

Vorzugstemperatur, Temperaturwahl und Temperaturabhängigkeit der Bewegungsaktivität bei *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*

Von

WALTER LEUTHOLD

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Einleitung

In Ausbreitungsversuchen mit *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratorium haben KOCH und BURLA (1962) nachgewiesen, dass neben andern Faktoren die Temperatur die Ausbreitungsleistung der beiden Arten in unterschiedlicher Weise beeinflusst. Es ergab dies die Veranlassung zu prüfen, ob sich die beiden Arten hinsichtlich der Temperaturpräferenda oder in ihren Reaktionen auf die Grenztemperaturen des normalen Aktivitätsbereiches unterscheiden. Um hierüber Aufschluss zu erhalten, wurden die nachfolgend beschriebenen Versuche ausgeführt. Diese sollten vor allem ein differenzierteres Bild über die Temperaturabhängigkeit der beiden Arten vermitteln; daher wurde nicht nur mit zwei Versuchstemperaturen, sondern in zwei von drei Versuchsanordnungen mit einer gleitenden Temperaturskala innerhalb eines breiten Bereiches gearbeitet.

Herrn Prof. Dr. H. BURLA danke ich für die Überlassung des Themas und für zahlreiche Beratungen.

Bestimmung der Vorzugstemperatur in einer Temperaturorgel

In einer ovalen Temperaturorgel (Abb. 1) wurden die beiden Arten einem Temperaturgefälle von ca. 10—30° C ausgesetzt. Die Temperaturmessung erfolgte mit einem elektrischen Kontaktthermometer an der Oberfläche der Temperaturorgel. Die Versuchskammer wurde jeweils mit 100 Fliegen einer Art beschickt; Zählungen erfolgten in Intervallen von 3 oder 10 Minuten. Nach jeder Zählung wurden die Temperaturorgeln geschüttelt und dadurch die Fliegen zu einer Neuverteilung angeregt.

In zahlreichen Versuchen ergaben sich bei grossen Streuungen für beide Arten

annähernd gleiche Mittelwerte von ca. 19° C. Das kalte Ende der Temperaturorgel erwies sich als Kältefalle; wurden die in diesem Bereich, d. h. in den zwei untersten Temperaturklassen immobilisierten Fliegen aus der Berechnung weggelassen, so erreichten die mittleren Vorzugstemperaturen bei beiden Arten ca. 21° C. Diese Werte geben die natürlichen Verhältnisse wohl besser wieder, doch sind auch in diesem Fall die Mittelwerte nicht gesichert verschieden und die Streuungen recht gross.

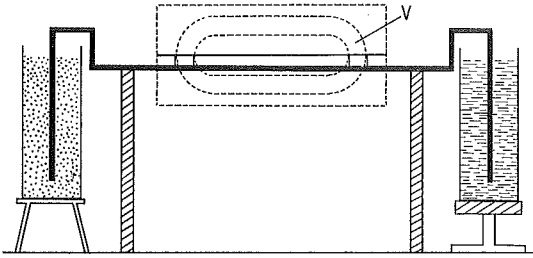


Abb. 1. Temperaturorgel: Wärmeleitung in Seitenansicht. Links Behälter mit Trockeneis, rechts Wasserbad auf Heizplatte, beide verbunden durch 2 mm starke Kupferplatte. Punktirt Arena in Aufsicht, grösste Länge 20 cm, Breite 8 cm, Höhe 1 cm. Breite der ovalen Versuchskammer (V) 2 cm, Abdeckung durch Glasplatte.

Von Interesse ist die Beobachtung, dass im kalten Teil der Arena bei *D. obscura* gesichert mehr Fliegen bewegungslos blieben als bei *D. subobscura*, wie folgende Gegenüberstellung zeigt:

	2 unterste Klassen	8 übrige Klassen	
<i>D. obscura</i>	188	312	(zusammengefasst)
<i>D. subobscura</i>	139	361	aus 5 Versuchen)

Hieraus berechnet sich nach der Methode des Vierfeldertests ein hoch gesichertes χ^2 von 10,47, was die unterschiedliche Reaktion der beiden Arten auf tiefe Temperaturen hinreichend belegt.

Die Deutung drängt sich auf, dass *D. subobscura* kälterestanter ist als *D. obscura*.

In weiteren Versuchen zeigte sich, dass die Kälterestanz abhängt von Ernährungszustand und Alter der Fliegen: bei *D. subobscura* sind ältere Tiere kälterestanter als eintägige Imagines; bei *D. obscura* sind satte Tiere kälterestanter als hungrige.

Bestimmung des relativen Temperaturpräferendums in Wahlversuchen

In zwei Wahlapparaten aus Plexiglas (Abb. 2) wurden gleichzeitig beiden Arten je zwei verschiedene Temperaturen geboten, die sich in einigen Versuchen um 5° C, in andern um 10° C unterschieden. In jedem Wahlapparat befanden sich 100 Fliegen beiderlei Geschlechts von einer Art. Einige Resultate sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Sowohl bei 5° wie bei 10° C Temperaturunterschied zeigt *D. obscura* eine stärkere Besetzung der Kammerhälfte mit 10° C als *D. subobscura* (Serie 1 und 4). Zweifellos ist 10° C keine optimale Temperatur für die Fliegen, sondern wirkt sich eher als Kältefalle aus, der sich *D. subobscura* besser entziehen kann.

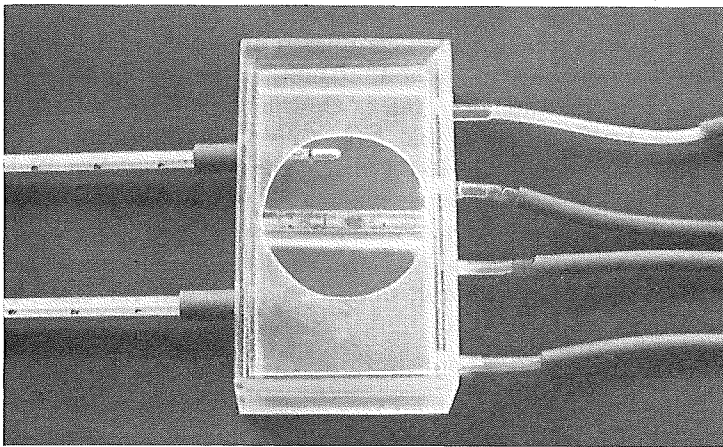


Abb. 2. Wahlapparat: von Wasser durchströmtes Plexiglastäschchen, durch isolierende Zwischenwand in zwei Kammern unterteilt. Länge 12 cm, Breite 7 cm. In der Mitte der kreisförmige Versuchsraum von 6 cm Durchmesser und 2,5 mm Höhe. Links zwei Thermometer, rechts zwei Zuleitungen und zwei Ableitungen.

Table 1 Prozentuale Verteilung der Fliegen auf beide Temperaturfelder bei Temperaturunterschieden von 10° C (Serie 1—3) und 5° C (Serie 4—7). N = Anzahl Versuche pro Serie.

Serie	N	Temperatur	<i>D. obscura</i>	<i>D. subobscura</i>
1	30	10°	65,67	45,77
		20°	34,33	54,23
2	30	15°	66,00	73,57
		25°	34,00	26,43
3	30	20°	85,00	74,00
		30°	15,00	26,00
4	25	10°	59,36	32,53
		15°	40,64	67,48
5	25	15°	56,28	49,04
		20°	43,72	50,96
6	20	20°	71,40	73,15
		25°	28,60	26,85
7	30	20°	54,47	74,37
		25°	45,53	25,63

Diese Ergebnisse bestätigen somit die in der Temperaturorgel gewonnenen Erfahrungen. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten in der Besetzung der Temperaturfelder von 10° und 20° C bzw. 10° und 15° C sind hoch gesichert.

In den Serien 2 und 5 zeigen beide Arten ähnliche Verteilungen. Dies trifft ferner zu für die Serien 3 und besonders 6.

Die Zahlen sind Durchschnitte aus zahlreichen Ablesungen in Abständen von 5 Minuten, wobei nach jeder Zählung die Fliegen durch Schütteln zu einer Neuverteilung veranlasst wurden. Diese Methode erlaubt, die zeitlich aufeinander folgenden Ablesungen auf Heterogenität zu prüfen. Gesicherte Heterogenität wurde nur in Serie 1 für beide Arten, in Serie 3 und 7 für *D. obscura* festgestellt.

Versuche mit getrennten Geschlechtern zeigten, dass in solchen Wahlversuchen die beiden Geschlechter nicht übereinstimmend reagieren. Auf eine Wiedergabe der zum Teil nicht einheitlichen Resultate wird jedoch verzichtet.

Die Resultate der besprochenen Wahlversuche liefern keine verlässlichen Angaben über die mittlere Vorzugstemperatur, doch eignen sie sich für eine vergleichende Beurteilung der Temperaturtoleranz.

Aktivitätsmessungen bei verschiedenen Temperaturen

Eine dritte Versuchsanordnung wurde gewählt zur Messung der Bewegungsaktivität der Fliegen in Abhängigkeit von der Temperatur. Ergebnisse in bezug auf diese Fragestellung brachte schon die Arbeit von KOCH und BURLA (1962), doch sollte nun die Bewegungsaktivität direkt gemessen werden, nicht indirekt als Ausbreitungsleistung; ferner sollten die Aktivitätsänderungen in einer gleitenden Temperaturskala verfolgt werden.

Eine Apparatur, die solche Messungen ermöglicht, ist ein Unruhemesser (Tarachometer) nach Dr. U. A. CORTI, Zürich, hergestellt von der Firma Viterra, Elektronische Geräte, Wallisellen/ZH. Er wurde an Fischen und anderen Tieren erprobt und später vor allem für den Menschen ausgebaut (CORTI und WEBER 1949, CORTI 1959). In entgegenkommender Weise stellte Herr Dr. CORTI die umfangreiche Apparatur während eines Monats zur Verfügung, wofür ich ihm an dieser Stelle den besten

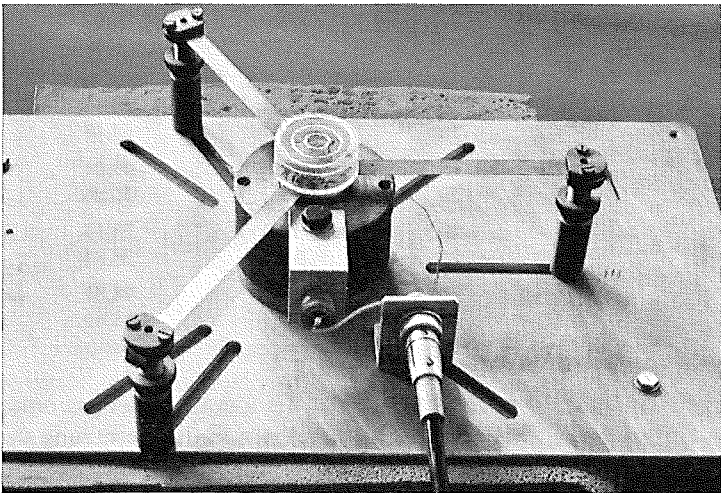


Abb. 3. Reaktionstisch für Unruhemessung, mit Plexiglasdose als Tierbehälter.

Dank bezeugen möchte. Seinem Mitarbeiter, Herrn M. DIETIKER, danke ich für die wertvolle Hilfe in technischer Hinsicht, die er mir mehrfach zukommen liess.

Auf dem Reaktionstisch, einer elastisch gelagerten, in vertikaler Richtung beweglichen Tauchspule (Abb. 3), wurden jeweils 50 Fliegen einer Art geprüft. Die Bewegungen der Fliegen verursachten Erschütterungen der Versuchsdose und damit der Tauchspule; die dadurch induzierten Spannungsänderungen wurden über ein elektronisches Vergrößerungssystem (Vergrößerung ca. 20000 fach) einem Rechengerät zugeführt. Dieses besteht aus einem Integrator, der für ein beliebig wählbares Zeitintervall den Inhalt der von der Unruhekurve und der Nulllinie eingeschlossenen Fläche bestimmt. Die Registrierung des Messergebnisses erfolgt durch ein elektronisches Zählgerät; ausserdem kann der Verlauf der Unruhe an einem Kathodenstrahloszillographen verfolgt werden. Die visuelle Beobachtung der Ausgangsspannung ist deshalb unerlässlich, weil aus Form, Amplitude und Frequenz ihres Bildes am Oszillographen hervorgeht, ob es sich um Bewegungsaktivität der Versuchstiere

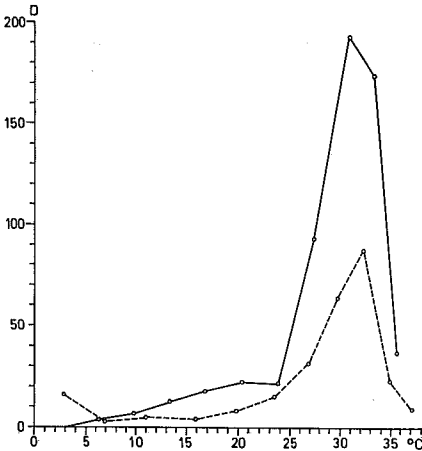


Abb. 4. Bewegungsaktivität von *D. subobscura* (gestrichelt) und *D. obscura* (ausgezogene Kurve) bei verschiedenen Temperaturen. Ordinate: Differenz zwischen Durchschnittswert aus 3 Messungen und entsprechendem Leerwert.

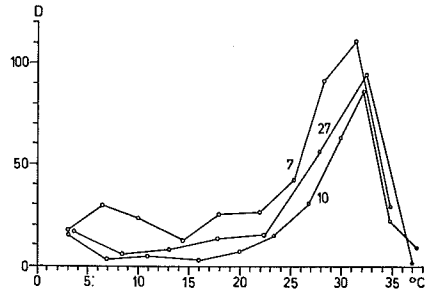
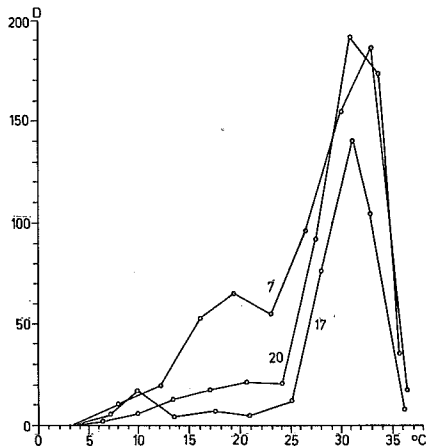


Abb. 5. Bewegungsaktivität in Abhängigkeit von der Temperatur bei *Drosophila subobscura*. Die Zahlen bei den Kurven geben das Alter der geprüften Imagines in Tagen an.

Abb. 6. Bewegungsaktivität in Abhängigkeit von der Temperatur bei *Drosophila obscura*. Die Zahlen bei den Kurven geben das Alter der geprüften Imagines in Tagen an.



oder um exogene Störungen handelt. Solche Störungen waren auch während der Nacht, da die Experimente vorsichtshalber ausgeführt wurden, stets vorhanden; sie lassen sich aber durch geeignete technische Massnahmen leicht ausschalten.

Die Versuche wurden in einem auf 3° C eingestellten Kühlraum durchgeführt, wodurch die Ausgangstemperatur gegeben war. Die Temperaturerhöhung bis ca. 37° C erfolgte in Stufen von jeweils etwa 4° C in einem Thermostaten im Verlaufe von 4—5 Stunden. Gemessen wurde jeweils nach einer auf jeden Erwärmungsschritt folgenden Reaktionszeit von rund 5 Minuten. Dazwischen wurden Leerwerte bestimmt, die im Verlauf der Versuchszeit etwas schwankten. Die Differenz zwischen dem Mittelwert aus drei Messungen (je über 100 Sek.) und dem entsprechenden Leerwert wurde graphisch aufgezeichnet.

Abb. 4 zeigt je eine ausgewählte Kurve für *D. obscura* und *D. subobscura*. In den Abb. 5 und 6 sind für jede Art drei Kurven dargestellt.

Charakteristisch für alle Kurven von *D. subobscura* ist die Lage des ersten Messpunktes bei 3° C, der im Gegensatz zu *D. obscura* durchwegs deutlich über der Abszissenachse als Nullniveau liegt. Dies bedeutet, dass *D. subobscura* bei 3° C noch bewegungsfähig ist, während *D. obscura* bei dieser Temperatur in völlige Kältestarre verfallen ist. Dieser Befund stimmt mit den bisherigen Ergebnissen überein.

Der weitere Verlauf der Kurve ist bei beiden Arten gekennzeichnet durch einen Bereich geringer Aktivitätsänderungen, dem dann bei etwa 25° C ein steiler Anstieg folgt, worauf die Kurve nach einem Gipfel bei 31°—32° C ebenso steil wieder gegen die Nulllinie hin abfällt. Beim Kurvengipfel handelt es sich um einen atypischen Höchstwert, dessen Lage und die Übereinstimmung bei beiden Arten in unserem Zusammenhang kaum viel zu bedeuten hat. In der Ausdehnung des Bereichs mit geringen Aktivitätsänderungen bestehen kleine Unterschiede zwischen den Arten, die jedoch bei der geringen Anzahl von Versuchen nicht deutlich zum Ausdruck kommen und deshalb nicht weiter diskutiert werden sollen.

Ferner fällt auf, dass sich die absoluten Höchstwerte beider Arten beträchtlich unterscheiden. Dies dürfte weitgehend die Folge des höheren durchschnittlichen Gewichts von *D. obscura* sein, wie folgende Stichprobe ergibt:

	<i>D. obscura</i>	<i>D. subobscura</i>
50 Weibchen	118 mg	86 mg
50 Männchen	63 mg	43 mg

In den Kurven der Abbildungen 5 und 6 scheinen auch Einflüsse des Alters auf die Aktivität zum Ausdruck zu kommen; junge Fliegen sind aktiver als ältere. Doch da es sich um herausgegriffene Einzelfälle handelt, können die Ergebnisse keinen Anspruch auf Allgemeingültigkeit erheben.

Von Interesse sind dagegen die besser fundierten Resultate über das unterschiedliche Verhalten der Geschlechter (Abb. 7 und 8). Bei *D. subobscura* sind in der Gesamtaktivität — nach mehreren Versuchen — keine sicheren Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen festzustellen, dagegen geht aus Abb. 7 hervor, dass die im Vergleich zu *D. obscura* höhere Anfangsaktivität zum grössten Teil auf die Weibchen entfällt.

Bei *D. obscura* bestehen andererseits grosse Unterschiede im Gesamtbetrag der Aktivität (Abb. 8). Nicht nur zeigen die Männchen einen viel höheren Gipfelwert, sondern auch der Verlauf der Kurve unterscheidet sich wesentlich von demjenigen bei den Weibchen. Bei den Männchen setzt ein starker Anstieg der Kurve bereits bei

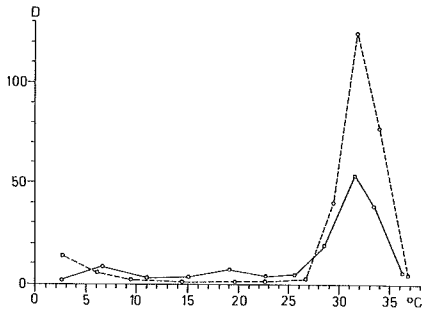


Abb. 7. Bewegungsaktivität von 50 Männchen (ausgezogen) und 50 Weibchen (gestrichelt) von *Drosophila subobscura*. 10 Tage alte Fliegen.

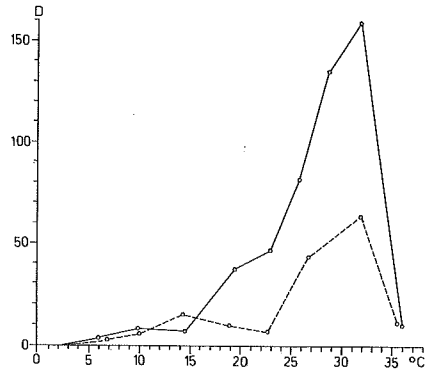


Abb. 8. Bewegungsaktivität von 50 Männchen (ausgezogen) und 50 Weibchen (gestrichelt) von *D. obscura*. 15 Tage alte Fliegen.

etwa 15° C ein, während die Weibchen das gleiche Muster zeigen wie die Proben mit gemischten Geschlechtern. Bei den Männchen lässt sich also bei Abwesenheit der Weibchen ein anderes Aktivitätsmuster im Sinne eines Unruheverhaltens feststellen. Dieser Befund stimmt überein mit dem Ergebnis von KOCH und BURLA (1962), wonach sich die Männchen von *D. obscura* sowohl bei 18° C als auch bei 25° C stärker ausbreiten als die Weibchen. Bei *D. subobscura* wurden dagegen keine solchen Geschlechtsunterschiede gefunden.

Die beschriebenen Versuche lassen erkennen, dass Änderungen der Bewegungsaktivität bei wechselnder Temperatur nach einem spezifischen Muster erfolgen, das sowohl von Art zu Art wie auch bei Männchen und Weibchen verschieden sein kann.

Diskussion und Zusammenfassung

Die Ergebnisse aller erwähnten Versuche zeigen unter anderem, dass *Drosophila subobscura* noch bei tieferen Temperaturen aktiv ist als *D. obscura*. Diese Befunde im Laborversuch stehen in Einklang mit faunistischen Beobachtungen an den beiden Arten. So steigt zum Beispiel *D. subobscura* in den Alpen höher hinauf als *D. obscura* (BURLA 1951). In Nordeuropa besteht allerdings nach den bisher vorliegenden Fangergebnissen ein Widerspruch in dieser Hinsicht, indem *D. subobscura* noch nie innerhalb des Polarkreises gefunden wurde, wohl aber *D. obscura* (BASDEN 1956, BASDEN und HARNDEN 1956).

Doch erweist sich im allgemeinen *D. subobscura* hinsichtlich Vorkommen und Biotopwahl entschieden euryöker als *D. obscura*. Vor allem reagiert die Art auf

Änderungen von Umweltfaktoren weniger empfindlich als *D. obscura*. Nähere Angaben zu diesen Feststellungen finden sich bei BURLA (1951), BURLA und GREUTER (1959 a, b), BURLA (1961), KOCH und BURLA (1962).

In der mittleren Vorzugstemperatur konnten keine Unterschiede zwischen den beiden Arten gefunden werden; für die ökologische Valenz spielt aber der Mittelwert eine untergeordnete Rolle. Von Bedeutung ist vielmehr die Temperaturtoleranz, d. h. der Temperaturbereich, innerhalb dessen die Art eine normale Aktivität zeigt. Als Mass für die Temperaturtoleranz kann bei geeigneter Versuchsanordnung die Streuung der mittleren Vorzugstemperatur dienen.

Temperaturwahl und Bewegungsaktivität hängen von verschiedenen endogenen Faktoren ab, so von Geschlecht, Alter und physiologischer Konstitution (Ernährungszustand) der Versuchstiere. Da zwischen Bewegungsaktivität und Dispersion eine enge Korrelation besteht, ist auch die Dispersion dem Einfluss der genannten Faktoren unterworfen.

Literatur

- BASDEN, E. B., 1956: Drosophilidae (Diptera) within the Arctic Circle. I. General Survey. Transact. Royal Entomol. Soc. of London, Vol. 108, S. 1—20.
- BASDEN, E. B. and HARNDEN, D. G., 1956: Drosophilidae (Diptera) within the Arctic Circle. II. The Edinburgh University Expedition to Subarctic Norway 1953. Transact. Royal Entomol. Soc. of London, Vol. 108, S. 147—162.
- BURLA, H., 1951: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. Suisse de Zool. 58, S. 23—175.
- 1961: Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen *Drosophila*-Arten. Rev. Suisse de Zool. 68, S. 173—182.
- BURLA, H. und GREUTER, M., 1959a: Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Rev. Suisse de Zool. 66, S. 272—279.
- 1959b: Einige Komponenten des Ausbreitungsvorganges bei *Drosophila*. Vierteljahrsschr. Natf. Ges. Zürich 104, S. 236—246.
- CORTI, U. A., 1959: Erschütterungsmessungen am Lebenden. Schweiz. med. Wochenschrift 89, S. 577—595.
- CORTI, U. A. und WEBER, M., 1949: Die Matrix der Fische. II. Untersuchungen über die Vitalität von Fischen. Schweiz. Zschr. f. Hydrologie XII, S. 9—16.
- KOCH, R. und BURLA, H., 1962: Ausbreitungsleistungen von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura* im Laboratoriumsversuch. Rev. Suisse de Zool.