

UNTERSUCHUNGEN ZUR KLINALEN VARIATION DES DIAPAUSEVERHALTENS VON *PANORPA VULGARIS* UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER UNTERSCHIEDE ZWISCHEN BERG- UND FLACHLANDPOPULATIONEN

K.P. SAUER*

Abstract

Insects forced to outlast periods of pessimal environmental conditions must have inborn mechanisms which enable them to foresee changes in their environments. These species need signals (proximate factors) indicating adverse environmental conditions and inducing diapause in time. Daylength is the most important proximate factor. At a given geographical point weather conditions change in different years whereas the course of daylength remains constant. Therefore the genetic variability within a population, with respect to the threshold of daylength, appears as a result of changing natural selection. As daylength and weather conditions both vary geographically a species using daylength as a proximate factor should be divided into local populations each of which is adapted to the local environment. As the conditions of natural selection vary geographically clines are formed concerning the threshold of daylength.

1. Theoretische Überlegungen und Problemstellung

Insekten, die gezwungen sind, Zeiträume für sie ungünstiger Umweltbedingungen zu überdauern, müssen angeborenermaßen über Mechanismen verfügen, die es ihnen gestatten, noch zu Zeiten optimaler Umweltbedingungen die für sie existenzbedrohende Umweltveränderung zu erkennen, um rechtzeitig in einem artspezifisch festgelegten Entwicklungsstadium einen physiologischen Zustand — den Diapausezustand — zu erreichen, der unempfindlich gegenüber ungünstigen Außenbedingungen ist.

Die einfachste Strategie einer Art, gegenüber den sich verändernden Umweltbedingungen bestehen zu können, ist monocyclisch zu sein, d.h. durch eine obligatorische genetisch fixierte und in einem artspezifischen Entwicklungsstadium auftretende Diapause ist die Ausbildung von nur einer Generation pro Jahr möglich. In Gebieten, in denen wenigstens in manchen Jahren oder jährlich mehr als eine Generation pro Vegetationsperiode möglich ist, besteht ein starker Selektionsdruck gegen diese Strategie der obligatorischen Diapause, während der di- oder polycyclische Typ der Entwicklung mit fakultativer, umweltgesteuerter Diapause selektionsbegünstigt ist.

Aus diesem Grund ist zu unterscheiden zwischen Faktoren, die durch natürliche Selektion den Entwicklungsablauf einer Art während ihrer stammesgeschichtlichen

* Herrn Professor Dr. G. OSCHKE bin ich für zahlreiche und anregende Diskussionen sowie die kritische Durchsicht des Manuskripts besonders dankbar. Herrn Dr. BÄMMERT, Inst. für Med. Statistik, Freiburg, danke ich für seine Hilfe bei der mathematischen und statistischen Bearbeitung meiner Probleme, Frl. A. WEIDEMANN für die Hilfe bei den umfangreichen Versuchen.

Entwicklung auf eine Zeit im Jahresverlauf festgelegt haben, in der die zahlreichen und verflochtenen ökischen Faktoren sich in einem Valenzbereich befinden, in dem eine ungestörte Entwicklung möglich ist und Faktoren (Signalfaktoren), die verschlechterte Umweltbedingungen, unter denen eine Entwicklung unmöglich ist, rechtzeitig ankündigen und die Diapause zeitlich vorprogrammieren. IMMELMANN (1972) hat vorgeschlagen, für alle physiologischen Abläufe und Verhaltensreaktionen, deren ursächliche und auslösende Faktoren nicht identisch sind, die Begriffe „Ultimate und Proximate Factors“ anzuwenden, wobei die „Ultimate“ (also die mittelbar wirkenden) Faktoren die stammesgeschichtlich selektionierenden und die „Proximate“ (also die unmittelbar wirkenden) die Signalfaktoren sind.

Als Signalfaktor für die Regulation der Generationenfolge und -zahl der Insekten hat die Tageslänge oder besser der Tageslängenverlauf eine einmalige Bedeutung. Der überragende Vorteil und damit der hohe adaptive Wert liegt in der Konstanz und der astronomischen Präzision des Tageslängenverlaufs an einem geographischen Ort und seiner Korrelation mit dem jahreszeitlichen Witterungsverlauf.

Ein Insekt, das die Tageslänge als Signalfaktor nutzt, muß die kritische Tageslänge, die darüber entscheidet, ob es eine Diapause in seinen Entwicklungsablauf einschaltet oder nicht, für den jeweiligen Ort, an dem es lebt, angeborenermaßen erkennen.

Der Witterungsverlauf unterliegt in verschiedenen Jahren Schwankungen. Mit dem konstant sich wiederholenden Tageslängenverlauf sind sich nicht konstant wiederholende Umweltbedingungen korreliert. Da der von den Umweltbedingungen ausgehende Selektionsdruck Schwankungen unterliegt, muß in einer Population an einem definierten geographischen Ort eine genetische Variabilität in bezug auf die kritische Tageslänge, welche das Diapauseverhalten induziert, erwartet werden. Es ist also zu prüfen, ob die sogenannte photoperiodische Wirkungskurve (MÜLLER 1957) Ausdruck dieser zu erwartenden genetischen Variabilität ist.

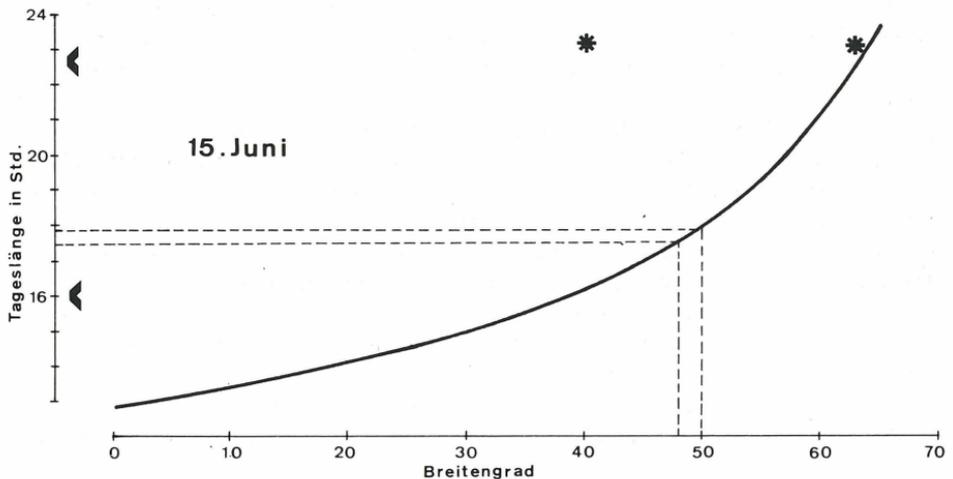


Abb. 1. Geographische Variation der Tageslänge. Die beiden Sterne kennzeichnen die geographischen Breiten, zwischen denen sich das Verbreitungsgebiet von *Panorpa vulgaris* erstreckt. Die beiden gestrichelten Linien kennzeichnen die Tageslängen am 15. Juni von 48° und 50° geographischer Breite.

Da Tageslänge (Abb. 1) und Vegetationsperiode geographisch gleitend variieren, stellt sich für ein Insekt mit einem großen von Süden nach Norden reichenden Verbreitungsgebiet ein zusätzliches Problem. Mit zunehmender geographischer Breite wird die Vegetationsperiode immer kürzer, während die Tageslänge zunimmt (in unseren Breiten pro Breitengrad, also auf 101 km, etwa um 15 Minuten). Auf Grund dieser Variation der „Ultimate“ und „Proximate“ Faktoren ist zu erwarten, daß eine solche Art in lokale Populationen geteilt ist, die jede für sich an den ortsspezifischen Tageslängenverlauf und seine Korrelation mit dem dortigen Witterungsverlauf adaptiert ist. Die kritische Tageslänge, die über die Diapause entscheidet, muß einer geographischen Variation unterliegen. Durch die sich mehr oder weniger gleitend ändernden Selektionsbedingungen kommt es in den sich geographisch ablösenden Populationen einer Art zur Ausbildung eines regelmäßigen Merkmalsgradienten in bezug auf die kritische Tageslänge. Für derartige kontinuierliche Merkmalsgradienten hat HUXLEY (1939, 1942) den Ausdruck Kline geprägt. Dieses bereits von einigen Autoren (Zusf. siehe bei DANILEVSKIJ 1965 und MASAKI 1961) beobachtete Phänomen der klinalen Variation der photoperiodischen Reaktion enthält die bereits oben geforderte Grundvoraussetzung: Die photoperiodische Reaktion muß eine genetische Grundlage haben. Da die Genotypen innerhalb einer Population in Anzahl und jeweiliger Häufigkeit variieren, bedingen geographisch verschiedene Selektionsverhältnisse Unterschiede zwischen lokalen Populationen.

Eine klinale Variation der photoperiodischen Reaktion ist nicht nur bei horizontaler sondern selbstverständlich auch bei vertikaler Erstreckung von Artarealen auf gleicher geographischer Breite zu erwarten. Mit zunehmender Höhenlage wird die Vegetationsperiode auf einen immer kürzeren Zeitraum zusammengedrängt. Die „Ultimate“ Faktoren und damit die Selektionsbedingungen unterliegen einer höhenabhängigen Variation, während der Tageslängenverlauf, der „Proximate“ Faktor, läßt man die Expositionsunterschiede unberücksichtigt, unabhängig von der Höhenlage konstant bleibt. Damit besitzt eine definierte kritische Tageslänge einen höhenabhängigen Selektionswert. Es ist also zu erwarten, daß die sich in verschiedenen Höhenlagen einander ablösenden Populationen einer Art in bezug auf die kritische Tageslänge Unterschiede aufweisen.

Wenn die Tageslänge selbst für ein Insekt eine informative Bedeutung besitzt, so ist naheliegend, daß auch die Anzahl der Rhythmen einer bestimmten Mindesttageslänge, die ein Insekt während seiner sensiblen Phase erlebt, eine Information für die Regelung der Generationenfolge und -zahl enthält. Betrachtet man den Verlauf der Tageslängenkurve (Abb. 2), so wird deutlich: Je niedriger man die Tageslängenschwelle ansetzt, eine um so längere Zeit im Jahr ist sie überschritten; je höher man die Tageslängenschwelle ansetzt, desto begrenzter ist die Zeit, in der diese im Jahresverlauf zur Verfügung steht. Da die Anzahl der Tage einer bestimmten Mindesttageslänge ebenso wie die absolute Tageslänge über die Jahreszeiten mit dem Witterungsverlauf korreliert sind und dieser, wie oben bereits ausgeführt, in verschiedenen Jahren unregelmäßigen Veränderungen unterliegt, ist zu erwarten, daß sich entsprechend den durch die Schwankungen der „Ultimate“ Faktoren von Jahr zu Jahr ändernden Selektionsbedingungen eine genetische Variabilität auch in bezug auf eine kritische Anzahl von Langtagen in einer Population herausbilden wird. Diese die kritische Anzahl von Langtagen einer bestimmten Mindesttageslänge betreffende genetische Variabilität muß ebenso wie oben für die absolute kritische

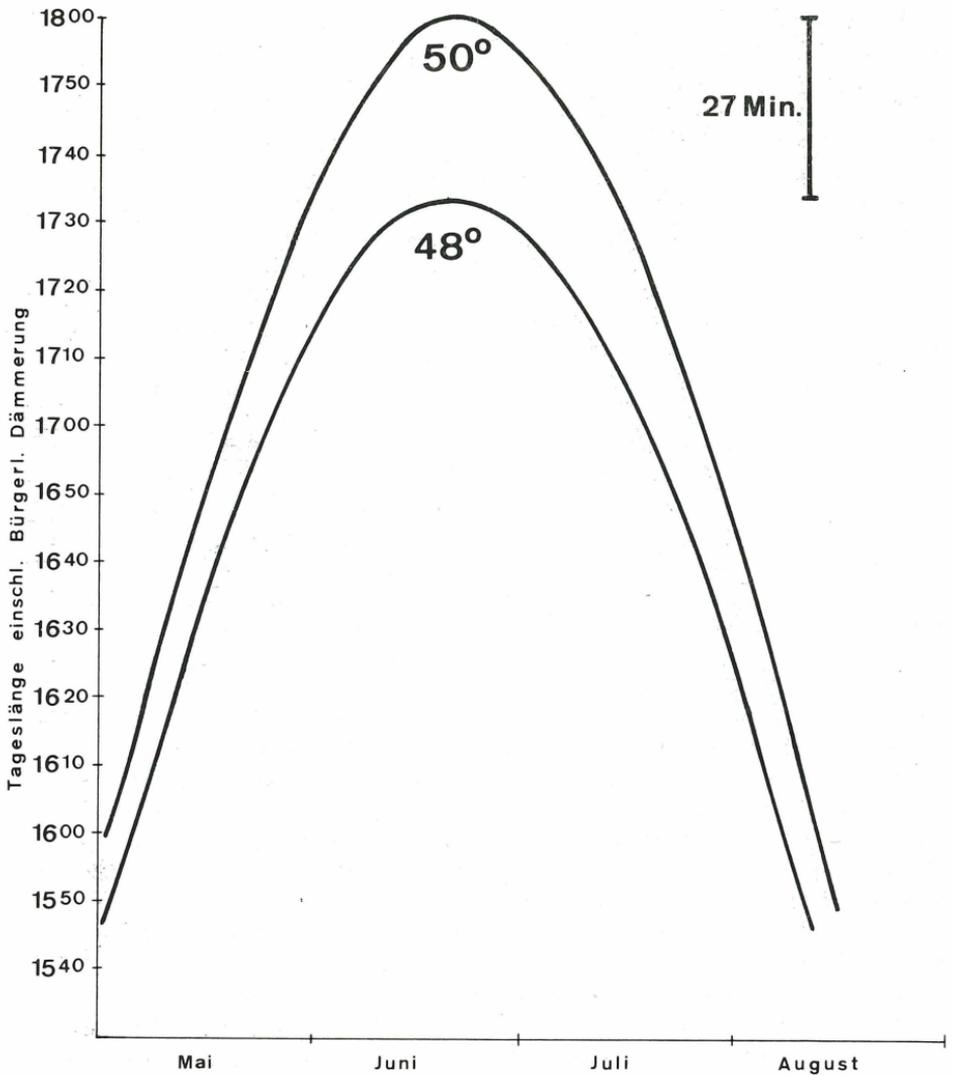


Abb. 2. Tageslängenverlauf während der Vegetationsperiode in 48° und 50° geographischer Breite.

Tageslänge ausgeführt, in einem Artareal sowohl einer horizontalen als auch vertikalen klinalen Variation unterliegen.

2. Experimentelle Ergebnisse und Diskussion

Panorpa vulgaris (Mecoptera) ist das Versuchsobjekt, an dem die vorangestellten theoretischen Überlegungen experimentell überprüft wurden. Diese Art hat in der Ebene der Breisgauer Bucht um Freiburg (48° geographische Breite) in der Regel

zwei Generationen pro Vegetationsperiode, während sie auf den Bergmatten des Schwarzwaldes in 800–900 m Höhe wenige km von Freiburg entfernt sowie in der näheren Umgebung von Gießen (50° geographische Breite) nur eine Generation ausbilden kann. Während der Larvenentwicklung ist diese Art sensibel gegenüber dem Signalfaktor Tageslänge (SAUER 1970).

Bei der experimentellen Prüfung der Wirkung unterschiedlicher Tageslängen für eine diapausefreie Entwicklung wurden die im Labor gezüchteten Larven einer Stichprobe von Einzelpärchen von *P. vulgaris* aus verschiedenen lokalen Populationen während eines Teils ihrer Ontogenese unter definierten Tageslängen getestet und zwar in einem sehr feinen Reaktionsraster. Die Differenz zwischen den einzelnen getesteten Tageslängen beträgt nur 10 Minuten. In der sogenannten photoperiodischen Wirkungskurve ist die diapausefreie Entwicklung als Prozentsatz der insgesamt bei einer bestimmten Tageslänge geprüften Individuen formuliert (Abb. 3). Damit stellt diese Kurve die Summenhäufigkeit der mit diapausefreier Entwicklung reagierenden Individuen bei einer bestimmten Tageslänge dar; sie zeigt, daß unterhalb einer bestimmten Tageslänge keine diapausefreie Entwicklung möglich ist; ab einer bestimmten unteren kritischen Schwelle reagieren mit steigender Tageslänge immer mehr Individuen bis schließlich ab einer oberen Schwelle alle Individuen sich diapausefrei entwickeln.

Ökologisch und evolutionsbiologisch interessant ist der Tageslängenbereich, in dem die Alles- oder Nichts-Entscheidung über das Diapauseverhalten fällt. Dieser Bereich der photoperiodischen Wirkungskurve ist selektionskontrolliert, in ihm kann adaptive Veränderung, also Evolution, ablaufen. In den Publikationen über Diapauseverhalten wurde bisher bei der Interpretation dieser Kurve mit der kritischen Schwelle argumentiert, der Tageslänge, bei welcher der Übergang von der diapausefreien zur Diapause-Entwicklung erfolgt (DANILEVSKIJ 1965, S. 49). Die

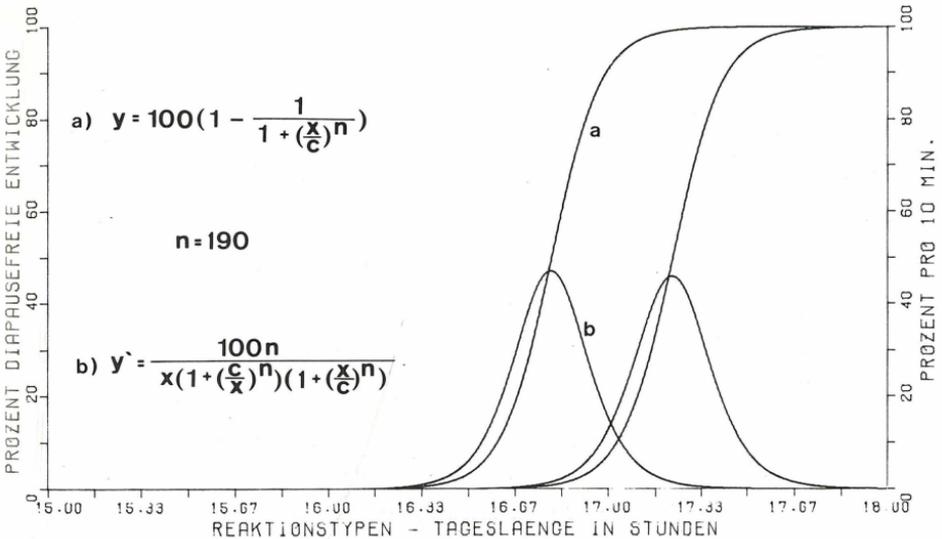


Abb. 3. Funktionen zum Beschreiben der a) „photoperiodischen Wirkungskurve“ und b) der Frequenz der verschiedenen Reaktionstypen in einer Population. x = Tageslänge, c = Median der Summenkurve, $n = 190$, n bestimmt die Steigung der Summenkurve.

kritische Schwelle sagt aber nicht mehr und nicht weniger aus, als daß bei dieser bestimmten Tageslänge 50% der getesteten Individuen mit einer diapausefreien Entwicklung reagiert haben. DANILEVSKIJ vertritt die Ansicht, daß bei den meisten Arten der Übergang von der diapausefreien zur Diapause-Entwicklung plötzlich erfolgt und die Variation der photoperiodischen Reaktion zwischen den Individuen sehr gering sei. Betrachtet man diese Aussage auf dem Populationsniveau, so ist es nicht gerechtfertigt, von einer sehr geringen Variation der photoperiodischen Reaktion zwischen den Individuen zu sprechen, denn 50% der Individuen reagieren mit diapausefreier Entwicklung erst bei längeren Tageslänge als der sogenannten kritischen Schwelle.

Durch eigne Inzuchtversuche, die hier nicht näher ausgeführt werden können, ist gezeigt, daß die Reaktion gegenüber einer bestimmten Tageslängenschwelle eine genetische Basis hat. Die photoperiodische Wirkungskurve ist also Ausdruck der Frequenz der in einer Population vorhandenen Reaktionstypen, von denen jeder gegenüber einer anderen Tageslängenschwelle reagiert. Bei Tageslängen, die im Sättigungsbereich der photoperiodischen Wirkungskurve liegen, entwickeln sich alle Reaktionstypen diapausefrei, während bei Tageslängen im Nichtsättigungsbereich nur ein Teil der Reaktionstypen mit diapausefreier Entwicklung antwortet. Der Anteil dieser Reaktionstypen, die gegenüber solch niedrigen Tageslängenschwellen reagieren, ließ sich durch Inzucht solcher Individuen, die sich unter diesen niedrigen Tageslängen diapausefrei entwickelt hatten, in der F_1 - und F_2 -Generation signifikant erhöhen. Die Verteilung der Reaktionstypen in der Population erhält man durch Differentiation der experimentell ermittelten Summenkurve der photoperiodischen Wirkung. In Abb. 3 sind die Funktionen dargestellt, welche die experimentell ermittelten Ergebnisse in erster Näherung gut beschreiben. In den folgenden Abbildungen sind für diese kurze Darstellung nur noch die Verteilungsfunktionen der Reaktionstypen der verschiedenen untersuchten Populationen dargestellt.

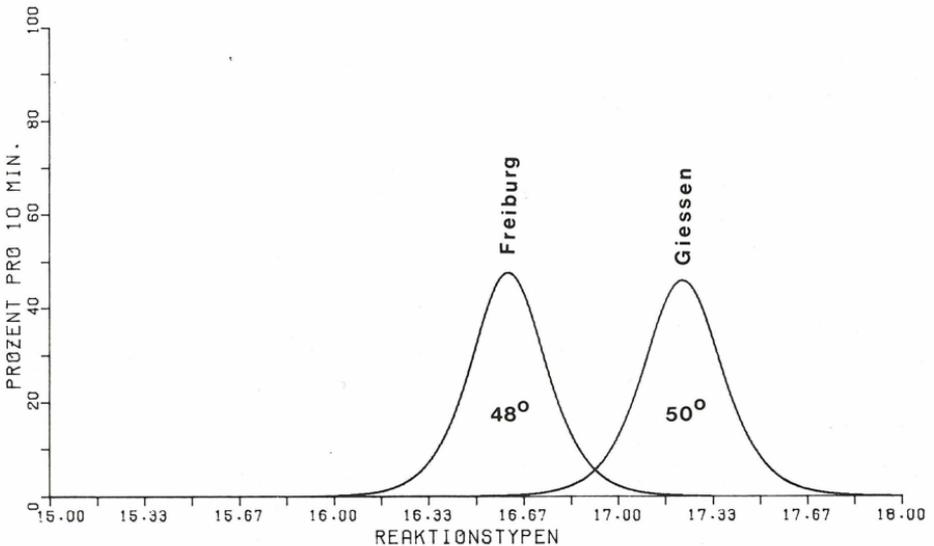


Abb. 4. Frequenz der Reaktionstypen von *Panorpa vulgaris* in den beiden untersuchten Flachlandpopulationen von Freiburg und Giessen.

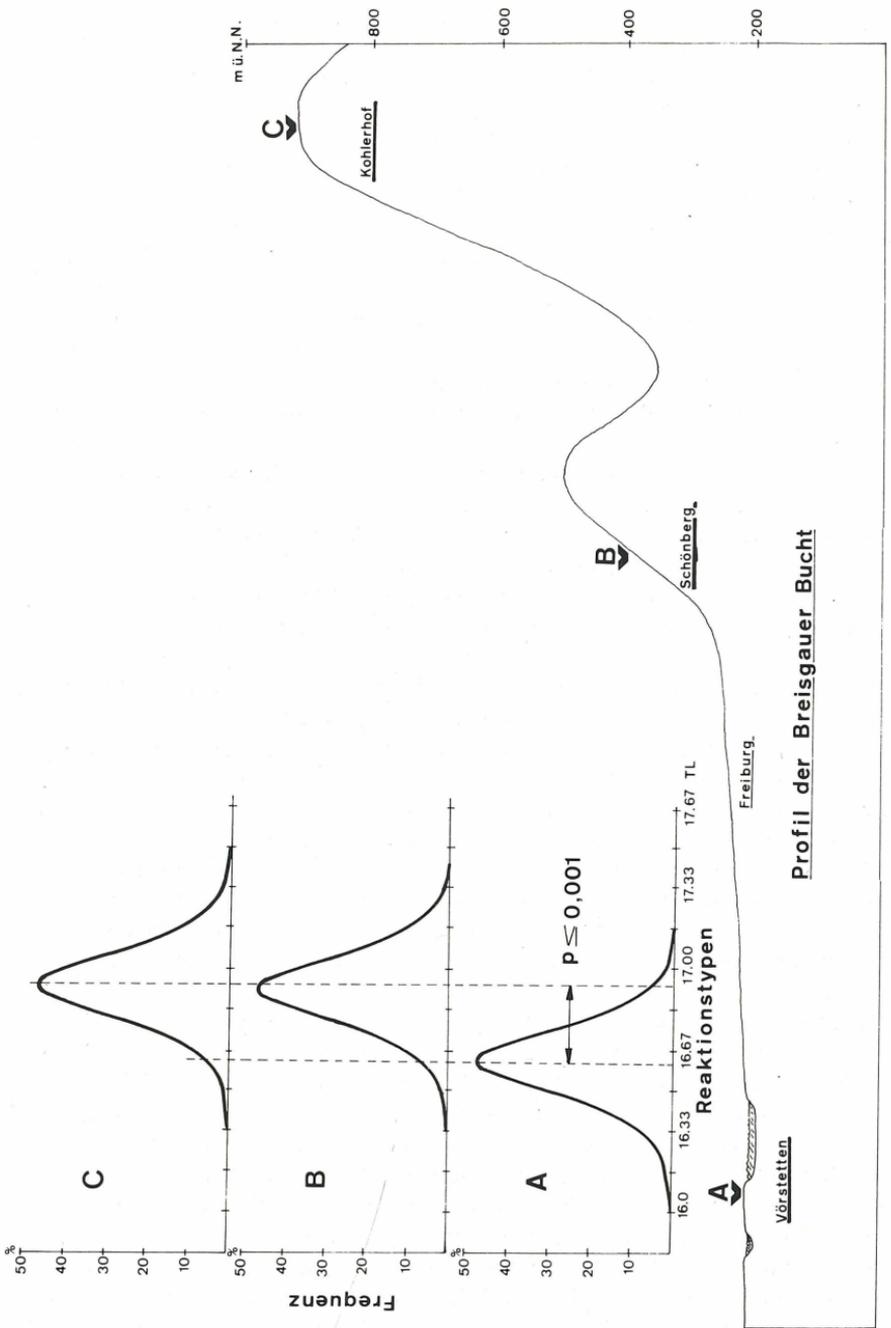


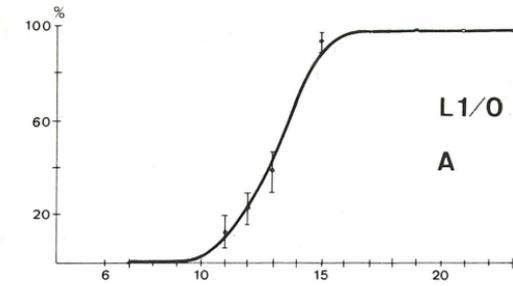
Abb. 5. Frequenz der Reaktionstypen von *Panorpa vulgaris* in den beiden untersuchten Populationen aus der Umgebung von Freiburg aus A) 200 m und C) 900 m ü.N.N. Die Frequenz der Reaktionstypen von Untersuchungsort B) bleibt im Text unberücksichtigt.

Der Tageslängenunterschied des längsten Tages im Jahr beträgt zwischen 48° und 50° geographischer Breite, also zwischen Freiburg und Gießen, 27 Minuten (Abb. 2). Vergleicht man die Verteilung der Reaktionstypen (Abb. 4) der beiden lokalen Populationen von Freiburg und Gießen der Art *P. vulgaris*, so ergibt sich ein hochsignifikanter Unterschied. Die Individuen der Flachlandpopulation von Gießen benötigen zur diapausefreien Entwicklung im Mittel einen um 36 Minuten längeren Tag als die Flachlandpopulation von Freiburg. Damit ist eindeutig gezeigt, daß jede Tageslängenschwelle verbunden mit dem örtlichen Witterungsverlauf einen ortsspezifisch unterschiedlichen Selektionswert besitzt. Daß die verschiedenen Reaktionstypen in einer Population unterschiedlich häufig sind, ist Ausdruck der Witterungsschwankungen von Jahr zu Jahr. Dadurch erlebt eine solche Population einen ständigen evolutiven Prozess, in dem jedes Jahr die Frequenz der Reaktionstypen durch die aktuelle klimatische Situation verändert wird, denn Evolution ist nichts anderes als Veränderung von Genfrequenzen in Anpassung an die jeweils herrschenden Selektionsbedingungen.

Auch beim Vergleich von Populationen gleicher geographischer Breite aber aus verschiedenen Höhenlagen (Abb. 5) zeigt sich diese klinale Variation der photoperiodischen Reaktion in der höhenabhängigen Verschiebung der Frequenz der Reaktionstypen, die hochsignifikant verschieden ist. Die Individuen der Schwarzwald-Bergpopulation reagieren im Mittel erst gegenüber einem um 20 Minuten längeren Tag als die Individuen der Flachlandpopulation mit diapausefreier Entwicklung. Selbst wenn man die auf 900 Meter Höhe gegenüber der Ebene um 4 Wochen verschobene Phänologie berücksichtigt, ist immer noch eine Erhöhung der Reaktionsschwelle bei den Individuen der Bergpopulation notwendig, um eine zweite Generation im Jahresverlauf zu verhindern. Die Höhenlage macht den Biotop für die dort lebende Population der Art *P. vulgaris* nur für eine Generation geeignet. Schicken sich einzelne Individuen doch an, auf Grund ihrer genetischen Ausstattung eine zweite Generation zu bilden und verpassen quasi ihr Diapausestadium, welches sie resistent gegen den früh hereinbrechenden Winter macht, so gehen sie zugrunde. Durch diesen Mechanismus werden solche Genkombinationen, die, wie man annehmen muß, durch Genfluß in den Genpool der Bergpopulation hineingelangen, herausselektioniert und damit die Bergpopulation an ihre speziellen Umweltbedingungen adaptiert.

Abschließend sei noch kurz die Frage nach der Bedeutung einer bestimmten Anzahl von Langtagrhythmen für die diapausefreie Entwicklung angesprochen. Zunächst wurde die diapauseverhindernde Wirkung unterschiedlich vieler Langtagrhythmen (mit einer Tageslängenschwelle, die während der gesamten Larvalentwicklung dargeboten, hundertprozentig diapausehemmend wirkt) zu verschiedenen Zeitpunkten in der Ontogenese untersucht (vor und nach der Behandlung verweilen die Larven in diapauseinduzierenden Kurztag). Dabei haben wir festgestellt, daß mit zunehmender Anzahl von Langtagen eine zunehmende Anzahl von Individuen mit einer diapausefreien Entwicklung reagiert (Abb. 6). Eine Population weist also eine Variabilität in bezug auf die Reaktion gegenüber einer bestimmten Anzahl von Langtagen auf. Die unterschiedliche Wirkung verschiedener Anzahlen von Langtagen zu verschiedenen Zeitpunkten der Larvenentwicklung kann hier nicht berücksichtigt werden.

Die Reaktion gegenüber einer bestimmten Anzahl von Langtagen weist zudem wie die Reaktion gegenüber der Tageslängenschwelle eine klinale Variation auf. Wie



χ^2 - TEST

A → B	—
C → D	—
A → C	****
A → D	****
B → C	****
B → D	**

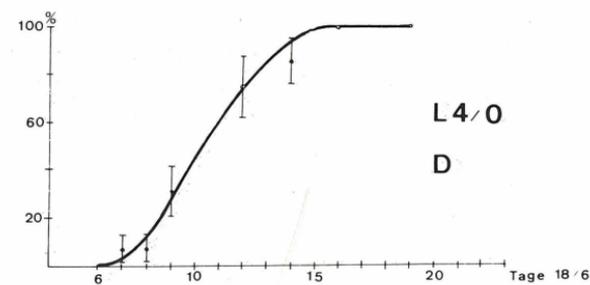
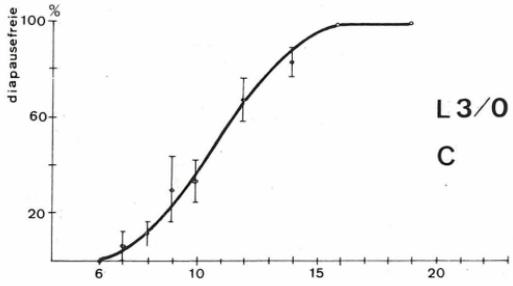
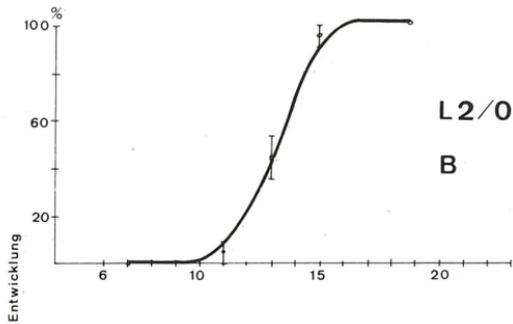


Abb. 6. Diapauseverhindernde Wirkung unterschiedlicher Anzahlen von Langtagen zu verschiedenen Zeitpunkten (A = L₁ null Tage alt, B = L₂ null Tage alt, C = L₃ null Tage alt, D = L₄ null Tage alt) in der Larvenentwicklung von *Panorpa vulgaris*. Tageslängenschwelle = 18 Stunden.

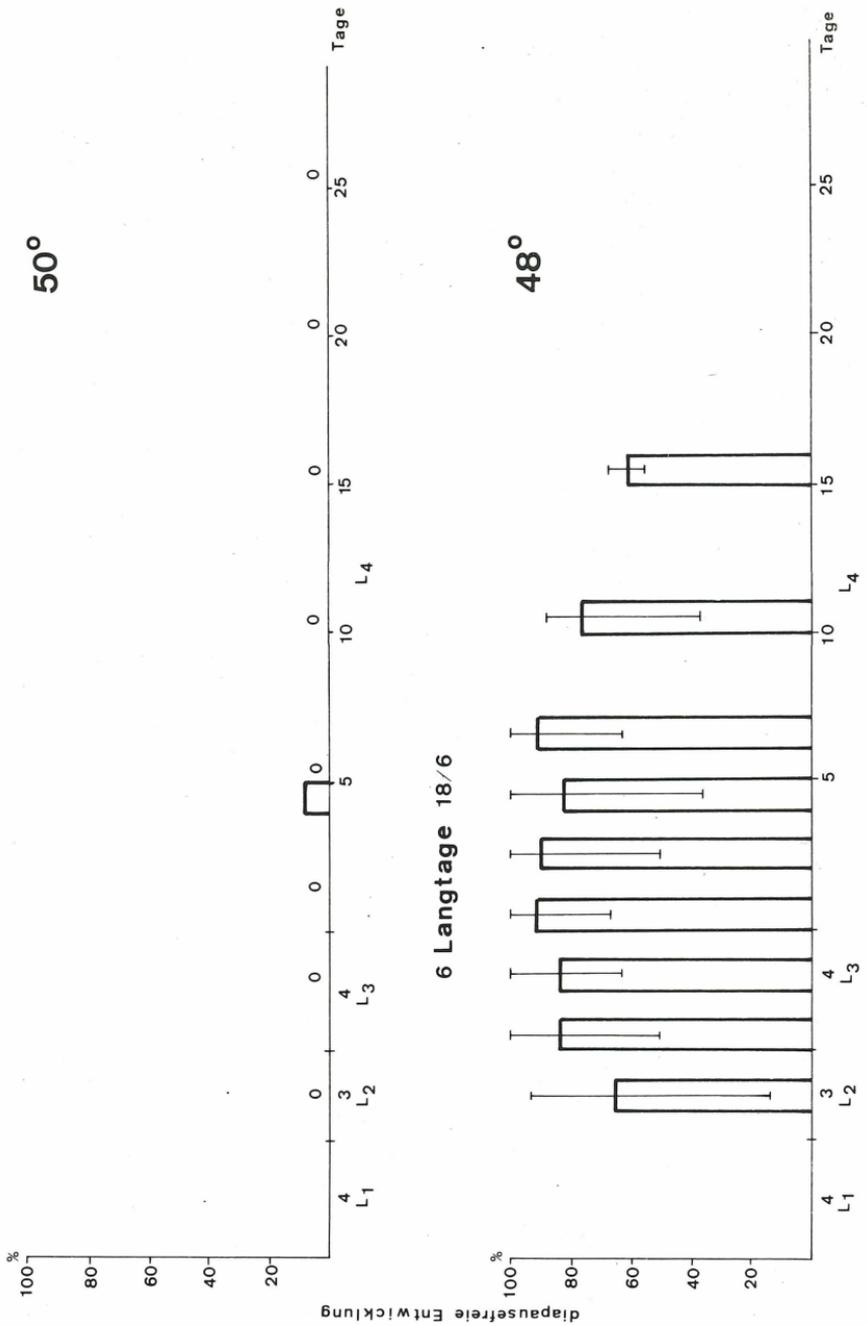


Abb. 7. Diapauseverhindernde Wirkung von 6 Langtagen (18/6) zu verschiedenen Zeitpunkten der Larvenentwicklung von *Panorpa vulgaris* aus den beiden untersuchten Flachlandpopulationen von Freiburg und Gießen.

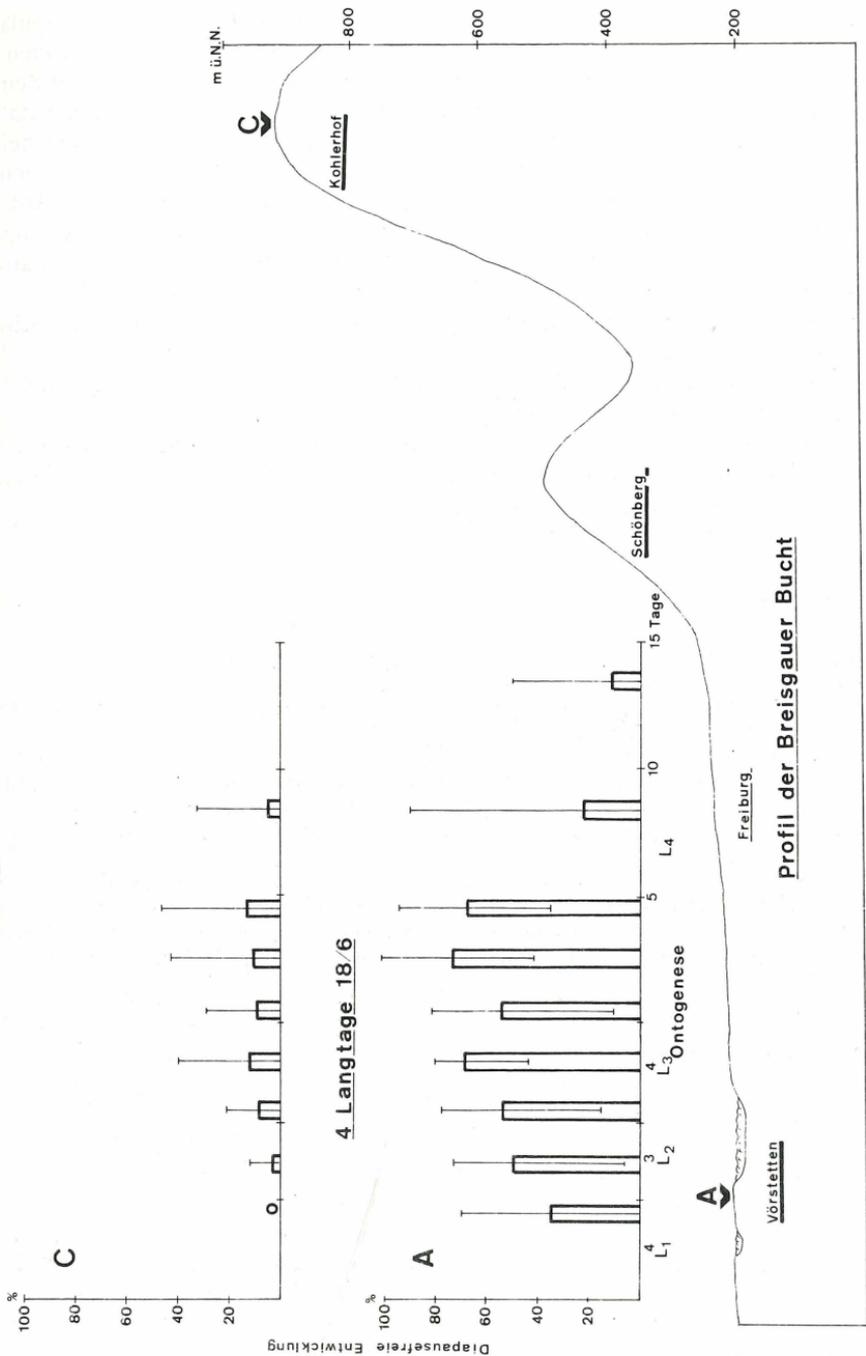


Abb. 8. Diapauseverhindernde Wirkung von 4 Langtagen (18/6) zu verschiedenen Zeitpunkten der Larvenentwicklung von *Panorpa vulgaris* aus den beiden untersuchten Populationen der Umgebung von Freiburg aus A) 200 m und C) 900 m ü. N.N.

die Abbildungen 7 und 8 zeigen, besteht sowohl ein Unterschied zwischen Populationen aus verschiedenen geographischen Breiten als auch zwischen Populationen aus verschiedenen Höhenlagen. So haben 6 Langtage nur in einem sehr engen Zeitraum der Ontogenese von wenigen Individuen der Gießener Flachlandpopulation eine diapauseverhindernde Wirkung (Abb. 7), während die überwiegende Mehrheit der Individuen der Freiburger Flachlandpopulation während der ganzen Larvenentwicklung gegenüber 6 Langtagen mit diapausefreier Entwicklung reagiert. In Abbildung 8 ist der entsprechende Unterschied zwischen einer Berg- und Flachlandpopulation in der Umgebung Freiburgs dargestellt. Während bei der Flachlandpopulation etwa die Hälfte aller Individuen über die ganze Larvenentwicklung gegenüber 4 Langtagen mit diapausefreier Entwicklung reagiert, sind es in der Bergpopulation nur etwa 10% der Individuen.

Durch diese Fähigkeit, nicht nur die Tageslänge sondern auch die Anzahl der Langtage zu messen, wird die Regelung der Entwicklung in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf noch verfeinert. Die natürliche Selektion kann durch Angriff an der eben dargestellten Variabilität die Population noch besser an den aktuellen und ortsspezifischen Witterungsverlauf adaptieren.

LITERATUR

- DANILEVSKIJ, A.S. (1965): Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. First English Edition, Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- HUXLEY, J.S. (1939): Clines: An Auxiliary Method in Taxonomy. *Bijdr. Dierk.* 27: 491–520.
- HUXLEY, J.S. (1942): Evolution, the modern synthesis. Allen and Unwin, London.
- IMMELMANN, K. (1972): Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe „Ultimate Factor“, „Proximate Factor“ und „Zeitgeber“. *Oecologia (Berl.)* 9: 259–264.
- MASAKI, S. (1961): Geographic Variation of Diapause in Insects. *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.* 7: 66–98.
- MÜLLER, H.J. (1957): Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis*. *Zool. Jb. Syst.* 85: 317–430.
- SAUER, K.P. (1970): Zur Monotopbindung einheimischer Arten der Gattung *Panorpa* (Mecoptera) nach Untersuchungen im Freiland und im Laboratorium. *Zool. Jb. Syst. Bd.* 97: 201–284.

Anschrift des Verfassers:

Dr. K.P. SAUER, 78 Freiburg, Biologisches Institut I (Zoologie), Katharinenstraße 20.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [5_1976](#)

Autor(en)/Author(s): Sauer Klaus Peter

Artikel/Article: [Untersuchungen zur klinalen Variation des Diapauseverhaltens von *Panorpa vulgaris* unter besonderer Berücksichtigung der Unterschiede zwischen Berg- und Flachlandpopulationen 77-88](#)