulsatile changes of concentrations in the jugular vein throughout the oestrous cycle.

Acta Endocrinol (Copenh) **108**(3): 312-321.

Scheibe, K. M., A. Berger, J. Langbein, W. J. Streich und K. Eichhorn (1999).

Comparative analysis of ultradian and circadian behavioural rhythms for diagnosis of biorhythmic state of animals.

Biol Rhythm Res **30**(2): 216-233.

Schibler, U., J. Ripperger und S. A. Brown (2003).

Peripheral circadian oscillators in mammals: Time and food.

J Biol Rhythms **18**(3): 250-260.

Schlehuber, C. J., D. G. Flaming, G. D. Lange und C. E. Spooner (1974).

Paradoxical sleep in the chick (*Gallus domesticus*).
Behav Biol **11**: 537-546.

Schmidt, D. F., N. J. Ball und C. J. Amlaner (1994).

Sleep patterns in mallard under long daylight conditions.
Sleep Research **23**: 110.

Schrenk, H.-J. und D. Marx (1982).

Der Aktivitätsrhythmus von Ferkeln und seine Beeinflussung durch Licht und Futtergabe.
Berl Munch Tierarztl Wochenschr **95**(4): 61-65.

Scott, I. M., H. D. Johnson und G. L. Hahn (1983).

Effect of programmed diurnal temperature cycles on plasma thyroxine level, body temperature, and feed intake of Holstein dairy cows.
Int J Biometeorol **27**(1): 47-62.

Senior, B. E. (1974).

Changes in the concentrations of oestrone and oestradiol in peripheral plasma of the domestic hen during the ovulatory cycle.
Acta Endocrinol (Copenh) **77**(3): 588-596.

Senior, B. E. und F. J. Cunningham (1974).

Oestradiol and luteinizing hormone during the ovulatory cycle of the hen.
J Endocrinol **60**(1): 201-202.

Senn, M., B. Dürst, A. Kaufmann und W. Langhans (1995).

Feeding patterns of lactating cows of three different breeds fed hay, corn silage, and grass silage.
Physiol Behav **58**(2): 229-236.

Senn, M., S. Gross-Lüem, H. Leuenberger und W. Langhans (2000).

Meal patterns and meal-induced metabolic changes in calves fed milk ad lib.
Physiol Behav **70**: 189-195.

Sharma, O. P. (1976).

Diurnal variations of plasma testosterone in stallions.
Biol Reprod **15**: 158-162.

Sharp, P. J., H. Klandorf und A. S. McNeilly (1986).

Plasma prolactin, thyroxine, triiodothyronine, testosterone, and luteinizing hormone during a photoinduced reproductive cycle in mallard drakes.
J Exp Zool **238**: 409-413.

Sharp, P. J. (1992).

The photoperiodic responses of juvenile domestic hens.
Ornis Scandinavica **23**: 411-415.

Sharp, P. J., I. C. Dunn und S. Cerolini (1992).

Neuroendocrine control of reduced persistence of egg-laying in domestic hens: Evidence for the development of photorefractoriness.

J Reprod Fertil **94**: 221-235.

Sharp, P. J. (1993).

Photoperiodic control of reproduction in the domestic hen.

Poult Sci **72**: 897-905.

Shave, H. J. und V. Howard (1976).

A hematologic survey of captive waterfowl.

J Wildl Dis **12**: 195-201.

Shultz, T. A. (1984).

Weather and shade effects on cow corral activities.

J Dairy Sci **67**: 868-873.

Simmons, K. R., A. E. Dracy und W. O. Essler (1965).

Diurnal temperature patterns in unrestrained cows.

J Dairy Sci **48**: 1490-1493.

Skwarlo-Sonta, K., D. Rosolowska-Huszcz und E. Sidorkiewicz (1983).

Diurnal changes in certain immunity indices and plasma corticosterone concentration in White Leghorn chickens.

Acta Physiol Pol **34**: 445-456.

Smith, E. N., C. Peterson und K. Thigpen (1976).

Body temperature, heart rate and respiration rate of an unrestrained domestic mallard duck, *Anas platyrhynchos domesticus*.

Comp Biochem Physiol A Physiol **54A**: 19-20.

Smith, I. D., J. M. Bassett und T. Williams (1970).

Progesterone concentrations in the peripheral plasma of the mare during the oestrus cycle.

J Endocrinol **47**(4): 523-524.

Sowell, B. F., M. E. Branine, J. G. P. Bowman, M. E. Hubbert, H. E. Sherwood und W. Quimby (1999).

Feeding and watering behavior of healthy and morbid steers in a commercial feedlot.

J Anim Sci **77**: 1105-1112.

Stämpfli, G., J. Anetzhofner und J. Stirnimann (1980).

Der Einfluss der Tageszeit auf hämatologische und klinisch-chemische Parameter bei der Milchkuh.

Schweiz Arch Tierheilkd **122**: 327-340.

Stephan, F. K. (2002).

The "other" circadian system: Food as a zeitgeber.
J Biol Rhythms **17**(4): 284-292.

Stokkan, K.-A., S. T. Yamazaki, T. Hajime, S. Yoshiyuki und M. Menaker (2001).

Entrainment of the circadian clock in the liver by feeding.
Science **291**: 490-492.

Stone, W. H. (1956).

The J substance of cattle.
J Immunol **77**: 369-376.

Stork, M. G. (1979).

Seasonal reproductive inefficiency in large pig breeding units in Britain.
Vet Rec **104**: 49-52.

Strijkstra, A. M., P. Meerlo und D. G. M. Beersma (1999).

Forced desynchronisation of circadian rhythms of body temperature and activity in rats.
Chronobiol Int **16**(4): 431-440.

Sundby, A. und R. Tollman (1978).

Plasma testosterone in bulls - Seasonal variation.
Acta Vet Scand **19**: 263-268.

Sweeting, M. P., C. E. Houpt und K. A. Houpt (1985).

Social facilitation of feeding and time budgets in stabled ponies.
J Anim Sci **60**(2): 369-374.

Tanabe, Y., T. Nakamura, Y. Omiya und T. Yano (1980).

Changes in the plasma LH, progesterone, and estradiol during the ovulatory cycle of the duck (*Anas platyrhynchos domestica*) exposed to different photoperiods.
Gen Comp Endocrinol **41**: 378-383.

Tast, A., O. Hälli, S. Ahlström, H. Andersson, R. J. Love und O. A. T. Peltoniemi (2001).

Seasonal alterations in circadian melatonin rhythms of the european wild boar and domestic gilt.
J Pineal Res **30**: 43-49.

Tast, A., O. A. T. Peltoniemi, J. V. Virolainen und R. J. Love (2002).

Early disruption of pregnancy as a manifestation of seasonal infertility in pigs.
Anim Reprod Sci **74**: 75-86.

Taylor, T. G., J. J. Waring und R. K. Scougall (1970).

Changes in the plasma concentrations of free amino acids in relation to egg formation in the hen.
Br J Nutr **24**: 1071-1081.

Terblanche, H. M. und J. M. Labuschagne (1981).

Plasma progesterone in cattle. II. Levels during the oestrous cycle, pregnancy and parturition.

J S Afr Vet Assoc **52**(3): 187-189.

Terblanche, H. M. und L. Maree (1981).

Plasma progesterone levels in the mare during the oestrous cycle and pregnancy.

J S Afr Vet Assoc **52**(3): 181-185.

Teubner, H. (2002).

Einfluss verschiedener Lichtintensitäten und -qualitäten auf den Melatonin- und IgA-Spiegel im Speichel und auf das Verhalten von Jungschweinen.

Diss. med. vet., LMU, München.

Thaela, M.-J., S. G. Pierzynowski, M. S. Jensen, K. Jakobsen, B. R. Weström und B. W. Karlsson (1995).

The pattern of the circadian rhythm of pancreatic secretion in fed pigs.

J Anim Sci **73**: 3402-3408.

Thibier, M. (1976).

Diurnal testosterone and 17alpha-hydroxyprogesterone in peripheral plasma of young post-pubertal bulls.

Acta Endocrinol (Copenh) **81**: 623-634.

Thiery, J. C., P. Chemineau, X. Hernandez, M. Migaud und B. Malpoux (2002).

Neuroendocrine interactions and seasonality.

Domest Anim Endocrinol **23**: 87-100.

Thun, R., E. Eggenberger, K. Zerobin, T. Lüscher und W. Vetter (1981).

Twenty-four-hour secretory pattern of cortisol in the bull: Evidence of episodic secretion and circadian rhythm.

Endocrinology **109**(6): 2208-2212.

Tierschutzgesetz (TierSchG)

in der Fassung der Bekanntmachung vom 25. Mai **1998** BGBl. I S. 1105.

Tobler, I. (1995).

Is sleep fundamentally different between mammalian species?

Behav Brain Res **69**: 35-41.

Tolkamp, B. J., D. P. N. Schweitzer und I. Kyriazakis (2000).

The biologically relevant unit for the analysis of short-term feeding behavior of dairy cows.

J Dairy Sci **83**: 2057-2068.

- Toniollo, G. H., W. R. R. Vicente, C. A. de Oliveira und J. C. Neto (1998).**
Evaluation of thyroxine (T4) and progesterone-17-alpha-OH circadian rhythm in swine females (*Sus scrofa domestica* - Linnaeus, 1758).
Braz J Vet Res Anim Sci **35**(4): 195-197.
- Topel, D. G., G. M. Weiss, D. G. Siers und J. H. Magilton (1973).**
Comparison of blood source and diurnal variation on blood hydrocortisone, growth hormone, lactate, glucose and electrolytes in swine.
J Anim Sci **36**(3): 531-534.
- Toutain, P. L., M. Oukessou, A. Autefage und M. Alvinerie (1988).**
Diurnal and episodic variations of plasma hydrocortisone concentrations in horses.
Domest Anim Endocrinol **5**(1): 55-59.
- Tsutsumi, H., Y. Monnai, H. Ishii, Y. Tanioka und M. Tanigawa (1999).**
Diurnal variations and effects of fasting on blood constituents in minipigs.
Exp Anim **48**(4): 247-254.
- Tucker, H. A. (1982).**
Seasonality in cattle.
Theriogenology **17**(1): 53-59.
- Tumbleson, M. E., T. M. Badger, P. C. Baker und D. P. Hutcheson (1972).**
Systematic oscillations of serum biochemic and hematologic parameters in sinclair (S-1) miniature swine.
J Anim Sci **35**(1): 48-50.
- Turek, F. W. (1994).**
Circadian rhythms.
Recent Prog Horm Res **49**: 43-90.
- Turek, F. W. und P. C. Zee (Hrsg.) (1999).**
Regulation of sleep and circadian rhythms.
New York, Basel, Marcel Dekker, Inc.
- Unshelm, J. (1968).**
Individuelle, tages- und tageszeitabhängige Schwankungen von Blutbestandteilen beim Rind - 3.Mitteilung: Das Verhalten der Erythrozyten, des Hämoglobingehaltes und des Hämatokrit.
Zentralbl Veterinarmed A **15**(7): 664-672.
- Unshelm, J. (1969 a).**
Individuelle, tages- und tageszeitabhängige Schwankungen von Blutbestandteilen beim Rind - 4.Mitteilung: Das Verhalten der Gesamtleukozyten und der eosinophilen Granulozyten.
Zentralbl Veterinarmed A **16**(2): 145-153.

Unshelm, J. (1969 b).

Individuelle, tages- und tageszeitabhängige Schwankungen von Blutbestandteilen beim Rind - 6.Mitteilung: Das Verhalten der Gesamteiweißkonzentration und ihrer Komponenten.

Zentralbl Veterinarmed A **16**(9): 808-819.

Unshelm, J. und H. Hagemeister (1969).

Individuelle, tages- und tageszeitabhängige Schwankungen von Blutbestandteilen beim Rind - 7.Mitteilung: Das Verhalten verschiedener Kriterien des Säurebasen-Haushaltes (Standard-Bikarbonat, Basenüberschuß, pCO₂ und pH-Wert).

Zentralbl Veterinarmed A **16**(10): 916-926.

Unshelm, J. und H. Hagemeister (1971).

Individual, diurnal and time-of-day variations in the blood constituents of cattle.

J Interdiscipl Cycle Res **2**(3): 283-289.

Van Luijtelaar, E. L. J. M., C. P. M. van der Grinten, H. J. Blokhuis und A. M. L. Coenen (1987).

Sleep in the domestic hen (*Gallus domesticus*).

Physiol Behav **41**: 409-414.

Vargas, J., J. V. Craig und R. H. Hines (1987).

Effects of feeding systems on social and feeding behavior and performance of finishing pigs.

J Anim Sci **65**: 463-474.

Veissier, I., P. Le Neindre und G. Trillat (1989).

The use of circadian behaviour to measure adaptation of calves to changes in their environment.

Appl Anim Behav Sci **22**: 1-12.

Vilaplana, J., T. Cambras und A. Diez-Noguera (1995).

Sound does not entrain the motor activity circadian rhythm of rats.

Physiol Behav **58**(5): 975-978.

Von Engelhardt, W. und G. Breves (Hrsg.) (2000).

Physiologie der Haustiere. 1. Auflage.

Stuttgart, Enke im Hippokrates Verlag GmbH.

Von Luttitz, H. (1997).

Enten und Gänse halten.

Stuttgart, Ulmer.

Walker, J. M., E. H. Haskell, R. J. Berger und H. C. Heller (1980).

Hibernation and circannual rhythms of sleep.

Physiol Zool **53**: 8-11.

Wauters, A.-M., Y. Perre, D. Bizeray, C. Leterrier und M.-A. Richard-Yris (2002).

Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks.
Chronobiol Int **19**(3): 543-559.

Webb, W. B. (1994).

Sleep as a biological rhythm: A historical review.
Sleep **17**(2): 188-194.

Weidmann, U. (1956).

Verhaltensstudien an der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.).
Z Tierpsychol **13**: 208-271.

Weinert, H., D. Weinert und J. Waterhouse (2002).

The circadian activity and body temperature rhythms of mice during their last days of life.
Biol Rhythm Res **33**(2): 199-212.

Weitzman, E. D. (1972).

Periodicity in sleep and waking states.
In: **Weitzman, E. D.** (Hrsg.) (1972) *The Sleeping Brain* **1**: 193-238.
Los Angeles, Brain Information Service.

Wesson, J. A. und O. J. Ginther (1981).

Influence of season and age on reproductive activity in pony mares on the basis of a slaughterhouse survey.
J Anim Sci **52**(1): 119-129.

West, B. und B.-X. Zhou (1989).

Did chickens go north? New evidence for domestication.
Worlds Poult Sci J **45**: 205-218.

Whetham, E. O. (1933).

Factors modifying egg production with special reference to seasonal changes.
The Journal of Agricultural Science **23**: 383-418.

Whipp, S. C., R. L. Wood und N. C. Lyon (1970).

Diurnal variation in concentrations of hydrocortisone in plasma of swine.
Am J Vet Res **31**(11): 2105-2107.

White, F. J., R. P. Wettemann, M. L. Looper, T. M. Prado und G. L. Morgan (2002).

Seasonal effects on estrous behavior and time of ovulation in nonlactating beef cows.
J Anim Sci **80**: 3053-3059.

Whittemore, E. C., I. Kyriazakis, B. J. Tolkamp und G. C. Emmans (2002).

The short-term feeding behavior of growing pigs fed foods differing in bulk content.
Physiol Behav **76**: 131-141.

Wilson, S. C. und F. J. Cunningham (1981).

Effect of photoperiod on the concentrations of corticosterone and luteinizing hormone in the plasma of the domestic hen.

J Endocrinol **91**: 135-143.

Wilson, S. C., F. J. Cunningham und T. R. Morris (1982).

Diurnal changes in the plasma concentrations of corticosterone, luteinizing hormone and progesterone during sexual development and the ovulatory cycle of Khaki Campbell ducks.

J Endocrinol **93**: 267-277.

Wilson, S. C., F. J. Cunningham und R. C. Jennings (1983).

An investigation of diurnal and cyclic changes in the secretion of luteinizing hormone in the domestic hen.

J Endocrinol **98**: 137-145.

Wilson, S. C., R. C. Jennings und F. J. Cunningham (1984).

Developmental changes in the diurnal rhythm of secretion of corticosterone and LH in the domestic hen.

J Endocrinol **101**: 299-304.

Wilson, S. C., R. T. Gladwell und F. J. Cunningham (1991).

Diurnal changes in the plasma concentrations of LH and hypothalamic contents of LHRH-I and LHRH-II in the domestic hen.

J Endocrinol **130**(3): 457-462.

Wintzer, H.-J. (1999).

Krankheiten des Pferdes. 3., unveränderte Auflage.

Berlin, Parey.

Woodin, M. und R. Stephenson (1998).

Circadian rhythms in diving behavior and ventilatory response to asphyxia in canvasback ducks.

Am J Physiol **274**(3 Pt 2): R686-693.

Young, M. R. I., J. P. Matthews, E. L. Kanabrocki, R. B. Sothorn, B. Roitman-Johnson und L. E. Scheving (1995).

Circadian rhythmometry of serum interleukin-2, interleukin-10, tumor necrosis factor-alpha, and granulocyte-macrophage colony-stimulating factor in men.

Chronobiol Int **12**(1): 19-27.

Zabel, P., H.-J. Horst, C. Kreiker und M. Schlaak (1990).

Circadian rhythm of interleukin-1 production of monocytes and the influence of endogenous and exogenous glucocorticoids in man.

Klin Wochenschr **68**: 1217-1221.

Zepelin, H., G. K. Zammit, C. S. McDonald, M. Chopp, F. J. Wanzie und M. G. Comas (1982).

Sleep in the Domestic Duck.
Sleep Res **11**: 90.

Zepelin, H. (1989).

Mammalian sleep.

In: **Kryger, M. H., T. Roth und W. C. Dement** (Hrsg.) (1989) Principles and practice of sleep medicine: 30 – 49.

Philadelphia, W. B. Saunders Company.

Ziecik, A., H. Krzymowska und J. E. Tilton (1982).

Porcine LH levels during the estrous cycle, gestation, parturition and early lactation.
J Anim Sci **54**(6): 1221-1226.

Zolovick, A., D. W. Upson und B. E. Eleftheriou (1966).

Diurnal variation in plasma glucocorticosteroid levels in the horse (*Equus caballus*).
J Endocrinol **35**: 249-253.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. Erhard gilt mein Dank für die Überlassung des Themas und für die freundliche Unterstützung und Beratung bei der Anfertigung der Arbeit.

Bei Frau Dr. C. Wöhr möchte ich mich ganz herzlich bedanken für die freundlichen Anregungen und für die kritische Durchsicht der Arbeit.

Weiterhin danke ich Frau E. McMorran für die Hilfe bei der Übersetzung des Summary.

Lebenslauf

Mirjam Petra Tilger	geb. am 01. September 1974 in Donauwörth
Staatsangehörigkeit	deutsch
Familienstand	ledig
Eltern	Peter Tilger Ursula Piendl, geb. Sprater
Sept. 1982 – Juli 1985	Grundschule Kaisheim
Sept. 1985 – Dez. 1990	Gymnasium Donauwörth
Jan. 1991 – Juli 1994	Städtisches St.-Anna-Gym- nasium München mit Abschluss der Allgemeinen Hochschulreife
Sept. 1994 – Juli 1996	Ausbildung zur Bankkauffrau im Bankhaus Reuschel & Co. München
Okt. 1997 – Februar 2003	Studium der Tiermedizin an der LMU München
24. Februar 2003	Abschluss der Tierärztlichen Prüfung
28. März 2003	Approbation als Tierärztin
ab Sept. 2003	Beginn der vorliegenden Dissertation am Institut für Tierschutz, Verhaltenskunde und Tierhygiene der Tierärztlichen Fakultät der LMU München