

**BEOBACHTUNGEN ÜBER DIAPAUSEN
IN DER ENTWICKLUNG DER EPHEMEROPTEREN**

GERTRUD PLESKOT, Wien

In den letzten Jahren richtete sich die Aufmerksamkeit der Physiologen und Ökologen immer mehr auf das Phänomen der Entwicklungsunterbrechungen (Diapause, Quieszenz), die ein erstaunlich plastisches und wirkungsvolles Mittel darstellen, den Jahresgang der Entwicklung einer Art an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen.

Die meisten Untersuchungen sind an wirtschaftlich wichtigen Insekten, meist des terrestrischen Lebensraumes, angestellt worden. Bei meinen limnologischen Untersuchungen gewann ich ein größeres Material von Daten über aquatische Insekten, insbesondere Ephemeropteren, das ich hier vorlegen möchte.

Viele Ephemeropteren haben einen eindeutig einjährigen, univoltinen Entwicklungsgang. Unter diesen ist *Ephemerella* seit langem dafür bekannt, daß sie drei Viertel des Jahres im Eistadium verharrt. Ähnliches konnte ich für *Habrophlebia lauta* und (mit Überwinterung im juvenilen Larvenstadium) für *Chitonophora krieghoffi* feststellen (Pleskot 1958 und 1961). Diese Arten seien als „temporäre Arten“ zusammengefaßt.

Andere univoltine Ephemeropterenarten sind außerhalb der Flugperiode als größere Larven mit mehr oder weniger ausgebildeten Flügelscheiden — solche Larven möchte ich hier als junge, halbwüchsige und erwachsene Nymphen von den flügelscheidenlosen Larven (i. e. S.) unterscheiden — im Wasser zu finden, so *Ecdyonurus*, *Epeorus* und *Rhithrogena* (Illies 1952), *Caenis* (Moon 1939), *Ephemera*, *Torleya* und *Habroleptoides* (Pleskot 1953 und 1958) (perennierende Arten).

Man glaubte zunächst, hier ein bitemporäres Wachstum der Larven vor sich zu haben, das bei der Unterschreitung einer bestimmten Temperatur („Entwicklungsnullpunkt“) im Herbst eingestellt und bei Wiedererreichen derselben Temperatur im Frühjahr wieder aufgenommen wird.

Diese Deutung läßt sich aber nicht aufrechterhalten. Junge Nymphen treten bei allen diesen Arten schon im September auf, aber ihre Weiterentwicklung bis zum letzten Stadium vor der Metamorphose setzt z. B. bei *Habroleptoides* schon im Jänner, bei *Torleya* dagegen erst im Mai ein. Ein direkter Temperatureinfluß auf das Wachstum kann also nicht vorliegen. Dagegen ist die Erklärung durch Eintritt einer winterlichen Diapause im September naheliegend; diese würde dann zu den für die Art spezifischen Bedingungen (vermutlich ausgelöst durch die Änderung der Tageslänge) beendet.

Da die Tageslänge sich mit der sonstigen Klimelage parallel verändert, ist durch diesen Mechanismus garantiert, daß das Aufsteigen der Insekten aus dem Wasser hintangehalten wird, solange der Luftraum nicht die nötigen Bedingungen für die sehr kurzlebigen Imagines aufweist. Dies (und nicht ein Witterungsschutz für die Larven) ist eben hier der Sinn der Überwinterung unter Wasser.

Dafür aber ist jedes Stadium geeignet. Tatsächlich findet man bei den angeführten perennierenden Arten den ganzen Winter über neben den verschiedenen Nymphenstadien auch alle Größen von Larven, also faktisch alle Stadien mit Ausnahme des letzten, in welchem die Metamorphose zur Flugform vollendet wird. Das ständige Auftreten von neuen Larven während des Winters ist auf die Erscheinung der Schlüpfverzögerung zurückzuführen (die Larven eines Geleges schlüpfen nicht gleichzeitig, sondern oft über Monate hin nacheinander), die bei den Ephemeropteren die Regel zu sein scheint (Macan 1957, Illies 1952 und eigene Beobachtungen).

Gegenüber den „perennierenden“ Arten erscheinen die „temporären“ Arten nur graduell verschieden: Bei ihnen ist es nicht ein relativ spätes Stadium, das in eine winterliche Diapause verfällt, sondern die Unterbrechung tritt schon während der Eientwicklung (oder knapp nach ihrer Vollendung) ein.

Als Ei oder als juvenile Larve — die ich im folgenden Larvula nenne — überwintern auch die *Baetis*-Arten. Ein Diagramm der Jahresentwicklung von *B. bioculatus* z. B. scheint zunächst dem von *Habrophlebia* ganz zu entsprechen (s. Pleskot, 1958, Abb. 3 und 7). Bei genauerer Analyse¹ aber und beim Vergleich verschiedener *Baetis*-Arten ergeben sich bei dieser Gattung sehr interessante Verhältnisse in den Sommermonaten.

Bei *B. bioculatus* sind (im Vergleich mit *Habrophlebia*) zwei Umstände auffallend, die doch auf Unterschiede der beiden so ähnlich erscheinenden Entwicklungsgänge hindeuten: erstens das dauernde Vorhandensein großer Mengen von Larvulae während der ganzen Flugperiode von *bioculatus* gegenüber einem allmählichen Verschwinden der jüngeren Stadien bei *Habrophlebia*; zweitens ein Unterschied in der Größe der schlüpfreifen Nymphen und der Imagines von *bioculatus* in den verschiedenen Monaten: ein plötzliches Auftreten von besonders kleinen Tieren im Juli und ein allmähliches Anwachsen der Imagogröße in den folgenden Monaten.

Saisongebundene Unterschiede in der Größe der Imagines von *Baetis* sind seit längerer Zeit bekannt. Sie wurden als raschwüchsige (kleine) Sommergeneration und langsamwüchsige (große) Wintergeneration aufgefaßt, die verschiedene Größe also als Folge der verschiedenen Entwicklungsdauer und der für die beiden Generationen verschiedenen Wassertemperatur gedeutet: die großen Formen im Frühjahr seien das Ergebnis einer monatelangen Wachstumsperiode im winterlich kalten Wasser, die Formen im Hochsommer seien bei höherer Wassertemperatur wesentlich schneller herangewachsen und deshalb klein geblieben.

Das Auftreten von verschieden großen Imagines bei *bioculatus* kann auf diese Weise kaum erklärt werden. So wachsen beide Formen gleich rasch heran, nämlich im Laufe des Juni die einen, im Juli die anderen: denn die Überwinterung erfolgt ja bei *Baetis* nach dem „temporären“ Schema! Daß auch der (geringe) Temperaturunterschied zwischen Juni und Juli keine Rolle spielen kann, zeigt *rhodani*, die in der Schwelat bei Wien die kleinen Tiere erst im September entwickelt (nach einer Unterbrechung der Flugzeit im Sommer).

Damit ist ein direkter Einfluß der Wassertemperatur auf das Größenwachstum der Sommergeneration wohl eindeutig ausgeschaltet. Ob vielleicht die verschiedene Tageslänge die Bildung verschieden großer Saisonformen beeinflusst, wie es H. J. Müller (1947) für die Zikade *Euscelis plebejus* nachgewiesen hat, wäre noch zu untersuchen.

Daß es sich jedenfalls bei *Baetis* um eine im Sommer auftretende zweite Generation handelt, läßt sich durch den Vergleich von *bioculatus*, *subalpinus* und *rhodani* nachweisen (Pleskot 1958). Die von der Wintergeneration abgesetzten Eier treten offenbar zum Großteil nicht in eine Diapause ein, sondern entwickeln sich sofort zur Flugform weiter. Der Beginn der Sommergeneration scheint immer durch das plötzliche Auftreten sehr kleiner Imagines gekennzeichnet zu sein.

Es steht also bei *Baetis* einer heterodynamischen Wintergeneration großer Tiere eine meist diapauselose (homodynamische) Sommergeneration kleiner Tiere gegenüber. Die Eier oder Larvulae der Wintergeneration verharren viele Monate in Diapause. Die Größendifferenz der Imagines scheint, unabhängig von Außenbedingungen, an das verschiedene Diapauseverhalten gebunden zu sein.

Die Koppelung von Saisonform (Größe) und Diapauseverhalten wurde im Experiment für den Schmetterling *Arachnia levana* nachgewiesen (H. J. Müller 1955). Von *Bombyx mori* weiß man, daß die Einwirkung einer langen Photoperiode in den ersten

¹ Die folgende Ableitung wurde dadurch möglich, daß ich das aufgesammelte Material nicht nach Durchschnittslängen (Moon) oder nach den jeweils längsten Larven (Illies) oder nach Größenklassen (Macan, Harker) ordnete, sondern seine Aufgliederung nach Entwicklungsstadien versuchte. Dies erscheint besonders in Hinblick auf die Größenunterschiede der „Saisonformen“ (z. B. bei *Baetis*) unbedingt nötig!

Larventagen das Eintreten der Diapause verhindert; möglicherweise hängt bei *Baetis* das Ausbleiben der Diapause im Sommer damit zusammen, daß die von der Wintergeneration abgesetzten Gelege sich zur Zeit der größten Tageslänge zu entwickeln beginnen.

Jedenfalls ist eines aus den Daten klar ableitbar: Die Eier der Wintergeneration können zwar ihre Diapause für die Ausbildung von Sommertieren unterbrechen, aber dies ist nicht für alle Eier obligat. Im Gegenteil bleibt sogar die große Mehrzahl der Eier der Wintergeneration unentwickelt liegen und tritt in die winterliche Diapause ein (vergl. dazu Illies 1952).

Ob von der Möglichkeit, eine zusätzliche Sommergeneration zu entwickeln, überhaupt Gebrauch gemacht wird, scheint von den äußeren Umständen abzuhängen. So fand ich in einem 1100 m hoch gelegenen Kalkalpenbach (Rotmoosbach im Dürrnsteingebiet) von Mai bis Oktober bei *Baetis rhodani* ausschließlich 7—9 mm große erwachsene Nymphen, also offenbar ein völliges Fehlen der kleinen Sommergeneration. Der Bach liegt im Gebiet an der oberen Verbreitungsgrenze der Art, in den 200 m höher gelegenen Herrnalmbächen findet sich nur mehr *Baetis alpinus*.

Die Ausbildung einer zusätzlichen Sommergeneration ist also bei *Baetis* bloß fakultativ, sowohl für die Population im ganzen wie für die einzelne individuelle Linie.

Die Abwandlungsfähigkeit des Entwicklungsrythmus von *Baetis* wird noch erhöht durch die Möglichkeit seiner sommerlichen Unterbrechung. Die Flugunterbrechung der *rhodani* des Schwechatflusses wurde schon erwähnt. Sie kommt dadurch zustande, daß die Gelege der Wintergeneration während der Sommermonate im Larvula-Stadium verharren und erst im September die fakultative „Sommer“-Generation bilden.

Es dürfte sich dabei ebenso um eine echte Diapause handeln wie bei der Überwinterung. Daß die Entwicklung der fakultativen Sommergeneration in manchen Fällen durch die Einschaltung einer Sommer-Diapause hinausgeschoben wird, dürfte mit den Temperaturverhältnissen des Wohngewässers zusammenhängen.

Für die Wasserinsekten ist eine physiologische Seite der Diapause von unmittelbarer ökologischer Bedeutung, die bei den Landinsekten sich nur indirekt auswirkt, nämlich die Umstellung des Atmungssystems: der Sauerstoffbedarf ist während der Diapause z. B. bei *Lucilia* oder *Melanoplus* auf ein Viertel bis ein Drittel herabgesetzt. Die Atmungsbedingungen aber sind gerade für die Wasserbewohner oft der begrenzende Faktor ihrer Existenzmöglichkeit; so z. B. bei starker sommerlicher Erwärmung.

Die Schwachat bei Wien ist ein sommerwarmer Fluß und zweifellos für die eher kälteliebende *rhodani* an der „unteren“ Verbreitungsgrenze. In kühleren Gewässern, wie in dem englischen Ford Wood Beck (Macan 1957) oder im Seebach bei Lunz (sommerkalter Kalkalpenbach) erstreckt sich dagegen die Flugzeit gleichmäßig über den ganzen Sommer, und die kleine Sommergeneration beginnt im Juli (wie bei *bioculatus* in der Schwachat).

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der etwas wärmeresistenteren *B. subalpinus*, die in der Schwachat und in der Traun unterhalb Gmunden eine nur angedeutete Flugunterbrechung im Juli zeigt, während in dem wesentlich wärmeren Ausrinnbach des Lunzer Untersees von Juni bis Mitte September ausschließlich Larvulae leben und eine sehr individuenarme Sommergeneration erst Ende September beobachtet wurde. In einem wesentlich kühleren Voralpenbach dagegen (Stockgrund bei Lunz) schließt die Sommergeneration auch dieser Art ohne Unterbrechung im Juli unmittelbar an die Wintergeneration an. Eine ganz extreme Sommerdiapause fand Moon bei *Leptophlebia* (Mai bis Oktober).

Zusammenfassend kann man also sagen, daß der Entwicklungsrythmus von *Baetis* dem klassischen Beispiel von *Bombyx mori* gleicht: Überwinterung mittels Eidiapause (bei *Baetis* auch Larvulae); bezüglich Übersommerung verschiedene „Rassen“ (Popula-

tionen), entweder multivoltine mit einer heterodynamischen (größeren) und einer fakultativ homodynamischen (kleineren) Generation oder univoltine (heterodynamische).

Nach verschiedenen Beobachtungen an Ecdyonuriden, besonders über das Auftreten von geteilten Flugzeiten (Pleskot 1953) halte ich es für wahrscheinlich, daß dort ähnliche Verhältnisse herrschen. Auch Größenunterschiede von Imagines sind in dieser Familie bekannt.

Überblickt man alle mitgeteilten Befunde, so lassen sich drei verschiedene Formen der Entwicklungsunterbrechung bei Ephemeropteren feststellen: 1. eine obligate Diapause zur Überwinterung (entweder als Ei [Larvula] oder als Nymphe); 2. fakultativ eine homodynamische Sommergeneration durch vorzeitige Unterbrechung der Diapause der Wintereier; 3. eine fakultative Diapause zur Übersommerung (Ei oder Larvula der Sommergeneration).

Es sei zum Schluß noch bemerkt, daß die obigen Schilderungen das wirkliche Geschehen sehr vergrößert wiedergeben. Es wird dabei das durchschnittliche Geschehen erfaßt, dem tatsächlich nur gewisse Prozentsätze der Individuen folgen. Die individuelle Streuung erweist sich bei genauerem Zusehen als überraschend groß.

L I T E R A T U R

- H. G. ANDREWARTHA 1952 (Biol. Rev. 25: 50—107). — J. ILLIES 1952 (Arch. Hydrob. 46: 424—612). — T. T. MACAN 1957 (Trans. Soc. Brit. Ent. 6: 143—166). — T. T. MACAN 1958 (V. I. V. L. XIII: 845—849). — H. P. MOON 1939 (Proc. Zool. Soc. Ldn. 108: 507—512). — H. J. MÜLLER 1947. — H. J. MÜLLER 1955 (Die Naturwissenschaften 42: 134). — E. T. NIELSEN 1958 (Proc. 10th Intern. Congr. Entom. 1956, 2: 563—565). — G. PLESKOT 1953 (Wetter und Leben 2: 179—183). — G. PLESKOT 1953 (Österr. Zool. Z. 4: 45—107). — G. PLESKOT 1958 (Wasser und Abwasser 4: 1—32). — G. PLESKOT 1961 (V. I. V. L. XIV, in Druck).