Verh. Westd. Entom. Tag **1988**, S. 297 - 306, Düsseldorf 1989

Die klinale Variation von Diapausereaktionen und ihre Bedeutung für die Populationsdynamik bei dem Schmetterling Zygaena trifolii Esper, 1783 (Zygaenidae, Lepidoptera)

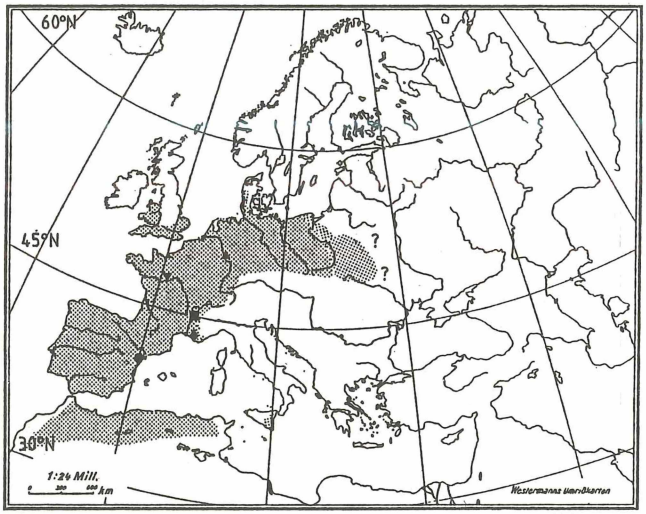
von Wolfgang Wipking

In den gemäßigten Breiten haben zahlreiche Insektenarten ihre Wachstumsphasen und Dormanzperioden an die dafür geeigneten Jahreszeiten angepaßt. Eine wiederholte Larvaldiapause mit einer daraus resultierenden mehr als einjährigen Entwicklungsdauer scheint jedoch äußerst selten vorzukommen (neuere Übersichten in : TAUBER, TAUBER und MASAKI 1986, DANKS 1987, ZASLAVSKI 1988). Dies gilt vor allem für kleinere Insektenarten, die nicht allein aufgrund ihrer Körpergröße mehr als 1 Jahr für ihre Ontogenese benötigen. Bei Schmetterlingen handelt es sich dabei im wesentlichen um solche Arten, die entweder an extreme Lebensräume angepaßt sind (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ 1988) oder um Populationen, die Biotope nahe der Verbreitungsgrenze besiedeln (FALKOVICH 1979, HARVEY 1967). Bei keiner anderen Art als **Zygaena trifolii** wurden aber die komplexen Mechanismen zur Diapauseregulation bisher ökophysiologisch näher analysiert (WIPKING 1987, WIPKING 1988b, WIPKING und NEUMANN 1986).

Die Versuche erfolgten mit Larven geographischer Stämme der Art **Zygaena trifolii** aus Spanien, Frankreich und Deutschland (Abb. 1), die unter konstanten Licht-Dunkelzyklen im Bereich zwischen LD 8:16 und 18:6 bei einer Temperatur von 20°C durchgeführt wurden. Die in Plexiglas-

Abb. 1: Verbreitungskarte von **Zygaena trifolii** mit den Herkunftsorten der verwendeten Stämme.
● : Valencia, Spanien (39°N);
◆: Marseille, Frankreich (43°N);
■: Avignon, Frankreich (44°N);
▼: Bauge, Frankreich (47°N);
▲: Köln, Deutschland (51°N).

Abb. 2: Oben: Photoperiodische Responsekurven bei 20°C für die Induktion einer ersten Larvaldiapause. Kurve 1: Obligatorische erste Larvaldiapause in dem Stamm von **Z. trifolii** aus Köln (51°N); Kurven 2 und 3: obligatorische erste Diapause in den Stämmen aus Baugé (2,47°N) und Avignon (3,44°N) mit einigen wenigen Ausnahmen, wo sich Individuen unter extrem langen Photoperioden dormanzfrei entwickelten; Kurven 4 und 5: fakultative erste Diapause in den Stämmen aus Marseille (4,43°N) und Valencia (5,39°N).
Unten: Tageslänge zur Mittsommerwende entsprechend der geographischen Herkunft der untersuchten Stämme (ausgezogene Linien: Perioden zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang; Kreislinien: Gesamtdauer der morgendlichen und abendlichen bürgerlichen Dämmerung).


60°N
45°N
30°N
1:24 Mill.
Westermanns Weltkarten

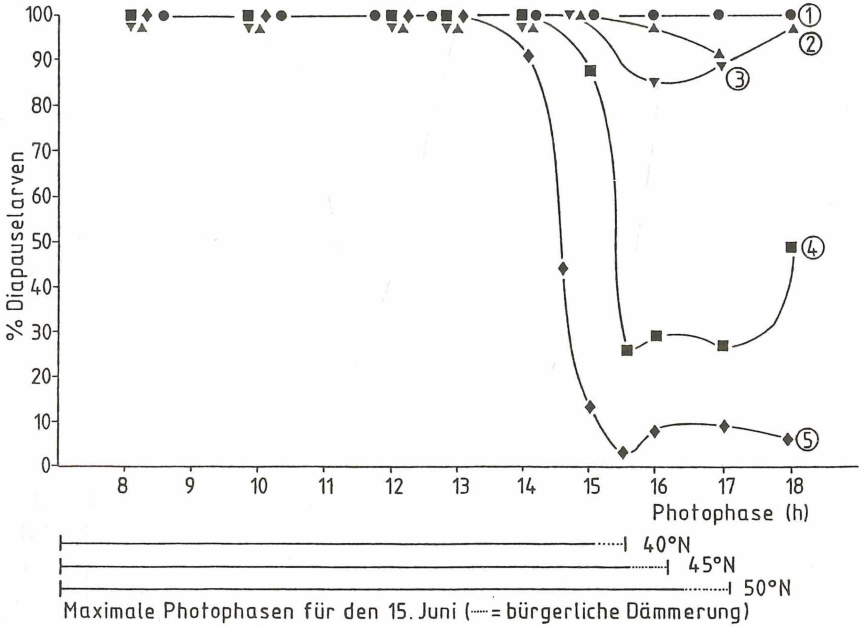
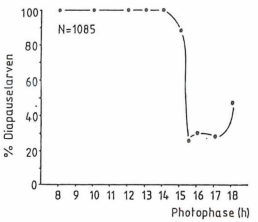
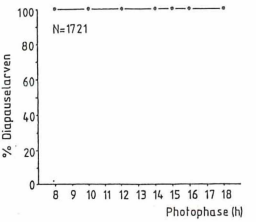

% Diapauselarven
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
Photophase (h)
①
②
③
④
⑤
40°N
45°N
50°N
Maximale Photophasen für den 15. Juni (---- = bürgerliche Dämmerung)

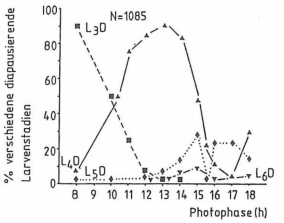
Abb. 3: Oben: Photoperiodische Responsekurven bei 20°C für die Induktion der ersten Diapause. Links: fakultative Diapause im Marseille-Stamm; rechts: obligatorische Diapause im Köln-Stamm.
Unten: Die relativen Häufigkeiten verschiedener Diapausestadien (L_3D - L_6D) in Abhängigkeit von der zunehmenden Tageslänge. Links: Detaillierte Daten für den Marseille-Stamm, die auf der oben dargestellten Gesamthäufigkeit von frühen und späten Diapausestadien beruhen; rechts: entsprechende Ergebnisse für den Kölner Stamm.

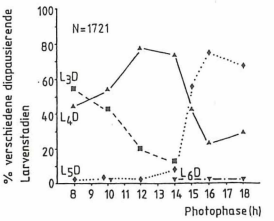
Abb. 4: Vergleich der photoperiodischen Responsekurven für eine repetitive Larvaldiapause in den Stämmen aus Marseille (●) und Köln (■). Links: Ergebnisse von Experimenten, die mit zuvor auf dem L_3-Stadium erstmals diapausierenden Larven erzielt wurden; Mitte: entsprechende Ergebnisse, die aus Versuchen mit L_4D stammen; rechts: Daten für L_5D Für weitere Erläuterungen vgl. Text.

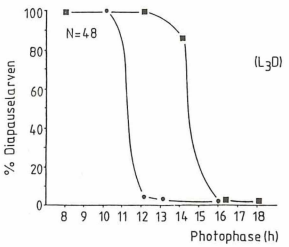
Abb. 5: Vergleich der photoperiodischen Responsekurven für eine dritte Larvaldiapause (2. repet. Diapause) in den Stämmen Marseille und Köln, wenn die Versuche mit L_6D 2 gestartet wurden. Für weitere Erläuterungen vgl. Abb. 4.

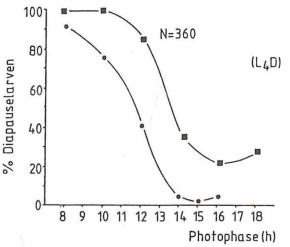

N=1085
% Diapauselarven
Photophase (h)

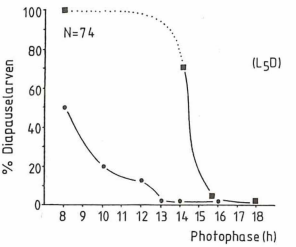

N=1721
% Diapauselarven
Photophase (h)

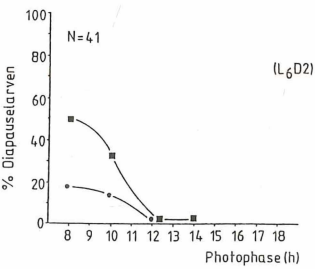

N=1085
L3D
L4D
L5D
L6D
% verschiedene diapausierende Larvenstadien
Photophase (h)


N=1721
L3D
L4D
L5D
L6D
% verschiedene diapausierende Larvenstadien
Photophase (h)


N=48
(L3D)
% Diapauselarven
Photophase (h)


N=360
(L4D)
% Diapauselarven
Photophase (h)


N=74
(L5D)
% Diapauselarven
Photophase (h)


N=41
(L6D2)
% Diapauselarven
Photophase (h)

schalen gezüchteten Larven wurden alle zwei Tage auf eventuell auftretende Häutungen und Diapausestadien kontrolliert.

In allen Stämmen konnte eine Larvaldiapause des Langtagtyps (BECK 1980) vom 3. Larvenstadium an beobachtet werden (L_3D), so daß insgesamt in der Größe unterschiedliche Diapausestadien zwischen dem 3. und 10. Larvenstadium vorliegen. Unterhalb des kritischen Schwellenwertes für eine Diapauseinduktion wird bei zunehmender Tageslänge das Diapausestadium hin zu den späteren Larvenstadien verschoben (Abb. 3 und 4). Wiederholte, sogenannte repetitive Larvaldiapausen treten in den südeuropäischen Stämmen nur vereinzelt auf (Valencia, Marseille). Sie sind auch in dem deutschen Stamm aus Köln selten, wenn die Versuche entweder mit Larven durchgeführt werden, die zuvor bereits einmal auf älteren Larvenstadien diapausiert haben oder wenn die Larven in der zweiten Wachstumsphase ausschließlich unter Langtagbedingungen (LD 16:8) gehalten werden (Abb. 4).

In Laborversuchen sind die südeuropäischen Stämme aus Valencia und Marseille durch fakultative 1. Larvaldiapausen mit photoperiodischen Responsekurven des Langtagtyps charakterisiert. Die kritische Photoperiode für den Valencia-Stamm ist bei LD $\geq$14,5:9,5 und entsprechend der nördlicheren Herkunft liegt sie beim Marseille-Stamm bei LD >15:9. Extrem lange Photoperioden (>LD 15:9) kommen an beiden Standorten nicht längerfristig vor. Während der Anteil der unabhängig von der Tageslänge erstmals diapausierenden Larven im Valencia-Stamm unter Langtagbedingungen sehr gering bleibt, beträgt dieser Anteil im Marseille-Stamm wenigstens 25% (Abb. 2, Kurven 4 und 5). Dementsprechend zeigt der südfranzösische Stamm bereits eine deutliche Tendenz hin zu einer von der Photoperiode unabhängigen, obligatorischen ersten Diapause. Im Freiland sind beide Populationen bivoltin.

Die Veränderung der photoperiodischen Reaktion hin zu einer von der Tageslänge unabhängigen obligatorischen ersten Diapause im Kölner Stamm (Abb. 2, Kurve 1) dokumentieren die photoperiodischen Responsekurven der Stämme Avignon und Bauge (Abb. 2, Kurven 2 und 3), wo nur noch wenige Individuen mit einer diapausefreien Entwicklung vorkommen (<10%). Diese Stämme sind im Freiland wenigstens univoltin, vorausgesetzt es treten nicht verlängerte Diapausedauern (WIPKING 1987) oder repetitive Larvaldiapausen auf späteren Larvenstadien auf (WIPKING und NEUMANN 1986), die im Freiland zu einer Generationsdauer von 2-4 Jahren führen können (WIPKING 1988a).

Die detaillierte Analyse zeigt jedoch eine variable photoperiodische Reaktion. Im Marseille-Stamm mit fakultativer erster Diapause nimmt der Anteil der Diapausestadien auf dem L_3D-Stadium (L_3D) bei zunehmender Tageslänge unterhalb der kritischen Photoperiode ab. Gleichzeitig steigt der Anteil der L_4D- und L_5D-Stadien (vgl. Abb. 3, unten links). In Stämmen mit einer obligatorischen ersten Dormanz (Köln) wird das Diapausestadium analog der Reaktion in den südeuropäischen Stämmen bei abnehmender Tageslänge zu den jüngeren Larvenstadien hin verschoben, so daß bei 8-stündiger Beleuchtungsdauer wieder die L_3D-Stadien dominieren; unter Langtagbedingungen (LD 16:8 - 18:6) kommt es dagegen anstelle einer sonst diapausefreien Entwicklung zu einer Diapauseinduktion vor allem zwischen dem L_4D- bis L_6D-Stadium (Abb. 3, unten rechts).

Eine wiederholte, repetitive Larvaldiapause konnte in allen untersuchten Stämmen beobachtet werden. Die Versuche wurden mit dem Marseille- und Köln-Stamm durchgeführt und zwar getrennt an Tieren, die zuvor auf den Stadien L_3D, L_4D oder L_5D erstmals diapausierten. Im Gegensatz zur ersten obligatorischen Diapause im Kölner

Stamm, aber entsprechend dem Marseille-Stamm stehen alle zusätzlichen Diapausen unter photoperiodischer Kontrolle (Abb. 4 und 5). Während Langtagbedingungen jede weitere Wachstumsunterbrechung verhindern, induzieren Kurztagbedingungen eine erneute Dormanzperiode. Entsprechende kritische Photoperioden sind in beiden Stämmen an das physiologische Alter des vorhergehenden Diapausestadiums gekoppelt, aber unabhängig von der Tageslänge in der vorhergehenden Wachstumsphase. Für eine diapausefreie Entwicklung sind im Kölner Stamm 15 Stunden Licht täglich notwendig, wenn der Versuch mit Larven durchgeführt wurde, die zuvor auf dem L_3D-Stadium diapausierten. Nur noch 13,5 Stunden Licht sind erforderlich, wenn der gleiche Versuch mit L_4D-Larven startete, sowie 12 Stunden Licht bei Versuchen mit L_5D. Entsprechende Ergebnisse waren auch im Marseille-Stamm zu beobachten (LD 11:13 <L_3D>, LD 11:13 <L_4D> und LD 8:16 <L_5D>. Neben stadienspezifischen Schwellenwerten bestehen demnach auch populationsspezifische Unterschiede für diapauseinduzierende kritische Photoperioden. Zudem kann die repetitive Diapause bei konstanten Versuchsbedingungen auf mehreren Stadien auftreten, wie dies schon für die erste Diapause zu beobachten war (vgl. Abb. 3 und 4). Unter Larven, die im L_6D-Stadium bereits eine zweite Dormanzperiode zeigten, konnten bei extremen Kurztagbedingungen einige Individuen beobachtet werden, die zwischen dem L_8D und $L_{10}D$-Stadium ein drittes Mal ein Diapausekleid anlegten.

Die Bedeutung der Tageslänge als verläßlicher Zeitgeber für die Diapauseinduktion ist bereits seit langem bekannt. Populationsspezifische photoperiodische Responsekurven für eine Diapauseinduktion nicht nur für verschiedene Diapauselarvenstadien, sondern auch für durch kurze Wachstumsphasen getrennte repetitive Diapausen, sind bisher nur von **Z. trifolii** bekannt geworden. Das populationsökologisch und ökophy-

siologisch bedeutsame Anpassungsphänomen einer tageslängenkontrollierten fraktionierten Entwicklung durch zwei- oder sogar dreifache Larvaldiapausen bedeutet unter Freilandbedingungen eine variable ein- bis vierjährige Entwicklungsdauer, die besonders für die Populationen nahe der nordwestlichen Verbreitungsgrenze von Vorteil sein dürfte, wenn dort in einzelnen Jahren ein Reproduktionserfolg der Imagines infolge ungünstiger Witterungsbedingungen unterbleibt (WIPKING 1987, WIPKING und NEUMANN 1986).

Literatur:

BECK, S.D. (1980): Insect Photoperiodism. - New York 387 pp

DANKS, H.V. (1987): Insect Dormancy: An Ecological Perspective. - Gloucester (Canada) 439 pp

FALKOVICH, M.I. (1979): Seasonal development of desert Lepidoptera of Soviet Central Asia and a historical analysis of the Lepidoptera fauna. - Ent. Rev. **58**, 20-45

HARVEY, G.T. (1967): On Coniferophagus species of **Choristoneura** (Lep., Tortricidae) in North America, V. Second diapause as a species character. - Can. Entomol. **99**, 486-503

SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (HRSG.) (1988): Tagfalter und ihre Lebensräume. - Egg 516 pp

TAUBER, M.J., TAUBER, C.A., MASAKI, S. (1986): Seasonal Adaptations of Insects. - New York 411 pp

WIPKING, W. (1987): Ökologische Untersuchungen über die Diapauseregulation bei westpaläarktischen Stämmen einer Schmetterlingsfamilie

(Ins., Lepidoptera, Zygaenidae). - Dissertation, Universität zu Köln, 152 pp.

---(1988a): Bivoltinismus und repetitive Larvaldiapause bei **Zygaena trifolii**. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1988** (Bielefeld) 334-335

---(1988b): Repeated larval diapause and diapause-free development in geographic strains of the burnet moth **Zygaena trifoli** Esp. I. Discontinuous clinal variation in photoperiodically controlled diapause induction. - Oecologia **77**, 557-564

WIPKING, W., NEUMANN, D. (1986): Polymorphism in the Larval Hibernation Strategy of the Burnet Moth **Zygaena trifolii**. - In: Taylor, F., Karban, R. (eds) The Evolution of Insect Life Cycles. - New York, pp.: 125-134

ZASLAVSKI, V.A. (1988): Insect development. Photoperiodic and temperature control. - Berlin 187 pp

Wolfgang Wipking
Zoologisches Institut der
Universität zu Köln
Lehrstuhl für Physiologische Ökologie
Weyertal 119
D-5000 Köln 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 1988

Autor(en)/Author(s): Wipking Wolfgang

Artikel/Article: Die klinale Variation von Diapausereaktionen und ihre Bedeutung für die Populationsdynamik bei dem Schmetterling Zygaena trifolii Esper, 1783 (Zygaenidae, Lepidoptera) 297-306