

# Die Temperaturabhängigkeit semilunarer und diurnaler Schlüpfrythmen bei der intertidalen Mücke *Clunio marinus* (Diptera, Chironomidae)\*

M. Krüger & D. Neumann

Zoologisches Institut der Universität Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie;  
Weyertal 119, D-5000 Köln 41, Bundesrepublik Deutschland

**ABSTRACT:** The temperature dependence of semilunar and diurnal eclosion rhythms in the intertidal midge *Clunio marinus* (Diptera, Chironomidae). On Helgoland (North Sea), the imagines of *Clunio* emerge during two seasonal periods (late spring and summer) from water temperatures of 8°–18 °C. The temperature dependence of the known semilunar eclosion rhythm of *Clunio* (correlated in nature with the spring tides every 14–15 days) was tested in the laboratory. Between 15° and 23 °C the semilunar eclosion maxima varied by only one day within the artificial 15-day zeitgeber-cycle, below 15 °C they were delayed up to 8 days at 8 °C. However, the days of pupation were approximately independent of the temperature level. One can conclude the existence of a temperature-independent physiological switch inducing the pupation only within a few days of the semilunar zeitgeber-cycle. Moreover, a semilunar synchronized differentiation of the imaginal discs already starts in the preceding larval instar, indicating an additional physiological switch. A model is suggested in which the semilunar eclosion rhythm and its relatively slight temperature dependence is explained by the action of two physiological switches which are coupled with the endogenous temperature-compensated lunar timing mechanism on the same days of the 15-day zeitgeber-cycle. In the laboratory, the diurnal eclosion and its underlying circadian timing mechanism (correlated on Helgoland with the time of spring low water in the late afternoon) also proved to be temperature independent between 12° and 20 °C. A comparison of field and laboratory data showed very similar results at temperatures around 18 °C (summer swarming period). In contrast, the midges emerged on all days of the semimonthly cycle of springs and neaps during the spring swarming period. This lack of semilunar synchronization may be the consequence of fluctuating temperatures during the larval and pupal development in spring time due to a general rise in the water temperature (4°–8 °C) and to short temperature rises up to 18 °C during exposure of the intertidal habitat at about low tide. Since some higher parts of the *Clunio* habitat suitable for egg deposition are exposed on almost every day of the semimonthly cycle, even such animals that undergo lunar unsynchronized metamorphosis can reproduce within the short imaginal life duration (ca 2 h) if they emerge just about the time of low water. In correspondence with the daily delay in the times of low water by about 50 min, the diurnal eclosion rhythm was in fact modified with the tides during the spring period resulting in shifts of the diurnal eclosion time of up to 12 hours within the semimonthly cycle of springs and neaps.

## EINLEITUNG

Die marine Chironomide *Clunio marinus* ist ein Musterbeispiel für die Anpassung von Fortpflanzungszeiten an komplexe, aber periodisch wiederkehrende Umweltbedingungen und für die zuverlässige zeitliche Programmierung dieser Fortpflanzungszeiten

\* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

mit Hilfe von genetisch adaptierten Physiologischen Uhren (Oscillatoren). Der Lebensraum der *Clunio*-Arten ist in der Regel das Litoral felsiger Meeresküsten. Die Larven leben dort im Wechsel von Ebbe und Flut zwischen feinfädigen Algen und Sand in selbstgebauten Wohnröhren, in denen sie sich auch verpuppen. Die Imagines brauchen zur erfolgreichen Eiablage trockengefallene Substrate. Wenn an gezeitenstarken Küsten, wie z. B. an der Insel Helgoland/Nordsee, die Substrate im unteren Litoral liegen, kann man im Sommer das Schlüpfen der Imagines von *C. marinus* an den Tagen mit niedrigsten Wasserständen, also alle 15 Tage zu der um die gleiche Tageszeit eintretenden Springniedrigwasserzeit, beobachten (Caspers, 1951; Neumann, 1966). Diese semilunare Schlüpfrythmik der Populationen wird in jedem Einzeltier von zwei miteinander kombinierten Physiologischen Uhren (auch Zeitmeßmechanismen genannt) gewährleistet: (1) ein circasemilunarer Oscillator kontrolliert die Entwicklung so, daß schlüpfreife Imagines nur etwa alle zwei Wochen an Tagen mit Springtiden auftreten, (2) ein circadianer Oscillator bestimmt die richtige tägliche Schlüpfzeit und damit die Tagesrhythmik der Populationen (Neumann, 1966, 1969, 1976b).

Die Frage nach dem Einfluß der Temperatur auf die semilunare Schlüpfrythmik und die ihr zugrunde liegenden Zeitmeßmechanismen ist wiederholt aufgeworfen worden, bisher jedoch weder an einer Freilandpopulation noch anhand von Laboratoriumsuntersuchungen geklärt worden. Für den circadianen Oscillator ektothermer Organismen ist die geringe Temperaturabhängigkeit der Periodendauer unter Dauerlicht- oder Dauerdunkelbedingungen, also bei "freilaufenden" Rhythmen, mehrfach nachgewiesen worden, ebenso wie die damit korrelierte weitgehende Temperaturunabhängigkeit der Phasenlage der Tagesrhythmik im 24stündigen Licht-Dunkel-Zyklus. Deshalb wird von einer Temperaturkompensation des circadianen Oscillators gesprochen (vgl. Pittendrigh, 1981; Saunders, 1976). Wenn jedoch an den temperaturkompensierten Oscillator temperaturabhängige Folgeprozesse angeschlossen sind, so können trotz der Temperaturkompensation des Oscillators bei verschiedenen Temperaturen deutliche Phasenverschiebungen von Tagesrhythmen auftreten. Dies ist z. B. bei der täglichen Schlüpfzeit von *Drosophila pseudoobscura* zu sehen (Pittendrigh, 1981). Auch die semilunare Schlüpfrythmik der Mücke *Clunio* ist an Entwicklungsvorgänge (späte Larval- und Puppenentwicklung) gebunden, die in der Regel temperaturabhängige Prozesse sind. Daraufhin stellen sich folgende Fragen: (1) Ist die semilunare Schlüpfrythmik bei *C. marinus* temperaturabhängig oder besteht wenigstens innerhalb bestimmter, ökologisch relevanter Grenzen eine Temperaturunabhängigkeit? (2) Welche Entwicklungsschritte werden von dem circasemilunaren Oscillator kontrolliert? (3) Mit welchen Gezeitenbedingungen sind temperaturbedingte Phasenverschiebungen der Schlüpfrythmen korreliert, und welche Fortpflanzungschancen bestehen für Imagines mit verschobenen Schlüpfzeiten im Freiland?

Die Untersuchungen wurden an der Helgolandpopulation im Bereich der südlichen Nordsee (54° N) durchgeführt, da hier die Tiere zu den beiden jährlich im Frühjahr und im Hochsommer auftretenden Schwärmphasen Wassertemperaturen zwischen etwa 5° und 10° beziehungsweise 15° und 20 °C ausgesetzt sind. Diese im Freiland auftretenden Temperaturdifferenzen ermöglichten es, die Temperaturabhängigkeit sowohl anhand der Freilandpopulation als auch anhand von Laborversuchen über einen Bereich von 15 °C zu prüfen. Im Verlauf der Untersuchungen stellte sich heraus, daß die semilunare Schlüpfrythmik an der Insel Helgoland bei den tiefen und zugleich mit Ebbe und Flut

stärker fluktuierenden Frühjahrstemperaturen stark modifiziert sein kann. Auch die diurnale Schlüpfrythmik war entsprechend deutlich abgewandelt. Möglicherweise treten solche modifizierten Schlüpfrythmen an allen Küsten mit ähnlich jahreszeitlich wechselnden Temperaturbedingungen und entsprechender relativer Lage der Substrate in der Gezeitenzone auf.

In den Laborversuchen konnte der Frage nach dem Temperatureinfluß auf die semilunar-rhythmisch kontrollierten Entwicklungsprozesse genauer nachgegangen werden. Anhand von Daten über die Imaginalscheibendifferenzierung im letzten Larvenstadium und über die Verpuppungs- und die Schlüpfzeiten, und zwar jeweils aus verschiedenen Temperaturen, wurde ein erweitertes Modell zur Vorprogrammierung der semilunaren Schlüpfstage während der Entwicklung aufgestellt.

## MATERIAL UND METHODEN

### Material

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Population von *Clunio marinus* Hal., die das westliche Felswatt der Nordseeinsel Helgoland bewohnt. Während mehrerer Aufenthalte auf der Insel (1978–1980) wurden Daten über Schlüpfzeiten und Entwicklung der Mücken im Freiland gewonnen. Alle Laboruntersuchungen wurden mit Tieren eines Helgoland-Stammes durchgeführt, der aus Freilandsubstratproben vom 3. 4. 1977 nach der früher beschriebenen Methode (Neumann, 1966) gewonnen und über mehrere Jahre gezüchtet wurde.

### Freilandmethoden

Registrierung von Temperatur- und Gezeitenbedingungen. Zur Beschreibung der generellen Temperaturbedingungen in der Nordsee wurden die täglichen Messungen des Oberflächenwassers in der Helgoländer Reede von der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) übernommen. Die in der Gezeitenzone parallel mit den Gezeiten und dem Tag-Nacht-Wechsel fluktuierenden Temperaturen wurden im Bereich der *Clunio*-Substrate mit Hilfe von Thermistoren erfaßt. Die Meßfühler waren dazu in verschiedener Höhe unmittelbar auf dem Substrat befestigt und mit einem Punktdrucker auf der Ufermauer verbunden. Außerdem wurden während der Niedrigwasserzeit zu verschiedenen Tageszeiten die Temperaturen von Luft, trockengefallenen *Clunio*-Substraten und verbliebenen Wasserflächen mit einem Sekundenthermometer gemessen. Die Werte über Windrichtung und -geschwindigkeit stellte die Wetterstation auf der Insel zur Verfügung. Die Wasserstandsdaten wurden von der Meßstelle des Wasser- und Schiffsamtes Tönning im Hafenamts von Helgoland übernommen und in einigen Fällen durch eigene Beobachtungen ergänzt.

Registrierung der Schlüpfverteilung. Das Ziel der Freilandbeobachtungen war es, die Schlüpfzeiten der Mücken auf Helgoland nach Tag und Uhrzeit möglichst genau zu erfassen. Gleichzeitig wurde versucht, die relative Schlüpfhäufigkeit und den zeitlichen Verlauf des Schwärmens (Anfang, Maximum, Ende) abzuschätzen. Aufgrund des geringen oder fehlenden Wasserstandes über den *Clunio*-Substraten zur Niedrigwasserzeit und wegen des Brandungseinflusses war die Verwendung von schwimmenden Schlüpffallen zu einer quantitativen Erfassung von Schlüpfzahlen und

-zeiten über einer Probefläche unmöglich. Die Imagines mußten deshalb direkt beobachtet und ausgezählt werden. Ungünstige Wind-, Licht- und Wasserstandsbedingungen erschwerten diese Direktbeobachtungen mehrfach. Bei hohen Wasserständen konnten die Zählungen nur von einem verankerten Schlauchboot aus durchgeführt werden. Herrn Dipl.-Biol. Harald Graef danken wir für seine tatkräftige Hilfe bei diesen Freilandbeobachtungen. Aufgrund dieser Schwierigkeiten war es nicht möglich, das Schlüpfen der einzelnen Mücken direkt zu verfolgen. Statt dessen wurde zum einen die Anzahl der schwärmenden Männchen im Gesichtsfeld (bzw. nach Einbruch der Dunkelheit im Taschenlampenkegel, ca.  $0,25 \text{ m}^2$ ) pro Zeiteinheit abgeschätzt. Zum anderen wurde der Zeitpunkt festgehalten, von dem an mehr Paare beim Kopulationsflug als schlüpfende Männchen zu beobachten waren. Aufgrund der bisherigen Kenntnisse zur Biologie von *Clunio* (vgl. Neumann, 1966) konnten aus diesen Daten relativ zuverlässige Aussagen über die Schlüpf- bzw. Schwärmzahlen und -zeiten gemacht werden.

**Registrierung der Entwicklung.** Um die Entwicklung von Larven und Puppen im Freiland zu verfolgen, wurden diese an den aufeinanderfolgenden Kontrolltagen aus Substratproben (Flächengröße ca.  $50 \text{ cm}^2$ ) mit Hilfe eines Binokulars gesammelt. Dazu wurden die Proben während der Sommerschwärmphase im Laufe eines Spring-Nipptiden-Zyklus (4.–17. 8. 1978) in etwa zwei Tagesabständen genommen, vor und während der Frühjahrsschwärmphase in etwas unregelmäßigeren Abständen über mehrere Monate (15. 3.–31. 5. 1979).

### Laboratoriumsmethoden

**Zucht- und Haltungsbedingungen.** Zucht-, Haltungs- und Versuchsbedingungen sind ausführlich bei Neumann (1966) und Heimbach (1976) beschrieben. Deshalb sei hier nur das Wichtigste kurz zusammengefaßt: Die Tiere wurden im allgemeinen in Polyäthylenschalen mit Glasdeckel in natürlichem Meerwasser gehalten. Das Wasser wurde laufend belüftet. Als Substrat diente feiner Sand und zerzupfter Zellstoff. Gefüttert wurden die jungen Larven mit Kieselalgen, die älteren mit Brenneselpulver. Wenn nicht anders angegeben, befanden sich die Zuchten und die Versuche in vollklimatisierten Räumen bei ca.  $19 \text{ }^\circ\text{C}$  und einem künstlichen Licht-Dunkel-Zyklus von 16 Stunden Licht zu 8 Stunden Dunkelheit (LD 16:8). Die Raumtemperaturen schwankten auch im Licht-Dunkel-Zyklus nur um maximal  $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ . Durch eine Temperaturschichtung im Raum konnten zwischen den Zuchtschalen je nach Standort in Einzelfällen Temperaturunterschiede bis zu zwei Grad auftreten. Letzteres wurde bei allen Versuchen über Temperaturabhängigkeiten sorgfältig beachtet.

**Registrierung der Schlüpf tage.** Mit Hilfe eines simulierten 12,4stündigen Gezeitenzyklus im Zusammenhang mit dem 24stündigen Licht-Dunkel-Zyklus läßt sich beim Helgoland-Stamm von *C. marinus* eine den Freilandbeobachtungen entsprechende 15tägige Schlüpf synchronisation im Laboratorium hervorrufen (Neumann, 1968, 1976b, 1978). Die Gezeitenbedingungen wurden bei diesen Versuchen durch ein Vibrationsmuster mit 8 Stunden Unruhe (Vibration von Wasser und Substrat, meßbar als Unterwasserschall, in früheren Arbeiten auch als Turbulenz bezeichnet) und 4,4 Stunden Ruhe ersetzt. Dazu wurde auf den Rand der Versuchsanlagen, in denen sich die Zuchtschalen befanden, ein Synchronmotor mit Unwucht montiert, der die mechanischen Vibrationen vornehmlich im Bereich von 50–200 Hz bewirkte. Der so erzeugte

Gezeitenzyklus verschob sich relativ zum Licht-Dunkel-Zyklus (LD) ähnlich wie im Freiland von Tag zu Tag derart, daß jeweils nach genau 15 Tagen wieder die gleiche Phasenlage zum LD erreicht wurde. Dieser kombinierte Zyklus von LD und simulierten Gezeiten wirkt als halbmonatiger Zeitgeberzyklus. Die Tage dieses Zyklus wurden von 1 bis 15 durchnummeriert, wobei als Tag 1 derjenige Tag definiert wurde, an dem der Vibrationsbeginn auf die Mitte der Dunkelzeit fiel (vgl. Abb. 8b). Die Versuche wurden bei einem Licht-Dunkel-Zyklus von 16 Stunden Licht und 8 Stunden Dunkelheit (LD 16:8) bzw. 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkelheit (LD 14:10) durchgeführt. Da die Tiere des Helgoland-Stammes von *C. marinus* jeweils in den späten Abendstunden bis in die Dunkelheit hinein schlüpften, wurden bei den täglichen Kontrollen am Vormittag jeweils die am vorhergehenden Abend geschlüpften Mücken abgesammelt und ausgezählt. Vor jedem Versuch wurden die Tiere zumindest für die Dauer von zwei 15tägigen Zyklen bereits in den entsprechenden Bedingungen gehalten.

**Registrierung der täglichen Schlüpfzeit.** Die tägliche Schlüpfzeit wurde mit Hilfe der von Honegger (1977) entwickelten und geringfügig modifizierten "Schlüpfmaschine" registriert. Dabei werden die an der Wasseroberfläche schlüpfenden Imagines durch einen Wasserstrom aus dem Versuchsbecken ausgeschwemmt und in einem stündlich automatisch gewechselten Gefäß gesammelt. So konnten einmal täglich für jede Stunde die geschlüpften Tiere getrennt nach Männchen und Weibchen ausgezählt werden.

**Registrierung der Embryonalentwicklungsdauer.** Zur Verfolgung der Embryonalentwicklung bei verschiedenen Temperaturen wurden Gelege in meerwassergefüllten Blockschälchen mit Glasdeckel gehältert. Um eine ausreichende Sauerstoffversorgung zu gewährleisten, wurden nicht mehr als 10 Gelege in ein Gefäß gegeben. Bei längeren Entwicklungszeiten in tiefen Temperaturen wurde alle paar Tage das Wasser gewechselt. Die Gelege wurden nicht sofort nach der abendlichen Eiablage, sondern stets erst bei der täglichen Kontrolle am folgenden Vormittag (im Alter von etwa 14 Stunden) aus den 19°-Zuchtschalen in die verschiedenen Temperaturbedingungen überführt. Bei den Kontrollen wurde dann der Tag festgehalten, zu dem mehr als die Hälfte der jungen Larven aus ihren Eihüllen geschlüpft war. Die Entwicklungsdauer wurde in allen Versuchen auf ganze Tage abgerundet.

**Registrierung der Puppendauer.** Die Dauer der Puppen-Entwicklung in verschiedenen Temperaturen wurde an einzelnen Tieren ermittelt, die als ausgewachsene Larven in Blockschälchen mit Meerwasser isoliert worden waren (Einzelheiten vgl. Neumann, 1966). Durch tägliche Kontrollen wurde der Verpuppungs- und der Schlüpf-tag und damit die Dauer der Puppenzeit bestimmt. Es wurden sowohl Tiere aus synchronisierten, als auch aus unsynchronisierten Zuchten getestet. Dabei ergaben sich keine Unterschiede in der Dauer der Puppenzeit. Da sich auch hinsichtlich der Temperaturvorbehandlung (getestet: Larven aus 8,5 °C bzw. aus 19 °C) keine Unterschiede in der Dauer der Puppenzeit ergaben, wurden alle weiteren Versuche nur mit Larven aus 19°-Zuchten durchgeführt.

**Registrierung des Entwicklungsverlaufs im IV. Larvenstadium.** Entsprechend der Arbeit von Wülker & Götz (1968) an *Chironomus* wurde das IV. Larvenstadium von *Clunio marinus* in 9 Teilstadien unterteilt. Um Verwechslungen mit dem im Rahmen der Rhythmik gebrauchten Begriff der Phase eines Zeitgeber-Zyklus zu vermeiden, wird in dieser Arbeit für die Entwicklungsabschnitte des IV. Larvenstadiums

statt des von Wülker & Götz (1968) verwandten Begriffs der Phase 1 bis 9 die Bezeichnung Teilstadium IV-1 bis IV-9 benutzt. Aufgrund der individuellen Streuung in der Entwicklungszeit von *Clunio marinus* ist eine Einteilung nach dem wirklichen Alter der Larven, also eine reine Zeitskala, nicht sinnvoll. Geeigneter ist die Unterteilung nach dem Entwicklungszustand der Larven, und zwar mit Hilfe der imaginalen Organanlagen, die bei Chironomiden im IV. und letzten Larvenstadium deutlich sichtbar werden. So entwickeln sich im Thorax die Anlagen von Beinen, Halteren, Flügeln und Flugmuskulatur, im Abdomen die Anlagen von Gonaden und akzessorischen Organen. Diese Entwicklung kann man an der lebenden Larve verfolgen, besser jedoch an fixierten und gefärbten Präparaten (Bouin-Allen, Borax-Carmin). Um ein gutes Eindringen der Farblösung zu gewährleisten, wurden die Larven vor der Färbung entweder angeschnitten oder in Teilbereichen präpariert (Sagittalschnitt im Thoraxbereich, Frontalschnitt im hinteren Abdominalbereich). Die Thorax- bzw. Abdomenteile mit den angefärbten Imaginalanlagen wurden entweder über die aufsteigende Alkoholreihe in Eukitt oder unmittelbar aus 70%igem Alkohol in Polyvinylalkohol eingebettet. Nach diesen Präparaten wurden die Imaginalanlagen mit Hilfe eines Zeichenspiegels bei 100facher Vergrößerung gezeichnet (vgl. Abb. 13). Die Abgrenzung der 9 Teilstadien erfolgte aufgrund des Differenzierungsgrades der Imaginalanlagen sowie nach ihrer relativen Größe und Lage zu den Segmentgrenzen.

Die Häufigkeiten der 9 Teilstadien des IV. Larvenstadiums wurden unter verschiedenen Freiland- und Versuchsbedingungen verfolgt. Aus dem Freiland wurden dazu alle Tiere des IV. Larvenstadiums aus der Substratprobe eines Kontrolltages gesammelt. In den Laborversuchen wurden pro Stichprobe ca. 100 Larven des IV. Stadiums aus den Zuchtschalen entnommen.

## ERGEBNISSE

### Temperaturbedingungen im Freiland

Der Jahresgang der mittleren Wassertemperatur. In der vorliegenden Arbeit geht es um den Einfluß der Temperatur auf die semilunare und diurnale Schlüpfrythmik beim Helgoland-Stamm der marinen Chironomide *Clunio marinus*. Deshalb soll als erstes versucht werden, die Temperaturbedingungen zu beschreiben, denen die Tiere im Freiland ausgesetzt sind. Abb. 1 zeigt den Jahresgang der Temperatur des Oberflächenwassers bei Helgoland in Monatsmittelwerten. Aufgetragen sind zum einen die über 10 Jahre (1965 bis 1975) gemittelten Werte, zum anderen die Einzeldaten aus den Untersuchungsjahren (1979 und 1980 nur für das Frühjahr). Danach wechseln die Monatsmitteltemperaturen im Jahresverlauf durchschnittlich zwischen 3° und 17 °C. Die Wassertemperaturen vom Frühjahr 1978 und 1980 entsprachen recht gut den Durchschnittswerten. In Abhängigkeit von der Witterung können jedoch auch größere Abweichungen auftreten, wie z. B. im auffallend kalten Winter und Frühjahr 1979. So lag die mittlere Monatstemperatur im Januar 1979 unterhalb von 1 °C, einzelne Tageswerte erreichten sogar Werte unter 0 °C. Im Juni 1979 hatte die Wassertemperatur noch nicht den Durchschnittswert der anderen Jahre erreicht.

Die gerasterten Flächen in Abb. 1 geben die Temperatur- und Zeitbereiche der beiden jährlichen Schwärmphasen der Mücken auf Helgoland an. Es wird deutlich, daß

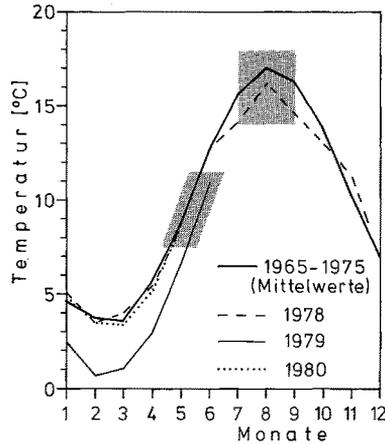


Abb. 1. Der Jahresgang der Temperatur des Oberflächenwassers in der Helgoländer Reede (Monatsmittelwerte nach Messungen der Biologischen Anstalt Helgoland). Die gerasterten Flächen deuten die Zeiträume und die Temperaturbereiche an, in denen die Frühjahrs- und die Sommerschwärmphase von *Clunio marinus* auf Helgoland liegen

die Frühjahrstiere und die Sommertiere verschiedenen Temperaturen ausgesetzt sind, und zwar sowohl zur Schlüpfzeit der Imagines als auch während der vorhergegangenen Larvalentwicklung.

Die durchschnittlich ab Mai bei ansteigender Wassertemperatur sich entwickelnden Larven der Sommerschwärmphase erreichen das Imaginalstadium bei Wassertemperaturen um 15° bis 20 °C etwa zwischen Mitte Juli und Mitte September (vgl. Neumann, 1966). Anhand der bisherigen Freiland-Untersuchungen läßt sich nicht sicher abschätzen, ob die zu Beginn der sommerlichen Schwärmphase im Juli auftretenden Nachkommen ihre Entwicklung aufgrund der hohen Sommertemperaturen noch im gleichen Herbst, also gegen Ende der sommerlichen Schwärmphase, beenden können oder erst im folgenden Frühjahr. Für die späteren Nachkommen der Sommerschwärmphase dürfte in jedem Fall gelten, daß sie sich zunächst bei absinkenden und dann im Frühjahr bei wieder ansteigenden Temperaturen innerhalb von 7–8 Monaten entwickeln. Die Frühjahrsschwärmphase liegt dann, bei einer Wassertemperatur von ca. 7,5 °C beginnend, zwischen Ende April und allenfalls Ende Juni.

**Aktuelle Temperaturen in der Gezeitenzone.** Zur Charakterisierung des Jahresgangs der Wassertemperatur auf Helgoland genügen die monatlichen Durchschnittswerte des Oberflächenwassers. Doch sind damit bei weitem noch nicht die Temperaturbedingungen beschrieben, denen die Larven in ihrem Lebensraum im Felswatt ausgesetzt sind, denn im periodisch trockenfallenden Gezeitenbereich haben die jeweiligen Wetterbedingungen einen starken Einfluß auf die Temperatur. Durch die wechselnde Dauer der als Temperaturpuffer wirkenden Wasserbedeckung und durch die beim Trockenfallen gegebenenfalls einsetzende Erwärmung (oder Abkühlung) der Substrate können erhebliche Temperaturschwankungen im Tagesverlauf auftreten.

Abb. 2 zeigt exemplarisch einen Tagesgang der Temperatur für zwei verschiedene Substrathöhenlagen. Daraus wird die Abhängigkeit der Substrattemperatur vom Was-

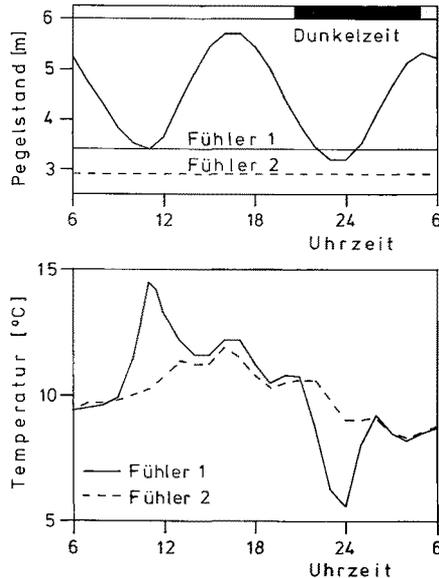


Abb. 2. Der Tagesgang des Wasserstandes und der Temperatur in verschiedener Substrathöhenlage im Westwatt an einem sonnigen Tag (21./22. 5. 1980). Oben: Pegelstand der Gezeiten und Lage der Temperaturmeßfühler, unten: Temperaturregistrierung der beiden Meßfühler

serstand, von den Wetterbedingungen und der Tageszeit deutlich. Wenn der Boden auch zur Niedrigwasserzeit überflutet bleibt (Fühler 2), so behält er die Temperatur des darüberstehenden Wassers, und es treten keine großen Veränderungen der Temperatur im Tagesverlauf auf. Wenn das Substrat dagegen trockenfällt, so kann seine Temperatur für Stunden um mehrere Grad von der des umgebenden Wassers abweichen, und zwar sowohl nach oben als auch nach unten. Bei Sonneneinstrahlung kann es eine Temperaturerhöhung sein (Temperaturmaximum bei Fühler 1 um ca. 11 Uhr), bei Nacht eine Erniedrigung (Temperaturminimum bei Fühler 1 gegen 24 Uhr). Die dritte Möglichkeit, daß auch das trockengefallene Substrat in etwa die Temperatur des umgebenden Wassers behält, kann bei etwa gleichen Luft- und Wassertemperaturen und fehlender Sonneneinstrahlung eintreten.

Neben der Höhe des darüberstehenden Wassers haben auch die Exposition und der Bewuchs des Substrates einen Einfluß auf die Temperatur bei Niedrigwasser (Beispiele vom 22. 5. 1980, 12 Uhr: bei 30 bzw. 10 cm Wasserbedeckung herrschten 13,2° bzw. 15,2 °C; trockengefallene Substrate zeigten 15,8 °C, [sonnen- und windexponiert] bzw. 18,0 °C [sonnenexponiert, bedeckt von *Ulva*-Thalli]).

Weitere Beispiele für die Temperaturen von trockengefallenen Substraten und benachbarten Wassergräben bei Niedrigwasser zeigen Abb. 3 und 4. Dabei ist jeweils die morgendliche Temperatur des Oberflächenwassers in der Helgoländer Reede zum Vergleich mit aufgetragen, auch wenn die Niedrigwassertemperaturen meist zu einer anderen Tageszeit gemessen wurden. Diese Oberflächentemperaturen können als Anhaltspunkt für die Temperatur des Wasserkörpers gelten, der bei Hochwasser das Felswatt bedeckt. In Abb. 3 kann man deutlich die Wirkung des Wetters und der

Tageszeit auf die Temperatur der *Clunio*-Substrate verfolgen. Auch hier ist wieder zu erkennen, daß die höher gelegenen Substrate in ihrer Temperatur stärker von der Witterung beeinflusst werden als die in den Gräben. Bei Sonneneinstrahlung kann sich vor allem das trockengefallene Substrat auch bei tiefer Lufttemperatur um mehrere Grad erwärmen (z. B. 13., 14. 4. und 30. 5. 1978). Besonders auffallende Beispiele für den Temperaturanstieg der aufgetauchten Flächen sind der 8. und der 19. 5. 1979 in Abb. 4. An diesen Tagen wurde eine Erwärmung des trockengefallenen Substrats um fast 10

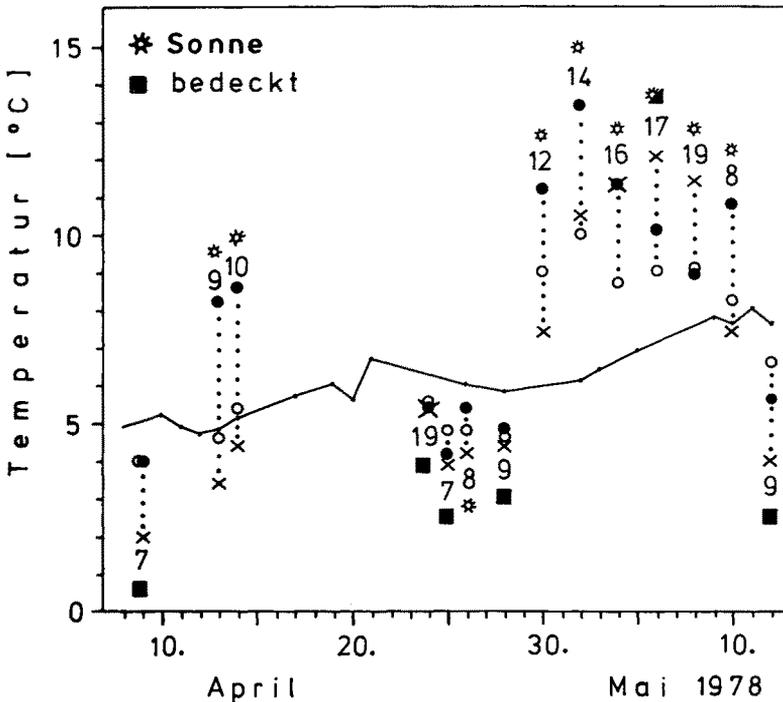


Abb. 3. Die Temperaturen von Luft (x), trockengefallenem Substrat (●) und benachbarten Wassergräben (o) bei verschiedenen Wetterbedingungen zur Niedrigwasserzeit im Westwatt an mehreren Tagen im Frühjahr. Die Zahlen bei den Meßwerten geben die Uhrzeit der Messung an, die Symbole die Wetterbedingungen. Die durchgezogene Linie zeigt zum Vergleich die Temperatur des Oberflächenwassers in der Reede (Messungen der BAH, täglich ca. 8 h)

Grad gegenüber dem umgebenden flachen Wasser bzw. um mehr als 10 Grad gegenüber der Temperatur des Oberflächenwassers über tiefem Wasser gemessen. Der 6. und der 8. 5. 1978 (Abb. 3) zeigen dagegen, daß sich das Substrat trotz hoher Lufttemperatur ohne ständige Sonneneinstrahlung (6. 5.) oder bei tiefem Sonnenstand am Abend (8. 5.) nur wenig erwärmt oder durch den Wind sogar abkühlt. Bei fehlender Sonnenstrahlung, also nachts oder bei bedecktem Himmel oder bei Beschattung durch den Inselfelsen sinkt die Temperatur des Substrats bei Niedrigwasser, vor allem bei tiefer Lufttemperatur und starkem Wind (9. 4., 24.–28. 4. und 12. 5. 1978).

Abb. 4 zeigt zum Vergleich Messungen von Frühjahr und Sommer nebeneinander. Die Daten vom Sommer zeigen, daß in der warmen Jahreszeit bei Niedrigwasser im Grunde die gleichen Temperatureffekte wie im Frühjahr zu beobachten waren. Doch sind dann, aufgrund der allgemein höheren Temperaturen, die Differenzen wohl nicht so gravierend. Außerdem bewegen sich die Unterschiede dann in einem Temperaturbereich (zwischen ca. 15° und 25 °C), wo sich Temperaturunterschiede nicht so stark auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und auf die Schlüpfverteilung von *C. marinus* auswirken, wie das zwischen 5° und 15 °C der Fall ist.

Zusammenfassend ist zu den Temperaturbedingungen im Helgoländer Felswatt zu sagen: Neben dem allgemeinen Jahresgang der Wassertemperatur, der im Durchschnitt

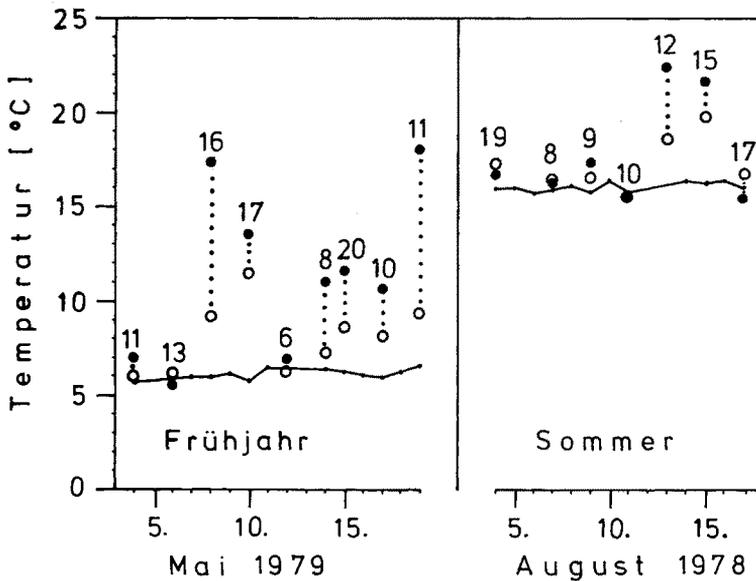


Abb. 4. Gegenüberstellung der Frühjahrs- und Sommertemperaturen von trockengefallenem Substrat (●) und benachbarten Wassergräben (○) bei Niedrigwasser im Westwatt. Weitere Angaben vgl. Abb. 3

zwischen 3° und 17 °C liegt, können im litoralen Lebensraum von *C. marinus* weitere, z. T. erhebliche Temperaturunterschiede auftreten, und zwar sowohl zeitliche als auch kleinräumige. So können im Frühjahr im Watt durchaus Temperaturschwankungen von mehr als 10 Grad im Verlauf eines Tages auftreten. Im Extremfall kann sich z. B. das trockengefallene Substrat bei einer allgemeinen Wassertemperatur von nur ca. 5 °C durch Sonneneinstrahlung bis nahe 20 °C erwärmen. Schon beim folgenden Niedrigwasser in der Nacht oder bei anderen Wetterbedingungen kann sich der Boden aber auch noch unter die allgemeine Wassertemperatur abkühlen. Im Sommer bei Wassertemperaturen um 15 °C treten wohl nicht so große Temperaturdifferenzen auf. Diese komplexen Temperaturbedingungen im Felswatt, die mit Sicherheit einen Einfluß auf die Entwicklung der Tiere haben, erschweren die Beurteilung der Entwicklungsbedingungen im Freiland.

## Wasserstandsbedingungen im Freiland

Der zweite für die Thematik dieser Arbeit wichtige Freilandfaktor ist der Wasserstand. Die ökologische Erklärung für das Phänomen der Schlüpfrythmik bei *C. marinus* ist die, daß die kurzlebigen Imagines zur erfolgreichen Eiablage trockengefallene Substrate brauchen und diese zumindest mit der größten Wahrscheinlichkeit an Tagen mit Springniedrigwasser finden.

Einfluß des Windes auf die Wasserstände. Im Helgoländer Felswatt sind die Wasserstände, wie an der ganzen deutschen Nordseeküste, stark vom Wind abhängig. Daher treten dort oft erhebliche Abweichungen in der Höhe der Gezeiten gegenüber den langfristigen Vorausberechnungen der Gezeitentafeln auf. Westliche Winde bewirken bei Helgoland eine Erhöhung der Wasserstände, Winde aus östlicher Richtung eine Erniedrigung. Zum Beispiel war am 26. 4. 1978, einem Tag mit Ostwind, der Wasserstand zur Niedrigwasserzeit um 55 cm niedriger als vorausberechnet, am

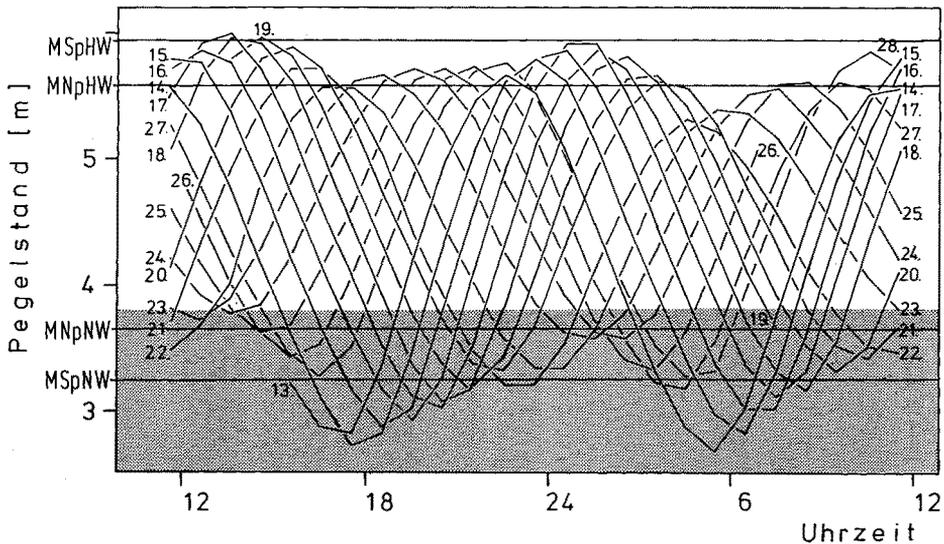


Abb. 5. Der Wasserstandsverlauf auf Helgoland von 15 aufeinanderfolgenden Tagen (13.-28. 5. 1980). Aufgetragen wurde der Pegelstand gegen die Uhrzeit (auf Ortszeit korrigiert). Die Zahlen an den Enden der Wasserstandslinien geben jeweils das Datum an. Neumondtermin: 14. 5. 1980. Vollmondtermin: 29. 5. 1980. Gerasterte Fläche: Bereich des *Clunio*-Lebensraums

17. 8. 1978 bei westlichen Winden um 35 cm höher. Die Windstärken lagen am 26. 4. 1978 zwischen 20 und 30 Knoten, am 17. 8. 1978 zwischen 10 und 20 Knoten. Bei gleichem Erwartungswert unterschied sich an den zwei Tagen der tatsächlich gemessene Pegelstand zur Niedrigwasserzeit aufgrund der verschiedenen Windbedingungen also um einen Meter. Die mittlere Springniedrigwasser-Linie liegt beim Helgoländer Pegel 40 cm unterhalb der mittleren Nippniedrigwasser-Linie (MSPnNW: 3,25 m, MNpNW: 3,64 m). Es kann also aufgrund der starken Windabhängigkeit in der Höhe der Gezeiten bei Helgoland der normale Verlauf des 15tägigen Spring-Nipptiden-Zyklus durcheinander geraten, so daß beispielsweise zur Nippniedrigwasserzeit bei starkem

Ostwind der Wasserstand stärker fällt als zu einer Springniedrigwasserzeit mit westlichem Wind.

Über die meiste Zeit des Jahres dürfte jedoch der typische Verlauf des halbmonatigen Spring-Nipptiden-Zyklus vorhanden sein, mit den höchsten Hochwasser- und den niedrigsten Niedrigwasserständen kurz nach Voll- und Neumond und mit dem geringsten Tidenhub zur Zeit der Quadraturen. Bei Wetterlagen mit anhaltenden Winden aus einer Richtung kann dieser ganze Zyklus in der Höhe gegenüber den Mittelwerten gesenkt oder gehoben sein. Abb. 5 zeigt z. B. den Wasserstandsverlauf von den 15 aufeinanderfolgenden Tagen eines Spring-Nipptiden-Zyklus. Während dieser Zeit war aufgrund einer längeren Ostwind-Wetterlage der gesamte Gezeitenverlauf nach unten verschoben: mit Ausnahme von zwei Tagen lagen alle Wasserstände zur Niedrigwasserzeit in der Nähe der mittleren Springniedrigwasser-Linie, die meisten sogar weit darunter, während zur Hochwasserzeit die mittlere Springhochwasserlinie nur selten, und wenn, dann knapp erreicht wurde. Abb. 6 zeigt für einen anderen Spring-Nipptidenzyklus den Wasserstandsverlauf in der zweiten Tageshälfte zu einer Zeit, da westliche Winde vorherrschten. In dieser Abbildung unterschreitet der Pegelstand des nachmittäglichen Niedrigwassers nur einmal die mittlere Springniedrigwasser-Linie; dagegen liegt das Hochwasser stets deutlich über der mittleren Nippchwasser-Linie, meist auch oberhalb der mittleren Springhochwasser-Linie. Hier war also der Wasserstandsverlauf während des gesamten Zyklus aufgrund der Windverhältnisse nach oben hin versetzt. Mit den hier dargestellten Zyklen wurden sicher nicht die extremen Verschiebungen erfaßt, wie sie bei anhaltendem Nordwest- bzw. Ostwind größerer

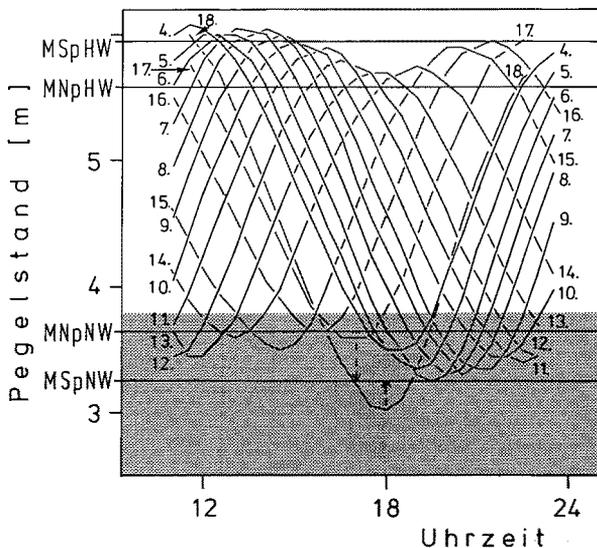


Abb. 6. Der Wasserstandsverlauf in der zweiten Tageshälfte von 14 aufeinanderfolgenden Tagen (4.-18. 8. 1978), infolge ungewöhnlicher Windbedingungen mit deutlichen Abweichungen von den erwarteten Wasserständen (Gezeitentafeln). Die unterbrochenen Pfeile markieren an zwei Tagen (17. und 18. 8. 1978) diese Abweichungen. Neumondtermin: 4. 8. 1978. Vollmondtermin: 18. 8. 1978. Weitere Angaben vgl. Abb. 5

Stärke auftreten können. Darüber hinaus können sich die meteorologischen Einflüsse auch kurzfristig auswirken, wenn der Wind sich plötzlich dreht (vgl. Daten vom 17. und 18. 8. 1978, Abb. 6). In Zusammenhang mit den von den Erwartungswerten abweichenden Wasserständen wird im folgenden und an späterer Stelle zu besprechen sein, wie streng das *Clunio*-Schlüpfen auf Helgoland zu allen Jahreszeiten mit den Springniedrigwasserzeiten synchronisiert sein muß.

Wann fallen die *Clunio*-Substrate trocken? In Abb. 5 und Abb. 6 ist neben dem Wasserstandsverlauf und den mittleren Gezeitenlinien der Bereich eingetragen, in dem die von *Clunio* besiedelten Substrate liegen. Die Lebensgrundlage für die *Clunio*-Larven bilden auf Helgoland die sogenannten "Fabricia-Polster", von fädigen Algen durchzogene Sandpolster, die vorwiegend von dem in Sandröhren lebenden Polychaeten *Fabricia sabella* aufgebaut werden und dem Felsuntergrund fest aufliegen. Im Helgoländer Westwatt wird der Untergrund nicht von einer einheitlichen Felsplatte gebildet, sondern aufgrund der geologischen Schichtung des Inselsens ragen mehrere (jeweils einige Dezimeter hohe) "Schichtköpfe" auf, die zur Insel hin flach und zum Meer hin steil abfallen. Die von *Clunio* besiedelten *Fabricia*-Polster sind hauptsächlich auf den der Insel zugewandten flachen Hängen der Schichtköpfe zu finden (eine ausführliche Beschreibung des Helgoländer Standortes gab Caspers, 1951). Da einige der mit *Fabricia*-Polstern bewachsenen Schichtköpfe über die mittlere Nippniedrigwasser-Linie hinausragen, reicht der *Clunio*-Lebensraum auf Helgoland vom unteren Eulitoral bis ins Sublitoral. Wenn nicht gerade die meteorologischen und die astronomischen Bedingungen zusammen in Richtung eines hohen Niedrigwasserstandes wirken, wie es bei starkem Westwind zu den Quadraturen der Fall wäre (vgl. 24. 5. 1980, Abb. 5), so ist damit zu rechnen, daß einige *Clunio*-Flächen bei jedem Niedrigwasser wenigstens stellenweise trockenfallen.

Außer bei extremen Westwindwetterlagen ist auf Helgoland also zu erwarten, daß jeden Tag bei Niedrigwasser ein Teil des *Clunio*-Lebensraumes auftaucht. Aufgrund der täglichen Verschiebung der Gezeiten um ca. 50 Minuten fällt das Substrat allerdings jeden Tag zu einer anderen Tageszeit trocken (z. B. am 14. 5. 1980 gegen 6 und 18 Uhr, am 22. 5. 1980 gegen 12 und 24 Uhr). Diese tägliche Verschiebung der Niedrigwasserzeiten ist im Hinblick auf modifizierte tägliche Schlüpfzeiten von Interesse.

## Schlüpftage

### Freilandbefunde

Von *Clunio marinus* ist eine semilunare Rhythmik bekannt, die die Schlüpftage bestimmt, und eine diurnale, die die tägliche Schlüpfzeit betrifft. Im folgenden werden zunächst die Schlüpftage betrachtet werden. Dabei wird die Sommerschwärmphase vorangestellt, welche den Normalfall der semilunaren Schlüpf synchronisation widerspiegelt. Während der jetzt erstmals im Freiland tatsächlich verfolgten Frühjahrschwärmphase bei deutlich tieferen Wassertemperaturen (ca. 8°–12 °C) als im Sommer (ca. 14°–18 °C) ergab sich ein abweichendes Verhalten. Abb. 7 zeigt die Tage mit *Clunio*-Schwärmen im Freiland. Da das Schwärmen der Mücken im Freiland schlecht zu quantifizieren ist, entspricht die Höhe der Säulen in Abb. 7 nur einer groben Abschätzung der Anzahl der schwärmenden *Clunio*-Männchen, die bei einer Lebensdauer von

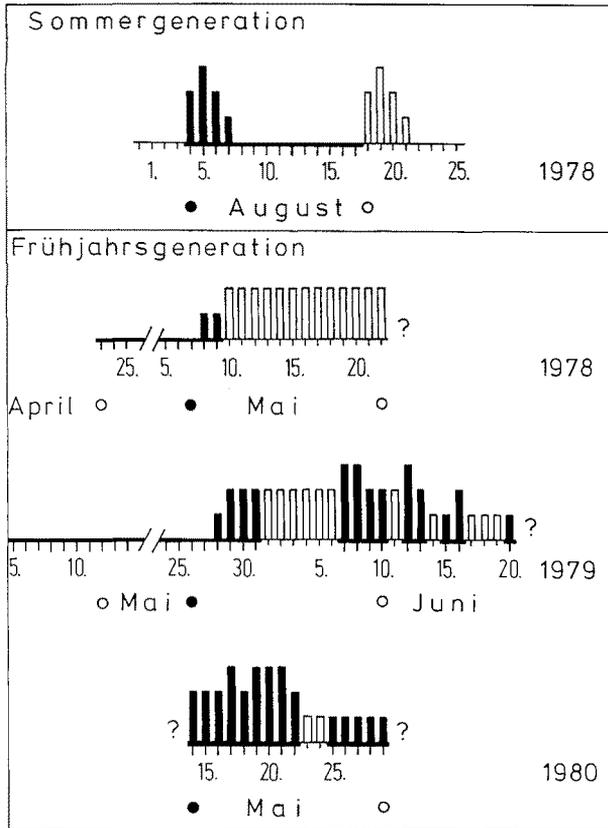


Abb. 7. Die Tage mit *Clunio*-Schwärmen im Freiland. Abschätzung der schwärmenden Männchen pro Minute im Blickfeld von ca. 0,25 m<sup>2</sup> Wasserfläche. Hohe, mittlere, niedrige Säulen: > 100 bzw. 60–100 bzw. < 60 ♂/Minute; Tage ohne Säulen: es fand kein Schlüpfen und Schwärmen statt. Dicke Linie als Zeitachse und schwarze Säulen: die Schwärmdaten wurden aus Direktbeobachtungen im Freiland gewonnen. Dünne Linie als Zeitachse und weiße Säulen: die Schwärmdaten wurden aus der Alterszusammensetzung von Larven und Puppen im Substrat erschlossen. ?: Der weitere Verlauf der Schwärmpériode wurde nicht erfaßt. ●: Neumond, ○: Vollmond

nur wenigen Stunden an demselben Tage geschlüpft waren. Die Schwärmdaten beschreiben also gleichzeitig die Schlüpfstage.

**S o m m e r.** Der obere Teil der Abbildung zeigt Daten für einen frühen Abschnitt der Sommerschwärmphase. Man sieht die schon von Caspers (1951) und von Neumann (1966) beschriebene 15tägige, also semilunare Schlüpfrythmik mit Schlüpfphasen von etwa 4 Tagen und mit Schlüpfmaxima jeweils um die Zeit der Syzygien. An den dazwischenliegenden Tagen findet man keine Imagines. Die Tiere der Sommerschwärmphase schlüpfen auf Helgoland in der Zeit von etwa Mitte Juli bis Mitte September auf ca. 5 lunar gesteuerte Schlüpfzeiten verteilt (Caspers, 1951; Neumann, 1966).

**F r ü h j a h r.** In Abb. 7 unten sind die Ergebnisse von drei Frühjahrsschwärmphasen aufgetragen. Aus den Beobachtungen von 1980 wird das abweichende Verhalten der

Mücken der Frühjahrsschwärmphase gegenüber den Sommertieren besonders deutlich. An allen Tagen zwischen Neu- und Vollmond war ein deutliches *Clunio*-Schwärmen zu beobachten. Für die zwei Tage, von denen eine Direktbeobachtung fehlte, konnte das Schwärmen aufgrund der Alterszusammensetzung der Puppen im Substrat mit Sicherheit angenommen werden. 1979 wurde das tägliche Schwärmen der Mücken im Frühjahr über einen noch längeren Zeitraum hin verfolgt. Auch hierbei konnten für die Tage ohne unmittelbare Freilandbeobachtungen aus dem Alter der Puppen auf ein fortlaufendes Schwärmen geschlossen werden. 1978 wurde nur der Beginn der Schlüpfperiode nach dem Winter direkt erfaßt. Doch konnte nach den Beobachtungen von 1979 und 1980 und aufgrund des Entwicklungsstandes von Larven und Puppen im Substrat gleichfalls ein weiteres fortlaufendes Schwärmen der Mücken mindestens für den Verlauf eines halben Monats mit Sicherheit angenommen werden. Bei der Frühjahrsschwärmphase von *C. marinus* auf Helgoland war also keine 15tägige Schlüpfrythmik zu beobachten, wie sie in der Sommerschwärmphase deutlich wird. Im Verlaufe der Frühjahrsschwärmphase fand an jedem Tag des Spring-Nipptidenzyklus ein deutliches *Clunio*-Schwärmen statt.

Da im Freiland weder eine genauere Quantifizierung des Schlüpfens an den einzelnen Tagen noch längere Beobachtungszeiträume möglich waren, kann abschließend keine sichere Aussage gemacht werden, ob das kontinuierliche Schlüpfen nicht doch noch von einer schwachen semilunaren Rhythmik mit höheren Schlüpfzahlen an gewissen Tagen überlagert war. Wenn dies der Fall sein sollte, so läge das Schlüpfmaximum nach den vorliegenden Beobachtungen im Frühjahr jedoch nicht wie im Sommer zur Zeit der Syzygien, sondern eher zu den Quadraturen. In jedem Fall dürften die früheren Angaben über die Anzahl der Schwärmpereoden im Frühjahr, indirekt erschlossen aus den Sommerverhältnissen und wenigen Beobachtungen an den Frühjahrslarvenpopulationen (Caspers 1951, übernommen von Neumann 1966, 1976a), zu korrigieren sein.

Auch die Gesamtdauer der Frühjahrsschwärmphase konnte nicht exakt festgestellt werden. 1979 wurde nach dem Beginn der Schwärmphase an 24 aufeinanderfolgenden Tagen das Schwärmen direkt oder indirekt erfaßt. Anschließend mußten die Beobachtungen abgebrochen werden. Aufgrund der abnehmenden Zahlen sowohl der schwärmenden Imagines als auch der Puppen und Larven im Substrat darf aber angenommen werden, daß die Frühjahrsschwärmphase in den folgenden Tagen zu Ende ging. 1980 erstreckten sich die Freilandergebnisse nur über 16 Tage, doch wahrscheinlich lagen sowohl davor als auch danach noch weitere Tage mit *Clunio*-Schwärmen. Für spätere Schwärmtage sprach die Tatsache, daß am Ende der Freilandbeobachtungen noch Puppen und Tiere des späten vierten Larvenstadiums im Substrat gefunden wurden, die sicher in den folgenden Tagen schlüpften. Frühere Tage mit *Clunio*-Schwärmen waren anzunehmen, da ein Beginn der Schwärmphase mit so hohen Schwärmzahlen, wie sie am 14. und 15. 5. 1980 beobachtet wurden, unwahrscheinlich erschien. Die Frühjahrsschwärmphase erstreckte sich also jeweils über mehr als 15 Tage, wahrscheinlich über etwa 4 Wochen.

Der Beginn des Schlüpfens nach dem Winter ist offensichtlich von der Temperatur abhängig, denn der Anfang der Frühjahrsschwärmphase war 1979 nach einem extrem kalten Winter 20 Tage später als 1978. Dabei lag die Temperatur des Oberflächenwassers in der Helgoländer Reede an beiden Terminen zwischen 7° und 8 °C. Auch 1980

mag das Schlüpfen von *Clunio* auf Helgoland etwa bei dieser Temperatur eingesetzt haben, denn am etwas verspäteten ersten Beobachtungstermin betrug die Wassertemperatur 8,5 °C. In bezug auf die Mondphase fing das Schwärmen 1978 einen und 1979 zwei Tage nach Neumond an, 1980 wurde der Beginn nicht genau erfaßt, vielleicht lag er kurz vor dem Neumondtermin. Nach den bisherigen Beobachtungen läßt sich noch nicht exakt sagen, wie streng der Anfang der Frühjahrsschwärmphase an eine bestimmte Mondphase gebunden ist oder ob er sich nur nach der Temperatur richtet. Der früheste Termin für den Beginn des Schlüpfens nach dem Winter ist wohl etwa Ende April (Neumann, 1966). Ein extrem spätes Schwärmen noch bis Ende Juni wurde 1979 nach dem kalten Winter beobachtet. Die Frühjahrsschwärmphase kann also je nach der Temperatur von Jahr zu Jahr verschoben zwischen Ende April und Ende Juni liegen.

Zusammenfassend ist zu den Schlüpftagen während der Frühjahrs- und der Sommerschwärmphase von *C. marinus* auf Helgoland zu sagen: Es gibt im Frühjahr keine deutlichen Schlüpfmaxima von wenigen Tagen zur Zeit der Syzygien wie im Sommer, sondern eine durchgehende Schwärmphase von etwa einem Monat. Der Schlüpfbeginn im Frühjahr kann sich je nach der Temperatur von Jahr zu Jahr verschieben und ist vermutlich nur schwach mit der Zeit einer bestimmten Mondphase korreliert. Bedeuten diese Ergebnisse, daß der Mechanismus der semilunaren Schlüpf synchronisation bei den tiefen Frühjahrstemperaturen nicht mehr funktionsfähig ist? Um diese Frage zu klären, wurden im Labor bei verschiedenen Temperaturen Synchronisationsversuche durchgeführt.

#### *Laboratoriumsbefunde*

Der Helgoland-Stamm von *C. marinus* läßt sich auch im Laboratorium semilunari-  
periodisch synchronisieren, so daß eine der Sommerschwärmphase entsprechende  
15tägige Schlüpf rhythmik auftritt (Neumann, 1976). Hierzu werden die Tiere einem  
12,4stündigen Vibrationszyklus ausgesetzt, der wie die Gezeiten seine Phasenlage  
relativ zum Licht-Dunkel-Zyklus (LD) von Tag zu Tag verschiebt und dabei alle 15 Tage  
in die gleiche Phasenlage zum LD kommt (vgl. Abb. 8b; Einzelheiten zu dieser Zeitge-  
berwirkung in Neumann, 1976b). Die synchronisierende Wirkung dieses aus Vibrations-  
zyklus und LD kombinierten 15tägigen Zeitgeberzyklus wurde bis jetzt nur bei Tempe-  
raturen getestet, wie sie in etwa zur Zeit der Sommerschwärmphase auf Helgoland  
auftreten (15°–20 °C). Aufgrund des abweichenden Schlüpfverhaltens der Freiland-  
Mücken im Frühjahr wurden nun erstmals Versuche auch bei tieferen Temperaturen,  
wie sie während der Frühjahrsschwärmphase herrschen (8°–12 °C), durchgeführt  
(Abb. 8a). Die getestete Temperaturspanne zwischen 8° und 23 °C entspricht in etwa den  
Bedingungen, wie sie auf Helgoland im Jahresablauf zu den Schlüpfzeiten der Imagines  
gemessen wurden. In Anlehnung an die Lichtverhältnisse während der Schwärmphasen  
im Freiland (April–September) wurden die Versuche bei Langtagbedingungen (LD 16:8  
und LD 14:10) durchgeführt.

Aus den Ergebnissen wird zweierlei deutlich. Erstens trat bei allen Temperaturen,  
im Gegensatz zu den Freilandbefunden auch bei den tiefen, eine klare 15tägige  
Schlüpf rhythmik auf. Allerdings war die Ballung der Schlüpfzahlen bei den Temperatu-  
ren unterhalb von 10 °C etwas schwächer als oberhalb von 11,5 °C. Zweitens ergab sich  
eine temperaturabhängige Verschiebung der Schlüpfmaxima in ihrer relativen Lage  
zum 15tägigen Zeitgeberzyklus. Interessanterweise waren die Phasenlagen bei 23°-,

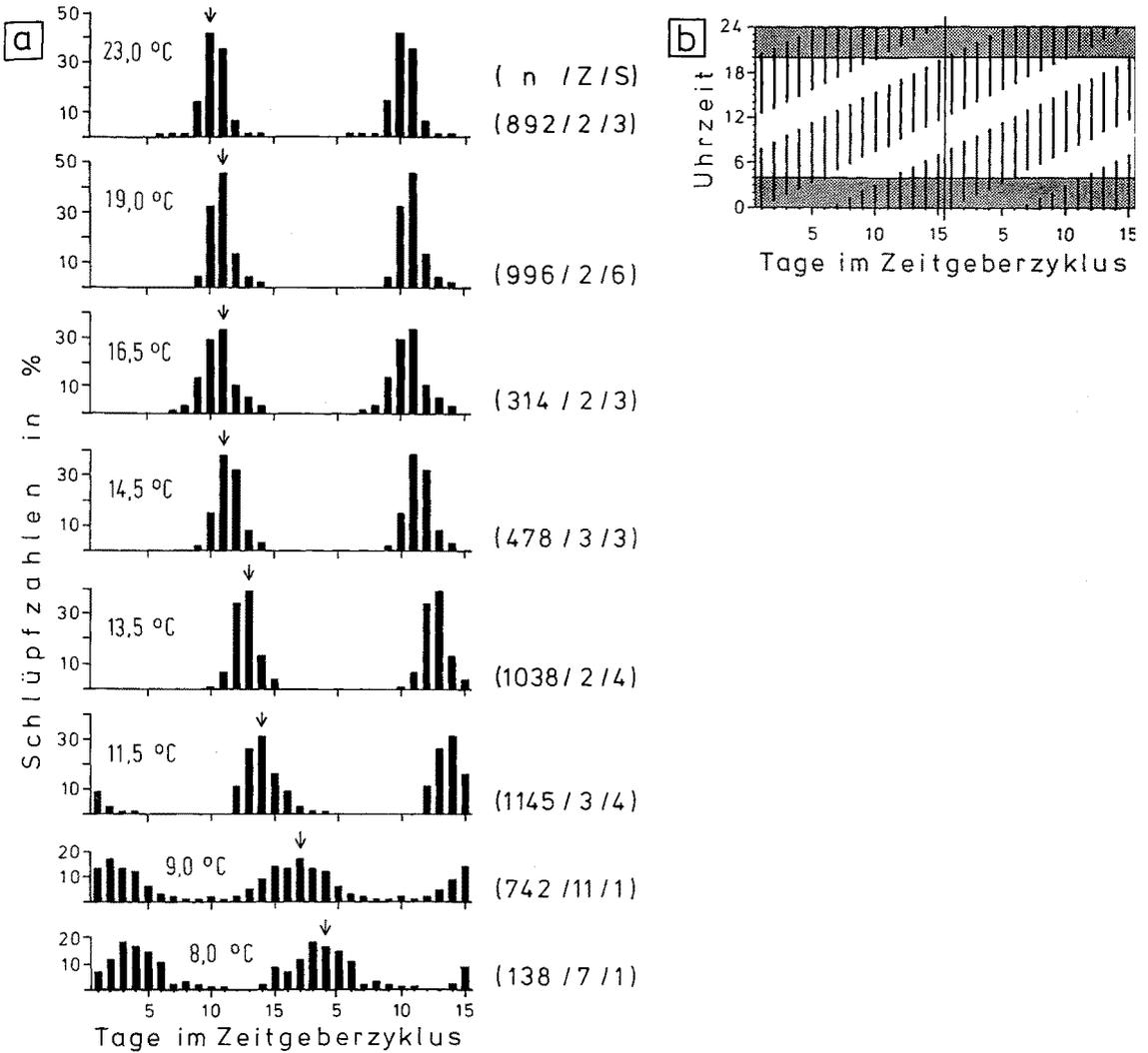


Abb. 8a: Die durchschnittliche Schlüpfverteilung im 15tägigen Zeitgeberzyklus bei verschiedenen Temperaturen. Die Schlüpfzahlen (n) wurden über mehrere 15-Tage-Zyklen (Z) aus mehreren synchronisierten Schalen (S) aufsummiert und das Ergebnis zur Verdeutlichung der Phasenlage des rhythmisch auftretenden Schlüpfmaximums zweimal nebeneinander aufgetragen. Pfeile: Medianklasse

Abb. 8b. Schematische Darstellung des Zeitgeberprogramms, dem die Kulturschalen vor dem Beginn der Schlüpfregistrierung über mindestens zwei 15tägige Zeitgeberzyklen und dann während der Registrierung ausgesetzt waren. Die senkrechten Balken repräsentieren die 8stündige Dauer der Vibrationszeiten, einsetzend wie die Gezeiten alle 12,4 Stunden. Die gerasterten Flächen markieren die Dunkelzeit des LD 16:8

19°- und 16,5 °C-Versuchen annähernd gleich. Nur bei den tieferen Temperaturen trat eine deutliche Verspätung der Schlüpfstage auf. Diese Temperaturabhängigkeit wird in Abb. 16 anhand der Mittelwerte nochmals verdeutlicht, mit einer Differenz von nur 0,2 Tagen zwischen den Mittelwerten von 16,5° und 23 °C (6,5°-Differenz) und 7,1 Tagen zwischen 8° und 14,5 °C (gleichfalls 6,5°-Differenz). Unterhalb von 15 °C wurde also ein viel stärkerer Einfluß der Temperatur auf die Phasenlage des Schlüpfmaximums beobachtet als bei Temperaturen nahe 20 °C.

Bei entsprechenden Versuchen im LD 14:10 (ohne Abb.) war in etwa die gleiche Synchronisation des Schlüpfens und die gleiche Verspätung der Schlüpfmaxima bei tieferen Temperaturen zu erkennen, nur lagen die Mittelwerte dieser Versuchsreihe jeweils ca. zwei bis drei Tage früher im Zeitgeberzyklus als im LD 16:8. Diese Verschiebung der Schlüpfstage durch verschieden lange Lichtzeiten wurde bereits von Neumann & Heimbach (1979) für Photoperioden von 8–20 Stunden, allerdings nur für 15 °C beschrieben. Man kann also im Labor die Phasenlage des Schlüpfmaximums im 15tägigen Zeitgeberzyklus zum einen durch die Temperatur, zum anderen durch die Länge der Photoperiode verändern, und zwar bewirken tiefere Temperaturen eine Verspätung und kürzere Lichtzeiten eine Vorverlegung der Schlüpfstage.

Die Laborbefunde über die deutliche Schlüpf synchronisation bei tiefen Temperaturen scheinen im deutlichen Widerspruch zu den Frühjahrsfreilandbefunden zu stehen. Aufgrund der Laborergebnisse wäre für die Frühjahrsschwärmphase auf Helgoland (bei ca. 8°–12 °C und 14–16 Stunden Licht) eine semilunare Schlüpf rhythmik zu erwarten gewesen, deren Maximum gegenüber der Sommerschwärmphase um etwa vier Tage verspätet ist. Die Freilandbeobachtungen zeigten jedoch, daß sich die Frühjahrsstiere ganz anders verhielten als erwartet. Es fehlte jegliche klare semilunare Schlüpf synchronisation.

## Tägliche Schlüpfzeit

### *Laboratoriumsbefunde*

Bei der Betrachtung der täglichen Schlüpfzeiten der Helgoland-Population unter verschiedenen Temperatur-Bedingungen werden die Laborversuche vorangestellt, weil sie die typische diurnale Schlüpf synchronisation widerspiegeln und weil ihre Ergebnisse aufgrund der genaueren Registrierungsmöglichkeiten klarer erscheinen als die Freilandbeobachtungen. Wie zur lunaren wurden auch zur diurnalen Schlüpfzeit von *Clunio* bisher von Neumann & Heimbach nur Versuche bei ca. 15°–20 °C durchgeführt (Neumann, 1966; Heimbach, 1976, 1978a,b), d. h. bei Temperaturbedingungen, die denen der Sommerschwärmphase entsprechen. Abb. 9 zeigt unten das typische tägliche Schlüpfmuster des Helgoland-Stammes im Licht-Dunkel-Zyklus bei 20 °C (nach Neumann, 1966): Die Mücken schlüpften zwischen 15 und 21 Uhr, die Männchen etwas früher als die Weibchen, so daß das Schlüpfmaximum der Männchen zwischen 16 und 17 Uhr, das der Weibchen zwischen 18 und 19 Uhr lag.

In Abb. 9 ist oben das Ergebnis eines entsprechenden Versuchs bei 12 °C zu sehen, also bei einer Temperatur, die eher den Frühjahrsbedingungen auf Helgoland entspricht. Man erkennt bei einem einstündigen Kontrollraster keine Verschiebung des gesamten Schlüpfintervalls gegenüber den Ergebnissen bei 20 °C. Lediglich das Schlüpfmaximum sowohl der Männchen, die auch hier zum Großteil ca. zwei Stunden

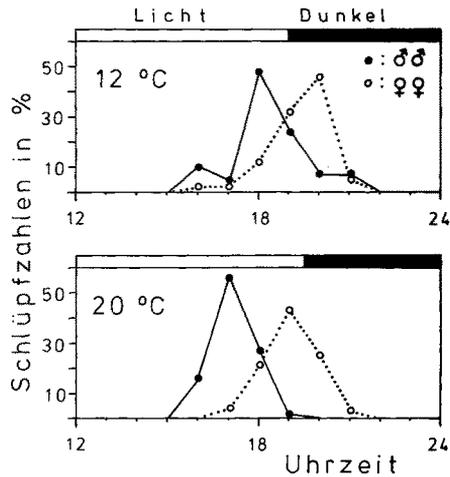


Abb. 9. Die durchschnittliche tägliche Schlüpfverteilung des Helgoland-Stammes von *Clunio marinus* bei verschiedenen Temperaturen im künstlichen Licht-Dunkel-Zyklus im Laboratorium. Die Schlüpfzahlen von Männchen und Weibchen sind über den stündlichen Kontrollzeiten aufgetragen. Oben: 12 °C, LD 14:10, Licht 5–19 Uhr, mit 12,4stündigem Vibrationszyklus, n = 30 ♂♂ bzw. 42 ♀♀ (Summenkurve aus 3 Kulturschalen über 28 Tage). Unten 20 °C, LD 15:9, Licht 4.30–19.30 Uhr, keine Vibration, n = 131 ♂♂ bzw. 166 ♀♀ (Summenkurven aus 5 Kulturschalen über 6 Tage)

vor den Weibchen schlüpften, als auch das der Weibchen lag etwas verspätet, so daß die Maxima aufgrund der stündlichen Registrierung in eine spätere Kontrollgruppe fielen. Diese Verspätung dürfte auf die tiefere Temperatur zurückzuführen sein, da die geringe Differenz im LD-Zyklus, die zwischen den beiden Experimenten bestand, nach früheren Ergebnissen (Neumann, 1966; Heimbach, 1976) bei *C. marinus* keinen Einfluß auf die tägliche Schlüpfzeit hat. Der 12°-Versuch wurde gleichzeitig zum LD mit einem simulierten Gezeitenzyklus (Vibrationen) durchgeführt (vgl. Abb. 8b), während die 20°-Daten aus gezeitenfreien Bedingungen stammten. Trotz des simulierten Gezeitenzyklus im 12°-Versuch ergab sich keine gezeitenparallele Verschiebung der täglichen Schlüpfzeit an aufeinanderfolgenden Tagen, wie sie bei den tiefen Frühjahrstemperaturen im Freiland beschrieben werden (Abb. 10).

#### Freilandbefunde

Beim Vergleich der Freilandergebnisse mit den im Laboratorium gemessenen Schlüpfzahlen müssen die Daten auf ein gleiches Zeitsystem bezogen werden. Deshalb wurden die Freiland-Schlüpfzeiten auf die Ortszeit von Helgoland korrigiert (Ortszeit Helgoland + 28 Minuten = Mitteleuropäische Zeit, MEZ).

S o m m e r. Aus dem Sommer existieren zur täglichen Schlüpfzeit nur stichprobenartige neuere Beobachtungen. Sie lagen zwischen 16.50 und 19.15 Uhr (Ortszeit). Neumann (1966) gibt für die Sommerschwärmphase von *C. marinus* auf Helgoland eine tägliche Schlüpfzeit von etwa 16 bis 20.30 Uhr (Ortszeit) an. Das kann man in etwa gleichsetzen mit der im Laboratorium ermittelten Schlüpfzeit von 15 bis 21 Uhr, da einerseits im Laboratorium nur im Stundenraster registriert wurde, andererseits bei der

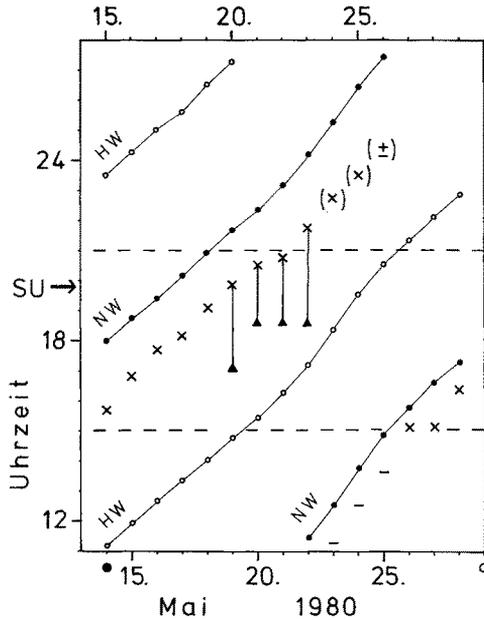


Abb. 10. Die tägliche Verschiebung der Schlüpfzeit (auf Ortszeit korrigiert) während der Frühjahrschwärmphase in Relation zu den Hoch- (●) und Niedrigwasserzeiten (○). ▲: Beginn der täglichen Schlüpfzeit, x: deren Mitte, (x): angenommener Wert für die Mitte der Schlüpfzeit, —: keine Imagines, ±: wenige Imagines. Die gestrichelten Linien deuten die Grenzen des im Laboratorium und während der Sommerschwärmphase im Freiland beobachteten Schlüpfzeitraums an. SU: Sonnenuntergang. Unter der Zeichnung sind die Mondphasen angegeben

gegebenen Versuchsanordnung auch die ersten und letzten schlüpfenden Mücken erfaßt wurden, die man im Freiland leicht übersieht. Das heißt also, daß während der Sommerschwärmphase im Freiland ebenso wie in den Laborversuchen bei verschiedenen Temperaturen die typische diurnale Schlüpf synchronisation auf die späten Nachmittagsstunden deutlich zu erkennen ist. Dagegen bietet sich während der Frühjahrschwärmphase auf Helgoland ein modifiziertes Bild der täglichen Schlüpfzeit.

**F r ü h j a h r.** Im Verlauf eines Spring-Nipptiden-Zyklus wurde das Schlüpfen und Schwärmen der während der Frühjahrschwärmphase täglich auftretenden Mücken erstmals eingehend beobachtet. Dabei wurden in erster Linie die schwärmenden Männchen gezählt, weil diese aufgrund ihrer lebhaften Bewegung am besten zu erfassen waren. Außerdem wurde das Zahlenverhältnis von schlüpfenden Männchen zu schlüpfenden Weibchen beachtet, denn der Zeitpunkt, von dem an die schlüpfenden Weibchen überwogen, konnte in etwa als die Mitte der Gesamtschlüpfzeit angesehen werden (vgl. Abb. 9, Labor-Ergebnisse). Hierbei wurden die schlüpfenden Weibchen anhand der Paare beim Kopulationsflug ermittelt, da die Weibchen in der Regel ihre Puppenhülle nicht selbständig verlassen können, sondern der Hilfe eines Männchens bedürfen, das dann sofort anschließend zum Kopulationsflug startet (Hashimoto, 1957). Bereits aus der Anzahl der schwärmenden Männchen wurde dreierlei deutlich: (1) die unterschiedliche Gesamtzahl an verschiedenen Tagen (Abb. 7), (2) der typische zeitliche Ablauf des

Schwärmens an den einzelnen Tagen (vergleichbar Abb. 9), (3) – und das war der auffallendste Befund – die tägliche Verschiebung der Schlüpfzeit (Abb. 10).

An allen Tagen war innerhalb von etwa einer Stunde stets ein steiler Anstieg in der Anzahl der schwärmenden Männchen auf den Wasserflächen zu beobachten, gefolgt von einem ebenso starken Abfall der Schwärmzahlen innerhalb der nächsten Stunde, vielleicht vornehmlich infolge von einer Ansammlung der Männchen auf den trockenfallenden Substraten. Der Beginn des Schwärmens ließ sich im Freiland an den Tagen 19.–22. 5. (Abb. 10) von einem Boot aus genauer feststellen. Dabei wurde deutlich, daß erste Mücken schon 2–3 Stunden vor dem Schwärmmaximum, d. h. lange vor dem Niedrigwasser und damit bei noch beträchtlich hohen Wasserständen (Pegelstand ca. 5 m, vgl. Abb. 5) schlüpften. Auffallend war, daß das Schlüpfen der Männchen am 20., 21. und 22. etwa zur gleichen Uhrzeit (ca. 18.30 Uhr) einsetzte. Die Schwärmmaxima verschoben sich dagegen von Tag zu Tag. Insgesamt wird aus der Auftragung der Mitte der täglichen Schlüpfzeiten in Relation zu den Hoch- und Niedrigwasserzeiten (Abb. 10) deutlich, daß die Schlüpfzeit der täglichen Verschiebung der Gezeiten folgte. Beginnend bei ca. 15 Uhr am 14. 5. wanderte das Schlüpfmaximum dabei im Laufe eines Spring-Nipptiden-Zyklus bis in die Nacht hinein, um dann bei Niedrigwasserzeiten gegen 3 Uhr morgens wieder auf die Zeit des 15-Uhr-Niedrigwassers umzuspringen. Vormittags waren auf Helgoland nur gelegentlich vereinzelte Imagines von *Clunio* zu beobachten (z. B. am 20. 5. 1980, 1 ♂; am 21. 5. 1 ♂, 2 ♀). In den Nächten vom 23. und 24. konnten Schwärmbeginn und Schwärmmaximum nicht verfolgt werden; es wurde aber das Ende der nächtlichen Schwärmzeit in den frühen Morgenstunden erfaßt, so daß man die Mitte der Schlüpfzeit, wie in Abb. 10 angegeben, vermuten dürfte. Die Kontrollgänge zum jeweiligen mittäglichen Niedrigwasser waren vergeblich. Beim nächtlichen Niedrigwasser vom 25./26. 5. wurden dann nur noch einzelne Imagines gefunden. Statt dessen war am 26. erstmals wieder ein deutliches *Clunio*-Schwärm (Hunderte von Imagines) am Nachmittag zu verzeichnen.

Durch die tägliche gezeitenparallele, also tidale Verschiebung der Schlüpfzeit lag der Schlüpfzeitmittelpunkt meist bei einem Pegelstand von 3,5–3,6 m. Bei diesem Wasserstand war schon ein kleiner Teil der *Clunio*-Substrate, die auf den Spitzen einiger Schichtköpfe bereits bei etwa 3,8 m beginnen, trockengefallen. An den Tagen um die Quadratur (20.–22. 5.) waren die Wasserstandswerte dagegen zur Mitte der Schlüpfzeit noch etwas höher als 3,8 m. Das heißt, die meisten Mücken schlüpften bereits zu Zeiten, als noch kaum Substrat aufgetaucht war. Vielleicht sind dadurch die Fortpflanzungschancen an den Tagen um die Quadraturen in der Regel etwas geringer als an den anderen Tagen.

Gegenüberstellung von Frühjahrs- und Sommerschwärmphase und Laborversuchen. Die Dauer und der zeitliche Ablauf der täglichen Schlüpf- und Schwärmphase jedes einzelnen Tages waren im Frühjahr kaum anders als im Sommer und in den Laborversuchen. Auch das auf den ersten Blick erstaunlich wirkende, frühe Auftreten einiger Männchen findet seine Parallele in den Laboraten: bei 12 °C schlüpften die ersten Männchen ca. 3 Stunden, bei 20 °C ca. 2 Stunden vor dem Maximum (Abb. 9). Der auffallende Unterschied zwischen den Ergebnissen der Frühjahrschwärmphase und den vorherigen Kenntnissen betrifft die tidale Verschiebung der täglichen Schlüpfzeit. Durch diese Verschiebung ist das Gesamtintervall der täglichen Schlüpfzeiten aller Beobachtungstage im Frühjahr größer als im Sommer und als

unter den 12°- und 20°-Laborbedingungen. Aufgrund der Verschiebung der täglichen Schlüpfzeiten im Laufe des Spring-Nipptiden-Zyklus lag der Schlüpfzeitmittelpunkt im Frühjahr stets in etwa zur Zeit des gleichen Wasserstandes. Auch während der stichprobenartigen Beobachtungen des Schlüpfens im Sommer waren ähnliche Wasserstände zu verzeichnen. Ob sich die Schlüpfzeit im Freiland auch während der Sommerschwärmphase innerhalb der nur wenigen aufeinanderfolgenden Schwärmtage in Abhängigkeit vom Wasserstand verschiebt, konnte aufgrund des geringen Datenmaterials noch nicht endgültig geklärt werden. Vereinzelt Beobachtungen an drei aufeinanderfolgenden Tagen im Sommer (Neumann, 1966) sprachen eher gegen eine tidale Verschiebung.

### Temperatureinfluß auf die Dauer einzelner Entwicklungsstadien

Um die Temperaturabhängigkeit der Schlüpfrythmen bei *Clunio* genauer zu verstehen, muß man auch den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung kennen. Vor allem der Temperatureinfluß auf die Prozesse kurz vor dem Schlüpfen, also auf die Puppenentwicklung ist von Wichtigkeit. Es wurde jedoch auch die Embryonalentwicklung untersucht (Abb. 11). Diese folgt beim Helgoland-Stamm von *C. marinus* den normalen Regeln zur Temperaturabhängigkeit von Entwicklungsvorgängen, wie sie für viele ektotherme Organismen gelten: die Entwicklungsdauer läßt sich graphisch als eine mit steigender Temperatur abfallende Hyperbel darstellen und die Entwicklungsgeschwindigkeit als Reziproke der Entwicklungsdauer als eine mit der Temperatur aufsteigende Gerade. Dies gilt zumindest in einem mittleren Bereich (8° bis 20 °C), in dem die Dauer zwischen 24 und 6 Tagen lag mit einem  $Q_{10}$  von 2,5.

Die Dauer der Larvalentwicklung wurde nicht in gleicher Weise über den gesamten Temperaturbereich verfolgt, da sie bereits bei konstanten Temperaturbedingungen stark variieren kann (Neumann, 1966). Die Temperaturabhängigkeit ließe sich nur anhand der jeweils ersten Imagines aus einem Zuchtansatz genauer beschreiben. Diese schlüpfen bei 20 °C nach 2 Monaten, bei 10 °C nach etwa vier Monaten. Auch dieses entspräche der für ektotherme Tiere üblichen Temperaturabhängigkeit der Entwick-

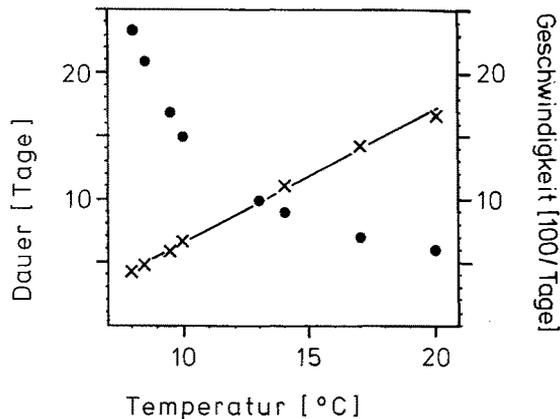


Abb. 11. Die Dauer (●) und die Geschwindigkeit (x) der Embryonalentwicklung bei verschiedenen Temperaturen in Mittelwerten (Gesamtstreuung bei täglicher Kontrolle:  $\pm 1$  Tag)

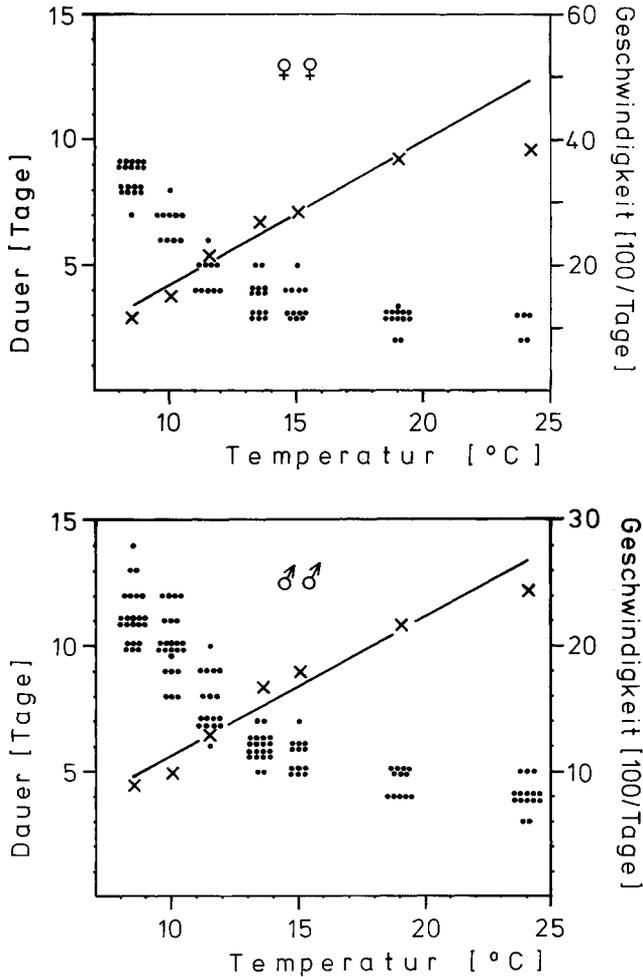


Abb. 12. Die Dauer (Punkte: Werte von Einzeltieren) und die Entwicklungsgeschwindigkeit (Kreuze: Mittelwerte) des Puppenstadiums bei verschiedenen Temperaturen. Unten: Männchen,  $Q_{10} = 2,0$  (für  $10^{\circ}$ – $20^{\circ}$  °C), Regressionsgerade für die Entwicklungsgeschwindigkeit:  $y = 1,1x + 0,7$ ;  $r = 0,9685$ ;  $n = 124$ ;  $p < 0,001$ . Oben: Weibchen,  $Q_{10} = 2,3$  (für  $10^{\circ}$ – $20^{\circ}$  °C), Regressionsgerade für die Entwicklungsgeschwindigkeit:  $y = 2,3x - 5,4$ ;  $r = 0,7598$ ;  $n = 84$ ;  $p < 0,001$

lung. Genauer betrachtet wurde jedoch der Entwicklungsverlauf im IV. Larvenstadium, da in diesem Stadium ein erster Ansatzpunkt für die Vorprogrammierung der semilunaren Schlüpfstage zu suchen ist.

Die Temperaturabhängigkeit der Puppenentwicklung zeigt Abb. 12. Wegen der stärkeren Streuung wurden hier für die Dauer des Puppenstadiums die Einzelwerte aufgetragen. Aus den Abbildungen wird deutlich, daß auch die Puppenentwicklung der oben beschriebenen Regel der Temperaturabhängigkeit folgt und sich hinsichtlich der Entwicklungsgeschwindigkeit mit Hilfe von Regressionsgeraden beschreiben läßt. Die Abweichungen der  $24^{\circ}$ -Werte von der Geraden deuten auf eine Erniedrigung der  $Q_{10}$ -

Werte im oberen Temperaturgrenzbereich. Die Puppendauer der Männchen ist deutlich länger als die der Weibchen, was frühere Befunde bestätigt (Neumann, 1966). Infolge der unterschiedlichen  $Q_{10}$ -Werte bei den Geschlechtern vergrößern sich die bei 20 °C bestehenden Differenzen mit sinkenden Temperaturen nicht so stark, wie es bei einem gleichen  $Q_{10}$  der Fall sein würde.

### Entwicklungsverlauf im IV. Larvenstadium und in der Puppe

Im Hinblick auf den Ansatzpunkt der Vorprogrammierung der semilunaren Schlüpfstage wurde der Entwicklungsverlauf im vierten Larvenstadium unter verschiedenen Bedingungen im Freiland und im Laboratorium im einzelnen verfolgt. Bereits Caspers (1951) äußerte die Vermutung, daß die Schwärmrhythmik vielleicht durch eine Rhythmizität der Verpuppung bedingt würde. Neumann (1966) konnte dies dann anhand der semilunar-rhythmisch auftretenden Vorpuppen und Puppen (kurz vor und während der sommerlichen Schwärmpphase) nachweisen: "Die alle 15 Tage auftretenden Schlüpftermine können daher weder in dem Vorpuppen- noch in dem Puppenstadium, sondern allein in dem IV. Larvenstadium determiniert werden. Die lunare Schlüpfperiodik beruht damit auf einer Rhythmik, die den Verpuppungsbeginn bestimmt" (Neumann, 1966; p. 16). Doch an welcher Stelle im Entwicklungsverlauf des IV. Larvenstadiums entsprechende Schaltstellen genau liegen, das blieb bisher ungeklärt. Um der Antwort auf diese Fragen näherzukommen, wurde das IV. Larvenstadium in neun Abschnitte unterteilt (Teilstadien IV-1 bis IV-9) und der Entwicklungsablauf unter verschiedenen Bedingungen verfolgt.

#### *Teilstadien in der Entwicklung des IV. Larvenstadiums und der Puppe*

Die Abb. 13 zeigt die Unterteilung des IV. Larvenstadiums von *C. marinus* in die neun Teilstadien. Das Stadium IV-1 entspricht dem frischgeschlüpften IV. Larvenstadium und das Stadium IV-9 der Vorpuppe. Bei der Abgrenzung der einzelnen Teilstadien wurden für die Männchen vor allem die thorakalen Anlagen von Beinen, Flügeln, Haltern und Flugmuskulatur verwendet. Im Abdomen der Männchen ist gleichzeitig die Differenzierung der Hypopyganlage deutlich zu sehen. Die Gonadenanlage der Männchen verändert dagegen ihre Lage und Größe während der Larvalentwicklung kaum; sie wurde deshalb in Abb. 13 nicht eingezeichnet. Bei den Weibchen erfolgte die Unterscheidung hauptsächlich aufgrund der abdominalen Imaginalanlagen von Ovar und Gallertdrüse, und zwar nach deren Lage und Ausdehnung. Die thorakalen Anlagen der Weibchen sind entsprechend dem reduzierten Fortbewegungsapparat nur relativ klein; ihr Entwicklungsfortschritt ist deshalb schlechter zu verfolgen.

Im folgenden werden einige Einzelheiten zur Unterscheidung der neun Teilstadien genannt. Im Stadium IV-1 und IV-2 sind die Männchen und Weibchen schlecht voneinander zu unterscheiden, da die Imaginalanlagen noch sehr klein sind (die Extremitätenanlagen sind in IV-1 nur als kreisförmige Hypodermiswucherungen zu erkennen, in IV-2 erheben sie sich dann zapfenförmig aus einer Hypodermiseinsenkung). Die Gonaden (in Abb. 13 oben nicht eingezeichnet) sind bei beiden Geschlechtern nach Lage und Größe bis Teilstadium IV-4 kaum zu unterscheiden. Erst von da an beginnt die Vergrößerung des Ovars, die ab Teilstadium IV-6 sehr deutlich wird. Die paarigen Anlagen der Gallertdrüse sehen bei den Weibchen in IV-1 und IV-2, solange sie noch nicht miteinan-

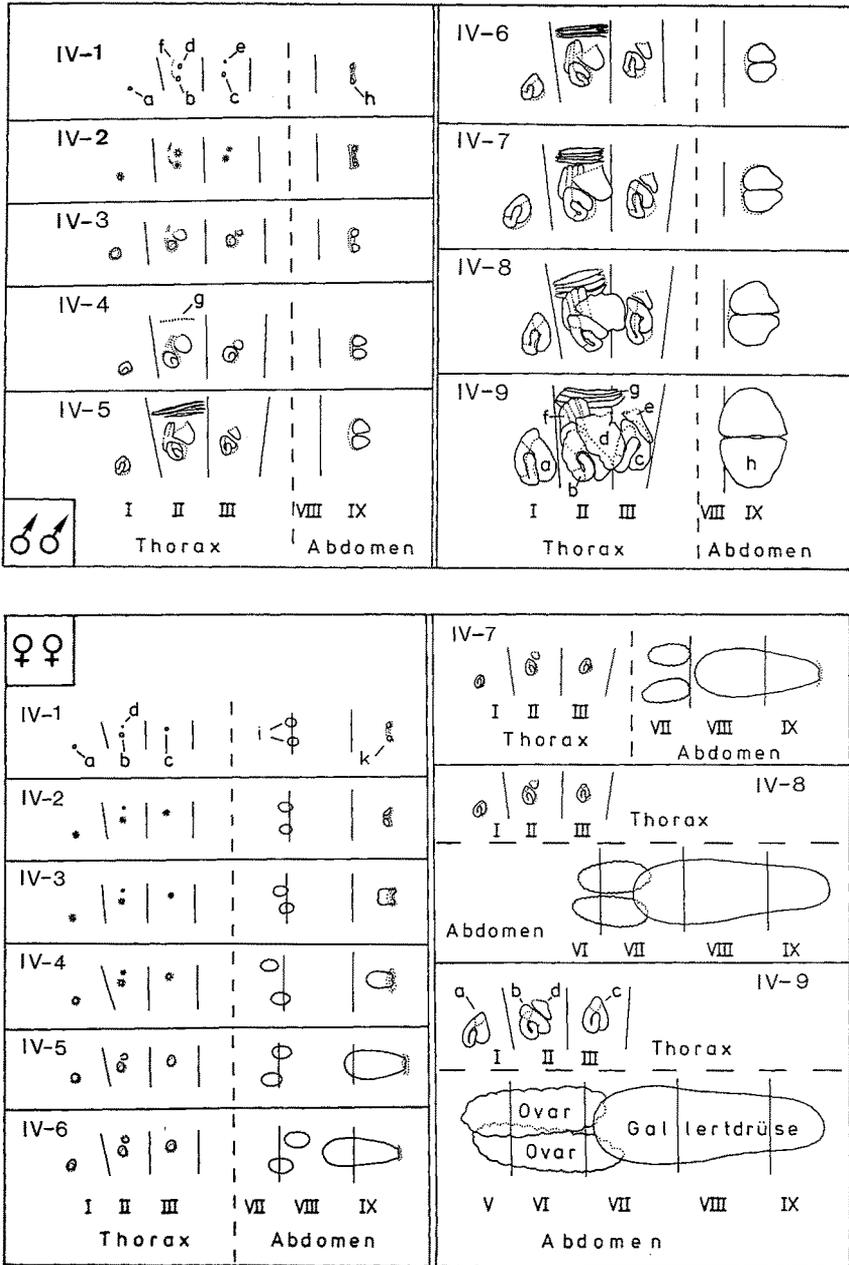


Abb. 13. Die Unterteilung des IV. Larvenstadiums bei ♂♂ (oben) und ♀♀ (unten) von *Clunio marinus* in die Teilstadien IV-1 bis IV-9 anhand der Imaginalanlagen. Aufsicht auf die 3 Thorax-Segmente von lateral, auf die letzten Abdomensegmente von dorsal. a, b, c: Beine des Pro-, Meso- und Metathorax, d: Flügel, e: Haltere, f: Dorsoventralmuskulatur, g: dorsale Längsmuskulatur, h: Hypopyg, i: Ovarien, k: Gallertdrüse

der verschmolzen sind, der Hypopyganlage der Männchen sehr ähnlich. Die sichersten Merkmale zur Unterscheidung der Geschlechter im Teilstadium IV-1 sind daher die Anlagen von Flügeln und Halteren: die Flügelanlage des Männchens ist fast so groß wie die Beinanlage im Mesothorax, während die rudimentäre Flügelanlage des Weibchens kaum zu erkennen ist; die Halterenanlage ist beim Männchen in IV-1 zwar noch sehr klein, aber immer vorhanden, beim Weibchen fehlt sie ganz. Im Stadium IV-2 hilft dann zur Unterscheidung noch die deutlicher werdende erste Anlage von Flugmuskulatur und die Annäherung der beiden Hälften der Gallertdrüsenanlage beim Weibchen.

Ab Stadium IV-3 ist bei den Männchen bereits eine spiralege Einrollung der Extremitätenanlagen zu erkennen, die im folgenden immer deutlicher wird. Im Stadium IV-4 wird die Anlage der dorsalen Längsmuskulatur erstmals sichtbar, im Abdomen nähern sich die beiden Hälften der Hypopyganlage einander an. Ab Stadium IV-5 werden Längs- und Dorsoventralmuskeln deutlicher sowie die Gliederung der Extremitäten. Die Stadien IV-6, IV-7 und IV-8 lassen sich am besten nach der Ausdehnung der Flügelanlage bestimmen. Das Stadium IV-9, die Vorpuppe, ist bei den Männchen durch eine starke Thoraxschwellung gekennzeichnet, die auf den großen Anlagen des Fortbewegungsapparates (deutlich gegliederte Beinanlagen, stark gefaltete Flügelanlagen) beruht. Die Hypopyganlage reicht vom 9. bis ins 8. Abdominalsegment hinein.

Die Weibchen sind ab Stadium IV-3 zumindest im gefärbten Präparat gut an der verschmolzenen Gallertdrüsenanlage im 9. Abdominalsegment zu erkennen, deren Größe und Ausdehnung für die Unterscheidung der nächsten vier Teilstadien ausschlaggebend ist. Im Stadium IV-4 streckt sich die Drüsenanlage nach vorn, im Stadium IV-5 hat sie die Segmentgrenze zum 8. Abdominalsegment erreicht, im Stadium IV-6 überdeckt sie die im hinteren Teil des 8. Abdominalsegments liegenden Spermathekenanlagen. Diese wurden in Abb. 13 nicht eingezeichnet, da sie in früheren und späteren Stadien nur schwer zu finden sind. Ab Stadium IV-7 nimmt die Gallertdrüsenanlage, die vorher mehr oder weniger platt war, stark an Volumen zu. Sie beginnt sich dann mit Sekret (keine Anfärbung mit Borax-Karmin) zu füllen. Auch die Ovarien können ab Stadium IV-7 aufgrund ihrer starken Größenzunahme und der stärker hervortretenden Eianlagen als Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden. Im Stadium IV-8 wird die Gliederung der Extremitäten deutlicher und das Ovar erstreckt sich vom 7. bis ins 6. Abdominalsegment, von der Gallertdrüsenanlage gefolgt oder geschoben. Das Stadium IV-9, die Vorpuppe, ist an der Thoraxschwellung zu erkennen, auch wenn diese durch die reduzierten Extremitäten- und Flügelanlagen nicht so ausgeprägt ist wie bei den Männchen; das Ovar reicht im Vorpuppenstadium mindestens bis in das 5. Abdominalsegment hinein und die Gallertdrüse füllt die letzten drei Segmente fast vollständig aus.

Bei der Betrachtung der L IV-Stadien wurde zur Abgrenzung oft ein Merkmal besonders hervorgehoben, doch sollten bei der Bestimmung der Stadien jeweils alle Imaginalanlagen zusammen betrachtet werden. Wie im folgenden bei der Betrachtung der Häufigkeiten der neun L IV-Stadien in einer Population nachgewiesen wird, entspricht jedes Teilstadium ungefähr einem 2-Tages-Intervall in der Entwicklung bei 19 °C im Laboratorium beziehungsweise bei den Freilandbedingungen der Sommerchwärmphase.

Das Puppenstadium konnte aufgrund der zunehmenden Chitinverfärbung von weiß nach dunkelbraun bei den Männchen in fünf, bei den Weibchen in drei Teilstadien unterteilt werden. Diese Unterteilung entspricht bei 19 °C etwa 1-Tages-Abständen.

*Teilstadienzusammensetzung in Freiland- und Laborpopulationen*

Anhand der Häufigkeit der oben beschriebenen 9 Teilstadien in der Population wurde der Entwicklungsverlauf im IV. Larvenstadium unter verschiedenen Bedingungen verfolgt. Die Abbildungen 14 und 15 zeigen die Ergebnisse für hohe und tiefe Temperaturen im Freiland und im Laboratorium. Abgebildet wurden hier jeweils die Daten für die Männchen. Die Weibchen lieferten ganz ähnliche Bilder. Die Daten der Stadienzusammensetzung im Laboratorium waren jeweils nicht so klar wie die aus dem Freiland. Das mag daran liegen, daß die Synchronisation im Laboratorium meistens nicht ganz so exakt ist wie die im Freiland während der Sommerschwärmphase.

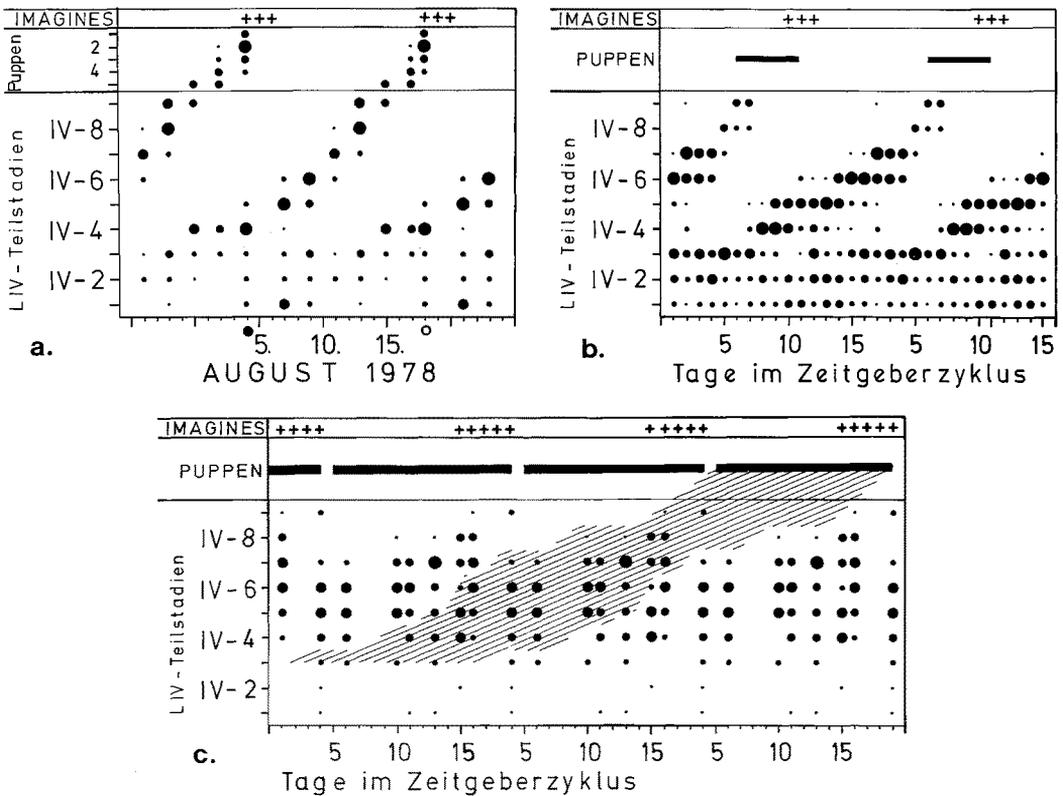


Abb. 14. Die Häufigkeit der Teilstadien des IV. Larvenstadiums und der Puppen (Männchen) im Verlauf des 15tägigen Zeitgeberzyklus (Freiland: Gezeiten, Laboratorium: Vibrationszyklus im LD 16:8 vgl. Abb. 8b). Die fünf verschiedenen Größen von Punkten stehen in ansteigender Reihenfolge für 1 Tier, 2–5, 6–10, 11–20, 21–30 Tiere, +: Hauptschlüpfstage der Imagines. (a) Freiland, Sommerschwärmphase. Die im Laufe eines Spring-Nipptiden-Zyklus (4.–17. 8.) ermittelten Daten wurden zur Verdeutlichung der zeitlichen Änderungen doppelt aufgetragen. An der Zeitachse wurde der Voll- und Neumondtermin gekennzeichnet. (b) Laboratorium, 19 °C. Die Anzahlen für einen Zyklus wurden aus mehreren Versuchen zusammengefaßt und dann doppelt aufgetragen. Horizontale Balken: Erwartungswerte für das Auftreten von Puppen. (c) Laboratorium, 9 °C. Die für den 15-Tage-Zyklus gesammelten Daten wurden mehrfach hintereinander aufgetragen. Das Raster kennzeichnet eine Larvengruppe, die vermutlich zu einem semilunaren Schlüpfzeitpunkt gehören würde. Weitere Angaben vgl. (b)

**Freiland-Sommerschwärmphase.** Die Daten der Sommerschwärmphase werden an erster Stelle betrachtet, weil sie den Entwicklungsverlauf am deutlichsten verfolgen lassen (Abb. 14a). Larven der Stadien IV-1 bis IV-3 waren an fast allen Tagen des halbmonatigen Zyklus zu finden (ihr Fehlen an einigen Stellen ist wahrscheinlich auf die geringe Probengröße zurückzuführen). Bei den größeren L IV-Stadien (IV-4 bis IV-9) wird dagegen eine semilunar-rhythmische Gesetzmäßigkeit erkennbar. Es ist an jedem Probentag nur jeweils eines der größeren L IV-Stadien schwerpunktmäßig vertreten. Das Maximum der Stadien verschiebt sich dabei kontinuierlich von Probentag zu Probentag, und zwar beginnend bei Stadium IV-4 etwa zur Zeit eines Syzygientermins (im Beispiel Neumond) bis zum Stadium IV-9 und dann weiter bis ins Puppenstadium zur Zeit des folgenden Syzygientermins (im Beispiel Vollmond), an dem die Schlüpfstage der Imagines einsetzen.

**Laboratorium, 19 °C (Abb. 14b).** Hier war die Verteilung ähnlich wie bei der Sommerschwärmphase im Freiland (Abb. 14a), auch wenn die Streuung der Daten beträchtlich größer war. Ebenso wie im Freiland fanden sich im Laboratorium täglich die jungen Teilstadien IV-1 bis IV-3, und im Auftreten der älteren Stadien (IV-4 bis IV-9) zeigte sich die oben beschriebene semilunar-rhythmische Gesetzmäßigkeit. Aus methodischen Gründen konnten die Puppen in den Laborversuchen nicht miterfaßt werden, da sie sich im Gegensatz zu den Larven durch geringe mechanische Erschütterung der Kulturschalen nicht aus dem dichten Substrat hervortreiben ließen und ein wiederholtes Auslesen der Puppen aus den larvalen Röhrengespinsten die Kultursubstrate und damit den Versuchsablauf gestört hätte.

Bei dem Vergleich der Laboraten mit dem Freiland soll der Tag des semilunar-rhythmisch wiederkehrenden Schlüpfmaximums als Bezugspunkt dienen. Das ist auf Helgoland der Tag nach den Syzygien, also der Tag nach Voll- bzw. Neumond, und im Labor der "Tag 11" des 15tägigen Zeitgeberzyklus. Vergleicht man den Tag, an dem jeweils in halbmonatigem Abstand die Entwicklung vom Stadium IV-3 an aufwärts weitergeht, so ergibt sich für das Freiland ein Termin etwa drei Tage vor Voll- oder Neumond und für das Laboratorium etwa der "Tag 7" des Zeitgeberzyklus. Insgesamt errechnet sich daraus für den Verlauf der semilunar-rhythmisch synchronisierten Diffe-

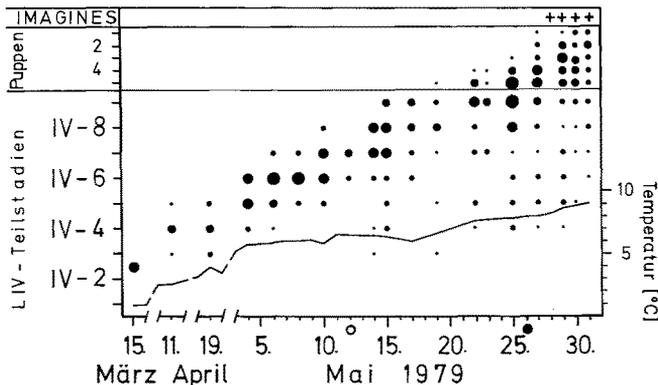


Abb. 15. Freiland, Teilstadienzusammensetzung im Frühjahr bis zum Beginn der Frühjahrschwärmphase (die Kurve zeigt die Wassertemperaturen in der Helgoländer Reede). Weitere Angaben vgl. Abb. 14

renzierung vom Stadium IV-4 bis zum Beginn des Puppenstadiums ein Zeitraum von etwa 15 Tagen, und zwar sowohl bei den 19°-Laborbedingungen als auch bei der im gleichen Temperaturbereich liegenden Sommerschwärmphase im Freiland.

**Freiland-Frühjahrschwärmphase.** Die Differenzierung der Larven der Frühjahrsschwärmphase im Freiland dauert aufgrund der tiefen Temperaturen länger als bei den höheren Temperaturen in Laboratorium und Freiland. Sie wurde deshalb über einen wesentlich größeren Zeitraum als einen Spring-Nipptiden-Zyklus verfolgt (Abb. 15). Die Frühjahrsdaten sind in zweierlei Hinsicht interessant. Zum einen erlauben sie Aussagen über die Überwinterungsstadien, zum anderen über den zeitlichen Verlauf der Imaginalscheibendifferenzierung vor den nicht-semilunar-rhythmischen Schlüpfagen.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte der erste Punkt nicht näher untersucht werden. Dazu sei nur folgendes gesagt. Beim Beginn der Beobachtungen, Mitte März, lag die Mehrzahl der Larven im Stadium IV-2/3 vor. Weiter entwickelte Tiere wurden nicht gefunden. Die Tiere überschreiten also offensichtlich das Entwicklungsstadium IV-2/3 nicht, wenn es im Laufe des Winters erreicht wird. Welche Faktoren diesen winterlichen Entwicklungsstopp steuern, konnte noch nicht genau analysiert werden. Durch Kurztagbedingungen allein (LD 10:14 bei 20 °C) wurde die Entwicklung beim Helgoland-Stamm von *C. marinus* im Laboratorium nicht unterbrochen, doch möglicherweise verursachen in Helgoland niedrige Temperaturen und Kurztagbedingungen zusammen eine Quieszens der Larven (Neumann, 1966). Daß bei der Beendigung der Winterruhe die Temperatur eine maßgebliche Rolle spielt, das zeigte bereits der Vergleich des Schlüpfbeginns in verschiedenen Jahren. Die Entscheidung, ob dabei der allmähliche Anstieg der Wassertemperatur oder das Überschreiten einer Temperaturschwelle oder kurzfristige Temperaturspitzen, wie sie bei Niedrigwasser im Westwatt auftreten können (vgl. Abb. 2, 3, 4), als Signal wirksam sind und ob daneben zusätzlich die zunehmende Photoperiode von Bedeutung für die Auslösung der Weiterentwicklung ist, muß zukünftigen Experimenten vorbehalten bleiben.

Bei der Differenzierung der Larven und Puppen war im Frühjahr auf Helgoland ebenso wie bei den Schlüpfagen (vgl. Abb. 7) keine semilunare Rhythmik zu erkennen (Abb. 15). Vom Beginn der Registrierung an war, mit Ausnahme von ein paar Nachzüglern, parallel zur ansteigenden Wassertemperatur ein kontinuierlicher Anstieg in der Entwicklung der gesamten Population zu beobachten. Dabei setzte die Weiterentwicklung, ähnlich wie bei der semilunar-periodischen Larvendifferenzierung, mit dem Stadium IV-4 ein. Die ersten Puppen traten nach gut zwei Monaten auf und nach weiteren neun Tagen die ersten Imagines. In den folgenden gut 14 Tagen waren dann im Substrat der Probenflächen hauptsächlich Puppen und nur noch wenige Larven zu finden; gleichzeitig war aufgrund der fehlenden semilunar-periodischen Synchronisation das kontinuierliche Schlüpfen der Imagines zu beobachten.

**Laboratorium, 9 °C (Abb. 14c).** Im Laboratorium war auch bei tiefen Temperaturen die semilunare Schlüpfrythmik klar ausgeprägt (Abb. 8.) Deshalb müßte hier auch in der Larvenzusammensetzung eine Rhythmik nachweisbar sein. Aufgrund der längeren Entwicklungszeit bei einer 10° tieferen Temperatur dürfte jedoch der Anstieg der Stadien IV-4 bis IV-9 in Abb. 14c nur etwa halb so steil verlaufen wie in Abb. 14a und b. Außerdem wäre, da die Schlüpfagen im Kalten stärker streuten als bei hohen Temperaturen (vgl. Abb. 8), mit einer noch stärkeren Streuung in der Stadienzusam-

mensetzung zu rechnen. Unter diesen Voraussetzungen war zu erwarten, daß bei der tiefen Temperatur gleichzeitig mehrere, semilunar-rhythmisch synchronisierte Larvengruppen parallel laufen und in ihrer Häufigkeitsverteilung nur undeutlich zu trennen sind.

Entsprechendes zeigt sich in Abb. 14c. Die mittleren Stadien (IV-4 bis IV-6), die bei 19 °C im Laboratorium eine besonders große Streuung aufwiesen, lassen bei 9 °C gar keine Periodik erkennen. Doch das oben Gesagte macht wahrscheinlich, daß sich hinter der fast gleichmäßig wirkenden Zusammensetzung der mittleren L IV-Stadien doch eine Rhythmik verbirgt, zumal bei den letzten Stadien (IV-7 bis IV-9) die semilunare Gesetzmäßigkeit sichtbar wird. Und zwar zeigt sich dabei ein flacherer Anstieg in der Stadienzusammensetzung als bei 19 °C und auch ein entsprechend größerer Abstand zwischen dem Maximum des Stadiums IV-9 (Tag 4 des Zeitgeberzyklus) und den Schlüpftagen. Dieser Abstand entspricht recht gut der bei Einzelansätzen ermittelten Puppenzeit bei entsprechenden Temperaturen (vgl. Abb. 12). Die relativ geringen Anzahlen des Stadiums IV-9 dürften sich dadurch erklären lassen, daß ebenso wie die Puppen auch die Vorpuppen fester im Substrat sitzen als die jüngeren Larven. Die relativ geringe Zahl der Stadien IV-1 bis IV-3 in Abb. 14c ist darauf zurückzuführen, daß bei den Probennahmen bevorzugt ältere Larven entnommen wurden, weil bei der tiefen Temperatur Larvenmaterial nur begrenzt zur Verfügung stand und im Hinblick auf eine Aussage über die Vorprogrammierung die älteren Stadien von größerer Bedeutung waren.

### Die Vorprogrammierung der semilunar-rhythmischen Schlüpftage während der Entwicklung bei verschiedenen Temperaturen

Im Laboratorium war in Versuchen zwischen 14,5° und 23 °C annähernd die gleiche Phasenlage der semilunaren Schlüpfverteilung zu beobachten (Mittelwert um den "Tag 11" im Zeitgeberzyklus, vgl. Abb. 8). Bei tieferen Temperaturen (8°–13,5 °C) traten dagegen deutliche Phasenverschiebungen im Sinne einer Verspätung auf. Da die 15tägigen Schlüpftermine auf einer entsprechenden Rhythmik der Verpuppung beruhen und diese Verpuppungen durch einen endogenen Zeitmeßmechanismus kontrolliert werden (Neumann, 1966), stellt sich in diesem Zusammenhang als erstes die Frage: in welchem Maße wird der Verpuppungstermin von der Temperatur modifiziert?

Dazu wurden in Abb. 16 zunächst die Phasenlagen der mittleren Schlüpfzeitpunkte im 15tägigen Zeitgeberzyklus bei den verschiedenen Temperaturen (Abb. 8) eingezeichnet. Dann wurden entsprechend den Ergebnissen in Abb. 12 die entsprechenden Zeiten der Puppendauer von den Schlüpfzeitpunkten aus abgetragen, so daß die Phasenlagen der durchschnittlichen Verpuppungszeitpunkte gegenüber dem Zeitgeberzyklus resultierten. Dabei wird deutlich, daß der Verpuppungszeitpunkt eine deutlich geringere Temperaturabhängigkeit aufweist als der Schlüpfzeitpunkt. So ergab sich z. B. zwischen den Schlüpfmaxima bei 8° und 23 °C eine Differenz von etwa acht Tagen, dagegen waren es bei den Verpuppungsterminen nur Differenzen von etwa zwei Tagen bei den Männchen und etwa drei Tagen bei den Weibchen. Es ist besonders hervorzuheben, daß der Verpuppungstermin dabei jeweils um den "Tag 7" des 15tägigen Zeitgeberzyklus lag (bei den Männchen meist "Tag 6", bei den Weibchen meist "Tag 8"). Der Verpuppungstermin hatte also im Gegensatz zu den Schlüpftagen über einen relativ

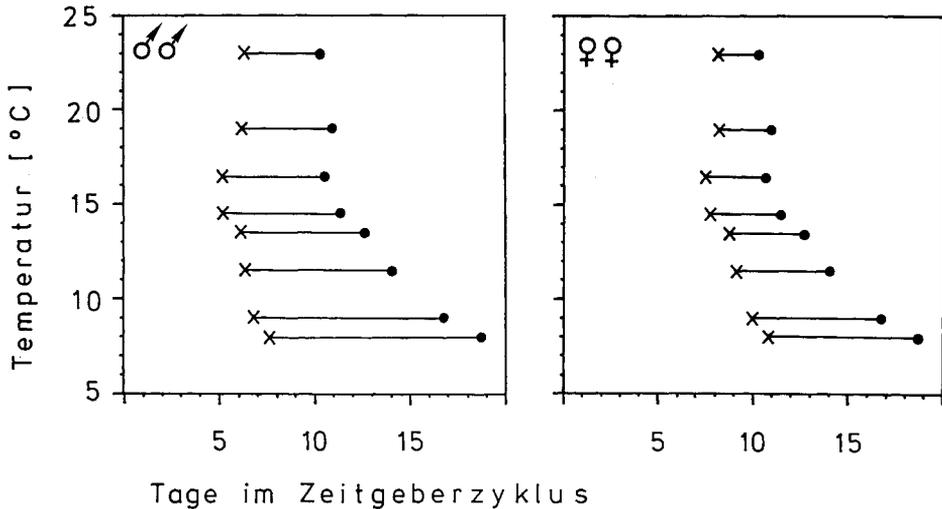


Abb. 16. Die Phasenlage des Verpuppungs- (x) und des Schlüpfzeitpunkts (●) von Männchen (links) und Weibchen (rechts) im 15tägigen Zeitgeberzyklus in Abhängigkeit von der Temperatur. Nähere Einzelheiten im Text

großen Temperaturbereich eine erstaunlich gleichbleibende Phasenlage im 15tägigen Zyklus. Daraus ergeben sich zwei wichtige Interpretationen. (1) Es gibt hinsichtlich der Wirkung des semilunar-rhythmischen Zeitmeßmechanismus eine weitgehend temperaturunabhängige Schaltstelle für die Verpuppung. (2) Die unterschiedlichen Phasenlagen der Schlüpfverteilungen, wie sie bei den verschiedenen Temperaturen beobachtet wurden, beruhen im wesentlichen auf der Temperaturabhängigkeit der Puppenzeit. Letzteres wirkte sich vor allem im tiefen Temperaturbereich aus. Zwischen 15° und 25 °C war die Temperaturabhängigkeit der Puppenzeit dagegen so gering (vgl. Abb. 12), daß innerhalb dieser Spanne trotz einer Differenz von 10° die Phasenlage der Schlüpfverteilungen nahezu gleich blieb (Abb. 8).

In einem zweiten Schritt kann nun weiter gefragt werden, ob der Verpuppungszeitpunkt (um den "Tag 7" des semilunaren Zeitgeberzyklus) die einzige Schaltstelle ist, an der der semilunar-rhythmische Zeitmeßmechanismus die Synchronisation der Population kontrolliert. Wenn das der Fall wäre, würde man erwarten, daß ein kurz vor der Verpuppung liegendes Entwicklungsstadium als Wartestadium dient, wenn Larven aufgrund ihrer divergierenden Entwicklungszeiten das verpuppungsfähige Larvenalter (Teilstadium IV-9) an allen Tagen des 15tägigen Zyklus erreichen könnten. Mit anderen Worten: Larven dieses Wartestadiums müßten in der Population an allen Tagen zwischen zwei Verpuppungsterminen auftreten und sie müßten darüber hinaus in ihrer relativen Häufigkeit jeweils zwischen zwei Verpuppungsterminen zunehmen. Dieses müßte für alle Temperaturen zwischen 8° und 23 °C gelten. Eine derartige Erwartung kann anhand der Teilstadienzusammensetzung der Larvenpopulation überprüft werden (Abb. 14).

Bereits Neumann (1966) beobachtete, daß bei sommerlichen Temperaturen das Stadium IV-9 (Vorpuppe) nur unmittelbar vor der Verpuppung zu finden war. Es müßte

daher entweder das Wartestadium kurz davor liegen oder aber es müßte eine kompliziertere Entwicklungssteuerung, als zunächst erwartet, stattfinden. Die Abbildungen 14a, b und c bestätigen, daß das Stadium IV-9 nur kurz währt. Darüber hinaus wird sichtbar, daß keines der späten Teilstadien als Wartestadium diene, sondern daß die Imaginalscheibendifferenzierung bereits ab Teilstadium IV-4 deutlich semilunarperiodisch synchronisiert ist. Ein Wartestadium wird daher bei den sommerlichen Temperaturen in Abb. 14a und b im frühen Teilstadium IV-3 deutlich, von dem aus die Entwicklung jeweils um den "Tag 7" im Zeitgeberzyklus (Laborpopulation) bzw. drei Tage vor den Syzygien (Freilandpopulation) fortschreitet. Dieses Wartestadium IV-3 kann aber nicht das oben geforderte, vor der Verpuppung liegende Wartestadium sein, da die Entwicklungsvorgänge zwischen dem Stadium IV-3 und der Verpuppung unzweifelhaft als temperaturabhängige Prozesse anzusehen sind und deshalb eine so frühe semilunarrhythmische Schaltstelle allein bei den verschiedenen Temperaturen nicht zum gleichen Verpuppungszeitpunkt führen könnte. Die Befunde sprechen daher für eine kompliziertere Entwicklungssteuerung, indem es bei den sommerlichen Temperaturen neben der späten Schaltstelle (kurz vor der Verpuppung) eine weitere semilunarrhythmische Schaltstelle im frühen IV. Larvenstadium gibt. Diese frühe Schaltstelle ist mit einem deutlichen, davorliegenden Wartestadium verbunden, während ein solches bei Temperaturen um 20 °C vor der späten Schaltstelle nicht sichtbar wurde, und zwar infolge einer gerade um die 15 Tage währenden Entwicklungsdauer zwischen den Teilstadien IV-3 und IV-9. Beide Schaltstellen besitzen auffälligerweise in etwa die gleiche Phasenlage gegenüber dem Zeitgeberzyklus. Das bedeutet: sie könnten beide in gleicher Weise vom semilunar-rhythmischen Zeitmeßmechanismus kontrolliert werden (vgl. "Diskussion").

Die dritte interessante Frage wäre nunmehr, ob die beiden hier ermittelten Schaltstellen zur Vorprogrammierung der semilunar-rhythmischen Schlüpfstage für alle Temperaturen gelten. Die Freilanddaten zur Teilstadienzusammensetzung im Frühjahr (Abb. 15) geben einen Hinweis, daß es auch bei tiefen Temperaturen ein frühes Wartestadium etwa im Stadium IV-3 gibt. Doch stehen hier Wartephase und Übergang zur Weiterentwicklung nicht im Zusammenhang mit einer semilunaren Schlüpfrythmik, sondern mit der Überwinterung der Larven und dem Übergang zur Frühjahrsschwärmphase. Über die späte Schaltstelle bei der Verpuppung können die Frühjahrsdaten aus dem Freiland aufgrund der fehlenden semilunar-rhythmischen Synchronisation keine Auskunft geben. Die Laboratoriumsdaten bei 9 °C (Abb. 14c) sind aufgrund der großen Streuung und der geringen Geschwindigkeit in der Entwicklung schwer zu interpretieren. Unter der Annahme einer doppelt so langen Entwicklung wie bei 20 °C zwischen den Teilstadien IV-3 und IV-9 (also 30 Tage) stehen die Häufigkeitsverteilungen trotz einer beträchtlichen Streuung durchaus im Einklang mit der Interpretation einer semilunarrhythmischen Programmierung der Entwicklung über zwei Schaltstellen. Hier sind jedoch weitere Versuche bei den tieferen Temperaturen zur eindeutigen Klärung erforderlich.

#### DISKUSSION

In der Einleitung wurden drei Fragen über die Temperaturabhängigkeit der Schlüpfrythmen von *Clunio marinus* herausgestellt. Die im Verlauf der Untersuchung gefundenen Antworten werden im folgenden zusammengefaßt erörtert.

### Die Temperaturabhängigkeit der Schlüpfrythmen

**Semilunare Rhythmik.** Die Phasenlage der semilunaren Schlüpfmaxima erwies sich bei den Laborexperimenten im oberen Temperaturbereich (16°–23 °C) als weitgehend temperaturunabhängig, im unteren Temperaturbereich (8°–16 °C) als schwach temperaturabhängig. Über den gesamten Temperaturbereich verschoben sich die Mediane der Schlüpfverteilungen um maximal 9 Tage. Es stellten sich also trotz des weiten Temperaturbereichs nicht alle möglichen Phasenlagen zwischen dem 1. und 15. Tag des Zeitgeberzyklus ein. Bereits dieser Befund ließ erwarten, daß der semilunarrhythmische Zeitmeßmechanismus weitgehend temperaturunabhängig programmiert und daß die bestehende geringe Temperaturabhängigkeit der Schlüpfmaxima durch eine normale Temperaturabhängigkeit eines relativ kurzen, nach der Programmierung liegenden Entwicklungsabschnitts bedingt wird. Diese Erwartung ließ sich dadurch bestätigen, daß (1) die Temperaturabhängigkeit der Schlüpfrythmik nahezu parallel mit der hyperbolischen Temperaturabhängigkeitskurve der Puppendedauer verläuft (Abb. 12) und daß (2) der Verpuppungstermin, welcher seit langem als eine entscheidende Schaltstelle der semilunaren Programmierung angesehen wurde (Neumann, 1966), in allen Temperaturen zur etwa gleichen Phase des 15tägigen Zeitgeberzyklus erfolgt (Abb. 16).

Über die Temperaturunabhängigkeit des circasemilunaren Oscillators, der Hauptkomponente des semilunaren Zeitmeßmechanismus, werden im Rahmen der vorliegenden Untersuchung keine Befunde vorgelegt. Die Frage läßt sich nur anhand von freilaufenden semilunaren Rhythmen prüfen. Entsprechende Experimente ergaben bei der Art *Clunio tsushimensis* im Temperaturbereich zwischen 14° und 24 °C eine nahezu identische freilaufende Periodendauer von etwa 14 Tagen ( $Q_{10}$  um 1.1). Dieses ist der erste Nachweis für die Temperaturkompensation eines circasemilunaren Zeitmeßmechanismus (Neumann, unveröffentlicht). Entsprechende Versuche mit dem Helgoland-Stamm würden nur bedingt aussagefähig sein, da die freilaufende Rhythmik von synchronisierten Versuchsgruppen in den gezeitenfreien Versuchsbedingungen infolge einer starken Dämpfung der Rhythmik meist nach 2 Schlüpfmaxima verloren ging. Es ist jedoch zu erwarten, daß das Prinzip des temperaturkompensierten circasemilunaren Oscillators für alle *Clunio*-Arten mit semilunarrhythmischer Synchronisation gilt.

Die geringe Temperaturabhängigkeit der Puppendedauer im oberen Temperaturbereich dürfte dadurch mitbestimmt sein, daß die Puppendedauer außer durch die Temperatur auch durch die bestehende circadiane Schlüpfzeitkontrolle modifiziert wird. Zwar kann die Verpuppung je nach dem Entwicklungszustand der Vorpuppe zu jeglicher Tageszeit eintreten (Oka & Hashimoto, 1959; Neumann, 1966), das Schlüpfen der pharaten Imago erfolgt jedoch so wie bei allen circadianen Schlüpfrythmen zu einer durch die circadiane Uhr vorprogrammierten Tageszeit (vgl. Saunders, 1976). Das Ende der Puppenzeit kann dann durch diesen Einfluß um bis zu knapp einem Tag verzögert werden, wenn ein Tier zu der Zeit des täglichen Schlüpfens den Entwicklungszustand der schlüpffähigen Imago gerade noch nicht erreicht hatte. Diese Verzögerung um einen Tag wirkt sich auf eine insgesamt kurze Puppendedauer bei den höheren Temperaturen relativ stärker aus als bei den tieferen Temperaturen; sie dürfte daher zu der Nivellierung der Unterschiede zwischen den 19°- und 24°-Werten (Abb. 12) beitragen.

**Circadiane Rhythmik.** Bei der täglichen Schlüpfzeit zeigte sich im Labor

zwischen 12° und 20 °C keine Temperaturabhängigkeit (Abb. 9). Dieser Befund entspricht der Temperaturkompensation circadianer Rhythmen und ihrer temperaturunabhängigen Phasenlage im 24-Stunden-Tag. Er deutet darauf hin, daß der circadiane Oscillator die Tiere grundsätzlich dazu befähigte, die kontrollierte Leistung (hier das Ausschlüpfen) zu einer bestimmten Tageszeit auch bei tiefen Temperaturen zu erbringen. Die Freilandbefunde zeigten dagegen während der kalten Frühjahrsschwärmphase, daß die täglichen Schlüpzeiten nicht festliegen, sondern der täglichen Verschiebung der Gezeiten folgen. Es ist zu vermuten, daß es sich während dieser Freilandsituation (mit fehlender semilunar-rhythmischer Synchronisation der Fortpflanzungszyklen) um eine sekundäre Modifizierung des circadian programmierten Schlüpfvorgangs durch die Gezeiten handelt. Der Grund für eine verschobene tägliche Schlüpzeit könnte darin liegen, daß die kurz vor dem Schlüpfvorgang von *Clunio* einsetzende Gasbildung unterhalb der Puppenkutikula (sie verleiht den zur Wasseroberfläche aufsteigenden Puppen den hinreichenden Auftrieb) durch höheren hydrostatischen Druck verhindert wird und dann an den entsprechenden Tagen erst verspätet mit fallendem Wasserstand einsetzt.

### Die Kopplung zwischen Zeitmeßmechanismus und Entwicklungsprozessen

Die Untersuchung von Imaginalscheibendifferenzierung und Puppendauer während des letzten Larvenstadiums ergab das interessante Phänomen, daß die semilunarrhythmische Programmierung in der Entwicklung von *Clunio* zweimal erfolgt, zum ersten Mal im letzten Larvenstadium beim Übergang vom Teilstadium IV-3 zum Teilsta-

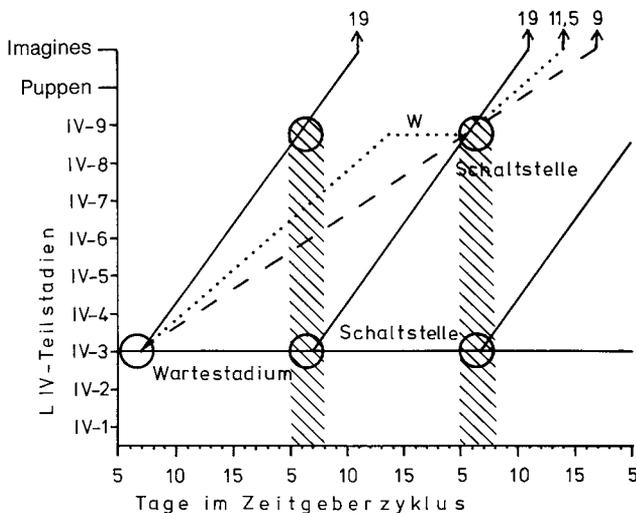


Abb. 17. Modellartige Darstellung, wie die Vorprogrammierung der semilunaren Schlüpfstage bei verschiedenen Temperaturen mit Hilfe von Schaltstellen (Kreise) und Wartestadien (W) in der Entwicklung erfolgen könnte. – Pfeile: Beobachtete Schlüpfmaxima bei verschiedenen Temperaturen (darüber in °C angegeben). Beobachteter Entwicklungsverlauf bei 19 °C: durchgezogene Linie; hypothetischer Entwicklungsverlauf bei 11,5 °C: punktiert und bei 9 °C: gestrichelt. Weitere Erläuterungen im Text

dium IV-4, zum zweiten Mal bei der Verpuppung. Die Programmierung erfolgt also über zwei Schaltstellen. Abb. 17 faßt die Ergebnisse und ihre Interpretation modellartig zusammen.

Bis zu der ersten Schaltstelle im Stadium L IV-3 verläuft die Larvalentwicklung offensichtlich unsynchronisiert. Auf diesem frühen Teilstadium des IV. Larvenstadiums, wo die Imaginalanlagen noch nicht stark vergrößert sind (vgl. Abb. 13), müßte dann ein Wartestadium eingeschoben werden können, welches solange währt, bis durch den übergeordneten semilunaren Oscillator die Weiterentwicklung ausgelöst wird. Bei Temperaturen um 19 °C sieht es so aus, als ob die Entwicklung im Anschluß an diese frühe Schaltstelle mehr oder weniger kontinuierlich bis zur späten Schaltstelle bei der Verpuppung durchläuft. Entsprechendes, nur mit einem geringeren Anstieg im Verlauf der Stadienfolge, wäre bei einer um 10° geringeren Temperatur (9 °C), bei etwa halb so großer Entwicklungsgeschwindigkeit zu erwarten. Für dazwischenliegende Temperaturen (z. B. 11,5 °C) wäre dann, wiederum unter der Voraussetzung einer normalen Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsprozesse (und für eine solche sprechen alle bisherigen Befunde, vgl. Ausführungen über den Temperatureinfluß auf die Dauer der Entwicklungsstadien) sowie einer temperaturunabhängigen Phasenlage der frühen Schaltstelle, zu fordern, daß zum Ausgleich der verschiedenen Entwicklungsdauer vom Stadium IV-4 bis zur Verpuppung ein weiteres Wartestadium vor der späten Schaltstelle eingeschoben wird. Dieses zusätzliche Wartestadium bräuchte aufgrund der bereits bei der frühen Schaltstelle erfolgten Vorsortierung nicht mehr so lang zu sein, wie wenn nur ein spätes Wartestadium allein existieren würde.

Neben dem Befund, daß die semilunar-rhythmische Programmierung in der Entwicklung von *Clunio* mit Hilfe von Schaltstellen und Wartestadien erfolgt, ergibt die Betrachtung der Phasenlage von beiden Schaltstellen im 15tägigen Zeitgeberzyklus einen wichtigen Hinweis auf die Kopplung zwischen circasemilunarem Oscillator und den Entwicklungsprozessen. Alle bisherigen Befunde stehen mit der Darstellung in Abb. 17 in Einklang, daß nämlich die Phasenlage von beiden Schaltstellen identisch und temperaturunabhängig ist. Die Schaltstellen liegen jeweils um den 7. Tag des Zeitgeberzyklus. Es ist daher naheliegend zu vermuten, daß beide Schaltstellen von einem gleichen, alle 15 Tage wiederkehrenden endogenen Signal des Oscillators kontrolliert werden. Und es ist gut vorstellbar, daß die Ausschüttung eines bestimmten Hormons als ein solches Signal wirkt. Diese Hormonausschüttung würde dann im Verlauf des IV. Larvenstadiums zweimal benötigt, einmal im früheren IV. Larvenstadium, um die Ausdifferenzierung der Imaginalanlagen in Gang zu bringen und ein zweites Mal kurz vor der Verpuppung, um diese einzuleiten. Dies erscheint als die einfachste Hypothese für die Kopplung zwischen dem circasemilunaren Oscillator und den von ihm kontrollierten, semilunar-rhythmisch eintretenden Entwicklungs- und Fortpflanzungsereignissen.

#### Fortpflanzungschancen bei gestörten oder phasenverschobenen Schlüpfrhythmen im Freiland

**Semilunare Schlüpfrrhythmen.** Bei sommerlichen Wassertemperaturen entsprachen sich die Schlüpfverteilungen von Freiland und Labor recht gut hinsichtlich der Phasenlage gegenüber den natürlichen bzw. simulierten Gezeitenbedingungen

(vgl. auch Neumann & Heimbach, 1979). Bei den niedrigen Frühjahrstemperaturen ergab sich dagegen zwischen Labor- und Freilandbefunden eine deutliche Diskrepanz. Die bei konstanten Labortemperaturen registrierten semilunaren Schlüpfrythmen belegten, daß der semilunar-rhythmische Steuerungsmechanismus prinzipiell auch bei den tiefen Frühjahrstemperaturen wirksam ist.

Das Ausbleiben einer klaren semilunaren Schlüpf synchronisation während der Frühjahrsschwärmphase auf Helgoland ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß hier keine konstanten Temperaturen wie bei den Laborversuchen herrschen. In dem Beobachtungsjahr (Monate April–Mai) stieg die durchschnittliche Wassertemperatur während der Larvalentwicklung vom Stadium IV-3 bis zum Schlüpfbeginn von etwa 4° auf 8 °C. Am Ende der Frühjahrsschwärmphase lag die Temperatur noch höher. Neben diesem allmählichen Anstieg der Wassertemperaturen können in den Substraten des *Clunio*-Lebensraums zwischen Niedrig- und Hochwasserzeit im Tagesverlauf zusätzlich kurzfristige Temperaturschwankungen von mehr als 10 °C auftreten. Diese Schwankungen sind typisch für die Frühjahrsschwärmphase, wenn sich bei insgesamt kalten Wassertemperaturen während der Niedrigwasserzeit in der Gezeitenzone die frühsommerlichen Lufttemperaturen und gegebenenfalls zusätzlich die Sonneneinstrahlung auswirken. Es ist gut vorstellbar, daß es gerade diese drastischen Temperaturschwankungen sind, welche die fehlende semilunare Schlüpf synchronisation der Population bedingen. Zum einen werden die lokal recht unterschiedlichen Temperatursummen die larvale Entwicklungsgeschwindigkeit und die Puppendauer deutlich stärker streuen lassen, als das während der Sommerschwärmphase der Fall ist. Wie aus dem kontinuierlichen Nachweis von Puppenstadien jeglichen Alters während der Frühjahrsschwärmphase abgelesen werden kann, muß zum anderen die Wirkung des semilunaren Oscillators an der zweiten Schaltstelle IV-9 gestört sein. Möglicherweise können die kurzfristigen Temperaturerhöhungen auf diesem Entwicklungsstadium die Verpuppung jederzeit auslösen.

Bei sommerlichen Temperaturen hat das semilunar-rhythmische Schlüpfmaximum im 15tägigen Zeitgeberzyklus eine Phasenlage, die den Springtidetagen im Freiland entspricht. Diese Anpassung erscheint ökologisch sinnvoll, da an den Springtidetagen die größte Wahrscheinlichkeit besteht, daß weite Flächen des *Clunio*-Lebensraums im unteren Midlitoral trockenfallen und damit den Imagines zur Eiablage zur Verfügung stehen. Die erfolgreiche Fortpflanzung der Mücken ist jedoch auf Helgoland im Frühjahr auch ohne eine semilunar-rhythmische Schlüpf synchronisation möglich, da an diesem Standort auch außerhalb der Springtidetage wenigstens der obere Bereich des *Clunio*-Lebensraumes im Midlitoral in der Regel trockenfällt. Dennoch hat sich auf Helgoland die Fähigkeit zur exakten semilunar-rhythmischen Ballung der Fortpflanzungspartner in der Population erhalten, wie es sich während der Sommerschwärmphase jeweils wieder zeigt. Es stellt sich die Frage, warum hier, im Gegensatz zu der beispielsweise in arktischen Breiten beheimateten *marinus*-Rasse (Pflüger, 1973) oder zu der in Ostsee und norwegischen Fjorden herausselektionierten Art *Clunio balticus* (Endraß, 1976; Heimbach, 1976; Neumann, 1976a) die semilunare Schlüpfrythmik im Verlauf der Zeiten nicht gänzlich wegselektioniert worden ist. Ohne genauere populationsbiologische Untersuchungen (Ermittlung der Mortalität der Imagines vor der Eiablage, der erfolgreichen Eiablage an den verschiedenen Tagen zwischen Spring- und Nipptiden, Erfassung der Überlebenschance von Larven im mittleren und im tieferen

Midlitoral) kann man jedoch nicht ausschließen, daß auf Helgoland der Hauptfortpflanzungserfolg während der Frühjahrsschwärmphase vielleicht doch von den Tieren getragen wird, die trotz fehlender semilunarer Schlüpf synchronisation an den Springtiden tagen schlüpfen und im unteren Midlitoral ablegen. Wegen der beschränkten Zugänglichkeit der Gezeitenzone dürften solche quantitativen Populationsstudien nur schwer durchführbar sein, so daß weiterhin nur Vermutungen über die adaptive Bedeutung der semilunaren Schlüpf synchronisation auf Helgoland geäußert werden können.

Wichtig erscheint uns, daß im Hinblick auf den Anpassungswert der *Clunio*-Rhythmen zukünftig einmal auch an anderen Orten mit der gleichen Gründlichkeit wie in Helgoland die Lage des *Clunio*-Lebensraums in Bezug zu mittlerer Spring- und Nippniedrigwasserlinie sowie in Bezug zu den vom Wettergeschehen mitbestimmten Trockenzeiten ermittelt wird. Vielleicht wird dann sichtbar, daß im Lebensraum der semilunar-rhythmischen *Clunio*-Arten wärmerer Breiten die von den Larven besiedelbaren Substrate (feinfädige, meist von Sand durchsetzte Algenpolster auf Fels) wirklich nur im untersten Midlitoral, also im Springniedrigwasserbereich liegen und entsprechend auch nur an wenigen Tagen pro Monat auftauchen. Dies ist z. B. der Fall, an dem subtropischen Standort von *Clunio tsushimensis* in Shimoda/Japan mit einem stark sonnenexponierten oberen und mittleren Midlitoral. Hier dürfte tatsächlich der Selektionsdruck für die Lunarrhythmik nicht nur auf der zeitlichen Ballung der Fortpflanzungspartner liegen, sondern zusätzlich auf der richtigen zeitlichen Abstimmung zwischen der erfolgreichen Eiablage der kurzlebigen Imagines und der Zeit des Trockenfallens der Substrate bei Springtiden. In den kühleren Breiten reichen die besiedelbaren Algen-Substrate dagegen bis in den Nippniedrigwasserbereich (z. B. Helgoland), an der englischen Kanalküste mit ihren stellenweise abnorm langen Überflutungszeiten stellenweise sogar bis ins obere Midlitoral (z. B. Studland, Heimbach, 1976). Hier würde dann der Selektionsvorteil für die semilunar-rhythmische Synchronisation vielleicht stärker auf der zeitlichen Ballung der kurzlebigen Imagines liegen. Eine genauere Erörterung der Selektionsbedingungen ist wegen unzureichender Standorts- und Populationsdaten derzeit für keine der untersuchten *Clunio*-Populationen möglich. Der Vergleich von Frühjahrs- und Sommerschwärmphase auf Helgoland macht in jedem Fall darauf aufmerksam, daß in nördlicheren Breiten bei niedrigen Temperaturen deutliche Synchronisationsstörungen im Populationsgeschehen toleriert werden, ohne daß hierdurch geringere Populationsdichten in den Substraten auftreten.

**Diurnale Schlüpf rhythmik.** Ein besonderes Phänomen stellen die im Freiland modifizierte circadianen Schlüpf rhythmien dar. Sie können gegenüber der im Sommer bestehenden Phasenlage zum 24-Stunden-Tag bis zu 12 Stunden unter dem Einfluß der natürlichen Gezeiten phasenverschoben werden, was eine sinnvolle Anpassung ist, da diese Mücken dann an günstigen Tagen auch im Midlitoral zumindest vereinzelt auftauchende Substrate innerhalb der wenige Stunden währenden Lebensdauer zur Eiablage erreichen können. Die tidal modifizierte circadianen Schlüpf verteilungen der Helgoland-Population bei gleichzeitig fehlender semilunarer Ballung der Schlüpftage gleichen den Frühjahrsbeobachtungen von Heimbach (1976) an der englischen Kanalküste (Studland). Heimbach diskutierte diese Modifizierung als eine sinnvolle Anpassung an die besonderen Gezeitenbedingungen der Kanalküste, an der sich Gezeiteneinflüsse von Nordsee und Atlantik überlagern und für weite Teile des Midlitorals extrem lange Überflutungszeiten mit kurz aufeinanderfolgenden Hochwasserstän-

den auftreten. Die Beobachtungen von Heimbach bezogen sich auf die Frühjahrschwärmphase, so daß es prüfungswert wäre, ob dort möglicherweise die gleichen Verhältnisse wie auf Helgoland auftreten, also Gleichverteilung der Schwärmtage mit tidal-modifiziertem Schlüpfrrhythmus nur im Frühjahr und im Sommer dagegen strenge semilunar-rhythmische Schwärmtage kombiniert mit tageszeitlichem Schlüpfrrhythmus.

#### ZITIERTE 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.
- Deutsches Hydrographisches Institut, 1978–1980. Gezeitentafel. Bd 1: Europäische Gewässer. DHI, Hamburg, 1977–1979.
- Endraß, U., 1976. Physiologische Anpassungen eines marinen Insekts. I. Die zeitliche Steuerung der Entwicklung. – Mar. Biol. 34, 361–368.
- Hashimoto, H., 1957. Peculiar mode of emergence in the marine Chironomid *Clunio* (Diptera, Chironomidae). – Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daig. (Sect. B) 8, 177–186.
- Heimbach, F., 1976. Semilunare und diurnale Schlüpfrrhythmen südeinglischer und norwegischer *Clunio*-Populationen (Diptera, Chironomidae). – Diss., Univ. Köln, 121 pp.
- Heimbach, F., 1978a. Emergence times of the intertidal midge *Clunio marinus* (Chironomidae) at places with abnormal tides. – In: Physiology and behaviour of marine organisms. Ed. by D. S. McLusky & A. J. Berry. Pergamon Press, Oxford, 263–270.
- Heimbach, F., 1978b. Sympatric species, *Clunio marinus* Hal. and *Cl. balticus* n. sp. (Dipt., Chironomidae), isolated by differences in diel emergence time. – Oecologia 32, 195–202.
- Honegger, H. W., 1977. An automatic device for the investigation of the rhythmic emergence pattern of *Clunio marinus*. – Int. J. Chronobiol. 4, 217–221.
- Neumann, D., 1966. Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio*. Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik. – Z. vergl. Physiol. 53, 1–61.
- Neumann, D., 1968. Die Steuerung einer semilunaren Schlüpfperiodik mit Hilfe eines künstlichen Gezeitenzyklus. – Z. vergl. Physiol. 60, 63–78.
- Neumann, D., 1969. Die Kombination verschiedener endogener Rhythmen bei der zeitlichen Programmierung von Entwicklung und Verhalten. – Oecologia 3, 166–183.
- Neumann, D., 1976a. Adaptations of chironomids to intertidal environments. – A. Rev. Ent. 21, 387–417.
- Neumann, D., 1976b. Mechanismen für die zeitliche Anpassung von Verhaltens- und Entwicklungsleistungen an den Gezeitenzyklus. – Verh. dt. zool. Ges. 69, 9–28.
- Neumann, D., 1978. Entrainment of a semilunar rhythm by simulated tidal cycles of mechanical disturbances. – J. exp. mar. Biol. Ecol. 35, 73–85.
- Neumann, D. & Heimbach, F., 1979. Time cues for semilunar reproduction rhythms in European populations of *Clunio marinus*. I. The influence of tidal cycles of mechanical disturbances. – In: Cyclical phenomena in marine plants and animals. Ed. by E. Naylor. Pergamon Press, Oxford, 423–433.
- Oka, H. & Hashimoto, H., 1959. Lunare Periodizität in der Fortpflanzung einer pazifischen Art von *Clunio* (Diptera, Chironomidae). – Biol. Zbl. 78, 545–559.
- Pflüger, W., 1973. Die Sanduhrsteuerung der gezeiteinsynchronen Schlüpfrrhythmik der Mücke *Clunio marinus* im arktischen Mittsommer. – Oecologia 11, 113–150.
- Pittendrigh, C. S., 1981. Circadian Systems: Entrainment. – In: Handbook of behavioral neurobiology. Ed. by J. Aschoff. Plenum Press, New York, 57–80.
- Saunders, D. S., 1976. Insect clocks. Pergamon Press, Oxford, 280 pp.
- Wülker, W. & Götz, P., 1968. Die Verwendung der Imaginalscheiben zur Bestimmung des Entwicklungszustandes von *Chironomus*-Larven (Dipt.). – Z. Morph. Tiere 62, 363–388.