

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 1798/1971

Clunio marinus (Chironomidae)
Schlüpfen und Kopulation

Mit 3 Abbildungen

GÖTTINGEN 1972

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Clunio marinus (Chironomidae)
Schlüpfen und Kopulation¹

D. NEUMANN und H. J. DORDEL, Köln

Allgemeine Vorbemerkungen

Das Imaginalleben eines holometabolen Insekts beginnt mit dem Schlüpfen aus der Puppe. Es kann bei einigen Arten weit länger als ein Jahr, bei anderen Arten dagegen kaum eine Stunde währen. Die Mücke *Clunio marinus* ist eine der sehr kurzlebigen Arten. Sie könnte „Einstundenmücke“ genannt werden. Beide Geschlechter schlüpfen mit vollausgereiften Gonaden und sind sofort kopulationsbereit. Einzelne Weibchen haben eine Viertelstunde später die Eiablage beendet. In den meisten



Abb. 1.
Die Puppe der Mücke *Clunio marinus*.
a) Männchen mit Flügelscheiden,
b) Weibchen ohne Flügelscheiden

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 10 u. 11.

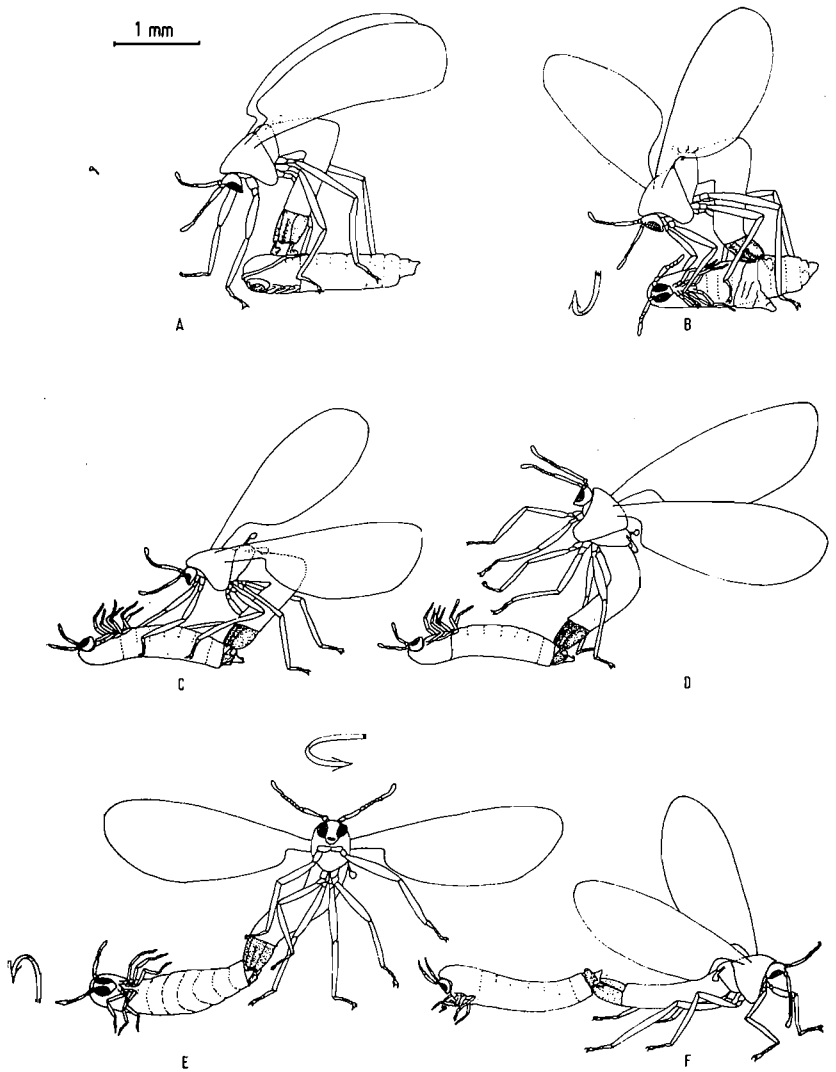


Abb. 2. Die Befreiung des Weibchens von der Puppenhaut durch das Männchen (A—C) und der Übergang zur Kopulationsstellung (D—F) (n. DORDEL [1])

Fällen dauert die Fortpflanzungsphase etwas länger, nach Laboratoriumsbeobachtungen aber selten mehr als zwei Stunden (NEUMANN [4]). Eine kurze postreproduktive Lebensphase schließt sich an. Da die Imagines jedoch nicht zur Nahrungsaufnahme befähigt sind, sterben sie über kurz oder lang an Erschöpfung. Die Kurzlebigkeit der *Clunio*-Imago ist korreliert mit zwei Besonderheiten, einem auffälligen Dimorphismus der Geschlechter (Abb. 1 und 2) sowie einer genauen Programmierung des Schlüpftermins während der späten Ontogenese, so daß die kurze Fortpflanzungsphase auf optimale Umweltbedingungen trifft. Der vorliegende Film geht allein auf Verhaltensweisen der *Clunio*-Imagines ein, und zwar auf die Schlüpfbewegungen des Männchens, die Hilfestellung des Männchens beim Schlüpfen des Weibchens und die Kopulation. Die Vorgänge wurden erstmals von HASHIMOTO [2], [3] beschrieben. Eine genaue Darstellung, vor allem hinsichtlich der Aufeinanderfolge der Kopulationsstellungen (DORDEL [1]), war erst anhand der Filmaufnahmen möglich.

Der Lebensraum und die Schlüpftermine im Freiland

Clunio marinus ist längs der europäischen Meeresküste verbreitet. An den gezeitenstarken Felsküsten von Atlantik und Nordsee besiedeln die aquatisch lebenden Larven vornehmlich den unteren Bereich der Gezeitenzone, der nur zur Zeit der Springtiden bei Niedrigwasser trockenfällt. An der gezeitenschwachen Ostsee leben die Larven in den ständig submersen Rotalgengebieten in 5 bis 20 m Tiefe. Die larvalen Wohnröhren finden sich an allen Standorten meist in einem Substrat aus dünnfädigen Rotalgen und Sand. Dort geschieht auch die Verpuppung. Die schlüpfreife Puppe schiebt sich aus der Wohnröhre. Das innerhalb der Puppe gebildete Gas verleiht ihr im Wasser einen so großen Auftrieb, daß sie ohne Schwimmbewegungen an die Wasseroberfläche aufsteigt. Dort kann direkt anschließend das Schlüpfen beginnen.

Die Schlüpftermine sind an den verschiedenen Meeresküsten nicht einheitlich (vgl. NEUMANN [4], NEUMANN u. HONEGGER [5]). An den gezeitenstarken Küsten schlüpfen die Mücken um die Zeit der Springtiden jeweils zu einer solchen Tageszeit, zu der kurz danach die besiedelte Zone mit den geeigneten Eiablageplätzen im tiefen Litoral (Infralitoral) für eine oder zwei Stunden trockenliegt. Da die Springtiden alle 15 Tage nach Voll- und Neumond auftreten, resultiert eine semilunarperiodische Schlüpf- und Fortpflanzungsperiodik der Populationen. Den Ostsee-Populationen fehlt eine derartige Anpassung der Schlüpfzeiten auf eine bestimmte Gezeitensituation. Das Schlüpf- und Kopulationsverhalten ist jedoch bei allen *Clunio*-Populationen einheitlich.

Das Schlüpfen

Abb. 1 demonstriert an der Puppe den auffälligen Dimorphismus der Geschlechter. Bei der ♂-Puppe sind die Scheiden der Flügel und der Beine deutlich zu erkennen. Das Weibchen besitzt dagegen nur auffällig kurze Extremitätenscheiden. Allein die Männchen sind in der Lage, selbständig auszuschlüpfen (s. S. 8). Die Weibchen bedürfen auf einer ruhigen Wasserfläche einer „Geburtshilfe“ durch das Männchen. Das Männchen beginnt nach dem Aussteigen aus der Puppe mit seinem Schwärmflug auf der Wasserfläche. Wenn es hierbei eine ♀-Puppe findet, wird das Weibchen in Sekundenschnelle aus seiner Haut ge-

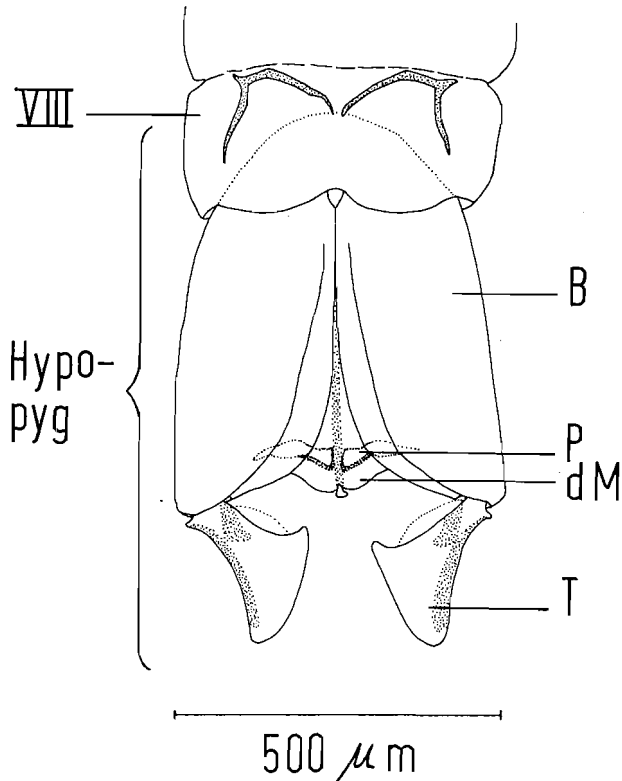


Abb. 3. Das Hypopyg der ♂-Imago von der morphologischen Ventralseite. VIII: das achte Abdominalsegment; es trägt das leicht eingezogene Hypopyg. B Basimer, P Penissklerite, dM dorsale Medianplatte, T Telomer (Bezeichnungen n. SNOODGRASS [6])

schält und unmittelbar anschließend in die Kopulationsstellung geführt. Abb. 2 A bis C zeigt den Schlüpfvorgang des Weibchens in seinen einzelnen Phasen. Die Weibchenpuppe wird zunächst vom Männchen der ganzen Länge nach mit den Tarsen der beiden ersten Beinpaare solange abgetastet, bis es deren Häutungsnaht auf der Dorsalseite des Thorax gefunden hat. Der Kopulationsapparat des *Clunio*-Männchens besteht aus einem mächtigen Hypopyg (Abb. 3; in Abb. 2 punktiert), welches zwei schaufelartige Anhänge besitzt, die Telomeren. Das Männchen greift dann die Weibchenpuppe von ihrer Rückseite („face-to-back“-Stellung) und schiebt die Telomeren durch die Häutungsnaht unter die Puppenhaut (Abb. 2 A). Die Exuvie wird dann nach hinten abgestreift (Abb. 2 B), wobei das Weibchen gedreht wird, so daß sich beide Partner dann mit ihren Ventralseiten gegenüberstehen („face-to-face“-Stellung Abb. 2 C). Sobald die Telomeren das Genitalsegment des Weibchens (8. Segment) umfassen und die Puppenhaut abfällt, beginnt die Kopulation.

Die Kopulation

Diese wird dadurch fortgesetzt, daß das Männchen die „face-to-face“-Stellung aufgibt und sein Abdomen aus der Ventralflexion in eine Dorsalflexion führt (Abb. 2 C—2 E). Das Männchen dreht sich dabei gleichzeitig seitlich ab, ohne jedoch die Lage zwischen seinem Hypopyg und dem weiblichen Genitalsegment zu ändern (Abb. 2 E). Auf diese Weise gelangen beide Partner in die definitive „end-to-end“-Stellung, bei der die Genitalöffnungen dicht aneinander schließen und das Männchen wieder steht (Abb. 2 F). Nun beginnt ein Hochzeitsflug auf der Wasseroberfläche, währenddessen das Männchen das Weibchen trägt.

Bei der „end-to-end“-Stellung umgreift das Hypopyg das weibliche Genitalsegment von unten. Die männliche Geschlechtsöffnung muß hierbei auf der Oberseite sein, um direkt an der des Weibchens zu liegen. Da der Penis sich auf der morphologischen Ventralseite des Hypopygs befindet, genauer gesagt, zwischen den beiden Basimeren ventral von der dorsalen Medianplatte (vgl. Abb. 3), muß das Hypopyg um 180° verdreht sein, um bei der obigen „end-to-end“-Stellung die richtige Lage zu haben (Hypopygium inversum; STRENZKE [7], DORDEL [1]). Dieses wird durch eine Torsionsbewegung des Postabdomens ermöglicht, die direkt nach dem Schlüpfen des Männchens beginnt und in der Regel vor der Kopulation weitgehend abgeschlossen ist.

Filmbeschreibung¹

Die Filmaufnahmen wurden an dem Laboratoriumsstamm einer Atlantikküsten-Population durchgeführt. Da die Mücke nur etwa 2—3 mm

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

groß ist und eine erhebliche objektivische Vergrößerung (mit dem leider unvermeidbaren Nachteil einer geringen Tiefenschärfe) notwendig war, mußte eine gewisse Unschärfe in einigen Bildteilen in Kauf genommen werden. Um den Schlüpfverlauf und die anschließende Kopulation an einem fixen Punkt vor der Kamera zu haben, wurde statt einer Wasserfläche ein festes Substrat (nasser, schwarzer Karton) gewählt. Der Verhaltensablauf verzögerte sich hierdurch in einigen Phasen geringfügig gegenüber dem auf einer Wasserfläche.

24 B/s

1. Schlüpfen der männlichen Imago (24 B/s). Das Vorderende der Puppe ist links; Auge, Antennenscheide und Flügelscheide sind erkennbar. Die mediane Häutungsnaht auf dem Thorax ist nicht sichtbar. Kontraktionswellen des Abdomens, von hinten nach vorn verlaufend, schieben die Imago durch die erweiterte Naht. Die Antennen stellen sich auf, sobald sie von der Exuvie frei sind. Die Extremitäten und die Flügel strecken sich während des Herausschiebens vermutlich bereits zur vollen Länge. Die Mücke steht sofort. Das Postabdomen mit dem Hypopyg bleibt noch einen Moment in der Exuvie hängen und wird bei den ersten Schritten der Mücke herausgezogen.

2. Wiederholung des Ablaufs bei einer anderen ♂-Puppe.

3. Übersichtsaufnahme über das „Schlüpfen“ der weiblichen Imago und die Kopulation (24 B/s). In der Bildmitte befindet sich auf gleichem Untergrund wie in Einstellung 1 eine ♀-Puppe. Ein erstes, dann ein zweites Männchen laufen mit schwirrenden Flügeln darauf zu. Das zweite Männchen ergreift die Puppe und streift am Weibchen die Puppenhaut ab. Die abgefallene Puppenhaut ist in Bildmitte zu sehen. Männchen und Weibchen nehmen zu diesem Zeitpunkt noch die „face-to-face“-Stellung ein. Das Männchen bemüht sich anschließend, das Weibchen in die „end-to-end“-Stellung (definitive Kopulationsstellung) zu schwenken. Dieses Abschwanken würde auf einer Wasserfläche schnell erfolgen, es ist hier offensichtlich durch die feste Unterlage erheblich erschwert und verzögert.

80 B/s

4. Abtasten der Weibchenpuppe durch das Männchen. Das Männchen betastet mit den Tarsen der beiden vorderen Beinpaare die Puppe. Sein Postabdomen mit dem Hypopyg ist nach ventral abgewinkelt. Das Männchen verharrt am Vorderende und versucht, die Häutungsnaht am Thorax zu finden.

5. Abtasten der Weibchenpuppe durch das Männchen. Die Weibchenpuppe ist mit dem Vorderende vom Untergrund abgehoben. Das Männ-

chen hat das Vorderende lokalisiert. Es hält sich an der Puppe mit dem mittleren und hinteren Beinpaar. Mit den Tarsen des vorderen Beinpaars wird die Thorax-Oberseite sorgfältig abgetastet. Dort würde die Häutungsnahnt aufplatzen. Bei der vorliegenden ♀-Puppe öffnete sich die Nahnt während der Aufnahmezeit nicht, das Männchen wandte sich später ab. 6. Abstreifen der ♀-Puppenhaut durch das ♂. Ein Männchen betastet eine Weibchenpuppe zunächst am Hinterende (links), dann am Vorderende (rechts). Die Ventralseite der ♀-Puppe ist auf den Beschauer zu gerichtet. Es läßt sich aber gut verfolgen, wie das Männchen sein nach unten abgewinkeltes Hypopyg in die Häutungsnahnt einführt. Hierbei verschieben sich beide Partner gegenüber der Kamera. Man sieht dann, wie die Anhänge des Hypopygs, die Telomeren (Abb. 3), unter die Puppenhaut greifen und alternierend längs des Weibchens nach hinten vorrücken. Die Exuvie wird dabei zusammengeschoben.

7. Wiederholung des Abstreifens bei einer anderen Puppe und Übergang zur Kopulation. Das Männchen liegt hier fast auf dem Rücken. Man sieht, wie seine Beine die Weibchenpuppe halten, während das Hypopyg die Puppenhaut abstreift. Das Weibchen krümmt sich dorsalwärts. Beide Partner stehen dabei mit ihren Ventralseiten zueinander („face-to-face“-Stellung), bevor das Männchen sich seitlich abdrehet und das Weibchen in die „end-to-end“-Stellung schwenkt.

8. „End-to-end“-Stellung der Kopulationspartner in Seitenansicht. Unterhalb des ♂-Abdomens befindet sich im Hintergrund der unscharfe helle Schatten der ♀-Puppenhaut.

Zur Entstehung des Films

Wissenschaftliche Daten: *Clunio marinus* Hal., Familie: Chironomidae-Orthocladiinae, Ordnung: Diptera (nähere Einzelheiten s. STRENZKE [7]). Die Imagines stammten aus einem Laboratoriumsstamm vom Standort Quiberon an der französischen Atlantikküste (vgl. NEUMANN [4]).

Technische Daten: Laboratoriumsaufnahmen am 23.—25. 2. 1970 im Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen und am 20.—26. 4. 1970 im Zoologischen Institut der Universität zu Köln. Kamera: Arriflex.

Beleuchtung: Ein Teil der Aufnahmen mit Blitzbeleuchtung; Zeitdehnung in einigen Einstellungen ca. 80 B/s.

Literatur

- [1] DORDEL, H. J.: The process of copulation in the marine chironomid *Clunio marinus* (Diptera). *Canad. Entomologist* **103** (1971), 404—406.
- [2] HASHIMOTO, H.: Peculiar mode of emergence in the marine chironomid *Clunio*. *Sci. Repts. Tokyo Kyoiku Daigaku*, B, **8** (1957), 177—186.

- [3] HASHIMOTO, H.: Ecological significance of the sexual dimorphism in marine chironomids. Sci. Repts. Tokyo Kyoiku Daigaku, B, **10** (1962), 15—46.
- [4] NEUMANN, D.: Die lunare und tägliche Schlüpfperiodik der Mücke *Clunio*. Steuerung und Abstimmung auf die Gezeitenperiodik. Z. vergl. Physiol. **53** (1966), 1—61.
- [5] NEUMANN, D., und H. W. HONEGGER: Adaptations of the intertidal midge *Clunio* to arctic conditions. Oecologia (Berl) **3** (1969), 1—13.
- [6] SNODGRASS, R. E.: A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithson. misc. Collins **135** (1957).
- [7] STRENZKE, K.: Metamorphose und Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Clunio* Hal. (Dipt.). (Terrestrische Chironomiden XXIV). Ann. Zool. Soc. „Vanamo“ **22**, No 4 (1960).

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1971 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 54 m, 5 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden 1970 im Rahmen eines Forschungsvorhabens über das Kopulationsverhalten und das Hypopygium inversum der Mücke *Clunio marinus*; die Aufnahmen wurden durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Köln (Lehrstuhl für Physiologische Ökologie), Prof. Dr. D. NEUMANN und H. J. DORDEL, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. RÜPPELL, R. DRÖSCHER und H. WITTMANN.

Inhalt des Films

Der Film zeigt Schlüpfen und Kopulation bei der geschlechtsdimorphen Mücke *Clunio marinus*. Allein das Männchen schlüpft selbständig. Das flügellose Weibchen wird erst während der Paarung vom Männchen aus der ♀-Puppe befreit. Hierzu betastet das Männchen die ♀-Puppe, bis es die dorsal gelegene Häutungsnaht am Thorax gefunden hat. Das Männchen führt dann sein Hypopyg in die Naht (face-to-back-Stellung) und schiebt mit ihm die Exuvie herunter. Wenn das Hypopyg das Genitalsegment des Weibchens umfaßt, liegen sich die Partner zunächst ventral gegenüber (face-to-face-Stellung). Bei der unmittelbar folgenden Kopulation stehen sie mit ihren Hinterenden gegeneinander (end-to-end-Stellung).

Summary of the Film

The film demonstrates the eclosion and the copulation of the sexually dimorphic midge *Clunio marinus*. The male emerges autonomously. The apterous female, in the contrary, has to be freed from the exuvie by the male during their mating. At first the male palpates the pupa, until the median

suture of the thorax is found. Then, the male puts its hypopygium into the open suture (face-to-back-position of the sexes), and strips off the pupal skin of the female. When the hypopygium clasps the genital segment of the female, both sexes are in a face-to-face-position. During the immediately following copulation the partners come to a long lasting end-to-end-position.

Résumé du Film

Le film montre l'éclosion et la copulation chez le moustique sexuellement dimorphe, *Clunio marinus*. Seul le mâle éclôt de façon autonome, sans aucune aide extérieure. La femelle aptère n'est libérée de l'enveloppe nymphale par le mâle, que pendant l'accouplement. Pour cela le mâle tâte la nymphe femelle jusqu'à ce qu'il trouve la ligne d'éclosion, située sur la face dorsale du thorax. Puis le mâle y introduit son hypopyge (position "face-to-back"), à l'aide duquel il repousse l'exuvie. Lorsque l'hypopyge saisit le segment génital de la femelle, les partenaires se trouvent tout d'abord ventre contre ventre (position "face-to-face"). Au cours de la copulation qui suit immédiatement après, ils sont accrochés l'un à l'autre par la queue (position "end-to-end").