

# **Uhren, die nach dem Mond gehen**

## **Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen**

Wolfgang Engelmann  
Institut für Botanik, Tübingen

Tübingen 2009

Publiziert bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen:

URL: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3766/>

Lizenz: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/doku/lizenzen/xx.html>

3. Auflage 2009

Die erste Auflage erschien 2004 unter <http://www.uni.tuebingen.de/plantphys/bioclox>, in der 2. Auflage 2007 wurden Text und Bilder überarbeitet.

Eine englische Version ist bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen unter <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3767/> publiziert.

Universitäts-Bibliothek Tübingen. ©Wolfgang Engelmann 2009

Dieses Buch wurde mit LyX geschrieben, einem professionellen System zum Erstellen von Dokumenten (<http://www.lyx.org>). Es verwendet das Textsatzsystem L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X. Die Vektorgrafik-Bilder wurden mit xfig unter Linux angefertigt. Für die Diagramme wurde PyxPlot verwendet. Mareike Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Ihr gilt mein besonderer Dank. Dirk Engelmann, die Lyx-User-Group und die Linux-User-Group Tübingen halfen oft bei technischen Fragen.



Spagetti-Esser? Siehe Kapitel 4.2<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>Zeichnung von Mareike Förster nach einer Abbildung in Geo, Dezember 1984



# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Wie die Gezeiten entstehen</b>	<b>5</b>
<b>2</b>	<b>Gezeitenrhythmen</b>	<b>11</b>
2.1	Das Auf und Ab einer Kieselalge . . . . .	11
2.2	Ein virtuoser Isopode . . . . .	15
2.3	Gezeitenrhythmen in Holzstämmen . . . . .	20
2.4	Chronogeologie: Tages-, Monats- und Jahresringe bei Fossilien . . . . .	22
<b>3</b>	<b>Vierzehntägige Rhythmen</b>	<b>27</b>
3.1	Ährenfische laichen am Strand . . . . .	27
3.2	Alle vierzehn Tage die Kinder ins Meer schicken . . . . .	28
3.3	Sie tanzten nur eine Stunde: <i>Clunio</i> . . . . .	29
<b>4</b>	<b>Monatsrhythmen</b>	<b>37</b>
4.1	Trichterbaggern im Mondrhythmus . . . . .	37
4.2	Wie der Mond den Samoanern ein Festmahl beschert . . . . .	39
4.3	Mondrhythmen beim Menschen? . . . . .	42
<b>5</b>	<b>Versuche</b>	<b>43</b>
<b>6</b>	<b>Bücher und Filme</b>	<b>45</b>
	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>47</b>

## *Inhaltsverzeichnis*

# Abbildungsverzeichnis

1.1	Wie die Gezeiten entstehen	5
1.2	Spring- und Nipptiden	7
1.3	Ebbe und Flut in St. Briac	9
1.4	Gezeitenzone der Meeresküste	9
2.1	Kieselalge	11
2.2	Kieselalgen wandern im Strandsand	12
2.5	Gezeitenuhr und Tagesuhr bei einer Kieselalge	13
2.3	Vertikalwanderung einer Kieselalge und die Gezeiten	14
2.4	Vertikalwanderung einer Kieselalge im Tag-Nacht-Wechsel	14
2.6	Kieselalgen im Langtag und im Dauerlicht	15
2.7	Strandassel <i>Excirolana</i>	16
2.8	Aktivitätsmuster der Strandassel <i>Excirolana</i> im Labor	17
2.9	Aktivität einer Strandassel im Labor und Gezeiten in der Natur	18
2.10	Gezeitenrhythmus und Schütteln bei einer Strandassel	19
2.12	Modell der Gezeitenuhren einer Strandassel <i>Excirolana</i>	20
2.11	Wie die Strandassel <i>Excirolana</i> auf Turbulenz reagiert	21
2.13	Durchmesser von Holzstämmen ändern sich mit den Gezeiten	21
2.14	Jahresringe einer Kiefer	23
2.15	Monatliches und vierzehntägiges Wachstum bei Stromatolithen	24
2.16	Änderungen der Zahl der Tage pro Monat in geologischen Zeiten	25
3.1	Ährenfisch beim Laichen	28
3.3	Vierzehntagesrhythmus der Landkrabbe <i>Sesarma</i>	29
3.2	Ährenfisch-Laich nach Ablage und vor Schlüpfen der Babyfische	30
3.4	Versuche an der Landkrabbe <i>Sesarma</i>	30
3.5	Einstundenmücke <i>Clunio</i> während der Kopulation	31
3.6	Eipaket der Einstundenmücke <i>Clunio</i>	31
3.7	Circadiane und vierzehntägige Uhr bei <i>Clunio</i>	32
3.8	Fundstellen der Einstundenmücke <i>Clunio</i>	34
3.9	Populationen der Einstundenmücke <i>Clunio</i>	35
4.1	Ameisenlöwe: Trichter, Larve, Imago	38
4.2	Trichterbau beim Ameisenlöwen <i>Myrmeleon</i> im Monatsrhythmus	38
4.4	Fangen von Palolo-Würmern	39
4.3	Monatsrhythmus bei der Eintagsfliege <i>Povilla</i>	40
4.5	Mbalolo-Fest auf Samoa	41

*Abbildungsverzeichnis*

4.6 Monatsrhythmen des Palolo-Wurms . . . . . 41

Ich hebe meine Augen auf zu den Bergen.  
Woher kommt mir Hilfe?  
Meine Hilfe kommt vom Herrn  
der Himmel und Erde gemacht hat.  
Er wird Deinen Fuß nicht gleiten lassen,  
und der dich behütet, schläft nicht.  
Siehe, der Hüter Israels schläft und schlummert nicht.  
Der Herr behüte dich;  
der Herr ist dein Schatten über deiner rechten Hand,  
daß dich des Tages die Sonne nicht steche  
noch der Mond des Nachts.  
Der Herr behüte dich vor allem Übel,  
er behüte deine Seele.  
Der Herr behüte deinen Ausgang und Eingang  
von nun an bis in Ewigkeit.

Psalm 121

## *Abbildungsverzeichnis*

# Einführung und Übersicht

Seit jeher hat der Wechsel vom Vollmond zum Neumond im Rhythmus von 29 Tagen die Phantasie des Menschen angeregt. Trotzdem kennen viele nicht die physikalischen Grundlagen, die diesen Wechsel verursachen, und die Folgen des Mondumlaufes für die Erde und ihre Lebewesen.

Der Mond umkreist als Trabant die Erde. Während diese sich täglich einmal um ihre Achse dreht und im Laufe des Jahres einmal um die Sonne läuft, hinkt der Mond bei seinem Umlauf um die Erde der Erddrehung hinterher. Statt 24 Stunden braucht er 24.8 Stunden. Dadurch entstehen Kräfte, die auf der Erde und vor allem auf ihren Meeren zu Gezeiten führen: Der Meeresspiegel hebt und senkt sich und Ebbe und Flut entstehen. Das wirkt sich auf die Lebewesen der Meeresküsten aus. Wir wollen einige dieser Tiere und Pflanzen und Algen kennenlernen. Ein Buch von [Palmer \(1995b\)](#) und von [Endres and Schad \(1997\)](#) gibt eine gute Übersicht über die Organismen mit Gezeitenrhythmen, Rhythmen mit vierzehntägigen Perioden und Monatsrhythmen.

Zunächst wollen wir aber sehen, wie die Gezeiten entstehen (Kapitel 1). Dann werden wir einige Beispiele für Gezeitenrhythmen betrachten (Kapitel 2). Da die Gezeiten auch durch die Stellung des Mondes zu der der Sonne verstärkt oder abgeschwächt werden, ändert sich im vierzehntage-Rhythmus der Gezeitenhub. Es gibt Spring- und Nipptiden. An diese Rhythmen haben sich ebenfalls viele Organismen der Küsten und Meere angepaßt (Kapitel

3). Die monatliche Wiederkehr der gleichen Mond-Erde-Konstellation wird von zahlreichen Lebewesen benutzt, um Lunar-rhythmen anzutreiben (Kapitel 4). Schließlich wollen wir sehen, ob auch beim Menschen Einflüsse des Mondes nachweisbar sind (Abschnitt 4.3 in Kapitel 4).



# 1 Wie die Gezeiten entstehen

Durch den langsameren Umlauf des Mondes um die Erde entstehen in den Meeren die Gezeiten. Sie führen zu Ebbe und Flut. Die Stellung der Sonne und des Mondes zueinander verstärkt oder schwächt die Gezeiten. Die Form der Gezeiten wird auch durch andere Faktoren modifiziert.

Während die Erde im Laufe eines Jahres um die Sonne wandert, dreht sie sich in 24 Stunden um ihre Achse. Ihr Trabant, der Mond, braucht 24.8 Stunden, um einmal um die Erde zu kreisen. Die Konstellation Erde-Mond-Sonne ändert sich also ständig, aber regelmäßig. Wir sehen das an der Erscheinung des Mondes als Halbmond, Vollmond oder Neumond.

Nach Newtons Gravitationsgesetz ziehen sich zwei Himmelskörper wie zum Beispiel Erde und Mond gegenseitig an. Die Anziehungskraft nimmt mit dem Quadrat der Entfernung zwischen den beiden Körpern ab. Als Gleichung geschrieben ergibt sich  $k = m_1 * m_2 / d^2$ . Dabei ist  $k$  die Anziehungskraft,  $m_1$  die Masse des Körpers 1,  $m_2$  die Masse des Körpers 2,  $d$  der Abstand zwischen den beiden Körpern. Das ist in Abbildung 1.1 für den Punkt A auf der Erdoberfläche Richtung Mond, den Erdmittelpunkt M, und den Punkt B auf der dem Mond entgegengesetzten Seite durch die verschiedenen Größen der roten Pfeile dargestellt.

Jeden Tag werden zwei Gezeiten der Ozeane beobachtet. Wie entstehen diese? Die Anziehungskraft des Mondes könnte für die Anziehung der Wassermassen auf der dem Mond zugewandten Seite verantwortlich sein. Mond und Erde drehen sich um ihren gemeinsamen Schwerpunkt (roter

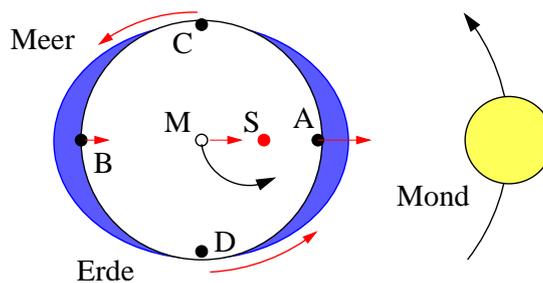


Abbildung 1.1: Gravitationskräfte (rote Pfeile) des Mondes (gelb) an verschiedenen Stellen der Erde. Am Ort A sind sie stärker als in M, dem Mittelpunkt der Erde (o), und in M stärker als am Ort B auf der entgegengesetzten Seite der Erde. Der Mittelpunkt der Erde M dreht sich um den gemeinsamen Schwerpunkt S (roter Punkt) des Systems Erde-Mond. Das Wasser der Meere (blau) wird durch die sich verschiebenden Anziehungskräfte des Mondes von C und D weggezogen. Es ergeben sich zwei Gezeiten pro Tag (im Abstand von 12.4 Stunden). Das Wasser wird dabei nicht angehoben (dazu wären die Anziehungskräfte viel zu gering), sondern tangential von C und D nach B und A verschoben. Nach Keller (2001).

## 1 Wie die Gezeiten entstehen

Punkt S in Abbildung 1.1) einmal pro *siderischen* Monat<sup>1</sup> (27 Tage 7 Stunden 43 Minuten). Der gemeinsame Schwerpunkt des Mond-Erde-Drehsystems ist nicht der Schwerpunkt der Erde. Er befindet sich vielmehr um etwa dreiviertel des Erdradius davon entfernt. Deshalb entstehen bei den Bewegungen Zentrifugalkräfte. Sie könnten für die zweite Tide auf der Mond-abgewandten Seite der Erde verantwortlich sein.

Diese Erklärung ist aber falsch. Zunächst einmal ist die Anziehungskraft der Erde, die das Wasser an unseren Planeten bindet, 300 000 mal stärker als die des Mondes. Der Mond ist deshalb nicht in der Lage, die Wassermassen der Ozeane zu heben. Zweitens sind die Tiden auf der Mond-abgewandten Seite fast genauso hoch (nur 4% weniger) als die Tiden auf der Mond-zugewandten Seite. Drittens sind die Zentrifugalkräfte des Erde-Mond-Systems sehr gering und können nicht das Heben der Wassermassen auf der Mond-abgewandten Seite erklären.

Die richtige Erklärung für das Zustandekommen der Gezeiten ist folgende: Im Punkt A (Abbildung 1.1) hebt sich das Wasser, weil unser Planet sich schneller dreht als der Mond. Die Wassermassen werden deshalb durch den Mond *tangential* von der festen Erdkugel weggezogen. Im Punkt B bleibt das Wasser wegen seiner Massenträgheit zurück, während die feste Erdkugel unter dem Wasser weggezogen wird. Auf diese Weise bewegt sich das Wasser von den Punkten C und D weg zu den Punkten A und B. Der Mond hebt also nicht das Wasser an, sondern bewegt es tangential über die Erdoberfläche. Du kannst Dir das etwa so verdeutlichen: Wenn

Du einen großen Schneeball gemacht hast, kannst Du ihn nicht anheben, obwohl es keine große Mühe machte, in durch Wälzen zustande zu bringen.

Zusätzlich werden die Gezeiten auch durch die Sonne beeinflusst. Sie ist 400 mal weiter entfernt als der Mond, hat aber eine 1800 mal stärkere Anziehungskraft. Da aber die Gravitationsbeschleunigung proportional zum Reziproken der dritten Potenz der Entfernung ist ( $b = 2 * Gr * m/l^3$ , wobei b die Gravitationsbeschleunigung ist, G die Gravitationskonstante, r der Erdradius, und l die Entfernung zwischen Erde und Sonne), beträgt die Gravitationsbeschleunigung nur 45% der des Mondes. Während der Syzygien (Vollmond, Neumond) addieren sich die Kräfte des Mondes und der Sonne und führen zu Springtiden, während zur Zeit des Halbmondes die Kräfte der Sonne die des Mondes reduzieren und Nipp-tiden resultieren (Abbildung 1.2).

Die Gezeiten auf der Erde werden auch zusätzlich beeinflusst, weil der Mond die Erde nicht kreisförmig umrundet, sondern eine elliptischen Bahn hat. Während des *Perigäums* ist der Mond 9 bis 14 % näher an der Erde als zu Zeiten des *Apogäums*. Die Wirkung der Gezeiten sind deshalb um 30 bis 48 % stärker. In Verbindung mit Syzygien entstehen dann extreme Tiden (*'perigäische Springtiden'*).

Andere Faktoren beeinflussen die Gezeiten. Die stärkste Fluthebung findet man am *sublunaren Punkt* (der Ort auf der Erdoberfläche, über dem der Mond den Zenit durchläuft); dieser Ort hängt von der Neigung (*Deklination*) des Mondes ab.

Eine ganze Reihe von Rhythmen beeinflussen die Gezeiten: Der halbe lunare Tag (12 Stunden 25 Minuten), der halbe Sonnentag (12 Stunden), der halbe synodische<sup>2</sup> Monat (14.77 Tage), der halbe siderische Monat (13.66 Tage), der anomalistische

<sup>1</sup>Umlaufzeit in Bezug auf Stellung unter den Sternen

<sup>2</sup>in Bezug auf die Stellung Erde-Sonne

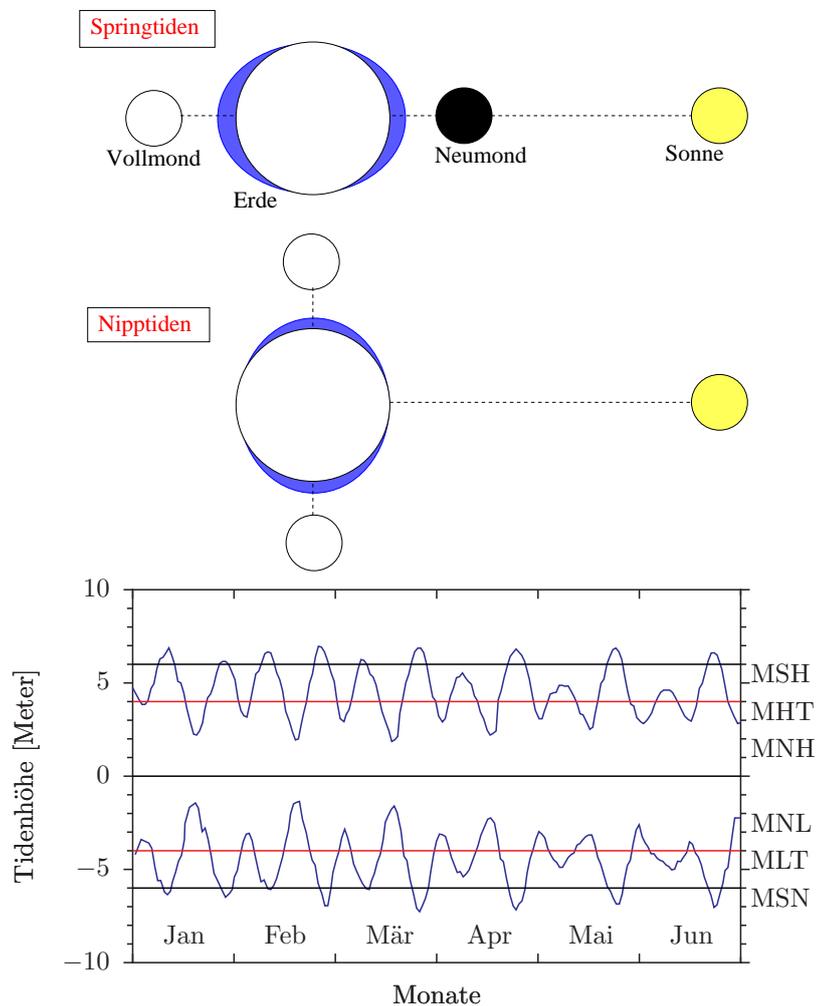


Abbildung 1.2: Auftreten von Spring- und Nipptiden im Vierzehntage-Rhythmus: Stehen Mond und Sonne mit der Erde auf gleicher Linie (Neumond oder Vollmond, oberer Teil), verstärken sich die Gezeiten (Springtiden). Stehen Mond und Sonne senkrecht zur Erde (erstes und letztes Mondviertel), sind die Tidenhöhen geringer (Nipptiden). Dadurch ändern sich die Tidenhöhen im Laufe eines Monats (unten, MHT: Mittleres Hochwasser, MLT: Mittleres Niedrigwasser, MSH: Mittleres Spring-Hochwasser, MSN: Mittleres Spring-Niedrigwasser, MNH: Mittleres Nipp-Hochwasser, MNL: Mittleres Nipp-Niedrigwasser, in Metern, Ordinate). Nach [Palmer \(1974\)](#).

## 1 Wie die Gezeiten entstehen

Monat (27.55 Tage), die halbe jährliche Variation der Sonnendeklination (182.6 Tage), das anomalistische Jahr (365.26 Tage), das prograde Jahr (8.8 Jahre), die retrograde Änderung der Knotenlinie (18.6 Jahre).

Gezeiten wirken vor allem an den Meeresküsten. *Geophysikalische Faktoren* wie Resonanz-Eigenschaften der Ozeane, Strömungen, Küstenverlauf, lokale Eigenheiten wie trichterförmige Flußmündungen beeinflussen das Gezeitenmuster und die Höhe der Tiden. Wegen dieser Faktoren und ihrer verschiedenen Kombinationen kann der Gezeitenhub, der auf dem offenen Ozean nur 35 cm beträgt, sich an den Küsten aufsummieren und Höhen bis zu 4 m (deutsche Nordsee), 7 m (französische Atlantikküste, siehe Abbildung 1.3) und 21 m (bestimmte trichterförmige Flußmündungen) erreichen.

Die Gezeitenbewegung kann sehr unterschiedlich sein: Meistens besteht sie aus zwei Ebben und zwei Fluten pro Tag. Es gibt aber auch Gezeiten mit nur einem täglichen Wechsel zwischen Ebbe und Flut oder Mischformen (siehe Barnwell (1976) für eine Übersicht).

Im *Eulitoral* der Küste (Zone zwischen höchster Flut und tiefster Ebbe) ändern sich die Bedingungen drastisch (Abbildung 1.4). Je nachdem, ob diese Zone der Brandung ausgesetzt ist oder vor ihr geschützt ist, ob die Küste flach oder steil ist, unterscheiden sich Temperatur, Feuchte, Überflutung, Sauerstoffgehalt und Nahrungsangebot, Salzgehalt, Druck, Wellenschlag und Lichtbedingungen (siehe Newell (1979) für eine Übersicht). Die Gezeitenunterschiede können nur wenige Zentimeter oder aber mehr als zehn Meter betragen. Ist die Küste sehr flach, kann die Gezeitenzone einige Kilometer breit sein.

An diese Gezeiten müssen sich die Organismen der Küsten und Meere anpassen. Wir finden deshalb bei ihnen Gezei-

tenrhythmen, vierzehntägige und 28tägige Rhythmen. Im folgenden werden wir dafür einige Beispiele kennen lernen (Literatur: Neumann (1981), Palmer (1974), Brady (1982), Palmer (1995b)).

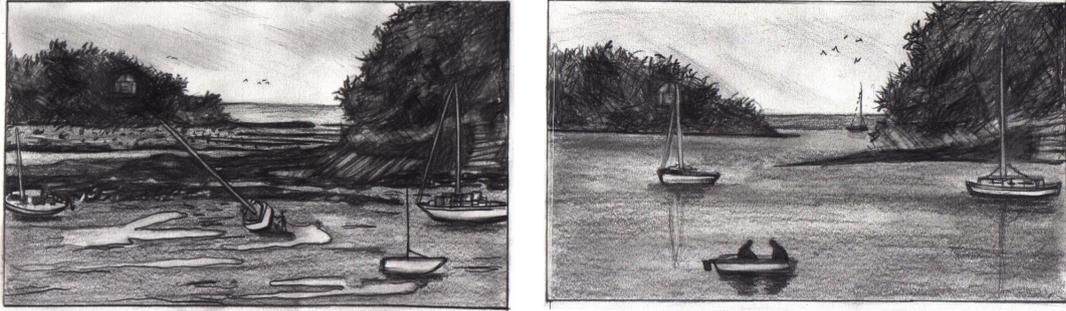


Abbildung 1.3: Ebbe (links) und Flut (rechts) im Hafen von St. Briac an der französischen Atlantikküste. Die Tiden-Unterschiede können bis zu zehn Meter betragen. Zeichnung von Mareike Förster nach einer Photographie in *Geo*, Dezember 1984.

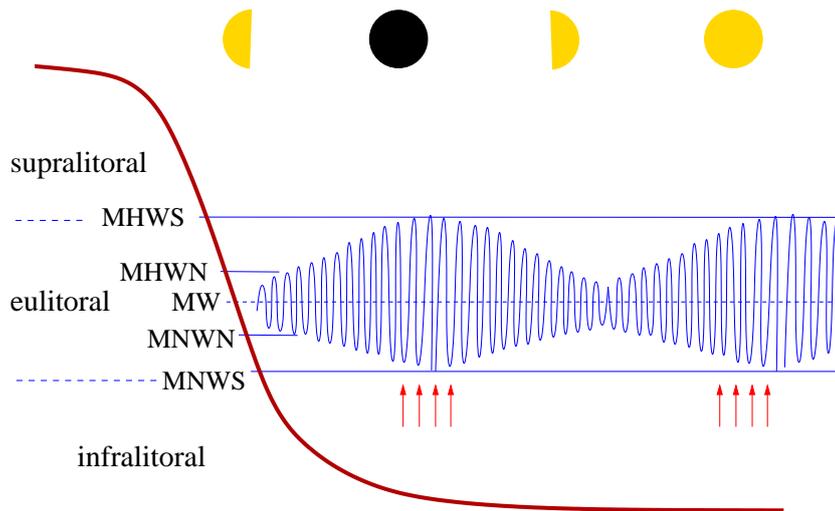


Abbildung 1.4: Supra-, Eu- und Infralitoral an der Meeresküste mit mittlerem Hochwasserstand der Spring- (MHWS, blaue Linie) und der Nipptiden (MHWN) und mittlerem Niedrigwasserstand der Nipp- (MNWN) und Springtiden (MNWS). Mittlerer Wasserstand (MW) blau gestrichelt. Nipptiden nach Halbmond, Springtiden nach Voll- und Neumond. Die roten Pfeile während des Niedrigwassers zu Springtiden geben die Tage an, an denen *Clunio*-Mücken schlüpfen (Seite 29). Nach Caspers (1951) und Neumann (1966).

*1 Wie die Gezeiten entstehen*

## 2 Gezeitenrhythmen

*Viele Lebewesen an den Küsten der Meere haben sich durch innere Uhren an die Gezeiten angepasst. Diese tidalen Uhren wollen wir uns an einer Alge, die am Strand lebt, und an einem Kleinkrebs, ebenfalls ein Strandbewohner, genauer ansehen.*

Gezeitenrhythmen finden wir vor allem bei Tieren der Meeresküsten. Sie sind bei Krabben (Winkerkrabben), Krebsen (*Carcinus*, *Emerita*, lokomotorische Aktivität und Farbwechsel des Panzers), Milben am Meeresstrand, und bei Muscheln (Napfschnecke *Patella*) beschrieben worden. Bei Insekten wurden sie bisher relativ selten gefunden. Ein Laufkäfer am Strand, *Thalassotrechus barbarae*, gehört dazu. Bei einer Höhlenschrecke (*Ceuthophilus maculatus*) sollen angeblich auch Gezeitenrhythmen gefunden worden sein. Küstenfische wie zum Beispiel *Blennius* zeigen tidale Rhythmen (Gibson (1965), Gibson (1967), Gibson (1971)). Unter den Vögeln besitzt der Riff-Reiher einen Gezeitenrhythmus: Er fliegt bei Ebbe ans Meer, obwohl er weit von der Küste entfernt horstet. Sogar bei einzelligen Algen sind Gezeitenrhythmen bekannt: Die Kieselalge *Hantzschia virgata* (Palmer (1976)) gehört dazu. Hierüber wird im folgenden Abschnitt berichtet.

### 2.1 Das Auf und Ab einer Kieselalge

Am Meeresstrand findet man gelegentlich große Mengen einzelliger Algen. Sie bedecken dort den Bereich, in dem sich Ebbe

und Flut auswirken, und können dem Sand oder Modder die grüne oder goldene Farbe ihrer Pigmente verleihen. Während der Flut und in der Nacht sind die Algen im Strand untergetaucht, zur Ebbezeit und am Tage kommen sie an die Oberfläche, um im Sonnenlicht Zucker zu produzieren. Manchmal kann man sie sogar hören, wenn während der Photosynthese Sauerstoff gebildet wird und dieser als Gas-Blasen aufsteigt, platzt und dabei feine Geräusche produziert.

Zu diesen Algen gehört auch *Hantzschia virgata*. Sie gehört zu den Kieselalgen, der formenreichsten Gruppe unter den Algen (Abbildung 2.1). Nicht weit vom Meeres-

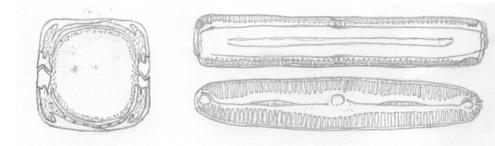


Abbildung 2.1: Beispiel für eine Kieselalge (*Pinnularia viridis*). Zwei Schalen aus Kieselsäure sind wie Schuhkartons verschachtelt (rechts oben und Querschnitt links). Rechts unten sieht man eine lange Rille (Raphe), aus der Cytoplasma ausgepreßt wird und nach hinten läuft. Dadurch wird die Zelle nach vorn bewegt. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen von Pfitzer (rechts) und Lauterborn (links), dargestellt in *Biologische Einführungsübungen; Kurstage betreut vom Fakultätszentrum für Botanik der Universität Hannover, Sommersemester 2007*

biologischen Institut in Woods Hole in

## 2 Gezeitenrhythmen

Massachusetts in den Vereinigten Staaten von Amerika kann man sie am Strand in großen Mengen finden. Während der Nacht und bei Flut ist nichts von ihnen zu sehen, bei Ebbe am Tage bedecken sie als goldgelber Rasen den Strand. Sie können sich nämlich mit einem Rückstoß-Prinzip bewegen. Am schmalen Hinterende ihrer Kieselsäure-Wand drücken sie einen Schleim aus Poren und können auf diese Weise nach oben oder unten gelangen. Sie legen nur kleine Strecken zurück, etwa 0.2 mm, aber das genügt, um im Sand unterzutauchen (Abbildung 2.2).

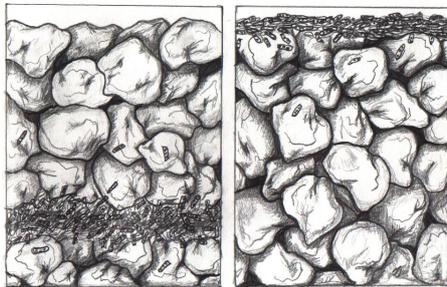


Abbildung 2.2: *Vertikalwanderung der Kieselalge Hantzschia virgata im Strandsand. Links während der Flut und in der Nacht, etwa 0.2 mm tief im feinen Sand, rechts während der Ebbe am Tage an der Oberfläche des Strandes. Die Kieselalgen können sich bewegen, indem sie einen Schleim durch Poren am dünnen Ende ihrer Glasartigen Zellwände pressen. Dieses rhythmische Wandern an die Oberfläche und in den Sand bleibt auch unter konstanten Bedingungen im Labor für mindestens elf Tage erhalten. Von Mareike Förster gezeichnet nach einer Abbildung in Palmer (1995a)*

Dieser Gezeitenrhythmus wurde folgendermaßen nachgewiesen (Palmer (1995a)):

In der Mitte der Ebbezeit wurden Proben der Kieselalgen vom Strand geholt und im Labor für 11 Tage in Dauerlicht von 1100 Lux und konstanter Temperatur von 18°C gebracht. In den folgenden Tagen wurde in Abständen von 2 Stunden die Zahl der Algen an der Oberfläche bestimmt und als Kurve aufgetragen (rote Kurven in Abbildung 2.3). Die höchsten Werte fanden sich zu den Zeiten, zu denen am Strand Ebbe herrschte (schmäler Teil zwischen den schrägen Linien). Obwohl sich die Algenkulturen im Labor befanden, zeigten sie einen Gezeitenrhythmus. Das spricht für eine innere Gezeitenuhr.

Es könnte aber auch sein, daß es sich um eine Tagesuhr handelt, die im Dauerlicht zufällig die Periodenlänge der Gezeiten besaß. Deshalb wurde ein weiteres Experiment gemacht, in dem statt Dauerlicht täglich eine 12stündige Lichtperiode mit einer 12stündigen Dunkelperiode abwechselte. Wenn es sich um eine echte Gezeitenuhr handelt, die vom Licht-Dunkel-Wechsel nicht synchronisiert wird, müßte der 24.8-Stunden-Rhythmus weiterhin zu beobachten sein. So ist es tatsächlich, wie Abbildung 2.4 zeigt. Trotz des täglichen Licht-Dunkel-Wechsels verspätet sich das Maximum der Kurven jeden Tag um 0.8 Stunden und folgt damit den Ebbe-Zeiten.

Trotzdem läuft in der *Hantzschia*-Alge auch eine Tagesuhr. Sie sorgt dafür, daß die Gezeitenuhr nur in den Lichtzeiten den Algen erlaubt, an die Oberfläche zu wandern. Im Dunkeln unterbindet sie diese Wanderung. Ein Modell für dieses Zusammenwirken von Gezeitenuhr (mit zwei Maxima pro Tag, die 12.4 Stunden voneinander entfernt sind) und Tagesuhr zeigt Abbildung 2.5.

In langen Sommertagen kann man gelegentlich erkennen, daß die Kieselalgen auch zweimal am Tage nach oben wandern können (Abbildung 2.6). Das geschieht, wenn

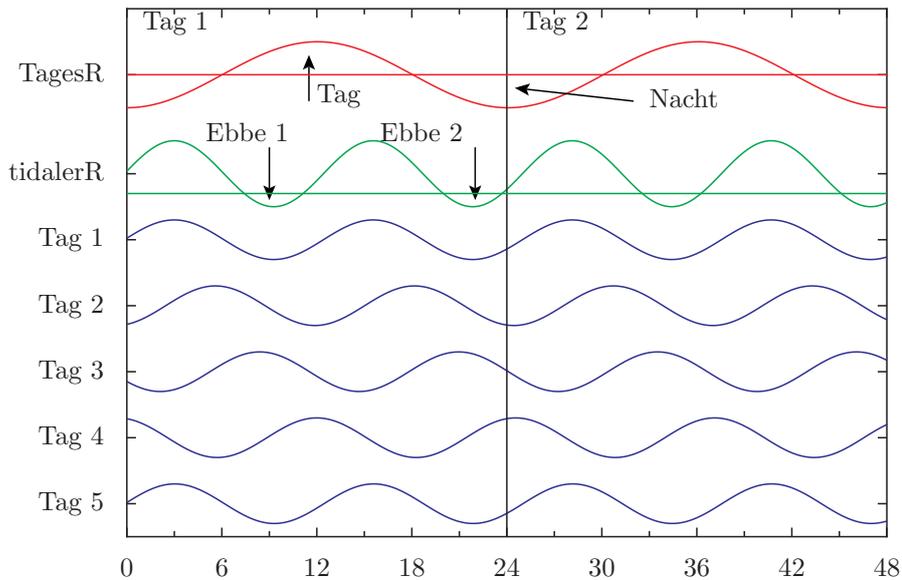


Abbildung 2.5: Modell der Vertikalwanderung der Kieselalge *Hantzschia virgata* im Tag-Nacht-Wechsel. Eine Gezeitenuhr (grün) mit zwei Maxima pro Tag (mit 12.4 Stunden Abstand) wird von einer Tagesuhr (rot) beeinflusst. Die Gezeitenuhr kann nur dann dafür sorgen, daß die Algen an die Oberfläche wandern, wenn die Tagesuhr dafür 'grünes Licht gibt'. Das ist dann der Fall, wenn die Tagesuhr in ihrer Licht-liebenden Phase ist (Pfeil Tag), also normalerweise am Tage (aber auch im Dauerlicht, siehe Text und Abbildung 2.6). Der untere Teil zeigt die Ebbe (niedrigerer Teil der blauen Kurven) und Flut (höherer Teil der blauen Kurven). Sie treten jeden Tag 48 Minuten später auf. Nach Palmer (1995b).

## 2 Gezeitenrhythmen

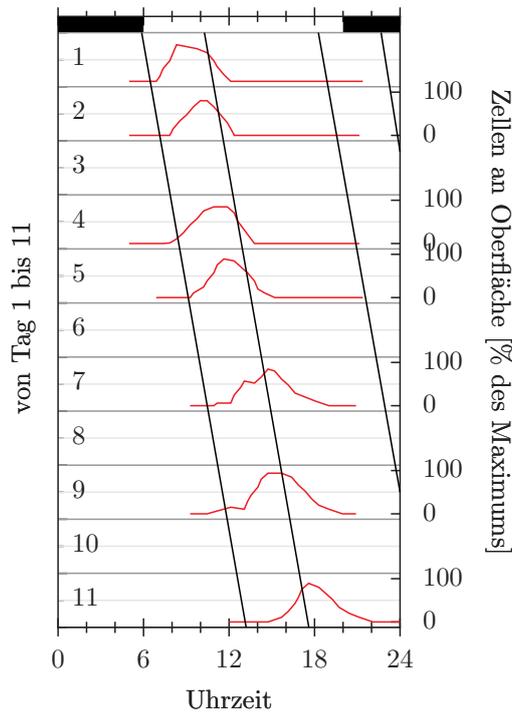


Abbildung 2.3: Die Vertikalwanderung der Kieselalge *Hantzschia virgata* verschiebt sich mit den Gezeiten. In der Mitte der Ebbezeit (schmaler Teil zwischen den schrägen Linien; der Licht-Dunkel-Wechsel in der Natur ist oben durch helle und dunkle Balken markiert) wurden Proben der Kieselalgen vom Strand geholt und im Labor für 11 Tage in konstante Bedingungen (Dauerlicht von 1100 Lux, Temperatur 18°C) gebracht. In den folgenden Tagen wurde während der zu erwartenden Ebbezeit die Zellzahl in Prozent des täglichen Maximums als rote Kurve aufgetragen. Am Tag 3, 6, 8 und 10 wurden keine Proben untersucht. Die roten Kurven folgen den Ebbezeiten in der Natur, sind also jeden Tag um 48 Minuten verspätet. Nach *Palmer (1995a)*.

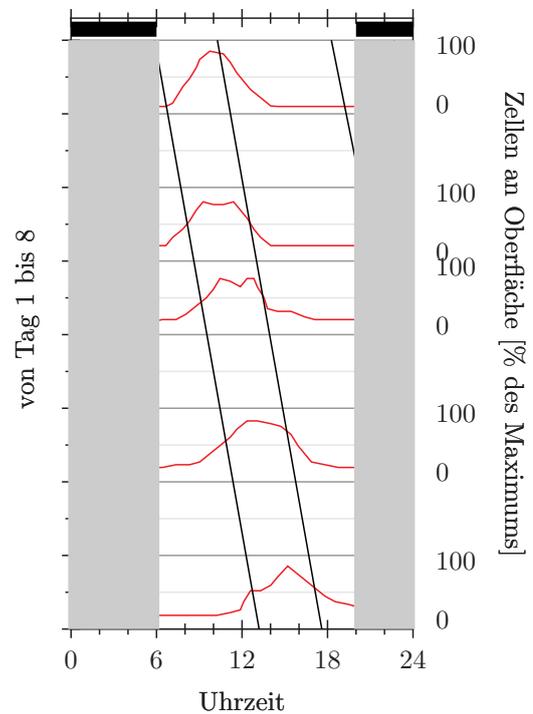


Abbildung 2.4: Vertikalwanderung der Kieselalge *Hantzschia virgata* im Tag-Nacht-Wechsel. In der Mitte der Ebbezeit (oberste Kurve, abgesenkter Teil) wurden Proben der Kieselalgen vom Strand geholt und im Labor für 8 Tage von 6 bis 20 Uhr im Licht und von 20 bis 6 Uhr im Dunkeln gehalten (am 2. 5. und 7. Tag wurden keine Proben genommen). Trotz des täglichen Licht-Dunkel-Wechsels verspätet sich das Maximum der Kurven jeden Tag um 48 Minuten und folgt damit den Ebbezeiten (abgesenkter Teil der blauen Kurven). Es handelt sich also um einen echten Gezeitenrhythmus, der nicht vom Tag-Nacht-Wechsel beeinflusst wird. Nach *Palmer (1995a)*.

die eine Ebbe am Morgen, die andere vor der Nacht stattfindet, aber in beiden Fällen im Licht. Wenige Tage später sieht man dann nur noch die morgendliche Anreicherung der Algen auf dem Strand. Die Ebbe am Abend findet im Dunklen statt und die Tagesuhr erlaubt kein Aufsteigen. Es handelt sich dabei um eine *circadiane* Tagesuhr, da man dieses Verhalten auch beobachtet, wenn die Algen im Labor im Dauerlicht gehalten werden. Diese winzigen Algen besitzen also eine innere Uhr, die ihnen die Anpassung an die Gezeiten erleichtert, und zusätzlich eine innere Tagesuhr, die sie auf den Tag programmiert.

Die Ergebnisse von Palmer und seinen Mitarbeitern wurden von einer anderen Arbeitsgruppe auch an einer weiteren Kieselalge, *Pleurosigma angulatum*, gefunden (Abbildung 2.1). Diese Kieselalge bewohnt die von den Gezeiten beeinflussten Gebiete der Menai Straits in Nord-Wales und zeigt ihren Gezeitenrhythmus ebenfalls noch im Dauerlicht für mindestens acht Tage (Happy-Wood and Jones (1988)). Vielleicht entdeckst auch Du einmal einen solchen Rhythmus bei Algen am Meeresstrand?

## 2.2 Ein virtuoser Isopode

Die Kieselalge *Hantzschia* hat sich in ihrer zeitlichen Anpassung an den Lebensraum am Meer als ein wahrer Meister erwiesen. Sie wird aber von einer Strandassel, *Excirolana chiltoni* (Abbildung 2.7), noch in den Schatten gestellt. Das Aktivitätsmuster dieses virtuoseren Künstlers der Kalifornischen Küste ist erstaunlich genau an die Gezeitenform des Küstenwassers angepaßt (Abbildung 2.8 und 2.9). Während der Ebbe ist das Tier im Sand vergraben, während der Flut schwimmt es für etwa zwei

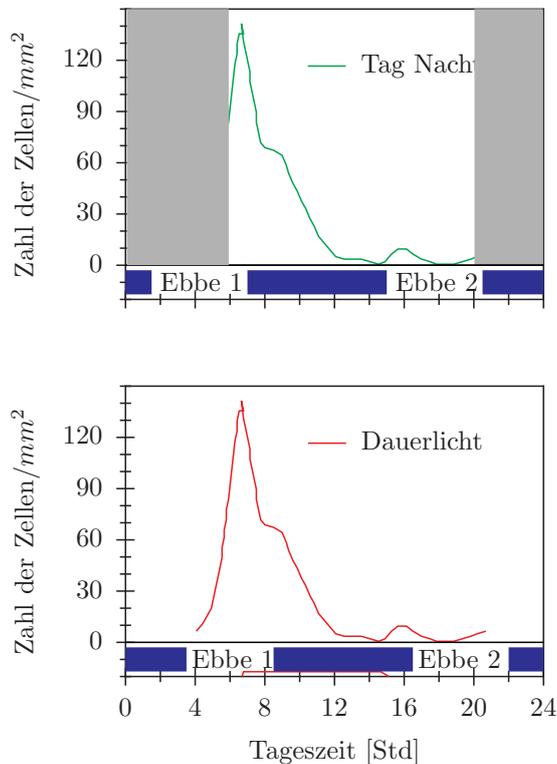


Abbildung 2.6: Die Kieselalge *Hantzschia virgata* zeigt in Langtagen (im Sommer, oberes Bild) und im Dauerlicht (unteres Bild) gelegentlich auch zweimal pro Tag Vertikalwanderungen. Dazu muß die Tagesuhr beiden Gezeiten-Wanderungsphasen während Ebbe 1 und Ebbe 2 noch 'grünes Licht' geben können. Nach Palmer (1995b).

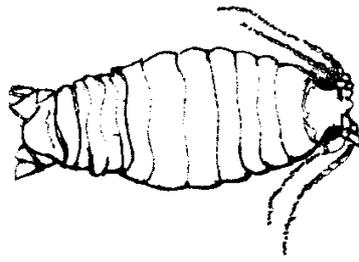


Abbildung 2.7: *Excireolana chiltoni* ist eine Strandassel von der Kalifornischen Küste.

Stunden herum, um Nahrung zu finden. Wie aktiv die Tiere sind, hängt von der Fluthöhe ab. Die Fluthöhe ändert sich aber an der kalifornischen Küste in einer ziemlich komplizierten Weise täglich und an aufeinander folgenden Tagen (sogenanntes gemischt-semi-diurnales Gezeitenmuster).

Das natürliche Verhalten der Tiere kann man auch im Labor in Petrischalen mit Sand beobachten. Selbst dann können die Asseln noch das komplizierte Gezeitenmuster mit ihren inneren Uhren nachvollziehen und ihre Ruhe und Aktivität entsprechend zeigen (Abbildungen 2.8 und 2.9). Man könnte auf den Gedanken kommen, daß vielleicht auch im Labor noch Zeitgeber vorhanden sind, die den Tieren Informationen über den augenblicklichen Gezeitenzustand liefern. Das ist aber nicht so, denn der Aktivitätsrhythmus im Labor kommt allmählich mit dem Gezeitenrhythmus außer Phase.

Im natürlichen Biotop, am Strand, müssen die Tiere also trotz ihrer inneren Gezeitenuhr Zeitgeber der Gezeiten wahrnehmen, mit denen sie ihren endogenen Rhythmus synchronisieren. Das könnten Druckunterschiede sein, die durch periodisches Überfluten der Tiere zustande kommen, oder chemische Konzentrationsunterschiede, zum Beispiel im Salzgehalt,

beim Wasserwechsel während der Gezeiten. Auch Temperaturunterschiede oder Wasserturbulenz kommen in Frage. Der Licht-Dunkel-Wechsel darf hingegen bei der Synchronisation der Gezeitenrhythmen keinen synchronisierenden Einfluß haben. Denn er würde ja die Tiere auf 24 Stunden einstellen, und nicht auf die benötigten 12.4 Stunden oder 24.8 Stunden.

Versuche von Enright haben gezeigt, daß bei *Excireolana* die Wasserturbulenz als Zeitgeber wirkt. Schüttelt man die Gefäße im Gezeiten-Takt mit Wellensimulatoren (mechanische Schüttler oder Magnetrührer, Klapow (1972)) dann werden die Tiere auf 12.4 Stunden-Rhythmen synchronisiert. Die Länge der Schüttelperiode bestimmte die Form des Rhythmus: Wenn ein längerer Reiz und ein kürzerer Reiz im Abstand von 12.4 Stunden gegeben werden, bewirkt der längere einen stärkeren Aktivitätsschub als der kürzere (Abbildung 2.10).

Werden die Tiere längere Zeit nicht geschüttelt und bekommen dann einen Reiz (für zwei Stunden jede Minute zehn Sekunden lang schütteln), wird der Gezeitenrhythmus in seiner Phasenlage verschoben. Wie stark und in welche Richtung verschoben wird, hängt vom Zeitpunkt innerhalb des Gezeitenrhythmus des Tieres ab, zu dem geschüttelt wurde. Am stärksten sind die Verschiebungen zu den Zeiten, zu denen die Tiere auf Grund ihrer eingebauten Gezeitenuhr eigentlich keine Wasserturbulenz erwarten. Keine Reaktion gibt es zu den Zeiten, zu denen die Tiere stark herumschwimmen, also zu Flut-Zeiten. So wird das Tier wieder in den richtigen Takt mit den Gezeiten gebracht. Enright hat die Ergebnisse solcher Versuche in einer Kurve dargestellt (Abbildung 2.11).

Ein wichtiger Befund dieser Untersuchungen war, daß die Kurve auf einzelne Turbulenzreize zwei Gipfel pro Tag hat

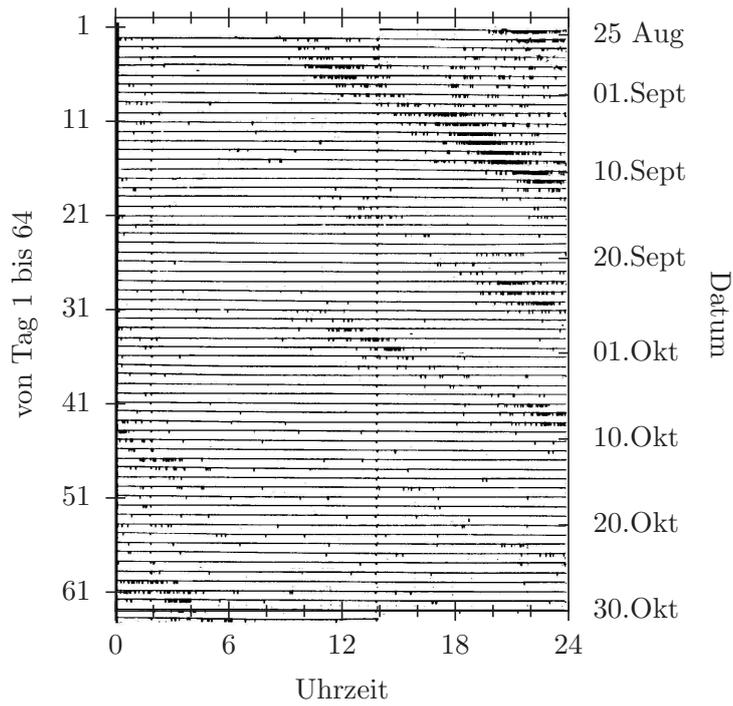


Abbildung 2.8: *Aktivitätsmuster des Schwimmverhaltens der Strandassel Excirolana chiltoni, einem 'virtuosen' Isopoden der Kalifornischen Küste. Das Aktogramm gibt die tägliche Aktivität (feine kleine senkrechte Striche und Balken) eines Tieres (Tag 1 bis 65 untereinander) wieder. Nach Enright (1972).*

## 2 Gezeitenrhythmen

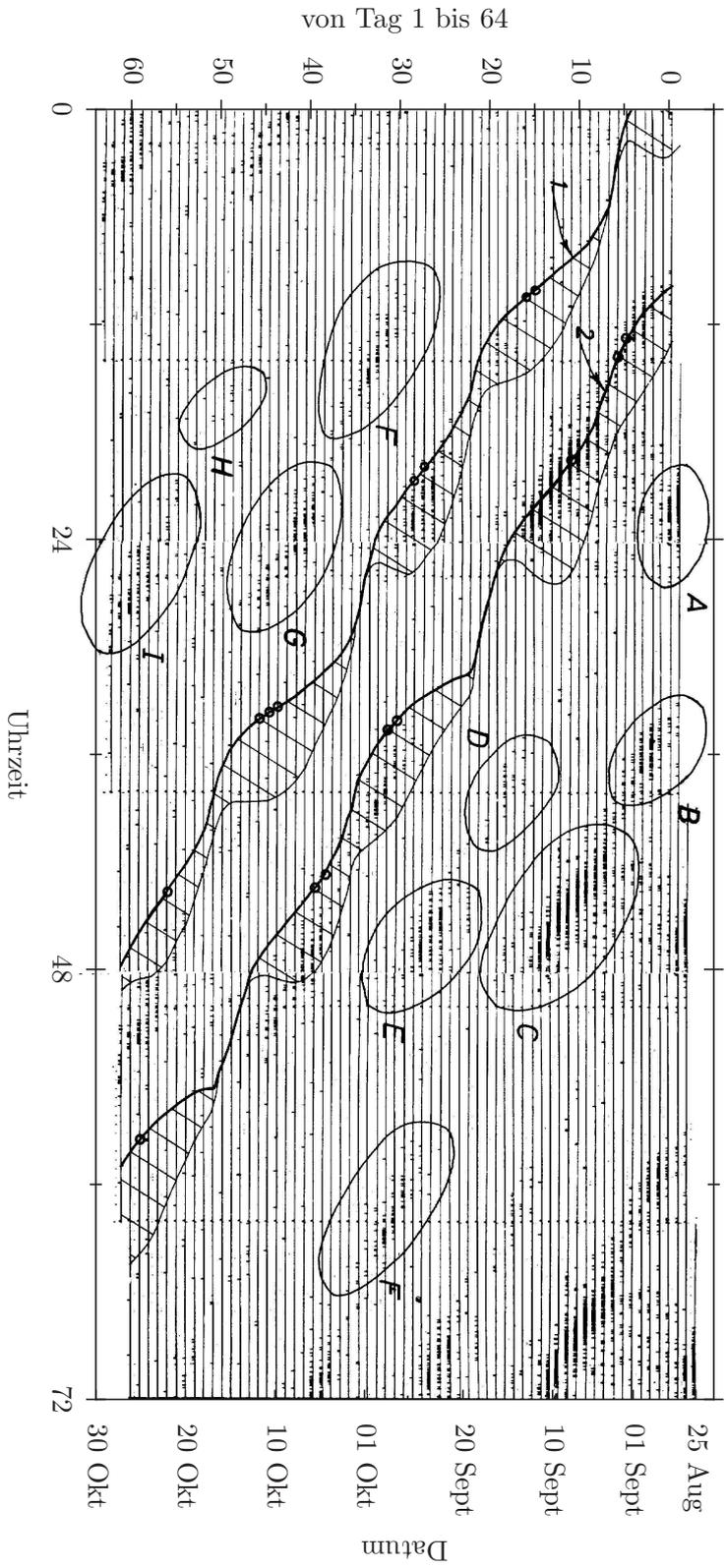


Abbildung 2.9: Das Muster des Schwimmverhaltens der Strandassel *Excirolana* aus Abbildung 2.8 wurde verdoppelt, sodass Tag 1 und Tag 2, Tag 2 und Tag 3, Tag 3 und Tag 4 und so weiter sich nebeneinander befinden. Linie 1 verbindet eine der täglichen Hochwasserzeiten, Linie 2 die zweite tägliche Hochwasserzeit. Die kleinen Punkte markieren Tage mit maximaler Springtide. Die schräg markierten Flächen zeigen die täglichen Hochwasser-Zeiten. Die eingekreisten Flächen A bis I sind Zeiten erhöhter Aktivitäten und stimmen recht gut mit dem Gezeitenmuster überein, wie es durch die Linien 1 und 2 und die schraffierten Gebiete wiedergegeben wird. Nach *Emright (1972)*

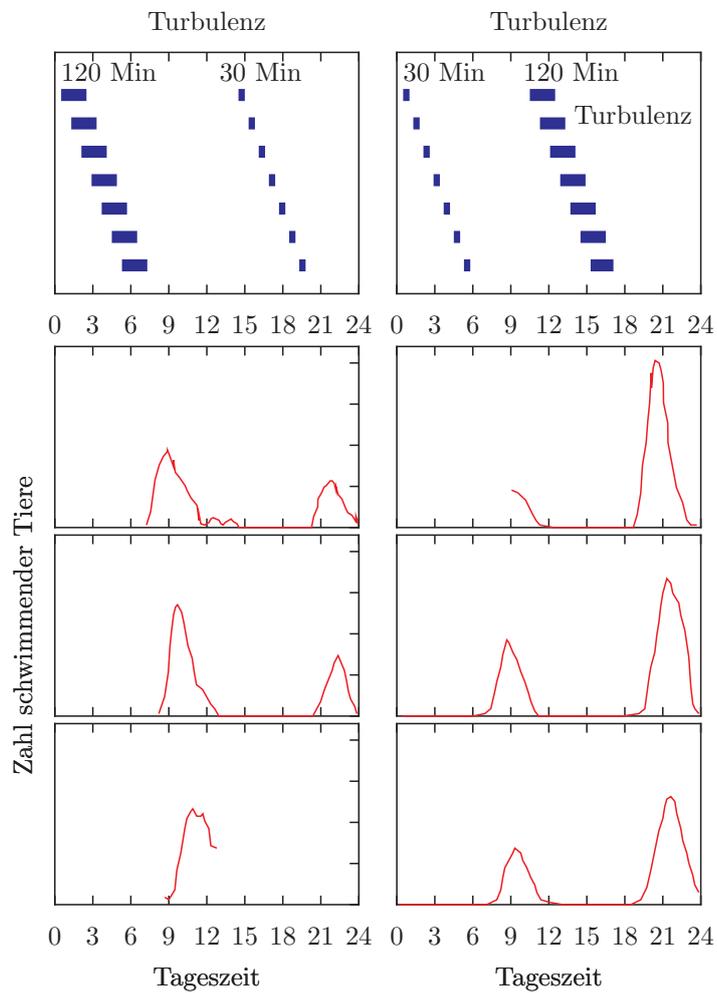


Abbildung 2.10: Bei der Strandassel *Excirolana chiltoni* wurde eine lange Schüttelperiode (120 Minuten) 6 Stunden später von einer kurzen Schüttelperiode (30 Minuten) abgelöst (linker Teil der Abbildung). Dann wurde die Schwimmaktivität der Tiere unter konstanten Bedingungen ohne Schüttelperiode gemessen. Es ergibt sich das Schwimm-Muster im unteren Teil links mit hohen Aktivitäten und 6 Stunden später mit weniger hohen Aktivitäten. Werden dagegen erst kurze und dann lange Schüttelperioden gegeben (rechter oberer Teil der Abbildung), dann folgen auf weniger hohe Aktivitäten 6 Stunden später hohe Aktivitäten (rechter unterer Teil der Abbildung). Die Form des Gezeitenrhythmus spiegelt sich dadurch im Aktivitätsmuster wieder. Nach [Klapow \(1972\)](#).

## 2 Gezeitenrhythmen

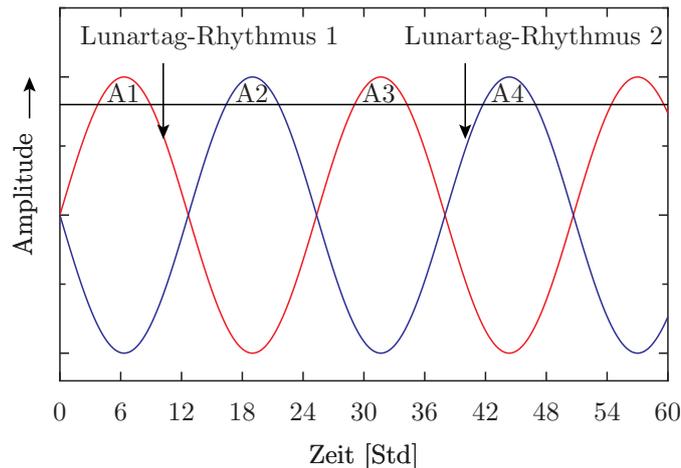


Abbildung 2.12: Modell der Gezeitenuhren, mit der sich die Strandassel *Excirolana* an die Gezeiten anpasst. Bei ihr laufen zwei Mond-Tag-Uhren (blaue und rote Kurve), jede mit einer Periodenlänge von 24,8 Stunden, aber um 12,4 Stunden gegeneinander verschoben. Sie ergeben zusammen die zwei Aktivitätsmaxima pro Tag, die Du in Abbildung 2.10 siehst (Aktivität während der Kurventeile über der Schwelle bei der Amplitude 0,8).

(Enright in DeCoursey (1976), siehe Abbildung 2.11). Enright interpretiert die zweigipflige Kurve als *einen* circadianen Rhythmus, der durch die Gezeiten auf 24,8 Stunden synchronisiert wird. Andere Wissenschaftler glauben jedoch, dass es sich dabei um einen Gezeitenrhythmus handelt, den die Gezeiten auf 12,4 Stunden takten. Am wahrscheinlichsten ist eine dritte Hypothese, nach der es sich um *zwei* 'circalunidian' Rhythmen handelt. Jeder hat eine Periodenlänge von 24,8 Stunden<sup>1</sup>, aber sie laufen im Gegenteil: Wenn der eine sein Maximum hat, hat der andere sein Minimum (Abbildung 2.12). Für diese Hypothese spricht, daß eins der Maxima gelegentlich verschwinden und wieder auftauchen kann, ohne das der andere dadurch beeinflusst wird.

Eine gute Uhr läßt sich nicht durch

<sup>1</sup>daher der Name 'circa-lunidian': etwa einem Mond -Tag entsprechend (luna (lateinisch) Mond, dies (gesprochen di-es) Tag)

unterschiedliche Temperaturen im Wasser oder am Land beeinflussen. So ist es auch bei der Gezeitenuhr von *Excirolana chiltoni*. Sie ist Temperatur-kompensiert.

### 2.3 Gezeitenrhythmen in Holzstämmen

Gezeitenrhythmen wurden nicht nur bei Organismen an den Meeresküsten gefunden, sondern auch bei Bäumen im Inland. Nach Zürcher et al. (1998) sollen sich die Durchmesser von Holzstämmen parallel zu den Schwerkraft-Gezeiten im Inland ändern. Abbildung 2.13 zeigt im oberen Teil als rote Kurve die Änderungen des Baumdurchmessers, im unteren Teil als blaue Kurve die Gezeitenkurve als Änderungen der Schwerkraft. Beide Kurven verlaufen gleich.

Das wurde an jungen Bäumen beobachtet und auch dann gefunden, wenn die

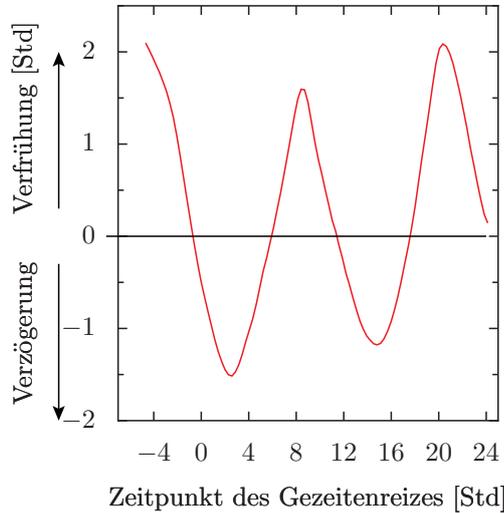


Abbildung 2.11: *Wie die Strandassel Excirolana auf Turbulenz reagiert: Die Schwimmaktivität von Excirolana chiltoni wurde an Einzeltieren oder in Gruppen für drei bis vier Tage im Freilauf gemessen. Dann wurde den Tieren oder Gruppen zu verschiedenen Phasen des Zyklus (Abszisse) zwei Stunden lang ein Gezeitenreiz in Form von Schütteln (jede Minute für 10 Sekunden) gegeben. Danach wurde wieder die Schwimmaktivität unter konstanten Bedingungen gemessen. Die Verschiebung des Rhythmus gegenüber dem Rhythmus vor den Reizen wurde als Verfrüfung (y-Achse nach oben) oder Verzögerung (y-Achse nach unten) in der Phasenresponsekurve aufgetragen. Nach Enright in DeCoursey (1976).*

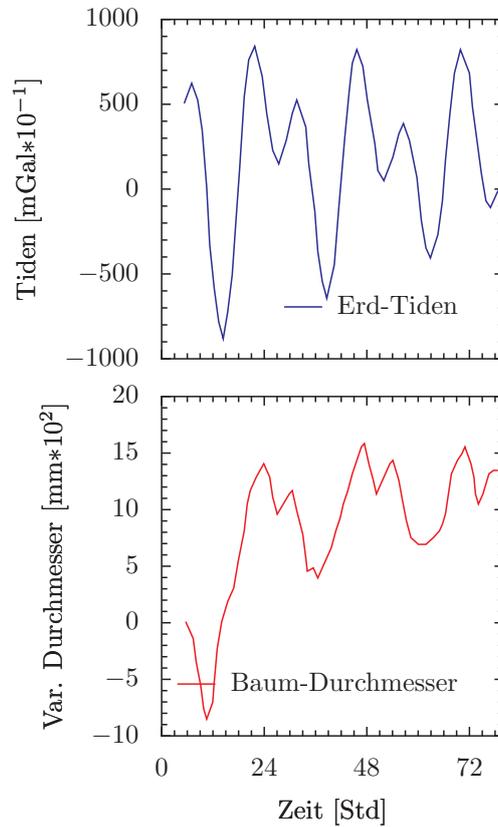


Abbildung 2.13: *Der Durchmesser von Holzstämmen (Ordinate, rote Kurve) ändert sich im Verlauf einiger Tage (Abszisse) parallel zu den Schwerkraft-Gezeiten im Inland (blaue Kurve). Untersuchungen von Zürcher et al. (1998).*

Temperatur, Feuchtigkeit und Lichtperiode konstant gehalten wurde. Die Rhythmen traten auch auf, wenn die Stammstücke von ihrer Krone und vom Wurzelsystem abgetrennt wurden. Man kann sie in solchen isolierten Stammstücken für mehrere Monate messen, solange das Kambium<sup>2</sup> noch lebt. Der Verlauf ist bei verschiedenen Bäumen gleich. Die Rhythmen lassen sich auch beobachten, wenn die Stammstücke im Dauerlicht oder im Dauerdunkel gehalten werden. Wird der Licht-Dunkel-Wechsel geändert, sodaß Licht nachts an und am Tage aus ist, bleibt der Rhythmus unverändert erhalten. Er ist auch noch im Winter zu sehen, wenn die Bäume in ihrer Ruheperiode sind.

Das klingt zunächst sehr mysteriös. Aber man kann tatsächlich auch auf der festen Erde Gezeitenkräfte nachweisen. Der Mond beeinflusst nicht nur die Wassermassen der Meere, sondern auch die Landmassen. Als Folge heben und senken sie sich, was etwa 20 cm ausmachen kann. In Bohrlöchern schwankt der Wasserspiegel im Gezeitenrhythmus, und bei Quellen wird die Wasserabgabe durch den Gezeitenrhythmus beeinflusst.

Wie der Durchmesser der Holzstämmen durch die Gezeitenkräfte geändert werden kann, ist noch nicht bekannt. Es wird vermutet, daß Wasser aus dem Zellinneren in die Zellwände und den äußeren Raum des Holzes gelangt. Dieser Vorgang kann irgendwie durch diese Kräfte beeinflusst werden.

---

<sup>2</sup>das Kambium ist eine Gewebeschicht zwischen dem inneren Holz und der äußeren Rinde und sorgt dafür, daß Bäume dicker werden können

## 2.4 Chronogeologie: Was uns Tages-, Monats- und Jahresringe bei Fossilien erzählen

Jeder kennt die Jahresringe eines Baumes. Sie kommen zustande, weil ein Stamm im Laufe des Jahres unterschiedlich stark in der Dicke zunimmt. Im Frühjahr und Sommer sind die Bedingungen zum Wachsen günstig. Die Zellen, die später zu Holz werden, sind deshalb groß. Im Herbst sind sie dagegen kleiner und im Winter gibt es kein Wachstum (Abbildung 2.14).

Jahresringe kannst Du auch bei Schalen von Muscheln und Schnecken beobachten. Denn auch in Meeren, deren Temperaturen jahresperiodisch schwanken, ändern sich die Bedingungen. Das Schalenwachstum spiegelt das wieder. Wie bei einem Baumstamm läßt sich das Alter einer Muschel feststellen, wenn man die Jahresringe zählt. Da aber die Schale bei einer Muschel jeden Tag wächst und sich im Schalenmuster erkennen läßt, ist es möglich, die Zahl der Tage pro Jahr auszuzählen. Wie zu erwarten, kommt man dann bei heute lebenden Muscheln auf 365 Tagesringe pro Jahr.

Nun ändern sich aber im Meer die Bedingungen nicht nur im Jahresrhythmus. Auch im Laufe eines Monats und/oder im Laufe von vierzehn Tagen (also mit den Spring- und Nipptiden) kann man Unterschiede in den Ablagerungen beim Wachstum der Schalen erkennen. Bei Schalen der Meresmuschel *Mercennaria mercenaria* kommt man dann auf 29.17 Tage pro Monat.

Solche Untersuchungen wurden auch an fossilen Schneckenschalen, Schalen anderer Meeresorganismen und Stromatolithen (Abbildung 2.15) gemacht. Dabei ergab sich, daß die Zahl der täglichen Ablagerun-

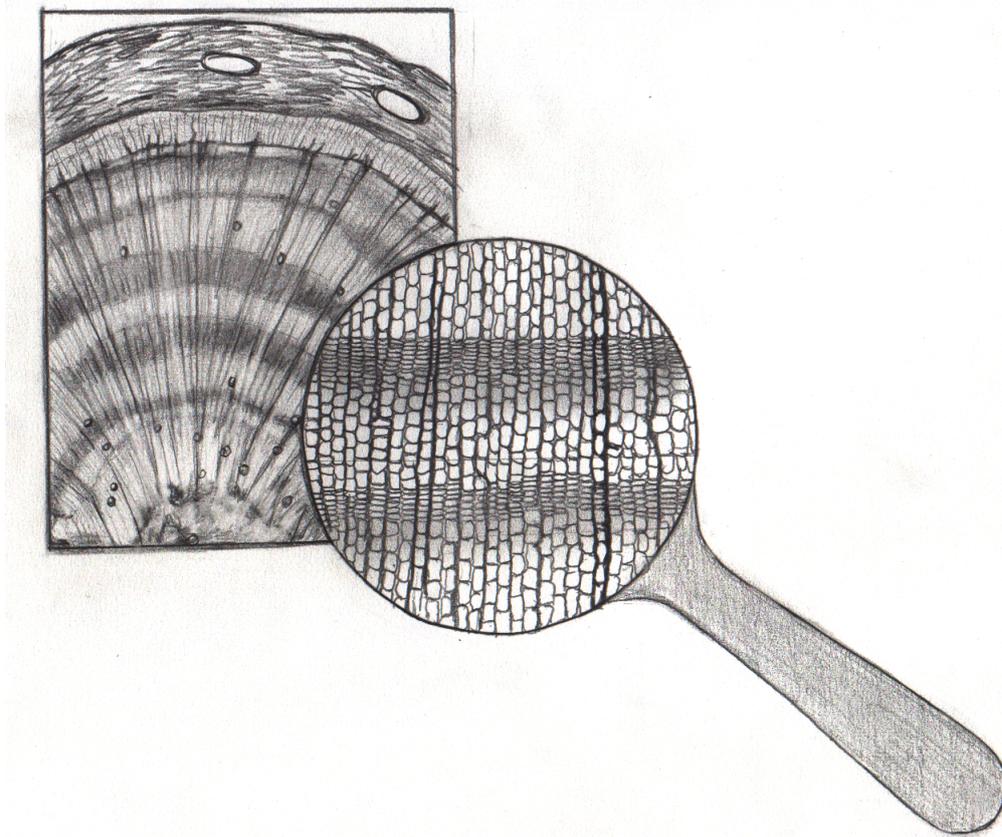


Abbildung 2.14: Stück aus dem Stamm einer vierjährigen Kiefer. Vier Jahresringe mit Frühjahrs- und Spätholz. Im Zentrum des Stammes Mark, von dem Markstrahlen ausstrahlen. Kambium, Bast und Borke außen. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man das Frühholz (große Zellen mit dünnen Zellwänden, links) und das Spätholz (schmale Zellen mit dicken Wänden, rechts) im Verlauf von zwei Jahren. Zeichnung von Mareike Förster

## 2 Gezeitenrhythmen



Abbildung 2.15: Links: Fossile Stromatolithen aus Marokko, Hamada du Guir süd-südöstliches Erfoud; Bild freundlicherweise von Hans-Ulrich Seitz, Tübingen, zur Verfügung gestellt. Mitte und rechts: Monatliche und vierzehntägige Wachstumsmuster von fossilen Stromatolithen (fossile, meist kalkige Sedimentgesteine, vorwiegend durch Cyanobakterien erzeugt, zum Teil über 3.5 Milliarden Jahre alt). Links ist der Monatsrhythmus ausgeprägter, rechts der vierzehntägige Rhythmus. Wachstumsrichtung nach oben. Länge des Präparates links 15mm, des rechten Präparates 7.5 mm. Nach Pannella et al. (1968)

gen pro Monat früher größer war. Und das gleiche ergab sich auch für die täglichen Ablagerungen pro Jahr. Nun sagt uns die Physik der Himmelskörper, daß ein Planet, der von einem Trabanten wie unserem Mond begleitet wird, allmählich in seinem Umlauf langsamer wird, weil Reibungen auftreten. Die kommen vor allem durch die Gezeiten der Wassermassen zustande. Der Mond entfernt sich dabei etwas von der Erde.

Tatsächlich hat man an fossilen Schalen gefunden, daß ein Monat früher mehr Tage hatte. Statt 29.17 heute waren es vor 18 Millionen Jahren 29.40, vor 46 Millionen Jahren 29.82, vor 72 Millionen Jahren 29.92, vor 305 Millionen Jahren 30.07 und vor 510 Millionen Jahren 31.56 Tage. Auch die Zahl der Tage pro Jahr nimmt zu, wenn man die Tagesablagerungen pro Jahr bestimmt.

Wenn wir die Werte in einer Kurve auftragen (Abbildung 2.16), zeigt sich allerdings, daß diese Änderungen nicht gleichmäßig verliefen. Vielmehr gab es Zeiten, in

denen die Änderungen rasch erfolgten (zum Beispiel in den letzten 100 Millionen Jahren und vor 300 bis 500 Millionen Jahren). Man erklärt das mit der Ausdehnung der Weltmeere. Sind sie groß, gibt es stärkere Gezeiten und damit auch größere Reibungen. Die Erde wird dann langsamer. In den letzten 100 Millionen Jahren war der Atlantik sehr ausgedehnt, vor 300 bis 500 Millionen Jahren war der Pazifik sehr groß. In der Zeit dazwischen war der Atlantik klein.

## 2.4 Chronogeologie: Tages-, Monats- und Jahresringe bei Fossilien

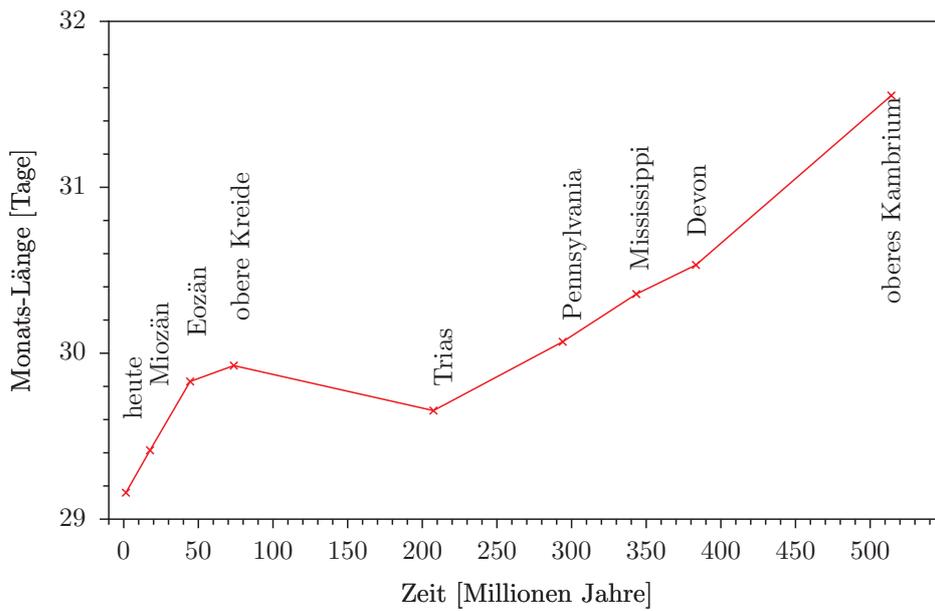


Abbildung 2.16: Aus dem monatlichen Wachstumsmuster von fossilen Muschelschalen wurden die Zahl der Tage pro Monat bestimmt und gegen die geologische Zeit aufgetragen. Zeiten mit wenig Änderungen (vor 100 bis 300 Millionen Jahren) wechseln mit Zeiten stärkerer Änderungen (die letzten 100 Millionen Jahre und vor 300 bis 500 Millionen Jahren) ab. Nach [Pannella et al. \(1968\)](#)

## 2 Gezeitenrhythmen

## 3 Vierzehntägige Rhythmen

*Ebbe und Flut werden im Laufe von vierzehn Tagen immer stärker, um dann wieder abzunehmen. Das beruht auf der Konstellation von Erde, Mond und Sonne. Es entstehen Spring- und Nipptiden. An sie haben sich einige Lebewesen der Meeresküsten angepaßt. Drei Beispiele werden vorgestellt, das Laichen eines Fisches, das Freisetzen der Larven bei einer Landkrabbe, und das Schlüpfen der Eintagsmücke Clunio.*

Die Unterschiede zwischen Ebbe und Flut ändern sich mit dem Mondstand. Bei Vollmond und Neumond stehen Erde, Mond und Sonne auf einer Linie. Deshalb wirken die Sonnen- und Mondkräfte zusammen, sodaß die Fluten besonders hoch und die Ebben besonders niedrig sind. Man spricht dann von Springtiden. Bei Halbmond steht der Mond senkrecht zur Linie Erde-Sonne. Die Schwerkkräfte des Mondes und der Sonne wirken jetzt aus verschiedenen Richtungen und die Kräfte sind geringer. Man spricht dann von Nipptiden (siehe Abbildung 1.2). Die Gezeiten des Meeres (und die der Landmassen!) zeigen aus diesem Grunde vierzehntägige Variationen in ihrer Stärke. An diese Rhythmen haben sich eine ganze Reihe von Organismen der Küstengebiete angepaßt.

Wir wollen vierzehntägige Rhythmen an drei Beispielen kennen lernen. Zunächst wird über das Laichen der Ährenfische am Strand von Californien berichtet. Bei der Landkrabbe *Sesarma haematocheir* werden die Larven im vierzehntägigen Rhythmus von den Muttertieren freigesetzt. Bei Populationen der Einstundenmücke *Clunio ma-*

*rinus* schlüpfen Mücken alle vierzehn Tage zu bestimmten Zeiten, die den Tieren erlauben, sich fortzupflanzen und die Eier abzulegen. Darüber gibt es auch einen Film (Neumann (1973)). Ein weiterer Film über vierzehntägige Rhythmen wurde am Ährenfisch *Leuresthes tennis* in Californien gedreht (Walker (1964)). Dieser Film und der vorher erwähnte kann am Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen von Schulen ausgeliehen werden.

### 3.1 Ährenfische laichen am Strand

An der Küste Kaliforniens gibt es einmal im Jahr ein großes Spektakel: der Ährenfisch *Leuresthes tennis* laicht. Mit der Flut kommen tausende von Fischen an den Strand. Die Weibchen bohren ihren Hinterleib in den feuchten Strand und legen mit zitternden Bewegungen ihre Eier tief im Sand ab. Während sie das tun, werden sie von männlichen Tieren umringt und diese versuchen, mit ihrer 'Milch'<sup>1</sup> die Eier zu befruchten (Abbildung 3.1).

Die Befruchtung der Eier wird bei diesen Fischen auf einen sehr schmalen Zeitraum begrenzt. Dadurch wird die Befruchtungschance stark erhöht. Außerdem wird zu einer Zeit gelaicht, von der ab die Fluten von Tag zu Tag stärker steigen. Dadurch werden die Eier mit immer mehr Sand bedeckt (Abbildung 3.2 oben). Vierzehn Tage später werden sie dann wieder durch die fal-

<sup>1</sup>so wird der Samen bei Fischen genannt



Abbildung 3.1: Ein Ährenfisch legt am californischen Strand seine Eier in den feuchten Sand ab. Ein Männchen umkringt es und besamt die Eier mit seiner 'Milch'. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus *Geo*, Dezember 1984

lenden Fluten frei gewaschen. Genau diese Zeit brauchen die Embryonen in den Eischalen, um sich zu einem Baby-Fisch zu entwickeln. Die letzte Flut wäscht schließlich die Eier aus dem Sand aus (Abbildung 3.2 unten). Sie werden durcheinandergewirbelt und durch dieses mechanische Schütteln schlüpfen die Babyfische aus der Eischale. Die Flut zieht die Jungfische ins Meer. Viele von ihnen werden dort Beute von Raubfischen, aber es bleiben genügend übrig, um die Art am Leben zu erhalten.

### 3.2 Alle vierzehn Tage die Kinder ins Meer schicken

*Sesarma haematocheir* ist eine Landkrabbe, die in Japan ziemlich verbreitet ist. Verschiedene Populationen leben in ganz unterschiedlichen Habitaten. Aber alle müssen dafür sorgen, daß ihre Larven ins Meer gelangen. Ein längerer Aufenthalt im Süßwasser wäre für sie tödlich. Eine Population dieser Art lebt als erwachsenes Tier in den Bergen über dem Ogamofluß bei Kyoto. Die Krabben paaren sich im Sommer. Die befruchteten Eier werden ausgeschieden und bleiben an Haaren auf der Unterseite des Hinterleibs der Weibchen kleben. Wenn die Larven sich bis zum Zoea-Stadium<sup>2</sup> entwickelt haben, läuft das Weibchen am späten Nachmittag an den Fluss. Zur Dämmerung geht sie ins Wasser, hält sich an einem Stein fest und schlägt ihr Abdomen kräftig auf und ab. Dadurch werden die Larven dazu gebracht, aus der Eimembran zu schlüpfen. Sie schwimmen die etwa 100 Meter des Flusses bis zur Mündung ins Meer und entwickeln sich dort im Salzwasser weiter (Saigusa and Hidaka (1978)).

<sup>2</sup>typische Larvenform der meisten Zehnfüßer-Krabben mit Schwebefortsätzen

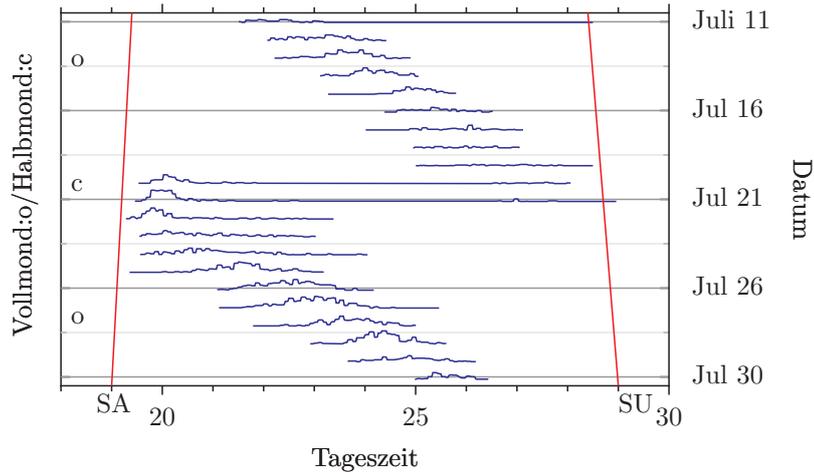


Abbildung 3.3: Zoea-Larven-Abgabe durch weibliche Landkrabben *Sesarma haematocheir*. Für jeden Tagesverlauf (waagerechte rote Linien) wurde die Zahl der Weibchen, die Larven abgeben, als Kurve aufgetragen (dicke rote Kurven). Sonnenauf- (SA, erste blaue Linie) und -untergang (SU, zweite blaue Linie) und Mondauf- und -untergang (blaue Kurven) sind mit der ersten und zweiten Flut des Tages eingetragen. Neumond •, Vollmond o, Halbmond c. Nach Saigusa (1986).

Die Larven werden nur zur Abenddämmerung und besonders zahlreich an Tagen um den Voll- und Neumond herum abgegeben (Abbildung 3.3). Auslöser dafür ist das Licht-aus-Signal. Aber was steuert den zweiwöchigen Rhythmus? Dazu wurden von Saigusa in Japan Versuche gemacht. Werden die Tiere im 14:10 Stunden Licht-Dunkel-Wechsel bei 23°C im Labor gehalten, bleibt der vierzehntägige Rhythmus für etwa sechs Zyklen erhalten. Er wird also durch eine Uhr gesteuert, die einmal in vierzehn Tagen umläuft. In einem weiteren Experiment wurde im 14:10 Stunden Licht-Dunkel-Wechsel künstliches Mondlicht gegeben, jede Nacht um 48 Minuten später, wie es in der Natur geschehen würde. Allerdings war der künstliche Mondzyklus um sieben Tage gegen den natürlichen versetzt (Abbildung 3.4, Saigusa (1986)). Es zeigte sich, dass das künstliche Mondlicht den Rhythmus synchronisiert, mit dem die

Zoea-Larven von den Weibchen ins Wasser abgegeben werden.

### 3.3 Sie tanzten nur eine Stunde: *Clunio*

Die kleine Einstundenmücke *Clunio marinus* (eine Zuckmücke, *Chironomide*) kommt an den europäischen Küsten des Atlantik vor (eine Population auch in der Ostsee; sie verhält sich aber anders). Die Larven leben in Algenrasen im untersten Bereich, der noch von den Gezeiten beeinflusst wird. Kurz vor einer Zeit der Springtiden verpuppen sich reife Larven. Drei bis fünf Tage später schlüpfen zur Ebbezeit die männlichen Tiere. Sie fliegen über das trocken gefallene Gebiet, bis sie ein Weibchen gefunden haben. Diese können nur mit Hilfe der Männchen aus der Puppenhülle schlüpfen (Abbildung 3.5). Sie sind flügellos und

### 3 Vierzehntägige Rhythmen

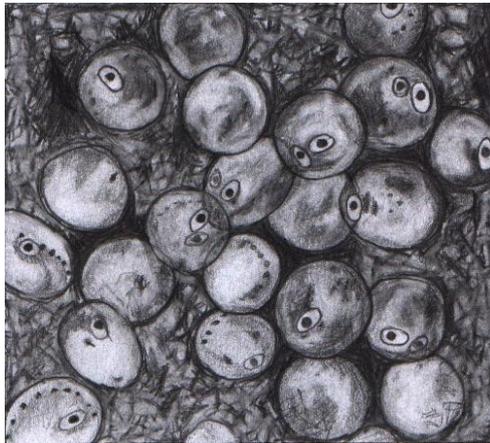
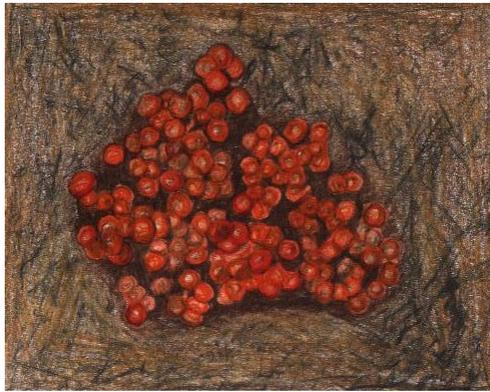


Abbildung 3.2: Ährenfisch-Laich unmittelbar nach der Ablage durch die Weibchen in den feuchten Sand (oben) und vor Schlüpfen der Babyfische -die Augen sind gut sichtbar- (unten). Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus *Geo*, Dezember 1984

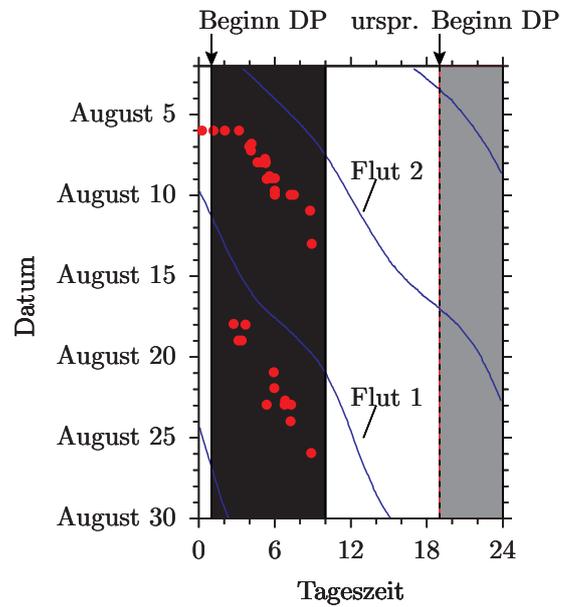


Abbildung 3.4: Zoea-Larven-Abgabe durch weibliche Landkrabben *Sesarma haematocheir*. Der Licht-Dunkel-Wechsel wurde auf 6 Stunden später verschoben als in der Kontrolle (nicht gezeigt). Während die Kontrolltiere die Larven zur Zeit der ersten Flut (Flut 1) oder der zweiten Flut (Flut 2) abgeben würden, sind diese Zeiten bei den Versuchstieren um sechs Stunden verzögert (rote Punkte). Da Gezeitenrhythmen nicht durch den Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert werden, muß die verstellte Tagesuhr die Monduhr verstellt haben. Nach Saigusa (1986).

### 3.3 Sie tanzten nur eine Stunde: Clunio

werden vom Männchen an geeignete Stellen gebracht, wo sie die befruchteten Eier als gallertiges Paket an Rotalgen ablegen (Abbildung 3.6). Ihre Lebensaufgabe ist er-

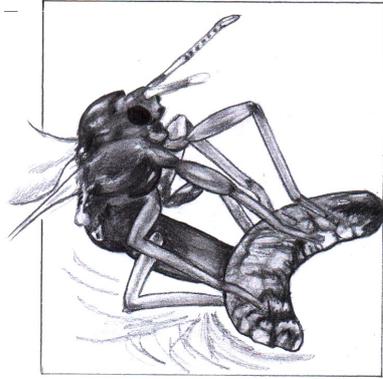


Abbildung 3.5: Ein Männchen der Einstundenmücke *Clunio marinus* (Chironomide) kopuliert mit einem Weibchen (diese sind flügellos), nachdem es diesem die Puppenhülle mit seinem besonders großen 'Hypopyg' des Hinterendes aufgeschnitten hat. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus Caspers (1951)

füllt und die Tiere schnurren völlig ein, um kurz danach zu sterben. Deshalb heißen sie auch Einstundenmücken. Auch die Männchen sterben, nachdem sie die Weibchen befruchtet haben, und die Leichen werden von der Flut hinweggespült.

Diese Insekten benutzen eine Vierzehntage-Uhr, um zur Zeit der Springtiden zu schlüpfen. Der Wasserspiegel ist dann zur Zeit der Ebbe besonders niedrig. Eine Tagesuhr läßt sie Tiere zu einer bestimmten Tageszeit schlüpfen, wenn am Standort der Population Ebbe herrscht. Das ist für die Population an der Küste von Helgoland am Abend. Damit ist gewährleistet, daß die Tiere schlüpfen und sich paaren, wenn das Substrat wirklich trocken gefallen ist. Die tidalen Muster an den Küsten des Atlantik und der Nordsee

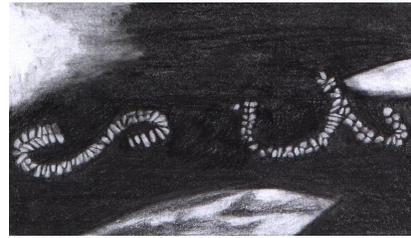


Abbildung 3.6: Ein Eipaket der Einstundenmücke *Clunio marinus* wurde von einem Weibchen auf einem Rotalgen-Polster bei extremer Ebbe abgelegt. Zu dieser Zeit sind die Algen nicht vom Wasser bedeckt. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus Geo Dezember 1984

sind im Buch von Endres and Schad (1997) aufgezeigt. Jeden Tag kommen Ebbe und Flut 50 Minuten später. Alle 14 bis 15 Tage wiederholt sich die gleiche Situation der extrem niedrigen Ebbe an der Küste, die für die Fortpflanzung der Tiere günstig ist. Um diese zeitlichen Bedingungen richtig zu verstehen, wollen wir uns im Folgenden die Einzelheiten der zeitlichen Steuerung genauer ansehen.

Als Zeitmechanismen dienen dem Tier eine circadiane Uhr und eine vierzehntägige Uhr (rot eingerahmt in Abbildung 3.7). Zwar sind das innere Uhren, aber sie müssen von äußeren Zeitgebern gestellt werden. Zeitgeber für den Tagesrhythmus ist der Licht-Dunkel-Zyklus. Zeitgeber des vierzehntägigen Rhythmus ist bei südlichen Populationen (Frankreich, Portugal, Spanien) das Mondlicht. Nördlichere Populationen benutzen dagegen andere Zeitgeber. Die Sommernächte sind im Norden zu kurz und der Mond steht zu niedrig, um mit seinem Licht als Zeitgeber zu wirken. Stattdessen werden Wasserturbulenzen (50-200Hz) benutzt, die durch die eintreffende Flut erzeugt werden. Der Wechsel von stärkerer zu schwächerer Turbulenz ist besonders wirk-

### 3 Vierzehntägige Rhythmen

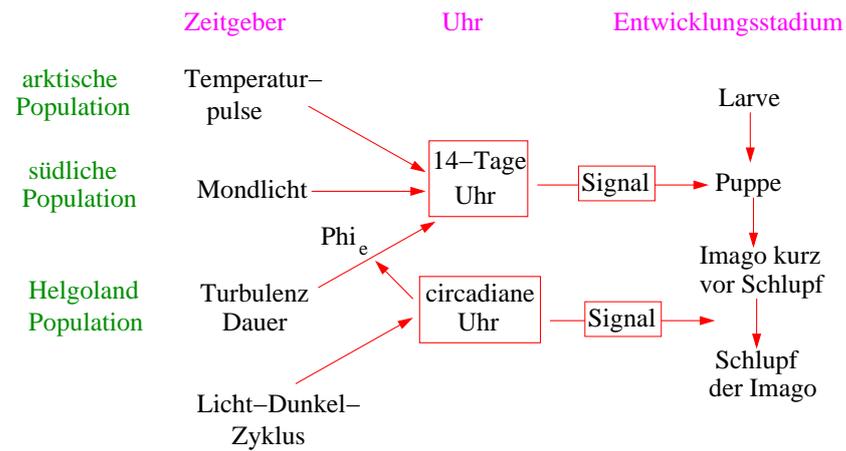


Abbildung 3.7: Bei der Einstundenmücke *Clunio marinus* wird das Verpuppen durch Signale einer vierzehntägigen Uhr und das Schlüpfen der Imago aus der Puppenhülle durch Signale einer circadianen Uhr gesteuert. Zeitgeber der circadianen Uhr ist der Licht-Dunkel-Wechsel, Zeitgeber der vierzehntägigen Uhr je nach Population Temperaturpulse (arktische Population), Mondlicht (südliche Population) oder Turbulenz des Wassers (Helgoländer Population). Die Turbulenz muss eine gewisse Zeit andauern und zu einer empfindlichen Phase der circadianen Uhr aufhören, damit die vierzehntägige Uhr von diesem Zeitgeber synchronisiert werden kann. Nach [Neumann \(1976\)](#) und [Neumann \(1988\)](#).

sam. Dieser Wechsel wird von Mechano-Rezeptoren wahrgenommen. Die Zeitgeber müssen bei *Clunio* mindestens 6 Stunden, optimal 8 Stunden einwirken. Das circadiane System ist zur Tagzeit für die Zeitgeber empfindlich. Es dient als Filter im Gehirn, um den vierzehntägigen Oszillator zu steuern. Dieses Ereignis kommt nur alle 14 bis 15 Tage vor.

Von *Clunio* gibt es verschiedene Küstenpopulationen (Abbildung 3.8). Alle schlüpfen zur Zeit des jeweiligen Springniedrigwassers (Vollmond oder Neumond). Es handelt sich um geographisch isolierte Zeit-Rassen (Abbildung 3.9). Je nachdem, wann an den verschiedenen Küsten die Ebben auftreten, schlüpfen die Tiere zu unterschiedlichen Tageszeiten. Kreuzt man Tiere verschiedener Populationen, schlüpfen die Nachkommen zu Zeiten, die zwischen denen der beiden Eltern-Populationen liegen. Für diese Zeitunterschiede sind aber nicht ein, sondern zwei bis drei gleichartige Gene verantwortlich.

Über die physiologischen Vorgänge, die diesem Verhalten zugrunde liegen, weiß man noch nicht viel. Im Gehirn werden zu bestimmten Zeiten von neurosekretorischen Zellen Hormone abgesondert, die den Schlüpfzeitpunkt am Tage bestimmen<sup>3</sup>. Solche physiologischen Zeitmeß-Mechanismen (also Uhren) koppeln physiologische Leistungen mit einem zyklischen Umweltfaktor. Dieser Zeitgeber aus der Umwelt muß zuverlässig sein und der Organismus muß ihn wahrnehmen können (Rezeptoren für ihn haben). Die Umweltbedingungen, die für die Selektion der verschiedenen geografischen Rassen zuständig waren, können ganz andere Zeitgeber sein.

Für die Selektion der Rassen bei *Clunio* diente das Tageslicht als Zeitgeber. Es ist der Faktor, der unmittelbar wirkt (man nennt ihn auch ultimativen Faktor). Als Selektionsfaktor für die richtige tageszeitliche Phasenbeziehung dient jedoch der Gezeitenzyklus, der nur mittelbar wirkt (man nennt ihn auch proximativen Faktor). Bei *Clunio*-Populationen im Norden sind Gezeitenturbulenz und Tag-Nacht-Rhythmus Zeitgeber. Bei Populationen im Süden dagegen sind es Mondlicht und Tag-Nacht-Rhythmus. Es kommen aber auch Mechanismen zur Geltung, die keine zyklische Uhr verwenden, sondern Längen bestimmen können, also eine Art Stoppuhr. Zum Beispiel, ob die Turbulenz länger als 6 Stunden andauert. Arktische Rassen besitzen solch einen Stoppuhr-Mechanismus. Sie messen damit Temperaturdifferenzen.

---

<sup>3</sup>Ähnlich ist es bei der hormonellen Kontrolle des Schlüpfens beim Riesenseidenspinner ([Truman \(1992\)](#)).

### 3 Vierzehntägige Rhythmen

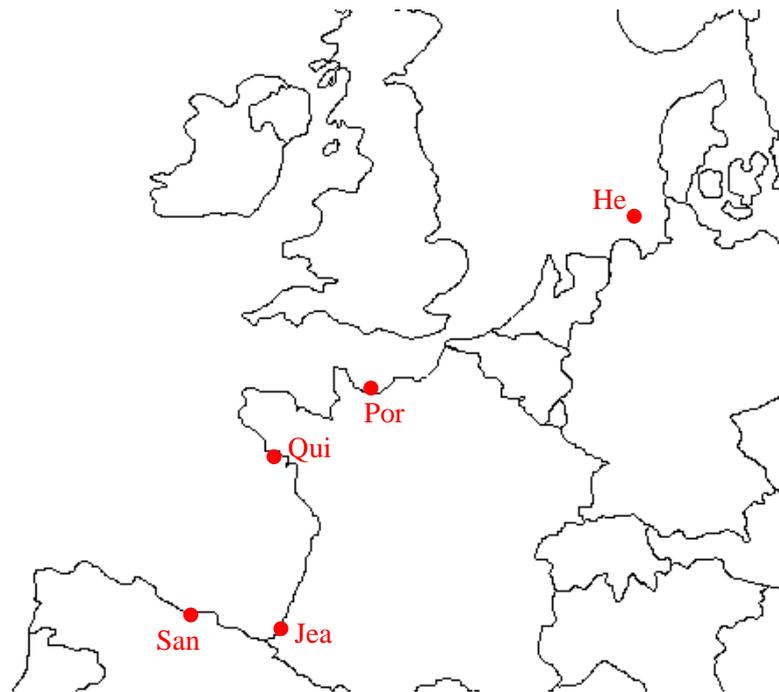


Abbildung 3.8: Fundstellen der Einstundenmücke *Clunio marinus* von der Atlantik- und Nordseeküste (vergleiche mit Abbildung 3.9). Die Fundorte (deutsche Bucht - Helgoland, Normandie - Port-en-Bessin, Bretagne - Quiberon, Baskenküste - St. Jean-de-luz und nordspanische Küste - Santander) sind in der Kartenskizze mit roten Punkten markiert. Nach [Neumann \(1966\)](#).

### 3.3 Sie tanzten nur eine Stunde: Clunio

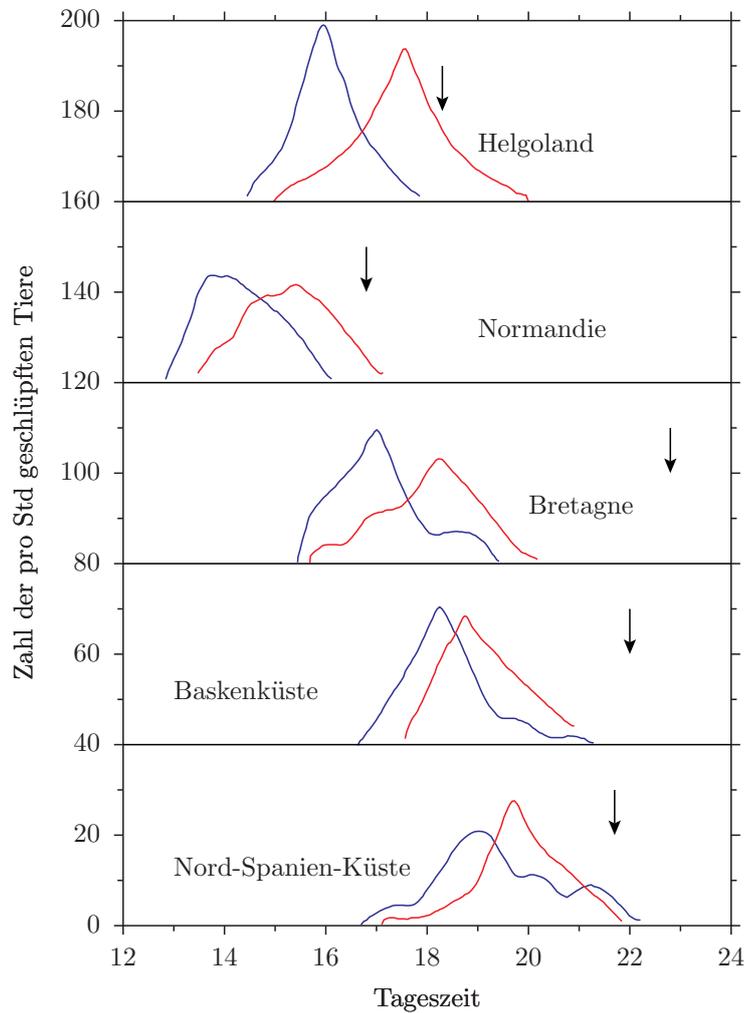


Abbildung 3.9: Das Schlüpfverhalten in Populationen der Einstundenmücke *Clunio marinus* von der Atlantik- und Nordseeküste ist rechts unten für Männchen (rot) und Weibchen (blau) dargestellt. Es ist in allen Fällen einige Stunden vor der örtlichen Niedrigwasserzeit (Pfeil mit Variation). Zu den Fundstellen (Deutsche Bucht - Helgoland, Normandie - Port-en-Bessin, Bretagne - Quiberon, Baskenküste - St. Jean-de-luz und Nord-Spanische Küste - Santander) siehe Karte in Abbildung 3.8. Nach Neumann (1966).

### 3 *Vierzehntägige Rhythmen*

## 4 Monatsrhythmen

*Monatsrhythmen mit Perioden von 28 Tagen werden am Trichterbau des Ameisenlöwen und am Schwärmen des Palowurmes vorgestellt. Frauen menstruieren im Rhythmus von 26 bis 30 Tagen. Der Zeitpunkt der Menstruation ist aber nicht mit dem Mondrhythmus korreliert. Möglicherweise war das früher der Fall. Bei Primaten in Südamerika erfolgt die Paarung und der Eisprung zur Zeit des Vollmondes.*

Wir haben jetzt bei verschiedenen Organismen Gezeitenrhythmen und Vierzehntage-Rhythmen kennengelernt. Es gibt aber auch Anpassungen von Lebewesen an den Monatsrhythmus. Der Mond hat nach 28 Tagen wieder die gleiche Phase (zum Beispiel Vollmond oder Neumond). Wenn also Tiere das Licht des Vollmondes benutzen, um damit bestimmte physiologische Vorgänge oder Verhaltensweisen in Gang zu setzen, wäre eine Monduhr sinnvoll, die einen Umlauf in 28 Tagen hat. Tatsächlich gibt es das. Wir wollen ein paar davon kennenlernen. Wer mehr darüber wissen will, sollte im Buch von [Endres and Schad \(1997\)](#) nachlesen.

### 4.1 Trichterbaggern im Mondrhythmus

Bei einigen Insekten schwankt die Aktivität im Monatsrhythmus. Der Ameisenlöwe *Myrmeleon formicarius* (er ist weder eine Ameise, noch ein Löwe, sondern gehört zu den echten Netzflüglern oder *Planipennia*) ist dafür ein interessantes Beispiel. Die hell- bis dunkelgrau gefärbten Lar-

ven (Abbildung 4.1 links) bauen im Sand oder in sandigen Böden Trichter (Abbildung 4.1 Mitte). Sie suchen sich dazu Plätze aus, die einerseits vor Regen geschützt sind, andererseits aber gut besonnt sind, also Böschungen, Waldränder oder Gebüsche. Sie können nur rückwärts laufen, weil die Borsten am Körper nach vorn gerichtet sind. Ruckartig graben sie sich sehr schnell in den Sand und werfen dann, wenn der Kopf unterm Sand ist, schnell und weit den Sand nach außen. Dabei gelangen sie immer tiefer. Schon nach kurzer Zeit kann der Trichter fertig sein. Er kann 5 cm tief sein und einen bis zu 8 cm großen Durchmesser haben. Die Larve sitzt im Zentrum des Trichters eingegraben. Nur die zu Saugzangen umgebildeten Mundwerkzeuge ragen aus dem Sand. Rieselt Sand in den Trichter, wird er sofort wieder herausgeworfen. Ein Insekt, das in den Trichter rutscht, wird sofort mit den Zangen geschnappt. Gift wird in das Opfer gespritzt und danach wird es ausgesaugt. Wenn ein Tier versucht, aus dem Trichter zu entkommen, wird es mit Sand bombardiert, bis es wieder hinunterfällt. Steht der Winter vor der Tür, graben sich die Larven tiefer in den Boden ein. Wie lange die Larvenperiode dauert, hängt stark vom Klima und von der Nahrung ab. Normalerweise überwintert die Larve ein zweites Mal im folgenden Jahr. Im Mai hört sie auf zu fressen, spinnt einen kugeligen Kokon mit etwa 2 cm Durchmesser und verpuppt sich darin. Die erwachsenen Tiere (Abbildung 4.1 rechts) schlüpfen Ende Juni bis Juli.

#### 4 Monatsrhythmen

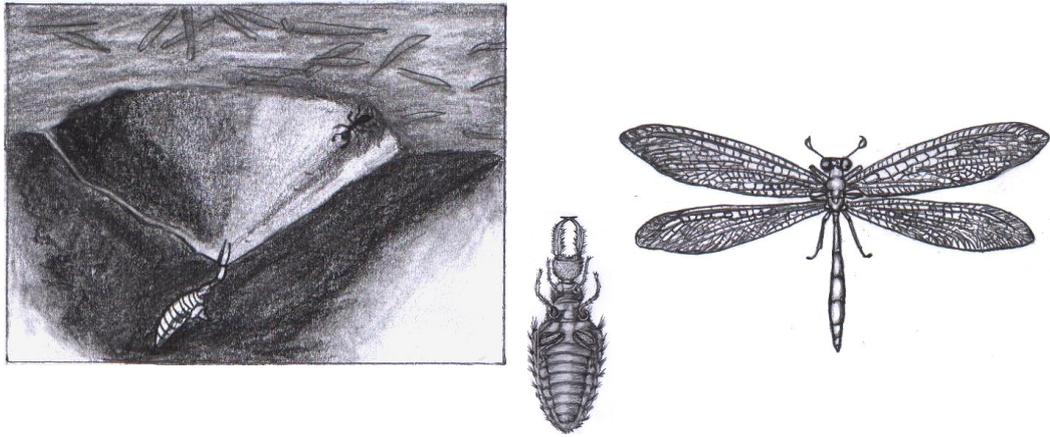


Abbildung 4.1: Links: Am Grunde seines Trichters wartet die Larve des Ameisenlöwen *Myrmeleon obscurus* auf Beute. Mitte: Mit den großen Zangen packt sie die Beute und spritzt Verdauungssaft in sie. Später wird dann der verflüssigte Beuteinhalt aufgesaugt. Die Larve besitzt keinen Darmausgang. Nur bei der Häutung wird über den Mund Harnsäure als Verdauungsrest ausgeschieden. Rechts: Die Imago sieht aus wie eine Libelle, gehört aber zu der Familie der Neuropteren. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus [Hesse and Doflein \(1914\)](#).

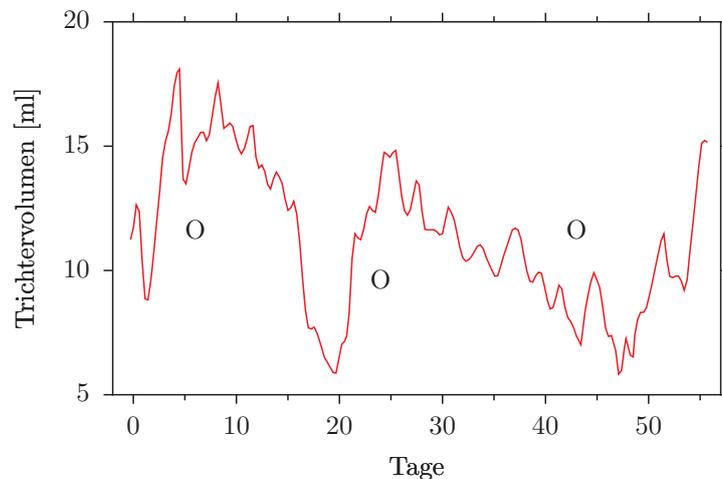


Abbildung 4.2: Volumen des Trichters vom Ameisenlöwen *Myrmeleon obscurus* (Neuroptera) schwankt im monatlichen Rhythmus. Zu Zeiten von Vollmond (offene Kreise) sind die Trichter viel größer als einige Tage vorher. Die Kurve stellt die Messergebnisse von 24 Larven dar, die für 55 Tage im Dauerdunkel gehalten wurden. Nach [Youthed and Moran \(1969\)](#).

Der Trichterbau des Ameisenlöwen (Abbildung 4.1) ist im Laufe eines Monats unterschiedlich groß. Um den Vollmond herum sind die Trichter groß, einige Tage vorher klein (Abbildung 4.2). Es handelt sich dabei um einen echten Monatsrhythmus, weil er auch im Labor im Dauerdunkel beobachtet werden kann. Um die Trichtergröße zu messen, wurde gemeinerweise von dem Forscher der herausgeworfene Sand, nachdem er das Volumen bestimmt hatte, wieder in den Trichter geworfen. Daraufhin ging der Ameisenlöwe wieder an die Arbeit und warf ihn erneut heraus.

Auch das Schlüpfen von Insekten kann im Monatsrhythmus erfolgen. Am Viktoriasee in Afrika lebt eine Eintagsfliege *Povilla adusta*. Sie schlüpft in den Nächten kurz vor und nach Vollmond, besonders zahlreich aber am zweiten Tag nach Vollmond (Abbildung 4.3). Die geschlüpften Tiere leben nur eineinhalb Stunden. Deshalb müssen die Tiere in einem engen Zeitfenster schlüpfen, damit sie sich paaren können. Sie tun das in der Zeit, in der die kurze Dämmerung<sup>1</sup> durch den Vollmond verlängert wird. In dieser Zeit findet der Hochzeitsflug statt und die Kopulation. Auch im Labor wird dieser Rhythmus beibehalten; er beruht also auf einer inneren Uhr.

## 4.2 Wie der Mond den Samoanern ein Festmahl beschert

In Samoa und anderen Inseln des südlichen Pazifik gibt es im Herbst von Alters her ein großes Fest, wenn der Palolowurm schwärmt. Für die Eingeborenen der Südseeinseln ist dieser Vielborster (Polychät) ein köstlicher Leckerbissen (Abbildung 4.4 und Bild am Anfang des Buches).

<sup>1</sup>der Viktoriasee liegt nicht weit vom Äquator entfernt, daher ist die Dämmerung kurz



Abbildung 4.4: *Palolowürmer leben in Korallenriffen der Palolo-, Samoa- und Fidschi-Inseln. Die Geschlechtsprodukte werden in der fünften bis vierten Nacht vor Vollmond im Oktober/November jedes Jahres abgegeben und schwimmen zur Meeresoberfläche. Die Einwohner der Inseln fangen sie während dieser Nächte als Delikatesse. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild aus Caspers (1951).*

Das Schwärmen des ‘Mbalolos’, wie er in Samoa heißt, geschieht zu ganz bestimmten Zeiten des Jahres und wird sehnsüchtig erwartet. Das Meer wird in kurzer Zeit zu einem brodelnden Gewimmel von Palolo-Hinterleibern. Der Würmersegen wird in geflochtenen Körbchen aus dem Wasser geschöpft und für einen großen Festschmaus vorbereitet. Man isst die Mbalolo entweder roh oder in frischen Blättern eingewickelt gebacken als höchste Delikatesse (Abbildung 4.5).

Der Palolowurm *Eunice viridis* lebt in großer Zahl in Korallenriffen in der Nähe der Palolo-, Samoa- und Fidschi-Inseln. Er gräbt gewundene Röhren in die Korallen. Sein Wurm-förmiger Körper ist leuchtend grün gefärbt und wird bis 40 cm lang (Abbildung 4.6). Jedes Jahr werden im Oktober und November von den geschlechtsreifen Tieren die Hinterteile mit den Geschlechtsprodukten (‘Epitok’) abgeschnürt. Sie schwimmen an die Oberfläche des Mee-

#### 4 Monatsrhythmen

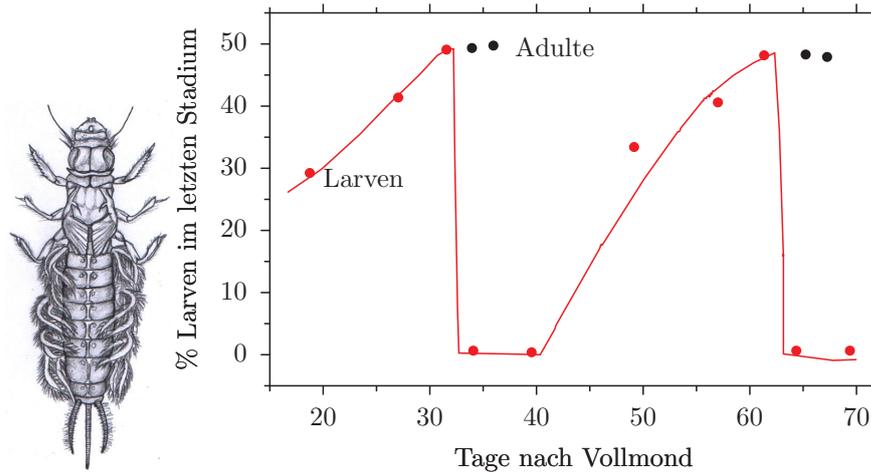


Abbildung 4.3: *Povilla adusta* (Adulttiere: links) schlüpft kurz nach Vollmond in großer Zahl vom Viktoriasee. Es handelt sich dabei um einen Monatsrhythmus mit einer Periodenlänge von etwa 30 Tagen. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Bild in Corbet et al. (1974)

res und schwärmen dort. Das passiert an nur zwei oder höchstens drei Tagen nach dem dritten Mondviertel und beginnt zu einer ganz bestimmten Zeit nach Mitternacht. Dieser Zeitpunkt hängt von der geografischen Lage der Inseln ab. Auf der am weitesten im Westen gelegenen Insel Manua beginnt das Schwärmen um Mitternacht, auf Tutuila um 0:30, auf den weiter östlich gelegenen Inseln Upolu und Savaii erst zwischen 5:00 und 6:00 morgens.

Normalerweise schwärmen die Tiere kurz nach dem dritten Mondviertel Ende Oktober. Im November schwärmen dann nur noch wenige Tiere zu den entsprechenden Mondphasen. Liegt das dritte Mondviertel aber vor dem 18. Oktober, findet das Hauptschwärmen im November statt.

Wir haben hier also einen Meeresbewohner vor uns, der nur zu ganz bestimmten Zeiten schwärmt: Fünf bis vier Tage vor Vollmond zu nur zwei oder drei Gelegenheiten im Herbst (Oktober/ November) und nur zu einer bestimmten Tageszeit. Damit

wird die Chance enorm gesteigert, daß die Eizellen befruchtet werden. Wenn er die Eier und Samen ohne ein solches 'Zeitfenster' abgeben würde, sondern stattdessen kontinuierlich, müßte er 732 mal so viele Eier und Spermien produzieren, um die gleiche Chance zu haben, sich zu vermehren<sup>2</sup>. Auf diese Weise wird die Wahrscheinlichkeit, dass es zur Befruchtung kommt, stark erhöht (Hauenschield et al. (1968), Caspers (1951), Caspers (1984)).

Es gibt noch zahlreiche weitere Beispiele für lunare Rhythmen. Hier soll nur noch auf den Guppyfisch hingewiesen werden. Bei ihm soll die Farblichtempfindlichkeit auf gelb und violett um eine Zehnerpotenz im Laufe eines Monats schwanken (Lang (1970)). Welcher Zeitgeber diesen Rhythmus synchronisiert, ist bisher unbekannt. Unterschiede im Luftdruck und Schwankungen der Luftelektrizität wur-

<sup>2</sup>6 Tage statt 365: 61 (365:6) mal höhere Chance, 2 Stunden statt 24: 12 (24:2) mal höhere Chance, insgesamt 12\*61 = 732 mal höhere Chance

## 4.2 Wie der Mond den Samoanern ein Festmahl beschert

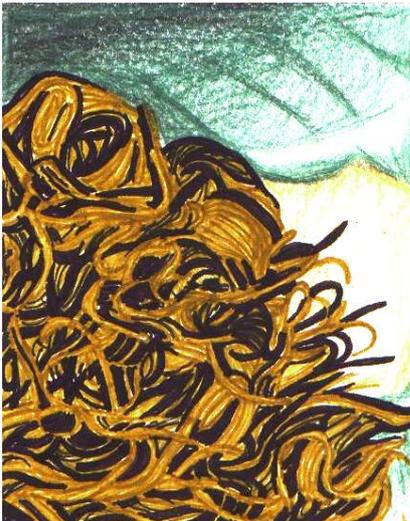


Abbildung 4.5: Wenn die Palolowürmer schwärmen, gibt es auf den Palolo-, Samoa- und Fidschi-Inseln ein großes Fest (oben). Die 'Mbalolo', wie sie von den Einwohnern der Inseln genannt werden, werden roh oder in Blättern gebacken als Delikatesse gegessen (unten und Bild am Anfang des Buches). Von Mareike Förster nach einer Fotografie in *Geo* 1984 gemalt.

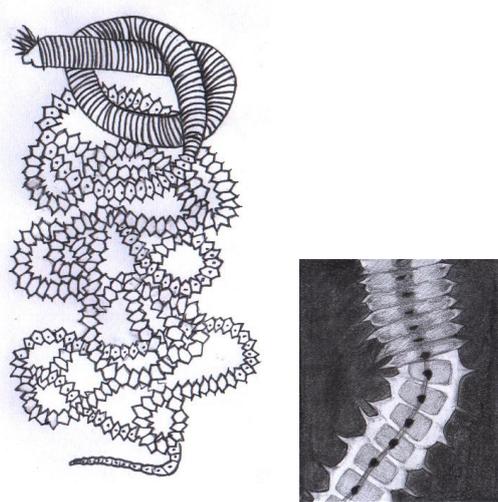


Abbildung 4.6: Links: Palolowurm *Eunice viridis*. Oben das 'atoke' Vorderteil, darunter das 'epitoke' Hinterteil des wurmförmigen Körpers. Rechts: Nahaufnahme des Übergangs zwischen Vorderteil (oben) und Hinterteil (unten). Geschlechtsprodukte (hier: Spermien) des Epitok werden abgegeben und schwimmen zur Meeresoberfläche. Dort findet die Befruchtung statt. Ventralstrang läuft als graues Band durch die Mittellinie des Körpers; auf seiner Oberfläche Ventralaugen als dunkle Punkte; spitze Anhänge sind Kiemen. Von Mareike Förster nach einer Abbildung in [Palmer \(1995b\)](#) (links) und [Hauenschöld et al. \(1968\)](#) gemalt.

den durch Versuche ausgeschlossen. Mikro-Vibrationen, Schwankungen der Schwerkraft und der Erdkruste könnten in Frage kommen.

### 4.3 Mondrhythmen beim Menschen?

Die Menstruation<sup>3</sup> bei der Frau folgt im Zyklus von etwa 26 bis 30, im Mittel 29.5 Tagen. Da dieser Zeitraum dem Mondzyklus nahe kommt, wurde vermutet, daß der Menstruationszyklus vom Mondrhythmus synchronisiert wird. Das ist aber nach mehreren Studien nicht der Fall ([Pochobradsky \(1974\)](#)), obwohl es einige Hinweise gibt, daß in bestimmten Kulturen und bei Naturvölkern solche Zusammenhänge bestehen. Eine Yurok-Indianerin aus Californien berichtet, dass in früheren Zeiten alle nicht-schwangeren, fruchtbaren Frauen eines Haushalts gemeinsam zu einer vom Mond diktierten Zeit menstruierten ([Schlehe \(1978\)](#)). Es gibt weitere Hinweise ([Dewan \(1977\)](#), [Dewan et al. \(1978\)](#)). Es ist also durchaus möglich, daß es früher einmal eine feste Phasenbeziehung zwischen Mondzyklus und Menstruationszyklus gab und diese erst im Laufe der 'Zivilisation' verloren ging.

Es gibt aber einige Hinweise, dass der Menstruationszyklus zwischen Frauen synchron ablaufen kann ([Wilson \(1992\)](#), [Pfaff \(1980\)](#), [Jarett \(1984\)](#), [Trevathan et al. \(1993\)](#))<sup>4</sup>. Das wurde auch bei einer Studie

am Leibniz-Kolleg in Tübingen gefunden ([Schweizer \(1994\)](#)). Die Studentinnen lebten zu zweit in einem Doppelzimmer und verbrachten viel Zeit gemeinsam. 19 Teilnehmerinnen der Befragung hatten einen regelmäßigen Zyklus, bei 12 Teilnehmerinnen schwankten die Zyklen stärker. In drei von 13 Fällen verlief die Menstruation zwischen den Studentinnen in einem Zimmer synchron. Es gibt auch eine Tendenz zur Synchronisation der Menstruation zwischen mehreren Studentinnen ('Phänomen der (mit Hygiene-Binden) gefüllten Mülleimer').

Äquatoriale Affen Südamerikas menstruierten zur Zeit des Neumondes, 14 Tage später erfolgt bei Vollmond die Ovulation und Konzeption. Ob es sich dabei um einen Selektionsvorteil oder um soziale Effekte handelt, ist unbekannt.

---

tinnen. Die Gruppe (2) (33 enge Freundinnen-Paare in getrennten Zimmern) zeigte synchrone Menstruation. Auch [Graham and McGrew \(1980\)](#) fanden synchrone Menstruation bei 18 Paaren mit sehr enger Freundschaft. [Quadagno et al. \(1981\)](#) übertrugen Pheromone der Achsel auf die Oberlippe und erreichten dadurch, dass sich der Menstruations-Abstand auf 9.3 Tage und nach 4 Monaten auf 3.4 Tage verkürzte. Die Versuche wurden von [Preti et al. \(1986\)](#) wiederholt, wobei sie eine Alkohol-Kontrolle mitführten. Die Geruchsempfindlichkeit schwankt mit dem Menstruationszyklus. [Weller and Weller \(1992\)](#) fand bei Lesbischen Frauen, die ständig zusammen lebten, eine hohe Synchronisation der Menstruation. Synchronisation der Menstruation ist auch zwischen Mutter und Tochter im gleichen Haus beobachtet worden ([Weller and Weller \(1993\)](#)). Nach [Dewan et al. \(1978\)](#) lässt sich der Menstruationszyklus durch Licht regulieren. Ist damit die Ovulationszeit einstellbar?

<sup>3</sup>Die Menstruation ist eine 3-5 Tage dauernde Blutung aus der Gebärmutter. Dabei wird die Gebärmutter schleimhaut (Endometrium) abgestoßen

<sup>4</sup>[McClintock \(1971\)](#) befragte (1) 33 Studentinnen-Paare, die im gleichen Zimmer wohnten, (2) 33 enge Freundinnen-Paare in getrennten Zimmern, (3) 33 enge Freundinnen in gleichen Zimmern und (4) 33 zufällige Paare von Studen-

## 5 Versuche

An den Meeresküsten gibt es sicherlich eine ganze Reihe von Möglichkeiten, luna-re Rhythmen zu beobachten und Versuche dazu durchzuführen. Im Text dieses Buches sind dazu einige Hinweise gegeben. Hier soll vorgeschlagen werden, wie man den Monatsrhythmus beim Ameisenlöwen überprüfen kann.

Du findest die Tiere im Sand oder im sandigen Boden an sonnigen Plätzen, die aber vor zu häufigem Regen und starken Wind geschützt sind. Schau an Böschungen, Waldrändern und unter Gebüsch nach. Die Trichter sind ein sicheres Zeichen dafür, daß die Larven des Ameisenlöwen hier leben. Beobachte zunächst einmal die Tiere bei ihrer Arbeit. Wirf Sand in den Trichter und sieh zu, wie er wieder herausbefördert wird. Wenn Du eine Ameise an den Trichterrand bringst, kannst Du auch das Fangen beobachten.

Um Versuche zu machen, gräbst Du am besten ein Tier aus und bringst es in einem Gefäß in Dein Zimmer. In einem Glasgefäß kannst Du die Höhe des Trichters von der Seite fotografieren. Eine Digitalkamera ist besonders geeignet, weil Du dann die Messungen auf dem Bildschirm Deines PC's machen kannst, nachdem Du die Bilder übertragen hast. Ebne jeden Tag die Trichter mit einem Stab ein. Der Ameisenlöwe wird sofort wieder einen neuen Trichter anlegen. Nachdem er fertig ist, kannst Du wieder eine Aufnahme machen und bis zum nächsten Tag warten, um das Spiel fortzusetzen. Trage die Höhe des Trichterrandes in einem Diagramm als Funktion der Zeit (Tage) auf Millimeterpapier oder

in einem Grafikprogramm auf. Markiere die Tage mit Vollmond. In einem Versuch solltest Du das Gefäß so am Fenster aufstellen, daß Mondlicht auf das Gefäß fällt. In einem weiteren Versuch solltest Du dafür sorgen, daß kein Mondlicht vom Tier gesehen werden kann.

## 5 *Versuche*

## 6 Bücher und Filme

Hier sind ein paar besonders wichtige Bücher, Artikel und Filme über Rhythmen zusammengestellt, die mit dem Mond verbunden sind. Weitere Literatur ist in der Liste der Referenzen zu finden.

Endres und Schad 1997: Biologie des Mondes. Mondperiodik und Lebensrhythmen. Hirzel, Leipzig. In diesem Buch sind zahlreiche Beispiele für Gezeiten-, Vierzehntages- und Monatsrhythmen zusammengestellt und illustriert.

Palmer 1995: Biological clocks in marine organisms: The control of physiological and behavioral tidal rhythms. Wiley Interscience Publ. NY. Sehr anregend geschriebenes Buch mit Hinweisen auf die zugrunde liegenden Mechanismen der beschriebenen Beispiele. Leider gibt es davon keine deutsche Übersetzung.

Artikel über Mondrhythmen erscheinen ziemlich regelmäßig in verschiedenen Zeitschriften. Zum Teil sind sie sehr fachkompetent geschrieben, zum Teil aber auch oberflächlich und reißerisch.

Neumann 1983: Die zeitliche Programmierung von Tieren auf periodische Umweltbedingungen, Rhein. Westf. Akad. Wiss. Votr. N324, Seite 31-68

Film über den Ährenfisch: Walker: Fish, moon and tides - the grunion story (Fisch, Mond und Gezeiten - die Ährenfisch-Geschichte). Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen, Bestellnummer W791

Neumann 1973: Semilunarperiodische Fortpflanzung von *Clunio marinus* - biologische Zeitmessung. Film C1091 IWF Göttingen

Ich habe einige weitere Bücher geschrieben oder bin noch dabei, sie zu schreiben. Sie befassen sich ebenfalls mit Themen, die mit rhythmischen Vorgängen bei Lebewesen zu tun haben - mein Spezialgebiet als Wissenschaftler ([Engelmann \(2007\)](#), [Engelmann \(2004a\)](#), [Engelmann \(2009a\)](#), [Engelmann \(2009b\)](#), [Engelmann \(2009b\)](#), [Engelmann \(2008b\)](#), [Engelmann \(2008a\)](#), [Engelmann \(2004d\)](#), [Engelmann \(2004b\)](#), [Engelmann \(2004c\)](#)).

## 6 *Bücher und Filme*

# Literaturverzeichnis

- Barnwell, F. H. (1976). Variation in the form of the tide and some problems it poses for biological timing systems. In DeCoursey, P. J., editor, *Biological rhythms in the marine environment*, page 161.187. University of South Carolina Press, Columbia. 8
- Brady, J. (1982). *Biological timekeeping*. Soc. Exp. Biol seminar series 14. Cambridge Univ. Press. 8
- Caspers, H. (1951). Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt., Chironomidae) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. *Arch. Hydrobiologie*, 18 Suppl.:415–599. 9, 31, 39, 40
- Caspers, H. (1984). Spawning periodicity and habitat of the palolo worm *Eunice viridis* in the Samoan islands. *Marine Biology*, 79:229–236. 40
- Corbet, S. A., Sellick, R. D., and Willoughby, N. G. (1974). Notes on the biology of the mayfly *Povilla adusta* in West Africa. *J. Zool. Lond*, 172:491–502. 40
- DeCoursey, P. (1976). *Biological Rhythms in the marine Environment*. Number 4 in The Belle W. Baruch library for marine biology and coastal research. University of South Carolina Press, Columbia South Carolina. 20, 21
- Dewan, E. M. (1977). *Regulation of primate cycles by photic stimulation*. Data Sciences Laboratory, Air Force Cambridge Research Laboratories, Bedford (Mass.). 42
- Dewan, E. M., Menkin, M. F., and Rock, J. (1978). Effect of photic stimulation on the human menstrual cycle. *Photochemistry and Photobiology*, 27:581–585. 42
- Endres, K.-P. and Schad, W. (1997). *Biologie des Mondes: Mondperiodik und Lebensrhythmen*. Hirzel Verlag, Stuttgart. 3, 31, 37
- Engelmann, W. (2004a). Rhythmen in Organismen - Beobachten, experimentieren, messen und auswerten. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3790>. 45
- Engelmann, W. (2004b). Rhythmen in Strukturen von Organismen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3793>. 45
- Engelmann, W. (2004c). Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3xxx>. 45
- Engelmann, W. (2004d). Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3777>. 45
- Engelmann, W. (2007). Rhythmen des Lebens - Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3799>. 45

- Engelmann, W. (2008a). Blumen-  
uhren, Zeitgedächtnis und Zeitver-  
gessen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3800>.  
45
- Engelmann, W. (2008b). Unsere in-  
neren Uhren - Biologische Zeitmes-  
sung bei Menschen und anderen  
Säugetern. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3773>. 45
- Engelmann, W. (2009a). Biokalender  
- Das Jahr im Leben der Pflanzen  
und Tiere. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3768>. 45
- Engelmann, W. (2009b). Fliegen-  
de Uhren - Die Uhren der Tauf-  
liege. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3795>.  
45
- Enright, J. (1972). When the beachhopper  
looks at the moon. In *Animal orientation  
and navigation*, pages 523–555. National  
Aeronautics and Space Administration,  
Washington. 17, 18
- Gibson, R. N. (1965). Rhythmic activity in  
littoral fish. *Nature* 207, 544–545. 11
- Gibson, R. N. (1967). Experiments on the  
tidal rhythm of *Blennius pholis*. *J. Ma-  
rine Biology Ass. U.K.*, 47:97–111. 11
- Gibson, R. N. (1971). Factors affecting the  
rhythmic activity of *Blennius pholis* (Te-  
leostei). *Animal Behav.*, 19:336–343. 11
- Graham, C. A. and McGrew, W. C. (1980).  
Menstrual synchrony in female undergraduates living on a coeducational campus. *Psychoneuroendocrinology*, 5(3):245–52.  
42
- Happay-Wood, C. and Jones, P. (1988).  
Rhythms of vertical migration and mo-  
tility in intertidal benthic diatoms with  
particular reference to *Pleurosigma an-  
gulatum*. *Diatom Res.*, 3:83–93. 15
- Hauenschild, C., Fischer, A., and Hofmann,  
D. (1968). Untersuchungen am pazifi-  
schen Palolowurm *Eurydice viridis* in Sa-  
moa. *Helgoländer wissenschaftliche Mee-  
resuntersuchungen*, 18:254–295. 40, 41
- Hesse, R. and Dofflein, F. (1914). *Tierbau  
und Tierleben*, volume 2. Teubner, Leip-  
zig, Berlin. 38
- Jarett, L. R. (1984). Psychosocial and bio-  
logical influences on menstruation: syn-  
chrony, cycle length, and regularity. *Psy-  
choneuroendocrinology*, 9:21–28. 42
- Keller, H. U. (2001). *Kosmos Himmelsjahr.  
Sonne, Mond und Sterne im Jahreslauf*.  
Franckh-Kosmos Verlag Stuttgart. 157-  
160. 5
- Klapow, L. (1972). Natural and artificial  
rephasing of a tidal rhythm. *J. compari-  
tive Physiology*, 79:233–258. 16, 19
- Lang, H.-J. (1970). Mondphasenabhängig-  
keit des Farbensehens. *Umschau in Wis-  
senschaft und Technik*, 1970(14):445–  
446. 40
- McClintock, M. K. (1971). Menstrual syn-  
chrony and suppression. *Nature* 229, 244  
- 245, 229:244 – 245. 42
- Neumann, D. (1966). Die lunare und täg-  
liche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio*.  
Steuerung und Abstimmung auf die Ge-  
zeitenperiodik. *Z. vergleichende Physio-  
logie*, 53:1–61. 9, 34, 35
- Neumann, D. (1973). Semilunar periodic  
reproduction of *Clunio marinus* - biologi-

- cal time measurement. *Film C1091 IWF Göttingen*. 27
- Neumann, D. (1976). Mechanismen für die zeitliche Anpassung von Verhaltens- und Entwicklungsleistungen an den Gezeitenzyklus. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1976:9–28. 32
- Neumann, D. (1981). Tidal and lunar rhythms. In Aschoff, J., editor, *Handbook of behavioral neurobiology*, volume 4, pages 351–380. Plenum Press, New York, London. 8
- Neumann, D. (1988). The timing of reproduction to distinct spring tide situations in the intertidal insect *Clunio*. In Chelazzi, G. and Vannini, M., editors, *Behavioral adaptation to intertidal life*, volume 151 of *A: Life Sciences*. NATO ASI. 32
- Newell, R. C. (1979). *Biology of Intertidal Animals*. Marine Ecological Surveys Faversham [Eng. 8
- Palmer, J. D. (1974). *Biological clocks in marine organisms: The control of physiological and behavioral tidal rhythms*. Wiley Interscience New York, London, Sydney, Toronto. 7, 8
- Palmer, J. D. (1976). Clock-controlled vertical migration rhythms in intertidal organisms. In DeCoursey, P. J., editor, *Biological rhythms in the marine environment*, pages 239–255. University of South Carolina University Press, South Carolina. 11
- Palmer, J. D. (1995a). *Biological clocks in marine organisms: The control of physiological and behavioral tidal rhythms*. Wiley Interscience Publ. NY. 12, 14
- Palmer, J. D. (1995b). *The biological rhythms and clocks of intertidal animals*. Oxford University Press, Oxford. 3, 8, 13, 15, 41
- Pannella, G., McClintock, C., and Thompson, M. (1968). Palaeontological evidence of variations in length of synodic month since late cambrian. *Science*, 162:792–796. 24, 25
- Pfaff, M. J. U. (1980). *Menstrual Synchrony: Fact Or Fiction?* University of Idaho. 42
- Pochobradsky, J. (1974). Independence of human menstruation on lunar phases and days of the week. *Am. J. Obstet. Gynecol.*, 118:1136–1138. 42
- Preti, G., Cutler, B., Garcia, C., Huggins, G., and Lawley, H. (1986). Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: The role of donor extract of females. *Horm. and Beh.*, 20:474–482. 42
- Quadagno, D. M., Shubeita, H. E., Deck, J., and Francoeur, D. (1981). Influence of male social contacts, exercise and all-female living conditions on the menstrual cycle. *Psychoneuroendocrinology*, 6:239–244. 42
- Saigusa, M. (1986). The circa-tidal rhythm of larval release in the incubating crab *Sesarma*. *J. comp. Physiology A*, 159:21–31. 29, 30
- Saigusa, M. and Hidaka, T. (1978). Semilunar rhythm in the zoea-release activity of the land crabs *Sesarma*. *Oecologia*, 37:163–176. 28
- Schlehe, J. (1978). *Das Blut der fremden Frauen: Menstruation in der anderen und in der eigenen Kultur*. Campus Verlag Frankfurt, New York. 42

- Schweizer, K. (1994). Synchronisation der Menstruation. Trimesterarbeit, Leibniz Kolleg, Tübingen. 42
- Trevathan, W., Burleson, M., and Gregory, W. (1993). No evidence for menstrual synchrony in lesbian couples. *Pseudo-neuroendocrinology*, 18:171–177. 42
- Truman, J. (1992). The eclosion hormone system of insects. *Progr Brain Research*, 92:361–374. 33
- Walker, B. (1964). Fish, moon and tides - the grunion story. film W791, Academy Films, Hollywood, California, Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen. 27
- Weller, A. and Weller, L. (1992). Menstrual synchrony in female couples. *Pseudo-neuroendocrinology*, 17:171–177. 42
- Weller, A. and Weller, L. (1993). Menstrual synchrony between mothers and daughters and between roommates. *Physiol. Beh*, 53:943–949. 42
- Wilson, H. (1992). A critical review of menstrual synchrony research. *Psycho-neuroendocrinology*, 17:585–591. 42
- Youthed, G. J. and Moran, V. C. (1969). The lunar-day activity rhythm of myrmeleontid larvae. *J. Insect Physiol.*, 15:1259–1271. 38
- Zürcher, E., Cantiani, M.-G., Sorbetti-Guerri, F., and Michel, D. (1998). Tree stem diameters fluctuate with tide. *Nature*, 392:665–666. 20, 21

# Index

- Ährenfische, 27
- Affen, 40
- Aktivitätsmuster, 15
- Ameisenlöwe, 35, 41
- Anziehungskraft, 5
- Apogäum, 6
  
- Bäume, 20
- Befruchtung, 27
- Biotop, 16
  
- Clunio*, 27, 30
  
- Druckunterschiede, 16
  
- Eier, 30
- Einstundenmücke, 27, 30
- Eintagsfliege, 37
- Epitok, 37
- Eulitoral, 8
- Excireolana*, 15
  
- Gezeiten, 5
  - hub, 8
  - kräfte, 22
  - muster, 16
  - rhythmen, 11
  - turbulenz, 32
  - uhr innere, 12
- Gravitationsbeschleunigung, 6
- Gravitationsgesetz, 5
- Guppyfisch, 38
  
- Höhlenschrecke, 11
- Hantzschia virgata*, 11
  
- Jahresringe, 22
  
- Küstenfische, 11
- Küstenpopulationen, 31
- Kieselalge, 11
- Konzentrationsunterschiede, 16
- Korallenriff, 37
- Krabben, 11
- Krebse, 11
  
- Landkrabbe, 27, 29
- Larven, 29
  - Zoea-, 29
- Laufkäfer, 11
- Leuresthes*, 27
  
- Menstruationszyklus, 40
- Mercennaria*, 22
- Milben, 11
- Modell, 12
- Monatsrhythmus, 35
- Mondlicht, 32
- Mondzyklus
  - der Frau, 40
- Muscheln, 11, 22
- Myrmeleon*, 35
  
- neurosekretorische Zellen, 32
- Nipptiden, 6, 27
  
- Palolowurm, 37
- Perigäums, 6
- Pleurosigma, 15
- Povilla*, 37
- proximater Faktor, 32
  
- Rhythmen
  - circalunidiane, 16
  - vierzehntägige, 27

## *Index*

- Riff-Reiher, 11
- Schnecken, 22
- Sesarma*, 27, 29
- Springtiden, 6, 27
- Strandassel, 15
- Stromatolithen, 22
- Syzygien, 6
  
- Tagesuhr, 12
- Temperatur-kompensiert, 20
- Temperaturunterschiede, 16
- Trichter, 35
  
- ultimater Faktor, 32
  
- Vierzehntage-Uhr, 31
- Vollmond, 37
  
- Wasserturbulenz, 16, 31
- Weltmeere, 24
  
- Zeitgeber, 31
- Zeitmeß-Mechanismen, 32
- Zentrifugalkräfte, 6