PRIVATE LIBRARY OF WILLIAM L. PETERS

Zool. Jb. Syst. Bd. 101, S. 297-344 (1974)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel, Lehrstuhl für Ökologie (Direktor: Prof. Dr. W. Tischler)

Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten

Synecological and experimental investigations on the night-activity of insects

Von Wolfgang Kurtze

Mit 29 Abbildungen

Abstract

During two years more than 45 000 insects were caught by an UV-light-trap near Kiel (Schleswig-Holstein). The main climatic factors were registered automatically.

Flight and behaviour are influenced by endogenous factors. They concerned the height of the flight, the dazzlement and the time of appearence. For the investigation of the latter laboratory experiments were made with Lepidoptera. An ecological isolation in time of flight was found for related species of the same genus. Endogenous factors are synchronized with exogenous ones.

Light is most important. Flight-time differs according to cloudiness, day-length and season. — Moonlight can stop the flight (Lepidoptera Type) or initiate a new flight (Nematocera Type). Laboratory experiments with *Musca*, Lepidoptera and Coleoptera confirmed the outdoor observations. Contrary to tropical latitudes no lunar periodicity was found. Moonlight, however, is one factor that modifies the daily pattern of activity. — Especially many noctuids became flight-active not before the light of street-lamps in villages is switched off. The reaction corresponds to moonlight. It is suggested, however, that insect populations get used to the permanent light of cities.

Favourable flight conditions are given if temperature reaches more than 10 °C, with the exception of geometrids which prefer cooler nights. High temperature causes polyphasic flights for many night-active insects. Even day-flying species are active till midnight during warm nights.

High relative humidity (> 90%) stimulates the flight of various Nematocera, Trichoptera and Miridae. Rainy nights are not unfavourable to insect-activity, some Diptera are even favoured by such conditions. Only strong rainfall stops their flight.

When wind-velocity reaches more than 14 m/sec no flight occurs. As the flight depends on the heaviness of the insect-body, moths and the larger calyptrate flies are to be found in windy nights. Wind modifies the height of flight.

Most insect groups appeared between the end of July and August. Diptera dominated with 60,5%, most of which were Nematocera, specially Chironomidae and Anisopodidae. Lepidoptera ranged with 25,6% of the total catch. For all insect groups yearly and daily times of flight are given and their reaction toward the different factors is described.

Inhaltsverzeichnis

1.	inleitung
2.	ethode
3.	ntersuchungsstellen
4.	aktorenanalyse

20 Zool. Jb. Syst. Bd. 101

4.1.	Endogene Faktoren	0
4.1.1.	Verhaltensbedingtheiten	0
4.1.2.	Tageszeitliches Erscheinen	2
4.1.3.	Jahresrhythmik	6
4.1.4.	Tendenz zu zeitlicher Isolation	8
4.2.	Exogene Faktoren	0
4.2.1.	Tageslänge und Bewölkung	0.
4.2.2.	Temperatur	2
4.2.3.	Relative Luftfeuchte	7
4.2.4.	Regen	7
4.2.5.	Wind	9
4.2.6.	Mond	1
4.2.6.1.	Diptera	2
	Lepidoptera	4
4.2.6.3.	Korrelation zwischen Mondlicht und Temperatur	ő
4.2.7.	Straßenbeleuchtung	6
4.2.8.	Sonstige Faktoren	18
5.	Systematische Gruppen	28
5.1.	Allgemeiner Überblick	18
5.2.	Diptera	19
5.2.1.	Nematocera	29
5.2.2.	Brachycera	30
5.3.	Lepidoptera	12
5.4.	Rhynchota	35
5.5.	Coleoptera	5
5.6.	Hymenoptera	37
5.7.	Trichoptera 33	8
5.8.	Ephemeroptera	39
5.9.	Sonstige Ordnungen	Ю
Zusamı	nenfassung	11
Titomot	94	10

1. Einleitung

Bei ersten überwiegend quantitativen Untersuchungen über die Nachtaktivität der Insekten wurde mit Hilfe des Lichtfanges festgestellt, daß sich die Flugaktivität der Tiere nur auf bestimmte Nachtzeiten beschränkt. Dabei fanden die Lepidopteren besondere Beachtung (Williams 1935, 1936, 1939, 1940). Nach groß angelegten Versuchen von Williams folgten eine Reihe von Arbeiten, die sich mit der Nachtaktivität anderer Ordnungen beschäftigten. Die Ergebnisse zeigten, daß viele Ordnungen Sonderstellungen einnehmen. Es seien hier nur einige gründliche Analysen erwähnt: Ephemeriden (Tjønneland 1960), Zikaden (Beck und Scinner 1972), Trichopteren (Corbet et al. 1955), Dipteren (Corbet et al. 1961; Service 1971), Lepidopteren (Persson 1971). Außerdem wurden noch viele kleinere Untersuchungen veröffentlicht, die nicht alle genannt werden können. Es fehlte aber bisher der Versuch, möglichst alle die Nachtaktivität der Insekten bestimmenden Faktoren zu berücksichtigen. Daher ist es das

Ziel dieser Arbeit, durch umfangreiches, in mehreren Jahren erhaltenes, eigenes Datenmaterial einen Überblick über die Nachtökologie der in ihrer Lebensweise verschiedensten Insektengruppen zu geben, um so zu allgemeingültigen Aussagen zu kommen. Es stellten sich für die Nachtaktivität vor allem die Fragen: 1. Inwieweit darf auf eine endogene Rhythmik geschlossen werden? 2. Welchen Einfluß haben Außenfaktoren? 3. Welche Veränderungen erfährt der Anflug durch anthropogene Einflüsse? 4. Bestehen Unterschiede der Nachtaktivität nicht nur zwischen Arten, sondern auch zwischen verschiedenen Insektengruppen?

Für die Betreuung der Arbeit und manche Anregungen danke ich Herrn Prof. Dr. W. TISCHLER. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. F. Sick, der mir nützliche technische Hinweise gab. Frau Dr. I. MÜLLER-LIEBENAU bestimmte mir freundlicherweise die Ephemeropteren. Herrn Dr. R. König danke ich für die Determination der Braconiden. Herr Dr. Thelen ermöglichte mir die Durchführung des Lichtfanges in Kiel-Schilksee. Herr Diplom-Mathematiker B. Kalhoff stellte mir ein Computer-Programm zur Berechnung der Kurvenverläufe zur Verfügung. Frau M. Meyer-Jander, Herr H. U. Meyer und Herr Dr. W. Topp waren mir beim Einbringen des Materials behilflich. Ihnen allen sei herzlich gedankt!

2. Methode

Zur Fangmethode: Die Lichtfanganlage bestand aus einem Zeltstangengestell, über dem in 2 m Höhe über dem Erdboden 2 Leuchtstoffröhren die eingespannte Leinwand (110 cm breit, 150 cm hoch) beleuchteten. Zur Steigerung der Fangquote wurde oben eine Röhre mit UV-Licht benutzt, während die darunter liegende Röhre normales, weißes Licht ausstrahlte, um die Leinwand gut sichtbar auszuleuchten. Darunter wurde der Erdboden mit einem Tuch ausgelegt, damit auch tiefe und ruhige Flieger (z. B. Tipuliden, Coleopteren oder Rhynchoten) erfaßt werden konnten. In halbstündlichen Intervallen wurden kleinere Tiere mit dem Exhaustor gefangen, größere mit dem Fangnetz. Alle Fänge begannen in der Abenddämmerung und dauerten bis zur Morgendämmerung (ca. eine halbe Stunde nach SU bzw. vor SA je nach Witterung). Erste Fänge führte ich 1970 durch, 1971 fing ich von Monat März bis Dezember, 1972 und 1973 folgten zusätzliche Lichtfänge.

Die Messung von Temperatur, Feuchtigkeit und Luftdruck erfolgte mit Hilfe eines Thermo-Hygrographen und eines Barographen etwa 30 cm über dem Erdboden.

Zur Technik der Laborversuche: Lepidopteren wurden bei Versuchsbeginn in einen als Aktograph umgebauten Käfig eingebracht. Berührungen an einer Styroporplatte ergaben Ausschläge, die von einem Schreiber zeitlich registriert wurden. Zusätzlich wurden Beobachtungen bei Rotlicht durchgeführt. Über Versuchstechnik bei *Musea domestica* s. S. 323.

Im Text werden folgende Abkürzungen benutzt: SU (Sonnenuntergang), SA (Sonnenaufgang), MA (Mondaufgang), MU (Mondautergang), t_{\min} (nächtliche Minimum-Temperatur). Wenn nicht anders erwähnt, werden die Anflugmengen in den Grafiken logarithmisch dargestellt (log n+1). Bei Abbildung der Aktograph-Versuche werden auf der Ordinate die gezählten Peaks innerhalb einer Zeiteinheit abgetragen. Die angegebenen Zeiten sind auf MEZ bezogen. h=Stundenzahl nach einer Ausgangszeit, z. B. SU.

Die Kurvendarstellung erfolgte zunächst auf empirischem Wege, zusätzlich wurde ein Computer-Programm zur Kontrolle herangezogen. Zur Berechnung der Kurvenverläufe standen mindestens 20 Werte zur Verfügung, in der Regel waren es zwischen 30 und 40 Kurvenpunkte.

Fehlerkritik: Die Lichtfangmethode hat zweifellos Nachteile: So sind die Fangzahlen sowohl vom Verhalten der Tiere dem Licht gegenüber als auch von Aktivität und Zonierung innerhalb der Höhenschichten abhängig (Taylor und Carter 1961). Ferner kann eine große Attraktivität der Lichtquelle bestimmten Individuen gegenüber eine hohe Aktivitätsdichte vortäuschen. Ein Ziel der Arbeit war es außerdem, die Ergebnisse anderer Fangmethoden mit einbeziehen zu können (z. B.

Saugfallen: Lewis und Taylor 1965, Köderfallen: Lederer 1959). Eine gewisse persönliche Fehlerquelle bei Handfängen darf zwar nicht übersehen werden. Gegenüber automatischen Lichtfallen hat die Handfangmethode aber den Vorteil, daß viele Tiere auch außerhalb der Falle erbeutet werden. Gerade die wichtigen Anflugbeobachtungen sind bei automatischer Methode ausgeschlossen.

3. Untersuchungsstellen

Die Biotope liegen innerhalb der glazial geformten Hügellandschaft Schleswig-Holsteins. 60 von 68 Nachtfängen wurden 1970/71 in Kiel-Schilksee und am Bothkamper See, 13 km südlich von Kiel durchgeführt. Dadurch konnte auch die im weichseleiszeitlichen Ostholstein durch den Gewässerreichtum stark hervortretende limnische Fauna berücksichtigt werden.

Der Fangplatz in Kiel-Schilksee liegt mitten in einer Gartenlandschaft, in der Ziersträucher, Obstbäume und Wallhecken-Pflanzen typisch sind. Auch werden weite Bereiche von Ruderalpflanzen eingenommen. Der Biotop ist also sehr mannigfaltig. Lichtkonkurrenz durch abseits liegende Wohngebiete konnte keine negative Beeinflussung der Fangquoten hervorrufen. Das Untersuchungsgebiet besteht heute nicht mehr in seiner ursprünglichen Form.

Das Fanggebiet am Bothkamper See liegt ca. 750 m vom See entfernt auf einer Endmoränenkuppe, so daß der Einzugsbereich der Lichtquelle sehr groß war. Der Biotop ist sehr unterschiedlich gegliedert: Vor dem lichten Hochwald (mit Fagus sylvatica, Quercus robur, Larix europaea u. a.) liegt eine ehemalige Viehweide, die von vielen Unkräutern und Lichtungspflanzen überwachsen ist. Diese freie Fläche wird von Wallhecken und buschigem Gelände umgeben (Birkenanpflanzungen sind aspektbildend). Eine Lichtkonkurrenz bestand nicht. Bei 1970 durchgeführten Fängen wurde die Fanganlage in der Nähe des Bothkamper Sees (Siedlung Vielkiek) in einem Obstgarten vor einer ausgedehnten Viehweide aufgebaut.

4. Faktorenanalyse

4.1. Endogene Faktoren

4.1.1. Verhaltensbedingtheiten

Es ist bekannt, daß gewöhnlich weitaus mehr Männchen als Weibchen an Lichtquellen kommen. Dies betrifft besonders Lepidopteren (z. B. Malicky 1965; Itämies 1971; Persson 1971; Williams 1935), Culicidae (Service 1971), Tipulidae (Robertson 1939), Tabanidae (Corbet 1964), Heteropteren (Southwood 1960) oder Trichopteren (Corbet und Tjønneland 1955). In meinen Fängen befand sich z. B. unter 74 Sphingiden nur 1 Weibchen. Ein ähnliches Verhältnis erbrachten Notodontiden, besonders Pheosia. Ephemeropteren ergaben einen Männchenanteil von 88%, Necrophorus humator von 70%, N. vespillo von 90%, Melolontha melolontha von 100%. Im Gegensatz hierzu überwogen jedoch die \mathfrak{P} bei Anthomyiiden mit 71% und bei Musciden mit 70%.

Abb. 1 zeigt, daß die Methode der Saugfallen andere Werte liefert, da durch sie die Populationen innerhalb der verschiedenen Höhen, durch Lichtfallen nur Teile der Gesamtaktivität einer Höhenschicht erfaßt werden. Köderfänge registrieren bei Lepidopteren Nahrungsflüge (Lederer 1959), das Licht aber nur solche Flüge, bei denen größere Entfernungen und Höhendifferenzen überwunden werden. Letzteres betrifft in der Regel die paarungsaktiven und daher flugfreudigeren 33. Meistens sind die 99 gerade dann fluginaktiv, wenn die 33 sie chemotaktisch suchen (Edwards 1962). Lichtfangergebnisse sind also keineswegs als unzureichend zu werten (Taylor und Car-

TER 1961), sondern müssen mit Ergebnissen anderer Methoden in Zusammenhang gebracht werden. Ein solcher Vergleich erklärt z.B. warum einige Arten nur schwer oder fast gar nicht ans Licht kommen: die Noctuiden Cosmia und Amathes fliegen immer in den unteren Höhen. Wenn überhaupt, gerieten sie nur dort in den Lichtbereich (Tabelle 1). Ein anderes Beispiel boten Notodontiden: Da sie reduzierte Mundwerkzeuge haben, konnte es sich bei ihnen nur um Suchflüge zur Paarung handeln.

In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, wie und warum Insekten in die Lichtfalle einfliegen. Einige Voraussetzungen wurden schon genannt. Zunächst sollte bedacht werden, daß es sich nicht um "heliophile" Insekten (z. B. Koch 1950, 1955) oder um solche mit positiver Phototaxis (Malicky 1965) handelt. Nachtaktive Insekten reagieren in der Regel negativ phototaktisch. Wenn sie zum Licht kommen, dann nicht durch sinnvolle Reaktionen. Vielmehr fliegen sie meist irritiert und verlieren Richtungs- und Raumorientierung, wie sich sehr deutlich bei Sphingiden zeigte. Kleinere Flieger wie Ceratopogoniden, Chironomiden, Brachyceren flogen in engen Spiralen nur wenige cm entfernt um die Lichtröhre, größere in entsprechend weiteren Abständen, so daß sie manchmal etwas abseits sitzen blieben (Notodontiden, Lasiocampiden, Noctuiden). Normales Flugverhalten war erst nach Erreichen eines dunkleren, abseits gelegenen Platzes wieder möglich. Andererseits konnte ich beobachten, daß nachtaktive Carabus fast unbeeinflußt am Licht vorbeiliefen. Gogala et al. (1970), Hamdorf et al. (1971), wiesen bei Brachyceren und Hamdorf et al. (1972) bei Deilephila elpenor

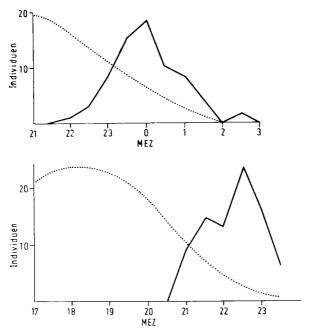


Abb. 1. Vergleich eigener Lichtfänge (—) mit Ergebnisse aus Saugfallen (. . .) von Lewis u. Taylor (1965). Oben: *Phytometra chrysitis* (Noctuidae), unten: *Cercyon unipunctatus* (Hydrophilidae).

Tabelle 1 Beobachtete Anflughöhen von Insekten innerhalb des Lichtkegels. Möglicherweise kann aus diesen Angaben auf die Strata geschlossen werden, in denen die Kopula stattfindet oder zumindest die Weibehen paarungsbereit warten

	Anflughöhe		
	über 2 m	2 m bis 50 cm	unter 50 cm
Notodontidae	×		
Sphingidae			×
Noctuidae	×	×	×
Cosmia			×
Amathes			×
Triphaena interjecta		×	
T. orbona		X	
T. pronuba	×		
T. fimbria	×		
Arctiidae	×	×	
Pyralidae		×	×
Tortricidae	×	×	×
Silphidae	×	×	
Melolontha, Aphodius	×	×	
Halticinae			×
Ophioninae		×	
Tipulidae		×	×
Trichoptera	×	×	

UV-Sehfarbstoffe nach. Das kann die Steigerung der Fangzahl durch Blendung besonders unter den Dipteren und Lepidopteren erklären, wenn UV-reiches Licht eingesetzt wird.

Es müssen also sowohl die unterschiedlichen Anflughöhen wie eine mögliche Blendung im Lichtfang der Insekten bei der Wertung der einzelnen Gruppen berücksichtigt werden.

4.1.2. Tageszeitliches Erscheinen

Schon Williams (1935) fiel auf, daß alle systematischen Einheiten ein endogen fixiertes, tageszeitliches Erscheinen aufweisen. In der vorliegenden Arbeit seien meine Ergebnisse für die verschiedensten Insekten-Ordnungen dargelegt. Zur Festlegung der Haupt-Flugzeiten wurde der Sonnenuntergang (SU) als Bezugspunkt benutzt. Dadurch können Standardabweichungen einfach ermittelt werden. Angabe von Helligkeitswerten erfolgte nicht, denn Lux-Änderungen in der 3. oder 4. Kommastelle sagen bei nachtaktiven Tieren wenig aus.

Die dämmerungsaktiven Ephemeroptera und Nematocera fliegen früher als die typischen nachtaktiven Lepidoptera und Trichoptera. Die übrigen Insekten ordnen sich zeitlich dazwischen ein. Eine ähnliche zeitliche Einnischung stellt sich beim Analysieren der Familien heraus, hier gezeigt am Beispiel von Lepidopteren (Abb. 2). Weitere Beispiele gibt Kap. 5. Die Arten einzelner Familien (Tabelle 2) isolieren sich ebenfalls zeitlich und ergänzen Abb. 2.

Tabelle 2 Gemittelte Flugmaxima ausgewählter Arten, deren mittlere Flugmaxima gesichert sind. Auf Geometriden wurde wegen teilweise hoher Standardabweichungen nicht eingegangen. Neben Ergebnissen von 1970 und 1971 werden die einiger Autoren mit herangezogen. Williams (1935) unterteilt die Fangnacht in 8 Intervalle, die im Jahresverlauf eingehalten werden. Die Ergebnisse sind also nicht stark fixiert. Standardabweichungen nicht tabellarisch aufgeführt, sondern in den folgenden Kapiteln eingehend behandelt

Arten		Zeiten ((h: min	h nach SU)	Andere Autoren
		$\frac{(11.1111)}{1971}$		
1.	Pyralidae			
	Eurrhypara urticata	5:00		
	Notarcha ruralis	2:45		
•	Tortricidae			
	Tortrix viridana	3:00		
3.	Arctiidae			
	Pragmatobia fuliginosa	1:00	1:30	
	Spilosoma menthastri	2:15	2:15	
	Lithosia neustria	2:30		
	L. complana	3:00		
	L. lurideola	4:00		WILLIAMS: 6
	L. lutarella	4:30		
	Arctia caja	3:30	3:00	
	Spilarctia lutea	4:00		Williams: 6
				Нітснех et al. (1969): 1.30 bi 2.30 Uhr
4.	Cymatophoridae			
	Habrosyne derasa	2:00		
	Palimsitis or	2:00		
	Diloba caeruleocephala	2:15		
	Thyatira batis	2:15		
5.	Drepanidae			
	Cilix glaucata	2:00		Williams: 5
	Drepana cultraria	2:15		
	D. falcataria	2:30		
	D. lacertinaria	5:00		
6.	Hepialidae			
	Hepialus hecta	0:00		
	$H.\ fusc one bosus$	1:00(?)	
	H. humuli	1:45	1:45	
	H. lupulinus			WILLIAMS: 1-2
	H. sylvinus	1:00		
	Lasiocampidae			
	Poecilocampa populi	1:00		ders. 2
	Cosmotriche potatoria	1:30	1:30	ders. 2
	Dasychira pudibunda	2:45	2:30	
	Malacosoma neustria	3:00	3:00	
	Porthesia similis	4:30	3:30	

Fortsetzung von Tabelle 2

Art	en	Zeiten	(h: min)	Andere Autoren	
		1971	1970	•	
8.	Limacodidae				
	$Cochlidion\ limacodes$	2:00			
9.	Noctuidae				
	Acronycta rumicis	2:00			
	Agrotis segetis	3:00(1	. Generat.)		
	A. exclamationis	2:45	3:00	Williams: 5	
				Persson (1971): 0.00 Uhr	
	$Amphipyra\ pyramidea$	2:00		,	
	$A.\ tragopoginis$	1:45		TAYLOR und CARTER (1961)	
				21.00 bis 22.00 Uhr	
	Apamea fucosa	3:00			
	Calymnia trapezina	3:30			
	Cerapteryx graminis	1:15	1:00		
	$Colocasia\ coryli$	2:30			
	Euplexia lucipara	1:45		HITCHEN et al.:	
				21.30 bis 22.30 Uhr	
	Hoplodrina alsines	2:00			
	Hydroecia micacea	4:15			
	$Parastichtis\ monoglypha$	3:15	3:00	WILLIAMS: $4-6$; TAYLOR	
				und Carter: 1.00 Uhr	
				HITCHEN et al.: 23.30 bis	
				0.30 Uhr	
	Parastichtis sordida	3:30			
	Phytometra gamma	2:25			
	P. crysitis	2:45	3:00		
	P. pulchrina	2:00	2:00		
	Polia contigua	2:30			
	P. cleracea	2:30	2:30		
	P. persicariae	3:00	2:30	HITCHEN et al.:	
				22.30 bis 23.30 Uhr	
	P. pisi	3:30	2:45		
	Polia serena	2:00			
	Rhyacia augur	2:15			
	R. brunnea	1:15		HITCHEN et al.:	
	70			22.30 bis 23.30 Uhr	
	R. c-nigrum	2:30		WILLIAMS: 2-4	
	To A at	9 90	9.00	TAYLOR und CARTER: 0.00 Uhr	
	R. festiva	3:30	3:00		
	R. plecta	2:15	2:30	**	
	R. putris	2:00	2:45	Hitchen et al.	
	D / : 1	2.62		22.30 bis 23.30 Uhr	
	R. triangulum	2:30	0.00/5		
	Scotogramma trifolii	1:45	2:30(?)		
	Sideritis comma	2:00	2:15	W	
	S. pallens	2:45	2:30	WILLIAMS: 4-6	
	Triphaena fimbria	4:15			

Fortsetzung von Tabelle 2

Arten	Zeiten (h:min)	Andere Autoren	
	$\overline{1971}$	197 0	_	
$T.\ pronuba$	3:40	3:00	Persson: 0.00 bis 2.00 Uhr Taylor und Carter 1.00 bis 2.00 Uhr	
$T.\ orbona$	2:50			
$T.\ janthina$	2:20	3:00		
10. Notodontidae				
Drymonia chaonia	1:45			
D. trimaculata	2:00			
$Lophopteryx\ cameliana$	2:15			
Notodonta anceps	3:00			
$N.\ dromedarius$	1:30	2:00		
$N.\ ziczac$	2:15	2:00		
Phalera bucephala	3:30	3:15		
$Pheosia\ dictaeoides$	4:30			
Pterostoma palpina	3:30			
Stauropus fagi	3:45			
11. Sphingidae			LEDERER (1959)	
$\stackrel{1}{Amorpha} populi$	4:30			
Pergesa alpenor	2:00	2:00	22.30 bis 23.30 Uhr	
$P.\ porcellus$	1:30		21.30 bis 22.30 Uhr	
Smerinthus ocellatus	3:45	3:00		
Sphinx ligus t ri	3:45	3:00	0.30 bis 3.00 Uhr	
Acherontia atropos			22.30 bis 24.00 Uhr	

Es ist noch zu erörtern, ob und in welchem Maße eine Spontanfrequenz vorhanden ist. Laborversuche ergaben, daß bei den untersuchten Noctuiden mit steigender Lichtintensität die Aktivitätsdichte abnimmt (Kap. 4.2.6.). Dagegen bleibt die endogene Komponente bei hohen urbanen Lichtintensitäten nachts erhalten (Kap. 4.2.8.). Zieht man Resultate von Larsen (1949) heran, so läßt deren Interpretation auf ein Vorhandensein endogen fixierter Spontanrhythmik im Dauerdunkel bei *Phytometra gamma* und *Amphipyra tragopoginis* schließen. Genau analysierte Versuche hierzu fehlten aber bisher.

Es wurden deshalb mit 2 nachtaktiven Lepidopteren Laborexperimente durchgeführt (Abb. 3). Die Grafik läßt den Schluß zu, daß die durch den Hell-Dunkel-Zeitgeber induzierte Rhythmik im DD weiterschwingt. Die 24-Stunden-Periodik wird nicht eingehalten, sondern bei Dasychira pudibunda um 1:45 h/d, bei Stauropus fagi um 2:00 h/d verkürzt. Nach Bünning (1963) ist die Abweichung vom 24-Stunden-Zyklus ein wesentliches Kriterium, das als Beweis für eine endogene Schwingung heranzuziehen ist.

Damit ist zwar nur ein Hinweis für eine endogene Komponente in der Rhythmik nachtaktiver Lepidopteren gegeben; die Wahrscheinlichkeit aber, daß Spontanfrequenzen bei allen nachtaktiven Schmetterlingen auftreten, ist sehr groß. Auf das Vorhanden-

sein von ebenfalls endogen festgelegten Aktivitätsphasen deuten Versuche von Thiele und Weber (1968) an nachtaktiven Carabus hin.

4.1.3. Jahresrhythmik

An 2 Beispielen soll die Jahresrhythmik diskutiert werden (Abb. 4). Die von Weidenblüten nahrungsabhängigen Monima spp. sind in der jahreszeitlichen Aktivitäts-

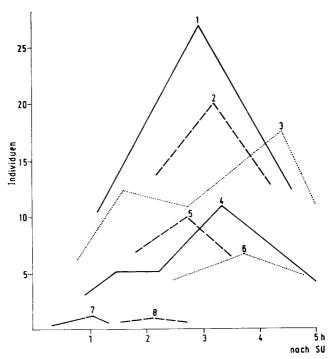


Abb. 2. Zeitliche Isolation am Licht erscheinender Lepidoptera (etwas schematisiert). 1 = Noctuidae, 2 = Geometridae, 3 = Tortricidae, 4 = Pyralidae, 5 = Notodontidae, 6 = Arctiidae, 7 = Hepialidae, 8 = Cymatophoridae.

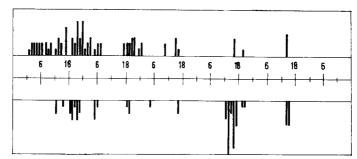


Abb. 3. Verschiebung der Tagesrhythmik von Freilandfaltern in DD. Oben: Stauropus fagi (Versuche mit 5 Tieren), unten: Dasychira pudibunda (3 Tiere). Aktograph-Versuch vom 25, 5, bis 30, 5, 1973. Zeitangabe in MEZ.

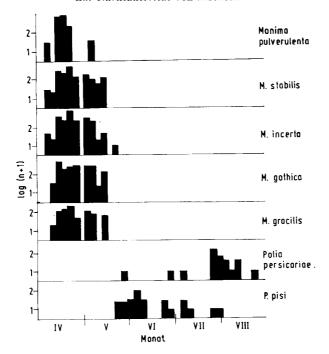


Abb. 4. Phänologie von Monima- und Polia-Arten (Noctuidae).

periodik mit dem Beginn der Weidenblüte (Salix) synchronisiert. Die Blüte der Salweide begann im Raum Kiel am 3. 4. 1971, der erste Anflug wurde am 8. 4. 1971 beobachtet. Am 31. 3. 1971 wurde noch kein Tier registriert.

Malicky (1970) betont bei der Interpretation ähnlicher Resultate, das reichhaltige Nahrungsangebot erlaube ein gleichzeitiges Erscheinen. Die Phaenologie dieser Arten muß aber auch im Hinblick auf Isolationsmechanismen (s. Mayr 1969) beurteilt werden, wie später noch ausgeführt sei.

Die Phänologie von *Polia persicariae* und *P. pisi* unterlag starken Witterungseinflüssen. Im Juli erschien *Polia persicariae* erst spät in großen Mengen, weil die Juli-Temperaturen oft bis $t_{min} = 6$ °C absanken. Eine Isolation dieser beiden Arten deutet sich dahingehend an, daß *Polia persicariae* weit später als *P. pisi* das Licht anfliegt.

Vergleiche mit englischen Fangdaten zeigen bei 15 untersuchten Arten besonders des Sommers und Spätsommers, daß Tiere aus dem Raum um Kiel etwas kürzere Flugzeiten haben (vgl. Williams 1939, 1940). *Poecilocampa populi* trat in England von 1933 bis 1936 sogar erst im November auf, erste Kieler Funde für diese Art lagen 1971 schon Mitte Oktober vor.

Kontinentale, osteuropäische Populationen haben durchweg eine ausgedehntere Aktivitätsperiodik als Tiere in Schleswig-Holstein (vgl. Kovacs 1959).

Bei allen Resultaten muß beachtet werden, daß hier kein homogenes Ausgangsmaterial verglichen werden kann, und andere Populationen unterschiedliche Praeferenzen aufweisen können.

4.1.4. Tendenz zu zeitlicher Isolation

Auf fixierte, nächtliche Flugzeiten und zeitliche Isolation verwandter Lepidopteren-Arten weisen Hitchen et al. (1969) und besonders Baker (1970) hin. Abb. 5 bis 7 legen erstmalig ausführliche Beispiele für Sphingiden und Noctuiden dar.

Im Frühjahr scheint die Flugzeit von *Monima*-Eulen isoliert (Abb. 5). Am 27. 4. 1971 wurde gegen 22.30 Uhr 0 °C gemessen. Trotzdem blieb die Rhythmik erstaunlich konsequent und war schon zu diesem Zeitpunkt abgelaufen.

Der Isolation 5 mitteleuropäischer Sphingiden-Männchen (Abb. 6) könnte noch $S.\ pinastri$ hinzugefügt werden. Die 3 gefangenen Individuen (ebenfalls alles 33) füllen die Lücke zwischen $P.\ porcellus$ und $A.\ populi$. Wegen zu geringer Fangquote muß das Ergebnis noch weitere Bestätigung finden.

Aufschlußreich ist die Triphaena-Rhythmik (Abb. 7). Ihr schließt sich noch T. fimbria an (5 Individuen), die nach T. pronuba schon in den Morgenstunden flog. Der Anflug von T. pronuba verschob sich zum August hin immer weiter nach Mitternacht; in den frühen Nachtstunden flogen dann T. pronuba und T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. pronuba in T. pronuba is T. pronuba in T. T. pronuba in T. T. pronuba in T. pro

Das Ergebnis bei Untersuchungen zweier Arctiiden wird in Kap. 5.3. ausführlich dargelegt.

Kraus (1968) betont, daß Luxusbildungen der Genitalstrukturen allein keinen Isolationsmechanismus darstellen können. Mayr (1969) stellt das Schema der "premating", "mating" und "postmating mechanisms" auf. Demzufolge ist die zeitliche Fixierung von Streckenflügen, bei denen \mathfrak{PP} aufgesucht werden, als ein "premating mecha-

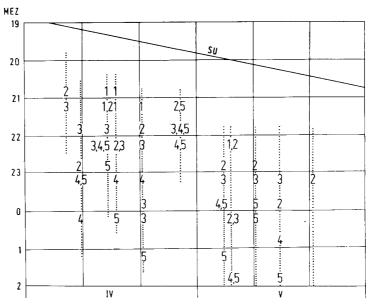


Abb. 5. Anflugmaxima von Monima-Arten. 1 = M. pulverulenta (139), 2 = M. incerta (221), 3 = M. stabilis (165), 4 = M. gothica (204), 5 = M. gracilis (86). Punktlinie = Fangtag und Fangdauer. In Klammern: Anflugmenge.

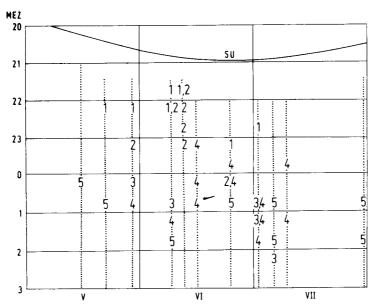


Abb. 6. Anflugmaxima von Spingidae. $1 = Pergesa \ porcellus (11), 2 = P. \ elpenor (12), 3 = Sphinx \ ligustri (12), 4 = Smerinthus ocellatus (20), 5 = Amorpha populi. Erklärung wie Abb. 5.$

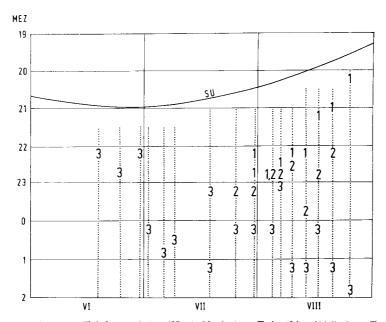


Abb. 7. Anflugmaxima von Triphaena-Arten (Noctuidae). 1 = T. janthina (114), 2 = T. orbona (31), 3 = T. pronuba (1201). Erklärung wie Abb. 5.

nism" einzustufen. Bei Nachtfaltern könnte dieser Punkt besonders wesentlich sein, da Farbsignale als Balzstimulus wahrscheinlich fehlen.

Von Sphingiden ist seit langem bekannt, daß Hybridenzüchtungen ohne weiteres zum Erfolg führen, von Bombyces wird ähnliches berichtet. Sogar Freilandfunde liegen vor (Wenzel 1966). Über Noctuiden schreibt Meyer (1966), daß Kreuzungen möglich sind. Er beobachtete aber, daß Triphaenen verschiedener Arten sich nach erfolgter Paarung nicht mehr lösen können. Über *Monima* spp. ist wenig bekannt. Wenn sich die Ansicht von Meyer (1966) als richtig erweisen sollte, dann ist die gefundene zeitliche Einnischung auch in diesem Fall sinnvoll, zumal jahreszeitliche Isolationen hier fast fehlen.

Isolationen der nächtlichen Flugzeiten (s. Kap. 4.1.2.) wurden bei entfernt verwandten Arten (z. B. Geometriden und Notodontiden) undeutlich eingehalten. Das beweist ebenfalls die Bedeutung der zeitlichen Einnischung.

4.2. Exogene Faktoren

4.2.1. Tageslänge und Bewölkung

Beobachtungen im Labor ergaben für einige Sommer-Noctuiden (A. exclamationis, P. crysitis, R. putris), daß bei einer Helligkeit von mehr als 15 Lux nicht mit Flugaktivität zu rechnen ist; die Zahl flugbereiter Tiere nahm jedoch unterhalb von 5 Lux zu. Im Freiland erfolgte der Abflug sogar erst bei noch niedrigeren Werten als 5 Lux.

Die Vertreter der untersuchten Ordnungen wiesen bestimmte Luxpräferenda auf s. Kap. 4.1.2.). Abb. 8 und 9 stellen dies für einige Lepidopteren dar. Während das Flugmaximum von A. exclamationis zur Zeit der Sonnenwende sogar erst 3 Stunden nach Sonnenuntergang gefunden wurde, ergab sich für die gleiche Art im Mai bzw. August schon ein etwa 2 Std. nach Sonnenuntergang fixiertes Flugmaximum. Gleichartige Resultate lieferten polyvoltine Arten wie P. erysitis, A. segetis oder besonders deutlich P. gamma. Ebenso war im Jahresverlauf bei den übrigen Ordnungen die gleiche Erscheinung deutlich. Die Erklärung dürfte im synchronen Verhalten bei entsprechenden Lichtintensitäten liegen, zumal Temperatureinfluß hier auszuschließen ist (s. Kap. 4.2.2.). Versuche mit Köder- und Saugfallen bringen bisher keine Angaben über Flugzeitdifferenzen innerhalb der Aspektfolge. Es kann deshalb nicht geklärt werden, ob eine ähnliche Synchronisation auch beim Nahrungsflug der Lepidopteren vorliegt.

In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, in welcher Weise die Anpassung nacht- und dämmerungsaktiver Insekten an die unterschiedlichen Lichtverhältnisse synchron zu den Breitengraden vollzogen wird. Vergleiche mit Lichtfangergebnissen vom 52. Breitengrad in England (HITCHEN, JACKSON und MEERS 1969) und eigenen Werten ergaben für 12 nachtaktive Lepidopteren eine Tendenz von 4:6:2 (früher: gleichzeitig: später). Resultate von Persson (1971) in Schweden (55°30' n. Br.) zur Zeit der Sonnenwende mit A. exclamationis können ebenfalls herangezogen werden. Für diese Art gilt, daß die schwedischen Tiere bei höheren Lichtintensitäten stärker flugaktiv sind als diejenigen aus dem Kieler Raum. Es ist denkbar, daß nachtaktive, nordische Tiere eine Tendenz zur Hellaktivität aufweisen. Bei südlicheren Tieren hingegen erfolgt wegen der reduzierten Dämmerungsphase ein früherer Anflug (vgl. dazu auch Kap.

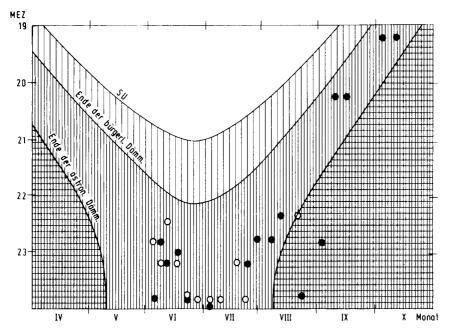


Abb. 8. Anflugmaxima von Agrotis segetis (●) und A. exclamationis (○) (Noctuidae).

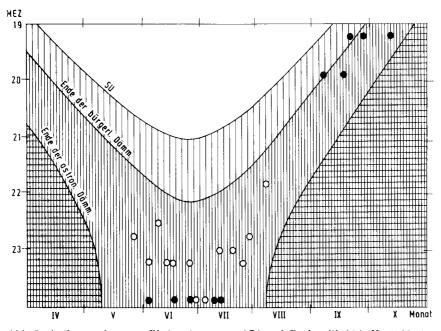


Abb. 9. Anflugmaxima von Phytometra gamma (●) und P. chrysitis (○) (Noctuidae).

5.3., Abb. 24). Thiele und Weber (1968) berichten über nachtaktive Carabiden ähnliches.

Änderungen der Lichtintensität durch Bewölkung beeinflußten auch den Zeitpunkt von Beginn und Maximum des Anfluges, wie Tabelle 3 für verschiedene Ordnungen zeigt. Besonders späte Dämmerungsflieger und nachtaktive Tiere (Lepidopteren, Trichopteren) sprachen sehon auf geringe Änderungen der Luxwerte im unteren Bereich besonders an.

Tabelle 3 Anflugzeiten der Insekten bei bedecktem (%/s bis */s) und unbedecktem (0 bis *1/s) Himmel.

Die von Mondlicht beeinflußten Nächte sind nicht berücksichtigt. Angaben in h (Std.: min) nach SU

Ordnung	Anflugbeg	Anflugbeginn		kimum
Ų.	bedeckt	${\tt unbedeckt}$	$\mathbf{bedeckt}$	unbedeckt
Trichoptera	1:12	1:26	1:58	2:52
Lepidoptera	0:48	0:59	2:43	2:57
Rhynchota	0:30	0:30	2:00	2:00
Coleoptera	1:08	1:13	1:37	2:23
Nematocera	0:54	0:54	1:15	1:18
Brachycera	0:51	0:53	2:06	2:06
Hymenoptera	1:00	1:06	1:20	1:30

4.2.2. Temperatur

Die Temperatur stellt einen der wichtigsten flugbestimmenden abiotischen Faktoren dar.

Hohe Fangzahlen bei relativ hoher nächtlicher Temperatur sind seit langem bekannt. Tabelle 4 belegt dies für Nematoceren. Die nächtlichen Durchschnittswerte werden im Optimalbereich in der Regel stark überschritten, bei Sciariden, Mycetophiliden und Ceratopogoniden sogar um weit mehr als das 10fache.

Tabelle 4 Angeflogene Individuenmengen in Abhängigkeit von der Temperatur, dargestellt am Beispiel der Nematoceren

Familien	optimaler Temperatur- bereich	Durchschnittszahl im TempOptimum	Durchschnittszahl/ Nacht
Trichoceridae	5- 7,5 °C(?)	9	9
Psychodidae	10-12,5 °C	20	8
Anisopodidae	12,5-15 °C	870	147
Tipulidae	$15 \! = \! 17,7 ^{\circ}\mathrm{C}$	32	8
Limnobiidae	15-17,5 °C	155	27
Sciaridae	15-17,5 °C	363	30
Culicidae	15-17,5 °C	89	12
Chironomidae	$15 - 17,5 ^{\circ}\mathrm{C}$	738	265
Ceratopogonidae	15-17,5 °C	532	50
Cecidomyiidae	15-17,5 °C	35	9,3
Mycetophilidae	17,5-20 °C	43	2,5

Andere, überwiegend dämmerungsaktive Insektenordnungen (bes. Hymenopteren, Rhynchoten und Coleopteren) verhielten sich entsprechend. Die Anflugaktivität nahm jedoch ab, sobald die optimale, nächtliche Minimumtemperatur überschritten war. Dies wurde an Hand von nachtaktiven Lepidopteren nachgewiesen: Im Vorfrühling und Frühling fliegende Noctuiden (z. B. Monima-Arten) mieden für die Jahreszeit zu hohe Temperaturen (ab 10 °C etwa) und erschienen in erhöhter Zahl bei niedrigen Temperaturen am Licht. Es ist denkbar, daß es sich hier um eine Anpassung an die geringere Wärme im Frühjahr handelt. Alma (1969) untersuchte das Problem beim Frostspanner Operophthera brumata. Die Temperaturoptima zweier Geometriden stellt Abb. 10 dar. Im Vergleich mit Noctuiden (Taylor 1961) liegen die Präferenda wahrscheinlich etwas tiefer.

Typisch für Nächte mit relativ hohen Temperaturen ist der Anflug von normalerweise tagaktiven Tieren. So flogen Bibioniden, Coccinelliden, Formiciden, Cynipiden, Chalcididen, Stratiomyiden, Calliphoriden, Tenthrediniden, sogar Rhopaloceren und Odonaten unter günstigen Umständen die Lichtquelle an, sofern die Temperaturen nicht unter 11 °C lagen. Über solche sporadischen Flüge gibt es eine Fülle von Beobachtungen (z. B. Koch 1941; Marten 1956; Mell 1954).

Der Anflug bei extremen Temperaturen ist mit einer Änderung des Flugverhaltens verbunden. Bei niedrigen Temperaturen mieden die Tiere den bei höheren Temperaturen üblichen Spiralanflug und flogen direkt und langsam auf die Lichtquelle zu. In einigen Fällen umkreisten sie gar nicht die Lampe und setzten sich sofort auf die Leinwand (z. B. Monima gracilis bei -1 °C, Triphaena pronuba bei 7 °C, P. gamma bei 4 °C, ebenso A. exclamationis, Chironomiden und Tipuliden der Herbstperiode bei Temperaturen unter 5 °C). Über eine Verminderung der Flügelschläge bei niedrigen Temperaturen berichtet Taylor (1961).

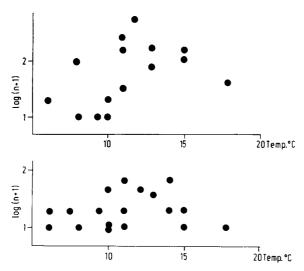


Abb. 10. Temperaturoptima von Cabera pusaria (unten) und Calothysania amata (oben) (Geometridae) Anflug zwischen 10° und 15°C optimal.

²¹ Zool. Jb. Syst. Bd. 101

In Verbindung mit der Temperatur soll im folgenden der Verlauf des Anfluges innerhalb einer Fangnacht analysiert werden. Vielgipfelige Kurven aller gefangenen Individuen wurden bei hohen Temperaturen registriert (Abb. 11). Lagen die Temperaturen unterhalb 10 °C, dann reduzierte sich die Zahl der Maxima, so daß nur das Dämmerungsmaximum noch eindeutig vorhanden war (Abb. 12). Die nicht dargestellte Temperaturspanne von 10—13 °C ergab für den Insektenflug einen zwischen den Kurven der Abb. 11 und 12 liegenden Verlauf. Williams (1935) kommt zu ähnlichen Resultaten ("good nights" und "bad nights"), ohne jedoch eine genaue Begründung zu geben.

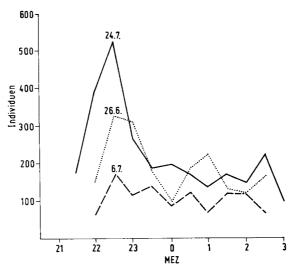


Abb. 11. Zeitliche Verteilungskurven aller am Licht gefangenen Insekten im Temperaturbereich $t_{min} > 13$ °C. Ergebnis: Ausgeprägte Polyrhythmik. t_{min} -Werte: 6. 7. 1971 = 14 °C, 26. 6. 1971 = 14 °C, 24. 7. 1971 = 18 °C.

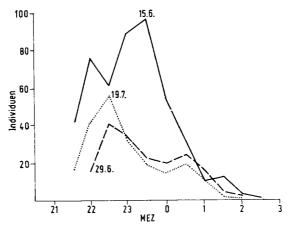


Abb. 12. Zeitliche Verteilungskurven aller am Licht gefangenen Insekten bei $t_{min} = < 10$ °C. Im Anflugsverlauf nur Dämmerungsgipfel ausgeprägt. t_{min} -Werte: 29. 6. 1971 = 7,5 °C, 19. 7. 1971 = 9 °C, 15. 6. 1971 = 9 °C.

Tabelle 5 Die Flugmaxima einiger Lepidopteren in unterschiedlichen Temperaturbereichen. Zeitangaben in Std.: min nach SU

Arten	durchschnittl. Flugmaximum	bei 5-10 °C	über 10 °C
Noctuidae:			
Phytometra gamma	2:12	1:36	2:42
P. chrysitis	2:45	2:30	3:00
Triphaena pronuba	3:38	2:48	4:15
T. orbona	2:50	3:00	2:48
T. janthina	2:18	1:30	2:30
Monima stabilis	2:57	2:42	3:30
M. gracilis	3:53	3:24	5:15
Geometridae:			
Bapta temerata	2:36	2:36	2:36
Biston betularius	3:03	3:06	3:00
Cabera pusaria	2:30	2:25	2:48
Calothysanis amata	2:45	2:24	4:06
Cidaria unangulata	2:30	1:30	2:36
Lomaspilis marginata	2:54	2:00	3:36
Selenia tetralunaria	2:48	2:00	3:00

Soll die zeitliche Verteilungskurve (Abb. 11, 12) genauer gedeutet werden, muß eine Analyse der Ordnungen vorgenommen werden. Als ein typisches Beispiel können Ichneumoniden gelten. Abb. 13 stellt ihr Anflugbild für den Temperaturbereich von 7,5—18 °C dar. Zweigipfligkeit der Anflugkurven tritt also erst ab 12,5 °C auf. Darunter liegende Temperaturen lassen keinen Bigeminus zu, die Dominanz des Abendmaximums

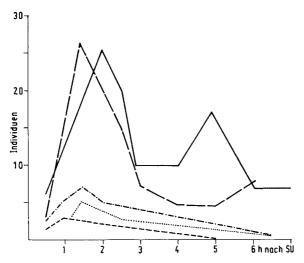


Abb. 13. Entwicklung eines temperaturgebundenen Bigeminus bei Ichneumonidae. Kurven für unterschiedliche Bereiche des t_{min} : <7,5 °C ----, 7,5-10 °C ..., 10-12,5 °C -.-., 12,5-15 °C - ---, 15 °C - (etwas schematisiert).

nimmt zu, die Anflugmenge stark ab. Nicht anders verhielten sich Dipteren, Coleopteren und Rhynchoten, zeigten also bei entsprechend hoher Temperatur zwei Dämmerungsmaxima.

Leichte Verschiebungen der Flugzeiten können durchaus durch die Temperatur induziert werden. Persson (1971) bewies dies für einige Noctuiden in Freiland und Labor. Tabelle 5 verdeutlicht diesen Aspekt an Hand eigener Beispiele. Die Resultate lassen erkennen, daß besonders Geometriden bei niedriger Temperatur den Flug zur Abenddämmerung hin verschieben.

Ein ähnliches Verhalten zeigten Nematoceren. Entsprechend stellt Syrjämäki (1966) fest, daß die Schwarmbildung bei Chironomiden an kalten Abenden früher einsetzt und entsprechend früh endet. Weitere Belege lieferten meine Beobachtungen an Colcopteren (besonders Halticiden und Hydrophiliden), Rhynchoten (vor allem Miriden und Aphididen) sowie Brachyceren (speziell Lonchopteriden, Empididen und Drosophiliden).

In enger Verbindung dazu müssen Untersuchungen über die Flugdauer bei unterschiedlichen Temperaturen gesehen werden. Abb. 14 läßt erkennen, daß bei einer nächtlichen Minimumtemperatur von 12—13 °C die etwa 6 Std. andauernde Dunkelphase (Juni—August) voll ausgenutzt wird. Liegt die Temperatur tiefer, verkürzt sich die Dauer des Anfluges. Lediglich die Geometriden machen wieder eine Ausnahme: nach steilem Kurvenanstieg wird die Nachtzeit schon bei vergleichsweise niedrigen Temperaturen zum Flug voll genutzt. Etwas undeutlicher fiel dieser Bezug bei anderen Ordnungen aus, jedoch nahm fast überall die Anflugdauer mit steigender Temperatur zu (Ausnahmen: einige Nematoceren und Lepidopteren, besonders Tiere der kälteren Jahreszeit).

Die Fülle der Beispiele verdeutlicht eine gewisse Flexibilität nachtaktiver Insekten der Temperatur gegenüber. Die Grundmuster der Tagesperiodik werden jedoch im ganzen eingehalten.

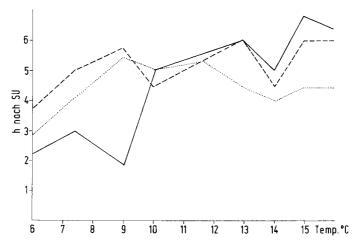


Abb. 14. Temperaturabhängige Anflugdauer von Geometridae (...), Noctuidae (---) und Torticidae (--). Werte von Mai bis August 1971.

4.2.3. Relative Luftfeuchte

Das Verhalten gegenüber der relativen Luftfeuchte wurde an Hand der Anflugmenge und des Flugbeginns geprüft.

Höhere Individuenzahlen von Lepidopteren an Lichtquellen wurden oft in schwülen Nächten vorgefunden (z. B. Daniel 1952; Koch 1953). Andere Autoren dagegen geben diesem Faktor bei Lepidopteren keinen großen Stellenwert (Larsen 1943; Geiler 1961). Meine Untersuchungen bestätigen die Ansicht der zuletzt genannten Autoren. Zwar gibt es bei zunehmender relativer Feuchte einen leichten Kurvenanstieg, diese schwache Steigung der Kurve ist jedoch nicht signifikant.

Im Gegensatz zu Lepidopteren kommen Nematoceren bei einer relativen Feuchte von mehr als 90 % häufiger ans Licht.

Um zu sehen, ob die relative Feuchte anflugstimulierend wirken kann, wurde das erste Flugmaximum mit der Luftfeuchtigkeit in Beziehung gesetzt. Es ergab sich, daß bei einigen Nematoceren-Familien der Anflug sofort in der Abenddämmerung beginnt, wenn hohe Feuchtegrade erreicht sind. War die Luftfeuchte gering, dann erschienen die Tiere bedeutend später, oft sogar erst in den Morgenstunden. Besonders deutlich war dies bei Tipuliden der Fall (Abb. 15). Feuchteabhängigen Nachtflug zeigten auch Limnobiiden und Anisopodiden. Ähnliche Ergebnisse über den Flugbeginn bei Tipuliden liegen von Rogers (1933) vor. Pinchin und Anderson (1936) und Robertson (1939) bearbeiteten Lichtfangresultate bei Tipuliden und stellten fest, daß optimale Anflüge bei bewölktem Himmel erfolgen. Diese — wenn auch ungenauen — Meßergebnisse können bestätigend herangezogen werden, da Bewölkungsgrad und relative Luftfeuchte eng korreliert sind.

4.2.4. Regen

Über die Wirkung von Niederschlägen auf die Nachtaktivität der Insekten ist wenig bekannt. Lediglich kurze Bemerkungen deuten darauf hin, daß Regen mit nicht zu hoher Tropfengröße den Flug von Lepidopteren wenig beeinflußt (Koch 1953, 1955; Lederer 1959).

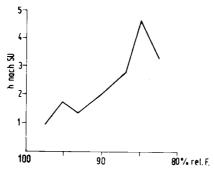


Abb. 15. Abhängigkeit des ersten Flugmaximums von der relativen Luftfeuchte bei Tipulidae. (Rel. F. gemessen ca. 1 h nach SU).

Regen und relative Luftfeuchte sind eng miteinander verknüpft. Trotzdem ergaben sich Tendenzen, die eindeutig auf eine Abhängigkeit des Anfluges von Niederschlägen hinweisen: Aus Tabelle 6 geht hervor, daß — außer bei Brachyceren — eine Anflugminderung bei Regen eintritt.

Tabelle 6	Stündliche Anflugzahlen bei Regen. Nächte mit Niederschlag: 12. Davon 3 mit Niesel-
	regen, 4 mit Dauerregen und 5 mit Regenschauern

Ordnung	Nieselregen	Dauerregen	Regenschauer	Regen	kein Regen
Lepidoptera	47,7	7,4	26,5	27,2	39,9
Brachycera	65,6	29,4	29,4	41,5	15
Nematocera	63,7	7,7	27,7	33	31,2
Hymenoptera	5,2	0,66	0,75	2,2	5
Coleoptera	3,0	1,1	1,0	1,7	2,71
Trichoptera	1,5	1,3	1,0	1,25	2,2

Ein Vergleich der Niederschläge verschiedener Intensität zeigt, daß Unterschiede im Flugverhalten deutlich werden: Nieselregen mit sehr geringer Tropfengröße läßt die Anflugquoten steigen. In Nächten mit Regenschauern dagegen geht der Anflug fast durchweg zurück. Bemerkenswert ist in diesem Fall, daß kurz nach Einsetzen des Regens die Fangquote oft stark zunimmt. Solche Anfluggipfel treten schon etwa 15 bis 45 sec. nach Einsetzen des Schauers auf. Bei Zunahme von Größe und Dichte der Tropfen werden die Tiere beunruhigt, fliegen auf und erscheinen am Licht (Abb. 16). Fast durchweg niedrige Lichtfänge wurden bei Dauerregen registriert. Es ist zu vermuten, daß Regen und durchnäßte Krautschicht den Flug hemmen.

Ein Vergleich der Insekten-Ordnungen zeigte eine starke Zunahme des Anfluges unter den Brachyceren, besonders bei großen calyptraten Fliegen. Es ist zu vermuten, daß bei diesen Tieren eine höhere mechanische Reizbarkeit vorliegt. Die Ansicht wird durch die Beobachtung gestützt, daß bei häufigem Begehen der Krautschichtvorübergehend höhere Anflugziffern erreicht wurden. Auch scheint es, daß Trichopteren in Regennächten weite Flüge meiden. Hymenopteren und Coleopteren werden bei intensiveren Niederschlägen stark im Flug gestört. Nematoceren und Lepidopteren erreichten die

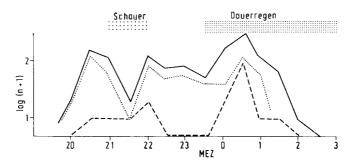


Abb. 16. Wirkung von Regenschauer und Dauerregen auf Nematocera (-), Chironomidae (...) und Mycetophilidae (---). 16. 4. 1971: $t_{min} = 7.5$ °C.

niedrigste Flugdichte bei Dauerregen. Die robusten Tipuliden flogen unter solchen Bedingungen aber weiter.

Abweichungen vom Mittel der Anflugzeit sind ebenfalls festzustellen. Dazu Tabelle 7 mit ausgewählten Beispielen von Lepidopteren. Es fehlen einige Werte, weil manche nicht bei Dauerregen flogen.

Tabelle 7 Anflugzeiten einiger Lepidopteren bei Regen. Da während des Hochsommers und Frühlings Niederschläge häufig waren, wurden nur Arten aus solchen Jahreszeiten ausgewählt. Weitere Bespiele würden ähnliche Tendenzen aufzeigen

Art	Nieselregen	Dauerregen	Schauer	kein Regen
Sphingidae:				
$P.\ porcellus$	1:30	_	1:45	1:30
$S.\ ocellatus$	3:30	3:45	4:00	3:45
Notodontidae:				
$D.\ chaonia$	1:30	-	2:00	1:45
$P.\ bucephala$	3:30	_	2:30	3:45
Noctuidae:				
Λ . exclamation is	2:45	2:45	2:00	2:45
$P.\ chrysitis$	2:45	2:30	2:15	2:50
$R.\ putris$	1:45	2:00	1:30	2:15
$P.\ serena$	2:00		1:45	2:00
Geometridae:				
$B.\ betularius$	2:45	_	3: 1 5	3:00
$C.\ pusaria$	2:15		1:45	2:30
L. marginata	3:00	_	2:30	3:00
P. dolabraria	2:15	_	1:45	2:15

Die Ergebnisse zeigen, daß die kräftigen Sphingiden und Notodontiden vom Regen fast gar nicht gestört werden. Die etwas kleineren Noctuiden flogen bei Regen oftmals etwas früher an. Geometriden erschienen in regenreichen Nächten selten am Licht. Große Arten wie Biston hielten aber ihre Flugzeit ein, während zartere Tiere bei Regen früher anflogen. Der Grund könnte in einer Flugbeunruhigung durch das Aufschlagen der Regentropfen liegen.

Aus beiden Tabellen kann gefolgert werden, daß besonders kleine und zarte Insekten durch größere Niederschlagsintensitäten zumindest zeitweise im Flug gehemmt werden, größere, kräftige Tiere dagegen Rhythmik und Anflugquoten fast einhalten.

4.2.5. Wind

Die Windgeschwindigkeit stellt einen dominierenden Faktor dar, der den Flug der Insekten zum Erliegen bringen kann. Larsen (1949) untersuchte dies exemplarisch an *P. gamma*, Lange und Weissinger (1972) im Labor an Tortriciden. Bei einigen Nematoceren wurde eine besonders hohe Windempfindlichkeit bei der Schwarmbildung festgestellt (Savolainen und Syrjämäki 1971; Service 1971).

Aus Tabelle 8 geht hervor, daß kein Anflug an die Leinwand ab 14 m/see erfolgte. Dabei widerstehen Lepidopteren hohen Windgeschwindigkeiten eher als Dipteren. Geometriden mit großer Flügelfläche und geringem Körpergewicht stellten den Flug besonders früh ein, Noctuiden erreichten die Lichtquelle noch bei 10,8—13,8 m/sec. Andere Gruppen zeigen ebenfalls die Abhängigkeit. So konnten Museiden und Anthomyiiden noch bei 9,5—12,4 m/sec die Lichtquelle anfliegen, während Drosophiliden und Sphaeroceriden bei 5,5—7,9 m/sec den Flug einstellten, Agromyziden bereits bei 3,4 bis 5,4 m/sec. Ein ähnliches Bild zeigen Nematoceren.

Tabelle 8 Einstellung des Anfluges in Abhängigkeit von Windstärke bei Individuen verschiedener Gruppen

Gruppe	${\bf Beauford\text{-}Grade}$	m/sec
alle Insekten	6	10,8-13,8
Lepidoptera	6	10,8-13,8
Noctuidae	6	10,8 - 13,8
Muscoidea	5-6	9,5-12,4
Tipulidae	5	8,0-10,7
Limnobiidae	5	8,0-10,7
Anisopodidae	5	8,0-10,7
Chironomidae	õ	8,0-10,7
Trichoceridae	4 - 5	6,7-9,4
Psychodidae	4 - 5	6,7 - 9,4
Geometridae	4	5,5-7,9
Sciaridae	4	5,5 - 7,9
Ceratopogonidae	3	3,4-5,4
Cecidomyiidae	3	3,4-5,4

Der Anflug bei so großen Luftbewegungen ist verständlich. In windreichen Nächten gelangten überdurchschnittlich viele Insekten von der Leeseite her an die Lichtquelle. Auch die bekannten Flughöhen wurden nicht mehr eingehalten; die Tiere kamen aus niederen Höhen zur Lichtfalle. Nur so läßt sich z. B. der Anflug einiger Psychodiden noch bei 6,7—9,4 m/sec erklären. Lange und Weissinger (1972) berichten von Tortriciden ebenfalls über veränderte Flughöhen.

Einige modifizierte Verhaltensweisen verdienen Erwähnung: der bei unbewegter Luft von Noctuiden eingehaltene Spiralflug kann schon ab 3,4—5,4 m/sec nicht mehr erfolgen. Auch wird nach meinen Beobachtungen der Aufflug der Tiere aus der Krautschicht erschwert (s. auch Lange und Weissinger 1972).

Diese Ergebnisse verdeutlichen, daß die Tiere versuchen, die Flugaktivität auch bei höheren Windgeschwindigkeiten beizubehalten. So wurde z. B. für Monima-Arten und Agrotis exclamationis ganz zweifelsfrei festgestellt, daß Anflugfolge und Anflugzeit trotz Wind erhalten blieben. Bei zu großer Windstärke werden die Flüge jedoch eingestellt.

4.2.6. Mond

Die Helligkeit des Mondlichts überschreitet nicht 0,4 Lux und variiert je nach den mit der Mondstellung zusammenhängenden Gegebenheiten. Die spektrale Zusammensetzung entspricht der des Sonnenlichtes. Bauer und Glutz (1968/69) berichten bei Gänsevögeln von einer Lunaraktivität, die auch von mir bei Anser anser beobachtet wurde. Daß der Mond eine Richtungsorientierung zuläßt, wiesen Jander (1957) bei Formica rufa und Papi (1960) bei Talitrus nach.

Bei lunarperiodischen Untersuchungen an Fluginsekten ist folgendes zu bedenken: Erstens stellt der Mond der Lichtfalle gegenüber eine Lichtkonkurrenz dar. Die wenigen Noctuiden, die am Licht erscheinen, sind bei Mondlicht weniger geblendet, ihre Spiralflüge brachten sie oft aus dem Lichtkegel. Ähnliche Beobachtungen konnte ich innerhalb der Stadt bei meinen Lichtfallenfängen in der Nähe von Lichtmasten machen. Ferner erschienen oft flugbereite Tiere in der Nähe des Fangplatzes bei Mondlicht nicht an der Lichtfalle. Schließlich bewiesen Versuche, daß die lichtmindernde Wirkung von Sträuchern den Anflug nachtaktiver Insekten sofort steigert, denjenigen dämmerungsaktiver Tiere aber eher senkt. Persson (1971) führte mit Noctuiden Käfigversuche durch und erzielte gleiche Resultate.

Seit langem ist bekannt, daß beim Lichtfang in mondhellen Nächten weniger Lepidopteren erscheinen. Williams (1936) hat dieses Phänomen besonders gründlich an Noctuiden analysiert. Da außer über Lepidopteren genauere Angaben fehlen, soll Tabelle 9 die Mengenverhältnisse anderer Ordnungen wiedergeben.

Tabelle 9 Anflugmengen (Individuen) bei Mondlicht unterschiedlicher Lichtintensität. Mondhelligkeit im Frühjahr und Herbst ca. 0,3-0,4 Lux; die des Sommers und Spätsommers ca. 0,25-0,3 Lux nicht überschreitend (Angaben für Vollmond)

Ordnungen	Mond unsicht-	Mond sichtbar	Mond si	chtbar
	bar		$\frac{1}{2}$ $-1/1$	0-1/2
Insekten	1039	813,5	866	761
Brachycera	172	186	206	66
Nematocera	404	246,5	298	195
Coleoptera	42,2	29	44	14
Lepidoptera	341	297,5	256	339
Hymenoptera	30	18,4	23,8	13
Rhynchota	37,2	70	125	1 5

Ein Vergleich der Spalten I und II zeigt, daß weniger Insekten in klaren, mondhelen Nächten erscheinen. Die Schlußfolgerung, daß mondhelle Nächte überhaupt für den Flug von Insekten ungünstig sein müßten, erweißt sich aber als unzutreffend. Abgesehen von vorwiegend nachtaktiven Lepidopteren erscheinen mehr dämmerungsaktive Insekten bei hellem Mondschein. Fangdifferenzen zwischen "Mond sichtbar" und "Mond unsichtbar" sind auf die negativen Einflüsse von niedriger Temperatur, relativer Feuchte u. a. in strahlungskalten Nächten zurückzuführen. Untersucht man

die Anflugaktivität in Mondnächten genauer, dann bestätigt sich, daß dämmerungsaktive Insekten unter diesen Bedingungen aktiver sind.

4.2.6.1. Diptera

Abb. 17 und 18 geben den Anflugverlauf von Nematoceren innerhalb zweier Mondnächte wieder. Die Beispiele machen eine gesteigerte Flugaktivität bei Mondhelligkeit deutlich. Das intensivere Dämmerungsmaximum im August ist jahreszeitlich bedingt; der ausgeprägte Kurvengipfel im September ist auf den großen Einfallswinkel des Mondlichts im Herbst zurückzuführen. Andererseits ist die Anflugquote echter nachtaktiver Insekten (s. Kap. 5.3.) rückläufig, wenn der Mondschein einsetzt (s. auch Persson 1971). Dies wurde noch durch Fangergebnisse in einer Nacht mit Mondfinsternis (6. 8. 1971) bestätigt.

Vergleicht man die Flugdauer nacht- und dämmerungsaktiver Insekten, so bietet sich ein ähnliches Bild. Tabelle 10 veranschaulicht dies exemplarisch an Nematoceren. Bei den meisten Familien waren die Flugzeiten bei Mondlicht länger. Chironomiden,

	Anflugdauer	:
	mit Mond	ohne Mond
Anisopodidae	3:28	3:18
Bibionidae	1:00	1:36
Cecidomyiidae	1:42	2:50
Ceratopogonidae	2:45	2:33
Chironomidae	4:45	3:52
Culicidae	2:14	1:56
Limnobiidae	3:07	2:32
Mycetophilidae	1:26	1:18
Psychodidae	1:55	1:33
Sciaridae	2:42	2:25
Simuliidae	1:21	1:21
Tipulidae	2:15	2:06
Trichoceridae	2:00	1:51

Tabelle 10 Anflugverhalten von Nematoceren bei Mondlicht. Angaben in h: min

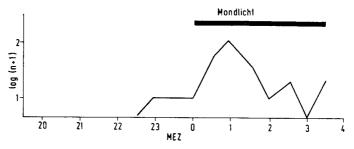


Abb. 17. Flug der Chironomidae in einer mondhellen Nacht (11. 9. 1971). Mond ab 0.00 Uhr sichtbar ca. $^{3}/_{4}$, abnehmend. $t_{min} = 12$ °C.

Psychodiden und Limnobiiden scheinen auf lunaren Einfluß besonders leicht zu reagieren.

Tabelle 11 zeigt Laborversuche mit Musca domestica. Sie stützten sich überwiegend auf fotografische Auswertungen. Dazu wurden 20 Tiere in Glaskolben gesperrt. Bei allen Versuchen hatte die Hellphase ("Mond an") einen Betrag von 0,25 Lux (gemessen im Käfig bzw. neben den Glaskolben). Die Temperaturen betrugen 16—18 °C. Die Versuche dauerten je eine Woche.

Bei "Mond an" nimmt die Bewegungsaktivität innerhalb von 5—12 see zu, bei "Mond aus" erfolgt eine schnelle Abnahme. Es scheint gerechtfertigt, dieses Versuchsergebnis auch auf dämmerungsaktive Insekten zu übertragen, die von der Lichtfalle registriert wurden.

Tabelle 11 Mobilität von $\it Musca\ domestica\ (n=20)$ im Labor bei Mondhelligkeit. Auswertung nach Fotografien

Lichtverhältnisse	Sichtbare Tiere	Tiere im oberer Flaschenhals
"Mond aus"	14	6
(1 Std.)	14	5
	14	4
	Ø 14	Ø 5
"Mond an"	19	7
(1 Std.)	18	8
	15	8
	17	7
	Ø 17,2	Ø 7,5
"Mond aus"	15	6
(1 Std.)	13	6
	16	10
	16	11
	1 5	7
	15	7
	12	5
	Ø 14,6	\varnothing 7,4

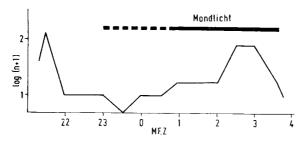


Abb. 18. Flug der Anisopodidae bei Mondlicht (9. 8. 1971). Mond ab 1.00 Uhr voll sichtbar, ca. $^{3}/_{4}$, abnehmend. $t_{min} = 11$ °C. Gestrichelt: Mondlicht noch schwach.

4.2.6.2. Lepidoptera

Gerade umgekehrt verhielten sich einige Lepidopteren-Familien (Tabelle 12). Typisch dämmerungsaktive Familien sind z. B. Pyraliden, Tortriciden, Coleophoriden und Sphingiden, die eine Zunahme der Flugdauer bei Mondlicht zeigten. Späte Flieger z. B. Noctuiden werden durch Mondlicht gestört.

Familie	Flugdauer in h		Flugtyp
	ohne Mond	mit Mond	
Cymatophoridae	5:30	0:20	früh
Sphingidae	0:54	0:58	früh
Pyralidae	3:25	4:18	früh
Tortricidae	4:12	4:43	früh
Lymantriidae	0:42	0:50	früh
Coleophoridae	0:00	1:00	früh
Noctuidae	5:06	4:45	spät
Geometridae	4:12	4:54	spät
Pterophoridae	0:48	0:37	spät

Tabelle 12 Flugdauer bei lunarem Einfluß am Beispiel von Lepidopteren

In diesem Zusammenhang ist die Flugverlängerung bei einigen Geometriden beachtenswert. Auswertungen ergaben, daß Arten vorhanden sind, die zu erhöhter Flugbereitschaft bei Mondlicht neigen. (Möglich erscheint mir dies bei einigen Cidaria, Ortholitha und Sterrha-Arten, ferner bei Cabera pusaria, Calothysanis amata, Crocallis elinguaria, Phalaena syringaria, Semiothisa notata.) Lepidopteren reagieren also nicht so einheitlich wie Nematoceren.

Laborversuche mit einem Aktographen sollten die Reaktion auf "Mond an" bzw. "Mond aus" prüfen. Sie wurden bei Lepidopteren 1972 um Neumond ausgeführt, um eine möglicherweise vorhandene langfristige Lunarrhythmik auszuschalten. Erste Kontrollversuche ergaben bei "Mond aus" die erwartete dem Freiland analoge Reaktion

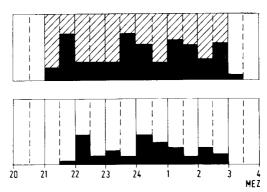


Abb. 19. Laborversuche mit Agrotis exclamationis (Noctuidae) (10 Versuchstiere) bei "Mond aus" (oben) und "Mond an" (unten). Versuchstemperatur: 19 °C. Man beachte den etwas verspäteten Aktivitätsbeginn bei "Mond an". Dunkelperiode schraffiert. Ordinate = Grad der Aktivität.

(Abb. 19). Sie beginnt mit einem ersten Maximum nach "Licht aus", das der Aktivität für die Nahrungsaufnahme im Freiland entspricht. Die späteren Gipfelpunkte sind auf Paarungsaktivitäten zurückzuführen (wie ich sie bei den Lichtfallen im Freiland registrieren konnte). Versuche mit "Mond an" zeigen stark gedämpfte Aktivität; die Abstände zwischen den einzelnen Maxima blieben jedoch im Kurvenverlauf erhalten. Wurde der Lichtregler alternierend auf "Mond an" und "Mond aus" geschaltet, so ergab die Auszählung der Gipfel eine Aktivitätsverringerung im ersten Fall, eine Steigerung im 2. Fall (Abb. 20). Die Laborergebnisse beweisen für die beiden als Musterbeispiele gewählten Arten: 1. Es gibt wahrscheinlich keine echte Lunarperiodizität bei Noctuiden, sonst hätte bei Neumond keine Reaktion auf "Mond an" erfolgen dürfen. 2. Bei "Mond an" legen die Tiere sofort Ruhephasen ein. 3. Es gibt getrennte Nahrungsund Paarungsaktivitäten. 4. Trotz "Mond an" bleibt eine Aktivitätsrhythmik erhalten. Dies ist zugleich ein Hinweis für eine fixierte tageszeitliche Rhythmik, die mit dem Lichtfaktor synchronisiert ist.

Zieht man die Käfig-Versuche von Persson (1971) mit heran, die im Freiland ausgeführt wurden (er untersuchte Monima-Arten, Triphaena pronuba und Agrotis exclamationis), dann können meine Feststellungen mit noch größerer Sicherheit für Noctuiden verallgemeinert werden.

4.2.6.3. Korrelation zwischen Mondlicht und Temperatur

Nach Tabelle 13 erscheinen viele Käfer in Mondnächten bei Temperaturen, die um ca. 2 °C niedriger liegen als beim Flug in dunklen Nächten. Sie unterschreiten die untere optimale Grenze der Flugtemperaturen nur in Mondnächten.

Etwas anders lagen die Verhältnisse bei den untersuchten Ephemeriden. Sie flogen auch in kalten Mondnächten regelmäßig in großen Mengen (fast alle Tiere wurden bei Mondschein gesammelt). Auf derartige langfristige "Lunarperiodizitäten" wies bereits Hartland-Rowe (1955, 1958) hin. Das gleiche konnte ich an häufig am Licht erscheinenden mitteleuropäischen Ephemeriden nachweisen, bei Caenis horaria über zwei Mondphasen hinweg und andeutungsweise auch bei C. robusta.

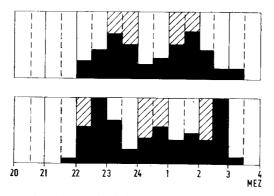


Abb. 20. Laborversuche mit 2stündig wechselndem "Mond an" und "Mond aus" am Betspiel von *Phytometra chrysitis* (Noctuidae) (10 Versuchstiere). Versuchstemperatur: 18 °C. Dunkelperioden schraffiert. Ordinate = Grad der Aktivität.

Tabelle 13 t_{min} beim Anflug von Käfern an die Lichtquelle bei Dunkelheit und Mondhelligkeit

	Anflugtemperatur (°C)	
	ohne Mond	mit Mond
antharidae	10	12
urculionidae	10	12
Halticinae	12	12
ydrophilidae	12	11
carabaeidae	13	12
taphylinidae	13	11
ilphidae	13	11
agriidae	15	13
Oytiscidae	14	13
occinellidae	15	13
arabidae	13	9,5
Clateridae	15	11

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß es sich bei den aus den Mondnächten gewonnenen Fangergebnissen nicht nur um Lichtkonkurrenz durch den Mond handelt. Vielmehr ist die Tagesrhythmik mit entscheidend dafür, daß die Flüge bestimmter Insekten in die Dämmerungsphase oder in die Nacht fallen. Auf diese Weise konnte z. B. nachgewiesen werden, daß unter den Schmetterlingen die Coleophoriden und Adeliden ohne Mondlicht keine nächtliche Flugaktivität besitzen.

Das Mondlicht ist damit ein Faktor, der das tagesrhythmische Aktivitätsmuster modifizieren kann.

4.2.7. Straßenbeleuchtung

Nachtaktive Insekten werden durch Straßenbeleuchtung beeinflußt. Um solche Fangergebnisse mit denen in unbeleuchteten Biotopen zu vergleichen, wurden im Sommer 1971 und 1972 6 Versuche durchgeführt. Der Einfluß von Straßenlaternen konnte erstens in einer Gartenlandschaft (in Ostholstein), 2. auf einem hell beleuchteten Parkplatz (Kiel) geprüft werden.

Die Lichtfänge innerhalb der Gärten wurden durch das Abschalten aller im Dorf befindlichen Laternen um 0.00 Uhr verändert. 2 Kurvenverläufe (Abb. 21) belegen dies. In beiden Fällen stiegen nach dem Wegfall der Lichtkonkurrenz die Fangquoten an, am deutlichsten bei Noctuiden. So hatten alle früh anfliegenden Arten unter ihnen (P. gamma, S. trifolii, A. tragopoginis) infolgedessen 2 Maxima: je eines vor bzw. nach Mitternacht. Derartiges gab es bei Dipteren nicht. Vielleicht werden nur Fluginsekten, die längere Strecken zurücklegen, stärker vom Straßenlicht beeinflußt.

Bei Versuchen innerhalb der Stadt lagen vergleichsweise höhere Lichtintensitäten (ca. 0,5 Lux) vor. Die Lichtquellen sind gleichmäßiger verteilt, vom Straßenlicht wenig erfaßte Refugien (0,2-0,1 Lux) seltener. Die Fangquoten lagen hier auch niedriger. Stadt: Gartenlandschaft: Biotop ohne Lichtbeeinflussung ergab etwa ein Verhältnis von 1:7:13. Es konnte vermutet werden, daß urbane Tiere später anfliegen, weil über

die gesamte Dunkelzeit hinweg in solchen Arealen eine immer der Dämmerung entsprechende Lichtstärke herrscht. Dennoch waren die Anflugmaxima aller geprüften Arten denen in lichtfreien Biotopen fast gleich (Tabelle 14).

Tabelle 14 Anflugzeiten von 5 Lepidopteren und 1 Käfer (Cercyon) in der Stadt (hell erleuchteter Parkplatz) verglichen mit den Erscheinungszeiten in einer Umgebung ohne Lichtkonkurrenz (Zahlen = Std. nach SU)

Arten	Parkplatz Kiel	Schilksee und Bothkamper See
Agrotis exclamationis	3:00	2:45
Phytometra gamma	3:00	2:30
Rhyacia c-nigrum	3:30	2:30
Biston betularius	2:30	3:00
Notodonta anceps	1:30	3:00
Cercyon unipunctatus	1:00	1:12

Dafür gibt es folgende Erklärung: Handelt es sich bei den in der Stadt gefangenen Arten um zugeflogene Ubiquisten, dann sind die registrierten Anflugzeiten lediglich ein Abbild der normalen Rhythmik. Waren es in der Nähe geschlüpfte Tiere, so kann eine Gewöhnung an die in der Stadt herrschenden Lichtverhältnisse vorliegen. Das letztere ist wahrscheinlicher, denn es fanden sich unter den Noctuiden etwa 50 % frisch geschlüpfte Exemplare. Auch muß bedacht werden, daß aus Parks zugeflogene, lichtungewohnte Tiere sofort durch das Licht der Stadt weggefiltert werden könnten. Meine Vermutung wird gestützt durch Berichte, nach denen bei Macrolepidopteren eine Gewöhnung an helles Licht auftreten soll (Daniel 1952; Koch 1941; Marten 1956). Corbet (1961) fand dies ebenfalls bei der Culicide Mansonia fuscopennata, die ihre Dämmerungsschwärme auch im Licht der Falle formierte.

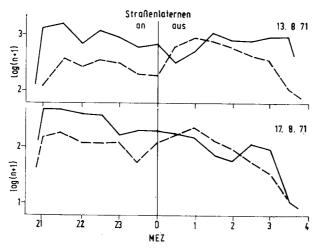


Abb. 21. Reaktion von Diptera (—) und Lepidoptera (---) auf Abschalten der Straßenlaternen in Lensahn (Ostholstein). Beginn völliger Dunkelheit um 0.00 Uhr.

Kurzfristig eingeschaltetes Licht innerhalb lichtungewohnter Populationen dagegen dürfte sich schädigend auswirken (Malicky 1965).

4.2.8. Sonstige Faktoren

Einen Einfluß der Solar-Aktivität auf die Jahresrhythmik nachtaktiver Insekten stellte Tsherhyshev (1972) fest. Meine Beobachtungen zeigten, daß auch der Tagesgang elektromagnetischer Anomalien die Anflugrhythmik kurzzeitig beeinflussen könnte. Dafür spricht folgendes: Die Pulsationen des Magnetfeldes schwanken zwischen 20 sec. und Minutenabständen (Björnsson 1969). Die bei Nachtfängen üblichen periodischen Anflugschübe treten unter günstigen Umständen in auffallend gleichen Intervallen auf. Dabei ist zu beachten, daß neben Lepidopteren auch Dipteren stoßweise anfliegen.

Der von vielen Autoren angenommene Einfluß von Luftdruck und Luftelektrizität auf das Flugverhalten der Insekten ist noch nicht genügend statistisch abgesichert, zumal diese Faktoren mit einer Fülle anderer abiotischer Parameter eng verknüpft sind. Im Rahmen dieser Arbeit gewonnene Resultate ergaben keine signifikanten Nachweise. Von weiteren anflugmodifizierenden Faktoren sei wenigstens noch Nahrungsmangel erwähnt. Larsen (1943) fand, daß dieser die Flugaktivität von Triphaena pronuba verändern kann.

5. Systematische Gruppen

5.1. Allgemeiner Überblick

1971 wurden in 47 Fangnächten 42288 Insekten registriert und determiniert. Abb. 22 zeigt ihre Dominanzverteilung. 8 Lichtfangnächte im Jahr 1970 ergaben ähnliche Mengenverhältnisse. Das ausgewertete Gesamtmaterial betrug über 45600 Insekten.

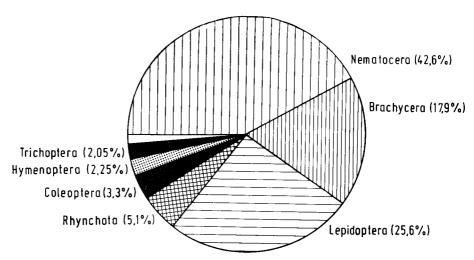


Abb. 22. Prozentuale Verteilung der Insektengruppen (Zahl der Individuen) nach Lichtfängen 1971 in Ostholstein.

Fallenvergleiche mit den Ergebnissen von Williams (1935) in England lassen Dominanzunterschiede erkennen. Es treten in an Gewässern reichem Schleswig-Holstein mehr Coleopteren, Trichopteren und Ephemeropteren auf. Beim Vergleich der Summenkurven beider Regionen fällt das spätere Jahresmaximum in Schleswig-Holstein auf.

Der Individuen-Summenkurve entsprechend lagen auch die Maxima der Ordnungen meist zwischen Ende Juli und August. Die Dominanzen ändern sich im Jahresverlauf: So waren 1971 Lepidopteren im April mit 70 %, im Oktober nur noch mit 6,7 % der Gesamtausbeute vertreten. Im Herbst überwogen dafür die Dipteren auffallend.

In den folgenden Kapiteln soll im einzelnen dargelegt werden, wie sich Nacht-bzw. Dämmerungsaktivität beim Lichtfang bemerkbar machen. Zu beachten ist jeweils, daß die in der Abenddämmerung meist niedrige Luftfeuchtigkeit zur Morgendämmerung hin zunimmt, während die Temperatur abfällt. Die Anpassung der Flugaktivität an geringe Lichtintensitäten lassen Insekten bei Mondlicht entweder inaktiv werden (Lepidopteren-Typ) oder rufen erneute Dämmerungsflüge hervor (Nematoceren-Typ).

5.2. Diptera

5.2.1. Nematocera

Mit 60,5 % (= 27585 Ind.) stellten Dipteren die größte am Licht erscheinende Ordnung. Die Individuenzahl der Nematocera betrug 19426. Von ihnen dominierten Chironomiden mit nahezu 50 %. Die Phänologie der Nematoceren verdeutlicht, daß der Schwerpunkt in der Aspektfolge meist im Sommer liegt. Infolge Übersommerung bildeten die Trichoceriden eine bemerkenswerte Ausnahme. Anisopodiden und Culiciden traten gehäuft im Spätsommer auf. Das für Bibioniden und Simuliiden typische Frühjahrsmaximum konnte auch durch Lichtfänge registriert werden.

Durch Schneefälle Ende November hörte die Flugaktivität vorübergehend auf, wie ein Lichtfangversuch während dieser Zeit bewies. Dagegen flogen manche Mückenfamilien wieder im Dezember.

Nematoceren erschienen gewöhnlich früh am Licht, doch gab es mit Anisopodiden, Tipuliden und Limnobiiden Ausnahmen von dieser Regel. Dies dürfte von der den Flug beeinflussenden Luftfeuchte abhängen. Erst wenn spezifische Feuchteoptima vorliegen, beginnt der Anflug. Liegt in der Dämmerung eine niedrige Feuchte vor, dann kann der Anflug erst später beginnen, sobald genügend hohe Luftfeuchtigkeit vorhanden ist. Dies wird besonders bei Limnobiidae deutlich. Höchste Fangausbeuten können bei ihnen um etwa 90 % relativer Luftfeuchte erwartet werden. Prinzipiell ähnlich verhielten sich Tipulidae (s. Kap. 4.2.3.), ferner Anisopodidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Culicidae und Ceratopogonidae.

Über die Temperaturabhängigkeit der Nematocera wurde schon in Kap. 4.2.2. berichtet. Man sicht z. B. bei Limnobiidae deutlich, daß höhere Temperaturen eine lange Flugdauer hervorrufen, während niedrige nur kurze Flüge zulassen. Erhöhung der nächtlichen Minimumtemperatur um ca. 3 °C verlängerte die Flugzeit um 2 Std.

Eine Bigeminus-Rhythmik ist durchaus nicht bei allen Nematoceren zu finden. Zwar bildeten Chironomiden diesen Anflugtyp fast regelmäßig oberhalb einer Tempera-

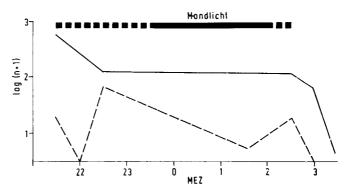


Abb. 23. Anflugverhalten der Chironomidae (-) und Limnobiidae (-) bei Mondlicht am 6. ϵ . 1971 t_{min} : 13 °C.

tur von 12 °C aus, bei allen anderen Gruppen handelte es sich aber nur um sporadische Einzelfälle, die bei einer Minimum-Temperatur von mehr als 10 °C erwartet werden können. Die von Larsen (1948) beschriebene zweigipflige Aktivität bei Culiciden scheint nur bei höheren Lux-Werten vorzuliegen; bei Nachtfängen konnte ich sie nicht beobachten.

Um den Einfluß des Luftdrucks zu analysieren, wurden gerade Nematoceren besonders intensiv untersucht. Nur bei Culiciden, Ceratopogoniden und Tipuliden flogen mehr Tiere bei fallendem Luftdruck an, für die anderen Gruppen gelang dieser Nachweis nicht.

Deutlich waren dagegen lunare Einflüsse. Einige Beispiele wurden bereits in Kap. 4.2.6. angeführt. Ein weiteres Beispiel gibt Abb. 23. Ohne Mondlicht war das übliche Dämmerungsmaximum der Chironomiden ausgeprägt. Das Limnobiidenmaximum lag zeitlich später, da die Luftfeuchte mit 87 % um 21.00 Uhr noch nicht den maximalen Anflug auslöste. Die Anflugquoten blieben bei Mondlicht konstant, erst nach einem Cumulus-Aufzug gegen 2.30 Uhr gingen sie zurück. Standardabweichungen belegen für jede Familie, daß bei Vollmond mehr Tiere die Falle anfliegen als bei niedrigerer Lichtintensität.

Wie viele Dämmerungsflieger reagieren also Nematoceren positiv auf hohe lunare Lichtintensität. Sie unterscheiden sich von vielen anderen Gruppen darin, daß sie zugleich hohe Feuchtigkeitsansprüche haben.

5.2.2. Brachycera

Im Vergleich zu Nematoceren war das Familienspektrum der Brachyceren größer. Eine übersichtliche Staffelung der Dominanzen ergab sich daher nicht. Mit 18,25 % der insgesamt 8159 Brachyceren-Individuen lagen Lonchopteridae (*Lonchoptera* spp.) an der Spitze, gefolgt von Ephydridae, Chloropidae und Sphaeroceridae mit je ca. 12 %. Die Anteile der Empididae, Anthomyiidae, Drosophilidae lagen zwischen 8—9 %, der Muscidae bei 5,5 % und die zahlreicher anderer Familien je unter 3 %.

Es fällt der hohe Anteil der 99 am Licht auf. Bei Musciden wurden 30%, bei Anthomyiiden 29% errechnet. Frost (1953) fand unter am Licht gefangenen Tabaniden

sogar 74% weibliche Tiere. Sick (1967) stellte bei Anthomyiiden eine längere Lebensdauer der 99 als der 33 fest, die Auswertung der Lichtfänge bestätigte dies. Im Spätsommer und Herbst kamen kaum noch 33 der Anthomyiiden und Musciden ans Licht.

Viele Fliegengruppen erschienen erst spät in der Nacht. Nur Lonchopteriden, Drosophiliden, Musciden, Anthomyiiden und Sphaeroceriden kamen ähnlich früh wie Nematoceren. Die Flugmaxima lagen bei den letztgenannten Familien früher als 2 Std. nach SU. Bigeminal verliefen die Rhythmik-Kurven nur bei 3 Familien. Sphaeroceriden benötigten dazu eine Mindesttemperatur von 14 °C; bei Anthomyiiden und Musciden lag diese um einige Grade niedriger.

Die Freilandversuche bewiesen, daß vor allem große calyptrate Fliegen vom Nematoceren-Typ abweichen. Höchste Luftfeuchtigkeit wurde beim Anflug der Muscoidea nicht besonders bevorzugt . Das Temperaturpräferendum lag zwischen 10 und 15 °C. Das scheint auch für Tagesflüge zu gelten (SICK 1967). Stratiomyiden, Tephritiden (= Trypetiden), Phoriden, Calliphoriden, Syrphiden und Tachiniden flogen nur, wenn t_{min} 8–9 °C nicht unterschritt. Nächte mit hoher relativer Feuchte wurden nicht bevorzugt. Bei ihnen allen handelt es sich, wie auch die Mondlichtfänge zeigten, um vorwiegend tagaktive Tiere.

Tabelle 15 Zeitliche Lage der Flugmaxima von Brachyceren, in unterschiedlichen Temperaturbereichen. Flugmaximum in h: min, Standardabweichung in min

Familie	Maximum	$5\!-\!10~^{\circ}\mathrm{C}$	> 10 °C
Muscidae	1:50	_ 7	+10
Agromyzidae	2:00	\pm 0	+ 6
Ephydridae	1:35	\pm 0	\pm 0
Anthomyiidae	1:50	\pm 0	\pm 0
Sphaeroceridae	1:38	- 2	+ 4
Drosophilidae	1:27	- 7	+ 15
Empididae	2:18	- 8	+ 20
Scatophagidae	2:30	\pm 0	\pm 0
Lonchopteridae	1:50	- 5	+ 10
Sepsidae	2:00	-15	+ 8
Syrphidae	1:26	- 8	+ 4
Dolichopodidae	2:06	-10	\pm 0
Calliphoridae	2:25	-25	+ 11

Eine 2. Brachycerengruppe paßt in das "Nematoceren-Schema" ein. Diese Familien bevorzugen nämlich hohe relative Feuchte, mitunter auch hohe Temperaturen. Dazu zählen Drosophiliden, Sepsiden, Ephydriden, Sphaeroceriden und Lonchoptera. Bei Sphaeroceriden läßt sich ein Feuchtpräferendum bei 95 % und ein Temperaturoptimum über 10 °C erkennen. Keine klare Beziehung zur Temperatur zeigte Lonchoptera. Im Sommer schwärmten die Fliegen die ganze Nacht hindurch bei einem t_{\min} nicht unter 11 °C, im Oktober sogar bei 7 °C. Zum Vergleich: am 9. 8. 1971 flogen 114 Tiere (Fangzeit: 6 Std.) bei einem t_{\min} von 11 °C und einer relativen Feuchte von 95 % an. Am 11. 10. 1971 ($t_{\min} = 7$ °C, rel. Feuchte um 21.00 Uhr 91 %) sogar 1088 Individuen

(gleiche Fangzeitdauer). Wenig pigmentierte und schwach chitinisierte Lauxaniiden und Psiliden wurden bei Feuchtewerten von mehr als 90 % in überdurchschnittlicher Anzahl gesammelt.

Ein Vergleich der Standardabweichungen in Tabelle 15 läßt die Aussage zu, daß hohe Temperaturen einen späten Anflug verursachen, ein tiefes t_{min} aber das Flugmaximum früher eintreten läßt. Hohe Differenzen fallen bei den tagaktiven Calliphoriden auf.

Vom Mond modifiziertes Anflugverhalten war selten, obwohl der Laborversuch mit *M. domestica* (Kap. 4.2.6.) derartiges beweist. Tabelle 16 zeigt jedoch für einige Gruppen im Freiland eine Beeinflussung durch das Mondlicht.

Ein Einfluß des Windes wirkt sich auch auf den Anflug von Brachyceren aus (Kap. 4.2.5.).

Tabelle 16	Flugdauer von Brachyceren in mondlosen und lunar beeinflußten Nächten. 3. Spalte =
	Standardabweichungen in Minuten

Familie	Flugdauer		
	ohne Mond	mit Mond	
Muscidae	3:10	+ 10	
nthomyiidae	3:00	+ 48	
catophagidae	1:39	+ 14	
onchopteridae	3:00	-28	
mpididae	2:30	+ 54	
epsidae	2:30	- 30	
Prosophilidae	3:45	+ 63	
phaeroceridae	2:06	0	
yrphidae	1:52	+ 78	
olichopodidae	1:24	+ 18	

5.3. Lepidoptera

Die Dominanz bestimmter Lepidopterenfamilien am Licht wurde bestätigt. So fand sich von 11689 Individuen 51,2 % Noctuiden, 15,8 % Tortriciden, 15,4 % Geometriden und 6,6, % Pyraliden. Typisch war ebenfalls, daß Arctiiden (1,82 %) und Sphingiden (0,48 %) im Sommer und Spätsommer fliegen und Notodontiden (2,4 %) zwischen Juni und Juli zurücktreten. Wegen ihres verstärkten Fluges in Mondnächten dürfen Yponomeutidae (letzte Julidekade bis Mitte August) und Coleophoridae (ab Anfang Juli) nicht als nachtaktiv bezeichnet werden. Dagegen haben die im Frühjahr fliegenden Eriocranidae eine nächtliche Flugphase.

Eine hohe Artenzahl von Macrolepidopteren der norddeutschen Fänge gegenüber Nachtfängen von Geiler (1965) im Leipziger Raum (262:141) ist besonders unter Noctuiden (141:68) und Geometriden (67:30) auffällig. Vielleicht liegt dies in der geringeren Fangausbeute von Geiler (1961); auch stellte er das Fanggerät nicht während relativ ungünstiger Witterungsbedingungen auf, die oft gerade überraschende Fangresultate bringen (Geometriden!).

Bivoltine Arten treten in Schleswig-Holstein aus klimabedingten Gründen zurück; univoltine Lepidopteren sind zahlreicher, wobei auch ziemlich lang andauernde Generationen möglich sind (Cabera pusaria). Die Generationsabfolge bivoltiner Arten ist in manchen Fällen deutlich (Drepana cultraria), in anderen wegen allochthoner Zuflüge nur sehwer zu trennen (Rhyacia e-nigrum). Überraschend ist der angedeutete Bivoltinismus von Colocasia coryli, die normalerweise in Mitteleuropa nur eine Generation aufweist. Häufig wurde bemerkt, daß die erste Generation nur spärlich auftritt (z. B. Pheosia tremula u. a. Notodontiden).

Über tageszeitliches Erscheinen berichtet Kap. 4.1.2. Hinzufügen möchte ich in diesem Zusammenhang Freilanduntersuchungen an Spilosoma lutea und S. menthastri und sie mit Resultaten anderer Autoren vergleichen. Baker (1970) stellte für S. lutea zwei Aktivitätsgipfel fest. In deren zwischenzeitliche Flugpause um Mitternacht fällt der Aktivitätsgipfel der ♂♂ von S. menthastri. Im Gegensatz zu diesen Laborversuchen fanden Williams (1935) und Hitchen et al. (1969) im Freiland für S. lutea jedoch keinen Bigeminus. Abb. 24 zeigt nun, daß ein zweiter Aktivitätsgipfel von S. lutea unter günstigen Umständen tatsächlich existiert. Er bleibt in der Regel verdeckt, weil die Tiere zu diesem Zeitpunkt noch keine weiteren Paarungsflüge unternehmen, sondern in Bodennähe fliegen (s. Kap. 4.2.7.). Außerdem wurde registriert, daß der 2. Kurvengipfel fast nur von ♀♀ gebildet wird und somit kein Paarungsmaximum darstellt.

Die beschriebenen Aktivitätsgipfel bieten ein gutes Beispiel für Tages- oder auch jahreszeitliche Isolationen zweier Arctiiden. Kap. 4.1. stellt weitere Möglichkeiten heraus. Ergänzend sollen in Tabelle 17 eng verwandte Arten mit unterschiedlichen Erscheinungszeiten verglichen werden.

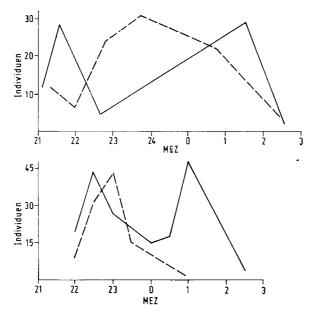


Abb. 24. Aktivitätsgipfel von Spilosoma lutea (-) und S. menthastri (---) (Arctiidae) nach Baker (1970) (oben, etwas schematisiert) und eigenen Untersuchungen (Mittelwerte mehrer Nächte).

Tabelle 17 Tageszeitliches und jahreszeitliches Erscheinen einiger nah verwandter Lepidopteren-Arten. Zeitliche Angaben in h: min. Die ermittelten Werte gelten für Männchen

Arten	n 10	Tagesrhythmik		Jahresrhythmik 1971		
		Streuung 1:00-2:30	Maximum 1: 45	Generation		Maximum
Hepialus humuli					15, 6, -24, 7,	22. 6.
H. sylvinus	9	0:30-2:00	1:00		4. 8. –17. 8.	6. 8.
Notodonta	18	1:00-2:30	1:30	I.	3. 6.	3. 6.
dromedarius				II.	31. 721. 8.	17. 8.
N. ziczac	7	1:30-3:00	2:15	I.	11. 626. 6.	?
				11.	4. 821. 8.	
$N.\ anceps$	15	1:30-4:30	3:00		7. 5.— 3. 6.	28. 5.
Drymonia chaonia	31	1:00-2:30	1:45		7. $528.5.$	10, 5.
D. trimacula	18	1:30-3:30	2:00		7. 5. – 11. 6.	3, 6,
Pheosia tremula	52	1:30-5:00	4:00	I.	7. 511. 6.	28. 5.
				П.	8.726.8	31. 7.
P. dictaeoides	28	2:00-6:30	4:30	I.	21. 5.	21. 5.
				II.	24. 7. – 21. 8.	4. 8.
Phytometra gamma	371	0:30-5:00	2:30	I.	8. 6 6. 7.	26, 6,
J J		0:30-7:30	2:45	II.	24. 7. — 7. 9.	21. 8.
		0:30-5:30	1:30	III.	11. 9. – 20. 10.	11. 10.
P. chrysitis	64	1:30-5:00	2:45	1.	3. 629. 6.	26, 6.(?)
				11.	2.717.8.	8. 7.(?)
				Überschneidung der Generationen		
P. pulchrina	12	1:30-3:30	2:00		18. 6.— 8. 7.	2. 7.
Drepana	16	1:30-5:00	2:30	1.	7. 5 8. 6.	8. 6.
falcataria				11.	4. 8. – 17. 8.	4. 8.
D. cultraria	80	0:30-5:30	2:15	I.	7. 5. —28. 5.	7, 5,
				11.	24.7 6.8.	6. 8.

Über räumliche Isolationen nachtaktiver Lepidopteren liegen wenig Ergebnisse vor. Lediglich Үатном (1971) macht Angaben über Amphipyrinen in Israel.

Das Temperaturverhalten wurde in Kap. 4.2.2. besprochen. Aufschlußreiche zusätzliche Ergebnisse liefern Geometriden. Grundsätzlich kann Geiler (1961) bestätigt werden, der ein Überwiegen der Geometriden im noch kühlen Frühjahr feststellte. Dies traf sogar für Nächte in wärmeren Jahreszeiten zu. Von Juni bis August 1971 fing ich in Nächten mit einem t_{\min} zwischen 5 und 9 °C ca. 10 % mehr Geometriden (Individuenund Artenzahl) im Vergleich zu warmen Nächten (14—18 °C). Während einer Julinacht von nur 6 °C dominierten Geometriden ausgesprochen, wobei im Gegensatz zu ihnen Noctuiden in kühlen Nächten zurücktraten.

Faßt man die Individuenzahl aller Lepidopteren zusammen, so ergibt sich zwar mit zunehmender relativer Luftfeuchte eine leichte Anflugsteigerung. Die entspricht aber nicht dem Verhalten der Nematoceren, weil bei keiner Familie Verschiebungen der Anflugzeiten durch hohe Feuchtigkeitsgrade signifikant waren.

Mondlicht ist gerade bei Lepidopteren ein entscheidender flughemmender Faktor (Williams 1936; Williams und Singh 1951; Persson 1971). Solche Nächte lassen nur einen dispersen Anflug zu. Oft wird der Flug dann völlig eingestellt.

5.4. Rhynchota

Es wurden 2354 Schnabelkerfe gefangen. Unter den Heteropteren nahmen Corixiden mit 78,5% den ersten Platz ein, gefolgt von 21% Miriden. Nur wenige Nabiden erschienen am Licht (0,5%).

Im Verlauf des Jahres flogen Corixiden bis in den Herbst hinein, Miriden verteilten sich über das ganze Jahr, vereinzelt sogar bis in den Dezember.

Der nächtliche Anflugverlauf der Corixiden zeigt ein frühes Flugmaximum (1:30 nach SU), Miriden erschienen später (2:18 nach SU). Danach war zu vermuten, daß Mondlichtfänge bei den dämmerungsaktiven Corixiden überdurchschnittlich hohe Lichtfänge erbringen müßten. Die Erwartung wurde bestätigt: 73 % aller Ruderwanzen wurden in lunar beeinflußten Nächten gesammelt. Die Anflugphase verlängerte sich dabei um 24 min (ohne Mondlicht: 2:20 h Anflug im Schnitt). Das Anflugverhalten der Miriden veränderte sich dagegen bei Mondhelligkeit nicht. Wohl gab es Mondnächte mit großen Anflugdichten von Miriden, aber auch solche mit sehr geringer Anzahl.

Bei Korrelation mit der Temperatur liefern Miriden klare Ergebnisse. Zwischen 5° und 9°C erreichten nie mehr als 10 Tiere die Lichtfalle. Optimale Fangmengen und um durchschnittlich 12 min später liegende Kurvenmaxima ergaben sich bei Temperaturen zwischen 10° und 15°C. Ab 14°C fanden permanent Nachtflüge statt. Wegen ihrer Beeinflussung durch Mondlicht ließ sich die Temperaturabhängigkeit von Corixidae nicht untersuchen.

Gleiche Unsicherheit besteht für Corixiden gegenüber der relativen Luftfeuchtigkeit. Dagegen reagierten Miridae deutlich auf diesen Faktor. Mit steigender Luftfeuchte nahmen Fangzahl und Anflugbeginn zu. Die Nachtaktivität der Miriden ist also mehr feuchteabhängig und unterscheidet sich von der lichtabhängigen Anflugaktivität der Corixiden.

Cicadellidae (88 % aller Cicadina) erschienen bei kühler Witterung in überraschend hoher Zahl am Licht. Durch ihr Vorkommen in der Krautschicht brauchten sie keine großen Strecken zum unteren Teil der Leinwand zurückzulegen. Bei hoher Feuchte und Regen kamen sie nur vereinzelt. Geringere Luftfeuchtigkeit ließ aber einen sofortigen Anflug zu. Die Anflugdauer erhöhte sich bei meßbarem Mondlicht um 52 min. Nur in geringer Zahl erschienen Delphacidae (6 %), Ulopidae (3 %) und Cercopidae (2,7 %) am Licht. Im Mai wurden am Licht flugaktive Migrantes von Blattläusen erfaßt. Erst später im Jahr zur Zeit der Rückkehr zu ihren Winterwirten traten geflügelte Aphididae wieder am Licht auf.

5.5. Coleoptera

Individuen: 1489. Es dominierten Scarabaeidae (26 %), Carabidae (20 %), Hydrophilidae (18 %) und Halticinae (16 %). Je ca. 4 % entfielen auf Staphylinidae, Cantharidae und Curculionidae. Es erschien mir wichtig, die am Licht dominierenden Käfer zur

Art aufzuschlüsseln (Tabelle 18), weil Angaben in der Literatur darüber spärlich sind. Im allgemeinen scheint ein Dämmerungsflug die Regel zu sein. Unklare Ergebnisse lieferten Necrophorus humator und N. vespillo.

Tabelle 18	Gemittelte	Flugmaxima	ausgewählter	Käfer

	Zeit in h: min nach SU	
	1971	1970
Bradycellus spp.	1:45	
Aphodius rufipes	1:18	1:15
$Melolontha\ melolontha$	1:45	
Cercyon unipunctatus	1:12	1:00
Longitarsus spp.	1:54	
Serica brunnea	3:30	1:30

Im Juni und Juli fielen rückläufige Fangzahlen besonders auf. Relativ hohe Nachttemperaturen waren jedoch mit überdurchschnittlichen Lichtfängen korreliert (Bradycellus, Aphodius, Cercyon). Aus den Entfernungen der nächsten Gewässer konnte gefolgert werden, daß sich Dytiscus marginalis 750 m, Heterocerus fenestratus 1000 m und Gyrinus sp. 100 m von ihrem Wohnbiotop entfernt hatten. Anflugbegrenzend wirkten ein tmin von 9 °C bei Rhagonycha, 10 °C bei Amara, Bradycellus, Lagria hirtu und Elateridae. Größere Toleranz ließ Necrophorus humator erkennen, der oftmals die Lichtfalle bei 5 °C, einmal sogar bei nur 1 °C anflog. Im Durchschnitt sind bei niedrigen Temperaturen die Anflugphasen verkürzt, man erhält negative Standardabweichungen (Tabelle 19).

Tabelle 19 Flugmaxima von Käfern in unterschiedlichen Temperaturbereichen

Familie	Flugmaximum	Standardabweichung bei	
	(h: min nach SU)	5 bis 10 °C	> 10 °C
Coccinellidae	2:48	- 138	+ 2
Carabidae	2:36	\pm 0	\pm 0
Cantharidae	2:36	- 6	+ 18
Halticinae	2:12	- 32	+ 6
Curculionidae	2:06	- 36	+ 11
Longitarsus spp.	1:54	- · 6	+ 6
Staphylinidae	1:48	18	- - 6
Hydrophilidae	1:36	- 36	+ 6
Aphodius rufipes	1:18	± 0	± 0
Cercyon unipunctatus	1:12	 12	$\stackrel{-}{+}$ 6

Analysierte Mondlichtfänge ergaben eine ausgeprägte Lichtbeeinflussung. Einige Ergebnisse wurden bereits besprochen. Die Abweichungen vom Standard zeigen recht deutlich, daß späte Flugmaxima in ganz mondhellen Nächten zu erwarten sind (maximal bei Curculionidae mit 78 min, minimal bei Elateriden mit 10 min). Ein ausgeprägtes Beispiel dazu liefert Aphodius rufipes (Abb. 25): Zeigt sich der Mond, dann beginnen diese Dämmerungsflieger sofort wieder mit dem Flug. Vom Mond erhellte Nächte lösten bei

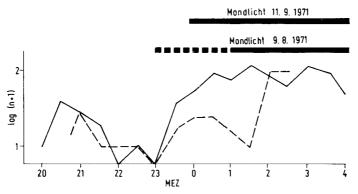


Abb. 25. Anflug von Aphodius rufipes (Scarabaeidae) während zweier Mondnächte. 9. 8. 1971 (---), 11. 8. 1971 (--).

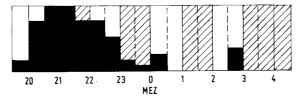


Abb. 26. Laborversuch an Amphimallon solstitialis (Scarabaeidae) (12 Versuchstiere) mit Perioden von 0,2 Lux ("Mond an") und Dunkelphasen (schraffiert). Ordinate = Grad der Aktivität.

dieser Art eine lange nächtliche Flugaktivität aus. Sogar Amphimallon solstitialis liefert im Labor bei "Mond an" Aktivitätsgipfel, obwohl diese Art unter Laborbedingungen ein Aktivitätsmaximum zwischen 2 und 10 Lux erreichte (Abb. 26).

5.6. Hymenoptera

Viele Gruppen wie Chalcidoidea (2,64 %), Cynipiden (2,55 %), Formiciden (1,87 %) oder Tenthrediniden (1,43 %) traten kaum in Erscheinung. Unter den 1062 gefangenen Hymenopteren dominierten Ichneumoniden mit 55 % und zwar besonders Ophioninae (44 %). Häufig erschienen auch Braconiden (35 %), darunter Blacinae (30 %), Aphidiidae (12 %) und Rhogadiinae (11 %) (s. König 1967). Ichneumonidae (besonders Ophioninae) flogen 1970 und 1971 schon im April an. Große Anflugzahlen wurden bereits früh im Jahr erreicht. Die Unterfamilien der Braconiden zeigten unterschiedliche Jahresrhythmen: Während Rhogadiinen und Blacinen Sommer und Spätsommer zum Nachtflug bevorzugten, flogen Meteorinen (9 %) verstreut von Juni—September. Sigalphini (16 %) wurden nur am 26. 6. 1971 ($t_{\min} = 14$ °C) in großen Mengen gesammelt, erschienen aber in anderen Jahreszeiten kaum mehr. Aphidiinen erreichten auf Grund ihrer Biologie nach der ersten Migrationsphase der Blattläuse im Mai (s. Kap. 5.4.) eine große Anflugdichte.

Das errechnete Flugmaximum der Hymenopteren liegt noch unter 2 Std. nach SU. Ichneumoniden (besonders Ophioninen) wurden früher (1:36 h nach SU) als Braconiden (2:00 h nach SU) am Licht registriert. Blacinen erschienen in der warmen Jahreszeit erst spät, meist um Mitternacht, an der Lichtfalle. Die Zeiten variieren etwas: Um

die Sonnenwende erfolgt der Anflug später, im frühen und späten Jahr wegen kürzerer Dämmerung früher. In der Regel war der nächtliche Kurvenverlauf eingipflig.

Herrscht ein hohes t_{min} vor, dann ist ein Bigeminus möglich. Diese Beobachtung wurde bei Ichneumoniden gemacht. Sie gilt besonders für Ophioninen, bei einer Minimum-Temperatur von mindestens 15 °C trifft die Aussage auch für Braconiden zu. Bei Cynipiden, Chalcidoidea, Tenthrediniden und Formiciden prägte sich nur bei hohen Nachttemperaturen ein Dämmerungsmaximum aus. Unter 10 °C wurden kaum Tiere gefunden, bei einem t_{min} von mehr als 14 °C nahm die Fangquote deutlich zu. Solch hohe Optimaltemperaturen zeigen Tagaktivität an.

Bei Mondlicht verlängerten Ichneumoniden (excl. Ophioninae) ihre Anflugzeiten um 24 min, unter ihnen verkürzten die Ophioninen jedoch die Flugphase um 36 min. Eine Analyse der Braconiden ergab folgende Resultate: 80 % aller Diospilinen (stark pigmentierte Tiere) flogen bei Mondlicht an, Sigalphinen mieden Mondnächte. Andere Unterfamilien verhielten sich den Sigalphinen ähnlich.

Hymenopteren stellen sich zusammenfassend als eine Gruppe dar, in der Arten des Nachtfluges (z. B. Blacinae, Ophioninae) vertreten sind.

5.7. Trichoptera

Die Mengenanteile der angeflogenen Familien (939 Individuen) gehen aus Abb. 27 hervor. Hinzu kommen noch 4 Phryganeiden und 1 Molannide. Ein Vergleich der Aspektfolge mit Lichtfängen von Chrichton (1960) zeigt ähnliche Ergebnisse. Trichopteren nehmen in der Anflugfolge nachts den Platz zwischen Lepidopteren und Dämmerungsfliegern ein.

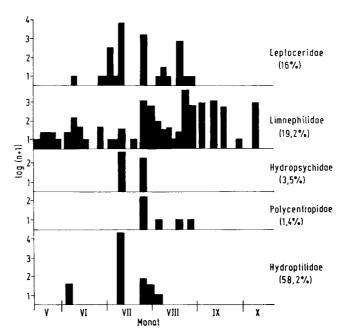


Abb. 27. Jahresaspekt von Trichoptera am Licht.

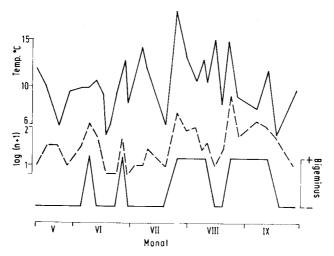


Abb. 28. Einfluß der Temperatur t_{min} (obere Kurve) auf Anflugmenge (---) und Bigeminus-Rhythmik (untere Kurve) bei Limnophilidae.

Eine zweigipflige Anflugkurve ist nicht die Regel. Sie bildet sich bei Limnephiliden nur unter bestimmten Voraussetzungen aus, was sie von tropischen Verwandten unterscheidet (Corbet und Tjønneland 1955). So muß die Fangquote und damit die Streuung hoch liegen, die Temperatur darf in der Regel 10 °C nicht unterschreiten (Abb. 28 dargestellt am Beispiel der Limnephiliden). Crichton (1960) stellt fest, daß niederschlagsreiche Nächte den Flug der Tiere stimulieren. Dies konnte ich für keine Familie nachweisen (s. Kap. 4.2.4.). Dagegen brachten Nächte mit hoher relativer Luftfeuchte (um 90 %) gute Fangergebnisse. Da alle Regennächte mit über 90 % Luftfeuchte korreliert waren, könnte sich die Ansicht von Crichton (1960) indirekt bestätigen. Meine Fänge verdeutlichen, daß hoher Feuchtegrad in der Dämmerung die Tiere schnell anfliegen läßt, niedrige Luftfeuchte die Anflüge verzögert.

Der Anflug wird durch den Mondschein etwas beeinflußt: Trichopterenanflüge verkürzten sich in mondhellen Nächten um 15 min (Limnephiliden bis 23 min). Große Mengen von Hydroptiliden und Leptoceriden wurden bei Mondlicht gesammelt. Möglicherweise fliegen diese Familien bei niedrigen Lichtintensitäten, so daß unter diesen Umständen der Flug verlängert werden kann (Hydroptiliden + 15 min, Leptoceriden +17 min). Vermutungen in dieser Richtung äußern auch Corbet und Tjønneland (1955).

5.8. Ephemeroptera

Es wurden 4 Arten von Eintagsfliegen in 181 Individuen gefangen. Die Tiere verhielten sich am Licht ruhig, so daß fast alle registriert wurden. Dabei ergab sich ein Sexualindex 3:9 von 93:2 bei Caenis horaria, 59:2 bei Caenis robusta¹), dagegen 6:18 bei Cloeon dipterum.

¹⁾ Die Art ist nach Auskunft von Müller-Liebenau neu für Schleswig-Holstein.

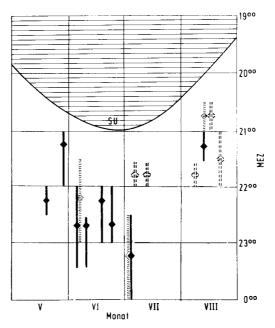


Abb. 29. Anflug von Caenis robusta 33 (...), Caenis horaria 33 (-) und Cloeon dipterum $\varphi\varphi$ (---) (Ephemeroptera). Lage der Anflugmaxima durch Strichverdickung gekennzeichnet.

Die gefangenen Ephemeropteren sind Dämmerungsflieger (1:42 nach SU). Allerdings wurde bei C. dipterum am 21. 8. 1971 (t_{min} 15 °C, rel. F. 91 %, 0/8) ein Nachtflug von Subimagines festgestellt. Genaue Flugzeiten (so Müller-Liebenau 1960) können bei den wenigen vorliegenden Daten nicht fixiert werden. Es darf aber angenommen werden, daß $Cloeon\ dipterum\ \mbox{$\mathbb{Q}$}\mbox{$\mathbb{Q}$}$ früher als $Caenis\ robusta\ \mbox{$\mathbb{Q}$}\mbox{$\mathbb{Q}$}$ fliegen (Abb. 29). Eine Synchronisation mit den Lichtverhältnissen dürfte auch hier vorliegen. Ein Bigeminus wie bei tropischen Ephemeriden (TJønneland 1960) ergab sich nicht.

Die mehrfach untersuchte Flug-Abhängigkeit von Mondlicht (z. B. TJØNNELAND 1960, HARTLAND-Rowe 1955) deutete sich auch bei diesen Arten an: in mondhellen Nächten lag die Fangquote höher.

5.9. Sonstige Ordnungen

Saltatoria: Ausgeprägte Dämmerungsmaxima waren die Regel. Tetrix sp. wurde ausnahmslos im Mai registriert (14 Ex), anschließend im Juni überwiegend Acrididen (86 Ex.). Es erscheint verwunderlich, daß in den übrigen Jahreszeiten keine weiteren Fänge mehr registriert werden konnten. Mögliche Erklärungen können in stärkerer Entwicklung der Krautschicht oder einer größeren Migrationstendenz juveniler Tiere zu suchen sein.

Neuroptera: Es wurden von April—August 1971 77 Chrysopiden, 15 Hemerobiiden und 4 Sisyriden am Licht gefangen. Chrysopiden flogen in Mondnächten weniger an, stärkerer Anflug von *Chrysopa carnea* (61 Ex.) erfolgte im späten August. Die Fang-

liste von Krause und Ohm (1970) aus der sächsischen Schweiz enthält bemerkenswerte Mengen von Rhaphidiiden und Coniopterygiden, die hier jedoch nicht auftraten.

Dermaptera: Mit Maxima im frühen Sommer und später im Oktober erschienen Ohrwürmer in der gesamten wärmeren Jahreshälfte. Kurvengipfel in der Abenddämmerung waren nur bei Forficula auricularia (14 Ex.) ausgeprägt. Eine größere Zahl von Chelidurella acanthopygia (60 Ex.) wurde in 2 Mondnächten festgestellt (44 Ex.). Am 27. 6. 1973 konnten bei einer Temperatur von 23 °C um ca. 22.00 Uhr außerdem einige Labia minor gefangen werden (SICK, mündlich).

Psocoptera: Es handelt sich um sporadische Streufänge am Licht. Sie setzten sich zusammen aus 21 Lachesillidae, 17 Mesopsocidae, 9 Peripsocidae und 3 Epipsocidae. Ihr Erscheinen war auf den Sommer beschränkt. Fast alle Tiere flogen bei Temperaturen über $10~^{\circ}\text{C}$, nur 4 bei einem t_{\min} zwischen 7.5 und $9~^{\circ}\text{C}$.

6. Zusammenfassung

Durch 2 Jahre wurden in der Umgebung von Kiel in 68 Nächten über 45 600 Insekten an Lichtfallen gefangen, um Fragen der Nachtaktivität der verschiedensten dämmerungs- und nachtaktiven Insektengruppen zu klären.

Das Abfangen aller angeflogenen Tiere an einer von Leuchtstoffröhren bestrahlten Leinwand erfolgte kontinuierlich mit dem Exhaustor oder Netz. Die wichtigsten klimatischen Faktoren wurden automatisch registriert.

Endogene Faktoren spielen für das Verhalten und die Anflugzeit eine Rolle. So zeichnen sich viele Insektengruppen durch bestimmte Anflughöhen aus. Ferner wirkt der Blendungsgrad unterschiedlich auf die verschiedenen Insekten. Eine gesetzmäßige Reihenfolge im Erscheinen am Licht ließen eine endogene Komponente der Tages- und Jahresrhythmik vermuten. Ihr Nachweis erfolgte durch Laborversuche bei Lepidopteren. Für nahe verwandte Arten ergibt sich dadurch eine zeitliche ökologische Isolation.

Die endogenen Faktoren sind mit verschiedenen exogenen synchronisiert. Große Bedeutung haben die Lichtverhältnisse. Je nach Bewölkung, Tageslänge und Jahreszeit variieren die Anflugmaxima, weil jede Insektengruppe durch ein bestimmtes Lichtpräferendum aktiviert wird.

Mondlicht kann bei nachtaktiven Insekten zur Einstellung des Fluges führen (Lepidopteren-Typ) und dämmerungsaktive zu erneuter Flugtätigkeit veranlassen (Nematoceren-Typ). Diese Beobachtungen wurden durch Laborversuche mit *Musca*, Lepidopteren und Coleopteren bestätigt.Im Gegensatz zu tropischen Breitengraden entwickelt sich jedoch keine Lunarperiodizität. Vielmehr ist das Mondlicht nur ein Faktor, der das tagesrhythmische Aktivitätsmuster modifizieren kann.

Nach Abschalten der Laternen um Mitternacht im dörflichen Bereich erfolgt sofort ein stärkerer Anstieg der Fangquote. Dies gilt besonders für Noctuiden. Die Reaktion entspricht der modifizierenden Wirkung des Mondlichts. Dauerlicht von Straßenlaternen im Bereich einer Großstadt scheint sich nicht ungünstig im Sinne einer Lichtfalle auszuwirken. Gewöhnung an das Licht ist für die lokalen Populationen nicht auszuschließen.

Eine deutliche Abhängigkeit des Nachtfluges zeigt sich hinsichtlich der Temperatur. In der Regel liegen die Präferenda über 10 °C. Geometriden bilden eine Ausnahme, indem sie niedrige Temperaturen bevorzugen. Sie fliegen daher an kühlen Abenden auch schon früher an, so daß ihre normale Bigeminus-Kurve dann unterdrückt wird. Allgemein wird bei den meisten Nachtinsekten durch hohe Temperatur eine polyphasische Rhythmik begünstigt. Sogar tagfliegende Gruppen bleiben an warmen Abenden und Nächten bis weit in die Nachtstunden hinein aktiv.

Hohe relative Luftfeuchte (über 90 %) stimuliert besonders den Flug von verschiedenen Familien der Diptera Nematocera, aber auch von Trichopteren und Miriden. Ihre Anflüge erfolgen dann frühzeitiger, ihre Aktivitätszahlen nehmen deutlich zu. Nächte mit Niederschlägen beeinflussen die

Flugrhythmik nächtlicher Insekten kaum nachteilig, auf manche Dipteren können sie sogar flugstimulierend wirken. Erst starke Regenfälle oder Dauerregen sind aktivitätshemmend.

Bei Windstärke über 14 m/sec findet kein Anflug mehr statt. Die Flugabhängigkeit ist weitgehend durch die Robustheit des Insektenkörpers bedingt. Daher fliegen Noctuiden bei höherer Windstärke als Geometriden, calyptrate Fliegen bei höherer als acalyptrate. Es wird bestätigt, daß Windstärke außerdem die normalen Flughöhen modifizieren kann.

Die Maxima der Lichtfänge lagen bei den meisten Ordnungen zwischen Ende Juli und August. Größte dämmerungs- und nachtaktive Gruppe waren mit 60,5 % aller gefangenen Insekten die Diptera, von denen über 70 % die Nematocera betrafen. Von letzteren gehörten 50 % den Chironomiden, 26 % den Anisopodiden an. Ihr Flug ist an Dämmerungslicht und hohe Luftfeuchte gebunden. Von den Brachycera dominierten Lonchopteridae, Ephydridae und Chloropidae.

 $25,\!6\,\%$ der Gesamtausbeute entfiel auf die Lepidoptera. Für viele ihrer Arten werden gemittelte Anflugmaxima für Tages- und Jahresrhythmik gegeben.

An 3. Stelle der Häufigkeit standen Rhynchoten, vor allem Heteroptera. Weitaus am zahlreichsten waren Corixidae, denen in weitem Abstand die Miridae folgten. Erstere sind lichtabhängige Dämmerungsflieger; sie reagierten daher auch mit höherer Aktivität auf Mondlicht. Die später in der Nacht erscheinenden Miriden erwiesen sich dagegen als vorwiegend feuchteabhängig.

Unter den Coleoptera dominierten die Scarabaeidae, Carabidae, Hydrophilidae und Halticinae am Licht. Die nächtlich fliegenden Käfer bevorzugen relativ hohe Nachttemperaturen und sind meist Dämmerungstiere. Sie reagierten daher auch deutlich auf Mondlicht. Dies wurde durch Laborversuche mit Amphimallon bestätigt.

Von den Hymenoptera sind vor allem Ophioninae und Braconidae zu nennen. Im Gegensatz zu den vorzugsweise von hoher Luftfeuchte abhängigen Trichoptera zeigte sich bei den Schlupfwespen eine stärkere Abhängigkeit von Licht und Temperatur. Dies prägte sich auch in den Mondnächten aus und gilt gleicherweise für die am Licht erscheinenden Ephemeroptera.

Das Schwergewicht der Synchronisierung mit einer endogenen Rhythmikkomponente liegt somit bei den verschiedenen Arten und Gruppen auf unterschiedlichen Außenfaktoren.

Literatur

- Alma, P. J.: A study of the activity and behaviour of the winter-moth, *Operophtera brumata* L. (Lep., Hydriomeniidae). Ent. Mo. Mag. **105** (1969), 258-265.
- Baker, C. R. B.: The effect of temperature on the flight and mating-activity of some moths in the genus *Spilosoma*. Entom. exp. appl. 13 (1970), 474-483.
- Bauer, K. M., und Glutz, U. N.: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Anseriformes, Bd. 2 und 3, 1968/69.
- Beck, E. W., and Skinner, J. L.: Seasonal light-trap collections of the twolined spittlebug (Cercopidae). J. Econ. Entom. 65 (1972), 110-114.
- BJÖRNSSON, B.: Aufzeichnung und Auswertung erdmagnetischer Pulsationen in Island und Göttingen. Z. Geophys. 35 (1969), 419-429.
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr, Berlin-Heidelberg-Göttingen 1963.
- CORBET, P. S.: Nocturnal flight-activity of sylvan Culicidae and Tabanidae (Dipt.) as indicated by light-traps, a further study. Proc. Roy. Entom. Soc. London (A) 39 (1964), 53-67.
- and Haddow, A. J.: 1961, Observations on nocturnal flight-activity in some African Culicidae (Dipt.). Proc. Roy. Entom. Soc. London (A) 36 (1961), 113-118.
- and TJØNNELAND, A.: The flight-activity of 12 species of East-African Trichoptera. Arbok Univ. Bergen 1955.
- CRICHTON, M. I.: A study of captures of Trichoptera in a light-trap near Reading. Trans. Roy. Entom. Soc. London 112 (1960), 319-344.
- Daniel, F.: Praxis des Nachtfanges mit Licht. Nachr. Bl. Bayer. Entom. 1 (1952), 44-68.
- EDWARDS, D. K.: Laboratory determinations of the daily flight-times of seperate sexes of some moths in naturally changing light. Canad. J. Zool. 40 (1962), 511-530.

- Frost, S. W.: Tabanidae attracted in light-traps. Ann. Entom. Soc. Am. 46 (1953), 124—125. Geiler, H.: Ergebnisse der mit Hilfe von UV-Licht während der Jahre 1952—1954 am Stadtrand von Leipzig durchgeführten Makrolepidopteren-Fänge. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig 10 (1961), 365—79.
- Gogala, M., Hamdorf, K., und Schwemmer, J.: UV-Sehfarbstoff bei Insekten. Z. vgl. Physiol. 70 (1970), 410-413.
- Hamdorf, K., Gogala, M., und Schwemmer, J.: Beschleunigung der "Dunkeladaption" eines UV-Rezeptors durch sichtbare Strahlung. Z. vgl. Physiol. 75 (1971), 189—199.
- Höglund, G., Langer, H.: Mikrophotometrische Untersuchungen an der Retinula des Nachtschmetterlings Deilephila elpenor. Verh. Dt. Zool.Ges. 65 (1971), 276-281.
- HARTLAND-ROWE, R.: Lunar rhythm in the emergence of an Ephemeropteran. Nature: 167 (1955), 657.
- The biology of a tropical mayfly Povilla adusta with special reference to the lunar rhythm of emergence. Rev. Zool. et Bot. Afr. 58 (1958), 185.
- HITCHEN, J. M., JACKSON, E. T., und MEERS, G. H. A.: The flight-times of some nocturnal moths. Entomologist 102 (1969), 80-85.
- ITÄMIES, J.: Some variations in Geometrid-moths in Rauma in the years 1967-1970. Ann. Entom. Fenn. 37 (1971), 195-202.
- Jander, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (F. rufa L.). Z. vgl. Physiol. 40 (1967), 162-238.
- Косн, M.: Lichtfang mit der Höhensonne I. Entomol. Z. 55 (1941), 73-80.
- Lichtfang mit der Höhensonne II. Z. Wiener. Entom. Ges. 35 (1950), 117-147.
- Falterfang mit der Quarzlampe. Natur u. Heimat 2 (1953), 246-247.
- Wir bestimmen Schmetterlinge. Berlin-Radebeul 1955—1961.
- König, R.: Ein Beitrag zur Kenntnis einiger Braconidenarten in Schleswig-Holstein. Faun. Ökol. Mitt. 3 (1967), 112-121.
- Kovács, L.: Die Bedeutung der Angaben über die Flugzeiten der Schmetterlinge bei lepidopterologischen Forschungen. Acta. Zool. Acad. Sci. Hung. 5 (1969), 115—139.
- Kraus, O.: Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. Zool. Anz. 181 (1968), 22-38.
- Krause, P., und Ohm, P.: Zur Neuropterenfauna der Sächsischen Schweiz. Faun. Abh. 4 (1970), 25-30.
- Lange, R., und Weissinger, U.: Beiträge zum Flugverhalten des Kiefernknospenwicklers. II: Der Einfluß von Wind und Beleuchtung auf die Flugrichtung männlicher Falter im Windkanal. Oecologia 1 (1972), 69-78.
- Larsen, E. B.: The importance of master factors for the activity of Noctuids. Studies on the activity of insects I. Entom. Medd. 23 (1943), 352-374.
- Observations on the activity of some Culicids. Entom. Medd. 25 (1948), 263-277.
- Activity and Migration of Plusia gamma L. Studies on the activity of insects III. Biol. Medd. 21 (1949), 1-32.
- Lederer, G.: Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme der in der Dämmerung und in der Nacht fliegenden Lepidopteren. Entomol. Z. 69 (1959), 125—144.
- Lewis, T., and Taylor, L. R.: Diurnal periodicity of flight by insects. Trans. Roy, Entom. Soc. London 116 (1965), 395-479.
- Malicky, II.: Freilandversuche an Lepidopteren mit Hilfe der Jernyschen Lichtfalle. Z. Angew. Entom. 56 (1965), 358-377.
- Die intragenerische Differenzierung der jahreszeitlichen Imaginal- und Aktivitätsperioden von Lepidopteren und ihre Deutung als Konkurrenzeffekt. Z. Angew. Entom. 65 (1970), 105-116
- MARTEN, W.: Beobachtungen beim Lichtfang. Entomol. Z. 66 (1956), 121-133.
- MAYR, R.: Animal species and evolution. Cambridge, Mass. 1969.
- Mell, D.: Reizwirkung des künstlichen Lichtes auf Lepidopteren. Entomol. Z. **64** (1954), 17-20 und 35-40.

- MEYER, J. H.: Hinweise über die Zucht von Lepidopteren-Hybriden. Entomol. Z. **76** (1966), 121-126. MÜLLER-LIEBENAU, I.: Eintagsfliegen aus der Eifel. Gewässer und Abwässer **27** (1960), 55-79. PAPI, F.: Orientation by night: the moon. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **15** (1960), 491.
- Persson, B.: The influence of light on the flight of noctuids in South-Sweden. Entom. Scand. 2 (1971), 215-232.
- PINCHIN, R. D., und Anderson, J.: On the nocturnal activity of Tipulidae as measured by a light-trap. Proc. Roy. Ent. Soc. London (A), 11 (1936), 75-78.

 ROBERTSON, A. G.: The nocturnal activity of crane-flies (Tipuidae) as indicated by captures in a
- light-trap at Rothamsted. J. Anim. Ecol. 8 (1939), 300—322.
- Rogers, J.: The ecological distribution of graneflies of northern Florida. Ecol. Monogr. 3 (1933), 1-74.
- Savolainen, E., und Sykjämäki, J.: Swarming and mating of *Erioptera gemina* Tjeder (Dipt., Limnobiidae). Ann. Entom. Fenn. 1 (1971), 79-85.
- Service, M. W.: 1971, Flight-periodicities and vertical distributions of Aedes, Anopheles, Culex in South-England. Bull. Entom. Res. 60 (1971), 639-651.
- Sick, F.: Synökologische Untersuchungen über Fliegen (Anthomyiini) auf Kulturfeldern. Z. Wiss. Zool. 176 (1967), 287-330.
- Southwood, T. R. E.: The flight-activity of Heteroptera. Trans. Roy. Entom. Soc. London 112 (1960), 173-220.
- Sykjämäki, J.: Dusk-swarming of Chironomus pseudothummi Stenzke. Ann. Zool. Fenn. 3 (1966),
- Taylor, L. R.: Analysis of the effect of temperature on insects in flight. J. Anim. Ecol. 20 (1961), 105-117.
- and Carter, C.: The analysis of numbers and distribution in an aerial population of Macro-lepidoptera. Trans. Roy. Entom. Soc. London 113 (1961), 369-386.
- THIELE, H. U., und WEBER, F.: Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. Oecologia 1 (1968), 315-355.
- Tiønneland, A.: The flight-activity of mayflies as expressed in some East-African species. Årbok Univ. Bergen 1 (1960), 1-63.
- Tshernyshev, W. B.: The catches of insects by light-trap and the solar-activity. Zool. Anz. 188 (1972), 452-459.
- Wenzel, G.: Hybridenzucht II. Entomol. Z. 76 (1966), 51-53.
- Wetterdienst Frankfurt-Offenbach, Kiel, Phänologische Daten und Meßwerte für 1970, 1971, 1972.
- WILLIAMS, C. B.: The time of activity of certain nocturnal insects, chiefly Lepidoptera, as indicated by a light-trap. Trans. Roy. Entom. Soc. London 83 (1935), 523-558.
- The influence of moonlight on the activity of certain insects, particularly of the family Noctuidae, as indicated by light-traps. Phil. Trans. B 226 (1936), 357-389.
- An analysis of four year captures of insects in a light-trap. Part I: General survey, sex-proportion, phenology and time of flight. Trans. Roy. Entom. Soc. London 89 (1939), 79—132.
- An analysis of four year captures of insects in a light-trap. Part II: The effect of weather conditions of insect-activity, the estimation and forecasting of changes in the insect-population. Trans. Roy. Entom. Soc. London 90 (1940), 227-306.
- and Singh, B. P.: The effect of moonlight on insect-activity. Nature 167 (1951), 853.
- YATHOM, S.: Distribution and flight-period of Amphipyrinae species in Israel. Israel. J. Entom. 6 (1971), 107-132.

Manuskripteingang: 28. März 1974.

Anschrift des Verfasser: Dr. Wolfgang Kurtze, Zoologisches Institut, Lehrstuhl für Ökologie, Universität, 23 Kiel, Hegewischstraße 3.