

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE LARVALENTWICKLUNG  
VON *Lampyris noctiluca* (L.) IM  
NATURSCHUTZGEBIET FEDERSEE

Diplomarbeit  
der Fakultät für Biologie der Universität Tübingen

vorgelegt von

Elke Wunsch

Tübingen, Mai 1990

Mein Dank gilt all jenen, die mich beim Zustandekommen vorliegender Arbeit unterstützten:

Prof.Dr.W. Maier für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes.

Dr.H. Günzl für die Anregung des Themas und Betreuung der Arbeit.

F. Erhard für die Überlassung der Beifänge, sowie für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

R. Nehring und S. Hiller für die Beratung bei statistischen Fragen.

KomilitonInnen für die Begleitung bei den nächtlichen Fangaktionen und Beobachtungen der Lampyriden im Federseemoor.

Allen Personen des Zoologischen Institutes Tübingen, die mir in irgendeiner Form behilflich waren.

Meinen Eltern für die finanzielle Unterstützung.

**Das nächtliche Schauspiel der Lampyriden-Larven übt einen ganz besonderen Reiz in der Moorlandschaft des Federseerieds aus.**

# Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG .....	1
2	METHODEN UND MATERIAL .....	3
2.1	Laboruntersuchungen .....	3
2.1.1	Zucht von <i>Lampyris noctiluca</i> .....	3
2.1.1.1	Zuchtbedingungen .....	3
2.1.1.2	Temperaturerniedrigung zur Wintersimulation .....	4
2.1.1.3	Auswirkungen der Futtermenge auf die Larvalentwicklung .....	5
2.1.2	Nahrungspräferenz-Versuch .....	5
2.2	Larvenstadiendifferenzierung .....	7
2.2.1	Chaetotaxonomische Untersuchungen .....	7
2.2.2	Morphometrische Untersuchungen .....	8
2.2.3	Geschlechtsspezifische Differenzierung .....	8
2.3	Freilanduntersuchungen .....	9
2.3.1	Fangmethoden .....	9
2.3.1.1	Bodenfallen .....	9
2.3.1.2	Lebendfang .....	11
2.4	Hilfsmittel .....	12
2.4.1	Fotographien .....	12
2.4.2	Rasterelektronenoptische Aufnahmen .....	12
3	MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE .....	13
4	ERGEBNISSE .....	18
4.1	Laboruntersuchungen .....	18
4.1.1	Zucht von <i>Lampyris noctiluca</i> .....	18
4.1.1.1	Beobachtungen während der Zucht .....	18
4.1.1.2	Temperaturerniedrigung zur Wintersimulation .....	22
4.1.1.3	Auswirkungen der Futtermenge auf die Larvalentwicklung .....	23
4.1.2	Nahrungspräferenz-Versuch .....	25
4.2	Larvenstadiendifferenzierung .....	27
4.2.1	Chaetotaxonomische Untersuchungen .....	27
4.2.2	Morphometrische Untersuchungen .....	31
4.2.3	Geschlechtsspezifische Differenzierung .....	41
4.3	Freilanduntersuchungen .....	43
4.3.1	Verteilung der Lampyriden im Untersuchungsgebiet .....	43
4.3.2	Beobachtungen im Freiland .....	49

5 DISKUSSION .....	53
5.1 Laboruntersuchungen .....	53
5.2 Freilanduntersuchungen .....	56
6 ZUSAMMENFASSUNG .....	58
7 LITERATURVERZEICHNIS .....	59
8 ANHANG .....	63

# 1 EINLEITUNG

Das 3319ha umfassende Naturschutzgebiet Federsee, welches ein Verlandungsmoor darstellt, befindet sich im oberschwäbischen Alpenvorland im Kreis Biberach, Baden-Württemberg und liegt 578m über NN. Dessen Entstehungsgeschichte aus einem eiszeitlich entstandenem Schmelzwassersee beschreibt GÜNZL (1989) ausführlich.

Ein Großteil der offenen Riedwiesen wird von *Lampyris noctiluca* (Lin.) besiedelt, eine der drei in Mitteleuropa einheimischen Leuchtkäferarten. Flugunfähige Weibchen und mit Flügeln ausgestattete männliche Imagines sind für diese Arten (*Lampyris noctiluca*, *Lamprohiza splendidula* (Lin.), *Phosphaenus hemipterus* (Goeze)) charakteristisch. Sie werden allgemein als Bewohner feuchter Biotope angegeben (REITTER 1911, SCHWALB 1961). Die Verbreitung bleibt nach VOGEL (1915), der sich eingehend mit *Lampyris noctiluca* beschäftigte, den räuberisch lebenden Larven überlassen.

*Lampyris noctiluca* ist in ganz Europa und Asien zu finden, im Norden bis zum 64-sten Breitengrad (DREISIG 1974), im Süden bis Borneo, Sumatra und Java (OLIVIER 1910, VOGEL 1915). Weiterhin kommt sie in Afrika vor. Dort ist sie in Algerien, Marokko, in Ost-Abessinien und vom Äquator bis zur Südspitze dieses Kontinentes verbreitet (OLIVIER 1910).

Das große Vorkommen im Federseemoor deutet auf dessen optimale Lebensbedingungen für diese Lampyriden hin. Die dortigen, rauen Witterungsverhältnisse und die besonderen Vegetationseinheiten eines Flachmoores entsprechen jedoch kaum den von SCHWALB (1961) für *Lampyris noctiluca* ermittelten gemäßigten Biotopvoraussetzungen. Im Federseebecken beginnt das Frühjahr erst spät und die ersten Herbstfröste setzen früh ein (WASNER 1977). Es werden dort mehr Frosttage gezählt als in den umliegenden Gebieten, daneben sind Flora und Fauna hohen Temperatur-Tagesschwankungen ausgesetzt (HUSS 1961, WASNER 1977). In diesem Zusammenhang wird versucht, die räumliche Verteilung von *Lampyris noctiluca* im Federseeried zu ermitteln, und zugleich Hinweise über die von der Art bevorzugten mikroklimatischen Verhältnisse zu erhalten.

Ein weiteres Ziel der Arbeit besteht darin, genaueres über den Entwicklungszyklus von *Lampyris noctiluca* zu erfahren, da diesbezüglich erhebliche Widersprüche in der Literatur auftreten. Die Meinungen über die Dauer des Entwicklungszyklus' der Art gehen auseinander, es werden einjährige (VOGEL 1915, NAISSE 1966), zweijährige (DUBOIS 1887, WOOTON 1976) und dreijährige (SCHWALB 1961) Entwicklungszyklen beschrieben. Mit Ausnahme von NAISSE (1966) und WOOTON (1976), welche ihre Ergebnisse anhand von Zuchten erhielten, wurden die Aussagen aufgrund von Beobachtungen getroffen, da für gesicherte Untersuchungen Kenntnisse über die Larvenstadienanzahl fehlten, und ein Bestimmungsschlüssel der Larvenstadien nicht existierte.

Aus diesem Grund wurde versucht, *Lampyris noctiluca* zu züchten, um einen Larvenstadien-Bestimmungsschlüssel erstellen zu können, anhand dessen Larven, welche während einer Vegetationsperiode im Federseeried gefangen wurden, einem Larvenstadium zuzuordnen. Aus deren jahreszeitlichen Verteilung sollte es möglich werden, Rückschlüsse auf den Entwicklungszyklus der Untersuchungstiere zu ziehen.

*Lampyris noctiluca*-Larven ernähren sich von Gehäuseschnecken (NEWPORT 1857), nach anderen Autoren (FABRE 1913, HADDON 1915, VOGEL 1915 und SCHWALB 1961) erbeuten sie auch Nacktschnecken. In vorliegender Arbeit wird geprüft werden, ob bei den Larven eine Spezialisierung auf eine der beiden Beutegruppen vorliegt.

Zusätzliche Erkenntnisse über die Biologie der *Lampyris noctiluca*-Larven sind aus nächtlichen Begehungen des Federseemoores zu erwarten. Die verhaltensbiologischen Aspekte der Imagines und die Physiologie des Leuchtorgans werden in dieser Arbeit nur am Rande behandelt.

## 2 METHODEN UND MATERIAL

### 2.1 Laboruntersuchungen

#### 2.1.1 Zucht von *Lampyris noctiluca*

Eine Voraussetzung, die einzelnen Larvenstadien von *Lampyris noctiluca* differenzieren zu können (vergl. 2.2.1 u. 2.2.2), ist die Züchtung von Referenztieren.

Die Zucht wurde mit Larven aus dem Untersuchungsgebiet aufgebaut. Die Tiere entwickelten sich im Labor (siehe unten) zu Imagines, deren Eier wiederum bis zu Adulttieren gezüchtet wurden.

##### 2.1.1.1 Zuchtbedingungen

Als Zuchtbehälter für 4 Larven dienten zunächst Polystyrolgefäße mit perforiertem Deckel (5cm hoch; 10cm  $\phi$ ), deren Boden 1cm hoch mit lockerer Waldbodenerde bedeckt war. Darauf befand sich, zur Biotopnachahmung, zur größeren Bewegungsfreiheit und zum Unterschlupf der Tiere, eine vom Federseeried stammende Torfmooschicht, welche durch tägliches Besprühen mit Wasser feucht gehalten wurde. Die Erde wurde nach einigen Wochen durch Fließpapier ersetzt, wodurch die Schalen gründlicher von Nahrungsresten und Kot gesäubert werden konnten. Daraufhin sank auch die Verpilzungsrate der Larven.

Bei einer Temperatur von 19°C, nach SCHWALB (1961) die ideale Zuchttemperatur für *Lampyris noctiluca*, und einem Licht-Dunkel-Rhythmus (LD) von 17Std.:7Std. wurden die Tiere in einem Thermokonstantraum gehalten. Einem Literaturhinweis folgend, in welchem NAISSE (1966) einen Entwicklungszyklus derselben Leuchtkäferart innerhalb von nur sechs Monaten beschreibt, wurde die Temperatur noch vor Schlüpfen der Larven auf 22°C erhöht. Um eine Luftfeuchtigkeit von über 90 % zu sichern, ersetzten Petrischalen (1,5cm hoch; 9cm  $\phi$ ) mit ständig feucht gehaltenem Fließpapier auf Boden und Deckel die ursprünglichen Zuchtgefäße.

Die Futterbeschaffung für die räuberisch lebenden Larven wurde im Laufe der Zucht vereinfacht. Zu Beginn wurden lebende Schnecken vom Federseeried (*Succinea putris*, *Oxyloma elegans*, *Cepea hortensis*, *Cepea nemoralis*, *Deroceras laeve* und *Deroceras reticulatum*), später *Cepea hortensis*, *Cepea nemoralis*, *Helicadonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostom*, *Perforatella incarnata*, *Aegopinella nitens*, *Deroceras reticulatum*, *Dero-*



*ceras agreste*, *Arion ater* und *Arion rufus* aus dem Raum Tübingen angeboten. Nach einiger Zeit konnten die Schnecken in einem Kühlschrank, der mit Ventilator und Kunstlicht (LD: 12Std.:12Std.) ausgestattet war, ohne zu verpilzen bei + 3°C auf Vorrat gehalten werden. Dies ermöglichte die zuvor häufige Futtersuche auf günstige Regentage zu beschränken.

Eine begonnene *Deroceras laeve*-Zucht wurde eingestellt, da sie den Nahrungsbedarf der Leuchtkäfer-Larven nicht deckte.

Eine Reduzierung des Gastropodenmaterials wurde durch Anbieten zerkleinerter Beute, wie es NAISSE (1966) in Wintermonaten mit tiefgefrorenen "escargots de Bourgogne" praktizierte, erreicht.

Damit jede Häutung, und somit die einzelnen Larvenstadien, registriert werden konnte, wurden die Zuchttiere individuell auf thorakalen und abdominalen Tergiten mit TipEx-Farbstoff markiert. X

Für die nachfolgenden Untersuchungen wurde ein ausreichend großer Stichprobenumfang benötigt. Die hohe Mortalität der Tiere von Zucht 1 (Z 1) (vergl. 4.1.1.1) machte es daher erforderlich, eine zweite Zucht (Z 2) aufzubauen. Die Tiere beider Zuchten stammten jeweils von einem Weibchen ab. Die Larven von Zucht 1 schlüpfen Mitte August 1987, die von Zucht 2 (Z 2) Anfang März 1988. Anhand der Larven dieser Zuchten sollte die individuelle Larvalentwicklung untersucht werden. Deshalb wurden sämtliche im Laufe der Larvalphase abgestreifte Exuvien eines Individuums gesammelt.

Weiteres Untersuchungsmaterial stammte aus zusätzlichen Zuchten, bei denen lediglich festgehalten wurde in welchem Larvenstadium sich die Tiere gerade befinden.

#### 2.1.1.2 Temperaturerniedrigung zur Wintersimulation

Da unterschiedliche Meinungen über die Notwendigkeit der Simulation einer Winterpause für das Gelingen einer *Lampyris noctiluca*-Zucht existieren, wurde eine Hälfte von Zucht 1 während des ersten Larvenstadiums für 7 Wochen einer Temperatur von + 3°C (LD: 12 Std. : 12 Std.) ausgesetzt, die andere Hälfte wurde unverändert bei den in Kapitel 2.1.1.1 beschriebenen Zuchtbedingungen gehalten.

Auf diese Weise konnte das Risiko der Aufzucht herabgesetzt und die Auswirkungen einer Wintersimulation auf die Larvalentwicklung verfolgt werden.

### 2.1.1.3 Auswirkungen der Futtermenge auf die Larvalentwicklung

Um die Wirkungsweise der Nahrungsmenge auf die Postembryonalentwicklung der Tiere zu untersuchen, wurde mit den Larven von Zucht 2 folgendes Experiment durchgeführt: Die insgesamt 64 Larven wurden in zwei Gruppen geteilt (Z 2A u. Z 2B) und unter den in Kapitel 2.1.1.1 beschriebenen Zuchtbedingungen gehalten. Bei Z 2A erfolgte die Fütterung in 4-tägigem, bei Z 2B in 8-tägigem Abstand.

Die Reduzierung der Nahrung (Z 2B) begann erst im dritten Larvenstadium, da nach eigener Erfahrung jüngere Larven unter derartigen Bedingungen innerhalb kürzester Zeit verenden.

### 2.1.2 Nahrungspräferenz-Versuch

Das Beutespektrum der Lampyriden-Larven setzt sich hauptsächlich aus Gehäuse- und Nacktschnecken zusammen.

Die Verhaltensweise, welche zur Überwältigung einer Gehäuseschnecke führt, unterscheidet sich von dem Beutefangverhalten auf Nacktschnecken. Bei ersterer erklettert die Larve nach Verfolgen der Schleimspur das Gehäuse, bei letzterer sucht sie tastend das Vorderende der Schnecke auf. Der Angriff erfolgt gezielt auf die Fühler des Opfers, d.h. bei Nacktschnecken von frontal, bei Gehäuseschnecken von hinten oben.

In beiden Fällen reagiert die Beute auf das durch die Mandibelkanäle injizierte Nervengift mit Lähmung (Herzschlag persistiert noch einige Zeit (SCHWALB 1961)) und anschließendem Tod.

Dieser Versuch sollte zeigen, ob bei *Lampyris noctiluca* Nahrungspräferenz zwischen Gehäuse- und Nacktschnecken besteht.

Nach eigenen Beobachtungen nahmen die Larven bevorzugt *Cepea hortensis*, *Cepea nemoralis* und *Perforatella incarnata* (Gehäuseschnecken) und *Deroceras reticulatum* (Nacktschnecken) an, welche somit in diesem Versuch als Beutetiere verwendet wurden.

Die im Federseeried gefangenen Larven wurden auf 20 Zuchtbehälter (à 4 Larven) verteilt, wovon bei 15 Behältern die oben genannten Beutetiere im Verhältnis 1:1 (4 oder 6 Schnecken) zugesetzt wurden.

Den Larven der restlichen 5 Zuchtgefäße wurden für jeweils eine Woche Gehäuseschnecken bzw. Nacktschnecken in Überzahl angeboten (Versuch 1 und 2), sowie zweimal ein dreitägiges Hungern (Versuch 3a und 3b) verordnet. Zwischen diesen vier Experimenten lag

stets eine Woche, in welcher Individuen beider Beutearten im Verhältnis 1:1 verfüttert wurden.

Die Zuchtbehälter wurden täglich kontrolliert, wobei leere Schneckengehäuse, verpilzte Larven und zu Puppen gehäutete Tiere entfernt wurden (fehlende Larven wurden durch "neue" ergänzt).

Artzugehörigkeit und Anzahl der gefressenen Schnecken wurden protokolliert und ausgewertet.

## 2.2 Larvenstadiendifferenzierung

Die Charakterisierung der einzelnen Larvenstadien von *Lampyris noctiluca* wurde anhand von chaetotaxonomischer und morphometrischer Untersuchungen vorgenommen.

### 2.2.1 Chaetotaxonomische Untersuchungen

Das Untersuchungsmaterial wurde so ausgewählt, daß Vergleiche der Setae von einem Stadium zum nächsten möglich waren, Borstenveränderungen während der gesamten Larvalphase festgestellt, und übereinstimmende Setae bei mehreren Tieren des gleichen Larvenstadiums herausgefunden werden konnten.

Deshalb wurden für jedes Larvenstadium erstens frisch gehäutete auspigmentierte Larven mit ihren zuvor abgestreiften Exuvien verglichen, zweitens sämtliche, im Laufe der Larvalentwicklung abgelegte Exuvien eines Individuums und drittens verschiedene Exuvien chaetotaxonomisch untersucht.

Die Larvenhäute wurden aus 70%-igem Ethanol nach einem fünf-minütigen Aufhellen in 3%-igem  $H_2O_2$  in Aqua dest. ausgewaschen. Über 4%-iges Glycerin, dessen  $H_2O$  - Anteil bei 60°C nach 12Std. verdunstet, konnten die Exuvien in 85%-iges Glycerin überführt werden (GOULET 1977, BOUSQUET & GOULET 1984).

Mit den Larven wurde in gleicher Weise verfahren. Sie wurden in siedendem Wasser abgetötet, da sie bei diesem Verfahren eine gestreckte Körperform erhalten, wodurch die Setae besser zu vergleichen sind.

Bei der anschließenden Präparation wurden die Kopfkapsel und die linken Thorax-Extremitäten abgetrennt und weiter zerlegt.

Um die Präparate chaetotaxonomisch, bei 72-facher Vergrößerung unter dem Binokular sowie mikroskopisch, untersuchen zu können, wurden sämtliche Larventeile in Vertiefungen eines speziell angefertigten Aluminiumobjektträgers (1,5mm x 25mm x 75mm) sortiert. Diese kreisförmigen Vertiefungen (15mm  $\phi$ ) wurden zuerst ausgestanzt und anschließend, um mit Durchlicht arbeiten zu können, auf der Unterseite mit Deckgläsern verschlossen.

Die Larventeile wurden in Glycerin bearbeitet, da dies das Ausrichten erleichtert, und Borsten sowie andere Oberflächenstrukturen besser erkennen läßt (nach RUHNAU).

## 2.2.2 Morphometrische Untersuchungen

Pro Larvenstadium wurden Stichproben mit 30 Individuen morphometrisch untersucht, um Differenzierungsmöglichkeiten für die einzelnen Larvenstadien zu erhalten. Die Stichproben bestanden jeweils aus 10 weiblichen Exuvien, 10 männlichen Exuvien und 10 Larven unbestimmten Geschlechts. Die Einbettung des Untersuchungsmaterials erfolgte wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben.

Der Grund für die Aufnahme von Larven in die Untersuchung besteht darin, daß im Laufe der Larvalphase über ein Drittel der Tiere verendeten. Da erst nach abgeschlossener Larvalentwicklung das Geschlecht eindeutig zu bestimmen ist, waren die restlichen Individuen für die erforderliche Stichprobengröße nicht ausreichend.

Die Auswertung der metrischen Daten bezieht sich einerseits auf die gesamte Stichprobe (Exuvien u. Larven), andererseits wurde versucht, anhand der Werte der 10 weiblichen und 10 männlichen Exuvien geschlechtsspezifische Unterschiede aufzuspüren. Dabei wurden verschiedene statistische Verfahren angewandt.

## 2.2.3 Geschlechtsspezifische Differenzierung

Von Beginn der Gonadendifferenzierung an, welche nach NAISSE (1966) ab Larvenstadium 4 (L4) sichtbar wird, können ihr zufolge weibliche und männliche Larven morphologisch unterschieden werden. NAISSE (1966) beschreibt die weiblichen Larven gegenüber den männlichen Tieren als größer und mit verbreitertem sowie abgerundeterem Pronotum.

Die Hypothese von NAISSE (1966) bietet zwei Interpretationsmöglichkeiten: Erstens, daß ab L4 weibliche von männlichen Larven und umgekehrt zu unterscheiden sind, unabhängig in welchem Larvenstadium sie sich befinden (Fall 1); zweitens, daß sich nur Larven desselben Stadiums Geschlechtern zuordnen lassen (Fall 2).

Messungen der Larvengröße und des Pronotum erfolgten somit einerseits an 30 weiblichen und 30 männlichen Exuvien von Altlarven (Larven, die sich im letzten Stadium vor der Verpuppung befinden) der unterschiedlichsten Stadien und andererseits für die Larvenstadien 1 bis 9 jeweils an 10 weiblichen und 10 männlichen Exuvien.

NAISSES (1966) Hypothese wurde anhand von Proportionalitätsfaktoren, welche aus den Werten der Pronotum-Vermessung errechnet wurden, präzisiert und mit Hilfe eines Rangordnungs-Testes geprüft.

## 2.3 Freilanduntersuchungen

### 2.3.1 Fangmethoden

Um die räumliche und zeitliche Verteilung verschiedener Larvenstadien von *Lampyris noctiluca* im Federseeried zu erfassen, wurden Bodenfallen in, für dieses Moorgebiet charakteristischen, Vegetationsgruppen errichtet. Ergänzend lieferten Beobachtungen während der nächtlichen Handfänge (vergl. 4.3.2) Erkenntnisse über Verhaltensweisen dieser Leuchtkäfer-Art.



Abb. 1: Luftaufnahme der Südhälfte des Federseegebiets. I - XI: Untersuchungsstandorte I - XI.

#### 2.3.1.1 Bodenfallen

Aus Abb. 1 geht die Anordnung der 11, in der Südhälfte des Naturschutzgebiets Federsee gelegenen Untersuchungsfelder hervor. Um eine geringere Belastung für das Naturschutzgebiet zu erreichen (Wegfang und Begehung), wie aus rationellen Gründen, fand eine Zusammenarbeit mit Herrn F. Erhard bei Standortwahl sowie Errichtung und Kontrolle der

Untersuchungsfelder statt. Beide Studien basieren auf der gleichen Fangmethode und erfassen die Vegetationsperiode 1987.

Die Fallenstandorte befanden sich in charakteristischen Vegetationseinheiten, welche in Kapitel 4.3.1 näher vorgestellt werden.

Zur Erfassung der epigäischen Arthropodenfauna dient die sogenannte Barberfalle (BARBER 1931). Trotzdem die Aussagekraft hinsichtlich der Fangergebnisse der Bodenfallen auch in neuester Zeit immer wieder diskutiert wird, stellt dieses Verfahren bis heute eine standardisierte Methode zur Lösung faunistisch-ökologischer Fragestellungen im Freiland dar (BALOGH 1958, HEYDEMANN 1958 und MÜLLER 1984).

Die Bodenfallenmethode läßt keine Aussagen über die Individuendichte zu, es kann lediglich die Aktivitätsabundanz bestimmt werden (TRETZEL 1955). Die Aktivität der Untersuchungstiere hängt meist von deren physiologischem Zustand ab (MÜLLER 1984), wobei endogene Faktoren wie Hungerzustand, tages- und jahreszeitliche Aktivität, Aktivität während der Fortpflanzungszeit, sowie das Alter der Tiere von Bedeutung sind.

Diese Faktoren können als nahezu synchron verlaufend angesehen werden, wenn verschiedene Standorte in einem Biotop untersucht werden. In diesem Fall können unterschiedliche Fangzahlen in verschiedenen Habitaten auf exogene Einflüsse wie Mikroklima, Nahrungsangebot und Raumstruktur zurückgeführt werden. Die Barberfallenmethode zeigt also die Aktivität der Arten auf, die durch deren ökologisches Verhalten bestimmt wird, und daneben auch von der absoluten Individuendichte abhängt (RENNER 1985, ERHARD 1988).

Als Bodenfallen wurden zylindrische Polystyrolgefäße von 8cm Höhe und einem Durchmesser von 3,5cm eingesetzt. Die bis zu einem Drittel mit 4%-igem Formalin gefüllten Gläschen wurden bündig mit der Bodenoberfläche und ohne seitlichen Spalt eingegraben. Einige Tropfen Detergentium, welches die Oberflächenspannung herabsetzt, gewährleisteten ein schnelles Absinken der Tiere. Zum Schutz gegen Regen, Streu und Fallaub diente eine Überdachung aus 1mm starker Verglasungsfolie (100mm x 100mm), die 5cm oberhalb der Fallenöffnung angebracht war. Gegenüber einem Blechdach wird mit dieser transparenten Abdeckung das Mikroklima weniger stark beeinflußt (HEYDEMANN 1958).

In jedem Untersuchungsfeld wurden acht Bodenfallen im Abstand von 3m in gerader Linie installiert und mit einem Minimum-Maximum-Thermometer sowie mit vier Piche-Evaporimeter ausgestattet.

Die Temperatur-Messung erfolgte auf Bodenoberflächenniveau, wobei sich der Temperaturfühler direkt auf dem Substrat befand, und die Rückwand des Thermometers durch eine Styroporplatte gegen Sonnenerwärmung isoliert war.

Mit Piche-Evaporimeter (250mm langes Glasrohr mit Innendurchmesser von 15mm; Filterpapier von 30mm  $\varnothing$ ) wurden von jedem Standort die potentielle Verdunstungsrate 5cm

oberhalb des Bodens gemessen. Die an der Filterscheibe verdunstende Wassermenge verhält sich proportional zur Luftfeuchtigkeit, zudem ist sie abhängig von Lufttemperatur, Wind (SCHÄFER 1980) und Strahlung (UHLIG 1955, HEIGEL 1957). Bau und Funktion dieser Meßgeräte veranschaulicht MÜHLENBERG (1989).

Die Fallen der Versuchsfelder wurden im Zeitraum vom 10.04.1987 bis 17.11.1987 vierzehn-tägig geleert. Parallel erfolgte die Ablesung von Temperatur und Evaporation.

Die in den Barberfallen gefangenen Lampyriden-Larven wurden zur Auswertung in 80 %-iges Ethanol überführt und anschließend, anhand von aus den Laboruntersuchungen ermittelten Bestimmungsmerkmalen, einem definierten Larvenstadium zugeordnet.

### 2.3.1.2 Lebendfang

Die Durchführung verschiedener Versuche (vergl. 2.1.1. u. 2.1.2) erforderte Lebendfänge von Lampyriden-Larven. Dies erfolgte auf einem Fadenseggen-Gebiet ca. 70m nördlich von Standort II, da die Tiere dort zahlreich vorkommen, und das Gelände bei Nacht relativ sicher zu begehen ist.

Ab einer Lichtstärke von  $6,85 \log \text{lux} + 10$  (DREISIG 1974) werden die Larven von *Lampyris noctiluca* aktiv, d.h., sie blinken in unterschiedlich langen Intervallen für ca. 4 Sekunden auf. Jedoch stellen sie das Leuchten bei Erschütterung des Untergrundes, welche sich auf Schwinggrasen schwer vermeiden läßt, und bei Geräuschen ein. Sie lassen sich sofort von dem zuvor erklommenen Halm fallen und versuchen in der Streu zu entkommen.

Vorsichtiges Annähern und Einschalten der Taschenlampe bei einer Distanz von ca. 5cm zur noch leuchtenden Larve, stellte sich als erfolgreiche Fangmethode heraus.

Das Ergebnis der nächtlichen Fangversuche hing zudem von der Witterung ab, da diese weitgehend die Aktivität des Großen Leuchtkäfers bestimmt (vergl. 4.3.2).



## 2.4 Hilfsmittel

### 2.4.1 Fotografien

Die Fotografien verschiedener Larvenstadien wurden mit einer Olympus 202 Kamera (50mm Objektiv; Ringblitz) aufgenommen. Die Larven wurden zuvor mit Äther betäubt, um eine einheitliche Körperdehnung der Tiere zu erreichen.

### 2.4.2 Rasterelektronenoptische Aufnahmen

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Kopfkapsel erforderten folgende Vorbereitungen: Zunächst wurde die Larve in kochendem Wasser abgetötet, daraufhin wurde die Kopfkapsel abpräpariert, ca. 3 min. mit Ultraschall in 70%-igem Ethanol gereinigt und die abgetrennte Kopfkapsel schrittweise in 100%-iges Ethanol überführt. Bei der anschließenden "kritischen Punkttrocknung" wird Alkohol gegen CO<sub>2</sub> ausgetauscht (ROSENBAUER & KEGEL 1978). Die getrocknete Kopfkapsel wurde nun auf einem Träger fixiert und mit einer elektronenleitenden Au-Pd-Legierung überzogen. Auf gleiche Weise wurde mit der Hinterextremität verfahren. Die Aufnahmen entstanden an einem Cambridge Stereoscan 250 MK 2.

### 3 MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE

Dem eigentlichen Ergebnisteil wird zum besseren Verständnis Angaben zur Morphologie und Biologie der *Lampyrus noctiluca*-Larve vorangestellt.

Wie auf der Abb. 6 ersichtlich, ist die Larve im Hungerzustand dorsoventral abgeplattet, und die verhältnismäßig kleine, stark sklerotisierte Kopfkapsel kann unter dem Pronotum verborgen werden. Während der Nahrungsaufnahme dehnen sich die Intersegmentalhäute (um das 100-fache nach VOGEL 1915), die Larvengestalt wird rundlich und in ihren Bewegungen träge.

Die Larven sind schwarzpigmentiert mit Ausnahme der Hinterwinkel der Terga (ausgenommen IX. und X. Abdominaltergit). Deren Färbung beruht auf Fettgewebe, welches unter diesen Stellen pigmentloser Cuticula rosa oder gelblich durchscheint.

Die Thoraxsegmente sind gegenüber den Abdominalsegmenten, welche sich caudal verschmälern, wenig verbreitert. Das meist unter das IX. Tergit zurückgezogene X. Segment besitzt Pygopodiumsanhänge, die einen Haft- und Reinigungsapparat darstellen. Durch Hämolympdruck werden diese weißlichen Analschläuche ausgestülpt und zahlreiche Chitinzähnen nach außen gewendet (durch Muskulatur können die Pygopodiumsanhänge zurückgezogen werden). Diese Widerhaken, unterstützt durch eine schleimlösende, aus dem Anus tretende Flüssigkeit (SCHWALB 1961), sind vorteilhaft, wenn sich die Larve nach einer Mahlzeit von Schneckengewebe und -schleim säubert, wobei die adhäsiven Pygopodiumsanhänge alle Körperteile mit Ausnahme des IX. Abdominalsegmentes erreichen. Diese Anhänge werden weiterhin bei der spannerartigen Fortbewegung der Larve als Nachschieber eingesetzt, beim Wegtransport der Beute als Zugapparat benötigt, und bei der Larvenhäutung zum Abstreifen der Exuvie verwendet. Als Haftapparat dienen sie der Larve, wenn diese auf einem Schneckengehäuse lauert und von dieser Position aus mit bis zu 15 Bissen ihre Beute überwältigt. Dieser Balanceakt wird durch die viergliedrigen, thorakalen Extremitäten, deren Tibiotarsi kräftige, unpaare, mit zwei seitlichen Sporen versehene Krallen tragen, unterstützt. Die Vorderextremitäten werden zum Säubern der Kopfkapsel eingesetzt, wobei zahlreiche Borsten, deren Anordnung in Kapitel 4.2.1 eingehender behandelt wird, dienlich sind. Welche Kraft eine Larve entwickeln kann wurde an den Fließpapieren der Zuchtgefäße deutlich, welche oftmals Spuren starker Mandibeltätigkeit aufwiesen.

Ein weiteres Charakteristikum stellen die beiden linsenförmigen Leuchtorgane der Larve dar, die bei Puppe und Imago persistieren. Diese ventral im VIII. Abdominalsegment gelegenen photogenen Organe sind Abkömmlinge des Fettkörpers (VOGEL 1913). Sie bestehen aus einer der unpigmentierten Cuticula anliegenden Leuchtschicht (Parenchymschicht) und einer undurchsichtigen Uratschicht, welche erstere proximal umschließt. Die Uratschicht enthält Zellen mit eingelagerten Uratkristallen, die als Reflektoren für das von den Leuchtzellen

ausgestrahlte grünblaue Licht wirken und das Leuchtorgan in nicht aktiviertem Zustand weiß erscheinen lassen. Die Parenchymschicht ist reichlich mit Tracheolen versorgt, deren Tracheenendzellen zu Zweigzellen spezialisiert sind und Sauerstoff für die enzymatische Oxydation des Luciferins liefern. Es wird vermutet, daß die neurale Steuerung des Leuchtens auf Unterbrechung der Sauerstoffzufuhr basiert. Als weiterführende Literatur bezüglich der interessanten Physiologie sei u.a. BONGARDT (1903), PETERSON & BUCK (1968), CARLSON (1965), NOFRE et al. (1969) und HALVERSON et al. (1973) genannt. Die verhaltensbiologische Bedeutung des larvalen Leuchtens wird in Kapitel 4.3.2 behandelt.

Das nächtliche Leuchten der Larven ist mit Beutefang gekoppelt (SCHWALB 1961). Hierfür weist die Kopfkapsel einige Besonderheiten auf. Wie SCHWALB (1961) durch Amputationen der Antennen und Maxillartaster nachweist, spüren die Larven von *Lampyris noctiluca* eine Schneckenschleimspur, welche bis zu 1,5 Tage alt sein kann, mit den Maxillarpalpen auf. Abb. 2 zeigt das viergliedrige Geruchssinnesorgan von dorsal. Auf der schräg verlaufenden Oberkante des chitinisierten Endgliedes ist deutlich eine Erhebung zu erkennen, welche VOGEL (1915) als Ansammlung von bis zu 200 Ausführgängen der Maxillartasterdrüsen deutet. Er schreibt ihnen besondere Aufgaben bei der Nahrungsaufnahme zu: "...daß dieselben das zu lösende Fleisch berühren und dasselbe gemeinschaftlich mit den Mandibeln bearbeiten, wobei sie wahrscheinlich das Secret ihrer Drüsen entleeren...".

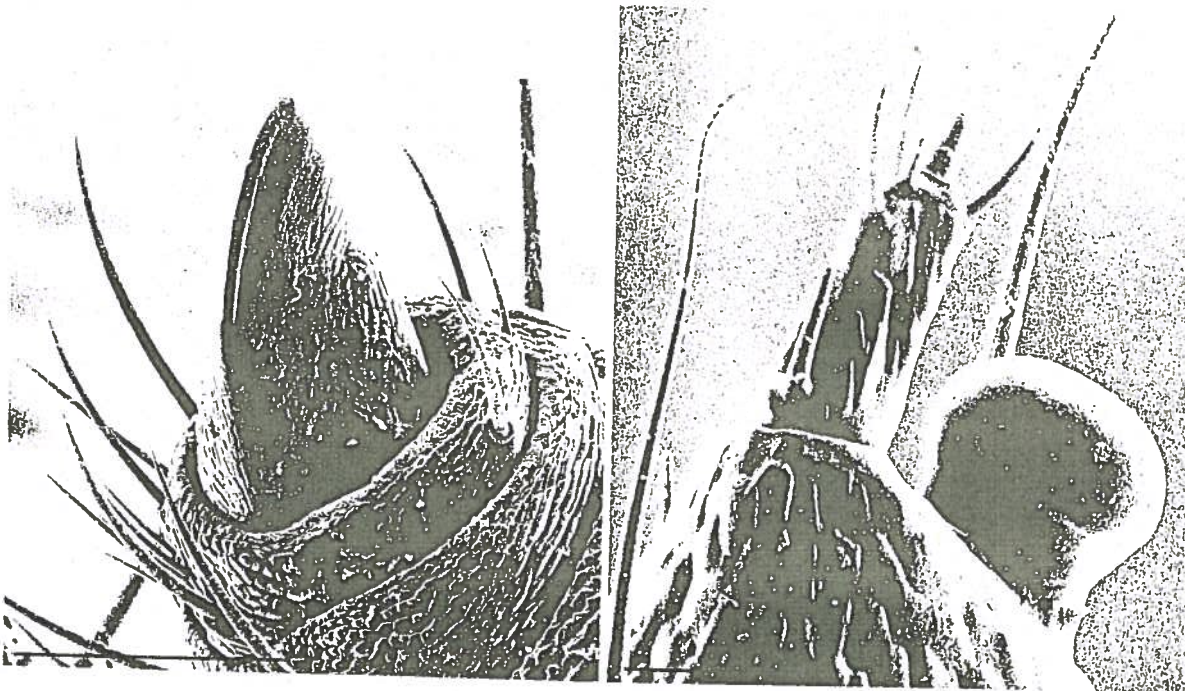


Abb. 2: Endglied des rechten Maxillartasters von ventral. Maßstabstrich entspr. 100 µm.

Abb. 3: Endglied der Antenne von lateral. Maßstabstrich entspr. 20 µm.

SCHWALB (1961) konnte weiter feststellen, daß den Antennen beim Beutefang nur Tastfunktion zukommt. Damit widerlegt er VERHOEFF (1922), der eine 3-gliedrige Antenne mit Riechzapfen bei *Lampyrus noctiluca* beschreibt, und ebenfalls VOGELS (1915) Deutung von Sinnesorganen, welche auf dem Endglied der Antenne als "Riechcylinder" und "Riechhalbkugel" lokalisiert seien. Eine weitere Korrektur bezüglich des "Riechcylinders" besteht in der von VOGEL (1915) angegebenen Borstenanzahl. Er nimmt am distalen Ende vier Riechhärchen und einen "kurzen breiten Kegel" an. Es handelt sich jedoch um drei Setae, den "kurzen breiten Kegel" und, wie aus Abb. 3 ersichtlich wird, einen borstenförmigen Auswuchs. Eingehende morphologische Untersuchungen desselben würden zu sehr vom Thema der vorliegenden Arbeit abweichen. Auch konnten Entdeckungen verschiedenartiger Sensillen an Beinen und Mundwerkzeugen nicht weiter berücksichtigt werden, so zum Beispiel das Endglied der Galea, das Endglied des dreigliedrigen Labialpalpus, das 2. Antennenglied oder die Furche mit spezifischem Sensillum lateral der distalen Mandibelkanalöffnung. Diesbezügliche Rasterelektronenoptische Aufnahmen befinden sich im Anhang (Anhang Abb. 1-7).

Nach Auffinden der Schnecke (vergl. 2.1.2) tötet die Larve ihr bis zu 12 mal schwereres Opfer durch Giftinjektionen in dessen Vorderende. Dieses erkennt die Larve anhand des Schleimes (SCHWALB 1961).

Die wirksamste Einstichstelle, die Augententakel (von dort gelangt das Nervengift direkt in Cerebral- und Pedalganglion), ertastet der Räuber. Dabei streckt er den teleskopartig ausstülpbaren Hals-Verbindungshaut zwischen Prothorax und Kopf-, wodurch der nun über das Pronotum hinausragende Kopf sehr beweglich wird. Eine optische Perzeption (VOGEL 1915) widerlegt SCHWALB (1961).

Während der Angriffsphase führen die prognathen Mundwerkzeuge (MWZ) Kaubewegungen aus. Hierbei fallen besonders die sich überscherenden Mandibeln auf. Die rechte Mandibel schert über die linke Mandibel und umgekehrt. Diese Bewegung verläuft jedoch nicht strikt alternierend, wie es SCHWALB (1961) angibt. Der charakteristische Giftkanal mündet distal an der Außenseite, unmittelbar vor der Mandibelspitze in einer ovalen Öffnung. An der Mandibelbasis steht er mit dem Mundraum in Verbindung, wo, nach Ausführungen VOGELS (1915), durch Mandibelstellung und "Härchenkanal"-bildende Borsten des Labrums die Flüssigkeit in den Chitinkanal geleitet wird. Der Pharynx dient beim Transport der giftigen Substanz als Druck- und Saugpumpe (VOGEL 1915). Die toxische Wirkung der Larvenbisse, bei welchen die Mandibeln einige Sekunden im Schneckengewebe pumpend verharren, postulierten schon NEWPORT (1857) und FABRE (1913) SCHWALB (1961) und COPELAND (1980) konnten dies durch ihre Versuche bestätigen.

VOGEL (1912 u. 1915) vermutete anhand seiner morphologischen Untersuchungen, welche weder Gift- noch Speicheldrüse erkennen ließen, und in Anlehnung an die Verhaltensweise bei Dytisciden-Larven eine Doppelfunktion des Mitteldarmsekretes als Nervengift

sowie Verdauungsekret bei extraintestinaler Verdauung. Bei Larven von *Pelania mauritanica* L. übt braunes Mitteldarmsekret ebenfalls beide Funktionen aus (BUGNION 1934).

Für SCHWALB (1961) steht die Speicherung eines Nervengiftes fest, da aus seinen Versuchen eine Erschöpfung des Toxins nach 4–5 Injektionen hervorging. Eine entsprechende Giftdrüse wurde zum jetzigen Zeitpunkt nicht lokalisiert, jedoch nimmt SCHWALB (1961) die vier, von VOGEL (1915) als "Pharynxgeschmacksorgane" gedeuteten, drüsenförmigen Gebilde als solche an.

Eigene Beobachtungen, wonach sich Tentakel der Beute für kurze Zeit an der Mandibeleinstichstelle verdicken, nicht aber von Fermenten aufgelöst werden (bei nachfolgenden Fluchtversuchen war die Funktionsweise nicht beeinträchtigt), sprechen gegen toxisches Mitteldarmsekret. Das Verhaltensmuster der *Lampyrus noctiluca*-Larven, deren Attacken gezielt den Nervensträngen gelten, die zu Ganglien des Bewegungsapparates ziehen, deutet auf den Besitz eines Neurotoxins der Larven hin.

Unterschiedliche Meinungen existieren auch über die Nahrungsaufnahme der Larven. Während NEWPORT (1857), FABRE (1913), VOGEL (1915) und VERHOEFF (1922) von extraintestinaler Verdauung sprechen, liefert SCHWALB (1961) Beweise, die eine solche ausschließen.

Übereinstimmend beobachten sie eine mechanische Bearbeitung des Schneckenfleisches, wobei die Mandibeln mit wohlausgebildetem Retinaculum, die Maxillen (besonders Lacinien), der Maxillartaster (VOGEL 1915) und die Labialpalpen zusammenwirken.

Ständiges Ausschütten von braunem Mitteldarmsekret läßt FABRE (1913) und VOGEL (1915) auf ein Vorverdauen der Nahrung schließen. Ein "...wäßrig hyalines Sekret (vermutlich Mitteldarmsekret)..." wird nach SCHWALB (1961) in Abständen zur Transporterleichterung der Schneckenfleischstücke abgegeben.

Derselbe Autor stellte bei histologischen Untersuchungen Schneckenradulae, und eine, bei intestinal verdauenden Insekten vorhandene, peritrophische Membran fest. Durch starke Behaarung der Mundwerkzeuge gelangen nach Ansicht von HADDON (1915) und VOGEL (1915) keine größeren Nahrungspartikel in den Ösophagus. Glatte Intima von Vorderdarm und Proventriculus weisen auf einen "Nahrungsbrei" hin, der zum Teil durch die Mandibellkanäle aufgesogen wird (FABRE 1913, HADDON 1915 und VOGEL 1915).

Eigene Beobachtungen der Nahrungsaufnahme von *Lampyrus noctiluca*-Larven erbrachten folgendes Ergebnis: Während der Angriffsphase und des Fressens stößt die Larve hyalines Sekret aus; die Mundwerkzeuge bohren sich tief in den Körper der Beute; sämtliche MWZ führen Kaubewegungen aus, wodurch zerkleinertes und wahrscheinlich vorverdautes Schneckenfleisch in die Mundöffnung gelangt; grobe Gewebestücke sammeln sich zwischen Kopfkapsel und Pronotum; die Mandibeln verharren in unterschiedlichen Abständen in der Beute (Unterbrechung oder Injektion von Verdauungsekret?); die Eingeweide der Schnecke werden schneller verzehrt als die Fußmuskulatur (Vorverdauung?).

Einige Stunden nach dem Freßvorgang entleeren die Larven eine tiefbraune Flüssigkeit. Sie kann, da sie aus der Mundöffnung abgegeben wird, nicht dem Kot entsprechen, wie SCHWALB (1961) postuliert.

Abschließend sei als weitere Besonderheit der *Lampyris noctiluca*-Larven die Verlagerung des Ober- und Unterschlundganglions in den Halsteil genannt. Dies wurde erforderlich, da die Muskulatur der MWZ und die des Saugpharynx die gesamte Kopfkapsel ausfüllen (VOGEL 1915).

## 4 ERGEBNISSE

### 4.1 Laboruntersuchungen

#### 4.1.1 Zucht von *Lampyris noctiluca*

Das Interesse der Forscher, die sich mit *Lampyris noctiluca* beschäftigten, galt besonders dem Phänomen des Leuchtens der Weibchen, sowie dem Beutefangverhalten der raptorischen Larve. Die hierzu verwendeten weiblichen und männlichen Imagines und Larven wurden aus dem Freiland gefangen und im Labor lediglich für die Dauer der Versuche gehalten. Die erste Zucht unternahmen PRISKE & MAIN (1911), um dadurch mehr über die Biologie des Großen Leuchtkäfers zu erfahren, und gleichzeitig ihre Untersuchungen unabhängig von der Jahreszeit und mit genügend Material durchführen zu können. Allerdings schlugen ihre, wie auch die Zuchtversuche von SCHWALB (1961), fehl. Somit basieren Angaben über die Entwicklungsdauer (vergl. 4.3.1) oder Anzahl der Larvalhäutungen (Lh) (4 Lh: NEWPORT (1857) und DUBOIS (1887), 5 Lh: VOGEL (1927)) auf Vermutungen.

Eine durchgehende Aufzucht vom Ei bis zur Imago ist bis heute für *Lampyris noctiluca* ausschließlich NAISSE (1966) und WOOTON (1976) gelungen. Bei letzterem sind keine genauen Angaben über den Ablauf der Larvalphase zu finden. Nach Beobachtungen von NAISSE (1966) hinsichtlich der Postembryonalentwicklung machen weibliche Tiere 6, männliche hingegen 5 Larvenstadien durch. Larven eines unter Laborbedingungen möglichen "cycle hivernal", bei welchem die Eiablage im November statt im Juli ("cycle estival") erfolgte, bildeten stets ein zusätzliches Larvenstadium aus.

##### 4.1.1.1 Beobachtungen während der Zucht

Die Stammtiere wurden in den Monaten Mai bis November 1987 im Federseeried gesammelt. Anhand deren Weiterentwicklung zu Adulttieren im Labor stellte sich folgendes heraus:

- Die zu mehreren in einem Zuchtgefäß gehaltenen *Lampyris noctiluca*-Larven sammelten sich häufig im Randbereich, wobei oftmals junge hungrige Larven auf älteren saßen (Fehlhandlung des Beutefangs?). Gegenseitige Angriffe kamen nicht vor, auch dann nicht, wenn mehrere Larven gleichzeitig an einer Schnecke fraßen.
- Durch Pilzbefall trat eine Dezimierung der Freilandlarven von etwa 40% auf.
- Die Ruhephase vor der Verpuppung betrug bei weiblichen und männlichen Larven 3–6 Tage. Die während dieser Zeit eingenommene Stellung war identisch mit der 2–3-tägigen

Lage vor Larvalhäutungen. Die Tiere lagen dann mit ventral halbkreisförmig eingekrümmtem Abdomen und gestreckten Beinen auf dem Rücken oder der Seite. Ebenso ist für diese Phase das, als Tropfen, ständig am Abdomen hängende Ausscheidungsprodukt charakteristisch. Eine genaue Analyse desselben war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, dennoch konnte durch ein biochemisches Testverfahren Harnsäure in diesem, sowie in dem ebenfalls hyalinen Ausscheidungsprodukt wohlgenährter Larven festgestellt werden, was SCHWALBS (1961) Vermutung über die Zusammensetzung des Sekretes bestätigt.

Verpuppungs- bzw. Häutungskammern wurden nicht angelegt, dennoch häuteten sich vereinzelt Larven in zuvor leergefressenen Schneckenhäusern.

- Bei Larven, die im Altlarvenstadium gefangen wurden, war ein Größenunterschied zwischen den Geschlechtern zu erkennen: die Körperlänge (gemessen an gestreckter Larve, ohne Kopfkapsel, da diese meist unter Pronotum verborgen ist und im Hungerzustand) der weiblichen Altlarven betrug durchschnittlich 18,3mm, das letzte männliche Larvenstadium maß durchschnittlich 16,7mm.
  - Das weibliche Puppenstadium dauerte ca. 7 Tage bei 22°C bzw. 10,5 Tage bei 19°C. Das daraus geschlüpfte *Lampyrus noctiluca*-Weibchen legte in den letzten 2-3 Tagen ihrer im Mittel 8- bzw. 10-tägigen Adultphase (bei 22°C bzw. 19°C) durchschnittlich 207 Eier ab (nur 60-90 nach SCHWALB (1961)). Die mit Flügelanlagen ausgestattete männliche Puppe häutete sich nach ca. 9 bzw. 14 Tagen zur Imago (bei 22°C bzw. 19°C). Das *Lampyrus noctiluca*-Männchen lebte in Gefangenschaft ca. 13 bzw. 16 Tage (bei 22°C bzw. 19°C).
  - Beide Puppentypen reagierten die ersten vier Tage auf mechanische Reize: Das sonst nach ventral gebogene Abdomen wird gestreckt, und nach beiden Seiten geschwenkt. Dies führt beim Weibchen zur Seitenlage, die beweglichere männliche Puppe kommt auf der Ventralseite zu liegen. Kopfkapselbewegungen wurden nur bei der weiblichen Puppe in den ersten 24 Std. beobachtet. Die Reaktionszeit sowie die Reizbeantwortung verlangsamen bzw. schwächten sich zum vierten Tag hin ab. Das auf äußere Reize hin für einige Sekunden anhaltende Leuchten wurde von den Puppen bis zur Imaginalhäutung beibehalten. Durch die dünne, transparente Cuticula konnte außerdem die zunehmende Pigmentierung, welche dem Reifungsgrad der Puppe entspricht, verfolgt werden.
- Frisch geschlüpfte Männchen benötigten noch ca. 1,5 Std. zur Ausfärbung ihrer dunkelgrauen Flügel.
- Die Exuvie platzt bei sämtlichen Häutungen im Gegensatz zu anderen Käferlarven interessanterweise quer am oberen Vorderrand des Pronotum auf. Etwa 10 min. benötigt die Larve bzw. die Puppe um die Exuvie abzustößen.
  - Unter den Larven die in der Zeit von Ende Mai bis Mitte Juni gefangen wurden, befanden sich weibliche und männliche Altlarven im Verhältnis 9:1.
  - Nach einer Embryonalentwicklung von 28 Tagen bei 22°C bzw. 45 Tagen bei 19°C schlüpften innerhalb von fünf Tagen 95% eines Geleges. Die Aufzucht einer neuen



Generation wurde jedoch durch eine hohe Mortalität bei den ersten drei Larvenstadien erschwert (L1 45%; L2 15–20%; L3 10%).

Durch den nachträglichen Aufbau einer weiteren Zucht (Z 2) wurde es möglich, wie bei der Studie von NAISSE (1966) (vergl. 4.1.1), die Larvalphase einer "Sommergeneration" mit der einer "Wintergeneration" zu vergleichen (vergl. 2.1.1.1). Anhand von Zucht 1 (Z 1) wird die Entwicklung von "Sommertieren" (Eiablage Anfang Juli) verfolgt, Zucht 2 (unterteilt in Z 2A u. Z 2B, vergl. 2.1.1.3) setzt sich aus "Wintertieren" zusammen (Eiablage Anfang Februar). Z 1 und Z 2A (jeweils 20 Individuen) wurden mit Ausnahme der Wintersimulation, welche jedoch vernachlässigt werden kann (vergl. 4.1.1.2) unter identischen Bedingungen gehalten. Aus den Abb. 4 u. 5 ist der Verlauf der jeweiligen Postembryonalentwicklung zu entnehmen.

Abweichend zu den Beobachtungen von NAISSE (1966) (vergl. 4.1.1) konnte ermittelt werden, daß *Lampyris noctiluca* mehr als sieben Larvenstadien ausbildet, und daß für

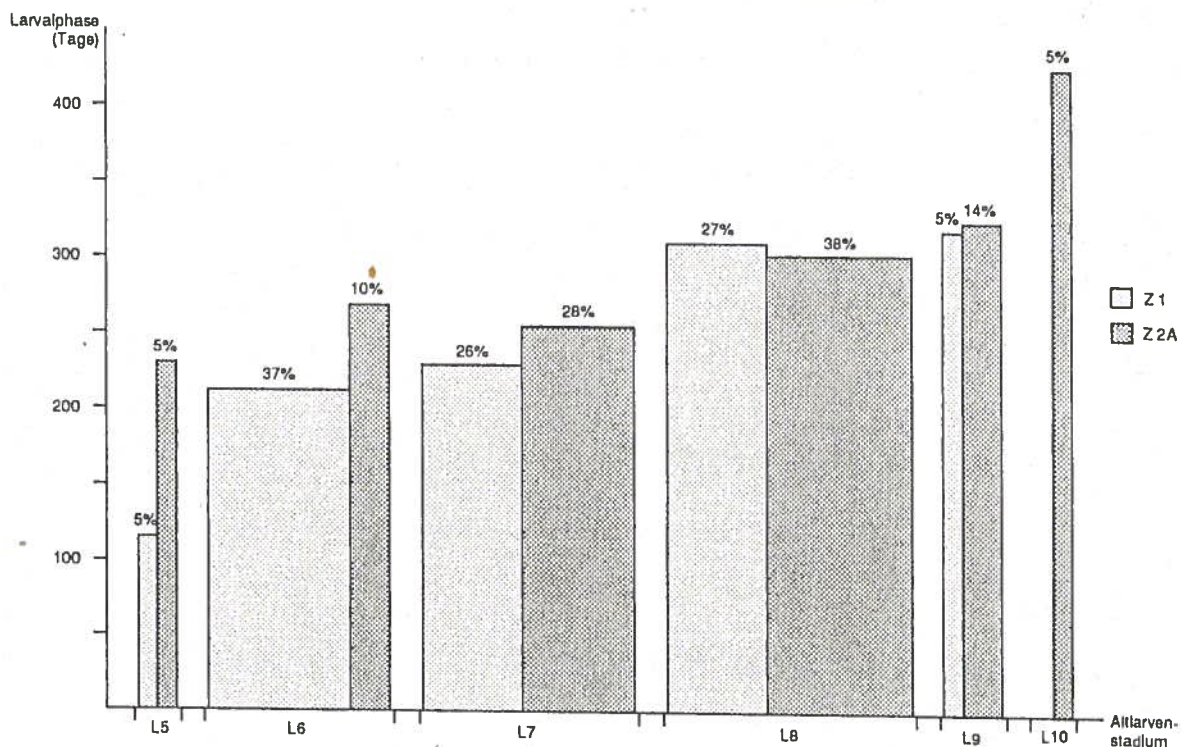


Abb. 4: Dauer der Larvalentwicklung für jedes in Zucht 1 bzw. Zucht 2A aufgetretene Altlarvenstadium sowie deren prozentuale Häufigkeit.

Weibchen wie für Männchen keine konstante Larvenstadienanzahl angenommen werden kann. Bei Zucht 1 erwies sich sechs als die Larvenanzahl nach welcher sich die meisten Larven verpuppten, während sich bei Zucht 2A die meisten Tiere nach L8 verpuppten (Abb. 4). Dies deutet darauf hin, daß "Wintertiere" in ihre Larvalentwicklung ein zusätzliches Larvensta-

dium einschalten (beachte L10 der Zucht 2A). Aufgrund der geringen Stichprobengröße können zwar keine konkreten Aussagen gemacht werden, dennoch unterstützten sie die Aussage von NAISSE (1966), nach welcher unter Laborbedingungen entstandene "Wintergenerationen" stets ein zusätzliches Larvenstadium ausbilden.

In vorliegender Arbeit war die Dauer der Larvalphase weder vom Geschlecht der Tiere abhängig, noch konnte sie einen definierten Wert annehmen (entgegen NAISSE 1966). Die in Abb. 4 aufgetragene durchschnittliche Postembryonalentwicklung kann lediglich als Hinweis gewertet werden, denn bei Individuen desselben Altlarvenstadiums traten diesbezügliche Unterschiede auf.

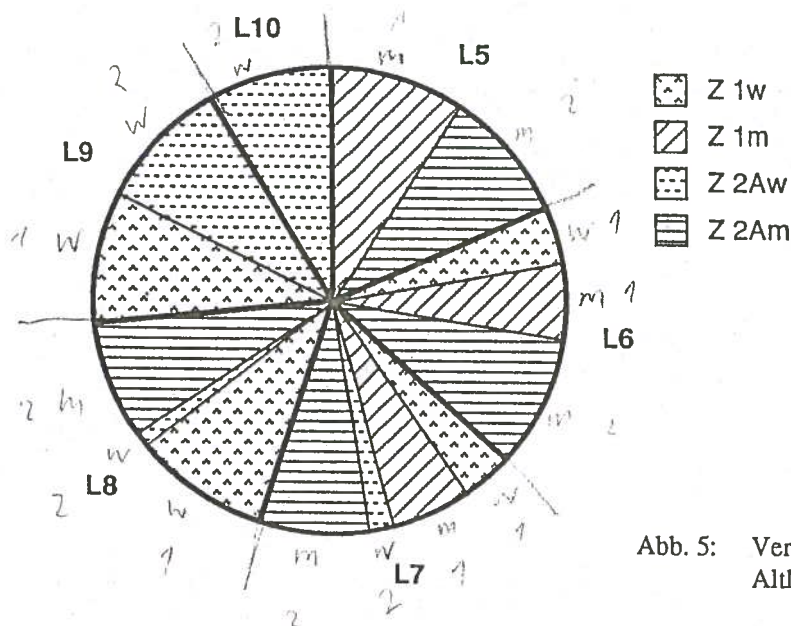


Abb. 5: Verhältnis der Geschlechter im jeweiligen Altlarvenstadium für Zucht 1 und Zucht 2A.

Aus Abb. 5 wird ersichtlich, daß die Larvalentwicklung der *Lampyrus noctiluca*-Männchen tendentiell in weniger Wachstumsstufen wie die der Weibchen unterteilt ist, denn weibliche Tiere beider Zuchten bilden zwei zusätzliche Larvenstadien aus. Von Zucht 1 erreichen die meisten männlichen Larven das Stadium sechs oder sieben, der größte Teil der Weibchen beendet nach L8 die Larvalphase. Wie oben beschrieben, verschiebt sich bei Zucht 2A die Entwicklung beider Geschlechter um ein weiteres Larvenstadium.

Sämtliche, während der Zucht aufgetretene Larvenstadien sowie Puppen und Imagines von *Lampyrus noctiluca* sind in Abb. 6 zusammengestellt.

Zu ergänzen sei, daß die gezüchteten Larven bei Zimmertemperatur höchstens 3-4 Wochen und nicht, wie SCHWALB (1961) behauptet, bis zu fünf Monate ohne Nahrung überleben können.

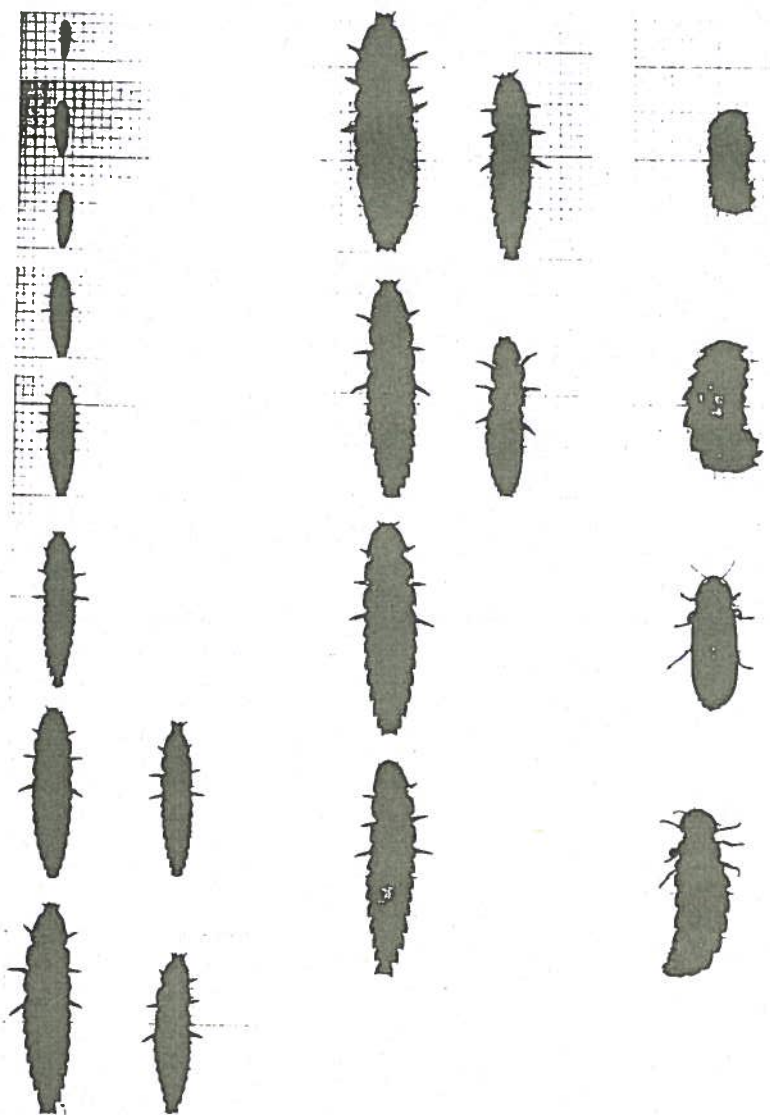


Abb.6: Linke Spalte zeigt Individuen der Larvenstadien 1 - 8; mittlere Spalte bildet Individuen der Larvenstadien 9 - 12 ab; in der rechten Spalte sind Puppen und Imagines dargestellt (ab L7 männliche Larven rechts von den weiblichen Tieren).

#### 4.1.1.2 Temperaturerniedrigung zur Wintersimulation

Nach SCHWALB (1961) muß bei der Aufzucht von *Lampyris noctiluca* eine Winterpause eingehalten werden. Eine solche sah NAISSE (1966) als nicht notwendig an.

Die Auswertung von Zucht 1 zeigte, daß keine merklichen Unterschiede bei Tieren mit Wintersimulation gegenüber Tieren ohne künstliche Kälteperiode festgestellt werden können. Die Sterberate der Larven ohne Winterpause war nicht erhöht, bei der Entwicklungsdauer waren jeweils große Streuungen festzustellen (vergl. 4.1.1.1), und das Verhältnis von Weibchen zu Männchen betrug bei Tieren ohne Wintersimulation 1:0,6 bei Tieren mit Temperaturerniedrigung 1:0,7. Die während der Larvalphase ausgebildete Stadienanzahl variierte bei Larven ohne Kälteperiode zwischen 5 und 8 bei Tieren mit Wintersimulation zwischen 6 und 9. Dieses Ergebnis kann aufgrund der geringen Individuenzahl nicht uneingeschränkt auf die simulierte Winterpause zurückgeführt werden.

#### 4.1.1.3 Auswirkungen der Futtermenge auf die Larvalentwicklung

Dieser Versuch mit Zucht 2 zeigte die Bedeutung der Futtermenge für die Larvalentwicklung bei *Lampyris noctiluca*. Z 2A wurde genau doppelt so oft gefüttert wie Z 2B (vergl. 2.1.1.3). Das Ergebnis ist in den Abbildungen 7 u. 8 dargestellt.

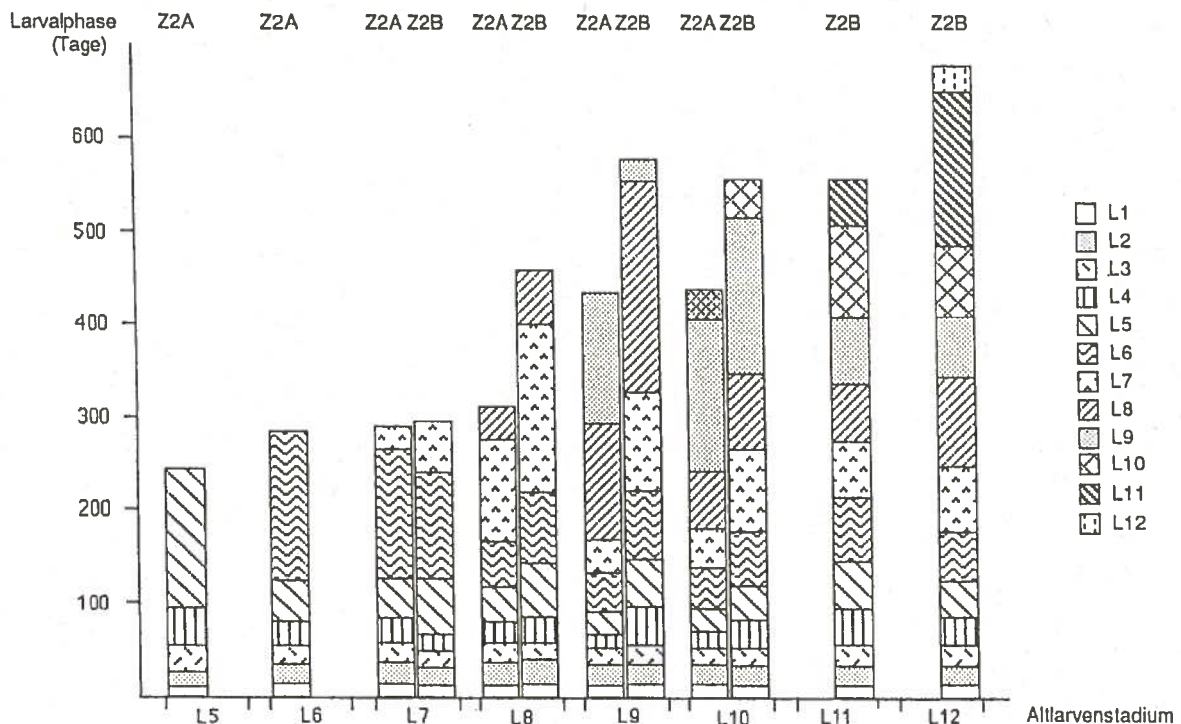


Abb. 7: Vergleich von Zucht 2A und Zucht 2B bezüglich der ausgebildeten Larvenstadienanzahl und Dauer der Larvalphase. Außerdem wurde die zeitliche Abfolge der Häutungsschritte dargestellt.

Daraus wird ersichtlich, daß sich bei Zucht 2B die Larvalphase durch das rationierte Nahrungsangebot zeitlich in die Länge zieht (Abb. 7). Erstens wird mehr Zeit zwischen den einzelnen Häutungen benötigt, und zweitens wird die Tendenz deutlich, mehr Larvenstadien auszubilden (L11 u. L12). Eine Verpuppung nach Larvenstadium 5 oder 6 trat bei diesen 20 Versuchstieren nie auf.

Die Verteilung der Geschlechter innerhalb der Altlarvenstadien (Abb. 8) deutet darauf hin, daß Männchen von *Lampyris noctiluca* die Larvalphase etwa zwei Stadien früher beenden als die Weibchen (vergl. 4.1.1.1). Nach L7 und L8 (Z 2A) bzw. L8 und L9 (Z 2B) verpuppen sich

meist männliche Larven, die weiblichen bevorzugen die Larvenanzahl 9 (Z 2A) bzw. 9 und 10 (Z 2B).

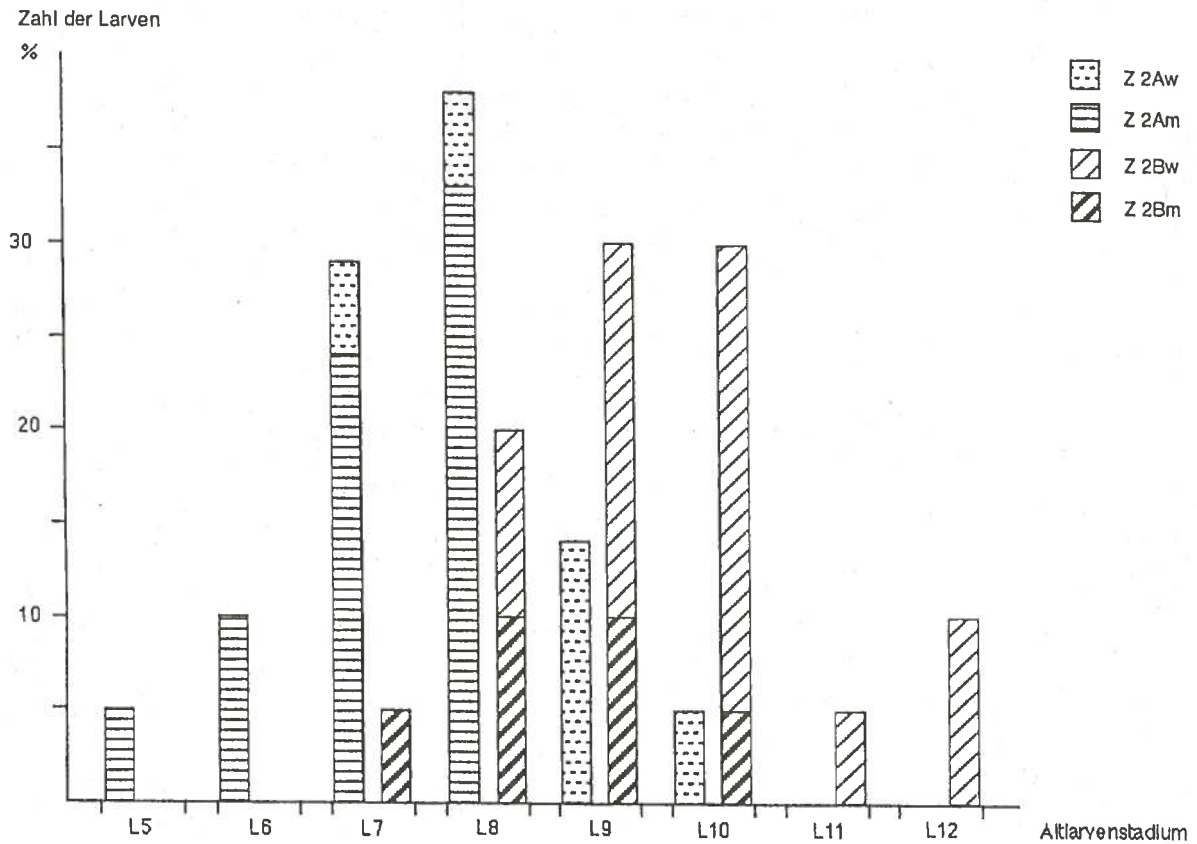


Abb. 8: Prozentualer Anteil eines Altlarvenstadiums, bezogen auf sämtliche in Zucht 2A bzw. Zucht 2B aufgetretenen Stadien. Zusätzlich wird das Verhältnis von Weibchen zu Männchen dargestellt.

Aus Zucht 2B entwickelten sich Weibchen und Männchen im Verhältnis 1:0.43, während in Z 2A das Verhältnis 1:2,5 festgestellt wurde. Die geringe Stichprobenanzahl von jeweils 20 Individuen, läßt auch hier keine gesicherten Aussagen zur Wirkung der Nahrungsmenge auf die Entwicklung der Geschlechter der Tiere zu.

Die Messungen der Gesamtlänge bei jeder frisch gehäuteten Larve belegten, daß gut gefütterte männliche Larven ab L5 durchschnittlich 1mm länger werden, und wohlgenährte weibliche Larven in Stadium sechs ca. 1mm, ab L7 ca. 2mm im Durchschnitt größer sind als die Vergleichstiere aus Zucht 2B.

Auffällig an der zeitlichen Abfolge der Larvenstadien bei Zucht 2A und Zucht 2B sind zum einen die annähernd synchron verlaufenden Häutungen zwischen L1 und L4, zum anderen die Dauer des jeweils vorletzten Stadiums, welches sich als das längste erwies (Ausnahme L5 und L6; vergl. Abb. 7). Ein ähnliches Phänomen beschrieb NAISSE (1966), wonach das pränymphe Stadium der männlichen *Lampyrus noctiluca*-Larven fast doppelt so lange wie das

vorletzte Stadium dauerte.

Die oben genannten Beobachtungen – verzögerte Postembryonalentwicklung und höhere Larvenstadienzahl bei "Nahrungsmangel", sowie auffällige Abfolge der Häutungsschritte – könnten auf endogene Auslösemechanismen der Verpuppung hinweisen.

Die Überlegung, ob eine spezifische Wachstumsrate der Larven als endogener Auslöser der Verpuppung fungieren kann, wurde an 20 Tieren (10 weiblichen und 10 männlichen), deren individuelle Häutungsschritte verfolgt wurden, geprüft.

Von drei morphometrisch untersuchten Merkmalen (vergl. 4.2.2), deren Wachstum mit dem der Larve deutlich korrelieren (Augenabstand, Länge des Clypeuolabrum und des Pronotum), wurden die Wachstumsraten bei weiblichen und männlichen Larven nach den folgenden Ansätzen berechnet:

- a, von einem Larvenstadium zum nächsten
- b, von Primärlarve bis Altlarve
- c, von L4 bis zum letzten Larvenstadium

Bei der Auswertung zu a konnte nicht von 10 Weibchen und 10 Männchen ausgegangen werden, da die vermessenen Tiere ihre Larvalentwicklung nach unterschiedlicher Larvenstadienanzahl beendeten. So verteilten sich die 10 weiblichen und 10 männlichen Individuen auf je vier Altlarvenstadien (bei Weibchen auf L6–L9; bei Männchen auf L5–L8). Unter den wenigen, dem gleichen Altlarvenstadium zugehörigen Individuen, war keine charakteristische Abfolge der Wachstumsraten bei den drei Merkmalen festzustellen. Das Larvenwachstum variierte bei den Untersuchungstieren so stark, daß es sich dabei um keinen induzierenden Faktor handeln kann. Ebenso finden sich zu b keine einheitlichen Wachstumsraten, was jedoch schon durch die Rohdaten der Variablen angezeigt war (vergl. Abb. 17–28).

Der letzte Ansatzpunkt c, welcher die Wachstumsraten für Weibchen und Männchen von Beginn der Gonadendifferenzierung bis zur Altlarve untersuchte, lieferte keine Erklärung für die variierende Larvenstadienanzahl.

Der Vergleich von weiblichen und männlichen Wachstumsraten in b und c zeigte, daß diese, für die genannten Merkmale, bei weiblichen Tieren etwa ein Drittel höher sind als bei männlichen Larven derselben Entwicklungsstufe.

#### 4.1.2 Nahrungspräferenz-Versuch

Mit diesem Versuch wurde geprüft, ob die *Lampyris noctiluca*-Larven eine der zwei angebotenen Beutetiergruppen (Gehäuse- und Nacktschnecken) bevorzugen.

Die zweimonatige Fütterung (vergl. 2.1.2) ergab, daß bei gleichem Angebot der zu untersuchenden Schneckengruppen keine eindeutige Präferenz festzustellen ist. Die 60

Larven der 15 Zuchtbehälter fraßen 271 von insgesamt 952 Pulmonaten, davon 57,6% Gehäuse- und 42,4% Nacktschnecken. Unterschiede der Nahrungsgewohnheiten zwischen jüngeren und älteren Larven existierten nicht (jungen Larven wurden entsprechend große Beutetiere angeboten).

Mit 20 Lampyriden-Larven wurden vier, in Kapitel 2.1.2 beschriebene, Parallelversuche durchgeführt. Während oder nach den Versuchen 1 und 2 fand keine signifikante Auswahl der Larven auf die in Überzahl angebotenen Gehäuse- respektive Nacktschnecken statt.

Als nach dreitägigem Hungern (Versuch 3a und 3b) wieder normal gefüttert wurde, galten bei Versuch 3a 9 Angriffe den Nackt- und nur 6 den Gehäuseschnecken, hingegen wurden 7 Nackt- und 11 Gehäuseschnecken bei Versuch 3b gefressen.

Dieses Ergebnis zeigt ebenfalls, daß die Beutesuche nicht auf einen Gastropodenvertreter gerichtet ist, sondern vermutlich die zuerst aufgespürte Schnecke angegriffen und gefressen wird.

## 4.2 Larvenstadiendifferenzierung

### 4.2.1 Chaetotaxonomische Untersuchungen

Um eindeutige Identifizierungsmerkmale der einzelnen Larvenstadien von *Lampyrus noctiluca* zu erhalten, wurden chaetotaxonomische Untersuchungen durchgeführt.

Bis heute beschrieb lediglich VOGEL (1915) Borsten der *Lampyrus noctiluca*-Larve. Er ging dabei meist auf Setae mit "systematischer Bedeutung" ein, also diejenigen, welche von Larven jedes Stadiums ausgebildet werden. Seine umfangreiche Beschreibung war dennoch in einzelnen Punkten unvollständig. In vorliegender Arbeit wurde deshalb die gesamte Larve nach neu- oder zurückgebildeten Setae und nach für *Lampyrus noctiluca*-Larven charakteristischen Borstengruppen untersucht.

In folgender morphologischer Beschreibung wird nicht die Nomenklatur von VOGEL (1915) verwendet, sondern die Einteilung MATSUDAS (1965).

Die Kopfkapsel besitzt in jedem Stadium auf den Lateralzinken des Clypeolabrum zwei lange, kräftige, nach vorne weisende Tastborsten und eine kürzere vor dem Ocellus (Abb. 15). Die Gruppierungen von kurzen Borsten variieren individuell stark in der Anzahl, sie nehmen bei aufeinanderfolgenden Stadien in der Zahl zu und sind nicht immer symmetrisch ausgebildet. So konnten die des Clypeolabrum, diejenigen im Frons-Vertex-Bereich und kurze Borsten auf der ventro-caudalen Kopfkapsel nicht als Differenzierungsmerkmale herangezogen werden. Ebenfalls ergaben sich große individuelle Varianzen der Setae bei der chaetotaxonomischen Untersuchung der MWZ (vergl. Abb. 15 u. 16):

- Die stark sklerotisierte Mandibel ist vor allem ventral mit einem dichten Filz von Trichomen besetzt, aus dem vereinzelt Setae herausragen, welche sich nicht als Trennungsmerkmal eignen. Die vordere Hälfte zwischen Retinakulum und Mandibelspitze, sowie Spitze und Vorderrand des Retinakulum sind unbeborstet.
- Bei der Maxille variiert die Borstenanzahl der medialen Hinterecke der Cardo.

Der Stipes trägt konstant vier lange Tastborsten, von denen 2 auf der ventralen Seite und 2 auf der Lateralseite stehen. Über den beiden lateralen Borsten und am latero-dorsalen Rand des Stipes befinden sich Haarfelder aus kürzeren Borsten, deren Anzahl zu keiner Differenzierung führte. Auch die kurzen Setae am medialen Randbereich des Stipes variieren stark.

Das erste Maxillartasterglied weist dorsal und ventral je eine Gruppe von kürzeren Setae auf, die als grobe Unterscheidungsmerkmale der Larvenstadien 1 bis 4 zu verwenden sind (Anhang Tab. 1). Die lateral stehende, lange Borste ist bei allen *Lampyrus noctiluca*-Larven zu beobachten.

Das zweite Glied des Maxillarpalpus besitzt dorsal zwischen 3 und 6 Borsten sowie



mehrere sehr kurze Haare, die ebenfalls keine Trennungsmöglichkeit boten. Die Ventralseite ist stets unbeborstet.

Von den jeweils insgesamt 5 Borsten des dritten Maxillartastergliedes stehen stets 3 dorsal, 1 medial und 1 lateral. Weiterhin trägt dieses Glied einen Kranz aus kleinsten stark variierenden Setae.

Die vertieft liegenden Borsten und Sensillen des sklerotisierten Endgliedes waren frühestens ab L4 zu erkennen, und eigneten sich nicht zur Larvenstadiendifferenzierung.

Die 2-gliedrige Galea weist am ersten Glied dorsal einen büstenförmigen Saum aus Trichomen auf. Am distalen Rand des zweiten Gliedes steht bei jedem Stadium neben 5 kurzen Setae 1 langes Haar. Apikale Sensillen konnten durch Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen dargestellt werden (Anhang Abb. 7).

Die stark beborstete Lacinia ist mit dem Stipes verwachsen (VOGEL 1915) und konnte nicht als Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden.

– Das Labium weist folgende charakteristische Beborstung auf: In der Mitte des Postmentum<sup>1</sup> befinden sich 2 lange, lateral stehende Tastborsten sowie eine kurze, kräftige Borste ventral in der Mitte des Vorderrandes des Praementum und meist 3 kurze Setae am Grundglied des 2-gliedrigen Labialtasters. Keine Differenzierungsmöglichkeiten ergaben die zahlreichen kurzen Haare, welche über das Labium verteilt sind, sowie der dorsale Trichomensaum des Praementum und die Sensillen des sklerotisierten Endgliedes.

– Das erste Antennenglied der *Lampyris noctiluca*-Larven trägt einen distalen Kranz aus vier langen Borsten der in jedem Larvenstadium vorhanden war. Die kurzen Haare boten ebensowenig eine Abgrenzung der Stadien wie das dritte Glied der Antenne (Riechzylinder nach VOGEL (1915)). Vom zweiten Antennenglied (Abb. 16) wird medial eine lange Seta (TB1) ausgebildet, am Vorderrand des Sklerites stehen drei weitere: ventral (TB3), ventrolateral (TB4) und dorsal (TB2). Die Anzahl der dazwischen gruppierten, kürzeren Setae eignet sich zu einer groben Trennung der Stadien (Anhang Tab. 1).

Larvenstadium 2 konnte durch eine charakteristische Antennenform klar definiert werden (Abb. 10 und Tab. 1 u. 2). Im Vergleich mit L1 und L3 (Abb. 9 u. 11) fällt deutlich die rundliche Gestalt des zweiten Antennengliedes bei Larven von L2 auf. Die nachfolgenden Entwicklungsstadien zeigten bezüglich des 2. Gliedes der Antenne keine Formveränderung gegenüber L3.

– Die unterhalb der Cardines gelegene, spangenförmige Gula (Submentum nach HADDON (1915)) ist frei von Setae.

Wie VOGEL (1915) auf einer Zeichnung darstellte, übernehmen stets vier Borsten die Tastfunktion der Halsregion.

<sup>1</sup>Postmentum nach VOGEL (1915) als Submentum, nach HADDON (1915) als Mentum bezeichnet; Praementum nach VOGEL (1915) als Mentum bezeichnet, nach HADDON (1915) als erstes Glied des Labialpalpus bezeichnet; 2-gliedriger Labialpalpus nach HADDON (1915) als 3-gliedrig bezeichnet.

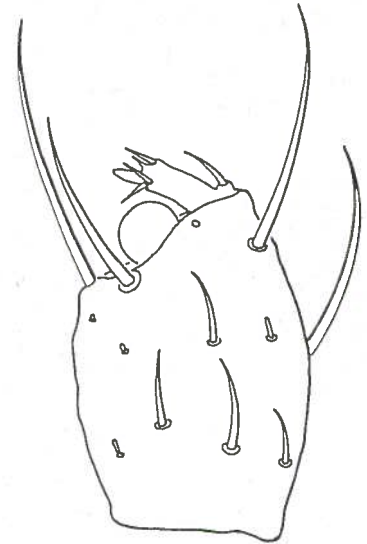
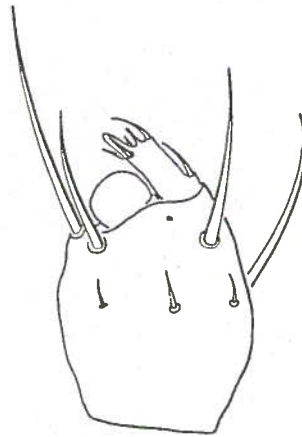


Abb. 9: Linke Antenne von L1; 2. u. 3. Glied dorsal; 136-fach vergrößert.

Abb. 10: Linke Antenne von L2; 2. u. 3. Glied dorsal; 136-fach vergrößert.

Abb. 11: Linke Antenne von L3; 2. u. 3. Glied dorsal; 136-fach vergrößert.

Die eingangs erwähnten, individuellen Schwankungen nicht systematischer Borsten bezüglich deren Setaeanzahl und -insertion, sowie die nicht gewährleistete Symmetrie der Borsten, stellten sich auch bei der Bearbeitung der thorakalen Extremitäten heraus (Abb. 12 u. 13):

- Die Coxa besitzt am Übergang von Vorderseite zu Ventralseite am proximalen Rand zwei Setae, zu welchen ab Larvenstadium 6 meist eine weitere hinzukommt. Bei Larvenstadium 1 wird an dieser Stelle nur eine Primärborste ausgebildet, durch welche L1 eindeutig charakterisiert werden kann (vergl. Abb. 14 und Tab. 1 u. 2). Über dem Coxa-Pleuralgelenk stehen drei kurze Borsten, die keine Differenzierung zuließen. Auf der proximalen Vorderseite befinden sich stets zwei kurze, keulenförmige Setae. Ventral trägt die Coxa im Bereich des distalen Endes eine Borstenreihe, welche wie die drei kurzen Haare proximal auf der Coxa-Hinterseite kein Bestimmungsmerkmal für ein Larvenstadium darstellen.
- Der Trochanter weist dorsal stets eine einzelstehende kürzere Borste auf. Jedes Stadium bildet weitere vier Setae ventral am Distalrand von mittlerer Vorderseite bis mittlerer Hinterseite in einer Reihe aus. Eine kräftige Borste inseriert bei jeder Larve ventral in der Mitte.
- Auffällige, jedoch nicht zur Stadienunterscheidung beitragende Borsten des Femur sind: 1 kurzes Haar dorsal vor dem proximalen Ende, 1 lange Borste distal der Vorderseite, ebenso 2 lange Setae auf der Grenze von Ventral- und Vorderseite (Abb. 12 u. 13), sowie 1 sehr lange Tastborste in der Mitte der Ventralseite. Außerdem steht 1 lange Setae distal zwischen Ventral- und Hinterseite.

Abb. 12: Mittelextremität von anterior einer Larve des sechsten Stadiums. Maßstabstrich entspr. 1mm.

Abb. 13: Mittelextremität von posterior einer Larve des sechsten Stadiums. Maßstabstrich entspr. 1mm.

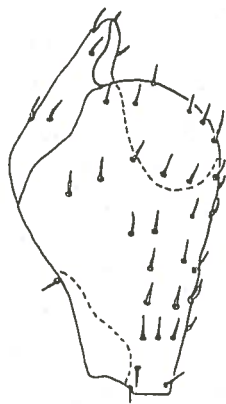


Abb. 14: Coxa anterior von rechter Extremität bei L1; 85-fach vergrößert.

- Der Tibiotarsus besitzt von dorsal betrachtet eine Doppelreihe kurzer Setae (anterior meist vier, posterior meist drei). Am Vorderrand über der Krallen sitzen lateral ein kräftiges Borstenpaar, medial stehen zwei schlanke Haare (anterior ein längeres). Das Beinsegment trägt auf der Vorderseite 4-5 reihenförmig angeordnete Setae. Die ventrale Doppelreihe besteht bei jeder Larve aus 6-8 kräftigen Borsten. Wie die eben genannten Borsten, besteht die Reihe aus 4-5 Setae auf der Hinterseite des Tibiotarsus keine Möglichkeit zur Abgrenzung der Stadien.

Die drei Beinpaare weisen eine gleichartige Beborstung auf.

Die chaetotaxonomischen Untersuchungen der abdominalen Sternite erbrachten für die Larvenstadien L1 bis L9 die unten aufgeführten Borsteninsertionen, welche allerdings hinsichtlich der Larvenstadienbestimmung von keiner Bedeutung waren. Die Sternit-Hinterländer der Segmente II bis VIII weisen lateral jeweils zwei lange Tastborsten auf. Das VIII.Segment besitzt am Sternit-Hinterrand außerdem zwei mediale Borsten. In der Mitte des IX.Sternites stehen zwei kürzere Setae und die Hinterecken des Tergites tragen zwei lange Borsten. Die kurzen Haare des X.Segmentes sind wie folgt angeordnet: Ventral insgesamt vier Haare, wovon zwei median eng nebeneinander stehen; lateral und dorso-lateral befinden sich jeweils zwei Setae.

Eine unterschiedliche Beborstung von weiblichen und männlichen Larven war nicht festzustellen.

Mit Ausnahme der Kopfkapsel weist die gesamte Körperoberfläche der *Lampyrus noctiluca*-Larve eine Grundbeborstung aus zahlreichen, stumpf endenden Setae auf.

Zusammenfassend lassen sich aus der Vielzahl der oben aufgeführten Setaeanordnungen folgende Differenzierungsmerkmale verwenden:

L1 kann chaetotaxonomisch anhand der einzeln stehenden Borste der Coxa definiert werden die sich am Übergang von Vorder- zu Ventralseite am proximalen Rand befindet (Abb. 14).

L2 ist durch eine rundlichere Form des zweiten Antennengliedes ausgezeichnet (Abb. 10).

Die Borstenanzahl von 1.Maxillartaster- und 2.Antennenglied (Anhang Tab. 1) läßt lediglich eine grobe Zuordnung von Larven in die jeweiligen Larvenstadien zu.

Um für Larven ab L2 Differenzierungsmerkmale zu erhalten, schlossen sich an die chaetotaxonomische Methode morphometrische Untersuchungen an.

#### 4.2.2 Morphometrische Untersuchungen

Diese Methode beruht auf der Annahme DALYS (1985), daß chitinisierte Körperteile eines Individuums normalerweise innerhalb eines Larvenstadiums als konstant angesehen werden können. Eine derart exakte Abgrenzung eines Larvenstadiums, wie sie durch chaetotaxonomische Bestimmungsmerkmale zu erreichen ist, ermöglicht diese Methode jedoch nicht. Im folgenden wurde versucht, einen Bestimmungsschlüssel für die Larvenstadien L3 bis L9 anhand morphometrischer Untersuchungen zu erstellen. Die Larvenstadien L10, L11 und L12 (vergl. 4.1.1.2 u. 4.1.1.3) traten zu selten auf, um ausreichend Material für eine Untersuchung zu erhalten.

Zur Erfassung der Wachstumsschritte eignete sich bei der Larve von *Lampyris noctiluca* deren stark sklerotisierte Kopfkapsel, die thorakalen Extremitäten und das Pronotum (vergl. 2.2.2). Die metrischen Daten der an diesen Körperteilen ausgewählten Merkmale (siehe unten) gehen aus den Abb. 17–28 hervor, auf welchen diese als Box-and-Whisker-Plots dargestellt sind.

Die Kopfkapsel wird bei der Ecdysis nicht beschädigt, da die Häutungsnaht quer im Bereich der Halsregion verläuft (vergl. 3).

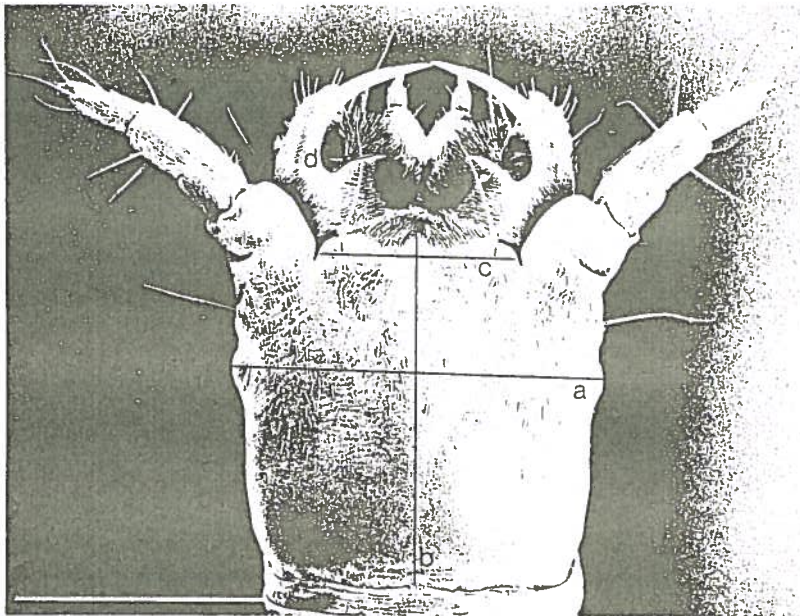


Abb. 15: Kopfkapsel von dorsal. Maßstabstrich entspr. 1mm.

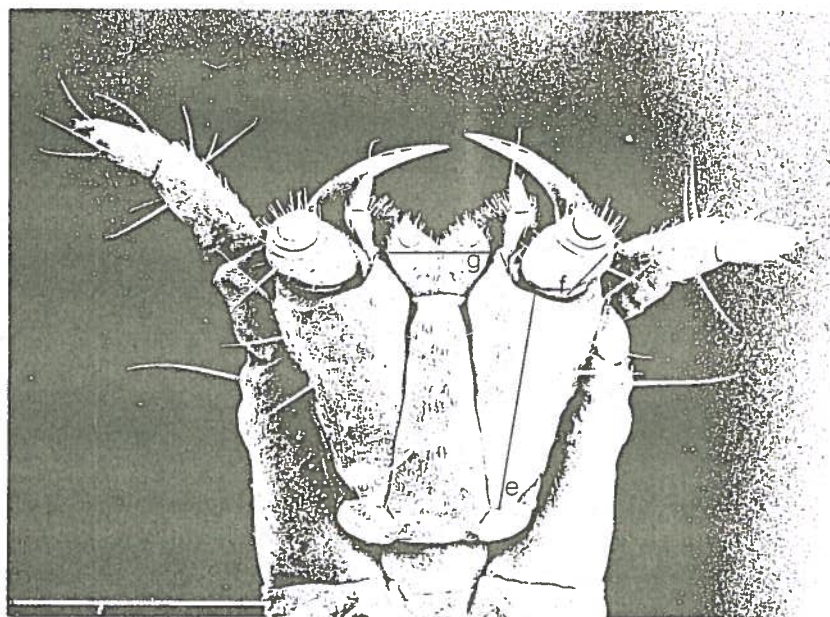


Abb. 16: Kopfkapsel von ventral. Maßstabstrich entspr. 1mm.

Die Meßgrößen der Merkmale von den oben genannten Körperteilen werden nun näher beschrieben (vergl. Abb. 15 u. 16):

- Larvengröße: entspricht der Länge der gestreckten, frisch gehäuteten Larve, gemessen von Pronotum-Vorderrand bis Hinterrand des IX. Tergites.
- Pronotum längs: entspricht der Länge des Pronotum, median gemessen von Vorder- bis Hinterrand.
- Pronotum quer: entspricht der Breite des Pronotum, gemessen von rechtem bis linkem Hintereck.
- Augenabstand (a): entspricht der Breite der Kopfkapsel, gemessen von Außenrand des rechten bis Außenrand des linken Ocellus.
- Clypeolabrum längs (b): entspricht der Länge der Kopfkapsel, median gemessen von der Spitze des Clypeozahnes bis Postoccipitalnaht.
- Clypeolabrum quer (c): entspricht der Breite des Clypeolabrum, gemessen von rechtem bis linkem Lateralhöcker auf der Höhe des Basalringes der Tastborste.
- Retinakulum der Mandibel (d): entspricht der Mandibelzahnlänge, gemessen von deren Dorsalseite.
- Stipes (e): entspricht der Länge des Stipes, gemessen von Cardo-Stipes Gelenk bis unterer Vorderrand.
- erstes Glied des Palpus maxillaris (f): entspricht der Länge des ersten Maxillartastergliedes, lateral gemessen von proximal bis distal.
- erstes Glied des Palpus labialis (g): entspricht der Breite der basal verwachsenen Grundglieder, distal gemessen von rechter bis linker Lateralseite.
- Femur (h): entspricht der Länge des Femur, gemessen auf dessen Dorsalseite.
- Tibiotarsus (i): entspricht der Länge des Tibiotarsus, gemessen auf dessen Dorsalseite.

Metrische Untersuchungen von oft nur schwer erfaßbaren Merkmalen wie, Mandibelkanal-Durchmesser, Mandibelstärke, Cardobreite, erstes und zweites Glied der Lacinia, Endglied des Labialpalpus, viertes Glied des Maxillarpalpus, zweites Glied der Antenne und die Länge besonders auffälliger, kräftiger Borsten sowie die Prätarsuslänge, waren im Vergleich zu den oben genannten Merkmalen weniger aussagekräftig.

Für jedes der 12 oben präzierten Merkmale wurde für die Larvenstadien 1 bis 9 je ein Box-and-Whisker-Plot erstellt und diese neun Darstellungen in einem Schaubild zusammengefaßt (Abb. 17–28). Diese graphische Darstellung verdeutlicht Lage- und Streuverhältnis sowie Verteilung (symmetrisch oder schief) der Merkmalswerte eines Larvenstadiums. Die “whiskers” erstrecken sich vom kleinsten bis zum größten gemessenen Wert. Außerhalb der “box” befinden sich die 25% kleinsten und die 25% größten Meßwerte. Innerhalb der “box” werden die restlichen 50% durch den Median getrennt (LORENZ 1988).

Die Meßwertreihe für einen Box-and-Whisker-Plot setzte sich in vorliegender Arbeit aus

30 Individuen zusammen (eine Ausnahme bildet Larvenstadium 9 mit nur 10 Individuen). Um Trennungskriterien für weibliche und männliche Larven erfassen zu können, erfolgte zusätzlich eine graphische Auswertung auf der Basis von 10 weiblichen und 10 männlichen Tieren (bei L9 von 5 weiblichen und 5 männlichen Tieren). Diese wurde hier nicht abgebildet, da sie die gleiche Information enthielt wie die Abb. 17–28 (siehe unten), und weil anhand Abb. 29 explizit das Wachstum weiblicher und männlicher Larven behandelt wird.

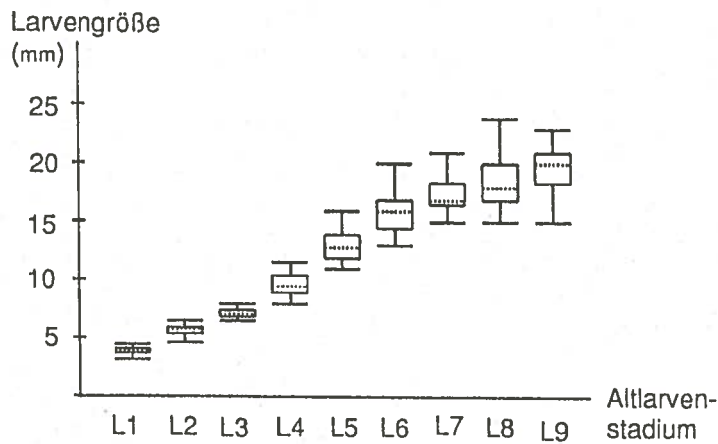


Abb. 17: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Larvengröße.

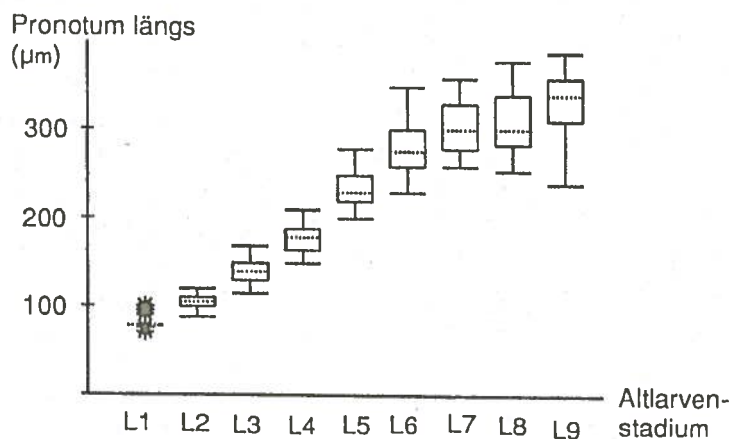


Abb. 18: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Pronotum längs.

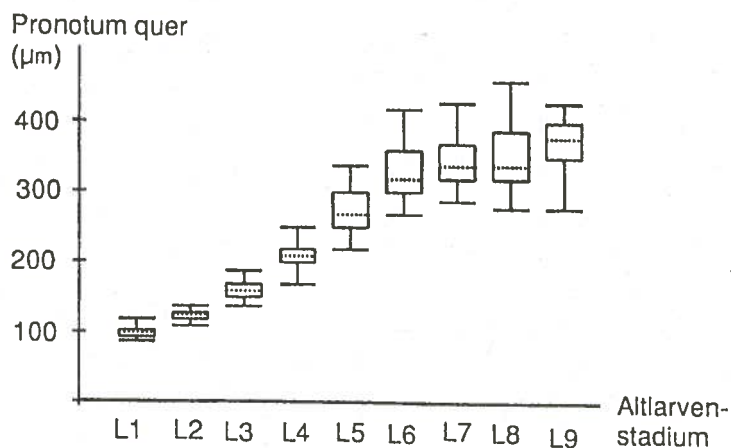


Abb. 19: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Pronotum quer.

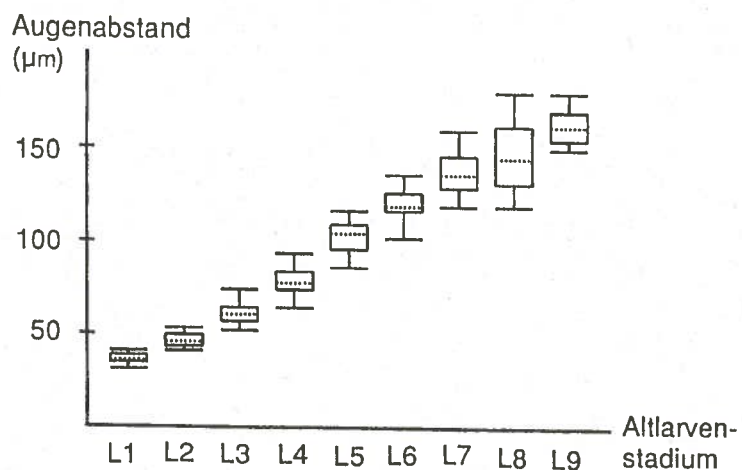


Abb. 20: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Augenabstand.

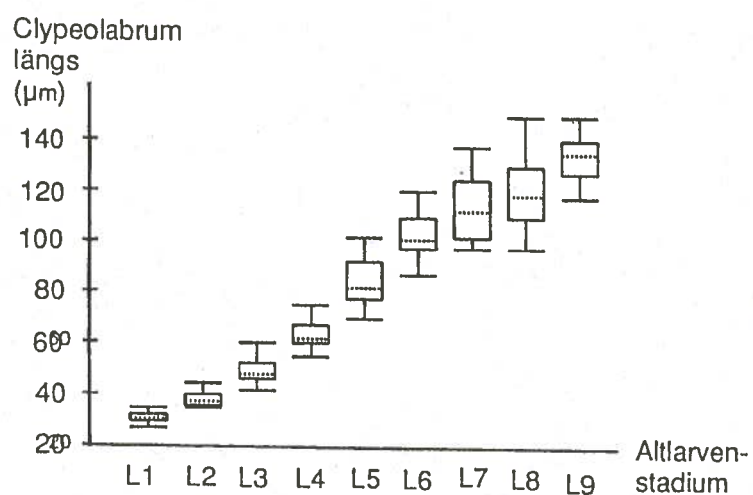


Abb. 21: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Clypeolabrum längs.

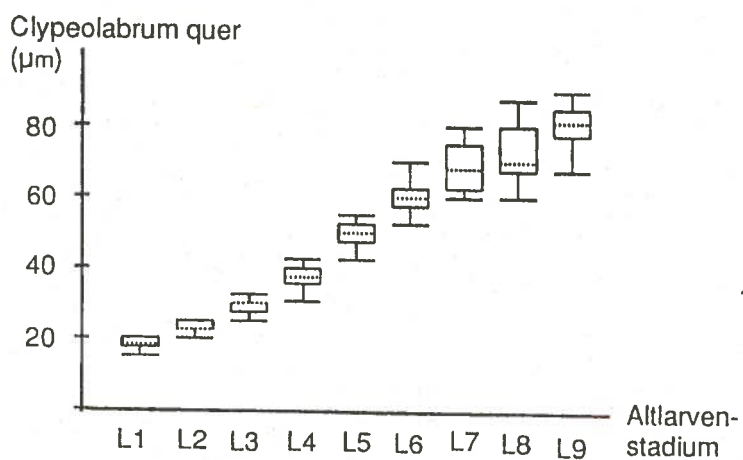


Abb. 22: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Clypeolabrum quer.



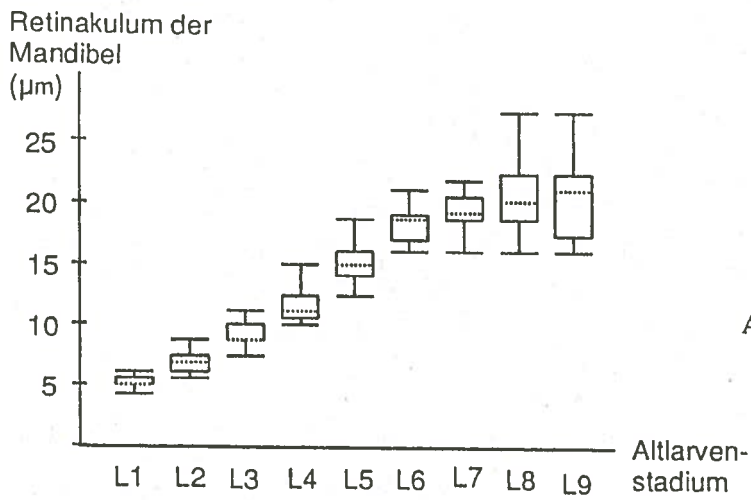


Abb. 23: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Retinakulum der Mandibel.

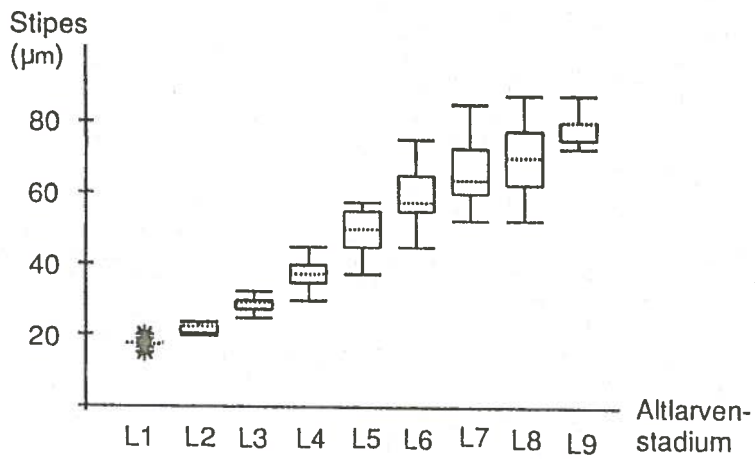


Abb. 24: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Stipes.

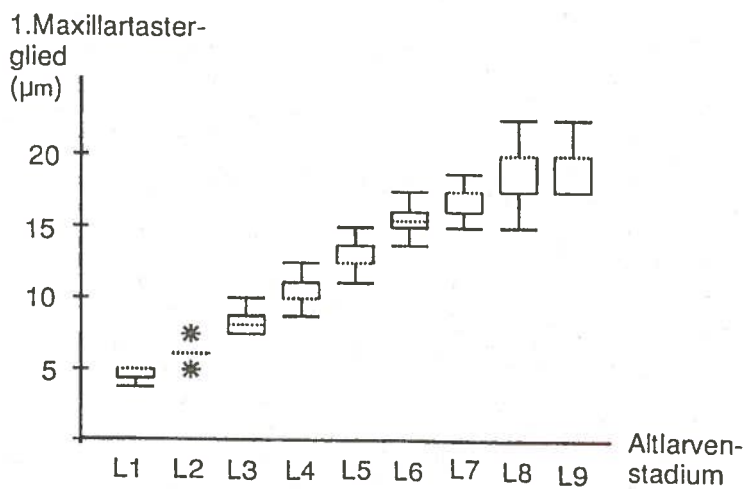


Abb. 25: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal 1. Maxillartasterglied.

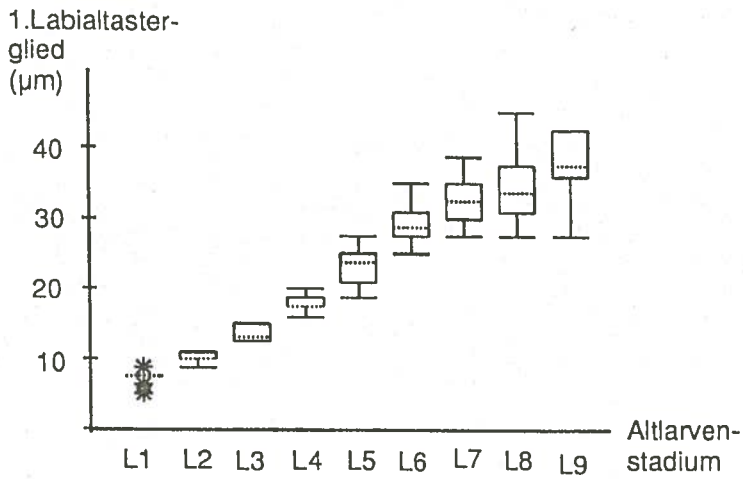


Abb. 26: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal 1. Labialtasterglied.

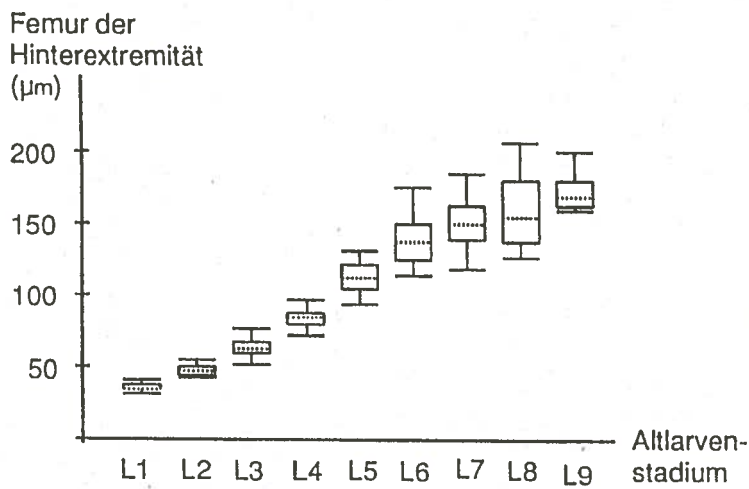


Abb. 27: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Femur der Hinterextremität.

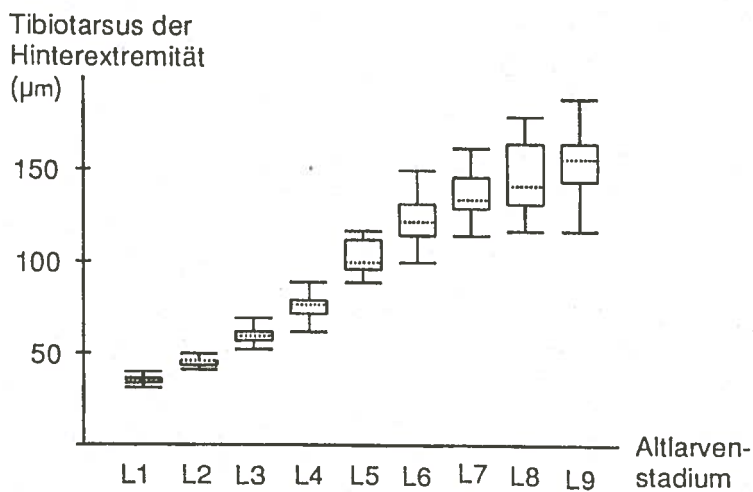


Abb. 28: Box-and-Whisker-Plots für das Merkmal Tibiotarsus der Hinterextremität.

Wie aus den Graphiken (Abb. 17–28) ersichtlich wird, überschneiden sich bei sämtlichen Merkmalen die Werte eines Larvenstadiums mit denen des darauffolgenden und des vorherigen. Somit konnten keine eindeutigen Trennungsmerkmale der Entwicklungsstufen bestimmt werden. Das Berechnen verschiedenster Proportionalitätsfaktoren aus den obengenannten Merkmalen änderte nichts an diesem Ergebnis, da diese stets ein isometrisches Wachstum aufweisen.

Um dennoch Wahrscheinlichkeitsaussagen über die Zuordnung einer im Freiland gefangenen Larve zu einem bestimmten Larvenstadium treffen zu können, wurden die Daten mit Hilfe von statistischen und biometrischen Methoden ausgewertet.

Der für diese Fragestellung anzuwendende Signifikanztest (t-Test) setzt die Prüfung auf Normalverteilung sowie einen Varianzquotiententest (f-Test) voraus.

Ersteres wurde mit Hilfe des Lilliefors-Diagrammes untersucht, welches speziell für geringe Stichprobenumfänge ausgerichtet ist. Die hierzu notwendigen Umrechnungsschritte der Meßwerte finden sich bei LORENZ (1988).

Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05 stellte sich heraus, daß keines der morphometrisch untersuchten Merkmale konstant über sämtliche Larvenstadien hinweg in der Grundgesamtheit normalverteilt ist. Somit erwies sich der Signifikanztest als nicht geeignet.

Die Larvenstadien taxonomie wurde nun anhand der weitaus umfangreicheren Diskriminanzanalyse versucht (DEICHSEL & TRAMPISCH 1985). Das Ergebnis dieser verteilungsunabhängigen Methode ist in Tabelle 1 zusammengefaßt. Wie daraus ersichtlich wird, lassen sich die Larvenstadien 1 bis einschließlich 5 gut unterscheiden.

Die Schwierigkeit, ältere Tiere (ab L6) einem definierten Larvenstadium zuzuordnen, läßt sich durch die beiden folgenden, für sämtliche Merkmale gültigen, Beobachtungen erklären: Die Mittelwertzuwächse jedes Merkmales steigen von L1 bis L5 sukzessive an und nehmen ab L5 ab (Abb. 29).

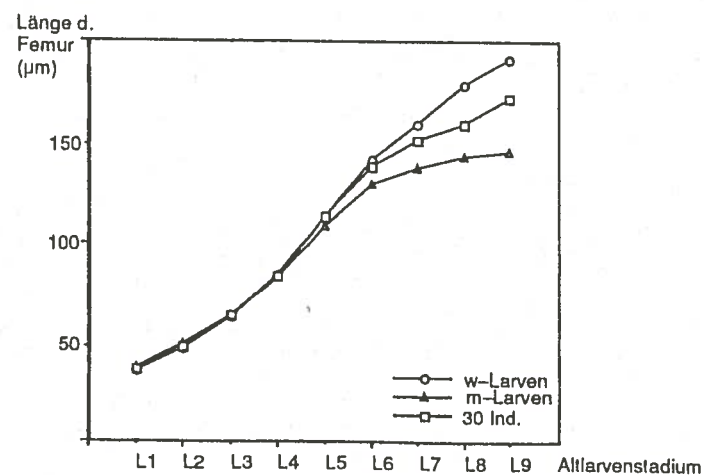


Abb. 29: Wachstumsverlauf bei Larven von *Lampyrus noctiluca*. Die Zuwächse der hier abgebildeten Mittelwerte werden zwischen den höheren Larvenstadien geringer, woraus die Schwierigkeiten deren Differenzierung ersichtlich wird. (Merkmal Femur der Hinterextremität steht stellvertretend für sämtliche Merkmale)

Mit zunehmendem Larvenstadium treten größere Streuungen der Werte um den Mittelwert (Varianz) auf:

Larvenstadium:	L5	L6	L7	L8	L9
Varianz:	16,6	34,4	40,0	88,5	83,5

(Stellvertretend für sämtliche Merkmale wurden für "Femur der Hinterextremität" die Varianzen ab Larvenstadium 5 errechnet)

Daß sich dennoch weibliche und männliche Larven ab L7 unterscheiden lassen (Tab. 1), liegt an dem charakteristischen Verlauf der jeweiligen Mittelwertskurven (Abb. 29). Ab L5 streben die Kurven für weibliche und männliche Larven scherenförmig auseinander und erreichen ab Larvenstadium 7 eine Mittelwertsdifferenz, die eine Unterscheidung ermöglicht.

<b>Coxa eine Borste</b>	<b>L1</b>
Coxa mehr als eine Borste	L2 ff
<b>2.Antennenglied rundlich</b>	<b>L2</b>
2.Antennenglied nicht rundlich	L3 ff
<b>1.Glied des Labialpalpus &lt; 16,25 µm</b>	<b>L3</b>
1.Glied des Labialpalpus 16,25 µm	L4 ff
<b>Femur der Hinterextremität &lt; 97,5 µm</b>	<b>L4</b>
Femur der Hinterextremität 97,5 µm	L5 ff
<b>Clypeolabrum quer &lt; 57,5 µm</b>	<b>L5</b>
Clypeolabrum quer 57,5 µm	L6 ff
<b>Augenabstand &lt; 135,0 µm</b>	<b>L6 oder L7m</b>
Augenabstand 135,0 µm	L7w ff; L8m ff
<b>Femur der Hinterextremität &lt; 147,5 µm</b>	<b>L8m ff</b>
Femur der Hinterextremität 147,5 µm	L7w ff

Tab. 1: Bestimmungsschlüssel für Larven von *Lampyris noctiluca*.

Welche Gültigkeit diese aus einer erhärteten Stichprobe herausgefilterten Bestimmungsmerkmale für die Grundgesamtheit der *Lampyrus noctiluca*-Larven besitzen, wurde anhand einer Intervallschätzung ermittelt.

Ausgangspunkt hierfür ist ein bestimmtes Konfidenzniveau und ein konkret aus der vorliegenden Stichprobe berechneter Schätzwert für die prozentuale Gültigkeit des jeweiligen Trennkriteriums. Zudem hängt die Breite des Konfidenzintervalls, welches die Gültigkeit des Trennkriteriums für die Grundgesamtheit beschreibt, von dem Stichprobenumfang ab.

Die folgenden Konfidenzintervalle (Tab. 2) entsprechen einem 99%-igem Konfidenzniveau, welches durch größere Sicherheit, jedoch geringere Schärfe gegenüber 95%-iger Konfidenzgrenzen charakterisiert ist. Eine detaillierte Beschreibung dieser statistischen Methode findet sich bei LORENZ (1988).

Aus exakt berechneten Tabellen (GEIGY 1980) wurde zu den aus erhärteten Stichproben ermittelten Schätzwerten die zugehörigen 99%-igen Konfidenzintervalle abgelesen (vergl. Tab. 2).

Bestimmungsmerkmal	Gültigkeit in der erhärteten Stichprobe	Gültigkeit in der Grundgesamtheit
Coxa eine Borste	100%	83,81 – 100%
2.Antennenglied rundlich	100%	83,81 – 100%
1.Glied des Labialpalpus < 16,5 µm	93%	72,60 – 99,65%
Femur der Hinterextremität < 97,5 µm	90%	67,97 – 98,84%
Clypeolabrum quer < 57,5 µm	87%	63,66 – 97,67%
Augenabstand < 135,0 µm	90%	61,29 – 99,47%
Femur der Hinterextremität < 147,5 µm	90%	45,57 – 99,95%
Femur der Hinterextremität 147,5 µm	90%	45,57 – 99,95%

Tab. 2: Vertrauensbereich der Bestimmungsmerkmale für die Grundgesamtheit, ausgehend von deren Gültigkeiten in einer erhärteten Stichprobe.

Die Tabelle wird wie folgt interpretiert (am Beispiel von Zeile 5): in 99 von 100 weiteren Stichproben bezüglich des Bestimmungsmerkmals "Clypeolabrum quer" werden deren errechnete prozentuale Gültigkeiten innerhalb des Konfidenzintervalls (63,66–97,67%) liegen. Sämtlichen Werten des Intervalls kommt die gleiche Wahrscheinlichkeit zu.

### 4.2.3 Geschlechtsspezifische Differenzierung

Die Merkmale, anhand derer nach NAISSE (1966) weibliche von männlichen Larven ab L4 zu unterscheiden sind, sind zum einen die Gesamtlänge der Tiere, zum anderen die Proportion des Pronotum (vergl. 2.2.3).

Die Körperlänge der *Lampyris noctiluca*-Larven betreffend, zeigten die morphometrischen Untersuchungen des vorigen Kapitels bis Larvenstadium acht keine eindeutige Größendifferenz zwischen den Geschlechtern (bei L8 besitzen noch 2 von 10 männlichen Tieren die gleiche Größe wie weibliche Larven von L8).

Drei Meßgrößen des larvalen Pronotum wurden der Hypothese zufolge, wonach unterschiedliche Pronotumformen bei weiblichen und männlichen Larven auftreten, ins Verhältnis gesetzt. Der Proportionalitätsfaktor Pronotum proximal quer/Pronotum längs wurde berechnet, um eine eventuelle Verbreiterung des Pronotum bei weiblichen Larven festzustellen. Mit dem Faktor Pronotum proximal quer/Pronotum distal quer wurde NAISSES (1966) Hypothese bezüglich einer Abrundung des Pronotum bei weiblichen Larven geprüft.

Mit Hilfe des Mann-Whitney-Tests wurden diese Quotienten anschließend überprüft. Dieser Rangordnungstest verlangt keine Normalverteilung und eignet sich für geringe Stichprobenumfänge. Hier wird die Rangplatz-Information der Daten verwertet, worauf LORENZ (1988) genauer eingeht. Der kritische Wert liegt bei der hier zugrundeliegenden Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,001 bei 2,59, d.h. die Nullhypothese – in diesem Fall die Hypothese von NAISSE (1966) – würde, bei einem Wert der betragsmäßig über dem kritischen Wert liegt, bestätigt.

Die Werte der Proportionalitätsfaktoren lagen für den Fall 1 (vergl. 2.2.3), nach welchem ab L4 generell weibliche von männlichen Larven auseinander zu halten seien, bei -1,64 (Pronotum proximal quer/Pronotum längs) und -0,311 (Pronotum proximal quer/Pronotum distal quer), d.h. unter dem oben erwähnten kritischen Wert, wonach diese Behauptung nicht bestätigt werden kann. Im Fall 2 (vergl. 2.2.3) ist eine geschlechtsspezifische Unterscheidung von Larven dieser Art innerhalb der Stadien 4 und 8 signifikant, weil die für den Proportionalitätsfaktor Pronotum proximal quer/Pronotum distal quer ermittelten Werte über dem kritischen Wert lagen. Die weiblichen Larven besitzen in diesen Stadien ein distal abgerundeteres Pronotum. Eine Verbreiterung des Pronotum konnte nicht bestätigt werden, denn die Werte des zugehörigen Proportionalitätsfaktors lagen zwischen -0,133 und -0,352.

Aufgrund dieser Ergebnisse muß die Hypothese von NAISSE (1966) in Frage gestellt werden, da die Geschlechter der *Lampyris noctiluca*-Larven nicht ab L4 unterschieden werden können.

Eine geschlechtsspezifische Differenzierung ist nach Tab. 1 ab Larvenstadium 7 möglich, es werden dort jedoch andere Merkmale herangezogen.

## 4.3 Freilanduntersuchungen

### 4.3.1 Verteilung der Lampyriden im Untersuchungsgebiet

Die im Untersuchungsgebiet während der Vegetationsperiode 1987 in Barberfallen gefangenen *Lampyrus noctiluca*-Larven wurden in Ethanol überführt und anhand der in Tab. 1 aufgeführten Merkmale bestimmt. In Abbildung 30 ist die räumliche und zeitliche Verteilung dieser Leuchtkäfer-Larven zusammengestellt. Bei der Betrachtung dieser Abbildung muß zweierlei berücksichtigt werden: Die eingetragenen Larvenstadien unterliegen den in Tabelle 2 getroffenen Wahrscheinlichkeitsaussagen über die Grundgesamtheit, und zudem konnten ältere Larvenstadien (L7wff; L8mff) nicht präzise bestimmt werden (Tab. 1).

Die räumliche Verteilung der *Lampyrus noctiluca* Populationen (Abb. 30) führt zu der Frage, welche ökologischen Bedingungen bietet ein von diesen Tieren bevorzugter Biotop.

Komplexe biotische Zusammenhänge, wie Nahrungsangebot, Feinddruck oder intra- und interspezifische Konkurrenz konnten kaum berücksichtigt werden. An jedem der 11 Standorte kamen Gehäuse- wie Nacktschnecken vor, jedoch variierte das Vorkommen der Arten. Mögliche Feinde stellen im Federseegebiet Amphibien, große, räuberische Arthropoden, Kleinsäuger und Vögel dar.

Um herauszufinden, welchen Einfluß Vegetation und Mikroklima auf die Biotopwahl ausüben, wurden charakteristische Pflanzenarten, Raumstruktur, Licht, Temperatur, Evaporation und Bodenfeuchtigkeit eines jeden Standortes erfaßt und verglichen. Aus den in Kapitel 2.3.1.1 genannten Gründen wird in diesen Punkten Bezug auf ERHARD (1988 u. 1991) genommen.

Im folgenden wird eine grobe Charakterisierung der Fallenstandorte vorgenommen, wonach versucht wird, das Auftreten der Tiere in bestimmten Vegetationseinheiten des Untersuchungsgebietes abzuleiten.

#### I Fadenseggenried:

Die auf offenem Gelände befindliche *Carex lasiocarpa*-*Peucedanum palustre*-Assoziation bildet mit Strauchbirken (*Betula humilis*), Schachtelhalm (*Equisetum fluviatile*), Gewöhnliche Moosbeere (*Oxycoccus palustris*), Süßgräsern und anderen Seggen eine lichte Pflanzendecke, auf deren Grund sich ein stets feuchtes Sphagnumpolster befindet; im Südosten grenzt ein Moorbirkeninitialbruch an, im Westen das dichte Bannwald-Gebiet.

#### II Waldrand:

Ein reich strukturierter Waldrandsaum befindet sich vor Weiden- (*Salix aurita*), Faulbaum- (*Rhanus frangula*), Moorbirken- (*Betula pubescens*) Gebüsch; eine ca. 1m hohe, dichte,



	10.04.- 21.04.	22.04.- 06.05.	07.05.- 20.05.	21.05.- 03.06.	04.06.- 17.06.	18.06.- 30.06.	01.07.- 14.07.	15.07.- 28.07.	29.07.- 11.08.	12.08.- 25.08.	26.08.- 08.09.	09.09.- 22.09.	23.09.- 06.10.	07.10.- 20.10.	21.10.- 03.11.	04.11.- 17.11.	Summe
I Faden- seggen- ried	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	71
II Waldrand	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	43
III Moor- birken- Initial																	1
IV Groß- seggen- bullen	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	25
V Oggel- hauser Waldchen																	0
VI Reine Mädesüß- vegetation																	4
VII Groß- seggen- bullen	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	39
VIII Schilken																	3
IX Mädesüß- hochstau- denflur																	13
X Pfeilen- gras- wiese	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	••	62
XI Kalk- flach- moor	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	••••	54
Summe	30	40	39	33	33	19	13	18	11	12	9	14	18	20	3	3	315

Abb. 30: Räumliche und zeitliche Verteilung der aus den Bodenfallen bestimmten Larven.

L1	L2	L3
L4	L5	L5 od. L7m
L7w ff	L6m ff	♀

blütenreiche Grasvegetation setzt sich aus Süßgräsern, Schachtelhalm, horstbildenden Seggen und anderen aus dem Moosrasen hochwachsenden Stauden zusammen.

### III Moorbirkeninitial:

Das lichte Initial besteht aus Grauweiden- (*Salix cinerea*), Moorbirken-, Faulbaumsträuchern; zwischen polsterbildenden Torfmoosen (*Shagnum spec.*) wächst eine ca. 80cm hohe Krautschicht aus Seggen (*Carex spec.*), Süßgräsern und Schachtelhalmen.

### IV Großseggenbülden:

In einer Lichtung eines Moorbirkenbruchwaldes bildet hauptsächlich die Wundersegge (*Carex appropinquata*) ca. 50cm hohe wie breite Horste; weiterhin sind außer Mosen auch Mädesüß (*Filipendula ulmaria*) und große Doldengewächse zu finden.

### V Oggelshauer Wäldchen:

*Pinus sylvestris* und *Picea abies* überwiegen in diesem lichten Kiefern-Birken-Bruchwald; die Krautschicht besteht hauptsächlich aus Großer Brennessel (*Urtica dioica*), Waldsauerklee (*Oxalis acetosella*), lockerem Grasrasen, wenig Moosen und überzieht teilweise vermodernde Baumstämme.

### VI Reine Mädesüßvegetation:

Auf freier Fläche – mit vereinzelt stehenden Moorbirken – breiten sich ca. 1,5m hohe *Filipendula ulmaria* aus; der Untergrund ist nur spärlich bewachsen (Moose und Gras); nach ca. 20m südöstlich beginnt das in V benannte Waldstück.

### VII Großseggenbülden:

Die ca. 1m hohe, dichte Krautschicht (Mädesüß, Doldengewächse und Schachtelhalme) überragt die Großseggenhorste, welche lediglich im Westen an ein Grauweidengebüsch angrenzen.

### VIII Schlenken:

Hiermit werden Senken zwischen den Großseggenhorsten bezeichnet, die hier mit Moospflanzen und Schachtelhalmen bewachsen sind.

### IX Mädesüßhochstaudenflur:

Zwischen den charakteristischen *Filipendula ulmaria* behaupten sich Seggen und Schachtelhalme; zersetztes Pflanzenmaterial bildet die Bodenschicht; vereinzelt finden sich Moorbirken eingestreut.

### X Pfeifengraswiese:

In diesem Relikt einer Pfeifengraswiese kommen jedoch noch Blaues Pfeifengras (*Molinia coerulea*), Breitblättriges Knabenkraut (*Dactylorhiza majalis*), Blutwurz (*Potentilla erecta*), Bachkratzdistel (*Cirsium rivulare*) und andere typische Vertreter vor; reichlich Süßgräser und

Seggen sorgen für eine lichte ca. 1,2m hohe Pflanzendecke; die Bodenaufgabe besteht aus abgestorbenen Pflanzenresten.

#### XI Kalkflachmoor:

Von Schilf eingerahmt erstreckt sich die Kalkflachmoorgesellschaft auf freier Fläche; Rostrote Kopfbinse (*Schoenus ferruginens*), Sumpfstengelwurz (*Epipactus palustris*), Echte Sumpfwurz (*Parnassia palustris*), Gemeines Fettkraut (*Pinguicula vulgaris*) und einige Moose wachsen auf dem geschlossenen, lockeren Moosteppich; Schachtelhalme und Seggen ragen dünn gestreut ca. 40cm über den oben genannten Vegetationsschichten; ca. 50–100m östlich beginnt ein Waldgebiet.

Die mikroklimatischen Verhältnisse der 11 Fallenstandorte sind für den Zeitraum 26.05.–13.10.1987 in Tabelle 3 zusammengefaßt.

Standort	Licht (%)	Durchschnittstemp. Höchst- (°C)	Tiefst- (°C)	Eva- poration (%)	Boden- feuchtig- keit
I Fadenseggenried	40	23,7	6,0	11,4	sehr feucht
II Waldrand	17	22,1	7,6	7,1	naß
III Moorbirkeninitial	15	18,0	10,3	5,4	sehr feucht
IV Großseggenbülten	30	26,4	6,7	10,4	trocken
V Oggelsh. Wald	8	20,1	9,9	3,1	leicht feucht
VI Reines Mädesüß	11	18,7	9,3	3,7	mäßig feucht
VII Großseggenbülten	21	25,7	6,4	9,3	leicht feucht
VIII Schlenken	7	20,1	8,1	2,3	naß
IX Mädesüßhochstaud.	3	20,3	6,2	3,0	mäßig feucht
X Pfeifengraswiese	19	25,4	3,0	8,4	leicht feucht
XI Kalkflachmoor	54	21,0	8,1	15,1	naß

Tab. 3: Mikroklima und Bodenfeuchtigkeit der im Federseeried ausgewählten Fallenstandorte für die Vegetationsperiode 1987. (nach ERHARD 1988)

Nach Betrachten der abiotischen Faktoren (vergl. Tab. 3) wird deutlich, daß Standorte, bei welchen wenig *Lampyrus noctiluca*-Larven in den Barberfallen gefangen wurden (III, V, VI und VIII) eine meist artenarme Vegetation aufweisen, und der Untergrund durch Bäume oder hoch und dicht stehende Pflanzen beschattet wird. Das daraus resultierende Mikroklima, der

geringe Lichteinfall, die relativ ausgeglichenen Temperaturverhältnisse und die schwache Evaporation scheinen für *Lampyris noctiluca* ungünstig. Allerdings könnten diese Standorte im Hinblick auf das Paarungsverhalten schon von den Larven gemieden werden, denn die von einer erhöhten Position aus leuchtenden weiblichen Imagines sollten von den Männchen gut auszumachen und anzufliegen sein.

Standorte mit einem großen Vorkommen an *Lampyris noctiluca*-Tieren sind ausgezeichnet mit einer lichten Pflanzendecke, welche direkte Sonneneinstrahlung durchläßt, was zu großen Tag-Nacht-Temperaturschwankungen führt und eine höhere Evaporationsrate bedingt (vergl. 5.2).

Aufgrund des Riedcharakters muß berücksichtigt werden, daß sämtliche Vegetationseinheiten des Federseegebiets eine Bodenfeuchtigkeit einer feuchten Wiese aus dem Umland aufweisen.

Zur Phänologie der Lampyriden im Federseeried (Abb. 31) können aufgrund der geringen Fangzahlen keine konkreten Angaben gemacht werden. Jedoch läßt sich die Aktivitätsabnahme älterer Larven (L5, L6 od. L7m und L7wff) ab Anfang Juli als pränymphele Phase deuten, da diese Stadien später im Jahr nicht mehr so gehäuft auftreten, und zwischen Ende Juli und Anfang August Weibchen in den Bodenfallen waren. (Die flugfähigen Männchen konnten mit dieser Methode nicht erfaßt werden.) Aus Abb. 31 ist ebenfalls zu entnehmen, daß ab Ende August eine neue Generation schlüpft, und die Larven, abgesehen von einer Winterruhe (nicht obligat), ganzjährig aktiv sind.

Rückschlüsse auf die Entwicklungsdauer der Leuchtkäfer-Art im Untersuchungsgebiet sind anhand der gefundenen Larvenstadien (vergl. Abb. 31) nur mit Vorbehalt zu ziehen, denn die Variabilität bezüglich der Stadienanzahl (vergl. 4.1.1.1 u. 4.1.1.3) erlaubt keine definitive Aussage. Allerdings kann davon ausgegangen werden, daß die im Frühjahr aufgetretenen Stadien (L1, L4, L5 und L6 od. L7m) die Überwinterungsformen darstellen.

Die als L1 überwinterten Tiere sprechen gegen einen einjährigen Entwicklungszyklus nach NAISSE (1966), bei welchem sich die im Sommer geschlüpften Primärlarven noch vor dem Winter 3-4mal häuten müßten.

Einen 3-Jahres-Zyklus postulierte SCHWALB (1961) für *Lampyris noctiluca*, wonach die Winterpausen als L1, L4 und L7 überdauert werden. Nach WOOTON (1976) ist ebenfalls L1 die erste Überwinterungsform der Lampyriden-Larven.

Die Zucht- und Freilandergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen ein mindestens 3-maliges Überwintern der Larven vermuten.

Nach dem ersten Winter, welchen eine neue *Lampyris noctiluca*-Generation im Larvenstadium 1 verbringt, werden die Tiere vor dem zweiten Winter mindestens drei Larvalhäutungen durchführen. Dies geht aus der Larvenstadienbestimmung der in den Barberfallen

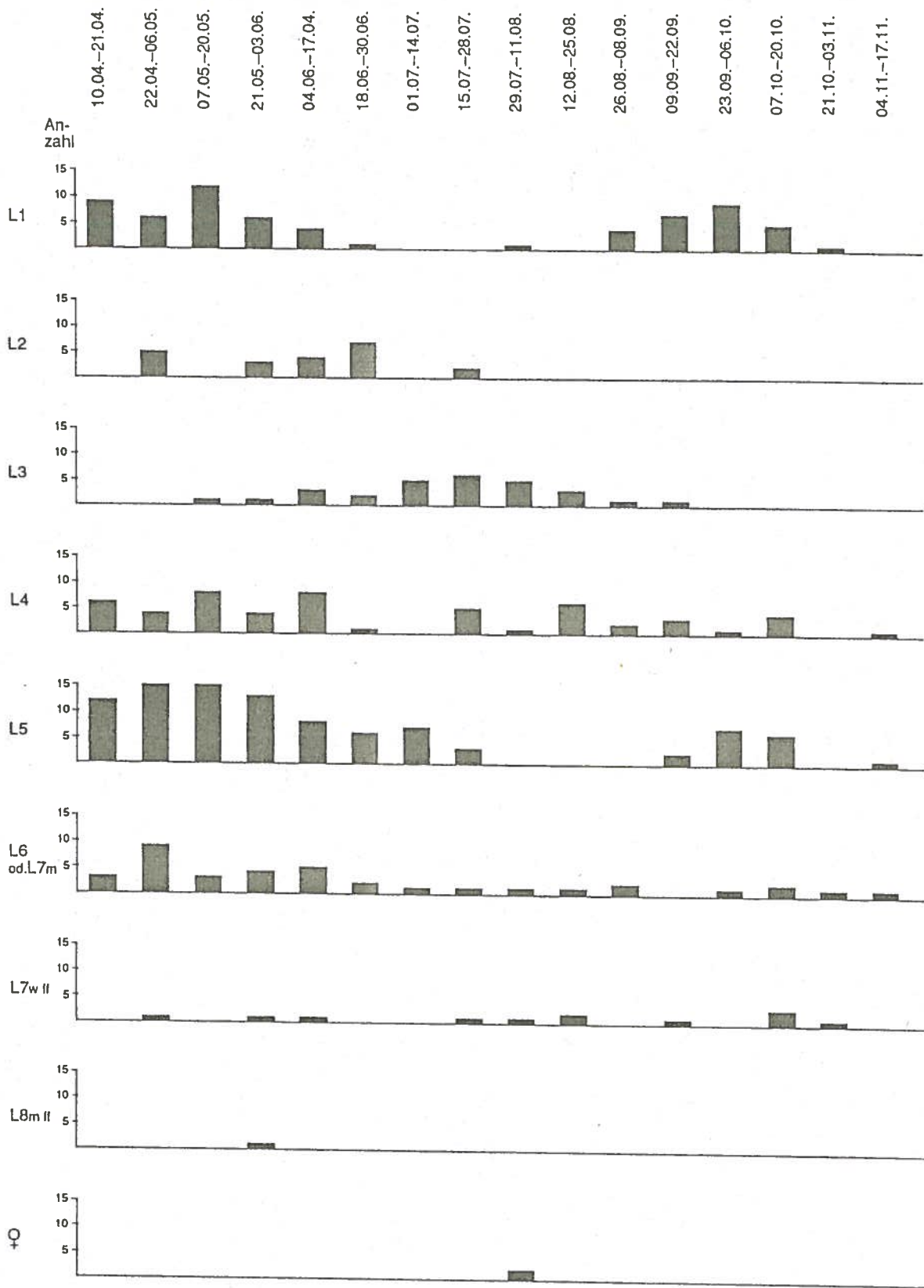


Abb. 31: Zeitliche Verteilung der Larvenstadien und Anzahl der gefangenen Larven.

gefangenen Larven hervor (Abb. 30 u. 31), bei welcher nach L1 das Larvenstadium 4 als Überwinterungsstadium auftritt. Die Lampyriden-Aufzucht im Labor, bei welcher beobachtet wurde daß, die ersten drei Häutungen schnell aufeinander folgen und weitgehend synchron verlaufen, unterstützt dieses Freilandergebnis (vergl. 4.1.1.3 und Abb. 6).

Wieviele Häutungen im nun folgenden Jahr stattfinden bleibt spekulativ, dennoch deuten die bei Zuchttieren festgestellten, ab L5 immer größer werdende Häutungsabstände auf eine wohl geringere Anzahl von Wachstumsschritten als im Vorjahr (mind. drei Häutungen) hin. Aus diesem Grund ist ein 4-maliges Überwintern denkbar, da die aus den Barberfallen bestimmten L7wff von ihrer Gesamtlänge her den Zuchtstadien L11 oder L12 entsprechen könnten.

### 4.3.2 Beobachtungen im Freiland

Nächtliche Exkursionen im Federseemoor vermitteln zusätzlich Erkenntnisse über die Lebensweise von *Lampyris noctiluca*. Diese werden im folgenden mit Beobachtungen anderer Autoren diskutiert.

Nach Einbruch der Dunkelheit werden die Lampyriden-Larven aktiv (vergl. 3) und innerhalb der ersten Stunde können die meisten "Leuchtflecke" beobachtet werden. Dieses Aktivitätsmaximum, sowie ein allmählicher Rückgang der insgesamt 3-4 stündigen Larvenaktivität war auch schon VERHOEFF (1924) und DREISIG (1974) bei deren Freilandbeobachtungen aufgefallen. Als Erklärung gab DREISIG (1974) die fortschreitende Temperaturabkühlung im Laufe der Nacht an.

Eine witterungsabhängige Aktivität der Leuchtkäfer-Larven, wie dies VERHOEFF (1924), DREISIG (1974) und McLEAN et al. (1987) beschrieben, ließ sich auch bei Lampyriden des Federseegebiets beobachten. Optimale Voraussetzungen um ein "faszinierendes Feuerwerk" beobachten zu können, waren entweder ein in den Vorabendstunden niedergehendes Gewitter oder nächtlicher Nieselregen, sowie schwülwarme Luft (12-15°C; 95-97%-ige Luftfeuchtigkeit) und bedeckter Himmel. In solchen Nächten wurden im Untersuchungsgebiet bis zu 11 Larven pro Quadratmeter gezählt (unter anderen nächtlichen Bedingungen 4-5 Larven).

McLEAN et al. (1987) stellte bei *Photuris*-Larven fest, daß diese sich nach vorherigem Regen in der oberen Krautschicht aufhalten, und VERHOEFF (1924) führte den Aktivitätsanstieg der Tiere bei feuchter Witterung auf deren Beutetiere zurück, welche unter diesen Bedingungen ebenfalls gehäuft auftreten. In einer mondhellen Nacht sind unabhängig von Temperatur und Witterung, nur vereinzelt *Lampyris noctiluca*-Larven aktiv und deshalb zu sehen. Diese Aktivitätshemmung ist auf die Lichtintensität zurückzuführen, welche bei Vollmond über der für Larven kritischen Grenze liegt (DREISIG 1974). Die Lichtverhältnisse

einer klaren Vollmondnacht (8,0–9,0 log lux+10) sind jedoch nach DREISIG (1971) für Imagines nicht zu hell (siehe unten).

Die verhaltensbiologische Bedeutung des grüngelben Leuchtens (440nm  $\geq$  l  $\leq$  660nm; BRONSART 1916) wurde meist in Hinblick auf das Paarungsverhalten der Imagines gesehen (BONGARDT 1904, FABRE 1913, SCHWALB 1961 und LLOYD 1972). Das larvale Leuchten, ebenso das der Eier, Puppen und männlichen Imagines, betrachten PRISKE & MAIN (1911) als Vorstufe des weiblichen Leuchtorgans, da dieses Phänomen auch bei Organen anderer Tiergruppen auftritt. Ein inhärentes Leuchten der Eier wurde von SCHWALB (1961), WOOTON (1976) und FABRE (1913) beschrieben, jedoch machten sie keine Aussagen über dessen Funktion. Eine von den Eiern ausgehende Lichtemission war nach heftiger Erschütterung derselben und erst ca. drei Tage vor dem Schlüpfen der Larven zu erkennen. Das charakteristische Leuchtmuster der Larven, 2–3 sekundiges Leuchten in unregelmäßigen Intervallen, wird bei sämtlichen Larvenstadien beobachtet. Das letzte Larvenstadium, in welchem die Larven nach DREISIG (1974) anhaltend leuchten, bildet keine Ausnahme. Auch leuchten Larven, die bei +3°C gehalten wurden nicht die gesamte Kälteperiode über, wie es VOGEL (1927) beschreibt. Allerdings reagieren Larven, welche sich in der Ruhephase vor einer Häutung befinden auf äußere Reize mit einem ca. 15 Sekunden andauernden Leuchten. Ebenso verhalten sich Puppen. Diese Reaktion der bewegungsunfähigen Tiere läßt auf die Funktion des Leuchtens als Abwehrmechanismus schließen. HARVEY et al. (1956) erklärte sogar das Leuchten der Weibchen neben dessen Funktion der optischen Anlockung der Männchen als Schutz Einrichtung. Die Nachahmung des Lampyriden-Leuchtens von Elateriden deuten HARVEY et al. (1956) als "Warnung vor Ungenießbarkeit".

Gegen das Leuchten als Abschreckungsmittel sprachen sich BONGARDT (1904), SCHWALB (1961) und DREISIG (1974) aus, da die Larven nicht nur in Gegenwart des Feindes, sondern ständig in unregelmäßigen Abständen aufleuchten. Eben diese Intervalle stellen, so SIVINSKI (1981), ein kalkuliertes Risiko bei der Feindabwehr dar. Die Abstände seien so gewählt, daß sich der Räuber vor dem nächsten Leuchten nicht orientieren oder angreifen kann. Diese Zeit hänge zudem von der Lichtintensität ab (je dunkler desto kürzere Intervalle). Er teilte die Feinde der Leuchtkäfer in potentielle und zufällige Räuber ein:

- Kategorie1: Spezialisierte Räuber und solche, die sich von dem Signal "ungenießbar" nicht abhalten lassen; diese werden auf jeden Fall angreifen; das Leuchten stellt hier eher ein Risiko dar.
- Kategorie2: Räuber, welche schon schlechte Erfahrungen mit blinkenden Larven gemacht hatten; diese werden beim Leuchten angreifen, jedoch schrecken die meisten Feinde sogleich zurück; hier kann es vorkommen, daß leuchtende Larven gefressen werden.

Kategorie 3: Neugierige Räuber werden beim Blinken zurückschrecken; allerdings können auch hier leuchtende Larven doch getötet werden.

Demnach kann das larvale Leuchten bei Lampyriden als "facultative defensive signal" aufgefaßt werden (SIVINSKI 1981). Ebenfalls auf eine Schutzfunktion weist nach SIVINSKI (1981) die der Bewegungsrichtung entgegengesetzte Position des Leuchtorgans (VIII. Segment) hin.

Eine andere Aufgabe des Leuchtens sieht DREISIG (1974) in der Funktion der territorialen Abgrenzung.

Theorien wie Anlockung der Beute (VOGEL 1927, SCHWALB 1961 und DREISIG 1974), Orientierung der Larven bei Nacht (VOGEL 1927 und McLEAN et al. 1987), Kommunikation der Larven (McLEAN et al. 1987), Verteidigung der Beute oder "Unterstützungsrufe", um eine zu große Schnecke gemeinsam zu erbeuten (SIVINSKI 1981), wurden von den jeweiligen Autoren wieder verworfen.

Die Lichtemission erklärte VERHOEFF (1924) damit, daß Larven auf "Reizungen des Nervensystems" (Entwicklungszustand, Witterung, Nahrung und mechanische Reize) mit Leuchten reagieren.

Beobachtungen im Untersuchungsgebiet, wonach Larven bei Erschütterung und Geräuschen das Aufleuchten stoppen, und mechanische Reizung bei Larven und Puppen ein Blinken auslöst, können auf eine Abwehrfunktion des Leuchtvermögens hinweisen. Auch weibliche Imagines aktivieren bei den genannten Störungen die "larvalen" Leuchtorgane (VIII. Segment), und Männchen senden bei Fortbewegung in unregelmäßigen Abständen ebenfalls von dem VIII. Segment ein Blinken aus (während der Flugphase ist kein Leuchten zu beobachten).

Das Leuchten könnte von *Lampyris noctiluca*-Larven wie folgt zur Abwehr eingesetzt werden: Der Feind wird bei der Verfolgung eines Leuchtfleckes durch unregelmäßiges, kurzes Blinken der nicht weit voneinander entfernten Larven irritiert (Kollektivschutz der Larven?); greift er dennoch an, und die ausgewählte Larve nimmt ihn frühzeitig wahr, wird sie "ausschalten" und sich in die schützende Streuschicht fallen lassen; bemerkt sie den Feind zu spät, wird sie versuchen ihn durch Aufleuchten abzuschrecken.

Die Ansicht BONGARDTS (1904), VERHOEFFS (1924) und SCHWALBS (1961), wonach *Lampyris noctiluca*-Weibchen meist in der Nähe von Büschen oder Waldrändern vorzufinden sind, läßt eine Wanderung der älteren Larven von der freien Riedfläche in Richtung Waldrand vermuten. Diese Annahme wurde anhand eines Tests, welcher keinem groß angelegten Versuch entsprach, geprüft. Hierzu wurden Anfang Juni 1988 vier Nächte hintereinander sämtliche aktiven Larven von sechs Quadraten (Flächeninhalt 1m<sup>2</sup>) abgesammelt. Das Untersuchungsgebiet, welches einer Transektlinie von Waldrand in Richtung freie Fläche entsprach, lag ca. 80m südöstlich von Standort II. Eine altersspezifische Verteilung der



Larven oder Häufung höherer Larvenstadien in Waldrandnähe konnte im Federseeried nicht ausgemacht werden.

Entgegen sämtlicher bisher beschriebenen Verhaltensweisen und Lebensbedingungen der Lampyriden-Larven wurden zwei Tiere tagsüber bei Sonnenschein auf einem asphaltierten Weg des NSG's beobachtet. Vertiefende Untersuchungen hierzu waren im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich.

Unter Laborbedingungen und unter Abwesenheit von weiblichen Imagines flogen Männchen leuchtende Larven an, und versuchten diese zu begatten. Diesem Fehlverhalten wird bei freilebenden Lampyriden vorgebeugt, indem Weibchen schon bei einer Lichtintensität von  $10,1 \log \text{ lux} + 10$  aktiv werden, die Männchen ab  $8,6 \log \text{ lux} + 10$  mit der Partnersuche beginnen, während die Larven erst später erscheinen ( $6,85 \log \text{ lux} + 10$ ) (DREISIG 1971 u. 1974). Die Kopulation dauerte bei Labortieren ca. drei Stunden, wovon das Weibchen etwa die erste halbe Stunde weiter leuchtete.

## 5 DISKUSSION

### 5.1 Laboruntersuchungen

Der Zuchterfolg bei *Lampyris noctiluca* wird auf die Reinhaltung der Gefäße, auf die gebotene, hohe Luftfeuchtigkeit und auf die Futtermenge zurückgeführt. Die Larven waren nach drei Tagen, in denen versäumt wurde, die Gefäße zu säubern, von Milben befallen, welche sich aufgrund der Schneckenreste rasch vermehrten. Die Parasiten wurden mit einer Pinzette unter dem Binokular entfernt. Die Toleranz gegenüber geringer Luftfeuchtigkeit war bei wohlgenährten Larven höher als bei hungrigen Tieren, für welche ein zweitägiges Trockenfallen des die Zuchtgefäße auskleidenden Fließpapiers schon sehr bedrohlich war (dreitägige Trockenheit bei wohlgenährten Larven möglich). Durch Versuche mit einer Feuchtigkeitsorgel sowie durch Wasserverlustmessungen bei 45–48% relativer Luftfeuchtigkeit und einer Temperatur von 17–18°C konnte SCHWALB (1961) zeigen, daß *Lampyris noctiluca*-Larven eine 96–100%-ige Luftfeuchtigkeit bevorzugen und ca. 5–9 Stunden unter den oben beschriebenen Bedingungen (45–48% r. L.; 17–18°C) überleben.

Die jüngeren Larvenstadien mußten mindestens jeden dritten Tag Nahrung aufnehmen, jedoch vergrößerte sich diese Zeitspanne mit zunehmendem Alter der Larven.

Verendete Larven waren aufgebläht und lagen meist auf ihrer Dorsalseite. Die Todesursache konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht festgestellt werden, es wird allerdings ausgeschlossen, daß sich die Larven gegenseitig töten. Diese Annahme wurde durch einen Versuch bestätigt, bei welchem unter 10 Larven, die auf engstem Raum gehalten und 14 Tage nicht gefüttert wurden, keine Angriffe untereinander stattfanden.

Larven, die im Untersuchungsgebiet gefangen wurden, verpilzten häufig unter Laborbedingungen. An diesen Tieren wurden die von SCHWALB (1961) beschriebenen Symptome von mit *Beauceria bassiana* befallenen Larven beobachtet. Diese Tiere verhalten sich 2–3 Tage vor den sichtbaren Verpilzungserscheinungen nicht auffällig. Weißes Pilzmycel wird, nachdem die Larve verendet ist, an Kopf und an Analregion sichtbar. Es wächst innerhalb der nächsten Tage durch die Intersegmentalhäute hindurch, und bildet schließlich gelbliche Fruchtkörper aus. Die Verpilzung einer Larve hatte auf die in demselben Gefäß untergebrachten Tiere keine Auswirkung.

Die Zuchtergebnisse von NAISSE (1966) und diejenigen der Lampyriden-Zucht der vorliegenden Arbeit differieren hinsichtlich des Verlaufs der Larvalphase. NAISSE (1966) gibt eine konstante, geschlechtsspezifische Larvenstadienanzahl an, während die eigenen Zuchten Z1 und Z2 eine große Variabilität der ausgebildeten Stadien vermuten lassen. Für *Photuris* beschrieben McLEAN et al. (1987) ebenfalls eine Varianz der Larvenstadienanzahl.

Weiterhin vollzieht sich die Postembryonalentwicklung bei den Versuchstieren von NAISSE (1966) in einem kürzerem Zeitraum als bei Larven der eigenen Zucht, was ein Vergleich zwischen Larven gleicher Stadienanzahl zeigte. Allerdings ergab sich bei den ersten vier Häutungsabständen beider Lampyriden-Zuchten Übereinstimmung in bezug auf die Larvenstadiendauer.

Das vorletzte Larvenstadium dauerte bei den hier vorliegenden Zuchten am längsten (Ausnahme: Tiere mit 5 Larvenstadien; vergl. Abb. 7). NAISSE (1966) hingegen stellte fest, daß bei männlichen Larven das letzte Stadium doppelt so lange wie das vorige dauerte, und bei weiblichen Larven keine auffälligen Häutungszwischenräume erfolgten. Zudem war die Körperlänge von Larven desselben Stadiums bei NAISSE (1966) im Vergleich zu Tieren aus Zucht 1 und Zucht 2 stets größer (Bsp.: L7w: 33mm im Gegensatz zu 19mm; L6m: 22,5mm im Gegensatz zu 15,5mm).

Die Ursache dieser Differenzen sind die wahrscheinlich unterschiedlichen Laborbedingungen. LD-Rhythmus, Lichtintensität, Fütterungsabstände oder Anzahl der Individuen in einem Zuchtbehälter wurden von NAISSE (1966) nicht benannt und da eine persönliche Anfrage unbeantwortet blieb, wurden diese Faktoren bei vorliegender Zucht frei gewählt. Dabei üben unterschiedliche Zuchtbedingungen mit einiger Wahrscheinlichkeit einen bedeutenden Einfluß auf die Entwicklung der Leuchtkäfer aus.

Der Faktor Nahrung kann zum Beispiel, wie die unterschiedliche Fütterung bei Z 2A und Z 2B zeigte, weitere Larvenstadien und verzögerte Larvalphasen auslösen (vergl. 4.1.1.3). Auswirkungen der Interaktion von Temperatur und Dunkelheit auf die Aktivität von *Lampyris noctiluca*-Weibchen untersuchte DREISIG (1976) und fand heraus, daß sofortige Aktivität der Weibchen einsetzt, wenn Temperaturrückgang und Dunkelheit zusammenfallen. WOOTON (1976) gibt an, daß die Larven bei geringer Lichtintensität besser "gedeihen". Larven von *Photuris*, welche BUSCHMANN (1984) im Freiland gefangen und im Labor zu Adulttieren aufgezogen hatte, erreichten bei einem LD-Rhythmus von 10Std.:14Std. schneller das Puppenstadium als diejenigen mit LD=15Std.:9Std.. Er läßt jedoch unberücksichtigt in welchem Stadium die Larven gesammelt wurden, ebenso, ob sie vor der Verpuppung gleichviele Häutungen durchmachten.

Welcher Faktor oder welches Zusammenspiel von Faktoren als Zeitgeber bei der Larvalentwicklung fungiert, bleibt eine interessante Frage. Es ist weiterhin nicht auszuschließen, daß Populationen verschiedener geographischer Regionen unterschiedliche Entwicklungsabläufe aufweisen. Ein direkter Vergleich der eigenen Lampyriden-Zucht mit jener von NAISSE (1966) kann also nicht erfolgen. Außerdem muß stets berücksichtigt werden, daß Ergebnisse, welche unter biotopfremden Bedingungen entstanden, nur als Hinweis auf die Verhältnisse bei Freilandtieren gewertet werden können.

Jedoch könnte eine vorhandene Variabilität der Tiere in bezug auf die Zahl der ausgebildeten Larvenstadien zur Stabilität einer Population beitragen (siehe unten).

Der Hinweis von SCHWALB (1961), die Identifizierung bestimmter Jugendstadien bei *Lampyris noctiluca* wäre aufgrund "der Art und Ausbildung von Beborstung bzw. Behaarung" möglich, traf nach eingehenden Untersuchungen (vergl. 4.2.1) lediglich auf ein Larvenstadium zu. Den meisten kräftigen Borsten kommt eine systematische Bedeutung zu (VOGEL 1915), da sie bei sämtlichen Individuen konstant in Anordnung und Zahl auftreten. Die anderen Setae variieren individuell zu stark für eine Larvenstadiendifferenzierung.

Die Schwierigkeit, eindeutige Trennungsmerkmale für jedes Stadium zu erhalten besteht neben den in Kapiteln 4.2.1 und 4.2.2 aufgeführten Gründen darin, daß die Larven bis zu 9 Stadien (vereinzelt bis zu 12 Stadien) ausbilden und dabei lediglich ca. 18mm wachsen.

YUMAS (1986) Untersuchungen an *Luciola cruciata* über die Beziehung von Eigröße und Larvalentwicklung zeigten, daß das Gewicht der Eier ausschlaggebend für die Larvenstadienanzahl und das Geschlecht ist. Zucht 1 und Zucht 2 entstammen zwar jeweils einem Gelege, jedoch variiert innerhalb dieser die Eigröße in geringem Maß. Welchen Einfluß diese Größenunterschiede auf die Larvalentwicklung von *Lampyris noctiluca* ausüben, kann nicht nachgeprüft werden, denn die individuelle Entwicklung der Zuchttiere wurde erst ab L1 verfolgt.

## 5.2 Freilanduntersuchungen

Als lokale Fundorte von *Lampyris noctiluca* werden meist feuchte Habitate angegeben, so zum Beispiel Bach- und Flußufer, lichte Gebüsch, Waldränder und feuchte Wiesen (NEWPORT 1857, BONGARDT 1904, VOGEL 1915, VERHOEFF 1924 und SCHWALB 1961). SCHWALB (1961) ermittelte anhand zahlreicher Laborversuche die günstigsten Lebensbedingungen für diese Leuchtkäfer-Art: "...feuchtes, gleichmäßig temperiertes Biotop, dessen Mikroklima in jeder Hinsicht keine großen Extremwerte aufweisen darf...". Die mikroklimatischen Verhältnisse und die Bodenfeuchtigkeit der im Federseeried von *Lampyris noctiluca* bevorzugten Standorte entsprechen jedoch nicht diesen Anforderungen. Extremen Tag-Nacht-Temperaturschwankungen werden die Tiere im Kalkflachmoor, im Fadenseggenried und in der Pfeifengraswiese ausgesetzt, außerdem trocknet die Oberfläche der Großseggenbüten leicht aus. Standorte des Untersuchungsgebiets, welche nach SCHWALB (1961) ideale Lebensbedingungen bieten würden, wie Mädesüßhochstaudenflur, Moorbirkeninitial oder Schlenken, werden von den Leuchtkäfern gemieden.

Aus diesen Gegensätzen läßt sich vermuten, daß ganz bestimmte Faktoren für *Lampyris noctiluca* bei der Biotopwahl vorrangig sind. Für Lampyriden des Federseegebiets sind wahrscheinlich Faktoren wie "hohe Bodenfeuchtigkeit" und "Vorhandensein einer lichten Krautschicht", welche günstig für die Partnerfindung ist, ausschlaggebend. Deshalb wurden von den Leuchtkäfern zumeist "offene Flächen" als Lebensräume genutzt. Die direkte Sonneneinstrahlung und die hohen Temperaturschwankungen in diesen Gebieten werden aufgrund des feuchten Charakters der Riedflächen toleriert. Den Beutetieren als populationsregulierenden Faktor kommt im Federseeried vermutlich nur eine geringe Bedeutung zu, da diese an jedem Standort reichlich vorhanden waren, und es sich stets um Arten handelte, welche von Labortieren sofort angegriffen wurden. Eine Präferenz der Larven für Gehäuse- oder Nacktschnecken wurde aufgrund des Nahrungspräferenz-Versuchs (vergl. 4.1.2) ausgeschlossen. Eine aktive Auswahl bestimmter Schneckenarten würde voraussetzen, daß Lampyriden-Larven die Schleimspuren von Schnecken unterscheiden können. Versuche hierzu sind nicht bekannt.

Aufgrund der nächtlichen Beobachtungen und Handfänge im Untersuchungsgebiet, wurden mehr Tiere in den Barberfallen erwartet. Möglicherweise bedingen die eher vertikale statt horizontale Fortbewegungsrichtung, die Haftungsfähigkeit der Pygopodiumsanhänge der Larven an glattem Untergrund oder sogar der Formolgeruch der Bodenfallen die relativ geringe Zahl der gefangenen Lampyriden.

Verschiedene Meinungen existieren über den Entwicklungszyklus bei *Lampyris noctiluca*, welcher nach NAISSE (1966) strikt einjährig, nach SCHWALB (1961) strikt dreijährig verläuft.

VOGEL (1927) neigt in seiner Auffassung zu einer einmaligen Überwinterung der Lampyriden-Larven, stellte jedoch anhand von Freilandbeobachtungen fest, daß Larven, die aus spät abgelegten Eiern stammen, ein weiteres Mal überwintern. Von derartigen individuellen Entwicklungszyklen gehen ebenfalls NEWPORT (1857), DUBOIS (1887) und WOOTON (1976) aus. Letzterer konnte dies aufgrund einer Zucht sicherstellen, bei der sich zwei von 10 Individuen nicht im zweiten Sommer zu Imagines entwickelten, sondern ein drittes Mal überwinterten. Die Larvenstadienanzahl sowie die Zuchtbedingungen gab der Autor nicht an. Das Ergebnis in vorliegender Arbeit, welches durch Rückschlüsse von Labortieren auf Larven des Federseerieds entstanden ist, deutet ebenfalls auf keinen einheitlichen Entwicklungszyklus hin. Es liegt, wie in Kapitel 4.3.1 dargelegt, ein mindestens dreijähriger Zyklus bei den Lampyriden des Untersuchungsgebiets vor.

Ähnlich wie bei *Lamprohiza splendidula*, deren Paarungszeit auf ca. zwei Wochen zwischen Anfang Juni und Mitte Juli fällt (SCHWALB 1961), wurde für *Lampyris noctiluca* eine zeitlich begrenzte Paarungszeit im Federseeried beobachtet (Ende Juni bis Mitte August).

Das große Vorkommen von *Lampyris noctiluca* im Naturschutzgebiet Federsee beruht vermutlich auf der hohen Bodenfeuchtigkeit, der lichten Raumstruktur und dem ausreichenden Nahrungsangebot, welche das Ried aufweist und für diese Leuchtkäfer-Art wichtige Bedingungen darstellt. Daneben ist es sehr wahrscheinlich, daß die Stabilität der Leuchtkäferpopulation durch den nicht strikt einzuhaltenden Entwicklungszyklus der Tiere und damit zusammenhängend, durch das Auftreten verschiedener Larvenstadien gleichzeitig, trotz mikroklimatischer Extrembedingungen gewährleistet wird.

## 6 ZUSAMMENFASSUNG

Aus den Untersuchungen über die Larvalentwicklung von *Lampyris noctiluca* im Federseeried sind folgende Ergebnisse hervorzuheben:

Bei der Züchtung der Art, welche eine Voraussetzung für die Larvenstadiendifferenzierung ist, war die Einhaltung einer Winterpause nicht erforderlich.

Ein Weibchen legt durchschnittlich 207 Eier ab, aus denen nach ca. 28 Tagen bei 22°C die ersten Larven schlüpfen. Die folgenden drei Häutungen verlaufen weitgehend synchron und in relativ kurzen Abständen. Die Mortalität ist während dieser Zeit sehr hoch.

Die ausgebildete Larvenstadienanzahl stellte sich als nicht konstant heraus. Individuelle Schwankungen traten auch bei der Dauer der Postembryonalentwicklung auf (verglichen an Larven desselben Larvenstadiums). Beide Parameter werden zudem von der Futtermenge beeinflusst.

Ein Nahrungspräferenzversuch zeigte, daß von den Larven keine der angebotenen Schneckengruppen (Gehäuse- und Nacktschnecken) bevorzugt erbeutet wird.

Aufgrund chaetotaxonomischer und morphometrischer Untersuchungen, sowie einer Diskriminanzanalyse wurde ein Bestimmungsschlüssel für Larven von *Lampyris noctiluca* erstellt.

Mittels der Bodenfallen-Methodik wurde in charakteristischen Vegetationsgruppen des Federseerieds zum einen die räumliche Verteilung der Leuchtkäfer-Populationen untersucht, zum anderen die darin gefangenen Larven anhand des ermittelten Bestimmungsschlüssels einem Larvenstadium zugeordnet und damit das zeitliche Auftreten der einzelnen Larvenstadien erfaßt.

*Lampyris noctiluca* kommt im Untersuchungsgebiet bevorzugt an Standorten mit einer lichten Pflanzendecke vor. Nach dieser Studie ist ein mindestens dreijähriger Entwicklungszyklus der Lampyriden des Federseeriedes anzunehmen.

Nächtliche Exkursionen im Untersuchungsgebiet erbrachten zusätzlich Erkenntnisse über die Biologie dieser Leuchtkäfer-Art. Die Beobachtungen betrafen hauptsächlich die Aktivität der Larven sowie die verhaltensbiologische Bedeutung ihres Leuchtens.

## 7 LITERATURVERZEICHNIS

- BALOGH, J. (1958). Lebensgemeinschaften der Landtiere. Akademie – Verlag, Berlin, Budapest. 560 S..
- BARBER, H. (1931). Traps for cave – inhabiting insects. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **46**, 259–266.
- BONGARDT, J. (1903). Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. *Zeitschrift f. wissensch. Zoologie*, **75**, 1–45.
- BONGARDT, J. (1904). Zur Biologie unserer Leuchtkäfer. *Naturw. Wschr.* **19**, 305–310.
- Bousquet, Y., Goulet, H. (1984). Notation of primary setae and pores on larvae of Carbi-  
dae (Coleoptera: Adephaga). *Can. J. Zool.* **62**, 573–588.
- BRONSART, H. v. (1916). Das Problem des Leuchtkäfers. *Entom. Rundschau.* **33**, 35–37.
- BUGNION, E. (1934). La larve du grand Lampyre algérien (*Pelania mauritanica* L.). *Rev. Suisse de Zool.* **41**, 699–733.
- BUSCHMANN, L.L. (1984). Larval Biology and Ecology of *Photuris* fireflies (Lampyridae: Coleoptera) in Northcentral Florida. *J. Kans. Entomol. Soc.* **57**, 7–16.
- CARLSON, A.D. (1965). Factors affecting firefly larval luminescence. *Biol. Bull., Woods Hole* **129**, 234–243.
- COPELAND, J. (1981). Effects of larval firefly extracts on molluscan cardiac activity. *Experimentia* **37**, 1271–1272.
- DALY, H.V. (1985). Insect morphometrics. *Ann. Rev. Entomol.* **30**, 415–438.
- 
- DEICHEL, G., TRAMPISCH, H.J. (1985). Biometrie. Gustav Fischer – Verlag, Stuttgart. 135 S..
- DREISIG, H. (1971). Control of the glowing of *Lampyris noctiluca* in the field (Coleoptera: Lampyridae). *J. Zool., Lond.* **165**, 229–244.
- DREISIG, H. (1974). Observations on the luminescence of the larval Glow-worm, *Lampyris noctiluca* L. (Col. Lampyridae). *Ent. Scan.* **5**, 103–109.
- DREISIG, H. (1976). Phase shifting the circadian rhythms of nocturnal insects by temperature changes. *Phys. Ent., London.* **1**, 123–129.



- DUBOIS, R. (1887). De la fonction photogenique dans les œufs du Lampyre. *Bull. Soc. Zool. Fr. Paris* **12**, 137–144.
- ERHARD, F. (1988). Zur Ökologie der Landasseln (Oniscidea) des Naturschutzgebiets Federsee. Diplomarbeit der Fakultät für Biologie, Universität Tübingen.
- ERHARD, F. (1991). Zur Ökologie der Landasseln des Naturschutzgebiets Federsee (Isopoda: Oniscidea). *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* im Druck.
- FABRE, J.H. (1913). The Glow-worm. *Century Mag.* **87**, 105–112.
- GEIGY, J. (1968). Wissenschaftliche Tabellen. Documenta Geigy, Basel. 798 S..
- GOULET, H. (1977). Technique for the study of immature Coleoptera in glycerine. *Coleopt. Bull.* **31** (4), 381–382.
- GÜNZL, H. (1989). Das Naturschutzgebiet Federsee. Geschichte und Ökologie des größten Moores Südwestdeutschlands. *Führer Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., Karlsruhe* **7**, 164 S..
- HADDON, K. (1915). On the larva of the Glow-worm. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1**, 77–83.
- HALVERSON, R.C., CASE, J.F., BUCK, J., TIEMANN, D. (1973). Control of luminescence in phenogdoid beetles. *J. Insect Physiol., Oxford*, **19**, 1327–1339.
- HARVEY, E.N. (1956). Evolution and Bioluminescence. *Quarterly Review of Biol.* **31**, 270–287.
- HEIGEL, K. (1957). Ergebnisse von Verdunstungsmessungen mit Piche-Evaporimetern, ihre Abhängigkeit von einigen meteorologischen Faktoren und von verschiedenen Standorten. *Met. Rundschau* **10** (2), 101–107.
- HEYDEMANN, B. (1958). Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotope. In: BALOGH, J. (1958). *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Akademie – Verlag, Berlin, Budapest. 451–507.
- HUSS, E. (1961). Beiträge zur Klimatologie des Federseegebiets. In: *Der Federsee. Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ.* **2**, 175–215.
- LLOYD, J.E. (1972). Chemical communication in fireflies. *Environ. Entomol.* **1** (2), 265–266.
- LORENZ, R.J. (1988). *Biometrie*. Gustav Fischer – Verlag, Stuttgart. 241 S..

- MATSUDA, R. (1965). Morphology and evolution of the insect head. *Am. Entomol. Inst., Ann Arbor.* 334 S.
- McLEAN, M., BUCK, J., HANSON, F.E. (1987). Culture and larval behavior of Photurid fireflies. *Amer. Midland Natur.* **1**, 133–145.
- MÜHLENBERG, M. (1989). Freilandökologie. Quelle & Meyer, Heidelberg. 214 S..
- MÜLLER, K.J. (1984). Die Bedeutung der Fallenfang-Methode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. *Zool. Jb. Syst.* **111**, 281–305.
- NAISSE, J. (1916). Différenciation sexuelle chez *Lampyris*. *Arch. Biol., Paris-Liège* **77**, 139–201.
- NEWPORT, G. (1857). On the natural history of the Glow-worm (*Lampyris noctiluca*). *J. Zool. (Lond.)* **1**, 40–71.
- NOFRE, L., PENISSON, R., ZINSCH, B. (1969). Etude sur la luminescence d' un Lampyride européen, *Lampyris noctiluca*. *C. R. Soc. Biol.* **163**, 1407–1410.
- OLIVIER, E. (1910). Distribution géographique des Lampyrides. *Cpt. rend. assoc. franç. av. sc.* **38**, 669–671.
- PRISKE, R.A.R., MAIN, H. (1912). Notes on the Glow-worm (*Lampyris noctiluca*). *Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc.* **92**, 74–76.
- REITTER, E. (1911). Fauna Germanica. Lutz-Verlag, Stuttgart. **3**.
- RENNER, F. (1985). Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Nischendifferenzierung bei der Gattung Pirata (Aranaea: Lycosidae). Diplomarbeit der Fakultät für Biologie, Universität Tübingen.
- ROSENBAUER, K.A., KEGEL, B.H. (1978). Rasterelektronenmikroskopische Technik. Thieme, Stuttgart. 241 S..
- SCHÄFER, M. (1980). Interspezifische Konkurrenz – ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.* **2**, 11–19.
- SCHWALB, H.H. (1961). Beiträge zur Biologie der einheimischen Lampyriden *Lampyris noctiluca* GEOFFR. und *Phausis splendidula* LEC. und experimentelle Analyse ihres Beutefang- und Sexualverhaltens. *Zool. Jb. Syst.* **88**, 399–550.

- SIVINSKI, J. (1981). The nature and possible functions of luminescence in Coleoptera larvae. *Coleopt. Bull.* **35** (2), 167–179.
- TRETZEL, E. (1955). Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. *Zool. Anz.* **155**, 276–287.
- UHLIG, S. (1955). Bestimmung des Verdunstungsanspruchs der Luft mit Hilfe von Piche-Evaporimetern. *Mitt. dtsh. Wetterdienstes* **13** (2), 1–24.
- VERHOEFF, K.W. (1922). Zur Kenntnis der Canthariden-Larven. *Arch. Naturg., Berlin.* **88 A** (1), 110–137.
- VERHOEFF, K.W. (1924). Zur Biologie der Lampyriden. *Zeitschrift f. wiss. Ins.-Biologie* **19**, 79–145.
- VOGEL, R. (1912). Beiträge zur Anatomie und Biologie der Larve von *Lampyrus noctiluca*. *Zool. Anz.* **39**, 515–519.
- VOGEL, R. (1913). Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von *Lampyrus noctiluca*. *Zool. Anz.* **41**, 325–332.
- VOGEL, R. (1915). Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus noctiluca*. *Z. wiss. Zool.* **112** (2), 291–432.
- VOGEL, R. (1927). Lampyrinae. Leuchtkäfer. In: SCHULZE, P. Biologie der Tiere Deutschlands. Borntraeger, Berlin.
- WASNER, U. (1977). Die Europhilusarten des Federseerieds. Dissertation der Fakultät für Biologie, Universität Tübingen.
- WOOTON, A. (1976). Rearing the Glow-worm, *Lampyrus noctiluca* L. (Coleoptera: Lampyridae). *Entomol. Rec. J. Var.* **88**, 64–67.
- YUMA, M. (1986). Growth and size variation in the larvae of *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae) in Relation to the Egg Size. *Physiol. Ecol. Japan* **23**, 45–78.

## 8 ANHANG

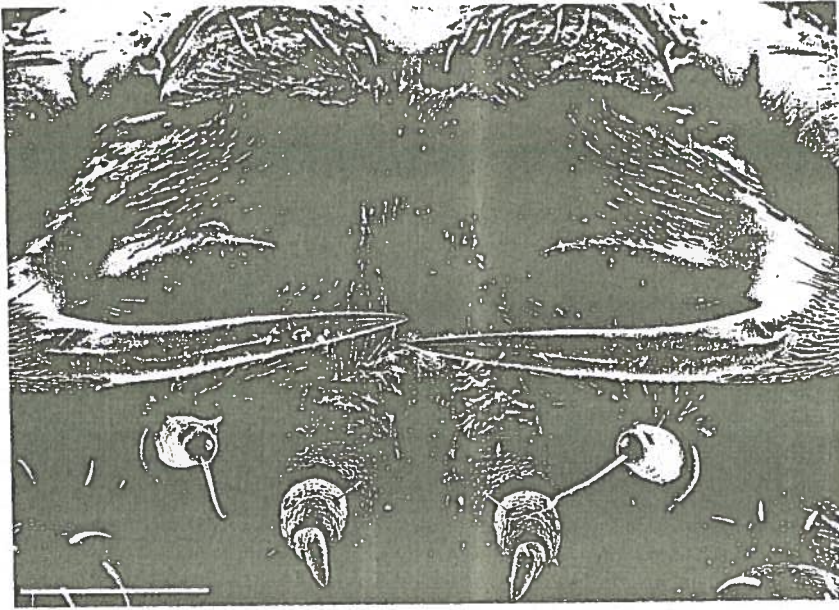
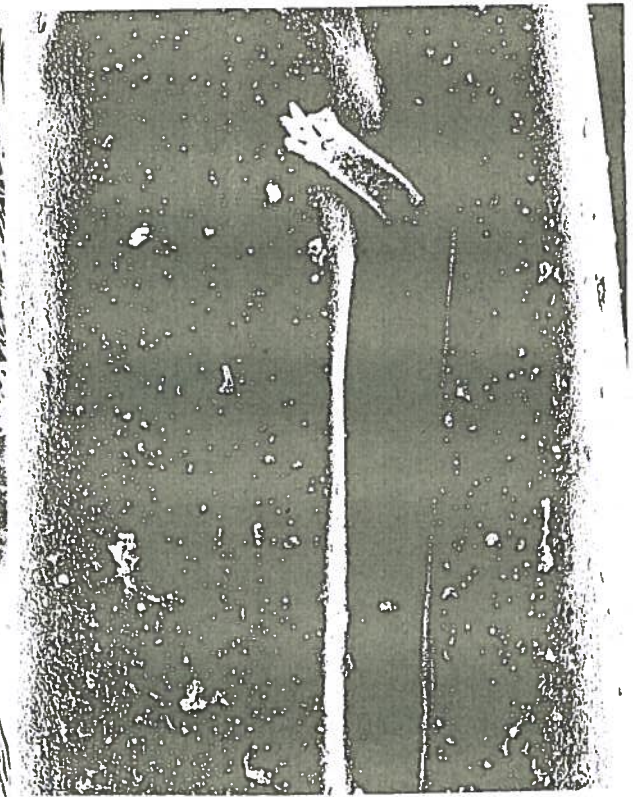


Abb. 1: Trichomenanordnung um die Mundöffnung von frontal. Maßstabstrich entspr. 200 $\mu$ m.

Abb. 2: Linke Mandibel von frontal; Mandibelkanalöffnung mit lateraler Furche. Maßstabstrich entspr. 100 $\mu$ m.



Abb. 3: Furche lateral der Mandibelkanalöffnung mit Sensillum. Maßstabstrich entspr. 20 $\mu$ m.



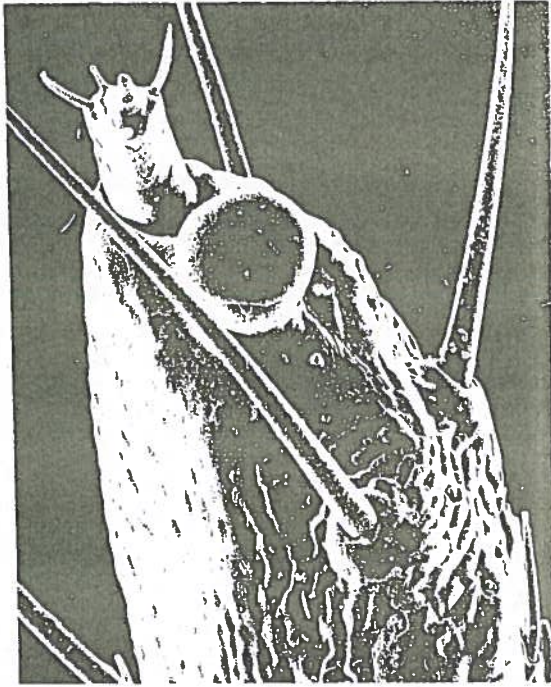


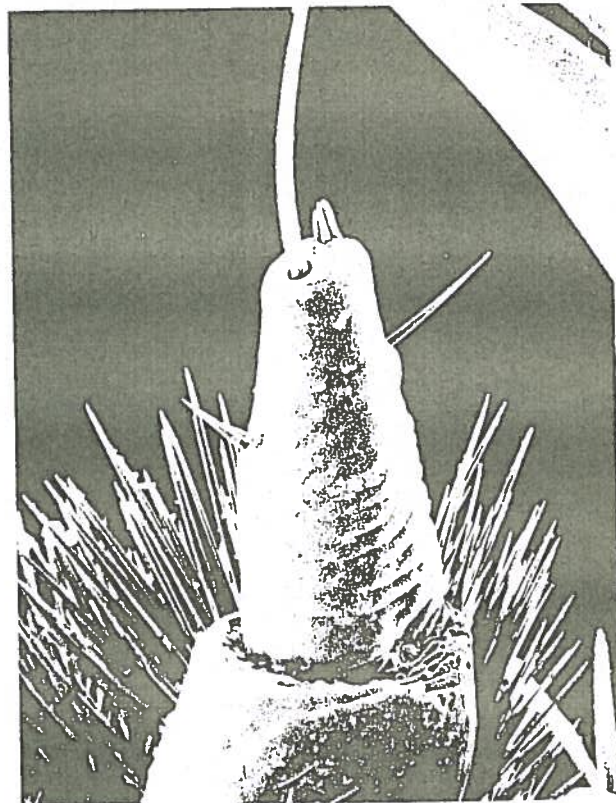
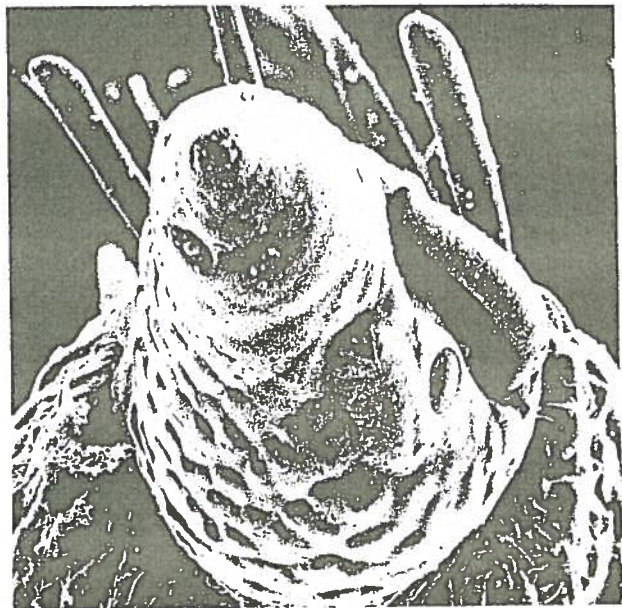
Abb. 6: Linker Maxillartaster von lateral. Maßstabstrich entspr. 100µm.

Abb. 7: 2.Glied der linken Galca von lateral mit apikalen Sensillen. Maßstabstrich entspr. 40µm.



Abb. 4: 2. u. 3. Glied der linken Antenne von ventral. Maßstabstrich entspr. 40µm.

Abb. 5: 3.Glied des linken Labialtasters von oben ventral. Maßstabstrich entspr. 10µm.



1. Glied des Maxillarpalpus	L1		L2		L3		L4		L5		L6	
	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.
dorsal	2	3	3	6	4	8	6	9	7	12	9	15
ventral	1	3	3	5	5	7	6	10	7	14	11	16
2. Glied der Antenne	L1		L2		L3		L4		L5		L6	
	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.	Borstenanzahl min.	max.
dorsal	1	3	3	4	3	6	4	8	6	13	8	16
zwischen TB3+TB4	1	3	3	5	3	6	5	9	6	12	8	14

Tab. 1: Setae-Anzahl des 1. Maxillartastergliedes und des 2. Antennengliedes bei Larvenstadium 1 bis 6. Minimal- und Maximalwerte verdeutlichen die Überlappung der aufeinanderfolgenden Stadien (berechnet aus Messungen an 20 Larven).