

# Einige Komponenten des Ausbreitungsvorgangs bei *Drosophila*

Von

HANS BURLA und MARK GREUTER

(Mit 5 Abbildungen im Text)

Seit alters haben Tierwanderungen das Interesse von Biologen und Nichtbiologen geweckt: Vogelzug, Schmetterlingswanderungen, Heuschreckenschwärme, Massenzüge von Lemmingsen. Jedoch sind dies Sonderfälle, beschränkt auf aussergewöhnliche Umweltkonstellationen oder auf wenige Formen und Gruppen innerhalb des Tierreiches. Auf unauffällige Weise geht ein Migrationsgeschehen aber auch bei anderen Tieren vor sich: bei zahlreichen Gelegenheiten, sei es bei Partner- oder Nahrungssuche, sei es infolge von ungünstigen Wetterbedingungen oder anderen Ursachen, wechseln Individuen einzeln oder in Verbänden, dauernd oder zeitweise ihren Standort. Dies nun ist ein ganz normales Geschehen, dem jede Tierart mehr oder weniger stark unterworfen ist. Zwar kennt man bei manchen Tierformen eine beträchtliche Orts-treue, die der Ausbreitung entgegenwirkt. Doch über genügend lange Zeit hinweg betrachtet, verändern auch diese Arten sowohl ihre Arealgrenzen wie das Verbreitungsmuster innerhalb ihrer Areale ständig durch Migration.

Migration, sei sie vom auffälligen oder unauffälligen Typ, hat dreierlei Auswirkungen: zunächst ist sie ein ökologisches Geschehen, das den Individuen einer Art erlaubt, gemäss ihren Ansprüchen an Nahrung, Klima und Vegetation stets neue Orte zu besiedeln oder verlorengegangene Orte wieder zu besetzen. Zum zweiten ist Migration populationsgenetisch wirksam, indem sie den Austausch von Erbfaktoren zwischen räumlich getrennten Teilen einer grösseren Bevölkerung sicherstellt. Drittens wirkt sich Migration tiergeographisch aus; die Ausbreitung etwa des eiszeitlichen Riesenfaultiers *Megatherium* aus der südamerikanischen Heimat bis nach Nordamerika ist eine Folge von Migration.

Mit dem Aussetzen und Wiedereinfangen genetisch markierter Fliegen bei Berlin-Buch (1) begann auch *Drosophila* in der Migrationsforschung eine Rolle zu spielen. Zur Analyse und quantitativen Behandlung von Ausbreitungsvorgängen des unauffälligen Typs eignet sich diese Gattung aufs beste. Später wurden in Nord- und Südamerika (2, 3, 4) ebenfalls Migrationsversuche mit genetisch markierten Individuen von *Drosophila*-Arten durchgeführt. Alle diese Versuche gingen von populationsgenetischen Fragestellungen aus, doch ergaben sie auch für die Ökologie reiche Aufschlüsse; so sind sie etwa im Ökologiebuch von ANDREWARTHA und BIRCH (5) ausführlich erwähnt. Übereinstimmend zeigte sich, dass beim Ausbreitungsgeschehen verschiedene Komponenten unterschieden werden müssen. Diese sollen im folgenden einzeln besprochen werden, wobei auch Migrationsversuche zur Sprache kommen, die in den letzten zwei Jahren im Kanton Zürich ausgeführt wurden.

## Biotopwahl

Wie zu erwarten war und sich in zahlreichen Fällen bestätigte, verteilen sich die einzelnen *Drosophila*-Arten nicht gleichmässig über das Gelände, sondern jede Art zeigt eine Bindung an bestimmte Biotope (6). Dieses unterschiedliche Vorkommen je nach Biotop könnte darauf beruhen, dass sich zwar alle Arten überall hin gleichmässig ausbreiten, nicht aber in jedem Biotop gleich lang überleben. Eine andere Erklärung wäre, dass jede Art gewisse Biotope meidet, andere vorzieht. Der nachfolgend beschriebene Migrationsversuch dürfte darüber Aufschluss geben, welche der beiden Erklärungen eher zutrifft.

Am Rand eines Buchenwaldes wurden im Sommer 1958 etwa 20 000 Fliegen ausgesetzt (7). Es handelte sich je zur Hälfte um *D. subobscura* und *D. obscura*,

Tabelle 1 Markierte Individuen von *D. obscura* (*ob*) und *D. subobscura* (*sub*), die *r* Meter vom Waldrand (Aussetzungsort) entfernt wieder eingefangen wurden, getrennt angegeben für Wald und Feld. Zum Vergleich sind die Zahlen der gleichzeitig gefangenen Wildfliegen beigefügt.

	<i>r</i> (Meter)	markiert		wild	
		<i>sub</i>	<i>ob</i>	<i>sub</i>	<i>ob</i>
Feld	200	4	2	22	—
	180	1	—	12	—
	160	3	—	9	—
	140	1	—	16	—
	120	—	—	7	—
	100	5	2	22	—
	90	8	1	22	2
	80	1	—	14	—
	70	9	—	10	—
	60	6	1	16	—
	50	18	1	15	—
	40	15	4	35	1
	30	31	4	16	—
	20	43	10	24	—
	10	110	70	26	5
	0	148	209	22	10
	Wald	10	117	110	50
20		76	69	43	10
30		56	50	49	13
40		28	29	27	11
50		22	22	26	8
60		9	16	11	13
70		10	8	20	7
80		10	7	25	10
90		11	3	29	15
100		8	11	33	23
120		6	8	18	15
140	4	5	13	18	
160	2	2	17	28	
180	2	4	14	39	
200	—	2	16	47	
Zusammen		764	650	679	288

zwei nah verwandte Arten, die einander sehr gleichen. Zur Markierung waren die Tiere mit einer gut haftenden roten Fettfarbe bepudert worden. Unmittelbar vor dem Aussetzen waren in gleichmässigen Abständen Köder ausgesetzt worden längs einer Linie, die senkrecht zum Waldrand verlief und je 200 m weit ins Feld hinaus und in den Wald hinein führte. In zeitlichen Abständen von 12 Stunden wurden diese Köder nach *Drosophila* abgesucht. Tab. 1 gibt gesamthaft für die ganze Zeit der Fangtätigkeit die Anzahl der wiedereingefangenen Fliegen. Beide Arten sind auf den Ködern im Wald vertreten. Auf den Ködern im freien Feld hingegen ist *D. subobscura* viel häufiger als *D. obscura*. Ein ähnlicher Unterschied zwischen den beiden Arten zeigt sich bei den gleichzeitig eingefangenen unmarkierten Fliegen. Nimmt man an, dass während der kurzen Dauer des Versuches Individuen beider Arten im Feld gleiche Überlebenschancen haben, so zeigen die Fangdaten, dass *D. obscura* das freie Feld meidet.

Worauf die Bindung von *D. obscura* an den Wald beruht, ist damit allerdings noch nicht erklärt. Niedere Toleranz gegen Trockenheit und Wind, besondere Reaktion auf Licht oder Düfte könnten eine Rolle spielen. Doch kann auf diese sinnesphysiologischen Merkmale, über deren Artspezifität bei *Drosophila* nahezu nichts bekannt ist, hier nicht eingegangen werden.

### Ausbreitungsgeschwindigkeit

In einem weiteren Versuch in der Nähe Zürichs wurden an einem Waldrand wiederum gefärbte Individuen von *D. subobscura* ausgesetzt. Anderthalb Tage später wurden einige von ihnen bei einer kleinen Baumgruppe in 450 m Entfernung vom Aussetzungsort gefunden. Daraus könnte man eine Ausbreitungsgeschwindigkeit von 300 m pro Tag berechnen. Doch ist dieses Ergebnis nicht repräsentativ für die Migrationsgeschwindigkeit der Art, denn vielleicht flogen einige der ausgesetzten Fliegen noch weiter; viele flogen weniger weit und andere verharren sogar auf dem Platz, wo sie ausgesetzt worden waren. Eine bessere Möglichkeit, die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Arten zu schätzen und miteinander zu vergleichen, besteht darin, die Häufigkeitsverteilung der markierten Fliegen entlang der Köderlinien zu bestimmen und daraus die Streuung nach der Formel

$$s^2 = \frac{\sum r^2 h}{n}$$

zu berechnen. Für Versuche, bei denen im homogenen Biotop zwei kreuzweise angeordnete Köderlinien mit Freilassungsort im Zentrum angelegt wurden (Abb. 1), gilt die gleiche Streuungsformel, wobei aber der Nenner um  $c$  vermehrt wird (2):

$$s^2 = \frac{\sum r^2 h}{n + c}$$

In diesen Formeln bedeutet  $n$  die Gesamtzahl der wiedereingefangenen Fliegen,  $r$  der Abstand der Köder vom Zentrum,  $h$  die Anzahl Fliegen je Abstand und  $c$  die Anzahl Fliegen im zentralen Köder. In Tab. 2 ist angegeben, welche Streuungswerte pro Tag für verschiedene Arten berechnet wurden. Diese Streuungen

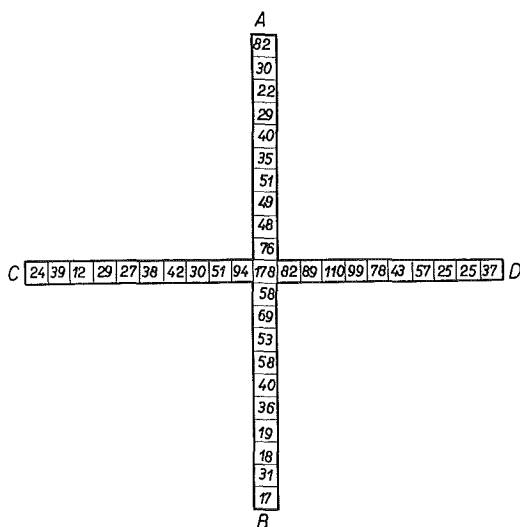


Abb. 1 Anzahl markierter Individuen von *D. subobscura*, eingefangen über Ködern, die in Form zweier sich kreuzender Linien angelegt worden waren. Die Fliegen wurden im Zentrum ausgesetzt; der Fangplatz liegt in einem Buchenwald. Die Köder folgten sich entlang der Linien in Abständen von zehn Metern.

Tabelle 2 Streuungen ( $s^2$ ) als Mass der Ausbreitung, berechnet aus der Häufigkeitsverteilung wiedereingefangener Fliegen.

Art	$s^2$ pro Tag, in $m^2$	$s$ pro Tag, in $m$	Literatur
<i>D. pseudoobscura</i>	1170—10600	34—103	(3)
<i>D. willistoni</i>	190—605	14—25	(4)
<i>D. subobscura</i>	180—2040	13—45	neue Ergebnisse
<i>D. obscura</i>	210—1100	15—33	neue Ergebnisse

lassen sich wie folgt veranschaulichen: da in einer Normalverteilung das Intervall zwischen Durchschnitt  $\pm \sigma$  zwei Drittel aller Häufigkeiten einschliesst, gibt die Standardabweichung  $\sigma$  eine Schätzung für die Distanz, die bei den betreffenden Arten zwei Drittel aller Individuen entlang der Köderlinien vom Aussetzungspunkt aus zurücklegen. Da die in Tab. 2 erwähnten Arten nicht alle unter den gleichen klimatischen Bedingungen und in identischen Biotopen gesammelt wurden, lassen sich die Streuungen, streng genommen, nicht vergleichen. Dagegen erlaubt einer unserer Versuche, bei dem markierte Individuen von *D. obscura* und *subobscura* gleichzeitig ausgesetzt wurden, die Migrationsgeschwindigkeit dieser zwei Arten zu vergleichen. Bei dem Wiedereinfang entlang einer Köderlinie, die parallel zum Waldrand verlief, ergaben sich die in Tab. 3 verzeichneten Streuungen. Für die erste Fangperiode ist die Streuung bei *D. subobscura* ungesichert grösser, für die übrigen drei Fänge sowie für die Summe aller Fänge ergeben sich grössere Streuungen für *D. obscura*. Mindestens in diesem Fang im Biotop «Waldrand» erweist sich *D. obscura* als die rascher migrierende Art.

Tabelle 3 Unterschied zwischen der Ausbreitungsgeschwindigkeit von *D. subobscura* (*sub*) und *D. obscura* (*ob*) nach Wiedereinfängen entlang eines Waldrandes.

Fangperiode	Stunden nach Aussetzen	Art	Anzahl Fliegen	$s^2$ in $m^2$	$F$
I	24	<i>sub</i>	102	246,7	1,175
		<i>ob</i>	59	209,9	
II	36	<i>sub</i>	13	276,1	1,695
		<i>ob</i>	20	467,9	
III	48	<i>sub</i>	70	611,4	3,590**
		<i>ob</i>	22	2195,0	
IV	96	<i>sub</i>	14	1720,2	2,443
		<i>ob</i>	8	4201,8	
Total	12—96	<i>sub</i>	199	480,7	1,978**
		<i>ob</i>	109	950,9	

Eine andere Möglichkeit, Migrationsleistungen zu vergleichen, besteht darin, mittlere zurückgelegte Distanzen zu berechnen nach der Formel

$$\bar{r} = \frac{\sum rh}{n}$$

Wie in einer anderen Arbeit gezeigt werden konnte (7), fliegen *D. obscura* und *D. subobscura* im Wald etwa gleiche mittlere Distanzen, im Feld dagegen ist die mittlere Distanz für *D. subobscura* bei weitem grösser als für die andere Art.

Die Migrationsgeschwindigkeit, wie sie durch diese statistischen Masszahlen geschätzt wird, hängt beträchtlich ab von der Temperatur (3), möglicherweise auch von den andern Aussenfaktoren wie Luftfeuchtigkeit und Licht.

### Bewegungstrieb

Wenn Zehntausende von markierten Fliegen aufs Mal auf demselben Fleck ausgesetzt werden, so könnte ihre Migration auf einem übermässigen Populationsdruck beruhen. Falls dies zutrifft, sollte sich kurz nach dem Aussetzen eine hohe Streuung pro Tag berechnen lassen, in den folgenden Tagen dagegen eine stets abnehmende tägliche Streuung. Wenn aber umgekehrt der anfängliche Populationsdruck keine Rolle spielt, sondern die Verbreitungsbewegung der Fliegen sich an allen Tagen nach dem Aussetzen gleich stark auswirkt, so müsste die Streuung nach  $t$  Tagen  $t$  mal die Streuung eines Tages sein:

$$\sigma_t^2 = t\sigma_1^2$$

DOBZHANSKY und WRIGHT (3) fanden die zweite Erwartung bestätigt, wenn auch bei grosser Streuung von  $\sigma^2$ , damit haben sie wahrscheinlich gemacht, dass *Drosophila* über einen eigentlichen Bewegungstrieb verfügt, über eine «Wanderlust», die sich unabhängig vom Populationsdruck manifestiert.

Entgegen dieser Auffassung ergeben sich bei unserem Material die höchsten Streuungen durchwegs kurz nach dem Aussetzen, doch wurden in den meisten Versuchen die Fänge zu wenig oft wiederholt, als dass unser Befund genügend

Gewicht hätte. Einzig in einem Versuch, bei dem in fünf verschiedenen Zeitabständen nach dem Aussetzen gesammelt wurde, lässt sich die Hypothese der populationsdruckunabhängigen Ausbreitung prüfen. Diese Fänge fanden 12, 24, 36, 48 und 96 Stunden nach dem Aussetzen statt. Sie ergaben folgende durchschnittliche, vom Waldrand in den Wald hinein zurückgelegte Distanzen  $r_t$  (in Metern):

		t Zeitintervalle zu je 12 Stunden nach Aussetzen				
		1	2	3	4	8
$\bar{r}_t$	sub	14,08	14,98	17,30	16,83	19,34
	ob	20,02	13,24	20,77	21,27	25,28

Nimmt man an, dass die Fliegen ihre Ortsveränderung zufallsmässig ausführen, ähnlich wie Teilchen bei der BROWNSchen Bewegung, so können wir erwarten, dass

$$r_t = a \cdot \sqrt{t}$$

Um  $a$  zu schätzen, haben wir fünf verschiedene Möglichkeiten:

$$a_1 = \bar{r}_1$$

$$a_2 = \bar{r}_2 / \sqrt{2}$$

$$a_3 = \bar{r}_3 / \sqrt{3}$$

$$a_4 = \bar{r}_4 / \sqrt{4}$$

$$a_8 = \bar{r}_8 / \sqrt{8}$$

nach der allgemeinen Formel

$$a_t = \bar{r}_t / \sqrt{t}$$

Wollen wir einen Durchschnitt aus den fünf Schätzungen von  $a$  bestimmen, so müssen wir die  $a_t$  mit ihren Streuungen gewichten (8) nach

$$a = \frac{g_1 a_1 + g_2 a_2 + \dots + g_8 a_8}{g_1 + g_2 + \dots + g_8}$$

wobei näherungsweise gilt

$$g_t = \frac{t \cdot n^2}{\sum r^2 h}$$

So berechnet beträgt  $a$  für *D. subobscura* 10,0 und für *D. obscura* 10,7. Die hieraus gewonnenen Kurven sind in Abb. 2 eingetragen.

Bei beiden Arten stimmen Befund (Punkte) und Erwartung (Kurve) nicht überein; die zufallsmässige Ausbreitung der Fliegen erleidet mit der Zeit eine Verzögerung. Dies kann unter anderem auf folgenden Gründen beruhen:

1. Die Wanderungsgeschwindigkeit verringert sich mit abnehmendem Populationsdruck.
2. Die dauernd ausgesetzten Köder bremsen zunehmend die Wanderungsgeschwindigkeit der Fliegen.
3. Nach einer möglicherweise rein ungerichteten Fortbewegung zur Zeit des Aussetzens beginnt eine gerichtete Ortsveränderung überhandzunehmen, viel-

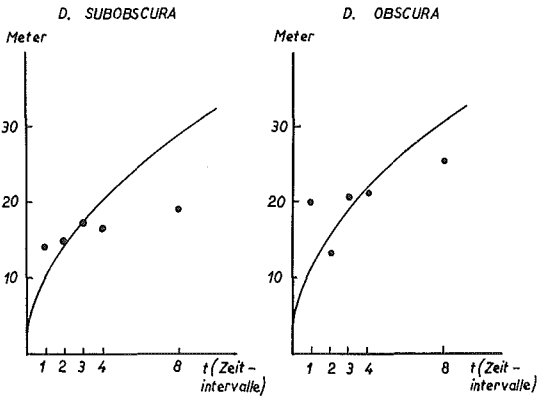


Abb. 2 Mittlere, in den Wald hinein zurückgelegte Distanzen  $\bar{r}$  (in Metern) von *D. subobscura* und *D. obscura* (Punkte). Die Fliegen wurden am Waldrand freigelassen und in  $t$  Intervallen zu 12 Stunden wieder eingefangen. Die Erwartungswerte sind durch die Kurven dargestellt.

leicht ein Aufsteigen ins Kronendach. Ein solcher Vorgang würde sich im Waldinnern stärker bemerkbar machen als am Waldrand. Es könnte also sein, dass die Diskrepanz zwischen Beobachtung und Erwartung typisch ist für ein Fangareal in der Nähe des Waldrandes und für die geringe Länge der Fangstrecken. Für lange Fangstrecken in einem homogenen Biotop wären dann andere Ergebnisse zu erwarten.

### Ortstreue

Antagonistisch zum Verbreitungstrieb wirkt die Ortstreue, die je nach Art verschieden ausgebildet sein mag. Die geringe Streuung für die tropische Art *D. willistoni* (Tab. 2) mag auf einem geringeren Bewegungstrieb dieser Art beruhen, oder aber, bei an und für sich normal starkem Bewegungstrieb, auf einer besonders grossen Ortstreue. Die Fähigkeit, an einem Standort zu verharren, mag vor allem in den Tropen für *Drosophila*-Arten, die auf bestimmte Nahrung spezialisiert sind, ausschlaggebend die Überlebenschance beeinflussen. Denn anders als beim Buchenwald unserer gemässigten Zone, in dem wenige Pflanzenarten unterschieden werden können, diese aber häufig auftreten, ist der urwüchsige Regenwald der Tropen und Subtropen charakterisiert durch eine grosse Anzahl verschiedener Pflanzenarten, die entsprechend verdünnt vorkommen (9). Eine *Drosophila*-Art, die auf eine seltenere Pflanze spezialisiert ist, kann nur überleben, wenn sie dort verharrt, wo sie eine solche Pflanze findet. Migration ist demnach eher eine Angelegenheit homogener Vegetationen, wie wir sie in Wüsten, Steppen, im Kulturland und allgemein in der gemässigten und kalten Zone finden. Gleich wie bei der Biotopwahl setzt die Ortstreue ein Wahrnehmen des Standortes voraus.

### Inhomogenität

Bei den Migrationsversuchen mit *Drosophila* zeigt es sich, dass auch im scheinbar homogenen Biotop, etwa im Wald, die Verteilung der wiedereingefangenen

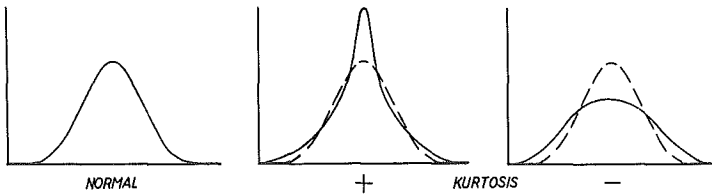


Abb. 3 Links Normalverteilung; in der Mitte positive, rechts negative Kurtosis.

Fliegen in den ersten Fängen von der Normalität abweicht. In der Regel zeigt sich eine sogenannte positive Kurtosis, das heisst das Zentrum und die weiter entfernten Klassen sind auf Kosten der zentrumsnahen Klassen zu stark besetzt (Abb. 3). Eine solche Kurtosis lässt sich schätzen (2) nach

$$Ku = \frac{n \sum r^4 h}{(\sum r^2 h)^2}$$

Ein *Ku*-Wert von 3 deutet auf Normalität, ein Wert grösser als 3 bedeutet positive Kurtosis, ein Wert kleiner als 3 negative Kurtosis. Bei einem unserer Versuche ergaben sich *Ku*-Werte zwischen 5,28 und 16. Ein solches Abweichen von der Normalität mag darauf beruhen, dass ein Teil der ausgesetzten Fliegen sich sehr rasch vom Freilassungspunkt entfernt, ein übriger Teil aber ohne wesentliche Ortsveränderung am Aussetzungsort verharret. Das ist erklärlich, wenn wir bedenken, dass die ausgesetzten Muster inhomogen sind: Jedes Individuum hat seinen besonderen Genotypus, das Alter ist um Tage verschieden, der Maturitätszustand und damit das paarungsbiologische Verhalten sind nicht einheitlich, bessere oder schlechtere Ernährung in den Zuchtflaschen wirkt sich modifikatorisch aus, und eine schwächere oder stärkere Bestäubung mit der roten Fettfarbe mag die Tiere in unterschiedlichem Mass hindern. Es wäre möglich, dass sich im Laufe einiger Tage die Verteilung der Fliegen einer Normalverteilung angleicht und somit *Ku* gegen 3 strebt. DOBZHANSKY und WRIGHT (2) konnten das tatsächlich beobachten.

### Schwarmbildung

In einem ihrer Migrationsexperimente beobachteten TIMOFFEEFF-RESSOVSKY (1) eine gerichtete Ortsveränderung eines grösseren Teils der ausgesetzten Fliegen. Es könnte sich hierbei um eine Schwarmbildung handeln, könnte aber auch auf übereinstimmender Reaktion vieler Individuen auf einen Aussenfaktor beruhen. In einem «Schachbrettversuch» beobachteten wir (7) ebenfalls eine inhomogene Verteilung der markierten Fliegen über das Fangfeld. Da *D. obscura* und *D. subobscura* ihre grössten Dichten an den gleichen Köderstellen hatten, ist die Erklärung naheliegend, dass beide Arten übereinstimmend auf Inhomogenitäten innerhalb des Biotops reagierten. Immerhin bleibt die Möglichkeit, dass *Drosophila* auf Grund sozialer Instinkte Schwärme bildet, nicht ausgeschlossen.



### Periodische Wanderungen

Aus Tab. 1 ist ersichtlich, dass *D. subobscura* mit beträchtlichen Häufigkeiten bis 200 m vom Wald entfernt im freien Feld auftritt. Ähnliche Beobachtungen wurden in Südfrankreich gemacht (10). Fährt man aber zur Mittagszeit mit dem Streifnetz über Köder und Wiese, so lassen sich keine Individuen von *D. subobscura* feststellen. Sieht man ab von der Möglichkeit, dass sich die Fliegen tags-

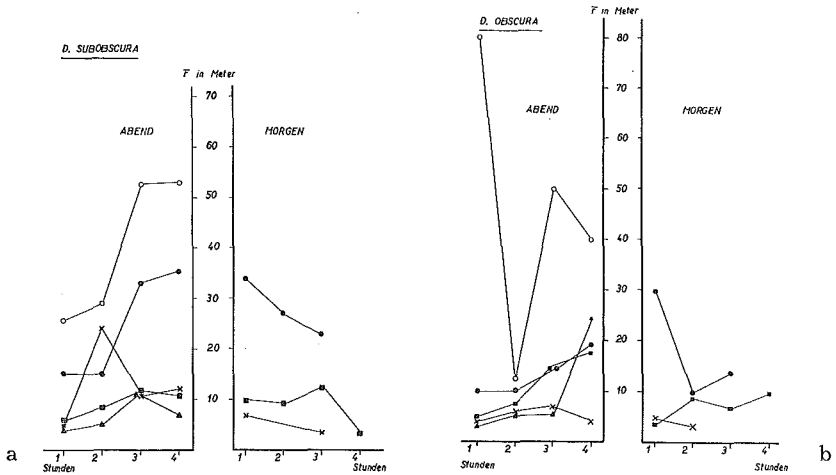


Abb.4 Mittlere Entfernungen vom Waldrand, in denen markierte Fliegen im freien Feld angetroffen wurden, in Abhängigkeit von der Fangzeit. Die Abszissenwerte 1 bis 4 gelten für Zeitintervalle von je etwa einer Stunde. Die Linien, die gleiche Punkte miteinander verbinden, gelten für Fänge an verschiedenen Tagen und an verschiedenen Orten. Erfasst sind die frühen Morgenstunden und die Zeit vom späten Nachmittag bis zum Abend. Während der übrigen Tageszeit ist *Drosophila* kaum über Ködern anzutreffen.

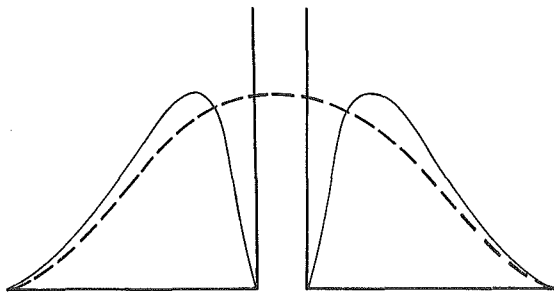


Abb.5 Falls die ins freie Feld ausgeschwärmten Fliegen im Feld übernachten, so sollten die mittleren Distanzen vom Waldrand vom Nachmittag des einen Tages bis zum Morgen des nächsten Tages der gestrichelten Kurve folgen; falls die Fliegen zum Übernachten in den Wald zurückkehren, so müssten die mittleren Distanzen der zwei ausgezogenen Kurven folgen. Die in Abb. 4 wiedergegebenen Beobachtungen stimmen eher mit der Erwartung auf Grund der ersten Annahme überein.

über in der Wiese in Erdlöcher verkriechen, so bleibt nichts anderes als anzunehmen, dass *D. subobscura* periodisch vom Wald aus ins freie Feld und wieder zurück fliegt. In Abb. 4 sind die mittleren Distanzen vom Waldrand eingetragen, getrennt für Morgen und Abend. In den frühen Abendstunden berechnen sich in der Regel kleine mittlere Distanzen, was bedeutet, dass um diese Zeit die Tiere noch in Waldnähe sind. Später am Abend vergrößert sich die mittlere Distanz. Am Morgen nehmen die mittleren Distanzen hingegen von Stunde zu Stunde ab. In Abb. 5 sind zwei Möglichkeiten dargestellt, wie man diese Befunde interpretieren könnte: entweder verbringen die ins freie Feld ausgeschwärmten Fliegen die Nacht ausserhalb des Waldes (gestrichelte Kurve), oder sie migrieren abends und morgens je aufs neue ins Feld hinaus und zurück (ausgezogene Kurven). Spätere Versuche mögen entscheiden, welche dieser beiden Erklärungen zutrifft.

### Zusammenfassung

Der Ausbreitungsvorgang erweist sich bei *Drosophila* als sehr komplex. Für den Populationsgenetiker mag die pauschale Schätzung der relativen Migrationsleistung im homogenen Milieu gute Dienste leisten, aber ökologisch sind mindestens folgende Komponenten zu unterscheiden: Biotopwahl, Migrationsgeschwindigkeit, Bewegungstrieb, Ortstreue, Schwarmbildung und periodische Wanderungen.

Für Beratungen in einzelnen statistischen Fragen danken wir den Herren Prof. B. L. van der Waerden, Prof. J. J. Burckhardt und Dr. A. Kälin. Ebenso danken wir Marco Schnitter für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

### Literaturverzeichnis

- (1) TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. und E. A. (1940): Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. Zsch. ind. Abst. Vererbl., 79, S. 28—49.
- (2) DOBZHANSKY, TH. and WRIGHT, S. (1943): Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 28, p. 304—340.
- (3) — — (1947): Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of a mutant gene through a population of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 32, p. 303—324.
- (4) BURLA, H., BRITO DA CUNHA, A., CAVALCANTI, A. G. L., DOBZHANSKY, TH. and PAVAN, C. (1950): Population density and dispersal rates in Brazilian *Drosophila willistoni*. Ecology, 31 (3), p. 393—404.
- (5) ANDREWARTHA, H. G. and BIRCH, L. C. (1954): The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, 782 p.
- (6) BURLA, H. (1951): Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. Suisse Zool., 58 (2), S. 23—175.
- (7) BURLA, H., und GREUTER, M.: Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Rev. Suisse Zool., 66 (im Druck).
- (8) VAN DER WAERDEN, B. L. (1957): Mathematische Statistik. Springer-Verlag.
- (9) MURÇA-PIRES, J., DOBZHANSKY, TH. and BLACK, G. A. (1953): An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. Bot. Gaz., 114 (4), p. 467—477.
- (10) HADORN, E., BURLA, H., GLOOR, H., und ERNST, F. (1952): Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwest-Europa. Zsch. ind. Abst. Vererbl., 84, S. 133—163.