

Die unterschiedlichen Schlüpfzeiten zweier sympatrischer Arten der Mücke *Clunio* (*Chironomidae*) und deren ökologische Bedeutung

Fred Heimbach

Near Bergen in western Norway, two species of *Clunio* whose emergence times differ according to the levels of their habitats within the tidal area live sympatrically.

The larvae of one species (*Cl. marinus*) settle in the lower midlittoral. Their time of emergence is determined, on one hand, lunar-periodically to the spring tides on the days after the full and new moons and, on the other hand, to a fixed time of day shortly before the afternoon low water on these days. It is in this way guaranteed that the egg masses can be laid on the substratum settled by the larvae, which is exposed only at these times.

The other species (*Cl. balticus*) settles in the sublittoral up to the lower part of the midlittoral. The imagines emerge daily just after sunset independent from the tides. The females lay their eggs on the water surface after which these sink down to the bottom to the habitat settled by the larvae.

1. Einleitung

Der im Gezeitenzyklus ständige Wechsel von Ebbe und Flut, von Trockenfallen und Überflutung spielt in der Litoralzone der Meeresküsten für die Organismen eine bedeutende Rolle. Die Mücke *Clunio* gehört zu den wenigen Insekten, die hier ihren Lebenszyklus den Gezeitenbedingungen anpassen konnten (NEUMANN 1966). Die Larven von *Cl. marinus* leben im unteren Eulitoral und verpuppen sich dort (CASPER 1951). Die Puppen steigen zu den jeweiligen genetisch festgelegten Zeiten zur Wasseroberfläche auf, und die nur 1-2 Stunden lebenden Imagines schlüpfen. Nach einem kurzen Schwärmflug auf der Wasseroberfläche legen die Weibchen die Eigelege an Algen oder ähnlichen Substraten am Wasserrand ab. Der Zeitpunkt aber, zu dem die besiedelten Substrate im Gezeitenverlauf zur Eiablage freiliegen, ist durch den lunaren und den täglichen Gezeitenverlauf festgelegt. Nur an 3-4 Tagen während der Springtiden fällt das untere Eulitoral während des Niedrigwassers für ein paar Stunden trocken. Die Schlüpfzeit der Imagines muß wegen ihrer kurzen Lebensdauer auf diese Zeiten abgestimmt sein. Daher schlüpfen die Mücken einmal nur semilunarperiodisch an 3-4 Tagen während der Springtiden, und zum anderen nur innerhalb einer kurzen Zeitspanne 1-2 Stunden vor dem Niedrigwasser an diesen Tagen (Abb. 1, NEUMANN 1966, 1976a).

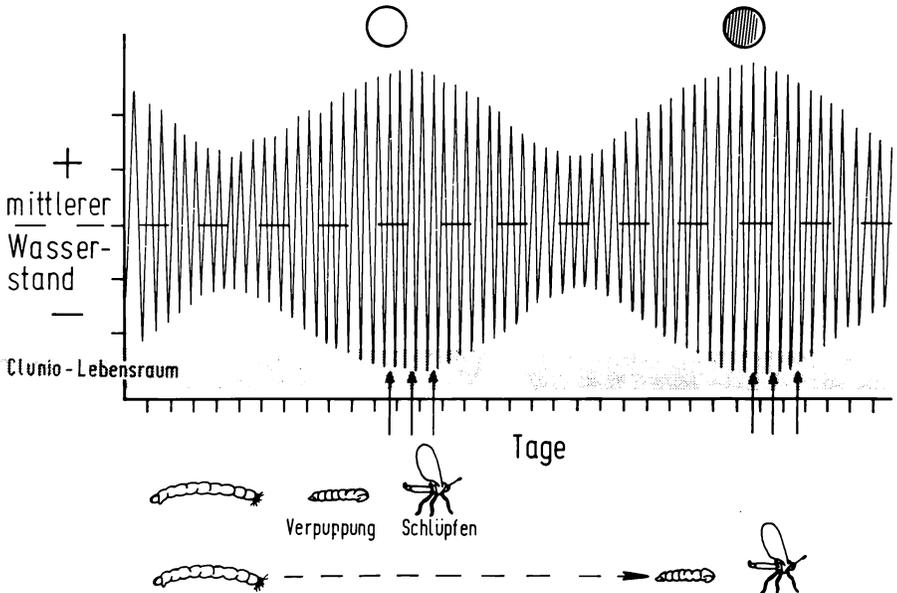


Abb. 1: Semilunare und diurnale Schlüpfrythmik von *Clunio marinus*: Schematische Zusammenstellung der Beziehungen zwischen Mondphase, Gezeitenverlauf, *Clunio*-Habitat und Schlüpfzeiten (Pfeile). Nach NEUMANN (1976a).

Demgegenüber besiedeln die Larven von *Cl. balticus* in der gezeitenfreien Ostsee Habitate im Sublitoral bis zu einigen Metern Tiefe (REMMERT 1955, OLANDER u. PALMEN 1968, ENDRASS 1976a). Entsprechend der submersen Lebensweise legen die Weibchen die Eigelege auf der freien Wasseroberfläche ab, von wo diese auf die besiedelten Habitate zum Grund absinken (NEUMANN 1966, ENDRASS 1976b). Die Abstimmung der Schlüpfzeit auf den Gezeitenzyklus entfällt, ihre Festlegung auf eine feste Tageszeit ist aber wegen der Kurzlebigkeit der Imagines notwendig. Nach den verschiedenen Beobachtungen schlüpfen die Populationen der Ostsee nachts (REMMERT 1955, NEUMANN 1966, ENDRASS 1976a).

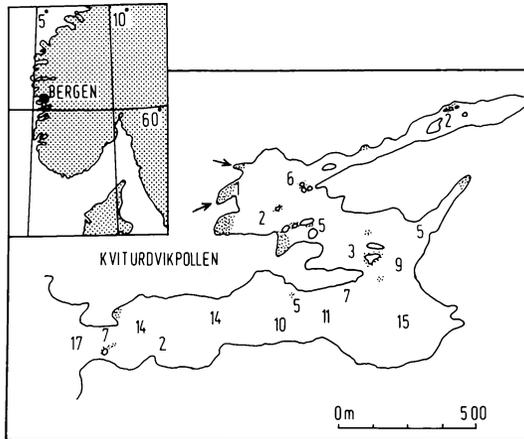


Abb. 2: Vorkommen von *Clunio* in der Nähe von Bergen (Norwegen): Das Untersuchungsgebiet (unten) und seine geographische Lage (links oben).

Pfeile = kleiner Süßwasserzufluß

Zahlen = Wassertiefe (m)

punktierte Fläche: fällt bei Niedrigwasser trocken.

Knapp 20 Kilometer südlich von Bergen in Mittelnorwegen leben im hinteren Teil des Kviturdvikkollens, einem kleinen Fjord (Abb. 2), diese beiden Arten sympatrisch. Erst kürzlich konnte *Cl. balticus* aufgrund dieser Befunde als eigene Art von *Cl. marinus* abgegrenzt werden (HEIMBACH, 1978). Während die Larven der intertidalen Form, *Cl. marinus*, mehr am Rande des Pollens im unteren Eulitoral vorkommen, besiedeln die von *Cl. balticus* tiefer liegende Habitate im Sublitoral bis zu den tiefsten Stellen des Pollens. *Cl. balticus* kann sich an dieser Stelle trotz der Gezeiten behaupten, weil dieser Pollen durch die verwinkelte geographische Lage und die vielen vorgelagerten Inseln so gut geschützt ist, daß keine Wellen Schwärmen und Eiablage auf der Wasseroberfläche behindern. So erreichen beide Arten Besiedlungsdichten von mehreren 1000 Individuen je Quadratmeter, was gut ausgeprägte, stabile Populationen anzeigt.

2. Material und Methoden

Die Laborstämme von *Cl. marinus* und *Cl. balticus* wurden mit Eigelegen angesetzt, die in der Zeit vom 23.7. - 4.8.1972 und 25.7. - 5.8.1975 im Kviturdvikkollen abgesammelt waren. Die Zucht erfolgte in Kulturschalen nach NEUMANN (1966) in klimatisierten Räumen bei 1000-2500 Lux und 18-20°C. Die Anzahl der stündlich geschlüpfen Tiere konnte mit Hilfe von Versuchsanlagen erfaßt werden, in denen die schlüpfenden Mücken in maschinell auswechselbare Döschen geschwemmt wurden (nach HONEGGER, im Druck). Turbulenzen wurden mit Motoren erzeugt, an denen eine Unwucht angebracht war, so daß bei laufendem Motor die Versuchsanlage mit dem larvenhaltigen Substrat vibrierte.

3. Analyse der Schlüpfrythmen

Laborversuche zeigen, daß bei beiden Arten die tägliche Schlüpfzeit durch den Licht-Dunkel- bzw. den Tag-Nacht-Zyklus festgelegt wird (Abb. 3). Bei beiden Arten schlüpfen die Männchen durchschnittlich knapp 1 Stunde vor den Weibchen, so daß die ungeflügelten Weibchen nicht durch Wind und Wellen verdriftet werden, sondern sofort nach dem Erreichen der Wasseroberfläche von den Männchen aufgegriffen werden können (NEUMANN 1966).

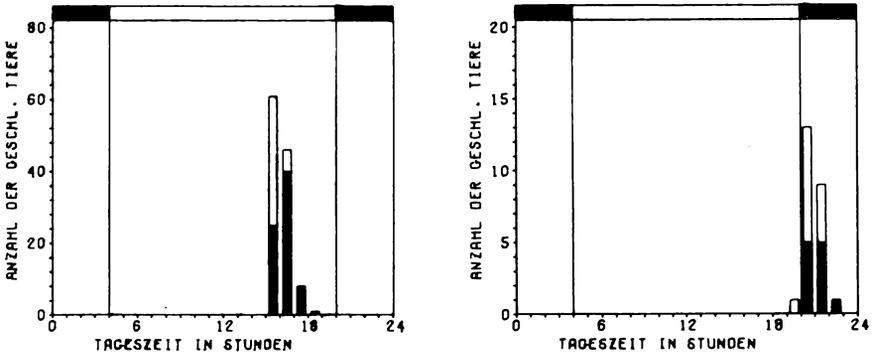


Abb. 3: Die tägliche Schlüpfzeit des *Cl. marinus*- (links) und *Cl. balticus*-Stammes (rechts) im Licht-Dunkel-Zyklus mit 16 Stunden Licht und 8 Stunden Dunkelheit (= LD 16:8). (Weißer Teil der Säulen = Männchen, schwarzer = Weibchen. Schwarze Balken oben = Dunkelzeit. Summendiagramme aus 1 bzw. 2 Kulturschalen in 3 bzw. 5 Tagen; stündliche Registrierungen).

Die Imagines beider Stämme schlüpfen innerhalb von 2-3 Stunden, die von *Cl. marinus* in den Nachmittagsstunden, die von *Cl. balticus* nach Einbruch der Dunkelheit. Nach Abb. 4 schlüpft *Cl. marinus* unabhängig von der Photoperiode in den untersuchten Licht-Dunkel-Zyklen mit 20 Stunden Licht und 4 Stunden Dunkelheit (= LD 20:4) bis zum LD 4:20 zu etwa ein und derselben Tageszeit, d.h. unabhängig von der Jahreszeit zur gleichen Tageszeit und somit in konstanter Lage zur Niedrigwasserzeit. *Cl. balticus* dagegen schlüpft immer kurz nach "Licht-aus", im Jahresverlauf also zu unterschiedlichen Tageszeiten. Die Photoperioden mit extrem kurzen Lichtzeiten, in denen beide Arten etwa gleichzeitig schlüpfen (Abb. 4), werden im Freiland nicht erreicht. Dagegen überlappen sich in den Photoperioden während der Schlüpfperiode die Schlüpfzeiten der beiden Arten nicht. Bastardierungen zwischen ihnen kommen daher nicht vor, obwohl sie im Labor mit Hilfe gegeneinander verschobener LD-Zyklen (NEUMANN 1966) erzeugt werden können. (Bastarde sind an der intermediären täglichen Schlüpfzeit erkennbar; HEIMBACH 1978.)

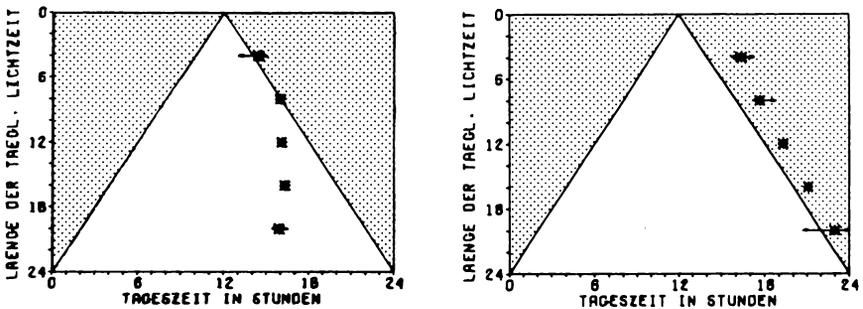


Abb. 4: Lage der Schlüpfzeiten des *Cl. marinus*- (links) und *Cl. balticus*-Stammes (rechts) in verschiedenen Photoperioden.

Angegeben ist jeweils der Medianwert (*) der Schlüpfverteilungen der Weibchen in den Licht-Dunkel-Zyklen LD 20:4 bis LD 4:20 und dessen 95%-Vertrauensbereich (Pfeile: Dauer im allgemeinen kleiner als 1 Stunde). Punktierte Fläche = Dunkelzeit. n = 12 bis 198 je Zyklus.

Eine semilunare Schlüpf synchronisation konnte von NEUMANN (1975, 1976b) an intertidalen Populationen von *Cl. marinus* durch Turbulenzzyklen in tidaler Rhythmik im Labor induziert werden. Dazu wurde neben dem 24-stündigen LD-Zyklus zusätzlich ein tidaler Zyklus von 12 Stunden und 25 Minuten Länge mit je 6 Stunden Turbulenz und 6 Stunden und 25 Minuten Ruhe gegeben. Dabei ergibt sich alle 15 Tage die gleiche Phasenbeziehung zwischen LD- und Turbulenzzyklus. Dieses tidale Turbulenzprogramm induziert auch beim *Cl. marinus*-Stamm aus Bergen nach Abb. 5 deutlich eine semilunare Schlüpf synchronisation, wie es auch von einer nordeuropäischen intertidalen *Clunio*-Population zu erwarten war (NEUMANN 1976a). Der Medianwert der Schlüpfverteilung liegt im semilunaren Turbulenzzyklus so, daß der Beginn der nachmittäglichen Turbulenzphase etwa 0.5 - 2.5 Stunden nach der täglichen Schlüpfzeit liegt. Weitergehende Interpretationen dieser Phasenbeziehung auch auf den Gezeitenzyklus im Freiland sind vorerst ohne Untersuchungen mit anderen Photoperioden nicht möglich, da die untersuchte Photoperiode mit der des Freilandes während der Schlüpfzeit nicht ganz übereinstimmte. Nach den bisherigen Kenntnissen von Labor-kulturen anderer geographischer Rassen (NEUMANN 1975) scheint beim Bergen-Stamm der Beginn der Turbulenzphase zur Zeit des Schlüpfzeitpunktes auf die ersten Stunden nach dem Springniedrigwasser zu fallen, also etwa dem Einsetzen der Flut zu entsprechen. Bei *Cl. balticus* vermag das tidale Turbulenzprogramm keine Synchronisation der schlüpfenden Tiere auf eine bestimmte Phasenbeziehung von LD- und Turbulenzzyklus zu induzieren (Abb. 5). Der Turbulenzzyklus fungiert hier also nicht als Zeitgeber für eine semilunare Schlüpf rhythmik.

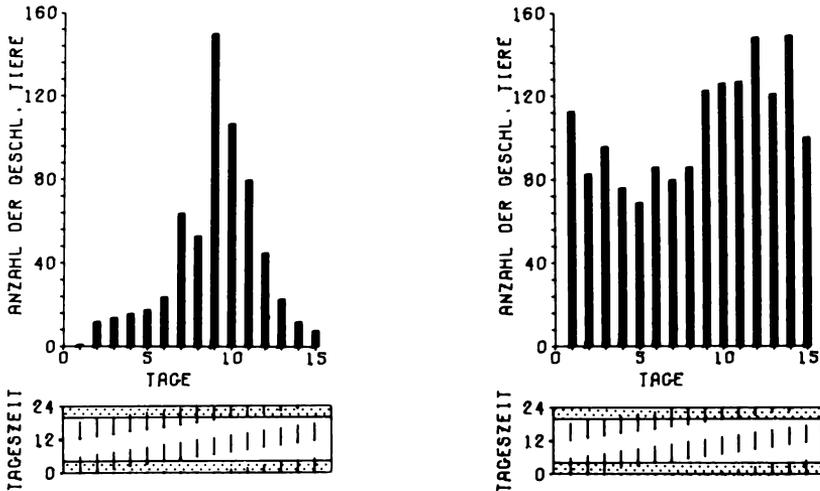


Abb. 5: Semilunare Schlüpfverteilung des *Cl. marinus*- (links) und *Cl. balticus*-Stammes (rechts) in Turbulenzzyklen von 12 Stunden 25 Minuten Länge mit je 6 Stunden Turbulenz und 6 Stunden 25 Minuten Ruhe. Die täglichen Turbulenzzeiten sind jeweils im unteren Diagramm mit Strichen angegeben. (Punktierte Fläche = Dunkelzeit. Summendiagramme aus 2 bzw. 3 Kulturschalen in 3 bzw. 4 Zyklen. Vorbehandlung jeweils 2 Turbulenzzyklen).

4. Reproduktive Isolation durch Schlüpfzeiten

Während eines etwa 15-tägigen Untersuchungszeitraumes konnten im Kviturdvickpollen bei Bergen Beobachtungen über die Schlüpfzeiten von *Clunio* durchgeführt werden (Abb. 6). Hierbei wurden neben schlüpfenden Imagines auch Kopulae zur Registrierung der Schlüpfzeit verwendet, da die Weibchen nach dem Schlüpfen von den Männchen zumeist innerhalb weniger Minuten zur Eiablage abgesetzt werden und eine Kopula somit anzeigt, daß das Weibchen erst kurz vorher geschlüpft ist. Leider liegen nur wenige Beobachtungen vor; danach schlüpfen (Abb. 6) nachmittags die Mücken nur an den Tagen nach Voll- und Neumond, also zu den Springtiden. Die tägliche Schlüpfzeit lag dabei kurz vor dem Niedrigwasser an diesen Tagen. Der gesamte Schlüpfzeitraum umfaßte etwa 3 Stunden. Nach den Beobachtungen schlüpfen diese Imagines hauptsächlich im Eulitoral,

und die Weibchen legten die Eigelege auf exponierten Substraten ab. Die Tiere dieses Typs sind also als *Cl. marinus* einzuordnen. Die diurnalen und lunaren Schlüpfzeiten stimmen mit den Befunden aus dem Labor überein. Zum anderen schlüpften aber auch täglich etwa ab Erreichen der bürgerlichen Dämmerung Mücken, ohne daß bei ihnen eine semilunare Synchronisation erkennbar war (Abb. 6). Zwar konnte eine gewisse Ballung auf die Tage zu den Quadraturen nachgewiesen werden (KOSKINEN 1968, HEIMBACH 1976), die aber in dieser Abb. nicht erkenntlich wird. An diesen Tagen fiel die tägliche Schlüpfzeit mit der in den Pollen einlaufenden Flut zusammen (HEIMBACH 1976), und die langsam absinkenden Gelege wurden nicht verdriftet. Die Mücken dieses Typs stammten nach den Beobachtungen aus dem Sublitoral und dem angrenzenden Bereich des Eulitorals. Die Weibchen legten die Eigelege auf der freien Wasseroberfläche ab, von wo diese zum Grund auf die besiedelten Habitate absanken. Dieser Typ ist somit als *Cl. balticus* zu klassifizieren, auch hier stimmen die diurnalen und lunaren Schlüpfzeiten von Freiland und Labor überein. Diese Art kann sich hier trotz der Gezeiten behaupten, weil durch die geschützte Lage des Pollens Schwärmen und Eiablage nicht vom Seegang behindert werden.

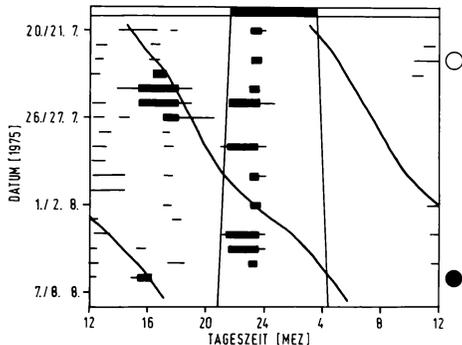


Abb. 6: Protokoll der Schlüpfzeiten von *Clunio* während eines semilunaren Gezeitenzyklus im Kviturdvickpollen bei Bergen. Nachmittägliches Schlüpfen während der Springtiden: *Cl. marinus*; nächtliches Schlüpfen an allen Tagen: *Cl. balticus*. (Dünne Linien geben die Zeiten an, zu denen Beobachtungen erfolgten, aber keine schlüpfenden Mücken registriert wurden, breite Striche die Zeiten mit schlüpfenden Imagines oder Kopulae. Die Kurven zeigen die täglichen Niedrigwasserzeiten. Die Mondphasen sind rechts neben dem Diagramm angegeben. Die Dunkelzeit von Sonnenunter- bis -aufgang ist über der Zeichnung schwarz eingezeichnet.)

Die *Cl. marinus*-Population in Bergen stimmt in Schlüpf- und Eiablageverhalten mit den benachbarten Populationen der Nordsee überein (NEUMANN 1966, 1976a). Ihre tägliche und lunare Schlüpfzeit ist der der benachbarten Helgoland-Population ähnlich, die Zeitgeberwirkungen von LD- und Turbulenz bzw. Gezeitenzyklus sind gleich. Schlüpf- und Eiablageverhalten der *Cl. balticus*-Population entspricht dem der submersen Populationen aus der westlichen Ostsee (REMMERT 1955, ENDRASS 1976a, 1976b, HEIMBACH 1976). Durch die speziellen örtlichen Gegebenheiten wird auch *Cl. balticus* das Vorkommen an diesem Küstenabschnitt bei Bergen trotz der Gezeiten gewährleistet und damit die Sympatrie einer intertidalen und einer submersen Art von *Clunio* ermöglicht.

Herrn Prof. Dr. D. Neumann möchte ich für die Betreuung dieser Arbeit und für seine kritischen Diskussionen danken.

Literatur

- CASPERS H., 1951: Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt., Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 18: 415-594.
- ENDRASS U., 1976a: Physiologische Anpassungen eines marinen Insekts. I. Die zeitliche Steuerung der Entwicklung. Mar. Biol. 34: 261-368.
- 1976b: Physiologische Anpassungen eines marinen Insekts. II. Die Eigenschaften von schwimmenden und absinkenden Eigelegen. Mar. Biol. 36: 47-60.
- HEIMBACH F., 1976: Semilunare und diurnale Schlüpfrythmen südeingischer und norwegischer *Clunio*-Populationen (Diptera, Chironomidae). Diss. Univ. Köln.
- 1978: Sympatric species, *Clunio marinus* HAL. and *Cl. balticus* n.sp. (Dipt., Chironomidae), isolated by differences in diel emergence time. Oecologia (Berl.) 32: 195-202.

- HONEGGER H.-W., im Druck: An automatic device for the investigation of the rhythmic emergence pattern of *Clunio marinus*. Int. J. Chronobiol.
- KOSKINEN R., 1968: Seasonal emergence of *Clunio marinus* HALIDAY (Dipt., Chironomidae) in Western Norway. Ann. Zool. Fenn. 5: 71-75.
- NEUMANN D., 1966: Die lunare und tägliche Schlüpfrythmik der Mücke *Clunio*. Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik. Z. vgl. Physiol. 53: 1-61.
- 1975: Lunar and tidal rhythms in the development and reproduction of an intertidal organism. In (Ed. F.J. Vernberg): Physiological adaptation to the environment. New York (Intext Educ.Publ.): 451-463.
 - 1976a: Adaptations of Chironomids to intertidal environments. Ann. Rev. Entomol. 21: 387-414.
 - 1976b: Mechanismen für die zeitliche Anpassung von Verhaltens- und Entwicklungsleistungen an den Gezeitenzyklus. Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 9-28.
- OLANDER R., PALMÉN E., 1968: Taxonomy, ecology and behaviour of the northern Baltic *Clunio marinus* HALID. (Dipt., Chironomidae). Ann. Zool. Fenn. 5: 97-110.
- REMMERT H., 1955: Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee. Arch. f. Hydrobiol. 51: 1-53.

Adresse

Dr. Fred Heimbach
Zoologisches Institut
Lehrstuhl Physiologische Ökologie
Weyertal 119
D-5000 Köln 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Heimbach Fred

Artikel/Article: [Die unterschiedlichen Schlüpfzeiten zweier sympatrischer Arten der Mücke Clunio \(Chironomidae\) und deren ökologische Bedeutung 99-104](#)