

Einfluß der Temperatur auf die Dauer der Embryonal- und Larvalentwicklung von Wasserinsekten

Uwe Humpesch

This short article has shown that, for the 217 species of *Ephemeroptera* in Europe, information is now available on the hatching of eggs of eleven species and the larval growth of two species.

Temperature has been shown to be the major factor for egg development in both the laboratory and the field. A similar relationship has been found for larval growth of single larvae at the same mean temperature. Information on eggs and larvae, especially their rates of development under different temperature conditions, is essential for the interpretation of life-cycles, the identification of cohorts, the study of spatial pattern and movements, the construction of life tables, and the estimation of rate of growth, mortality and production.

Development, Ephemeroptera, fresh-water insects, temperature.

1. Einführung

Die Entwicklungszyklen der einzelnen Ephemeropterenarten sind sehr unterschiedlich (LANDA 1968); das Verfolgen des Entwicklungsganges einer Art kann durch einander überlappende Kohorten sehr erschwert werden. Diese einzelnen Kohorten müssen jedoch erkannt und getrennt werden, bevor Wachstums- und Sterberaten sowie die Produktion der entsprechenden Art berechnet werden können. Das Erkennen und Trennen der Kohorten wird mit der Kenntnis der Ei- und Larvenentwicklungsraten erleichtert; diese Angaben sind demnach ein essentieller Teil quantitativer Studien zum Lebenszyklus dieser wichtigen Fließwasserorganismen.

Die vorliegende Arbeit faßt die Ergebnisse über den Einfluß von konstanten Wassertemperaturen auf die Dauer der Embryonalentwicklung von 5 *Ecdyonurus*- und 3 *Rhythrogena*-Arten (insgesamt 13 Populationen; Tab. 1) (HUMPESCH 1980; HUMPESCH, ELLIOTT 1980) und auf das Larvenwachstum von *E. dispar* (HUMPESCH 1981) zusammen. Die Übertragbarkeit der Laborergebnisse wurde in einigen Fällen durch Freilandversuche geprüft.

Tab. 1: Überblick über die Fundorte der untersuchten Arten bzw. Populationen.

Land	Österreich (Lunz)		England (Lake District)					
Fundort	Herrnalmbach	Seebach	R.Brathay	R.Eden	R.Lune	Wilfin B.	Ennerdale	W. Windermere
Seehöhe (m)	1300	700	50	90	80	39-204	113	40
Wassertemperatur (°C)	3- (14)	3,8-11,5	bis 18.5	bis 16.5	2-24	3-16	4-24	2.6-20
Arten								
<i>E. picteti</i>	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>E. venosus</i>	-	x	x	-	-	-	-	-
<i>R. loyolaea</i>	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. cf. hybrida</i>	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>E. dispar</i>	-	-	-	-	x	-	x	x
<i>E. insignis</i>	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>E. torrentis</i>	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>R. semicolorata</i>	-	-	-	-	x	x	-	-
8 Arten	13 Populationen							

2. Ergebnisse

2.1 Embryonalentwicklung

Die Dauer der Embryonalentwicklung wird von der Temperatur beeinflusst, sie verkürzt sich bei den meisten Arten mit steigender Temperatur. Die Beziehung zwischen den beiden Variablen Schlupfzeit (Y , Tage nach der Eiablage) und Temperatur (T , °C) läßt sich häufig entweder durch eine Potenzfunktion oder durch eine Hyperbel gut beschreiben. Beide Beschreibungsarten sind Spezialfälle der Funktion

$$Y = a/(T - t)^b \quad [1]$$

wo a , b und t Konstanten sind. Ist $t = 0$, dann entspricht die Gleichung der Zwei-Parameter-Potenzfunktion; ist $b = 1$ und t der theoretische Entwicklungsnulldpunkt, dann entspricht die Gleichung der Zwei-Parameter-hyperbolischen Kurve mit der Konstanten a als Skalierfaktor (hier: Zahl der Tagesgrade, die für die Embryonalentwicklung notwendig sind).

Die beiden Gleichungen konnten bei 8 Arten und 12 Populationen erfolgreich angewendet werden: Die hyperbolische Kurve war die beste Beschreibung für *Rhithrogena loyolaea*, die Potenzfunktion für die restlichen 7 Arten. Die gute Übereinstimmung zwischen der angepaßten Potenzfunktion und den dazugehörigen Daten ist am Beispiel von *Ecdyonurus venosus* aus Abb. 1 zu ersehen.

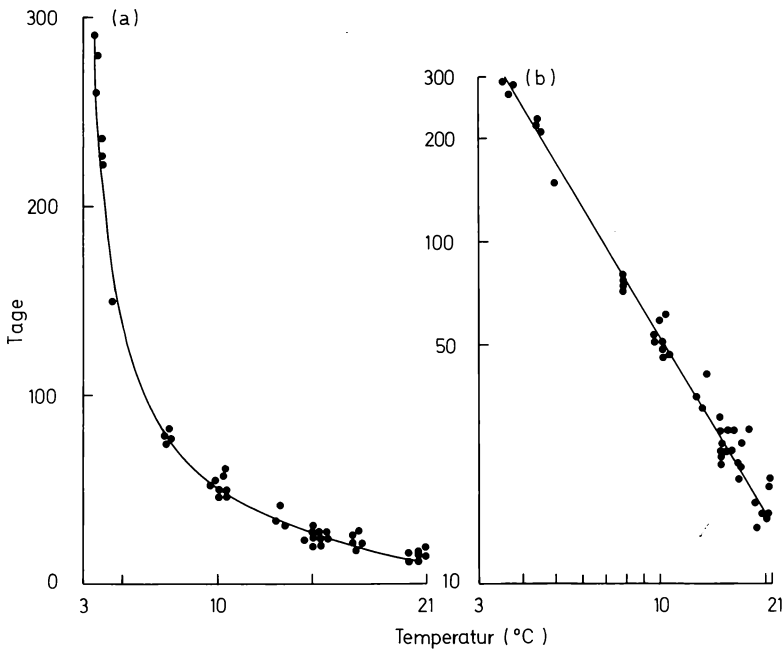


Abb. 1: Beziehung zwischen der Wassertemperatur (in °C) und der Zeit (in Tagen), die 50% der Eier eines Geleges von *Ecdyonurus venosus* (Seebach) brauchen, um im Labor zu schlüpfen:
(a) auf einer arithmetischen Skala,
(b) auf einer log/log Skala.

Die Nützlichkeit solcher Beschreibungsarten steigt in dem Maße, in dem durch sie die Dauer der Embryonalentwicklung im Freiland vorausgesagt werden kann. Letzteres konnte für 4 Arten erfolgreich überprüft werden (Tab. 2).

Die Dauer der Embryonalentwicklung ist für die einzelnen Arten und für manche Populationen charakteristisch (Tab. 2; Tage, die 90% der Eier eines Geleges benötigen, um sich bei 5 und 20 °C zur Schlüpfreife zu entwickeln). Völlig verschieden entwickeln sich die Eier der See- und Flußpopulationen von *Ecdyonurus dispar* (Abb. 2): Dies kann als intraspezifischer Unterschied interpretiert werden, es wäre aber auch denkbar, daß die Tiere, die in Flüssen vorkommen, andere Arten sind, die wegen taxonomischer Schwierigkeiten als solche noch nicht erkannt wurden.

Tab. 2: Zusammenfassung der Angaben über die Dauer der Embryonalentwicklung von *Rhithrogena* spp. und *Ecdyonurus* spp.:
 Ungefährer Temperaturbereich, in dem die Experimente durchgeführt wurden.
 Gesamtzahl der Experimente (n) und Anzahl der Tage (gegeben als 95% CL),
 die 90% der Eier eines Geleges brauchen, um bei 5 °C bzw. 20 °C zu schlüpfen.
 E = England, Ö = Österreich.

Arten	Fundort (Land)	Temperaturbereich (°C)	n	90 % geschlüpft		Im Freiland überprüft
				5°C	20°C	
<i>Rhithrogena loyolae</i>	Herrnalmbach (Ö)	1.9- 8.4	28	217-231	-	nein
<i>Ecdyonurus dispar</i>	Windermere (E)	3.9-20.3	23	-	-	-
	Ennerdale W. (E)	3.9-19.9	12	-	-	-
	zusammen	3.9-20.3	35	188-215	15-17	ja
<i>E. venosus</i>	Seebach (Ö)	3.6-20.6	44	175-208	19-21	nein
	R. Brathay (E)	3.9-19.9	18	169-194	12-14	nein
<i>E. picteti</i>	Herrnalmbach (Ö)	3.5-17.3	15	158-187	-	nein
<i>R. semicolorata</i>	R. Lune (E)	8.7-19.9	7	-	-	-
	Wilfin Beck (E)	5.9-19.8	20	-	-	-
	zusammen	5.9-19.9	27	150-156	13	ja
<i>E. torrentis</i>	R. Lune (E)	3.9-19.6	21	146-193	11-13	nein
<i>E. picteti</i>	Seebach (Ö)	3.5-20.4	31	114-126	15-17	ja
<i>R. cf. hybrida</i>	Seebach (Ö)	4.5-20.1	9	97-127	17-23	ja
<i>E. dispar</i>	R. Lune (E)	4.4-20.1	16	-	-	nein
<i>E. insignis</i>	R. Eden (E)	8.7-19.9	12	-	11-13	nein

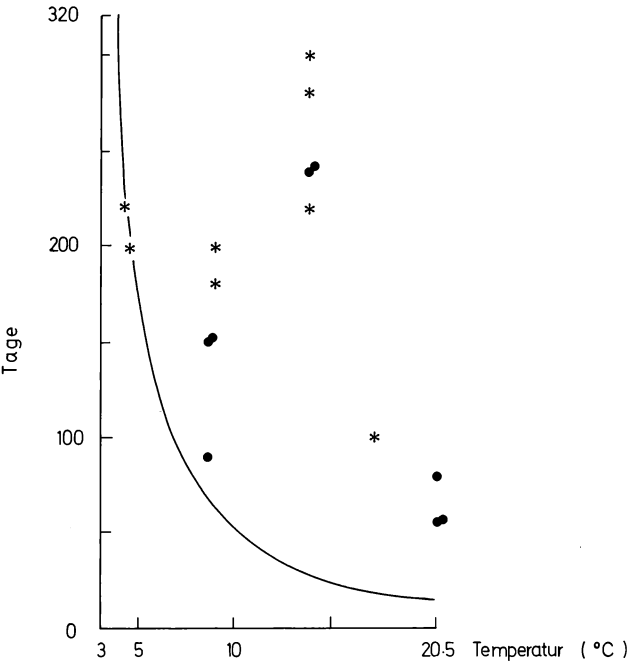


Abb. 2: Beziehung zwischen der Wassertemperatur (in °C) und der Zeit (in Tagen), die 50% der Eier eines Geleges von *Ecdyonurus dispar* (River Lune) brauchen, um im Labor zu schlüpfen. [(X) Eier natürlich befruchtet, (●) Eier künstlich befruchtet].
 Die gleiche Beziehung für die *E. dispar*-Population aus Windermere und Ennerdale Water ist durch die Kurve dargestellt (aus HUMPEsch 1981).

Tab. 3: Zusammenfassung der Angaben über den Zeitraum des Schlüpfens aus einem Gelege (gegeben als 95% CL) von *Ecdyonurus* spp. und *Rhithrogena* spp.

Arten	Fundort	Wassertemperatur (°C)	
		5	20
<i>E. torrentis</i>	R. Lune	13-51	1-2
<i>E. venosus</i>	R. Brathay	17-43	1
<i>E. dispar</i>	Windermere, Ennerdale		
	zusammen	19-38	1
<i>E. picteti</i>	Herrnalmbach	15-38	-
<i>E. venosus</i>	Seebach	17-37	1-3
<i>E. picteti</i>	Seebach	5-12	1-3
<i>E. insignis</i>	R. Eden	-	1-3
 <i>R. loyolaea</i>	 Herrnalmbach	 26-38	 -
<i>R. cf. hybrida</i>	Seebach	4-17	2-9
<i>R. semicolorata</i>	R. Lune, Wilfin		
	zusammen	6-11	3-5

Sobald die Larven einmal aus den Eiern zu schlüpfen beginnen, ist der Zeitraum, in dem z.B. 10-90% der Larven eines Geleges geschlüpft sind, relativ kurz (Tab. 3). Dieser sog. Schlüpfzeitraum eines Geleges ist bei den *Ecdyonurus*-Arten temperaturabhängig (Tab. 3); die Beziehung zwischen den beiden Variablen läßt sich durch eine Potenzfunktion gut beschreiben. Bei den *Rhithrogena*-Arten ist diese Beziehung nicht gegeben, der Schlüpfzeitraum ist relativ temperaturunabhängig.

Zwischen dem Prozentsatz der Larven, die pro Gelege schlüpfen, und der Temperatur besteht eine klare Beziehung (Abb. 3). Dieser sog. Schlüpferfolg ist in einem für jede Art spezifischen Temperaturbereich am größten und nimmt dann bei höheren und niedrigeren Temperaturen ab. Bei den *Ecdyonurus*- und *Rhithrogena*-Arten schlüpfen sowohl im Labor als auch im Freiland meist weniger als 50% eines Geleges, bei *R. loyolaea* sogar nur über einen sehr engen Temperaturbereich (Abb. 3). Im Gegensatz dazu ist *Baetis rhodani* das Beispiel für einen Schlüpferfolg von 90%, und zwar über einen weiten Temperaturbereich.

2.2 Larvenwachstum

Das Wachstum der Larve ist bei Insekten meist mit einer Häutung verbunden. Die Ephemeropteren sind für ihre hohen Häutungszahlen bekannt; bei *Ecdyonurus dispar* schwankt diese Zahl je nach Größe des Tieres zwischen 20 und 30 (Abb. 4).

Das Häutungsintervall (γ , Tage) wird von der Temperatur (τ , °C) beeinflusst, es verkürzt sich mit steigender Temperatur (Tab. 4). Die Beziehung zwischen den beiden Variablen läßt sich durch folgende Gleichung beschreiben:

$$\gamma = a\tau^b \qquad [2]$$

wo a und b Konstanten sind. Die berechneten Häutungsintervalle sind aus Tab. 4 zu ersehen.

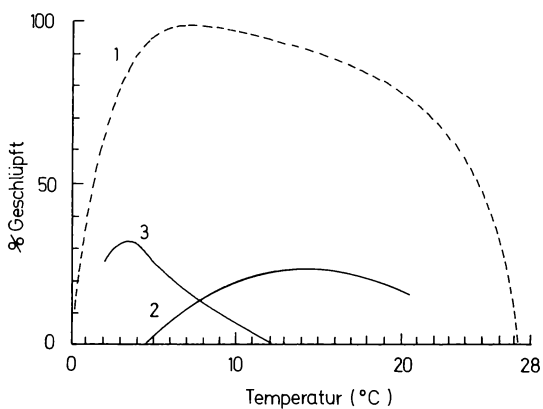


Abb. 3: Schlüpfen aus dem Ei (in Prozent) bei verschiedenen Temperaturen:
 (1) *Baetis rhodani*,
 (2) *Rhithrogena semicolorata*,
 (3) *Rhithrogena loyolaea*.

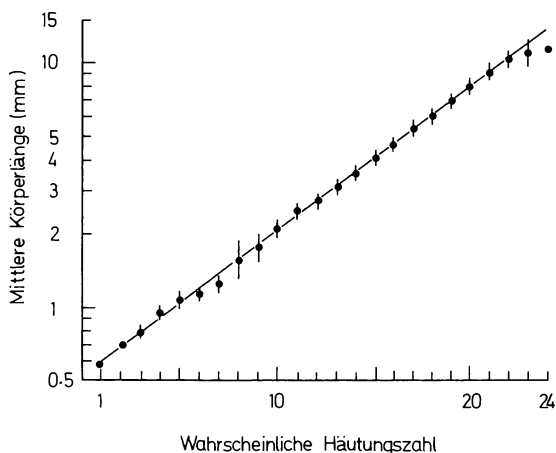


Abb. 4: Beziehung zwischen der mittleren Körperlänge (in mm) und Häutungszahl von *Ecdyonurus dispar* (Windermere und Ennerdale Water) im Labor. Jeder Punkt ist das geometrische Mittel [mit 95% (CL) der mittleren Körperlänge (aus HUMPESCH 1981)].

Tab. 4: Mittleres Häutungsintervall (gegeben als 95% CL) von *Ecdyonurus dispar* bei 5 °C und 20 °C:

Ungefährer Temperaturbereich, in dem die Experimente durchgeführt wurden; Gesamtzahl der Experimente (n).

Art	Fundort	Temperaturbereich (°C)	n	Wassertemperatur (°C)	
				5	20
<i>E. dispar</i>	Windermere				
	Ennerdale				
	zusammen	4.2-19.8	309	27-34	4

Die Beziehung zwischen der durchschnittlichen spezifischen Wachstumsrate und der Temperatur zeigt Abb. 5. Beschrieben werden kann diese Beziehung durch die Gleichung [2], wo γ die spezifische Wachstumsrate (G) ist. Mittels letzterer kann eine Berechnung der ungefähren Dauer der Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen vorgenommen werden.

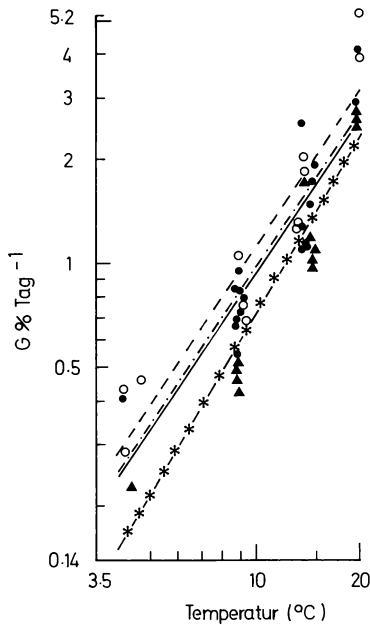


Abb. 5: Beziehung zwischen Wassertemperatur (in °C) und mittlerer spezifischer Wachstumsrate (als G % Länge/Tag) von *Ecdyonurus dispar* im Labor (ausgezogene Linie).
 Daten für Einzellarven von der Windermere Population: ● und ———; von der Ennerdale Water-Population: ▲ und - - - -;
 Daten für Larvengruppen von der Windermere Population: ○ und ———; (aus HUMPESECH 1981).

3. Zusammenfassung

Von den ca. 217 Ephemeropterenarten, die in Europa vorkommen (davon ca. 102 Arten in Österreich), wurden 11 Arten (18 Populationen) bezüglich der Dauer ihrer Embryonalentwicklung und 2 Arten bezüglich der Dauer ihrer Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen untersucht (BRITTAIN 1982).

Der vorliegende Überblick zeigt deutlich, daß die Dauer der Embryonalentwicklung im wesentlichen temperaturabhängig ist und daß eine solche Abhängigkeit in hohem Maße auch für das Larvenwachstum gegeben ist. Doch deuten die Unterschiede der spezifischen Wachstumsrate in einem Temperaturbereich (Abb. 5) auch noch auf andere Beziehungen hin.

Aus den dargestellten Ergebnissen läßt sich weiter ableiten, daß bei Kenntnis der entsprechenden Raten sowohl die ungefähre Dauer der Embryonal- wie die der Larvenentwicklung bei verschiedenen Temperaturen berechnet werden kann. Solche Berechnungen haben dazu geführt, daß der Lebenszyklus einiger Arten, der an Hand von Freilanduntersuchungen dargestellt wurde, neu interpretiert werden mußte (MACAN 1979). Außerdem läßt sich bei den gegebenen Abhängigkeiten prognostizieren, wie sich die thermische Beeinflussung eines Gewässers (z.B. Kühlwassereinleitung) auf die Entwicklung der entsprechenden Arten auswirken wird (HUMPESECH et al. 1981).

Literatur

- BRITTAIN J.E., 1982: Biology of mayflies. Ann. Rev. Entomol. 27: 119-147.
- HUMPESCH U.H., 1980: Effect of temperature on the hatching time of eggs of five *Ecdyonurus* spp. (Ephemeroptera) from Austrian streams and English streams, rivers and lakes. J. Anim. Ecol. 49: 317-333.
- HUMPESCH U.H., ELLIOTT J.M., 1980: Effect of temperature on the hatching time of eggs of three *Rhithrogena* spp. (Ephemeroptera) from Austrian streams and an English stream and river. J. Anim. Ecol. J. Anim. Ecol. 49: 643-661.
- HUMPESCH U.H., 1981: Effect of temperature on larval growth of *Ecdyonurus dispar* (Ephemeroptera: Heptageniidae) from two English lakes. Freshwat. Biol. 11: 441-457.
- HUMPESCH U.H., DOKULIL M., ELLIOTT J.M., HERZIG A., 1981: Ökologische Auswirkungen der thermischen Gewässerbeeinflussung. Wien Bundesmin. f. Land- und Forstwirtschaft, Abteilung IV: 257 S.
- LANDA V., 1968: Developmental cycles of central European Ephemeroptera and their interrelations. Acta ent. bohemoslov. 65: 276-284.
- MACAN T.T., 1979: A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera with notes on their ecology. 3rd. ed. Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass. 20: 80 pp.

Adresse

Dr. Uwe H. Humpesch
Abteilung Mondsee
Institut für Limnologie
der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Gaisberg 116
A-5310 Mondsee

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Humpesch Uwe H.

Artikel/Article: [Einfluß der Temperatur auf die Dauer der Embryonal- und Larvalentwicklung von Wasserinsekten 543-549](#)