

Anpassungen in der Entwicklung von Insekten an tagesperiodische Wechseltemperaturen

Klaus-Hubert Hoffmann, Wolfgang J. Ressin, Ulrike Seuß

Terrestrial ecosystems exhibit dual temperature fluctuations. Daily alternating temperatures advance the larval development, the increase of larval body weight and stimulate ovipositions of Mediterranean field crickets, *Gryllus bimaculatus*. Increased rates of metabolism at alternating temperature conditions could not be explained by an independence of metabolic rate from temperature changes nor by circadian rhythms in motoric activity.

Our hypothesis is, that juvenile hormone and ecdysteroids are involved in the mediation of the effects of diurnally alternating temperatures on egg development of insects. This assumption was confirmed by the results of determination of the c-AMP-, c-GMP- and ecdysteroid -titors in ovaries, fat body and hemolymph of adult females.

Terrestrial ecosystems, diurnally alternating temperatures, temperature adaptation, cricket larval development, oviposition, ecdysteroids, cyclic nucleotides.

1. Problemstellung

Terrestrische Ökosysteme gemäßigter Breiten zeichnen sich durch erhebliche tages- und jahresperiodische Temperaturschwankungen aus. Die Körpertemperatur wechselwarmer Tiere folgt mit wenigen Ausnahmen (HOFFMANN 1978) diesen Temperaturänderungen in der Umgebung. Da sich biologische Stoffwechselprozesse in ihrer Temperaturabhängigkeit wie chemische Reaktionen verhalten, weisen sie in der Regel einen Q_{10} -Wert um 2 auf. Schon früher wurden jedoch Hinweise gefunden, daß sich der Stoffwechsel poikilothermer Tiere unter bestimmten Umständen vom Einfluß der Außentemperatur zu lösen vermag. Derartige kompensatorische Temperaturanpassungen ergeben sich vor allem nach längerfristiger Vorbehandlung der Tiere mit konstanten Haltungstemperaturen (Zusammenfassung in PRECHT et al. 1973). Ökologisch bedeutsam sind solche Temperaturanpassungen aber eher dann, wenn sie auch bei tagesperiodisch wechselnden Temperaturen eintreten. Für die Leistungen eines poikilothermen Tieres in tagesperiodischen Wechseltemperaturen wird häufig vereinfacht angenommen, daß sie in den einzelnen Tagesabschnitten der Leistung der jeweiligen Konstanttemperatur entsprechen (Kaufmann-Regel). Die folgenden Untersuchungen geben Hinweise dafür, daß die Wirkung tagesperiodischer Wechseltemperaturen auf die Entwicklung von Insekten den nach der Kaufmann-Temperatursummenregel zu erwartenden Effekt weit übertrifft und nicht nur direkt auf biochemische Reaktionsraten erfolgt, sondern auch über das endokrine System vermittelt wird.

2. Material und Methoden

Haltungsbedingungen der Versuchstiere (Mittelmeerfeldgrille, *Gryllus bimaculatus*):

Tagesperiodische Wechseltemperaturen (WT):

24/12 26/14 31/19 38/26°C 16:8 Std.

Mittlere Konstanttemperaturen (KT):

20 22 27 34 °C

Licht/Dunkelwechsel 16:8 Stunden.

Die Bestimmung von Wachstums- und Fortpflanzungsraten geschah nach HOFFMANN (1974).

Die Sauerstoffverbrauchsmessungen wurden mit einem Warburgergerät nach WELBERS (1975) durchgeführt.

Die Registrierung der motorischen Aktivität der Tiere erfolgte mit Hilfe von Lichtschranken auf einem Vielkanalschreiber.

Zur Bestimmung der Konzentrationen von c-AMP und c-GMP in Ovar und Fettkörper wurden Radioimmunoassay (RIA)-Testsätze der Fa. Amersham Buchler verwendet.

Die Bestimmung der Ecdysteroidtiter erfolgte mit Hilfe eines modifizierten RIA nach BORST, O'CONNOR (1974). Die Extraktion der einzelnen Grillengewebe wurde nach HSIAO, HSIAO (1977) durchgeführt; der Ecdysongehalt der Hämolymphe wurde direkt bestimmt.

3. Ergebnisse und Diskussion

Tagesperiodische Wechseltemperaturen setzen bei *Gryllus bimaculatus* den Entwicklungsnulldpunkt für die Ei- (16.6 → 10.4°C) und Larvalentwicklung (18.0 → 13.1°C) und auch für die Reproduktion (13.0 → 5.0°C) herab. Somit kann eine Temperatur, die unter Konstantbedingungen letal ist (z. B. 12°C), unter Wechseltemperaturbedingungen noch stimulierend wirken. Tab. 1 gibt den stimulierenden Einfluß von alternierenden Temperaturbedingungen auf einige physiologische Leistungen wieder. Wechseltemperaturen fördern besonders die Gewichtszunahme der Larven und stimulieren die Eiablage. Im Gegensatz zum tagesperiodischen Temperaturwechsel erhöht ein rasch oszillierender Temperaturwechsel (z. B. 4-Stundenrhythmik) die Eiablage rate nicht (KOHL 1978).

Tab. 1: Wachstum und Fortpflanzung von *Gryllus bimaculatus* unter verschiedenen Temperaturbedingungen

	20°	24/12° 16/8 h	27°	31/19° 16/8 h	34°	38/26°C 16/8 h
Eientwicklungsdauer (Tg)	30 ***	22	10.2	10.9	6	8
Larvalentwicklungsdauer (Tg)	90 *	53	47	40	27	32
Larvengewicht vor letzter Larvalhäutung (mg)	280 *	365	220 **	340	215 ***	285
Eiablage/Weibchen während Adultlebensdauer	276±163 **	745±311	850±504*	1433±509	999±636	719±520

Statistische Signifikanz: *P < 0.05, ** P < 0.02, *** P < 0.002

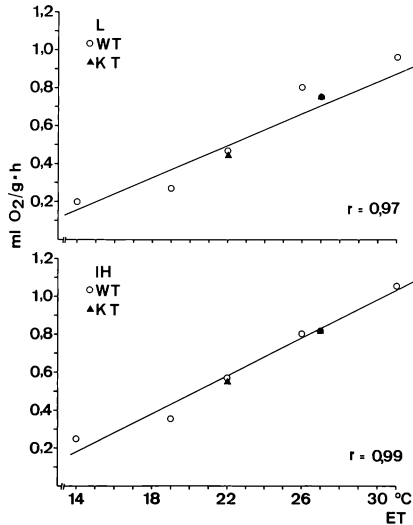


Abb. 1: Sauerstoffverbrauch von *Gryllus bimaculatus* ♀♀ in Abhängigkeit von Adaptations- und Experimentaltemperatur (ET).

(WT = Wechseltemperaturen 26/14°C und 31/19°C;

KT = Konstanttemperaturen 22°C und 27°C (als Adaptationstemperatur)

L = Larven im letzten Larvalstadium

IH = Adulte Weibchen 2-4 Tage nach Imaginalhäutung

Q₁₀ = 2.04-2.21

Für eine physiologische Interpretation erhöhter Stoffwechsellleistungen unter tagesperiodischen Wechseltemperaturbedingungen kommen verschiedene Annahmen in Frage (siehe auch WELBERS 1975):

- 1) Temperaturanpassungen in der Stoffwechselrate (Sauerstoffverbrauch, Enzymaktivitäten) an eine Temperatur, die unter dem Temperaturmittel liegt. In diesem Fall würde der Stoffwechsel bei den hohen Tagestemperaturen gegenüber der mittleren Konstanttemperatur erheblich gesteigert, was z. B. zu einer größeren Eiablage pro Tag führen könnte. Auch bei tagesperiodischen Wechseltemperaturen wird der Sauerstoffverbrauch der untersuchten Insekten aber allein von der Versuchstemperatur und nicht von der Adaptionstemperatur bestimmt (Abb. 1).
- 2) Circadiane Rhythmen der Stoffwechselrate. Weder für den Sauerstoffverbrauch noch für die motorische Aktivität der Tiere konnte endogene circadiane Rhythmen gefunden werden (Abb. 2). Bei der WT 26/14°C sind die Tiere nur bei 26°C aktiv, unabhängig davon, zu welcher Tageszeit diese Temperatur geboten wird. Bei der mittleren KT von 22°C zeigen die Tiere Daueraktivität, unabhängig vom Licht/Dunkelwechsel (LD 16:8).

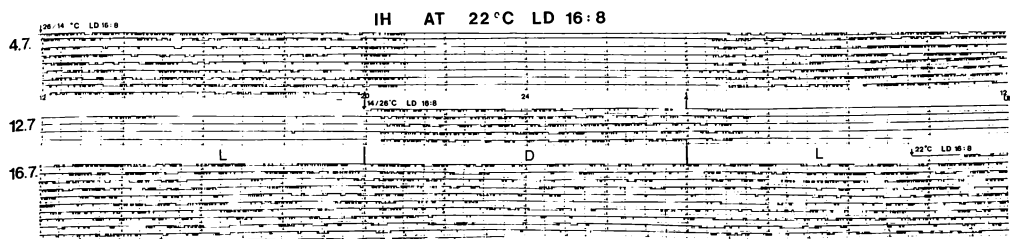


Abb. 2: Tagesrhythmik der motorischen Aktivität von *Gryllus bimaculatus* unter verschiedenen Photoperiode- und Temperaturbedingungen.

L = Lichtphase, D = Dunkelphase, AT = Adaptationstemperatur.

- 3) Overshoot- und Undershootreaktionen. Die bisherigen Befunde lassen nur kurzfristige Overshootreaktionen nach dem Licht/Dunkelwechsel erkennen (Abb. 2), die die mittlere tägliche Stoffwechsellleistung der Wechseltemperaturtiere nur wenig beeinflussen.
- 4) Hormonale Vermittlung. Literaturhinweise (z. B. PEACOCK et al. 1977) und die ersten eigenen Untersuchungen sprechen für eine hormonale Vermittlung der Wirkung von Wechseltemperaturen auf die Eiablagerrate von Insekten. Für Insekten sind spezielle Stoffwechselhormone bekannt (STEELE 1976). Darüber hinaus sind Juvenilhormon und Ecdyson, die das Wachstum und die Differenzierung bei Embryo und Larve regulieren, auch bei adulten Tieren an der Steuerung des Stoffwechsels beteiligt. So findet die Ovarienreifung unter Ecdysoneinwirkung statt (LAGUEUX et al. 1977; ROMER 1977), und die Synthese von Vitellogenin im Fettkörper sowie die Einlagerung dieses Proteins in die Ovarien wird von Juvenilhormon und Ecdyson stimuliert (FLANAGAN, HAGEDORN 1977). Sowohl in Fettkörper und Hämolymphe wie auch in den Ovarien bzw. Eiern der Mittelmeerfeldgrillen fanden wir variierende Mengen an Ecdysteroiden. Die Titerkurven verlaufen für die einzelnen Organe parallel zueinander, die Konzentrationen weisen aber nicht nur geschlechts- und altersspezifische, sondern auch temperaturspezifische Unterschiede auf (Abb. 3).

Die wechselnden Hormongehalte spiegeln das Ausmaß der Eireifung bzw. Eiablage wider. Die Ecdysteroidmaxima in den Ovarien nach 18 Tagen bei WT (101 ng/Ovar und 29 ng/Fettkörper) bzw. 28-30 Tagen bei KT (16 ng/Ovar und 22 ng/Fettkörper) fallen mit den Maxima der Ovarienfrischgewichte (und auch der Hämolympfmenge) zusammen. Mit abgeschlossener Eibildung ist auch der Hormontiter wieder rückläufig. Der charakteristische Verlauf der Hormontiterkurven bleibt auch bei Bezug der Hormonkonzentrationen auf jeweils ein Gramm Organfrischgewicht erhalten. Im Vergleich zu KT beschleunigen WT also die Eireifung. Parallel dazu finden wir einen Anstieg der Ecdysteroidkonzentrationen in Fettkörper, Ovar und Hämolymphe. Es ist jedoch noch weitgehend ungeklärt, in welchen Organen das Hormon tatsächlich synthetisiert wird.

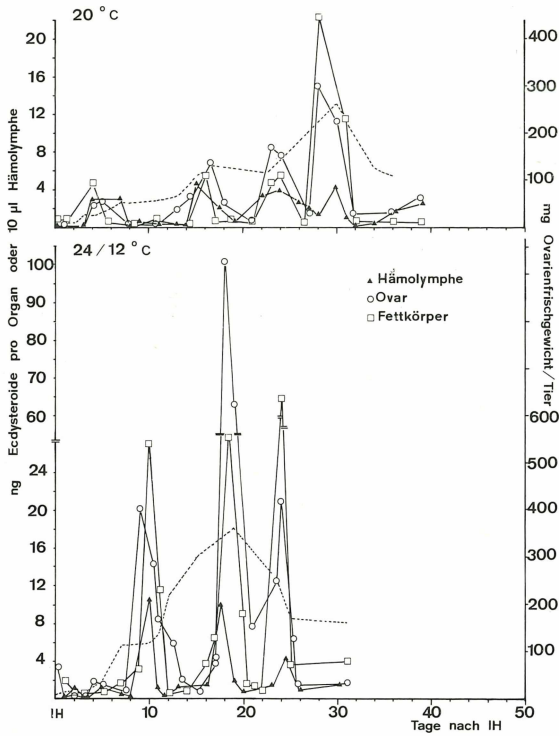


Abb. 3: Ecdysteroidtiter in verschiedenen Organen und in der Hämolymphe von adulten *G. bimaculatus* ♀♀.
 --- = Ovariengewicht von adulten Weibchen. IH = Imaginalhäutung.

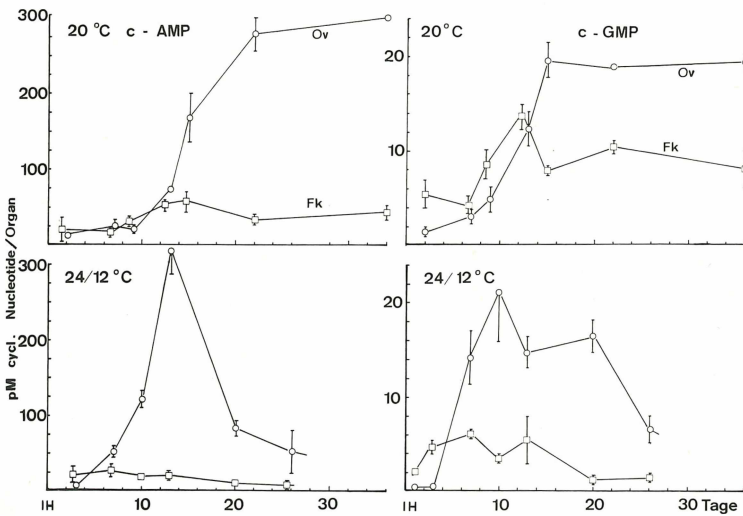


Abb. 4: c-AMP und c-GMP Titer in Fettkörper (Fk) und Ovarien (Ov) adulter *Gryllus bimaculatus* ♀♀.
 IH = Imaginalhäutung.

Nachdem die cyclischen Nucleotide c-AMP und c-GMP sowohl als Mittler für die Ecdysteroidsynthese bzw. -sekretion als auch als "second messenger" für die Steroidhormonwirkung auf Stoffwechselprozesse und als Auslöser für die Ovulation in Frage kommen sollen (VEDECKIS et al. 1974; PINES, APPLEBAUM 1978; DENLINGER et al. 1979), haben wir auch deren Titerverlauf in verschiedenen Organen adulter Weibchen bestimmt (Abb. 4). Die Titerkurven verlaufen für die beiden c-Nucleotide annähernd parallel; die Absolutkonzentrationen liegen für c-GMP aber um den Faktor 10 niedriger als für c-AMP. Bei WT-Tieren steigen die c-Nucleotidkonzentrationen in den Ovarien 3 Tage nach der Imaginalhäutung signifikant an, bei 20°C-Tieren erst nach 7-9 Tagen. In Fettkörpern und Muskeln treten im Verlauf der Adultlebensspanne keine signifikanten Unterschiede in den c-Nucleotidkonzentrationen auf. Die bisherigen Untersuchungen lassen trotz einiger Parallelen zwischen Ecdyson- und c-Nucleotidtitern noch keine Aussage zu, an welcher Stelle der hormonalen Stoffwechselkontrolle cyclische Nucleotide als Mittler stehen. Weitere Untersuchungen müssen auch zeigen, ob die Synthese- bzw. Freisetzungsraten der Ecdysteroiden und auch des Juvenilhormons selbst temperatursensitiv sind oder ob Wechseltemperaturen bereits auf übergeordnete neuroendokine Zentren im Gehirn der Insekten wirken.

Das Ziel unserer laufenden Untersuchungen ist die Aufstellung eines für Arthropoden allgemein gültigen Modells, das die hormonale Vermittlung bei der Temperatur- und Photoperiodeabhängigkeit von Wachstums- und Entwicklungsprozessen wiedergibt.

Die Arbeiten wurden durch folgende Sachbeihilfen von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt: Ho 631/7; SFB 87/A1.
Herrn Prof. Dr. K.-D. Spindler in Darmstadt danken wir für die Überlassung des Ecdysteroidantisera.

Literatur

- BORST D.W., O'CONNOR J.D., 1974: Trace analysis of ecdysones by gas liquid chromatography, radioimmunoassay and bioassay. *Steroids* 24: 637-656.
- DENLINGER D.L., CHAUDHURY M.F.B., DHADIALLA T.S., 1979: Cyclic AMP is a likely mediator of ovulation in the tsetse fly. *Experientia* 34: 1296-1297.
- FLANAGAN, T.R., HAGEDORN H.H., 1977: Vitellogenin synthesis in the mosquito: The role of juvenile hormone in the development of responsiveness to ecdysone. *Physiol. Entomology* 2: 173-178.
- HOFFMANN K.H., 1974: Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia* 17: 39-54.
- HOFFMANN K.H., 1978: Thermoregulation bei Insekten. *Biol. in uns. Zeit* 8: 17-26.
- HSIAO T.H., HSAIO C., 1977: Simultaneous determination of molting and juvenile hormone titers of the greater wax moth. *J. Insect Physiol.* 23: 89-93.
- KOHL M., 1978: Der Einfluß rasch oszillierender Wechseltemperaturen auf Larvalentwicklung, Fertilität und Lebensdauer von *Gryllus bimaculatus*. Diplomarb. Univ. Erlangen-Nürnberg.
- LAGUEUX M., HIRN M., HOFFMANN J.A., 1977: Ecdysone during ovarian development in *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.* 23: 109-119.
- PEACOCK A.J., ANSTEE J.H., BOWLER K., 1977: The effect of temperature on development and the histology of the neuroendocrine system of the tettigoniid, *Jamaicana flava*. *J. Thermal Biol.* 2: 35-40.
- PINES M., APPLEBAUM S.W., 1978: Cyclic nucleotide-dependent protein kinase activity of adult female locust fat body. *Insect Biochem.* 8: 183-187.
- PRECHT H., CHRISTOPHERSEN J., HENSEL H., LARCHER W., 1973: *Temperature and life*. 1st ed. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 325-352.
- ROMER F., 1977: Geschlechtsspezifische Unterschiede im Häutungshormon-Titer bei adulten Grillen. *Naturw.* 64: 42.
- STEELE J.E., 1976: Hormonal control of metabolism in insects. *Adv. Insect Physiol.* 12: 239-323.
- VEDECKIS W.V., BOLLENBACHER W.E., GILBERT L.J., 1974: Cyclic AMP as a possible mediator of prothoracic gland activation. *Zool. Jb. Physiol.* 78: 440-448.
- WELBERS P., 1975: Der Einfluß von tagesperiodischen Wechseltemperaturen bei der Motte *Pectinophora*. II. Der Sauerstoffverbrauch. *Oecologia* 21: 43-56.

Adressen

Prof. Dr. K. H. Hoffmann
U. Seuß
Biol. I (Allgemeine Zoologie)
Universität Ulm
Oberer Eselsberg
D-7900 Ulm/Donau

Dr. W. J. Ressin
Woelm Pharma GmbH & Co
Postfach 840
D-3440 Eschwege

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [8_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Ressin Wolfgang J., Seuß Ulrike, Hoffmann Klaus-Hubert

Artikel/Article: [Anpassungen in der Entwicklung von Insekten an tagsperiodische Wechseltemperaturen 389-393](#)