

Sonderabdruck aus der
ZEITSCHRIFT
FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND
VERERBUNGSLEHRE

1940 Bd. 79 Heft 1, 28—34

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin

N. W. u. E. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY:

Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*
I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Indi-
viduen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände

(Genetische Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts, Berlin-Buch)

POPULATIONSGENETISCHE VERSUCHE AN DROSOPHILA

I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände

Von N. W. und E. A. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY

Mit 4 Textfiguren

(Eingegangen am 1. Juli 1940)

Populationsgenetische Versuche haben als Ziel das etwas tiefere Eindringen in die Mechanismen der Mikroevolution. Die unmittelbare Aufgabe besteht dabei in dem Verfolgen des Schicksals verschiedener Allele, Chromosomenaberrationen und sonstiger genotypischer Unterschiede in den freilebenden Populationen verschiedener Organismenarten, um daraus Schlüsse über die Faktoren des Konstantbleibens bzw. der Änderung der genotypischen Zusammensetzung der Populationen ziehen zu können. Solche Schlüsse können heutzutage um so leichter gezogen werden, als eine umfangreiche mathematische theoretische Vorarbeit auf dem genetisch-evolutionistischen Gebiete schon geleistet wurde. Neben dem konkreten Studium der genetischen Zusammensetzung lebender Populationen fehlt uns aber in den allermeisten Fällen, und vor allem bei den in Frage kommenden Objekten, jegliche genauere Kenntnis der qualitativen und quantitativen Struktur der Populationen und ihrer Dynamik. Aus diesem Grunde wurden an einigen *Drosophila*-Arten, neben genetischen, auch populationsstatistische Untersuchungen unternommen. Hier soll kurz über die bisherigen Ergebnisse des Studiums der zeitlichen und räumlichen Verteilung von *Drosophila*-Individuen über das Gelände berichtet werden.

Die weiter beschriebenen Untersuchungen wurden auf dem etwa 12 Hektar großen Gelände des Kaiser Wilhelm-Instituts in Berlin-Buch durchgeführt. Das Gelände stellt einen jungen gemischten Parkbiotop mit mehreren Gebäuden dar (Fig. 1), in dem neben freieren, zum Teil gartenmäßig bebauten, auch mit jüngeren Baumbestand bedeckte Flächen vorkommen. Die benutzte Arbeitsmethode bestand in folgendem. Das Gelände wurde in etwa 120 Quadrate eingeteilt; ungefähr in die Mitte jedes Quadrates wurde in etwa 1 m Höhe eine mit Futter versehene *Drosophila*-Fangflasche aufgehängt; die in jeder Flasche eingefangenen Fliegen wurden gezählt und nach einzelnen Arten protokolliert. Eine jede derartige Fangaktion ergab somit einen gewissen Überblick über die relative Verteilung der *Drosophila*-Arten auf dem Gelände. Solche Fangaktionen wurden während zwei Jahren jeweils über die ganze Saison verteilt alle paar Wochen wiederholt, wobei jede Fangaktion etwa eine Woche dauerte (während der die Fangflaschen jeden Tag durchgesehen und protokolliert wurden). Von

Zeit zu Zeit wurden in grundsätzlich gleicher Weise etwas abweichende, speziellen Fragen dienende Fangaktionen durchgeführt (in denen z. B. während 24 Stunden alle Fangflaschen alle drei Stunden durchgesehen und protokolliert wurden). Die *Drosophila*-Arten wurden eingeteilt in: 1. *Drosophila melanogaster*, 2. *Drosophila funebris*, 3. die „*obscura*“-Gruppe und 4. alle anderen Arten. In der *obscura*-Gruppe sind sicherlich zwei bis drei verschiedene Arten vereinigt; unter den „anderen Arten“ kommen häufiger *Drosophila phalerata*, *Drosophila transversa*

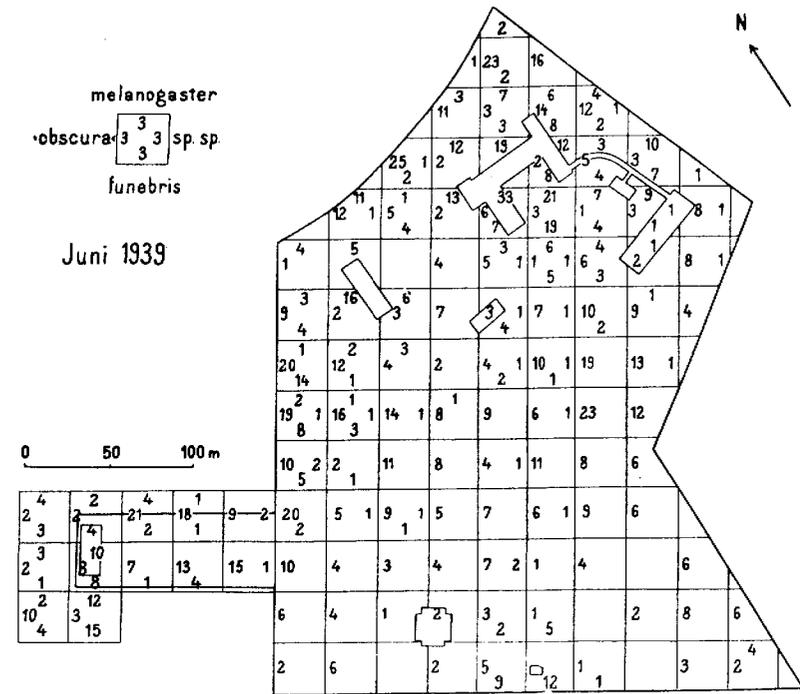


Fig. 1. Ergebnis eines Einfangeversuches von *Drosophila*-Arten mit der „Netzquadratmethode“ auf einem Grundstück in Buch im Juni 1939. Das Gelände wurde in Quadrate von ca. 30 m Seitenlänge eingeteilt; ungefähr in der Mitte jedes Quadrates wurde eine Fangflasche mit Futter in ca. 1 m Höhe aufgehängt; die Flaschen wurden einmal täglich mehrere Tage lang revidiert und das Fangergebnis protokolliert. Die Zahlen stellen die Anzahl der in jedem Quadrat eingefangenen *Drosophila*-Fliegen dar; sie entsprechen: die oberen Zahlen der *Drosophila melanogaster*, die unteren — der *Dros. funebris*, die linken — den Arten der „*obscura*“-Gruppe und die rechten — anderen Arten (*Dros. phalerata*, *Dros. transversa* und *Dros. busckii*).

und *Drosophila busckii* vor. Die von uns benutzte Methode gestattet selbstverständlich nicht die absolute Individuenzahl zu bestimmen; es werden lediglich die relativen Zahlenverhältnisse verschiedener Arten und verschiedener Stellen des Geländes erfaßt. Auch dabei sind selbstverständlich gewisse Fehlerquellen zu berücksichtigen: erstens ist es recht wahrscheinlich, daß die verschiedenen Arten sich mit verschiedener relativer Frequenz in denselben, mit gleichem

Futter versehenen (gewöhnliches Maismehl-Sirup-Agar-Futter, bloß besser fermentiert) Fangflaschen einfangen lassen; und zweitens spielen Witterungsverhältnisse, und, wie wir weiter sehen werden, Tageszeiten eine große Rolle beim quantitativen Fangergebnis. Die erste Fehlerquelle konnte nicht ausgeschaltet werden; die zweite wurde in ihrer Bedeutung dadurch wesentlich herabgesetzt, daß die einzelnen Fangaktionen sich jedesmal auf mehrere Tage erstreckten und somit nicht so sehr die zufälligen Witterungs-, wie die jeweiligen Saisonverhältnisse richtig widerspiegeln; das Durchsehen und Protokollieren wurde meistens ungefähr zur selben Tageszeit durchgeführt. Auf Fig. 1 ist als Beispiel das Ergebnis einer derartigen Fangaktion angeführt.

Die Aktivität der auf dem Gelände sich befindenden *Drosophila*-Fliegen ist selbstverständlich zu verschiedenen Tageszeiten verschieden. Um die Tagesaktivität der *Drosophila*-Fliegen festzustellen, wurden Fangaktionen alle drei

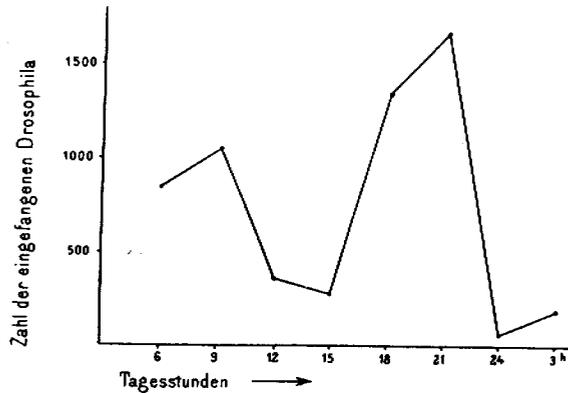


Fig. 2. Totalzahlen von *Drosophila*-Fliegen aus Einfangeversuchen auf dem auf Fig. 1 dargestellten Gelände, die innerhalb von 24 Stunden alle 3 Stunden wiederholt wurden.

Stunden über eine Periode von 24 Stunden durchgeführt. Das Gesamtergebnis einer derartigen Fangaktion ist auf Fig. 2 graphisch dargestellt; es zeigen sich zwei ganz deutliche Gipfel am Morgen und am Abend, wogegen in den Nachtstunden und mitten am Tage das Fangergebnis wesentlich geringer ist. Auf Tabelle 1 ist ein solcher Versuch, zusammengezogen auf vier Tageszeiten (Morgen, Tag, Abend und Nacht), aber getrennt für die oben erwähnten vier *Drosophila*-Gruppen angeführt; es zeigte sich, daß alle vier Gruppen die beiden charakteristischen Aktivitätsgipfel am Morgen und am Abend aufweisen; *Drosophila funebris* hat aber den höheren Gipfel am Morgen, wogegen alle anderen *Drosophila*-Arten den höchsten Gipfel am Abend aufweisen.

Fig. 3 zeigt graphisch die Verteilung der Fangergebnisse der vier *Drosophila*-Gruppen über eine ganze Saison, vom April bis November. Hier zeigen sich, wie zu erwarten, wesentliche Unterschiede bei den verschiedenen Arten. Den höchsten Gipfel am Anfang der Saison zeigt *Drosophila funebris*, von der die höchsten eingefangenen Individuenzahlen auf die Monate Mai bis Juni fallen; danach sinkt sehr schnell die Zahl der eingefangenen Individuen, obwohl *Drosophila funebris*

Tabelle 1

Ergebnisse von 8mal während vierundzwanzig Stunden wiederholter Fangversuche verschiedener *Drosophila*-Arten auf dem auf Fig. 1 dargestellten Gelände in Buch im Juni 1938

<i>Drosophila</i> -Arten	Morgen (5h—10h)	Tag (12h—16h)	Abend (18h—22h)	Nacht (24h—4h)
<i>melanogaster</i> . . .	46	3	84	—
<i>funebris</i>	157	48	104	1
„ <i>obscura</i> “	743	303	1539	65
andere Arten	23	5	47	2
total	969	359	1774	68

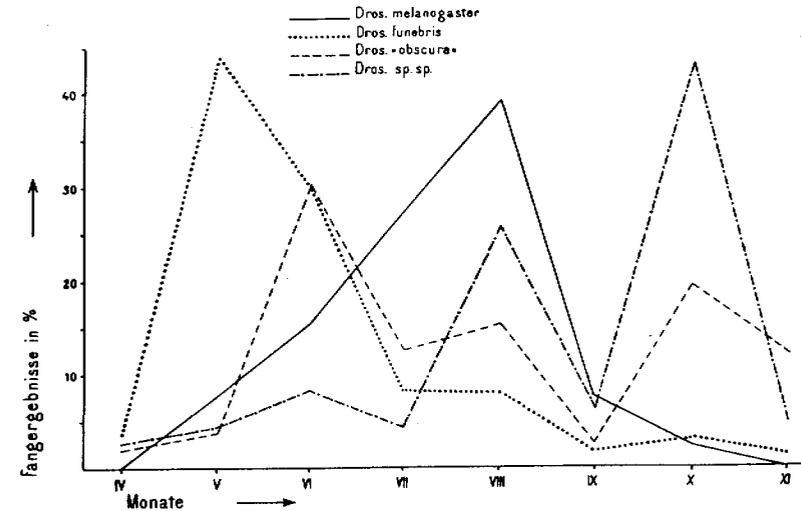


Fig. 3. Ergebnisse von vielen wiederholten Einfangeversuchen auf dem Gelände in Buch (Fig. 1), verteilt auf die verschiedenen Monate der Vegetationsperiode, getrennt nach den verschiedenen *Drosophila*-Arten (bzw. Artengruppen).

noch bis November eingefangen wird. *Drosophila melanogaster* erscheint erst gegen Mai und steigt dann bis August an, wo sie den höchsten Gipfel erreicht; danach sinkt die Zahl der eingefangenen Individuen sehr schnell und im November werden keine *Drosophila melanogaster* mehr gefangen. Die *obscura*-Gruppe wird über die ganze Saison, mit zwei Gipfeln im Juni und im Oktober, gefangen. Die Gruppe der anderen *Drosophila*-Arten ergibt zwei Gipfel im August und im November, wobei der erste Gipfel hauptsächlich auf *Drosophila phalerata* und der zweite Gipfel auf *Drosophila busckii* zurückzuführen ist. Auf Tabelle 2 ist das entsprechende Zahlenmaterial angegeben. Jede Art hat somit eine typische und ausgesprochene, saisonbedingte Populationswelle. Obwohl mit unserer Methode nur die relativen Individuenzahlen wiedergegeben werden, müssen sie aber doch mit genügender Zuverlässigkeit die Verhältnisse der absoluten Indi-

viduenzahlen auf dem Gelände widerspiegeln; da (vor allem bei einigen Arten, wie *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris*) die Zahlen der während der verschiedenen Monate eingefangenen Individuen sehr große Unterschiede ergeben, so muß angenommen werden, daß zumindestens entsprechende, wahrscheinlich aber noch viel größere Schwankungen in den absoluten Zahlen der Individuen pro Population im Verlauf der saisonbedingten Populationswellen stattfinden.

Tabelle 2

Ergebnisse von wiederholten Fangversuchen verschiedener *Drosophila*-Arten auf dem auf Fig. 1 dargestellten Gelände in Buch während 8 Monaten der Fangsaison. Unter den „anderen Arten“ dominiert, außer September und Oktober, *Drosophila phalerata*; im September und Oktober — *Dros. busckii*

Monate	Totalzahl der gefangenen <i>Drosophila</i>	Darunter folgende Arten:							
		<i>melanogaster</i>		<i>funebris</i>		„ <i>obscura</i> “		andere Arten	
		Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
April	191	2	1,0	58	30,4	117	61,3	14	7,3
Mai	1026	100	9,7	678	66,1	224	21,8	24	2,4
Juni	2520	201	8,0	460	18,2	1813	71,9	46	1,9
Juli	1264	351	27,8	126	10,0	762	60,3	25	2,0
August	1704	511	30,0	124	7,3	924	54,2	145	8,5
September	335	100	29,8	30	9,0	168	50,1	37	11,1
Oktober	1489	32	2,2	48	3,3	1168	78,4	241	16,1
November	892	2	0,2	23	2,6	836	93,8	30	3,4

Die benutzte „Netzquadratmethode“ des Einfangens der Fliegen gestattet die relative Verteilung der Individuen der verschiedenen *Drosophila*-Gruppen über das Gelände festzustellen. Das Ergebnis sämtlicher Fangaktionen während zwei Jahren ist schematisch auf Fig. 4 dargestellt. Fliegen der *obscura*-Gruppe wurden überall auf dem Gelände gefangen; an manchen Stellen zeigten sich lediglich größere Populationsdichten als an anderen; kein einziges von den untersuchten Quadraten war aber frei von „*obscura*“-Fliegen. Ein ganz anderes Bild ergeben *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris*. Auf dem untersuchten Gelände bildet *Drosophila melanogaster* drei nicht transgredierende, voneinander territorial getrennte Populationen, die, wie bei dieser an den Menschen gebundenen Art zu erwarten war, neben den bewohnten Gebäuden ihr Zentrum haben. In den beiden untersuchten Jahren ist die Lokalisation der *melanogaster*-Populationen dieselbe geblieben, obwohl die Grenzen sich von Jahr zu Jahr anscheinend recht wesentlich verschieben können. Ein ähnliches Bild zeigt auch *Drosophila funebris*, von der fünf getrennte Populationen sich auf dem untersuchten Gelände befinden; auch bei dieser Art können sich die Populationsgrenzen von Jahr zu Jahr etwas verschieben. An je einer Stelle wurden *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* nur in einem der beiden Jahre gefunden. Die Verteilung der Individuen über das Gelände ist somit bei den verschiedenen Arten grundsätzlich verschieden. Die einen (*obscura*-Gruppe, und wahrscheinlich *Drosophila*

phalerata und *Drosophila transversa*) bilden ein Kontinuum über das ganze Gelände, lediglich mit Unterschieden in der Populationsdichte an verschiedenen Stellen; sie sind an den für sie passenden Makrobiotop als ganzes gebunden. Andere Arten (*Drosophila melanogaster*, *Drosophila funebris*, und wahrscheinlich *Drosophila busckii*) bilden territorial getrennte Unterpopulationen, die an ganz bestimmte Mikrobiotope (Müllhaufen, Obst- und Gemüsevorräte, Speisekammern) gebunden sind; wie allgemeinere Beobachtungen zeigen, sind sie von der Art des Makrobiotops weitgehend unabhängig.

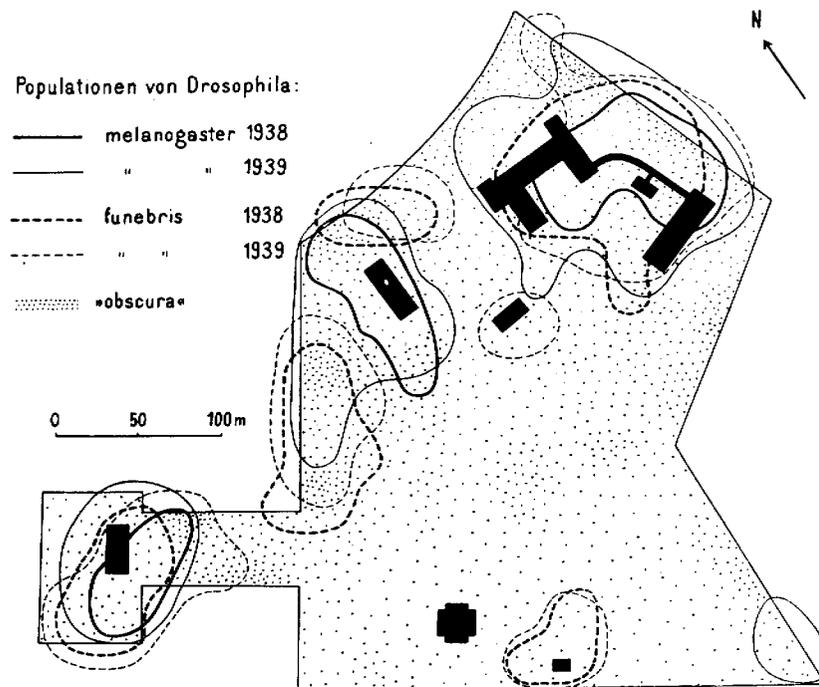


Fig. 4. Die Verteilung der Individuen von *Drosophila melanogaster*, *Dros. funebris* und *Dros. „obscura“* auf dem Grundstück in Buch, nach Ergebnissen von vielen, über zwei Jahre sich erstreckenden Einfangversuchen mit der „Netzquadratmethode“ (Fig. 1). Fliegen der „*obscura*“-Gruppe werden überall, aber in verschiedener Häufigkeit angetroffen (Unterschiede in der Dichte der Punkte entsprechen den Unterschieden in den Zahlen der in den verschiedenen Quadraten eingefangenen Individuen); die *Dros. melanogaster* und *Dros. funebris* bilden mehrere, voneinander getrennte Populationen, und außerhalb der bezeichneten Populationsgrenzen wurden nur selten einzelne Individuen angetroffen.

Die geschilderten Untersuchungen zeigten somit, daß sowohl in bezug auf zeitliche als auch räumliche Verteilung der Individuen die Populationen verschiedener *Drosophila*-Arten grundsätzliche Unterschiede aufweisen. Es ist klar, daß die Besonderheiten der Populationsstruktur jeder Art bei theoretischen Überlegungen, und vor allem bei quantitativen Auswertungen populationsgenetischer Art in Betracht gezogen werden müssen.

Zusammenfassung

Mit Hilfe der Netzquadratmethode wurde der Tageszyklus der Aktivität. (Fig. 2), die zeitliche Verteilung über eine ganze Saison (Fig. 3) und die räumliche Verteilung der Individuen verschiedener *Drosophila*-Arten über ein Gelände (Fig. 4) untersucht.

Literatur

- ALECHIN, V. V., 1931. Les steppes russes et les méthodes d'investigation de leur tapis végétal. Bull. Soc. Natur. Moscou, **40**.
- BRUJEVIČ, S. V., 1939. Distribution and dynamics of living matter in the Caspian sea. C. R. Acad. Sci. U.S.S.R., **25**.
- BUZZATI-TRAVERSO, A., C. JUCCI, N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, 1938. Genetica di popolazioni. Ric. Scient., ser. II, **9**.
- ČETVERIKOV, S. S., 1915. Waves of life. Dnev. Zool. Otd. O. L. E. A. E. Moskau, **3**.
- , 1926. On some features of the process of evolution from the standpoint of modern genetics. Žurn. Eksper. Biol., **2**.
- DOBZHANSKY, TH., 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Verl. Fischer, Jena.
- DEBININ, N. P., 1931. Genetisch-automatische Prozesse und ihre Bedeutung für den Evolutionsmechanismus. Žurn. Eksper. Biol., **7**.
- und D. D. ROMASCHOV, 1932. Genetische Struktur der Art und deren Evolution. Biol. Žurn., **1**.
- ELTON, C., 1924. Periodic fluctuations of the numbers of animals. Brit. Journ. Exper. Biol., **2**.
- , 1930. Animal ecology and evolution. Oxford.
- , 1937. The ecology of animals. Methuen, London.
- FISHER, R. A., 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
- GEPTNER, V. G., 1936. Allgemeine Zoogeographie. Verl. Biomedgiz, Moskau.
- HALDANE, J. B. S., 1932. The causes of evolution. London.
- JACKSON, C. H. N., 1939. The analysis of an animal population. J. anim. Ecol., **8**.
- LINSDALE, J. M., 1928. A method of showing the relative frequency of occurrence of birds. Condor, **30**.
- PĀTAC, K., 1939. Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgänge. Z. f. Vererbbl., **76**.
- PROMPTOV, A. N., 1932. Qualitative und quantitative Untersuchungen der Vogelfauna des Izmajlovsckij Zverinec bei Moskau. Zool. Žurn., **11**.
- , 1934. Evolutionistische Bedeutung der Migrationen bei Vögeln. Zool. Žurn., **13**.
- SEREBROVSKY, P. V., 1928. Methodik der feldzoologischen Untersuchungen an Wirbeltieren. Moskau.
- SEVEREZOV, S. A., 1933. Über die Dynamik der Herde bei Wirbeltieren. Bull. Acad. Sci. U.S.S.R.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1939. Sulla questione dell'isolamento territoriale entro popolazioni specifiche. Scientia Genetica, **1**.
- , 1939. Genetik und Evolution. Z. f. Vererbbl., **76**.
- , 1939. Genetik und Evolutionsforschung. Verh. D. Zool. Ges. Rostock.
- , 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. Biol. Zentralbl., **60**.
- , 1940. Mutations and geographical variation. The New Systematics, Oxford.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in mendelian populations. Genetics, **16**.
- , 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. 6. Intern. Congr. Genet., **1**.