

Døgnaktivitet under arktiske sommerbetingelser hos springhalen *Sminthurides malmgreni* Tullberg (Collembola)

(With a summary: Diurnal activity of the springtail
Sminthurides malmgreni Tullberg under arctic summer conditions).

af REINHARDT MØBJERG KRISTENSEN & KLAUS VESTERGAARD

Undersøgelser af døgnrytmisk aktivitet under arktiske forhold er af speciel interesse på grund af de ekstreme lysforhold, der hersker her. Om sommeren er der midnatssol og dermed en betydelig ringere forskel i lysintensiteten mellem dag og nat end på lavere breddegrader. Skiftet mellem lys og mørke, der normalt fungerer som tidsgiver (»Zeitgeber«) for dyrene, vil her have en betydelig svagere effekt, og de høje lysstyrker døgnet rundt vil bevirke, at mange dagaktive dyr kan være aktive hele døgnet.

Ved undersøgelser af døgnrytmisk aktivitet er der dog især tre forhold at tage hensyn til: 1) Den forekommende variation i lysintensiteten (jvf. Remmert, 1965). I den foreliggende undersøgelse varierede lyset således mellem ca. 9000 og 100 lux fra dag til nat. 2) Variationen i temperaturen, der ofte kan være betydelig, kan fungere som sekundær »Zeitgeber«, eller temperaturen kan simpelthen i en periode falde under et niveau, hvor aktivitet ikke er mulig. 3) Dyrenes endogene rytme.

Døgnrytmer er tidligere påvist hos collemboler, idet man hos flere arter har fundet vertikale døgnrytmiske vandringer i jordbunden (Leuthold, 1961). Det er ligeledes påvist, at aktiviteten hos collemboler på jordoverfladen og collembolers vandringer op og ned ad træstammer i nogle tilfælde følger en døgnrytme (Josse, 1965; Mayer, 1957). Derimod er der såvidt vides ikke tidligere lavet døgnundersøgelser over collembolers aktivitet i arktiske områder.

Den foreliggende undersøgelse er udført med henblik på at belyse aktivitetsrytmen i relation til forskellige ydre fysiske faktorer hos symphypleonen *Sminthurides malmgreni*. Arbejdet blev udført i forbindelse med et kursus i arktisk zoologi, som afholdtes på Universitetets arktiske Station i Godhavn på Disko (Vestgrønland). Den indledende del af under-

Døgnaktivitet hos Sminthurides malmgreni

søgelsen indgik i et større kursusarbejde omfattende døgnaktivitet hos en lang række arktiske dyr. Der foreligger en rapport om dette arbejde.

Lokaliteten

Den undersøgte lokalitet udgør bredden af en lille sø (ca. 20×50 m; fig. 1), beliggende 500 m nord for Universitetets Arktiske Station ($69^{\circ}15'N$, $53^{\circ}34'V$). Vegetationen består overvejende af mosser og laver. Yderst mod vandkanten og lidt ud i vandet er mosset *Drepanocladus exannulatus* helt dominerende. Søen tilføres vand fra snesmeltning og er forsynet med et afløb i den vestlige ende. I løbet af undersøgelsesperioden faldt vandstanden i søen ca. 10 cm.

Den undersøgte art

Den helt overvejende del af collembolerne i fælderne udgjordes af *Sminthurides malmgreni* (Tullberg, 1876) (fig. 2). Dyrene var ret vanskelige at bestemme, da de alle var juvenile individer. I modsætning til de adulte, der



Fig. 1. Lokaliteten fotograferet i undersøgelsesperioden (5.7.73). Godhavn i baggrunden. Pilen viser den undersøgte biotop. Foto T. Sönnichsen.

Fig. 1. Locality photographed during the investigation period. Arrow indicates the examined biotope.

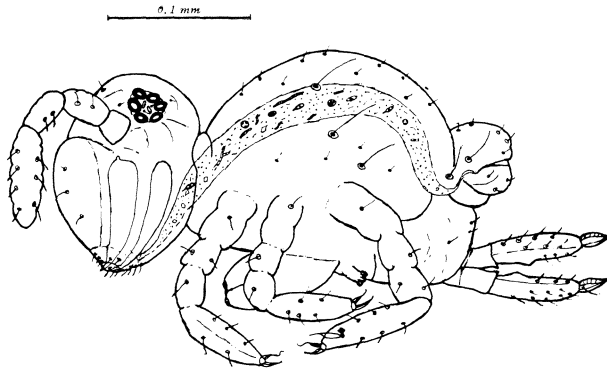


Fig. 2. Habitus af en juvenil *Sminthurides malmgreni* Tullberg. Tarmen ses tydeligt ved gennemfaldende lys. Dyret er fanget kl. 12.30, derfor er hele for- og midttarm fyldt med frisk organisk materiale.

Fig. 2. Habitus of a juvenile *Sminthurides malmgreni* Tullberg. The gut is clearly visible in incident light. The animal was taken at 12.30 p.m. For that reason the esophagus and the middle intestine were full of fresh organic matter.

er grå eller gullige med violette striber, er de juvenile individer helt rød-violette, navnlig øjnene er stærkt farvet (fig. 3). Arten adskiller sig fra den nærtstående og mere velkendte *S. aquaticus* på de smallere mucro og en tydelig lamel på den basale del af børsten i tibiotarsalorganet. Desuden er abdomen tydeligt mindre segmenteret dorsalt end abdomen hos *S. aquaticus*. (Gisin, 1960 og Scott, 1956).

De øvrige colleboler i fælterne udgjorde mindre end 5 % af fangsten, og de kunne ikke forveksles med *S. malmgreni*. Den talrigeste af disse var en hydrophil isotomid, der også blev fanget i større afstand fra søen.

S. malmgreni beskrives som en hydrophil (Bockemühl, 1956) eller akvatisk collebol (Scott, 1956). Dette stemmer også med mucros udseende (se fig. 5–6). Denne er nemlig udstyret med et kraftigt lamelsystem, så dyret er i stand til at hoppe på vandflader. Arten er kosmopolit og er bl. a. fundet i Hanstedreservatet i Thy (Petersen, 1965). *S. malmgreni* er sandsynligvis mindre afhængig af åbne vandflader end *S. aquaticus*, men ellers skulle de to arter ligne hinanden meget i økologisk henseende (Henning Petersen, pers. meddelelse).

Fangst af dyr

Der benyttedes 4 nedgravede faldgrubefælder af samme type som beskrevet af Münster-Swendsen (1973), dog uden dræn. Fælden består af en ydre

Døgnaktivitet hos Sminthurides malmgreni

og en indre beholder. Den indre beholder slutter tæt til den ydre, og fælden kan tømmes uden at fjerne den ydre beholder. Man undgår derved at forstyrre kontakten med omgivelserne. Fældens diameter er 10 cm. I fangstglassene var der en 2 % formalinopløsning tilsat et par dråber sulfo. Efter indsamlingen konserveredes dyrene i en 5 % formalinopløsning.

Fælderne var anbragt i den fugtige vegetation ved bredden i en afstand fra vandlinien på mindre end 1 m og så lavt, at yderbeholderens rand var i niveau med mineraljordens overflade (ca. 1 cm under mossets overflade). Fælderne blev tømt ca. hver tredje time (i forundersøgsperioden hver 6. time). Prøverne optales i en flad petriskål under et binokulært mikroskop. Petriskålen bund var inddelt i 8 identiske sektorer. På grund af de store mængder dyr blev en totaltælling kun gennemført for prøver med under ca. 100 dyr. Antallet af dyr i resten af prøverne bestemtes ved at tælle i to tilfældigt udvalgte sektorer. På dette grundlag blev det totale antal beregnet.

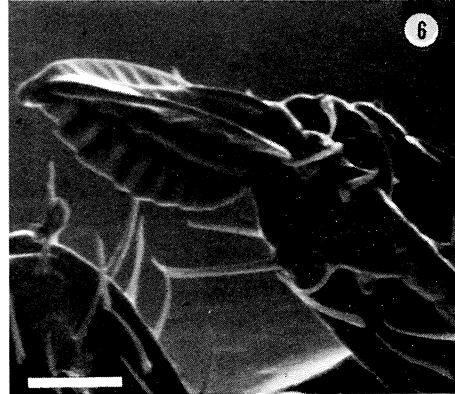
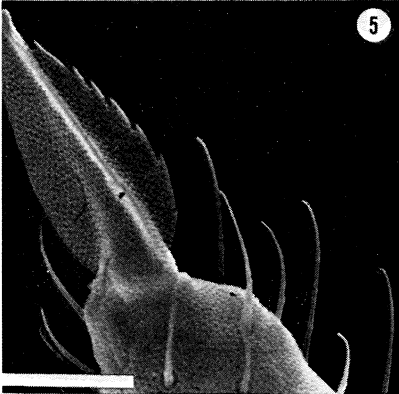
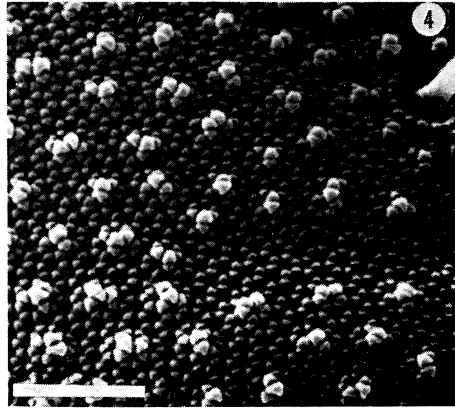
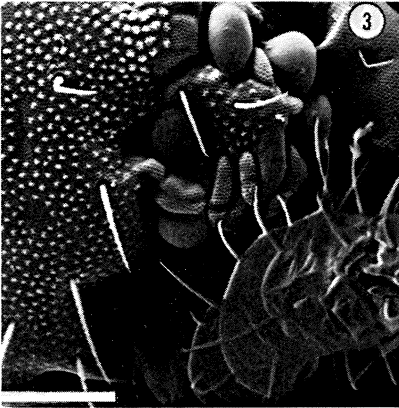
Mikroklimatiske forhold

Temperaturerne registreredes automatisk hver halve time v. h. a. en termograf (Grants Miniature Temperature Recorder). Termistorerne var anbragt henholdsvis 5 cm under jordoverfladen, 1 cm nede i mosset, under en lille sten, ovenpå mosset i læ mellem to tuer, samt i forskellige højder over jorden (1 cm, 10 cm, 100cm). Lysintensiteten blev målt hver 3. time v. h. a. en lysmåler (Seconic, Studio De Luxe). Den relative luftfugtighed blev v. h. a. hårhygrometre målt 4 forskellige steder.

Mikroklimaet i løbet af forsøgsperioden fremgår af fig. 9 og fig. 10. De illustrerer forholdene et ubeskyttet sted ved jordoverfladen ovenpå mosset, hvor dyrene forekom. Begge dage opnåedes høje temperaturer op til henholdsvis 27° og 36° C i dagtimerne, mens der om natten fra ca. kl.

Fig. 3–8. Scanning-elektronmikroskopiske billeder af overfladestrukturer hos juvenil *Sminthurides malmgreni* Tullberg. Fig. 3. Øje med kun seks oceller; målestok 20 μ . Fig. 4. Hovedets overflade; målestok 4 μ . Fig. 5–6. Mucro, bemærk lamelsystemet; målestok 10 μ . Fig. 7–8. Mundapparatet der er i stand til at optage diatomeer, blågrønalger og thecate amøber under vandhinden; målestok 10 μ .

Figs. 3–8. Scanning Electron Micrographs of surface structures of a juvenile Sminthurides malmgreni Tullberg. Fig. 3. Eye with only six ocelli; scale 20 μ . Fig. 4. Surface of head; scale 4 μ . Figs. 5–6. Mucro, notice the lamella system; scale 10 μ . Figs. 7–8. Mouth apparatus which is able to select diatoms, blue-green algae and thecate amoeba from the water film; scale 10 μ .



Døgnaktivitet hos *Sminthurides malmgreni*

9

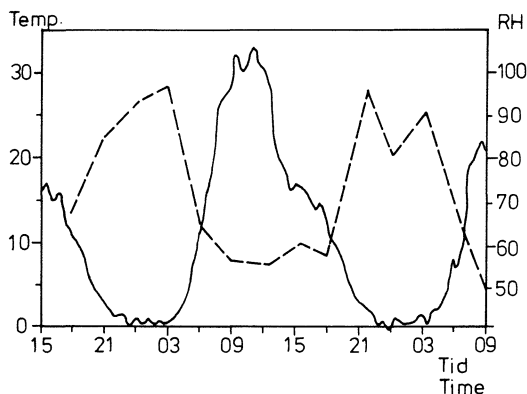


Fig. 9. Temperatur (fuldt optrukket linie) og relativ fugtighed (RH) (stiplet linie) målt på mossets overflade i løbet af undersøgelsesperioden.

Fig. 9. Temperature (straight line) and relative humidity (RH) (broken line) measured on the moss surface during the investigation period.

22 til kl. 03 var temperaturer på omkring $\div 1/2^{\circ}$ C. Lysintensiteten varerede mellem 9000 Lux om dagen til ca. 10 Lux fra kl. 21–03. Om natten faldt slagskygge fra nærliggende fjelde på lokaliteten. Den relative fugtighed ved jordoverfladen var forholdsvis høj om natten og lav om dagen. Den faldt dog ikke under ca. 45 %.

I forundersøgelsesperioden fra 2.7. til 5.7. var vejret de to første dage solrigt, mens det de to sidste dage var overskyet med regn. I den egentlige undersøgelsesperiode fra 6.7. til 8.7. var der høj klar himmel og næsten ingen vind.

Dyrenes aktivitet

Fig. 12 viser fangsten i de fire fælder i løbet af forsøgsperioden fra 6.7. kl. 15 til 8.7. kl. 9. Totalfangsten i de 4 glas udviste stor variation, idet der fangedes h. h. v. 1.830, 23.300, 4.480 og 2.060 individer, i alt 31.670, hvilket viser en ujævn fordeling af dyrene langs søbredden. Fangsten i løbet af døgnet i alle 4 glas viste dog den samme rytme. Der var mange dyr om dagen, men kun ganske få midt på natten. I to af glassene (1 og 2) var der en antydning af et morgen- og aftenmaksimum den 7.7. og i tre af glassene (2, 3 og 4) var der et aftenmaksimum den 6.7. I glas 3 og 4 var der den 7.7. et maksimum om eftermiddagen.

Under forundersøgelsen var fælder anbragt i forskellige afstande fra søen. Fælden tættest ved bredden (glas 1) anvendtes også i selve forsøgsperioden. Trods et længere interval mellem tømningerne kunne en lignende rytme iagttages (fig. 11). Minimet om natten mellem den 3.7. og 4.7. udeblev dog, og der var kun få dyr i resten af perioden, hvor der var koldt vejr med regn. (Desværre blev der ikke foretaget mikroklimatiske målinger på denne lokalitet i forundersøgelserperioden).

I fælderne, der var anbragt 3–4 m fra bredden og i endnu større afstand fra søen, fangedes ikke et eneste eksemplar af *S. malmgreni*.

Undersøgelse af collembolernes føde

Mayer (1957) forklarer *Dicyrtomina's* horisontale- og vertikale vandringer, som en fødesøgningsadfærd. Dette synes også at kunne forklare aktivitetsrytmen hos *S. malmgreni*. Collembolernes tarmindehold kan nemt undersøges ved squashpræparation eller *in situ*. Der blev analyseret i alt 200 dyr, hvilket viste, at *S. malmgreni* ikke kun lever af detritus, men også af diatomeer, *Beggiatoa* (blågrøn alger), svampehyfer og thecate amøber. I tarmen blev der også fundet teleutosporer (rustsvampe) og store mængder pilepollenkorn. (Se også Petersen, 1971). Det kan dog ikke afgøres, om de to sidste elementer er optaget selektivt eller kommer med ved græsning af vandhinder.

Undersøgelsen viste, at dyrenes oesophagus og midttarm var helt fyldte med friskt materiale fra kl. 6 til kl. 23. Ved aktivitetsminimet om natten var tarmens organiske stof ukendeligt, med undtagelse af pollenkorn og

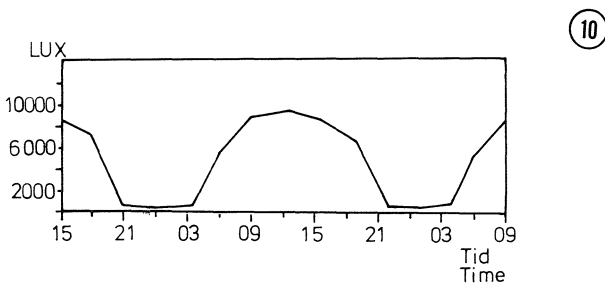


Fig. 10. Lysintensiteten i undersøgelsesperioden. Fra kl. 21 til 03 falder slagskygge fra et nærtliggende fjeld på lokaliteten.

Fig. 10. Light intensity during the investigation period. From 9 p.m. to 03 a.m. shadow from a nearby rock fell on the locality.

Døgnaktivitet hos *Sminthurides malmgreni*

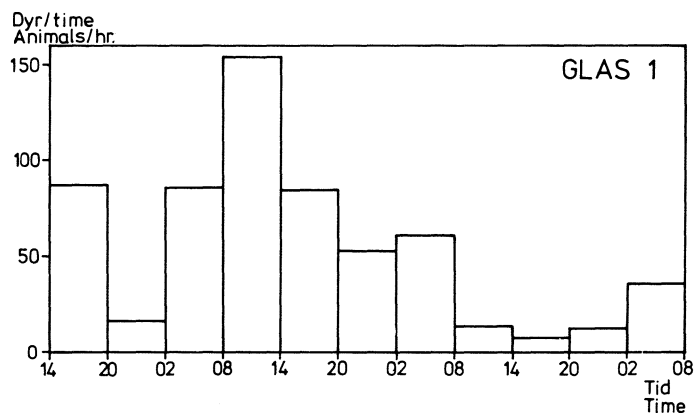


Fig. 11. Fangst af *Sminthurides malmgreni* Tullberg i glas 1 i forundersøgellesperioden fra 2.7.–5.7.1973.

Fig. 11. Capture of Sminthurides malmgreni Tullberg in pitfall-trap no. 1 in the pre-investigation period from 2.7.–5.7.1973.

visse sporer. Dette indikerer en fordøjelse, og at dyrene ikke har taget føde til sig i perioden med de lave temperaturer.

Diskussion

Faldgrubefælder er tidligere benyttet til fangst af overfladelevende collemboler (Josse, 1965). Antallet af fangne dyr afhænger både af populationens tæthed og aktivitet. Da populationstætheden indenfor et kortere tidsrum kan regnes for nogenlunde konstant, er antallet af fangne dyr således et udtryk for dyrenes aktivitet. I løbet af en forsøgsperiode sker der dog et vist dræn af populationen. Dette afspejler sig i vores undersøgelse som jævnt aftagende maksimumsværdier. Faldet i søens vandstand kan dog også have bidraget til denne effekt, idet en del af populationen må tænkes at have invaderet de ved vandspejlssænkningen nyopståede fourageringsområder. Derimod generes biotopen og dermed populationen af collemboler kun lidt ved fældernes tømning, idet man stort set kunne gennemføre denne uden at bevæge sig ind i den smalle bræmme, hvor dyrene fandtes.

Trods den noget korte forsøgsperiode ses det, at aktiviteten hos *S. malmgreni* under arktiske sommerbetingelser udviser en lignende døgnrytme, som tidligere er påvist hos flere collemboler i tempererede egne. Blandt de abiotiske faktorer synes denne døgnrytme først og fremmest at være kontrolleret af temperaturen, således at høj temperatur giver høj aktivitet,

mens lave temperaturer omkring 0° C næsten fuldstændig hæmmer aktiviteten. Da lysintensitet og temperatur nogenlunde følger hinanden, kunne dyrenes rytme dog også tænkes at fremkomme som en reaktion på lysintensiteten. Temperaturafhængigheden bekræftes dog af den større aktivitet natten mellem den 3.7. og 4.7., hvor der på grund af skydække var varmere end de øvrige nætter, samt af den ringe aktivitet om dagen den 4.7., hvor det var koldt vejr med regn. Luftfugtigheden må tænkes at spille en helt underordnet rolle, da *S. malmgreni* opholder sig direkte på vandoverflader.

En temperaturafhængig døgnaktivitet hos collebolers vertikale vandring i jorden er påvist af Leuthold (1961), som fandt at *Onychiurus ar-*

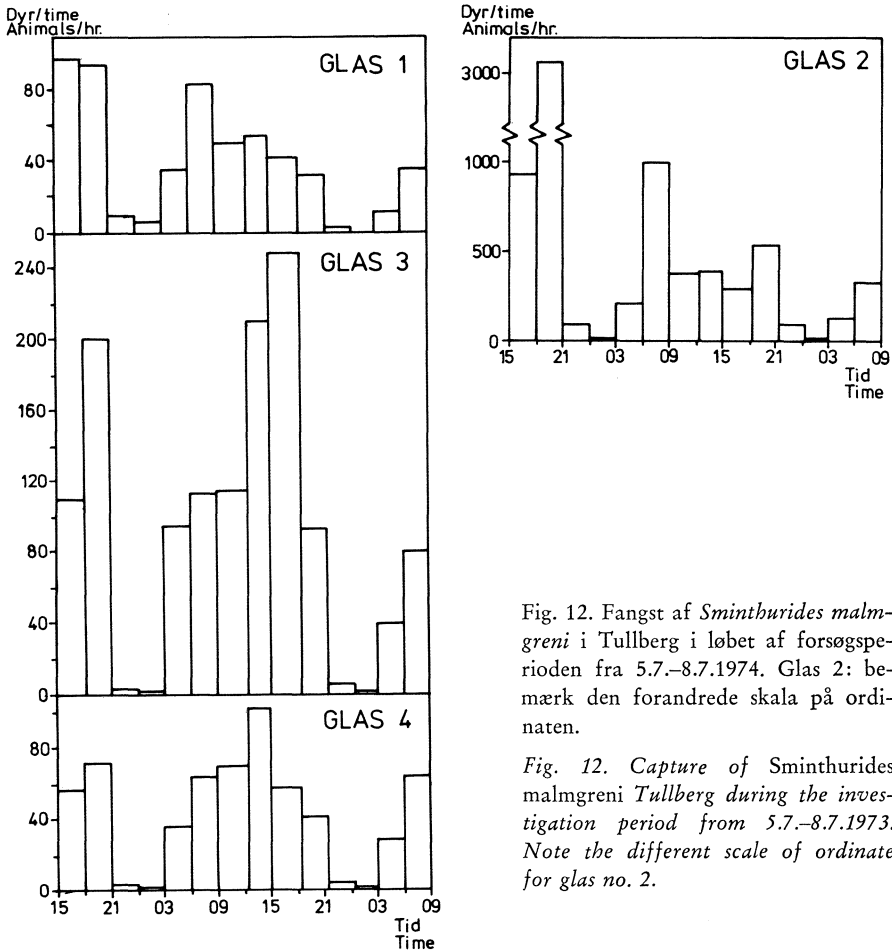


Fig. 12. Fangst af *Sminthurides malmgreni* i Tullberg i løbet af forsøgsperioden fra 5.7.-8.7.1974. Glas 2: bemærk den forandrede skala på ordinaten.

Fig. 12. Capture of *Sminthurides malmgreni* Tullberg during the investigation period from 5.7.-8.7.1973. Note the different scale of ordinate for glas no. 2.

Døgnaktivitet hos Sminthurides malmgreni

matus om morgenen og om natten befandt sig nær overfladen i 1–3 cm's dybde, men om dagen vandrede dybere ned, således at der kl. 12 var et maksimum af dyr i 9–12 cm's dybde. *Isotoma notabilis* havde lignende, men omvendte vandring, idet den befandt sig øverst i jorden midt på dagen. Disse vandring kunne direkte sættes i relation til temperatursvingninger, da lys og fugtighed nede i jorden kunne lades ude af betragtning som Zeitgeber. Remmert (1961) fandt en døgnrytme med et middagsmaksimum hos *Hypogastrura viatica* i overfladen af en tangvold og angav, at svingninger i lysintensitet var tidsgiver (»Zeitgeber«) for denne rytme. Den af Mayer (1957) fundne rytme hos *Dicyrtomina minuta* i vandring op og ned af træstammer, dirigeres, ifølge forfatteren, dels af en negativ fototaxi, dels af en skototaxisk reaktion.

Hos collemboler kendes endvidere til tidevandsrytmer hos *Archisotoma pulchella* (Bro Larsen, 1974). Denne rytme persisterer i flere døgn ved konstant lys med to maksima i løbet af døgn. Dette peger således stærkt på tilstedeværelsen af en endogen rytme. Der er dog også en reaktion på lyset, som indikerer en døgnrytme.

Der kan således være flere forklaringer på rytmer hos *S. malmgreni*, idet de dels kan styres af en eller flere fysiske faktorer, dels være betinget af en endogen rytme.

En temperaturreguleret aktivitet vil formentlig give dyrene den bedste udnyttelse af de sparsomme potentielle fødesøgningsmuligheder i den korte arktiske sommer. Lysintensiteten derimod er vel sagtens hele døgn tilstrækkelig høj til at aktivitet kan foregå. Selvom vore undersøgelser peger på temperaturen som den afgørende faktor, kan døgnrytmens årsagsforhold dog formentlig først afklares ved hjælp af laboratorieforsøg, hvor dyrene holdes under kontrollerede ydre betingelser.

Følgende har på forskellig vis bistået forfatterne under arbejdet og skal hermed takkes for deres hjælp: Mag. scient. Hans Dreisig Jensen, Professor, dr. phil. Niels Hårlov, Mag. scient. H. Petersen, Mag. scient. Jens Böcher, Docent, dr. phil. Ulrik Røen, Stud. scient. S. Å. Jepsen og Dorte Olsen.

SUMMARY

Diurnal activity of the springtail *Sminthurides malmgreni* Tullberg (Collembola) under arctic summer conditions.

Diurnal activity of the surface dwelling, hydrophilous Collembola *Sminthurides malmgreni* was recorded on Disko Island, West Greenland (69°15'N, 53°34'W) from 2.7. to 8.7.1973. The animals were captured in pitfall-traps, placed in the low moss vegetation

(mainly *Drepanocladus exannulatus*) less than one meter from a pond (Fig. 1). The traps were emptied every three hours. All *S. malmgreni* captured were juveniles, and only very few other collemboles were trapped. Traps placed three metres or more from the pond, yielded no *S. malmgreni*. Morphologic structures such as the lamella on the mucro and claws show that *S. malmgreni* is adapted to aquatic surroundings, to which the cuticula also is modified (Fig. 4). In the gut diatoms, bluegreen algae, and thecate amoeba were found. *S. malmgreni* is probably able to select these organisms as well as pollen grains and teleudo spores. The SEM-pictures of the mouth apparatus (Figs. 7–8) support this theory.

During the investigation period the temperature, humidity and light intensity were recorded at the locality (Figs. 9–10). The captures of *S. malmgreni* in all the traps (Figs. 11–12) showed a marked diurnal rhythm, with a maximum activity during the day-time, and a minimum around midnight.

Examination of the intestinal contents (squash preparations) indicated that the rhythm of feeding was correlated with the activity rhythm, since fresh material was found in the intestinal tracts from 6 a.m. to 11 p.m. (Fig. 2), while from 11 p.m. to 3 a.m. only digested food was found.

Among the microclimatic factors measured, the diurnal rhythm of the animals seems to follow the temperature curve (measurements from the moss surface). It is therefore concluded that temperature is primary »periodic« factor (Zeitgeber) regulating the activity, and it is suggested that under arctic summer conditions the light intensity is always sufficient for the activity of *S. malmgreni*.

The observed diurnal rhythm is discussed in relation to other rhythms known from a few European species of collemboles.

LITTERATUR

- Bockemühl, J., 1956: Die Apterygoten des Spitzbergens bei Tübingen, eine faunistischökologische Untersuchung. *Zool. Jahrb. (syst.)* 84: 114–194.
- Bro-Larsen, E., 1974: Aktivitetsrytmer og orientering hos *Archisotoma pulchella* (Collembola); i Boy Overgaard Nielsen & Ebbe Schmidt Nielsen: Det 16. Nordiske Entomologmøde, Århus, 7.–9. august 1973. *Ent. Meddr.*, 42: 76.
- Gisin, H., 1960: Collembolenfauna Europas. Genève.
- Joosse, E. N. G., 1965: Pittfall-trapping as a method for studying surface dwelling Collembola. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 55: 587–596.
- & Groen, J. B., 1970: Relationship between saturation deficit and the survival and locomotory activity of surface dwelling collembola. *Ent. exp. & appl.*, 13: 229–235.
- Leuthold, R., 1961: Vergleichende Untersuchungen der Tierwelt verschiedener Wiesenböden in oberbayerischen Raum, unter besonderer Berücksichtigung der Collembolen. *Z. Angew. Entomol.*, 49: 1–49.
- Mayer, H., 1957: Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen *Zool. Jahrb.*, 85: 501–570.
- Münster-Swendsen, M., 1973: En klækkefælde og faldgrubefælde til insekt-økologiske undersøgelser. *Flora og Fauna*, 79: 85–92.
- Petersen, H., 1965: The Collembola of the Hansted Reserve, Thy, North Jutland. Taxonomy, Ecology. (With a description of a new species and subgenus and a record of a single species of Protura) *Ent. Meddr.*, 30: 313–395.

Døgnaktivitet hos Sminthurides malmgreni

- Petersen, H., 1971: Collembolernes ernæringsbiologi og dennes økologiske betydning. *Ibid.*, 39: 97–118.
- Remmert, H., 1961: Der Tagesgang im Strandanwurf und seine ökologische Bedeutung. *Verhandl. Deut. Zool. Ges. Saarbrücken*, 1961: 438–45.
- 1965: Über den Tagesrhythmus arktischer Tiere, *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 55, 142–160.
- Scott, D. B. jr., 1956: Aquatic Collembola; i R. L. Usinger (ed.): *Insects of California*.

Forfatternes adresser/Authors' addresses:

R. M. K.: Institut for Sml. Anatomi,
Universitetsparken 15,
2100 København Ø, Danmark.

K. V.: Retmedicinsk Afdeling,
Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole,
Bülowsvej 13,
1870 København V, Danmark.