

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg<sup>1)</sup>

## Das Geschlechtsverhältnis bei marinen Chironomiden der Gattung *Clunio* HAL. (Diptera)<sup>2)</sup>

Von DIETRICH NEUMANN

**Zusammenfassung:** Literaturangaben über ein abnormes Zahlenverhältnis der Geschlechter der marinen Chironomide *Clunio* haben sich nicht bestätigen lassen. Zuchtversuche mit Stämmen von 8 europäischen Populationen und eine Untersuchung an ausgewachsenen Freilandlarven zeigten jeweils ein annähernd genaues 1 : 1-Verhältnis. Trotz der nur wenige Stunden währenden Schlüpf- und Fortpflanzungszeit der Imagines ermöglichen Netzfänge im Freiland keine Rückschlüsse auf das durchschnittliche Zahlenverhältnis, da sich die Geschlechter innerhalb dieses eng begrenzten Zeitraumes in ihrer Schlüpfzeit unterscheiden und sich infolge ihres verschiedenen Verhaltens in dem überschaubarem Schwärmareal unterschiedlich verteilen.

(Summary): The reported data on abnormal sex ratios in the marine chironomid *Clunio* have not been confirmed. Breeding experiments with strains of 8 European populations and inspections of mature larvae of natural populations always show an almost perfect 1 : 1-ratio. In spite of the definite diurnal hatching and reproduction time of only a few hours, net collections of imagos in nature do not give representative results; since the sexes differ slightly but significantly in their hatching time and in their behavior, they are unequally distributed in space and time.

Für die in der Litoralzone zahlreicher Meeresküsten beheimateten *Clunio*-Populationen ist wiederholt ein abnormes Zahlenverhältnis der Geschlechter mit einem auffällig hohen Männchen-Prozentsatz angegeben worden. Nach Freiland- und Laboratoriumsbeobachtungen von CASPERS (1951) beträgt der Männchenanteil bei der Helgoland-Population (Nordsee) von *Clunio marinus* etwa 95% und bei der Varna-Population (Schwarzes Meer) etwa 90%. PALMEN und LINDERBERG (1959) fingen an der nördlichen Ostsee (Tvärmine) durchschnittlich 85% Männchen. OKA und HASHIMOTO (1959) beobachteten bei der pazifischen Art *Cl. tsushimensis* im Freiland gleichfalls mehr Männchen als Weibchen. Im Rahmen einer mehrjährigen Untersuchung über die Steuerung der Schlüpfperiodik der *Clunio*-Imagines konnte ich diese Angaben bei zahlreichen europäischen Populationen anhand von Freilandfängen und umfangreichen Laboratoriumskulturen überprüfen.

Die *Clunio*-Imagines leben nur wenige Stunden. Sie schlüpfen in der Regel alle zwei Wochen an wenigen aufeinanderfolgenden Tagen, und zwar jeweils nur während einer begrenzten Tageszeit. Sie schwärmen dann in einem überschaubaren Areal des Litorals auf der Wasseroberfläche oder auf den bei Niedrigwasser auftauchenden Substraten. Wenn man die Imagines im Freiland in Stichproben fängt und die Männchen und Weibchen auszählt, so muß man auch bei *Clunio*-Arten trotz ihres zeitlich und räumlich geballten Auftretens damit rechnen, daß das Geschlechtsverhältnis durch unterschiedliche Verhaltensweisen der Geschlechter verfälscht sein kann.

Freilandproben. Um das Geschlechtsverhältnis einer Freilandpopulation sicherer zu erfassen, kann man 1. die Larven aus hinreichend dichtbesiedelten Substratproben quantitativ aussammeln und ihr Geschlecht bestimmen. Bei den Chironomidenlarven

<sup>1)</sup> Ein Teil des Untersuchungsmaterials stammt aus der Kieler Bucht.

<sup>2)</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

differenzieren sich die Anlagen der ektodermalen Geschlechtsausführwege samt ihren Anhängen bereits in der erwachsenen Larve, und zwar bei der weiblichen Larve am 8. und 9., bei der männlichen nur am 9. Abdominalsegment (ZAVŘEL 1938). Bei *Clunio marinus* läßt sich das Geschlecht an Hämalalaun gefärbten Larven etwa vom mittleren IV. Larvenstadium an einwandfrei erkennen. Drei quantitativ ausgesammelte Substratproben aus dem Felswatt der Insel Helgoland erbrachten anhand der bestimmbar IV. Larven folgende Ergebnisse: 16 ♀/17 ♂ (Probe vom 21. 8. 1960), 16 ♀/16 ♂ (26. 8. 1960), 12 ♀/17 ♂ (29. 8. 1960), im Durchschnitt 47% ♀ : 53% ♂. Die geringe Abweichung von einem 1:1-Verhältnis der Geschlechter ist nicht signifikant ( $P = 0,55$ ).

2. Weiterhin kann man larvenreiche Substratproben ohne Schwierigkeiten längere Zeit in Aquarien halten und die nach und nach ausschüpfenden Männchen und Weibchen quantitativ erfassen. Sämtliche in dieser Weise geprüften Freilandproben von insgesamt 8 europäischen Standorten (s. u.) zeigten gleichfalls ein mehr oder weniger ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis. Beispielsweise schlüpften aus einer Substratprobe von der Insel Helgoland 1049 Imagines im Verhältnis von 47,8% ♀ : 52,2% ♂ ( $P = 0,14$ ).

Laboratoriumskulturen. Ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis ergab sich weiterhin bei sämtlichen *Clunio*-Stämmen, die ich seit mehreren Jahren im Labor züchte. Z. B. ließ sich aus 18 beliebig ausgewählten Kulturschalen des Helgoland-Stammes, in denen jeweils die Gelege von etwa 5 Weibchen eingesetzt waren, ein Verhältnis von 50,5% ♀ : 49,5% ♂ errechnen ( $n = 1959$ ,  $P = 0,67$ ). Außer dem Helgoland-Stamm wurden Stämme von folgenden Küstenorten geprüft: Schleimünde/westl. Ostsee, Port-en-Bessin/Normandie, Quiberon/Bretagne, St. Jean-de-Luz und Guethary/Baskenküste, Santander/ spanische Nordküste (alle *Clunio marinus* HAL.) sowie Rovinj/adriatische Mittelmeerküste (*Cl. mediterraneus* n. sp., vgl. NEUMANN 1964).

Ein 1 : 1-Verhältnis zeigten auch zehn isoliert aufgezogene Geschwisterschaften. Hier lauteten die Zahlen bei den Kulturen, in denen der überwiegende Prozentsatz der Larven (70—95%) das Imaginalstadium erreichte: 25 ♀/29 ♂, 27 ♀/23 ♂, 28 ♀/34 ♂, 46 ♀/56 ♂, 25 ♀/30 ♂; im Durchschnitt 46,7% ♀ : 53,3% ♂ ( $P = 0,24$ ). Die Eier unbegatteter Weibchen entwickeln sich bei keiner der geprüften Populationen. Das seltene Phänomen der Monogenie — die Entstehung rein oder bevorzugt eingeschlechtlicher Nachkommenschaften bei bisexualer oder parthenogenetischer Fortpflanzung, in deren Folge bei einer Population unter bestimmten Umweltbedingungen Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses auftreten könnten — kommt daher nicht vor.

Ein abnormes Geschlechtsverhältnis hat sich damit weder bei der besonders eingehend geprüften Helgoland-Population noch bei einer anderen europäischen Population bestätigen lassen. Es bleibt daher abschließend zu fragen, wie sich die Diskrepanz zwischen den zitierten und den hier vorgelegten Befunden deuten läßt. Die vier folgenden Eigenschaften der *Clunio*-Arten mögen anzeigen, aufgrund welcher inneren und äußeren Faktoren die Geschlechter zeitlich und räumlich ungleich verteilt auftreten können.

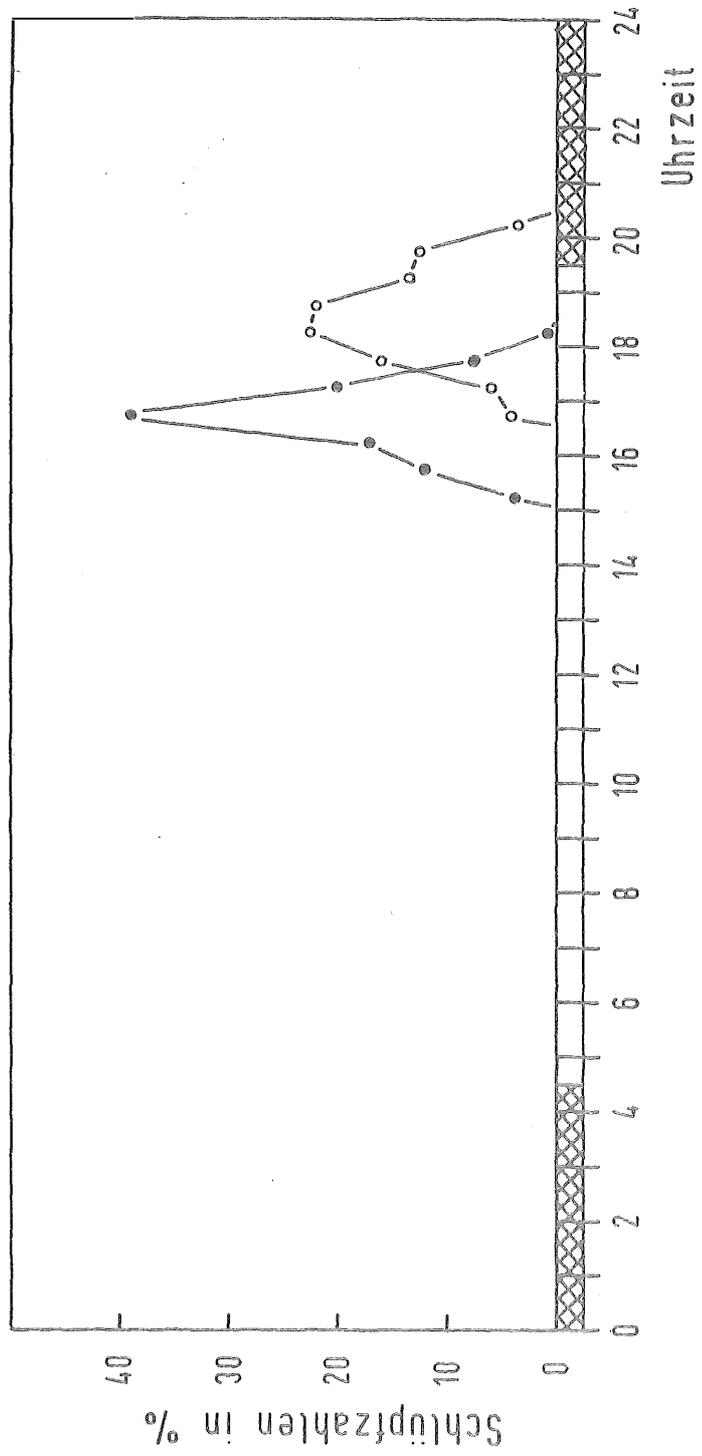
(1.) Die Geschlechter besitzen verschiedene Schlüpfzeiten (CASPER 1951: Abb. 26; NEUMANN 1964), und zwar liegt das tageszeitliche Schlüpfmaximum der Männchen stets vor dem der Weibchen (Abb. 1). Zu Beginn der täglichen Schwärmphase können daher nahezu reine Männchenbestände gefangen werden. Die einzige Ausnahme von den 7 bisher geprüften Stämmen bildet die Schleimünde-Population aus der westlichen Ostsee mit einer gleichen täglichen Schlüpfzeit der Männchen und Weibchen.

(2.) Die auf der Wasserfläche schwärmenden *Clunio*-Männchen ergreifen die dort auftauchenden Weibchenpuppen und befreien die ungeflügelten und schwerfälligen Weibchen von ihrer Puppenhaut. An den gezeitenstarken Küsten schleppen dann die Männchen die Weibchen während der Begattung auf eine der trockenengefallenen Klippen, wo anschließend die Eiablage erfolgt (HASHIMOTO 1957,

---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

Die tägliche Schlüpfverteilung von *Clunio marinus* (Helgoland-Stamm) im künstlichen Tag (Lichtzeit 4.30—19.30, 20° C). Gefüllte Kreise: Männchen, leere Kreise: Weibchen.



Tafel 1 (zu D. Neumann)

NEUMANN 1964). Die Weibchen werden daher von den anfangs in großer Überzahl vorhandenen Männchen fortlaufend von der Wasserfläche weggefangen, so daß man auch zur Zeit des weiblichen Schlüpfmaximum auf der Wasserfläche Weibchen nur vereinzelt finden kann. Diese ungleiche räumliche Verteilung der Geschlechter kann sich allerdings an der gezeitenarmen Ostseeküste überall dort nicht einstellen, wo die Imagines weitab vom Ufer im Bereich der offenen See schlüpfen, kopulieren und ihre Gelege auf der freien Wasserfläche ablegen.

(3.) Ein leichter Wind kann die auf der Wasserfläche schwärmenden Männchen leicht verdriften, während die schwerfälligeren Weibchenpuppen und Weibchen auf dem Wasser liegen bleiben und häufig mit dem Gezeitenstrom in andere Richtung treiben. So konnte ich im Helgoländer Felswatt einmal gegen Ende der Schwärmzeit (20 Uhr) bei einer auf das Ufer gerichteten Brise (Windstärke 3—4) in Ufernähe überwiegend Männchen (67% in einem Netzfang von der Wasserfläche eines „Schichtgrabens“, n = 403) und etwa 60 Meter seewärts überwiegend Weibchen (74%, n = 925) fangen.

(4.) Eine unterschiedliche Entwicklungsdauer der Geschlechter könnte gleichfalls eine zeitlich ungleiche Verteilung bedingen. Die Puppenruhe währt bei den Weibchen von *Clunio marinus* 2—3 Tage und bei den Männchen 3—5 Tage (bei 20° C, NEUMANN 1964). Wenn die Metamorphose bei beiden Geschlechtern gleichzeitig ausgelöst wird, müßte sich eine vorübergehende Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses an aufeinanderfolgenden Schlüpftagen einstellen. Auf diese Weise kann das Schlüpfresultat einer im Frühjahr gesammelten Freilandprobe gedeutet werden, bei der zunächst überwiegend Weibchen, und anschließend überwiegend Männchen schlüpften, so daß das Gesamtverhältnis abschließend wieder ausgeglichen war (Tab. 1). Es ist zu vermuten, daß die überwinterten Larven annähernd gleichweit herangewachsen waren und daß nach ihrer Überführung in die wärmeren Laborbedingungen die Weibchen infolge der kürzeren Metamorphosezeit durchschnittlich einige Tage früher als die Männchen schlüpften. Es ist nicht ausgeschlossen, daß derartige zeitliche Verschiebungen der Zahlenverhältnisse auch im Freiland gelegentlich vorkommen.

Tabelle 1

Die täglichen Schlüpfzahlen im Laboratorium (18° C) von einer Freilandprobe (5. 4. 1960) mit überwinterten Larven aus dem Helgoländer Felswatt

| Schlüpftag           | ♀   | ♂   | ♂ in %           |
|----------------------|-----|-----|------------------|
| 1. . . . .           | 1   | —   | —                |
| 2. . . . .           | 75  | 11  | 13               |
| 3. . . . .           | 137 | 95  | 41               |
| 4. . . . .           | 128 | 115 | 47               |
| 5. . . . .           | 74  | 130 | 64               |
| 6. . . . .           | 46  | 101 | 69               |
| 7. . . . .           | 20  | 44  | 69               |
| 8. und letzter . . . | 20  | 52  | 72               |
| Summe . . . . .      | 501 | 548 | Durchschnitt: 52 |

Wie diese Beobachtungen eindeutig zeigen, kann man bei den *Clunio*-Arten trotz ihrer kurzen Schwärmzeiten anhand von Stichproben-Fängen der Imagines (oder ihrer Exuvien) keine Rückschlüsse auf das genetische Geschlechtsverhältnis ziehen.

#### Literaturverzeichnis

- CASPERS, H. (1951): Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. 18, 415—594. — HASHIMOTO, H. (1957): Peculiar mode of emergence in the marine Chironomid *Clunio* (Diptera, Chironomidae). Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sect. B. 8, 217—226. — NEUMANN, D. (1964): Die lunare und diurnale Schlüpf- und Fortpflanzungsperiodik bei verschiedenen Populationen der im Gezeitenbereich lebenden Mücke *Clunio*. Habilitationsschrift Würzburg (in Vorbereitung zum Druck). — ОКА, H. u. H. HASHIMOTO (1959): Lunare Periodizität in der Fortpflanzung einer pazifischen Art von *Clunio* (Diptera, Chironomidae). Biol. Zbl. 78, 545—559. — PALMÉN, E. u. B. LINDBERG (1959): The marine midge, *Clunio marinus* HAL. (Dipt., Chironomidae) found in brackish water in the Northern Baltic. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 44, 383—394. — ZAŤREL, J. (1938): Geschlechtsdimorphismus der Chironomidenlarven und -puppen. (Tschechisch m. deutsch. Zus. Fass.). Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk. No 257, 1—23.