Oecologia (Berl.) 7, 328—341 (1971)
© by Springer-Verlag 1971

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Zur Faktorenanalyse des Schlüpfrhythmus der Flugstadien von *Baetis alpinus* Pict. (Baetidae, Ephemeroptera)*

UWE HUMPESCH
Biologische Station Lunz, Niederösterreich

Eingegangen am 19. Februar 1971

* Frau Univ.-Prof. Dr. Agnes Ruttner-Kolisko zum 60. Geburtstag gewidmet.

A Study of Factors Influencing the Periodicity of Emergence in *Baetis alpinus* Pict. (Baetidae, Ephemeroptera)

Summary. Observations were carried out at the Biological Station Lunz in Lower Austria.

If chemical and temperature conditions are kept constant, the subimagines of *B. alpinus* emerge under natural illumination only in light, mainly between 12.00 and sunset. In permanent light the rhythmicity of emergence seems to be disturbed, in permanent darkness emergence is suppressed.

Under natural conditions the duration of the subimago stage depends only on temperature and is not fixed to a particular time of day.

Zusammenfassung. Die Untersuchungen, die an der Biologischen Station Lunz/N.Ö. durchgeführt wurden, zeitigten folgende Ergebnisse:

Im Experiment unter konstanten chemischen und Temperaturverhältnissen erfolgt im Naturtag die Häutung zur Subimago nur bei Licht und auf die Stunden zwischen 12 Uhr und Sonnenuntergang konzentriert. Im Dauerlicht läuft das Schlüpfen frei ab, im Dauerdunkel wird es unterdrückt. Die Dauer des Subimagostadiums ist unter natürlichen Bedingungen von der Temperatur abhänig, das Schlüpfen der Imagines ist tageszeitlich nicht festgelegt. Dies bestätigen auch die experimentellen Untersuchungsergebnisse.

1. Einleitung

Beim Flug der Ephemeropteren kann unterschieden werden:

1. Flug der Subimagines;
2. Hochzeitsschwarm der Männchen;
3. Eiablageflug der Weibchen.

Der Subimagoflug, der Hochzeitsschwarm und der Eiablageflug erfolgen bei *Baetis alpinus* Pict., wie bei den meisten Ephemerpoteren, zeitlich und räumlich getrennt, ohne daß Weibchenschwärme gebildet werden. Die Häutung zur Subimago und die zur Imago findet nicht zu beliebigen Tageszeiten statt, was ebenfalls für die meisten Ephemeropteren zutreffen dürfte. Als Zeitraum für das Schlüpfen der Subimagines der Gattung *Baetis* wird von Schoenemund (1930) der ganze Tag, für *B. flavistrigata* und *B. sp.* von Sprules (1947) die Nacht, für die *Baetis-*

Arten von Pleskot und Pomeisl (1952) „tagsüber", für *B. pumilus*, *B. rhodani* und *B. scambus* von Elliott und Minshall (1968) während des Tages und für *B. macani*, *B. pumilus*, *B. rhodani* und *B. subalpinus* von Thomas (1970 a, b) hauptsächlich die Mittags- und Nachmittagszeit angegeben.

Über den Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines der Arten der Gattung *Baetis* liegen keine Angaben vor. Für die Dauer des Subimagostadiums gibt es folgende Stundenangaben: für *B. rhodani* im März 96 Std (Percival und Whitehead, 1928), für die Gattung *Baetis* allgemein 18—24 Std, für *B. bioculatus* 24—36 Std (Schoenemund, 1930), für *B. pumilus* im April 48 Std, im Mai 24 Std, für *B. rhodani* im Mai ca. 48 Std, im Juni ca. 24 Std (Degrange, 1960), für *B. scambus* 24 Std (Grimeland, 1966) und für die Gattung *Baetis*, gehalten in einem kühlen Keller, 20—30 Std (Müller-Liebenau, 1969).

Außerdem sind für andere Ephemeropterenarten noch zahlreiche Einzelbeobachtungen über den Zeitpunkt oder über den Zeitraum des subimaginalen und imaginalen Schlüpfens mitgeteilt. Welche Umweltfaktoren den Häutungszeitpunkt beeinflussen, ist für *Baetis* nicht untersucht, bei anderen Ephemeropteren-Arten nur für die Dauer des Subimagostadiums und damit für den Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines (Clemens, 1917; Tiensuu, 1935; Lyman, 1944).

Ziel dieser Untersuchung, die an der Biologischen Station in Lunz (615 m ü.M., 47°51'N, 15°04'E) in den Jahren 1966—1970 durchgeführt wurde, war es, exogene Faktoren herauszufinden, die die Tageszeit für die Subimago- und Imagohäutung von *B. alpinus* bestimmen oder entscheidend beeinflussen.

2. Methodik

2.1. Untersuchungsmaterial und Zuchtmethode

Die reifen *B. alpinus*-Nymphen, die zur Beobachtung des Schlüpfens der Subimagines verwendet wurden, stammen aus dem sommerkalten Seebach/Saugarten-Lunz. Sie wurden in Drahtnetzkäfigen im Wohngewässer unter natürlichen Bedingungen beobachtet bzw. in Käfige übertragen, die in einer Fließwasserrinne standen. Diese Rinne (Länge: 2 m, Breite: 20 cm) war im Glashaus der Biologischen Station untergebracht und wurde mit Quellwasser gespeist. Die Temperatur in der Rinne war konstant 9,2° C bzw. 8,3° C und 8,5° C, im Tagesgang war höchstens eine Schwankung von ± 0,1° C festzustellen. Bei den in der Rinne gehaltenen Nymphen wurde das Schlüpfen des Subimagines unter Naturtag (nLD), Dauerlicht (LL) und Dauerdunkel (DD) beobachtet.

Alle 2 Std wurden die Käfige nach geschlüpften Subimagines untersucht (DD bei rotem Licht: Taschenlampe mit Rotfilter RG 8; Elliott (1968) weist darauf hin, daß das rote Licht die Aktivität der Nymphen nicht beeinflußt). Für die Beobachtung des Schlüpfens der Imagines wurden die Subimagines mit einer Federpinzette vorsichtig dem Drahtnetzkäfig entnommen und in einen Gazekäfig gesetzt (Müller-Liebenau, 1969). Der Ablauf des Subimaginallebens konnte sowohl unter natürlichen (die Gazekäfige befanden sich im Freiland), als

auch unter experimentellen Bedingungen (Konstanz von Licht, Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur 15° C bzw. 25° C) beobachtet werden. Auch diese Käfige wurden in 2 Std-Intervallen kontrolliert und gleichzeitig bei den im Freiland exponierten Käfigen die klimatischen Verhältnisse festgehalten.

2.2. Geräte zur Feststellung der hydrographischen und meteorologischeu Daten[1]

Wasser- und Lufttemperatur: Hydrographische Thermometer der Firma Haack.

Luftfeuchtigkeit: Thermohygrograph LA IV 14/4, 351486.

Beleuchtungsstärke: Luxmeter (Meßbereich: 300 Lux (Eichfaktor 1,378) bzw. 3000 Lux (Eichfaktor 1,353).

Auf- und Untergang der Sonne: nach Eckel (1948), Dirmhirn (1949).

2.3. Methode zur chemischen Analyse des Wassers

Wasserstoffionenkonzentration: pH-Meter der Firma Philips, Modell Nr. PR 9403-01.

Elektrolytisches Leitvermögen: nach Pleissner (1910).

Alkalinität: nach Müller (1933).

Ca- und Mg-Bestimmung: Komplexonmethode nach Schwarzenberg.

Sauerstoffbestimmung: nach Winkler (1921).

2.4. Diskussion der Umwelts-Faktoren und der Zuchtmethodik

Bei der Analyse der exogenen Faktoren, die Einfluß auf das Häutungsgeschehen haben könnten, stehen solche im Vordergrund, deren Stärke sich im Tagesablauf regelmäßig ändert. Das sind für die subimaginale Häutung die Faktoren Licht, Wassertemperatur und Chemismus des Wassers, für die imaginale Häutung Licht, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und Luftdruck.

Da normalerweise diese Faktoren gleichsinnig wirken, muß bei einer Analyse der Bedeutung der einzelnen Faktoren für das Schlüpfen die Faktorengruppe getrennt werden. Das kann dadurch geschehen, daß durch die Konstanthaltung der übrigen die Wirkung möglichst nur eines verbleibenden Faktors beobachtet wird.

Bei der experimentellen Untersuchung wurde die Wirkung solcher Faktoren überprüft, auf deren Bedeutung bereits in anderen Arbeiten hingewiesen wurde. So besteht z. B. zwischen Subimagoflug und Lichtintensität bei Baetis (Pleskot und Pomeisl, 1952) und einigen anderen Ephemeropteren (Morgan und Waddell, 1960; Thomas, 1969, 1970 a, b) eine Abhängigkeit.

Die Dauer des Subimagostadiums ist nach Clemens (1917) nicht vom Licht beeinflußt, wohl aber wird von Clemens (1917), Tiensuu (1935), Lyman (1944), Degrange (1960) und Thomas (1969) die Lufttemperatur als ein entscheidender Faktor angesehen. Beim imaginalen Schlüpfen wird der Luftfeuchtigkeit nach Clemens (1917) und Lyman (1944) keine entscheidende Rolle beigemessen. Die diesem Punkt widersprechende Bemerkung bei Illies (1968) nach Burks (1953) bezieht sich nicht ausdrücklich auf die Häutung der Subimagines, sondern auf deren Hälterung.

---

1 Der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Abt. Bioklimatologie, bin ich für die leihweise zur Verfügung gestellten Meßgeräte dankbar. Der Biologischen Station Lunz danke ich für die Überlassung verschiedener Meßdaten.

Der Schwerpunkt meiner Untersuchung an *B. alpinus* lag zunächst beim Feststellen des Zeitraumes des Schlüpfens der Subimagines im Jahresverlauf und welchen Einfluß dabei der Faktor Licht ausübt, dann beim Feststellen des Zeitraumes des imaginalen Schlüpfens und damit der Dauer des Subimagostadiums (in Abhängigkeit von der Temperatur).

Die Fehlerquellen, die das Untersuchungsergebnis unter Umständen verzerren können, ergeben sich schon aus dem Übertragen von Freilandtieren ins Labor: Der Zeitpunkt des subimaginalen Schlüpfens könnte bei den reifen Nymphen schon determiniert sein; die Temperaturverschiedenheit Bach (8,3° C und Tagesgang) — Rinne (9,2° C und Konstanz) könnte sich auf das Häutungsgeschehen beschleunigend bzw. verzögernd auswirken. Durch den Zeitraster von 2 Std, der den Untersuchungen zugrunde liegt, können Feinheiten in der Schlüpfverteilung und kurzfristige Schwankungen des Mikroklimas nicht erfaßt werden.

Außerdem muß unter Umständen mit der Möglichkeit einer gegenseitigen Synchronisation der Einzeltiere bei der Häutung gerechnet werden, da die reifen Nymphen bzw. die im Freiland exponierten Subimagines nicht in Individualzuchten gehalten wurden.

Trotz dieser Fehlermöglichkeiten sprechen die Ergebnisse der Versuchsreihe dafür, daß die verwendete Methodik eine erste Aussage zu den genannten Fragen ermöglicht.

3. Ergebnisse

3.1. Schlüpfen der Subimagines

3.1.1. Tagesrhythmus unter natürlichen Bedingungen

Die Abb. 1 zeigt, daß der Beginn des subimaginalen Schlüpfens im Monat Juli in den späteren Vormittagsstunden liegt. Mit bzw. nach Erreichen des Tagesmaximums der Wassertemperatur ist ein gehäuftes Schlüpfen festzustellen. Mit dem astronomischen Sonnenuntergang, bzw. sobald die Wassertemperatur unter 8° C abfällt, endet das Schlüpfen.

3.1.2. Beobachtung im Labor

3.1.2.1. Tagesgang des Chemismus des Rinnenwassers

Das Seebachwasser zeigt hinsichtlich seines Sauerstoffgehaltes, pH-Wertes, Ca- und Mg-Gehaltes bzw. seiner Leitfähigkeit und Alkalinität im Tagesverlauf kaum Schwankungen, im Jahresverlauf hauptsächlich nur während der Zeit der Schneeschmelze, wo die Schmelzwasserströme eine Verdünnung bewirken. Der Chemismus des Rinnenwassers ist wie erwartet (Ruttner, 1962) von dem des Baches durch höhere Werte unterschieden (vgl. Tabelle 1 mit Tabelle 2).

Im Tagesverlauf ist der Chemismus des Wassers, mit dem alle Versuchskäfige versorgt wurden, fast konstant, die Werte im Jahresverlauf sind diesem ähnlich (aus diesem Grund werden hier nur Ergebnisse der Versuchsserie vom 17. August 1970 dargestellt). Wie erwartet, gibt der Wasserchemismus wegen seiner Gleichförmigkeit im Tagesverlauf keinen Hinweis auf einen Einfluß auf den Schlüpfrhythmus der Subimagines.

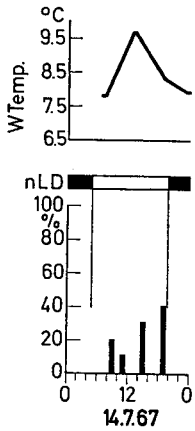

Abb. 1. Das Schlüpfen der Subimagines von *B. alpinus* Pict. im Seebach/Lunz. Ordinate: Prozent der geschlüpften Subimagines ($n = 50$ von 60 eingesetzten Nymphen); Abszisse: Tageszeit in Stunden; *nLD* Naturtag; *WTemp.* Wassertemperatur

Tabelle 1. *Tagesgang des Chemismus des Rinnenwassers (O_2: im Vergleich mit dem Bachwasser)*

17.8.70	Rinne		Bach		Rinne				
Uhrzeit	Wtemp. °C	O_2 mg/l	Wtemp. °C	O_2 mg/l	pH	Leitfähigk. bei 18° C in µS	Alkalinität mval/l	Ca mval/l	Mg mval/l
10	9,2	11,7	8,7	10,7	7,6	238	2,85	2,58	0,98
15	9,2	11,4	9,3	11,3	7,6	237	2,83	2,56	0,95
19	9,2	11,4	8,9	10,9	7,6	238	2,85	2,59	0,96
23	9,2	11,4	8,0	10,4	7,6	239	2,87	2,58	0,99

Tabelle 2. *Minimal- und Maximalwerte des Chemismus des Bachwassers*

1967	Minimalwert	Maximalwert
pH	7,8	8,2
Leitfähigkeit (18° C µS)	151	232
Alkalinität (mval/l)	1,76	2,79
Ca (mval/l)	1,40	2,08
Mg (mval/l)	0,35	0,61

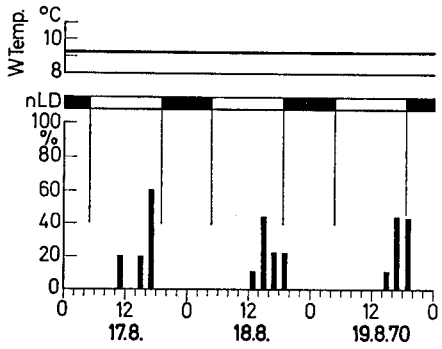

Abb. 2

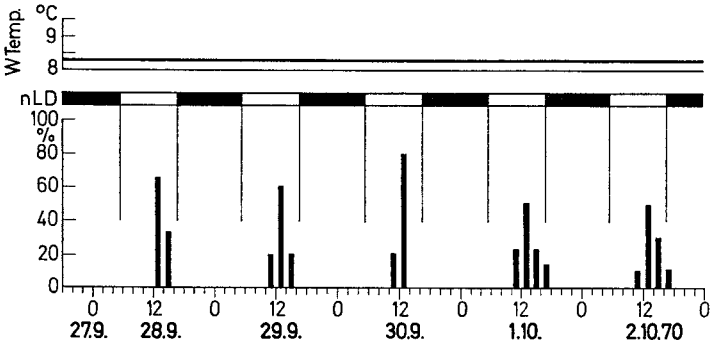

Abb. 3

Abb. 2 u. 3. Tageszeitlicher Verlauf des Schlüpfens der Subimagines von *B. alpinus* bei Naturtagbeleuchtung (*nLD*) und konstanter Wassertemperatur (*WTemp.*). Ordinate: Prozent der geschlüpften Subimagines; $n = 23$ (Abb. 2) von 35, $n = 48$ (Abb. 3) von 60 eingesetzten Nymphen; Abszisse: Tageszeit in Stunden

3.1.2.2. Tagesgang der Wassertemperatur

Die Temperaturschwankung des Rinnenwassers beträgt im Tagesverlauf höchstens $\pm$ 0,1° C. Diese Schwankung wurde außerdem nur fallweise festgestellt und war mit dem Tagesgang nicht korreliert. Bei den Versuchsserien aus dem Jahr 1970 entsprach die Wassertemperatur der Rinne der mittleren Tagestemperatur des Wohngewässers. Bei Schönwetter ist im Freiland ein typischer Tagesgang zu beobachten (s. Abb. 1). Eine eventuelle Beeinflussung der Schlüpfrhythmik durch den Tagesgang der Temperatur wäre also im Laborexperiment durch die Konstanz des Rinnenwassers ausgeschaltet. Auch schafft die Gleichhaltung der Temperatur ein verändertes Milieu in dem Sinn, daß durch

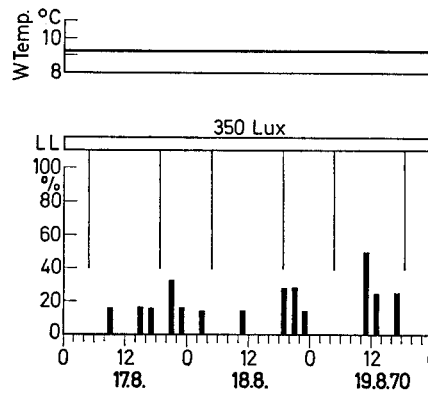

Abb. 4

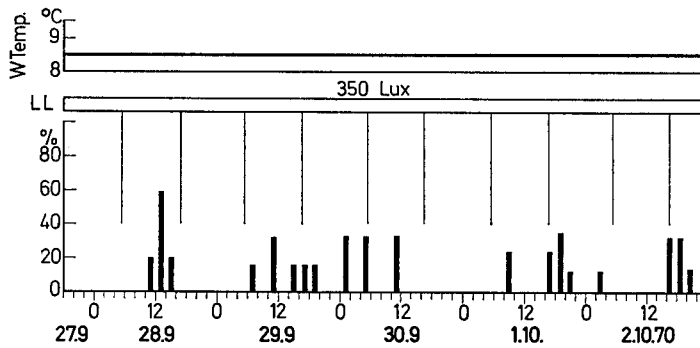

Abb. 5

Abb. 4 u. 5. Tageszeitlicher Verlauf des Schlüpfens der Subimagines von *B. alpinus* bei Dauerlicht (*LL*) und konstanter Wassertemperatur (*WTemp.*). Ordinate: Prozent der geschlüpften Subimagines; $n = 29$ (Abb. 4) von 35, $n = 34$ (Abb. 5) von 34 eingesetzten Nymphen; Abszisse: Tageszeit in Stunden

das Wegfallen der Temperaturschwankungen in der Rinne das Verhalten der Tiere beeinflußt werden könnte und sie sich möglicherweise nach einem anderen Faktor richten oder von einem anderen Faktor stärker beeinflußt werden als unter einem Tagesgang der Temperatur. Auch könnte durch den Wegfall des Temperatur-Tagesganges die Entwicklung und das Schlüpfen beeinträchtigt werden.

Die Ergebnisse aus den Laborversuchen können somit nicht ohne weiteres auf das Freiland übertragen werden.

Vergleicht man jedoch den Anteil der abgestorbenen Nymphen bzw. den Anteil der geschlüpften Subimagines des Freilandversuches mit

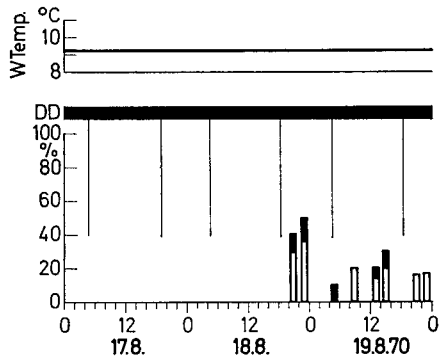

Abb. 6. Tageszeitlicher Verlauf des Schlüpfens der Subimagines von *B. alpinus* bei Dauerdunkel (*DD*) und konstanter Wassertemperatur (*WTemp.*). Ordinate: ■ = Prozent der geschlüpften Subimagines mit unausgebildeten Flügeln ($n = 16$ von 33 eingesetzten Nymphen; ▭ tote Nymphen mit aufgeplatzter Larvalhaut); Abszisse: Tageszeit in Stunden

denen der Naturtagversuche im Labor, so sind diese nicht signifikant verschieden. Für die Zucht der reifen Nymphen können die Laborbedingungen trotz Temperaturkonstanz als geeignet gelten.

3.1.2.3. Schlüpfrhythmus bei konstanter Temperatur

3.1.2.3.1. Naturtag (nLD). Die Abb. 2 und 3 zeigen, daß der Beginn des subimaginalen Schlüpfens, und zwar unabhängig von der Jahreszeit, meist am Vormittag liegt. Der Beginn im Zeitintervall 8—10 Uhr ist sehr selten und nur im Juli und Anfang August zu beobachten. Gegen Herbst hin tritt eine Verschiebung von 10—12 Uhr, zum Teil sogar auf 12—14 Uhr ein. Signifikante Maxima sind nicht erkennbar. Das Ende des Schlüpfens fällt etwa mit dem Sonnenuntergang zusammen.

3.1.2.3.2. Dauerlicht (LL 350 Lux). Während die Abb. 4 zeigt, daß der natürliche Rhythmus bei LL verlorengeht, läßt sich aus Abb. 5 ersehen, daß am 28. 9. (= 1. LL-Tag) alle Subimagines zwischen 10 bis 16 Uhr, keine zwischen dem 27. 9. 16 Uhr und dem 28. 9. 10 Uhr schlüpfen. Das läßt vermuten, daß ein endogener Schlüpfrhythmus vorliegt, der am 1. Tag im LL noch weiterschwingt und dann abklingt bzw. durch Desynchronisation verwischt wird.

3.1.2.3.3. Dauerdunkel (DD mit dem Luxmeter nicht meßbar). Die Abb. 6 dient nur als ein Beispiel für die Ergebnisse dieser Versuchsserie.

Die unverhältnismäßig hohe Ausfallsrate gegenüber den Parallelversuchen zeigt an, daß das Entwicklungsgeschehen empfindlich gestört ist. Die reifen Nymphen, die sich in demselben Entwicklungsstadium

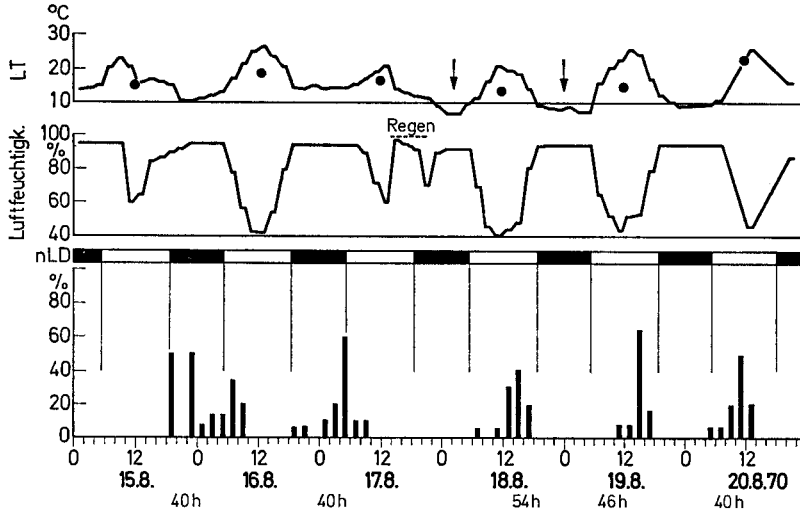

Abb. 7

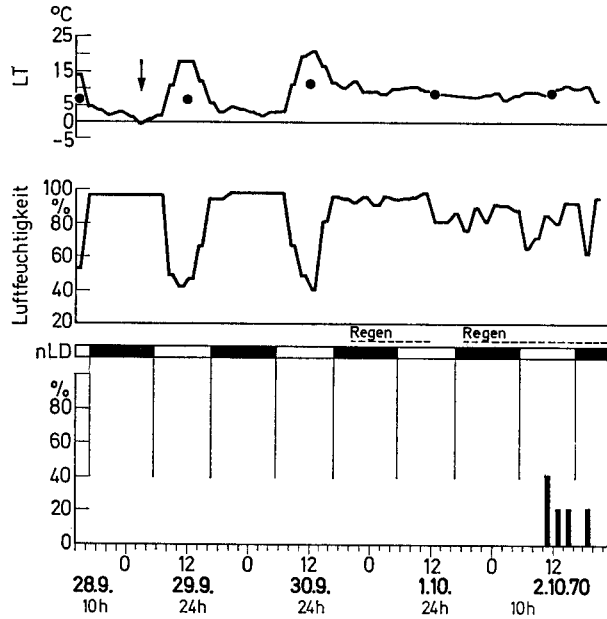

Abb. 8

Abb. 7 u. 8. Tageszeitlicher Verlauf des Schlüpfens der Imagines von *B. alpinus* bei Naturtag (*nLD*)· ● Mittlere Tageslufttemperatur; Ordinate: Prozent der geschlüpften Imagines; $n = 75$ (Abb. 7) von 75; $n = 23$ (Abb. 8) von 23 eingesetzten Subimagines; Abszisse: Tageszeit in Stunden

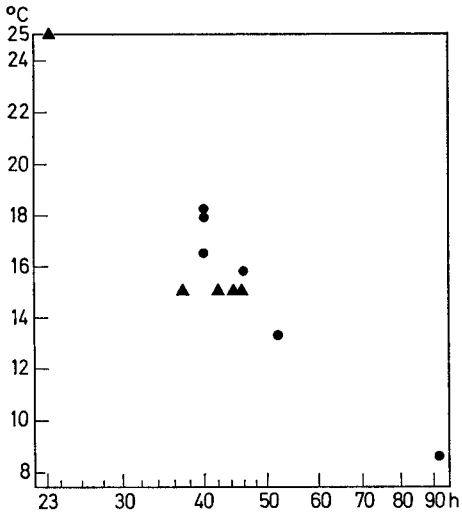

Abb. 9. ▲ Entwicklungsdauer der Subimagines unter konstanten Bedingungen (Individualzuchten); ● Entwicklungsdauer der Subimagines unter natürlichen Bedingungen (Durchschnittslufttemperatur); $n = 25$, 18, 2° C; $n = 28$, 16,5° C; $n = 20$, 13,3° C; $n = 11$, 15,8° C; $n = 16$, 17,9° C; $n = 23$, 8,6° C. Ordinate: Temperatur in °C; Abszisse: Entwicklungsdauer in Stunden

befanden wie die Tiere der nLD- und LL-Versuche, schlüpften anfangs überhaupt nicht. Im Gegensatz zu den übrigen Versuchen, wo das subimaginale Schlüpfen bereits nach 18 Std einsetzte, fanden sich bei dieser Versuchsserie erst nach 50 Std im Wasser treibend zum Teil tote Nymphen mit aufgeplatzter Larvalhaut oder Subimagines (zum Teil tot) mit unausgebildeten Flügeln.

3.2. Schlüpfen der Imagines

3.2.1. Imaginalhäutung in der Zucht unter natürlichen Bedingungen

Die Abb. 7 und 8 zeigen den tageszeitlichen Ablauf der Imaginalhäutung, dabei fällt auf, daß keine allgemein gleichartig bevorzugte Uhrzeit für die Häutung abzulesen ist — weder bei Tag, noch bei Nacht. Es häuten sich zwar die Subimagines jeweils gehäuft in einem Zeitbereich; dieser ist aber nicht festgelegt, sondern wird von Außenfaktoren beeinflußt.

Die am 14. 8. bzw. 15. 8. geschlüpften Subimagines benötigen während der warmen Hochsommertage 40 (± 2) Std bis zur Imaginalhäutung; die Imagines schlüpfen hauptsächlich in der Nacht, von 18—10 Uhr. Bei den am 16. 8. bzw. 17. 8. geschlüpften Subimagines — in der Nacht zum 18. 8. (Regen) bzw. zum 19. 8. (kein Regen) fällt die Lufttemperatur auf unter 10° C — vergehen 54 bzw. 46 (± 2) Std bis

zur Imaginalhäutung, die von 10—18 Uhr vor sich geht. Bei den am 18. 8. geschlüpften Subimagines beträgt die Dauer des Subimagostadiums wieder 40 (± 2) Std. Die Häutung findet in der Zeit von 4—14 Uhr statt. Bis zur Imaginalhäutung vergehen bei den am 28. 9. geschlüpften Subimagines 92—116 Std. Das Entwicklungsgeschehen läuft bei diesen Tieren im Temperaturbereich 0—10° C ab, der Schlüpfzeitraum liegt dabei zwischen 10 und 20 Uhr.

3.2.2. Imaginalhäutung in der Zucht unter künstlichen Bedingungen (LL 250 Lux; Luftfeuchtigkeit 85%)

Die Abb. 9 zeigt, daß bei konstanter Lufttemperatur von 15° C die Zeit bis zur imaginalen Häutung 37—45 Std beträgt (Mittelwert aus 4 Versuchen: 42 Std), bei 25° C (eine hohe Durchschnittstemperatur, die im Untersuchungsgebiet nicht vorkommt) 23 Std.

4. Diskussion

4.1. Subimaginalhäutung

Die Ergebnisse der Versuchsserie bei konstanten chemischen und Temperaturverhältnissen weisen auf einen endogenen Rhythmus mit dem Faktor Licht als Zeitgeber für das subimaginale Schlüpfen bei *Baetis alpinus* Pict. hin.

Die Naturtagversuche bestätigen die im Freiland gewonnenen Befunde: Das Ausfliegen der Subimagines erfolgt nur bei Licht und auf die Stunden zwischen 12 Uhr und Sonnenuntergang konzentriert.

Auffällig ist, daß der Beginn der Schlüpfzeit im nLD-Versuch nicht mit dem Sonnenaufgang zusammenfällt, sondern erst in den Vormittagsstunden einsetzt. Ob das Schlüpfen also erst durch eine bestimmte kritische Beleuchtungsstärke synchronisiert wird (Pleskot und Pomeisl, 1952; Bünning, 1970) bleibt noch experimentell zu überprüfen. Auch von einer entsprechend langen Dauer der Beleuchtung könnte der Schlüpfbeginn abhängig sein, doch müßte dann im Jahresverlauf die Beginnzeit deutlicher verschoben sein (Abb. 2 und 3). Einwandfrei läßt sich feststellen, daß das Ende des Schlüpfens mit dem astronomischen Sonnenuntergang zusammenfällt (Abb. 2 und 3). Ob eine bestimmte Beleuchtungsstärke oder eine bestimmte relative Helligkeitsabnahme das Schlüpfen beendet, wäre ebenfalls noch zu prüfen. Im LL läuft das Schlüpfen frei ab, im DD wird es unterdrückt. Das Fehlen des Lichtes wirkt offenbar auf den Vorgang selbst und nicht auf die zeitliche Programmierung. Entsprechendes wurde bei *Pseudosmittia arenaria* (Remmert, 1955) beobachtet.

Bei anderen Insekten kann das Schlüpfen auch vom Licht synchronisiert werden und doch im DD wie im LL weiterlaufen (z.B. bei Simuliiden, *Drosophila* und vielen Chironomiden).

Dem Wasserchemismus kommt wegen seiner Konstanz keine Bedeutung als Zeitgeber zu.

Inwieweit nun im Freiland noch der Tagesgang der Wassertemperatur mit hineinspielt (vielleicht auch für Breite und Form der Schlüpfkurven verantwortlich ist, vgl. u.a. Kureck, 1969), kann hier nicht beantwortet werden.

4.2. Imaginalhäutung

Der Einfluß des Faktors Lufttemperatur auf die Imaginalhäutung tritt bei *B. alpinus* deutlich hervor, was mit den Ergebnissen von Clemens (1917), Percival und Whitehead (1928), Tiensuu (1935), Lyman (1944), Hunt (1953), Degrange (1960), Tjønneland (1969), Thomas (1969) u.a. übereinstimmt.

Meine Untersuchungsergebnisse weisen auf bestimmte kritische durchschnittliche Lufttemperaturen hin, die für die Länge des Subimagostadiums und damit für den Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines von Bedeutung sind.

Die Freilandbeobachtungen machen dies zunächst deutlich (Abb. 7 und 8). Vergleicht man dann die Dauer des Subimagostadiums in Abhängigkeit von den verschiedenen durchschnittlichen Tageswerten der Lufttemperatur im Freiland mit der im Experiment (Abb. 9), so zeigt sich eine gewisse Übereinstimmung: der Zeitraum bis zur imaginalen Häutung beträgt nur dann 40 ($\pm$ 2) Std, wenn die Temperatur zwischen 16—18° C liegt. [Dieses Ergebnis deckt sich mit dem von Thomas (1969) für *Leptophlebia marginata* gefundenen, aber auch von Clemens (1917), Tiensuu (1935) und Lyman (1944) kommen bei anderen Arten auf ähnliche Werte.]

Steigt der Durchschnittswert der Lufttemperatur, so verkürzt sich die Entwicklungsdauer (dabei dürften 22 Std einen Minimalwert für *B. alpinus* darstellen), fällt der Wert, so verlängert sich das Subimaginalleben bis auf 116 Std. Die Entwicklungsdauer und damit der Zeitraum für den Schlüpfakt ist dementsprechend nicht endogen festgelegt, sondern temperaturabhängig. Weitere Untersuchungen unter konstanten Bedingungen werden zeigen, ob es sich bei dieser Abhängigkeit um einen linearen Prozeß handelt. Erst dann werden die Freilandergebnisse besser interpretiert werden können.

Im Gegensatz zu *Leptophlebia marginata* (Thomas, 1969), wo Entwicklungszeiten, bei denen sich die Subimagines nachts gehäutet hätten, weitgehend fehlten, finden bei *B. alpinus* Häutungen auch im Zeitraum zwischen 20 und 2 Uhr statt. Ob hier eine echte artliche Verschiedenheit vorliegt, wird sich erst sagen lassen, wenn Untersuchungsergebnisse von mehreren anderen Arten vorliegen.

Eine wesentliche Abhängigkeit von anderen Außenfaktoren scheint auf Grund dieser Untersuchung ziemlich unwahrscheinlich. Signifikante

Parallelen zwischen der Luftfeuchtigkeit und dem Schlüpfen lassen sich aus den Abb. 7 und 8 nicht ablesen.

Eine Wirkung der Beleuchtungsstärke auf den Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines ist ebenfalls nicht nachzuweisen. Wohl aber ist dieser Faktor entscheidend für die Schwarmbildung (Pleskot und Pomeisl, 1952), die also anderen Kriterien folgt als das Imago-Schlüpfen.

Die hier diskutierten Verhältnisse erinnern an die bei *Aedes taeniorhynchus* (Diptera, Culicidae), die einen Verpuppungsrhythmus hat, dem das Schlüpfen nach einem nur von der Temperatur bestimmten Zeitintervall folgt (Nielsen und Haeger, 1954; Nielsen und Evans, 1960; Nayar, 1967).

Meiner Lehrerin, Frau Univ.-Prof. Dr. G. Pleskot, Herrn Dr. A. Kureck und Herrn Dr. E. Thomas, danke ich für wertvolle Hinweise und für die Durchsicht des Manuskriptes, Frl. Eva Helmel und Frl. Brigitte Pivoda für die Mithilfe bei den Untersuchungen.

Literatur

Bünning, E.: Mondlicht und photoperiodische Zeitmessung. Umschau **17**, 541 (1970).

Burks, B. D.: The mayflies or Ephemeroptera of Illinois. Bull. Illinois Nat. Hist. Surv. Urbana **26**, 1—216 (1953).

Clemens, W. A.: An ecological study of the may-fly *Chirotenetes*. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. **17**, 1—43 (1917).

Degrange, Ch.: Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. Thèses Univ. Grenoble Nr 132, 5—193 (1960).

Dirmhirn, I.: Die Sonnenscheinverhältnisse an der Biologischen Station Lunz. Wetter und Leben **7/8**, 152—159 (1949).

Eckel, O.: Auf- und Untergang der Sonne, Tageslänge. Wetter und Leben **2**, 51—54 (1948).

Elliott, J. M.: The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). J. Zool. Lond. **155**, 201—221 (1968).

— Minshall, G. W.: The invertebrate drift in the River Duddon, English Lake District. Oikos **19**, 39—52 (1968).

Grimeland, G.: Døgnfluer (Ephemeroptera) i Agdenes, Sør-Trøndelag. Norsk ent. Tidsskr. **13**, 136—143 (1966).

Hunt, B.: The life history and economic importance of a burrowing may fly, *Hexagenia limbata*, in Southern Michigan Lakes. Bull. of the Inst. for Fisheries Research **4**, 5—151 (1953).

Illies, J.: Ephemeroptera. Handbuch der Zoologie, 4 (2) 2/5, S. 1—63. Berlin: W. de Gruyter 1968.

Lyman, F. E.: Effect of temperature on the emergence of mayfly imagoes from the subimago stage. Ent. News **55**, 133—150 (1944).

Morgan, N. C., Waddell, A. B.: Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. Trans. R. Ent. Soc. Lond. **113**, 123—137 (1961).

Müller, H.: Limnologische Feldmethoden. Int. Rev. d. ges. Hydr. u. Hydr. **28**, 351—398 (1933).

Müller-Liebenau, I.: Revision der europäischen Arten der Gattung Baetis Leach 1815 (Insecta, Ephemeroptera). Gewässer und Abwässer **48/49**, 1—214 (1969)

Nayar, J. K.: The pupation rhythm, in *Aedes taeniorhynchus* (Diptera, Culicidae). II. Ontogenetic timing, rate of development and endogenous diurnal rhythm of pupation. Ann. Entomol. Soc. Amer. **60**, 946—971 (1967).

Nielsen, E. T., Evans, B. G.: Duration of the pupal stage of *Aedes taeniorhynchus* with a discussion of the velocity of development as a function of temperature. Oikos **11**, 200—222 (1960).

— Haeger, J. S.: Pupation and emergence in *Aedes taeniorhynchus* (Wied.). Bull. ent. Res. **45**, 757—768 (1954).

Percival, E., Whitehead, H.: Observations on the ova and ovipositions of certain Ephemeroptera and Plecoptera. Proc. Leeds phil. Lit. Soc. Leeds **1**, 271—288 (1928).

Pleskot, G., Pomeisl, E.: Bedeutung der Lichtintensität beim Schlüpfen und bei der Eiablage von aquatischen Insekten, im besonderen von *Torleya belgica*. Wetter und Leben, Sonderheft **1**, 41—47 (1952).

Remmert, H.: Untersuchungen über das tageszeitlich gebundene Schlüpfen von *Pseudosmittia arenaria*. Z. vergl. Physiol. **37**, 338—354 (1955).

— Der Schlüpfrhythmus der Insekten, 72 S. Wiesbaden: F. Steiner 1962.

Ruttner, F.: Das elektrolytische Leitvermögen des Wassers der Lunzer Seen. Internat. Revue Hydrogr., Suppl. z. **6**, 17—39 (1914).

— Grundriß der Limnologie, S. 276. Berlin: W. de Gruyter 1962.

Schoenemund, E.: In: Dahl: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 19. Teil: Eintagsfliegen oder Ephemeroptera, 106 S. Jena: G. Fischer 1930.

Sprules, W. M.: An ecological investigation of stream insects in algonquin park, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. **56**, 1—81 (1947).

Thomas, E.: Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. Oecologia **3**, 230—239 (1969).

— Die Oberflächendrift im Kaltisjokk. Öst. Fischerei **5/6**, 101—110 (1970 a).

— Die Oberflächendrift eines lappländischen Fließgewässers. Oikos Suppl. **13**, 45—64 (1970 b).

Tiensuu, L.: On the Ephemeroptera-fauna of Laatokan Karjala (Karelia Ladogensis). Ann. Ent. Fenn. **1**, 3—23 (1935).

Tjønneland, A.: The flight activity of mayflies as expressed in some East African species. Arbok. Univ. Bergen Math. Nat. Ser. **1**, 1—88 (1960).

Uwe Humpesch
Biologische Station Lunz
A-3293 Lunz, Österreich

Universitätsdruckerei H. Stürtz AG Würzburg
Printed in Germany