

Die Anpassung der Generationenfolge von *Araschnia levana* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) an den jahreszeitlichen Witterungsverlauf

Anselm Kratochwil

Araschnia levana L. synchronizes its bivoltine developmental cycle with the seasonal weather conditions by the inborn ability of each individual to recognize a definite day length. The photosensitive larvae, the progeny of the second generation, occur at a time of the year when a day length exists that produces diapause-free development in many individuals. In our latitudes a third generation is incapable of survival. To secure the induction of diapause development at the end of the period of favourable conditions (end of vegetation period) *Araschnia levana* shows the following adaptations:

- Lower temperatures increase the critical day length and reduce the risk of a diapause-free development at the end of favourable conditions.
- A definite number of long days is necessary for induction of a diapause-free development.
- With a smaller number of long days the photoperiodical signal has a strong capacity to induce diapause-free development only at later larval instar stages.

Lepidoptera, Nymphalidae, seasonal development, bivoltinism, photoperiodism, diapause, temperature.

1. Theoretische Überlegungen und Problemstellung

Der saisondiphäne Landkärtchenfalter *Araschnia levana* L. bildet in Mitteleuropa 2 Generationen:

- die im April aus einer Diapausepuppe schlüpfende Frühjahrsform (gen. vernalis) *Araschnia levana* f. *levana* L.
- die im Juli auf eine Subitanpuppe folgende Sommerform (gen. aestivalis) *Araschnia levana* f. *prorsa* L.

Dieser bivoltine Entwicklungszyklus (DANILEVSKY 1948; MÜLLER 1955, 1956; REINHARDT 1969, 1972) wird auch bei *Araschnia levana* wie bei anderen polyzyklischen Insekten über das angeborene Erkennen einer individuen-spezifischen Tageslängenschwelle (KRATOCHWIL 1978; SAUER 1977) dem jahreszeitlichen Witterungsverlauf ("ultimate factor" nach IMMELMANN 1972) angepaßt. Der Signalfaktor "Tageslänge" ("proximate factor" nach IMMELMANN 1972) entscheidet während der photoperiodisch sensiblen Larvalphase über den Entwicklungsmodus des folgenden Puppenstadiums. Langtag induziert Subitan-, Kurztag Latenzentwicklung.

Die 1. Faltergeneration von *Araschnia levana* erscheint sehr früh im Jahr. Einige wenige der Larven ihrer Nachkommen reagieren im Experiment (Abb. 1) bereits bei einer relativ niedrigen Tageslängenschwelle von 14 Stunden 50 Minuten (Population aus der Umgebung von Freiburg) mit Subitanentwicklung (KRATOCHWIL 1978). Noch niedrigere Tageslängenschwellen bewirken im Experiment bei allen Individuen der Population eine Latenzentwicklung, wogegen sich bei Tageslängenschwellen oberhalb von 16 Stunden 10 Minuten alle Individuen subitan weiterentwickeln.

Da die obere kritische Tageslänge für eine diapausefreie Entwicklung zum Zeitpunkt des Erscheinens der Larvenstadien der Nachkommen der 1. Faltergeneration im Jahresverlauf schon längst überschritten ist (Abb. 2), reagieren alle Nachkommen der Frühjahrsgeneration mit Subitanentwicklung. Die Nachkommen der 2. Faltergeneration sind jedoch Tageslängen ausgesetzt, die zwischen der oberen und unteren kritischen Tageslänge von *Araschnia levana* liegen (Abb. 2). Somit besteht für eine Anzahl von Individuen der Nachkommen der 2. Faltergeneration die Gefahr der Bildung einer von der Länge der Vegetationsperiode nicht lizensierten 3. Faltergeneration. Damit am Ende der Vegetationsperiode dennoch eine Diapauseentwicklung sichergestellt ist, müssen weitere regulierende Faktoren eine Rolle spielen, denn eine 3. Faltergeneration von *Araschnia levana* tritt bei uns nur sehr selten und dann auch nur in sehr geringen Individuenzahlen auf (GEIST 1929; HIGGINS, RILEY 1978; SPULER 1908; WARNECKE 1973).

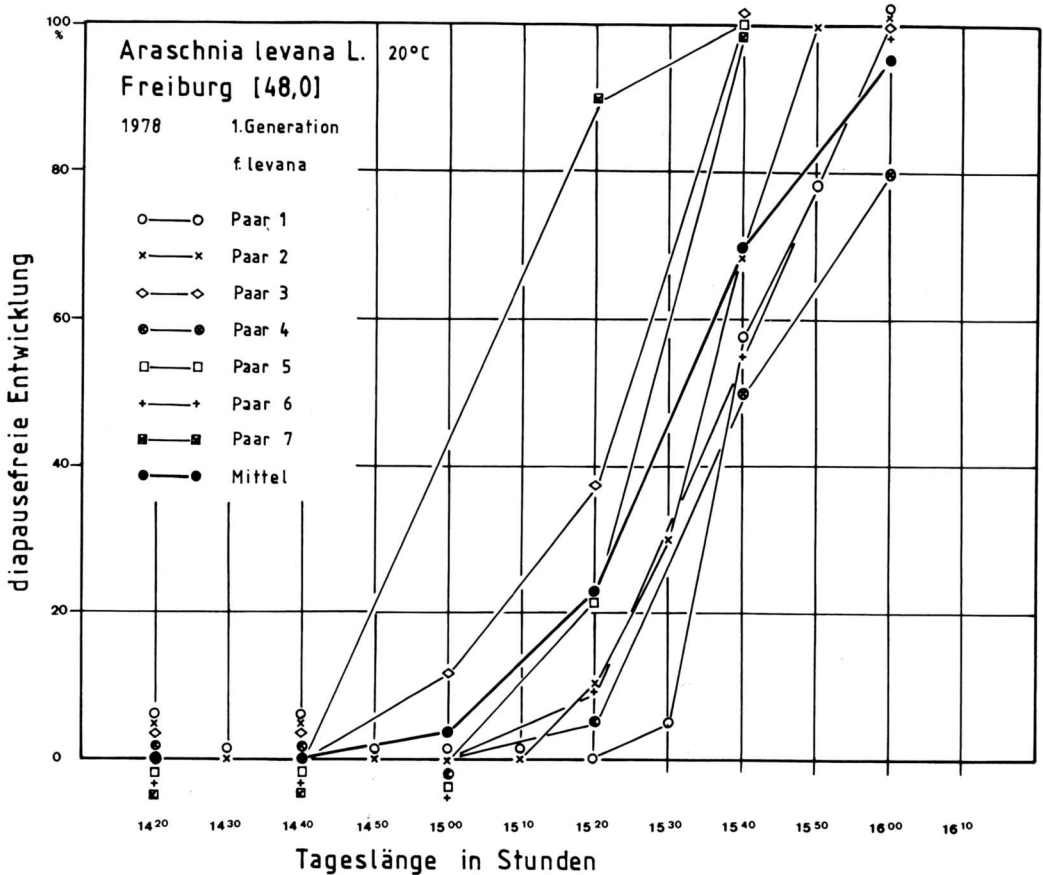


Abb. 1: Die photoperiodische Reaktion der Nachkommen von 7 Elternpaaren einer Population von *Araschnia levana* L. aus der Umgebung von Freiburg 1978.

Mehrere Autoren (KOGURE 1933 an *Bombyx mori*; DICKSON 1949 an *Grapholita molesta*; WAY und HOPKINS 1950 an *Diataroxia oleracea* und DANILEVSKY 1965 an *Acronycta rumicis*) konnten an Lepidopteren einen modifizierenden Einfluß der Temperatur auf die kritische Tageslänge nachweisen. Die Modifikation des angeborenen Erkennens einer definierten Tageslänge ermöglicht nun jedem Individuum, seinen Entwicklungszyklus dem Witterungsverlauf anzupassen. Niedrige Temperaturen am Ende der Vegetationsperiode könnten modifikatorisch die kritische Tageslänge erhöhen und hierdurch die Gefahr einer diapausefreien Entwicklung von *Araschnia levana* entscheidend verringern.

Durch das angeborene Erkennen einer kritischen Tageslänge allein kann der Zeitpunkt im Jahr, von dem an nur eine Latenzentwicklung das Überleben sichert, nicht bestimmt werden; die Tageslängenschwelle ist als Zeitgeber zu vieldeutig (SAUER 1976). Eine definierte, für eine diapausefreie Entwicklung notwendige Anzahl von Langtagen (SAUER 1976) enthält eine weitere notwendige Information über den Zeitpunkt im Jahr, von dem an nur eine Latenzentwicklung ein Weiterleben des Individuums gewährleistet. Eine hohe Anzahl von Langtagen steht nur den Nachkommen (Larven) der 1. Faltergeneration zur Verfügung.

Experimente von MÜLLER (1956) an *Araschnia levana* und SAUER (1976) an *Panorpa vulgaris* zeigen, daß eine definierte Anzahl von Langtagen, die zu verschiedenen Zeitpunkten in der Larvalentwicklung geboten wurde, eine unterschiedliche Wirkung auf das Diapauseverhalten der getesteten Individuen hat. Je später das photoperiodische Signal während der Larvalentwicklung wirksam wird, desto unwahrscheinlicher könnte von den Nachkommen der 2. Faltergeneration eine zu hohe Tageslänge erlebt werden und damit die Induktion einer Subitanzpuppe unterbleiben.

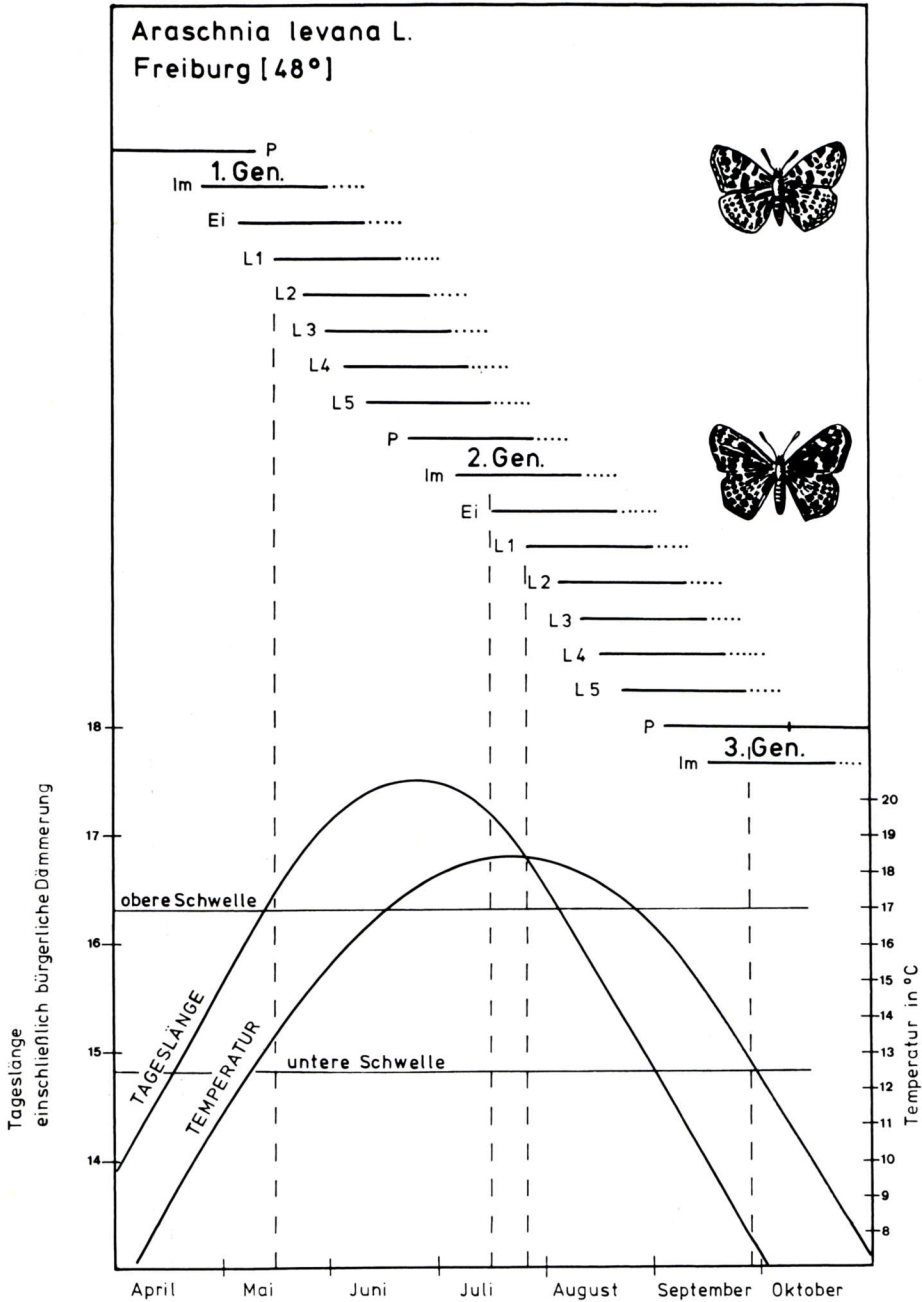


Abb. 2: Die jahreszeitliche Einpassung einer Population von *Araschnia levana* L. aus der Umgebung von Freiburg.
Phänologie der verschiedenen Entwicklungsstadien der beiden Jahresgenerationen und ihre Beziehung zum jährlichen Tageslängen- und Temperaturverlauf.
Ferner ist die in der untersuchten Population wirksame untere und obere Tageslängenschwelle bei 20°C angegeben.
(P = Puppenstadium; Im = Imago; L 1 - L 5 = Larvenstadium 1 bis 5).

2. Experimentelle Ergebnisse und Diskussion

Zur experimentellen Prüfung der Wirkung unterschiedlicher Temperaturen auf die kritische Tageslänge wurden die Larven der Nachkommen einer Opulation aus der Umgebung von Freiburg bei Temperaturen von 15°C (+ 2°C), 20°C (+ 1°C) und 24°C (+ 1°C) jeweils unterschiedlichen Tageslängen ausgesetzt. Die photoperiodischen Wirkungskurven, die das photoperiodische Verhalten gegenüber definierten Tageslängen bei 24°C und 20°C darstellen, weichen kaum voneinander ab (Abb. 3). Eine Temperatur von 15°C dagegen erhöhte die kritische Tageslänge entscheidend und verringerte somit die Wahrscheinlichkeit einer Subitanentwicklung (Abb. 3). Niedrige Temperaturen treten nur zu Beginn und zum Ende der Vegetationsperiode auf. Da bei den Nachkommen der 1. Faltergeneration die obere kritische Tageslänge sowieso weit überschritten ist (Abb. 2), spielt eine Temperaturmodifikation in bezug auf das photoperiodische Verhalten gegenüber definierten Tageslängen hier keine Rolle. Anders jedoch bei den Nachkommen der 2. Faltergeneration: Hier können niedrige Temperaturen die kritische Tageslänge so weit erhöhen, daß die Bildung einer 3. Faltergeneration unterbunden wird.

Um die Bedeutung einer bestimmten Anzahl von Langtagrhythmen, die für eine diapausefreie Entwicklung notwendig sind, aufzeigen zu können, wurden verschiedene Anzahlen von Langtagen zu verschiedenen Zeitpunkten in der Larvalontogenese von *Araschnia levana* getestet. Vor und nach der Behandlung der Larven mit Langtag (18 Stunden Licht, 6 Stunden Dunkelheit) wurden sie diapause-induzierenden Kurztagbedingungen (12 Stunden Licht, 12 Stunden Dunkelheit) ausgesetzt. Die Experi-

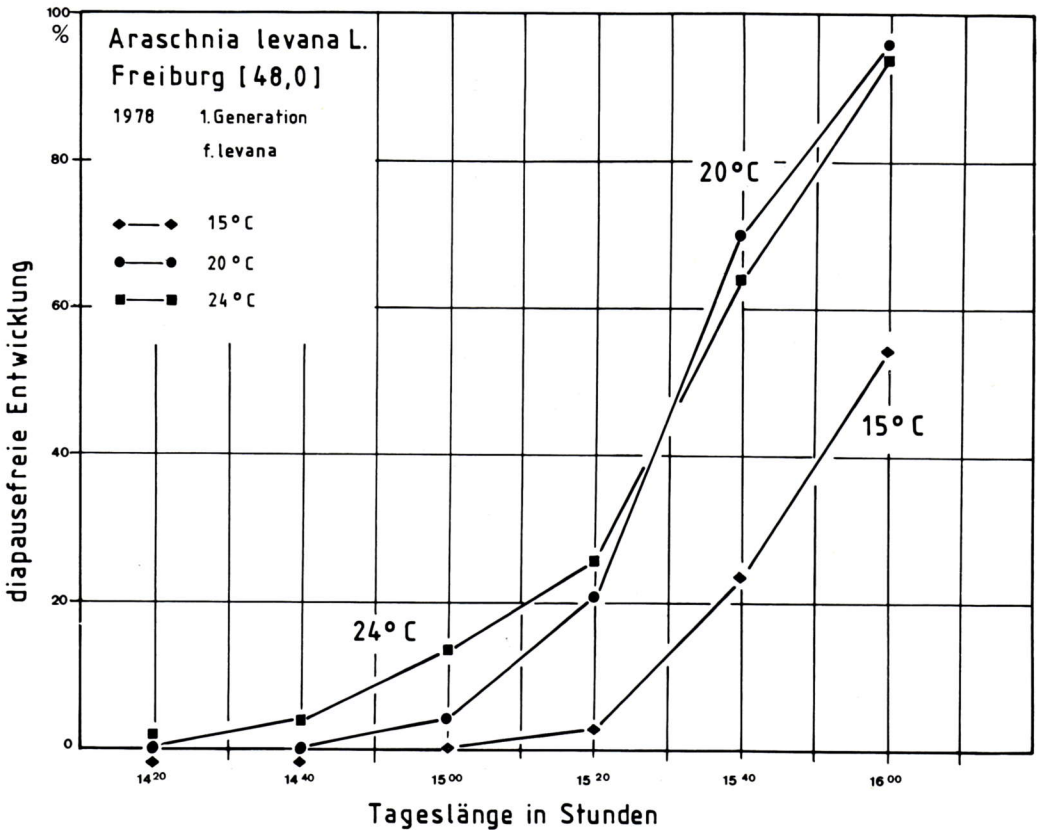


Abb. 3: Die photoperiodische Reaktion der Nachkommen der 1. Faltergeneration einer Population von *Araschnia levana* L. aus der Umgebung von Freiburg gegenüber unterschiedlichen Tageslängenschwellen bei drei verschiedenen Temperaturen (15°C, 20°C und 24°C).

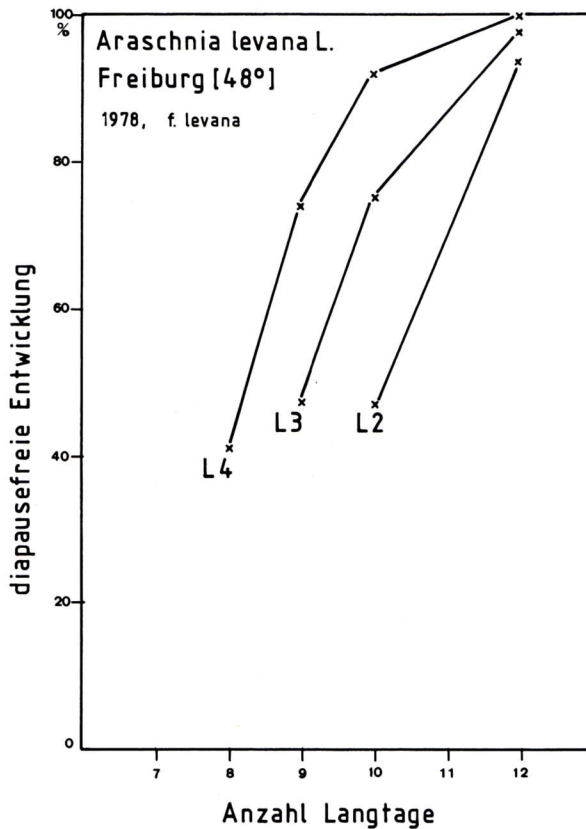


Abb. 4: Die diapauseverhindernde Wirkung unterschiedlicher Anzahlen von Langtagen zu verschiedenen Zeitpunkten in der Larvalentwicklung bei den Nachkommen von 6 Elternpaaren (Summenkurven) einer Population aus der Umgebung von Freiburg (1. Faltergeneration 1978).

Beginn der Langtag-Behandlung: L 2: Larvenstadium 2; L 3: Larvenstadium 3; L 4: Larvenstadium 4.

mente haben gezeigt, daß von einer bestimmten unteren Anzahl von Langtagen an mit deren Anstieg immer mehr Individuen diapausefrei reagieren, bis von einer bestimmten oberen Anzahl von Langtagrhythmen an sich alle Individuen subitan entwickeln (Abb. 4). Die für eine diapausefreie Entwicklung notwendige Anzahl von Langtagen ist in Relation zur Dauer der Larvalentwicklung verhältnismäßig hoch. Sie beträgt bei 20°C etwa 1/3 bis 1/2 der gesamten Larvalzeit. Diese hohe Anzahl von Langtagen steht den Larven der Nachkommen der 2. Faltergeneration nicht mehr zur Verfügung.

Außerdem haben diese Experimente ergeben, daß ein Zusammenhang besteht zwischen einer definierten Anzahl von Langtagen, die eine Subitanentwicklung auslöst und dem Zeitpunkt in der Larvalentwicklung, zu dem diese erlebt werden (Abb. 4, Abb. 5). Nur eine große Anzahl von Langtagen kann bei den meisten Individuen der Population schon zu einem relativ frühen Zeitpunkt in der Larvalontogenese eine Subitanentwicklung vorprogrammieren. Eine geringe Anzahl von Langtagen dagegen kann nur zu einem späten Zeitpunkt in der Ontogenese bei einigen wenigen Individuen eine diapausefreie Entwicklung verursachen. Zum Zeitpunkt des Erscheinens der Nachkommen der 2. Faltergeneration (Larven) ist die obere kritische Tageslänge bereits unterschritten (Abb. 2). Dennoch könnten diejenigen Individuen, die gegenüber relativ niedrigen Tageslängenschwellen mit Subitanentwicklung reagieren, eine 3. Faltergeneration bilden. Durch die Tatsache, daß eine geringe Anzahl von Langtagen nur zu einem späten Zeitpunkt in der Larvalontogenese diapauseverhindernd wirken kann, wird die Bildung einer nicht lizensierten 3. Faltergeneration unterbunden.

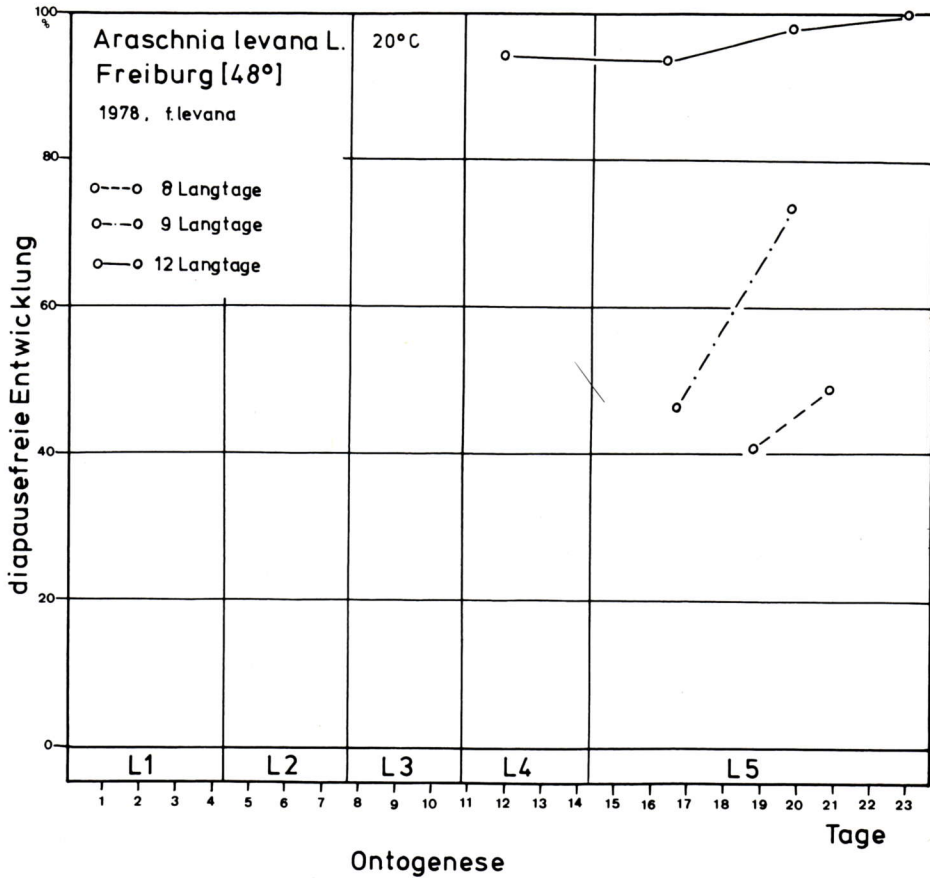


Abb. 5: Die diapauseverhindernde Wirkung von 8, 9 und 12 Langtagen zu verschiedenen Zeitpunkten in der Larvalontogenese bei den Nachkommen von 6 Elternpärchen (Summenkurven) einer Population aus der Umgebung von Freiburg (1. Faltergeneration).

(L 1 - L 5 = Larvenstadium 1 bis 5)

3. Zusammenfassung

Die Fähigkeit der Messung

- definierter Tageslängen
- der Anzahl von Langtagen einer definierten Tageslänge

und außerdem

- das temperaturmodifizierte Erkennen definierter Tageslängen bei Temperaturen unter 20°C

ermöglichen es *Araschnia levana* ihren Entwicklungszyklus und ihre Generationsfolge dem jahreszeitlichen Witterungsverlauf anzupassen.

Herrn Prof. Dr. SAUER danke ich für zahlreiche und anregende Diskussionen sowie für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Arbeit mit einer Sachbeihilfe (Sa 259/1).

Literatur

- DANILEVSKY A.S., 1948: Reaktion der Insekten unter künstlicher Beleuchtung. Doklady Nauk SSSR 60, 3: 481-484 (russ.).
- DANILEVSKY A.S., 1965: Photoperiodism and seasonal development of insects. 1st ed. Edinburgh/London (Oliver, Boyd): 283 p.
- DICKSON R.C., 1949: Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. Ann. ent. Soc. Amer. 42: 511-537.
- GEIST H., 1929: *Araschnia levana* gen. aest. prorsa L. als 3. Generation. Int. Ent. Z. 23: 230-236.
- HIGGINS L.G., RILEY N.D., 1978: Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Hamburg/Berlin (Parey): 377 S.
- IMMELMANN K., 1972: Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe "Ultimate Factor", "Proximate Factor" und "Zeitgeber". Oecologia 9: 259-264.
- KOGURE M., 1933: The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm *Bombyx mori*. J. Dep. Agric. Kyushu Univ. 4: 1-93.
- KRATOCHWIL A., 1978: Die Anpassung des Entwicklungszyklus von *Araschnia levana* L. (Nymphalidae, Lepidoptera) an zeitlich und räumlich verschiedene Umweltbedingungen. Dipl.-Arb. Univ. Freiburg: 125 S.
- MÜLLER H.J., 1955: Die Saisonformenbildung von *Araschnia levana* - ein photoperiodisch gesteuerter Diapauseeffekt. Naturwiss. 42: 134-135.
- MÜLLER H.J., 1956: Die Wirkung verschiedener diurnaler Licht-Dunkel-Relationen auf die Saisonformenbildung von *Araschnia levana*. Naturwiss. 43: 503-504.
- REINHARDT R., 1969: Über den Einfluß der Temperatur auf den Saisondimorphismus von *Araschnia levana* L. (Lepidopt. Nymphalidae) nach photoperiodischer Diapause-Induktion. Zool. Jb. Physiol. 75: 41-75.
- REINHARDT R., 1972: Der Landkärtchenfalter. Wittenberg Lutherstadt (Neue Brehm Bücherei): 64 S.
- SAUER K.P., 1976: Untersuchungen zur klinalen Variation des Diapauseverhaltens von *Panorpa vulgaris* unter besonderer Berücksichtigung der Unterschiede zwischen Berg- und Flachlandpopulationen. Verh. Ges. f. Ökologie Wien 1975: 77-88.
- SAUER K.P., 1977: Die adaptive Bedeutung der genetischen Variabilität der photoperiodischen Reaktion von *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae). Zool. Jb. Syst. 104: 489-538.
- SPULER A., 1908: Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart: 385 S.
- WARNECKE G., 1973: Welcher Schmetterling ist das? Stuttgart (Franckh): 159 S.
- WAY M.J., HOPKINS B.A., 1950: The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause of *Diataroxia oleracea* L. J. Exp. Biol. 27: 365-376.

Adresse

Dipl.-Biol. A. Kratochwil
Biologisches Institut I (Zoologie)
Albertstr. 21a

D-7800 Freiburg