**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 48 (1975)

**Heft:** 1-2: Fascicule-jubilé pour le 70e anniversaire du Prof. Dr. Paul Bovey = Festschrift zum 70. Geburtstag von Prof. Dr. Paul Bovey

**Artikel:** Über die Tanzschwärme der Köcherfliege Hydropsyche pellucidula Curtis (Tichoptera : Hydropsychidae)

**Autor:** Benz, Georg

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-401766

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 13.07.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
*BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE*
Band 48 (1975) Hefte 1–2

# Über die Tanzschwärme der Köcherfliege Hydropsyche pellucidula Curtis (Trichoptera: Hydropsychidae)

GEORG BENZ
Entomologisches Institut der ETHZ, Universitätstrasse 2, CH-8006 Zürich

*On the male dancing swarms of the caddis-fly Hydropsyche pellucidula Curtis (Trichoptera: Hydropsychidae)*

Adults of the caddis-fly *Hydropsyche pellucidula* emering from the river Rhine near Stein am Rhein (Switzerland) fly with the speed of 15–25 km/h towards a hill which lies at a distance of 500 to 1000 m from and 200 m above the river. At dawn and in the evening the males forme dancing swarms near optical and structural marks, i.e. prominent points of the vegetation. No swarms of *H. pellucidula* were found near the water. Swarming depends on the light conditions but not on temperature (about 12.5 to 160 Lux at daybreak, diminishing light in late afternoon for intermittant dancing, and about 40 Lux or less for continuous dancing). Females are attracted to the male swarms. The exact course of the dancing movements of the males is not yet known; movements rectangular to the axis of the body and circulair flight has been observed. Cinematographic analysis disclosed flight velocities of about 11 km/h in slow and 20–40 km/h in rapid dancing motion. The stroboscopic determination of wing beat revealed a medium frequency of 30.5 beats/sec. The two sexes have different scents, probably pheromones. Their functions are not yet known.

## 1. EINLEITUNG UND ALLGEMEINES

Anlässlich eines Besuches der Burg Hohenklingen ob Stein am Rhein, Mitte Juni 1974, beobachtete ich nachmittags zwischen 16 und 17 Uhr vom Schlossturm aus Schwärme von Trichopteren, die neben den besonders hervortretenden Wipfeln einiger Fichten, Föhren, Eschen und Buchen, meist kurz unterhalb der Baumspitzen, im hellen Sonnenlicht intensiv tanzten. Es musste sich um viele Tausende von Individuen handeln. Die Beobachtung erweckte mein Interesse, weil die Larven fast aller Trichopteren aquatisch sind und somit, wegen der grossen Individuenzahl, angenommen werden musste, dass die Tiere aus dem etwa 200 m tiefer und in horizontaler Entfernung von 800–1000 m fliessenden Rhein stammen mussten. Offenbar flogen also die Imagines der beobachteten Köcherfliegenart vom Rhein bis auf Hohenklingen, um dort über den Wipfeln des Waldes zu tanzen.

Beim Absteigen vom Burghügel traf ich unterhalb des Waldes, auf halber Höhe, mehrere kleine Schwärme der gleichen Trichopterenart, die über Reben und niedrigen Büschen tanzten und am Fusse des Berges, etwas oberhalb des Städtchens, Tanzschwärme über einer Wiese und einem Weizenfeld. Es gelang mir, mit der blossen Hand zwei tanzende Individuen in der Luft und ein ruhendes Individiuum auf einem Holunderblatt zu fangen. Die Insekten wurden von Herrn Prof. Dr. W. Sauter als 2 ♂♂ und 1 ♀ von *Hydropsyche pellucidula* CURTIS bestimmt. Die Art gehört in die Familie der sogenannten Wassermotten oder Hydropsychidae, deren campodeoide Larven in fliessenden Gewässern in festsitzenden Gehäusen mit Fangnetz leben. Am folgenden Tag und später gemachte Käscherfänge von über 200 Individuen aus mehreren Schwärmen am Fusse und auf der Kuppe des Burgberges ergaben in allen

Fällen lauter Männchen der gleichen Art. Von drei zusätzlichen Weibchen der Art fing ich zwei in Büschen und eines auf Gras. Offensichtlich bilden nur die Männchen von *H. pellucidula* Tanzschwärme, während die Weibchen am ehesten in Baumkronen, Büschen und nahe dem Boden auf Gras und Kräutern ruhend zu finden sind.

Das Studium der einschlägigen Literatur zeigte mir bald, dass, abgesehen von Paarung und Eiablage, im allgemeinen recht wenig über die Biologie adulter Köcherfliegen bekannt ist. Die Lebensdauer wird von DOEHLER (1914) auf 3–4, bei guter Ernährung auf 7 Wochen geschätzt. Nach MEYER-DUER (1884) dauert die Flugzeit von *H. pellucidula* von Ende Mai bis Anfang Oktober. Die Art soll noch im letzten Jahrhundert in Zürich als sogenannte «Badener Mücke» jedermann bekannt gewesen sein, jeweils zu Tausenden alle Quai-Geländer und Häusermauern längs der Limmat bedeckt haben und nachts so weit herumgeflogen sein, dass man sie morgens bis hoch an den Zürichberg hinauf noch massenhaft an den Häusern gefunden habe.

WESENBERG-LUND (1943) und IMMS (1951) halten die Trichopteren für schlechte Flieger, mehrere von ihnen jedoch, insbesondere die Hydropsychiden, für vorzügliche Läufer. Ihren Flug glaubt WESENBERG-LUND (l.c.) am besten als Zwischenform von Flug und Taumeln charakterisieren zu müssen. Der offensichtliche Widerspruch zwischen dieser Beschreibung des Flugvermögens und dem von mir beobachteten intensiven Tanzflug der Männchen von *H. pellucidula* regte mich zu weiteren Beobachtungen über das Flugverhalten dieser Art an.

Über grosse Tanzschwärme von Trichopteren wird in der Literatur nur selten berichtet. Nach WESENBERG-LUND (l.c.) führen die Männchen von Leptoceriden Tänze auf, die sehr an die Ephemeriden erinnern sollen. Als Beispiel erwähnt er rein aus Männchen bestehende Schwärme von *Mystacides nigra* L., die im Spätsommer über dem Schilfdickicht des dänischen Furensees stehen, wobei die Männchen die Weibchen wahrscheinlich ergreifen, sobald diese nach dem Schlüpfen aus den Puppen an der Wasseroberfläche auftauchen. Die Tanzschwärme der Leptoceride *Athripsodes cinereus* CURTIS, die ich am Rhein öfters beobachten konnte (s. unten), tanzten zwar teilweise direkt über dem Wasser in Ufernähe, meist aber unter den Kronen von Bäumen, die nahe dem Ufer oder höchstens 50 m von diesem entfernt standen. Für die Männchen vieler Tanzschwärme dieser Art ist somit ein Beobachten der Wasseroberfläche unmöglich. Auch können die Tanz-Flugbewegungen dieser Leptoceriden kaum mit jenen von Ephemeropteren verglichen werden.

Zur Kopulation fassen die Männchen von *M. nigra* die Weibchen mit den auffällig langen Maxillarpalpen von hinten her um die Abdomenmitte, worauf die Paare in die Kronen der am Ufer stehenden Buchen fliegen, wo die eigentliche Copula stattfindet. Bei den Hydropsychidae soll die Copula bereits in der Luft erfolgen (DOEHLER, l.c.). Das Männchen soll im Flug die Paarungszangen um die Hinterleibsspitze des Weibchens legen und dann den Griff der Maxillarpalpen um das Abdomen lösen, worauf es schliesslich das Weibchen an seinem Hinterende festhängend durch die Luft tragen soll. Soweit ich bei *H. pellucidula* beobachten konnte, gilt dies aber für diese Art nicht.

Während die über oder nahe dem Wasser stattfindenden Tänze von Leptoceriden somit als bekannt betrachtet werden durften, musste ich annehmen, dass die von mir auf einem Berg in grosser Entfernung vom Wasser, über Baumkronen beobachteten Männchentanzschwärme der Hydropsychide *H. pel-*

*lucidula* bisher der Aufmerksamkeit der Entomologen entgangen waren. Der nachfolgende Bericht, der sich auf Beobachtungen an insgesamt 15 Tagen in den Monaten Juni, Juli und August 1974 stützt, liefert einige Details über das Flugverhalten der Männchen von *H. pellucidula* und soll zu weiteren Beobachtungen anregen.

## 2. METHODEN

### *2.1. Flügelschlagfrequenz*

Die Flügelschlagfrequenz von 9 Männchen wurde mit Hilfe eines Stroboskops bei 20–21 °C bestimmt. Zu diesem Zwecke wurde den am Vortag gefangenen und mit Wasser getränkten Insekten mit Hilfe eines Plasticleims (Brigatex®) der Kopf einer Stecknadel dorsal am Prothorax festgeleimt. Nachdem der Leim genügend getrocknet war, konnten die Nadeln mit den daran hängenden Insekten an der Decke einer Schachtel festgesteckt werden. Sobald die Tiere den Tarsalkontakt mit dem Untergrund verloren, begannen sie mit den Flügeln zu schlagen, gleich als ob sie fliegen würden. Die Flügelschlagfrequenz wurde nach einer Einflugzeit von ca. 10 min. gemessen.

### *2.2. Bestimmung der Fluggeschwindigkeit bei Distanzflug*

Einer Strasse entlang flogen von Zeit zu Zeit einzelne Männchen von *H. pellucidula* gegen einen leichten Wind, der schätzungsweise mit einer Geschwindigkeit von 7 km/h in Strassenrichtung wehte (Rauch = 2 m/sec.). Die Wandergeschwindigkeit der Insekten konnte geschätzt werden, indem mit der Stoppuhr die Zeit gemessen wurde, die sie brauchten, um eine ausgemessene Strecke von 5 m Länge zu durchfliegen.

### *2.3. Bestimmung der Fluggeschwindigkeit beim Tanzflug*

Zur Bestimmung der Fluggeschwindigkeit beim Tanzflug wurden Tanzschwärme mit einer Super-8-Filmkamera mit 24 Bildern/sec. (Expositionszeit je Bild = 1/50 sec.) gefilmt. Zur eigentlichen Bestimmung der Fluggeschwindigkeit standen 2 Methoden zur Verfügung, wobei der Film einzelbildweise auf eine weisse Fläche projiziert wurde. Bei der ersten Methode wurde bestimmt, welche Distanzen einzelne Insekten während 1/24 sec. zurückgelegt haben mussten. Dabei wurde angenommen, dass die grössten Distanzen von jenen Tieren stammten, die sich möglichst genau quer zur Kameraachse bewegten. Die zweite Berechnungsmethode basiert darauf, dass die Belichtungszeit mit 1/50 sec. relativ lang war. Insekten, die sich quer zur Kameraachse bewegten, wurden daher nicht als Punkte, sondern als Striche auf dem Film festgehalten. Die Ausmessung der längsten Striche erlaubte es, die Fluggeschwindigkeit der Insekten zu schätzen.

### *2.4. Licht- und Temperaturmessung*

Temperaturmessungen wurden mit einem Laborthermometer vorgenommen, das 40 cm über dem Boden, im Schatten und frei in der Luft angebracht wurde.

Für die Lichtmessungen wurde ein Photometer (Gossen, Sixtomat ®) verwendet. Das beschattete Photometer wurde auf der Lichtung hinter der Burg Hohenklingen bzw. auf freiem Feld senkrecht gegen den Himmel gerichtet und

jeweils die Blendenzahl abgelesen, die bei $10^{-2}$ sec. Exposition für Filme von 21 DIN (später am Abend, bei geringer Lichtintensität, auch noch 33 DIN) angezeigt wurden. Die Umrechnung der Messwerte in Lux wurde nachträglich am Photographischen Institut der ETHZ durchgeführt.

## 3. RESULTATE

### *3.1. Flugphysiologische Daten*

#### *3.1.1. Flügelschlagfrequenz*

Die Frequenz von 9 am Vorabend gefangenen, nur mit Wasser getränkten Männchen von *H. pellucidula* betrug bei 20–21 °C im Mittel 30,5 Schläge/sec. (Extremwerte: 27,3–34,7/sec.). Nach der Übersicht bei WIGGLESWORTH (1970) liegen diese Frequenzen im Rahmen der Flügelschlagfrequenzen vieler Noctuidae. Sie ist bedeutend höher als jene von Tagfaltern (5–12/sec.) und etwas höher als jene von Libellen (20–28/sec.). Es ist durchaus wahrscheinlich, dass frischere Tiere noch etwas höhere Frequenzen erreicht hätten.

#### *3.1.2. Fluggeschwindigkeit auf Wanderflug*

Männchen von *H. pellucidula,* die bei 23 °C gegen einen leichten Wind (7 km/h) flogen, bewegten sich gegenüber dem Boden ziemlich gradlinig mit einer mittleren Geschwindigkeit von 18 km/h (Extremwerte: 15–20 km/h). Relativ zur Luft bewegten sich die Tiere somit mit einer Geschwindigkeit von rund 25 km/h, was etwa der Wandergeschwindigkeit in ruhender Luft entsprechen dürfte. Derartige Wandergeschwindigkeiten werden nur von gewissen Sphingiden, Tabaniden und Libellen überboten (DEMOLL, 1918; MAGNAN, 1934). Wandernde Weibchen wurden leider nie beobachtet. Aufgrund anderer Beobachtungen (s. unten) darf angenommen werden, dass sie langsam fliegen.

#### *3.1.3. Fluggeschwindigkeit beim Tanzflug*

Beim Tanzflug der Männchen von *H. pellucidula* muss zwischen dem Flug an Ort einerseits und zwischen langsamem und raschem Tanzflug anderseits unterschieden werden. Der Flug an Ort ist bei Windstille selten, kommt aber vor. Hingegen bewegen sich bei Wind manche Männchen, wenigstens zeitweise, nur wenig relativ zur Erde. Sie fliegen vielmehr mit Windgeschwindigkeit gegen den Wind und können auf diese Weise selbst einer mässigen Brise von 25 km/h am Ort widerstehen.

Die Mehrheit der Männchen bewegt sich in den Tanzschwärmen jedoch auf mehr oder weniger präzisen Kreisbahnen, wobei auch «Looping»-Flüge vorzukommen scheinen. Vielfach gewinnt man auch den Eindruck, dass sich Männchen intensiv pendelnd auf und ab und hin und her, quer zur Körperachse bewegen. Eine genaue Analyse der Bewegungsformen steht aber noch aus.

Von Zeit zu Zeit werden die Tanzbewegungen der Männchen stark gesteigert (rascher Tanzflug). Dies ist immer dann der Fall, wenn ein Weibchen in den Schwarm hineinfliegt, doch scheinen manchmal derartige Steigerungen der Bewegungsaktivität auch ohne das Dazukommen eines Weibchens aufzutreten.

Die nach der Filmanalyse berechneten Fluggeschwindigkeiten beim langsamen Tanzflug ergaben nach den beiden vorn erwähnten Methoden 11,3 km/h bzw. 10,8 km/h. Für den raschen Tanzflug wurden Geschwindigkeiten von ca. 25 km/h (20–40 km/h) ermittelt.

*3.2. Lokalisierung der Tanzschwärme*

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, findet man bei Stein am Rhein Tanzschwärme von *H. pellucidula* mehr oder weniger am ganzen Berg, auf dem die Burg Hohenklingen liegt. Bevorzugt halten sich die Tiere in den Wiesen und einem Weizenacker nordöstlich des Städtchens (etwa 500 m vom Rhein entfernt) auf, sodann auf halber Höhe in den Reben, auf Apfel-, Pfirsich-, Walnuss- und Vogelbeerbäumen, ferner am unteren Waldrand und schliesslich zuoberst auf der Bergkuppe in den Kronen der Waldbäume. Auf den Wiesen bilden sich die Tanzschwärme vor allem über relativ hohen Luzernestöcken, hervortretenden Grasbüscheln am Rande der zur Strasse abfallenden Böschung und in der Nähe von Zaunpfählen. Die Schwärme beim Getreidefeld (das mit seinen hohen Halmen die angrenzende Wiese stark überragte) standen entlang den Rändern oder dann über der Ackerfläche an Stellen, die durch fleckenweisen Windwurf der Halme eine Stufung erhalten hatten.

Abb. 1: Kleiner Tanzschwarm von *H. pellucidula*-Männchen neben dem Wipfel einer Föhre auf Hohenklingen (retouchierte Photographie; die Insekten sind mittels Tusche stärker kontrastiert worden).

Im Wipfelbereich der Waldbäume bilden sich Schwärme seitlich von Baumkronen, meist etwas unterhalb des Wipfels (Abb. 1) oder in der Nähe eines vorstehenden Astes. Bei Windstille wird hauptsächlich auf der Talseite, bei geringer Lichtintensität (am Abend und während der Morgendämmerung) jedoch meist auf der West- bzw Ostseite der Kronen getanzt. Wenn Wind auftritt, was abends meist der Fall ist, wird in der Regel auf der Luvseite der Wipfel getanzt.

Oft bilden sich auch Schwärme zwischen zwei naheliegenden Baumwipfeln. Je nach der Grösse der Schwärme liegen ihre Zentren 30–100 cm vom Rande der Kronenumrisse entfernt. Extrem kleine Schwärme von weniger als 10 Individuen können auch um eine hervorragende Zweigspitze herumkreisen. Grundsätzlich gilt für alle Schwärme, dass sie sich in der Nähe und in Beziehung zu einer optischen Marke zusammenfinden.

Abb. 2: Schwärme von *H. pellucidula* über einer Buchenkrone auf Hohenklingen (wie Abb. 1, retouchiert).

An Tagen mit sehr starker Flugaktivität und Schwarmbildung findet man fast überall Schwärme (Abb. 2). Bei geringerer Flugaktivität werden jedoch die dunkel aus den Buchen und Eschen herausragenden Wipfel von Föhren und Fichten bevorzugt.

In keinem Falle konnte eine Beziehung der Schwärme von *H. pellucidula* zum Wasser festgestellt werden. Die rheinnächsten Schwärme tanzten mindestens 500 m vom Wasser entfernt. Es erstaunt deshalb, wenn WESENBERG-LUND (l.c.) nicht nur berichtet, dass er an einem Sommertag am Fusse des Schlosses Laufen unglaubliche Mengen niedrig über dem Wasser gegen den Strom fliegende *H. pellucidula* gesehen habe, die geradewegs in die schneeweissen, tosenden Wassermassen des Rheinfalls hineingeflogen seien, sondern auch, dass oberhalb des Rheinfalls meterhohe Schwärme der gleichen Art am Ufer entlang gezogen seien. Es ist nachträglich nicht mehr möglich, nachzuprüfen, ob der Autor wirklich Schwärme von *H. pellucidula* beobachtete, oder ob er nicht vielmehr die Art mit *A. cinereus* (s. Einleitung) verwechselte, die, nach meinen Beobachtungen, über dem Wasser, dem Ufer entlang oder dann relativ nahe dem Ufer unter Baumkronen tanzt.

*3.3. Das tageszeitliche Auftreten der Tanzschwärme*

Die Tanzschwärme von *H. pellucidula* bilden sich nur bei relativ gutem Wetter. Bei schlechtem, regnerischem Wetter sitzen die Insekten versteckt im Gras, in Reben, Büschen oder Baumkronen. An diesen Orten verbringen sie auch bei gutem Wetter den grössten Teil des Tages. Ein am Abend des 24. Augusts hereinbrechendes Gewitter bewirkte, dass das Schwärmen schon vor 20 Uhr beendet wurde (Abb. 4).

Meist lassen sich die Männchen von *H. pellucidula* erst ab ca. 16 Uhr durch Erschütterungen von ihren Ruheplätzen aufschrecken. Die abnehmende Lichtintensität am Nachmittag bedingt aber eine sukzessiv zunehmende Bereitschaft zum Flug. Immer häufiger kommt es zu Spontanflug (Abb. 3) und immer leichter lassen sich die Tiere aufschrecken. Dies zeigte sich besonders deutlich entlang einer Strasse mit geringem Verkehr, auf der nachmittags in unregelmässigen Abständen, nur etwa alle Viertelstunden einzelne Autos vorbeifuhren.

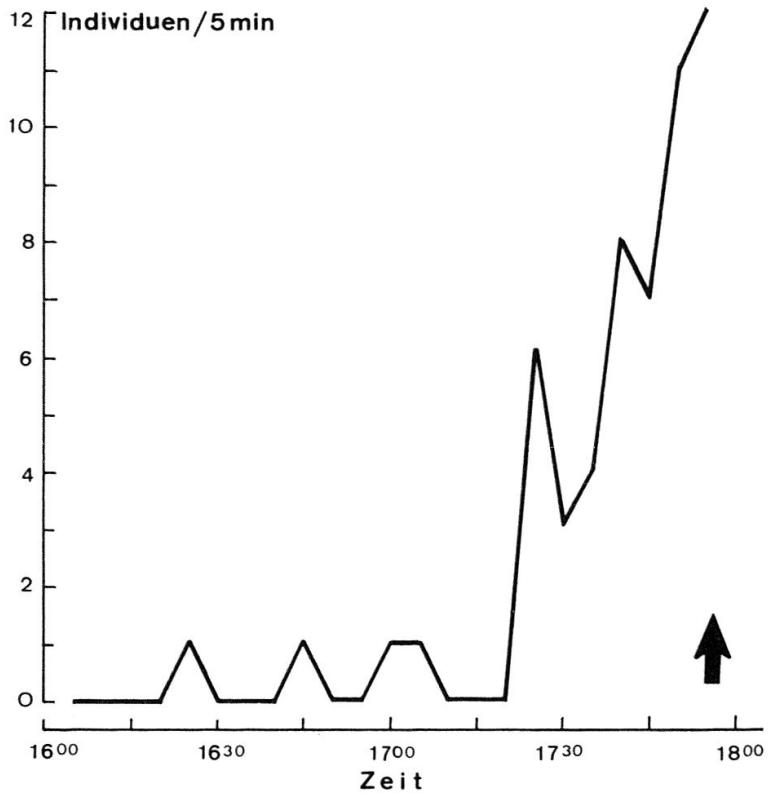


Abb. 3: Spontan fliegende Individuen von *H. pellucidula* je Beobachtungsstrecke und Zeiteinheit (Ordinate) im Verlauf eines Abends (Abszisse) bis zum Auftreten des ersten Tanzschwarmes (Pfeil).

Während an einem Nachmittag von 16.00 bis 16.45 Uhr vorbeifahrende Wagen noch keine Trichopteren von der Strassenböschung aufschreckten, flogen ab 16.45 Uhr bei jedem Wagen zunehmend mehr Insekten hoch. Eine Stunde später wurden ganze Schwärme aufgeschreckt und kurze Zeit später trat der erste Tanzschwarm auf.

Tanzschwärme bilden sich im Hochsommer, wenn die Lichtintensität auf ca. 11 000 Lux, in der zweiten Hälfte des Augusts sogar erst wenn die Lichtintensität auf ca. 2500 Lux abgesunken ist. Mit fortschreitender Verkürzung der

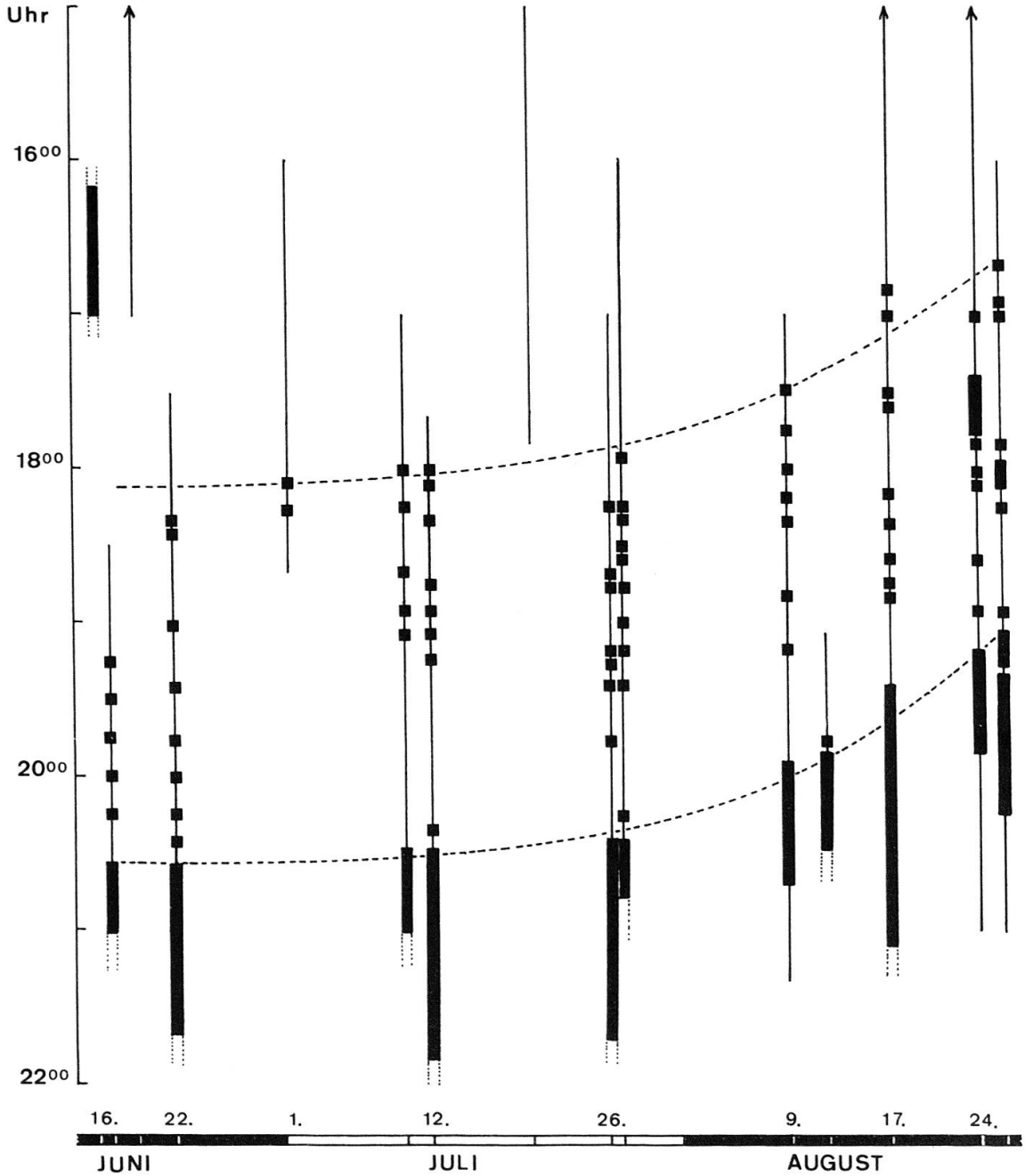


Abb. 4: Tageszeitliches Auftreten (nachmittags und abends) der Tanzschwärme von *H. pellucidula* an 15 Beobachtungstagen bei Stein am Rhein. Die senkrechten Linien repräsentieren die Beobachtungszeiten, Erweiterungen die Schwarmbildungen. Pfeile beim Beobachtungsbeginn zeigen an, dass an jenen Tagen die Beobachtungen schon vor 15 Uhr begonnen haben. Dauerschwärmperioden, die bei Beobachtungsschluss noch nicht beendet waren, sind nach unten punktiert verlängert eingetragen. Die beiden gestrichelten Kurven markieren den ungefähren Beginn der Aktivierungsphase bzw. des Dauerschwärmens.

Tageslänge im Verlaufe des Sommers treten die ersten Schwärme zusehends früher am Abend auf (Abb. 4). Die Schwärme lösen sich aber jeweils nach 1–3 min. wieder auf. Je nach Tag und Witterung bilden sich alle 10–30 min. neue Tanzschwärme, die sich meist auch wieder nach spätestens 3 min. auflösen. Manchmal kommt es bei einer Lichtintensität von ca. 1700 Lux zu einer längeren Ruhepause, worauf dann bei etwa 40 Lux das Dauerschwärmen einsetzt, das

an lauen Hochsommerabenden mindestens 1,5 h dauern dürfte, an kühlen Abenden jedoch schon früher beendet werden kann (z. B. am 9. und am 24.8.1974, an einem windigen Tag mit Bewölkung bzw. nach Beginn eines Gewitterregens). An warmen, klaren Sommerabenden schwärmen die Männchen auch noch, wenn die Dunkelheit so stark ist, dass die Gegenwart der Insekten nur noch mit Hilfe eines Scheinwerfers festgestellt werden kann. Kontrollen um 22.30 Uhr und später an 3 Abenden im Juli zeigten, dass das Schwärmen um diese Zeit aufgehört hatte. Leider wurde nie zwischen 21.45 und 22.30 Uhr beobachtet, so dass die Schwärmdauer im Hochsommer nicht genauer bekannt ist.

In der Morgendämmerung bildet *H. pellucidula* wiederum Dauertanzschwärme, die aber nur etwa 20 min. lang tanzen, beginnend bei einer Lichtintensität von 12,5 Lux bis zur Lichtintensität von etwa 160 Lux. Danach verschwinden die Schwärme, um erst rund 12 h später wieder aufzutreten.

Dauerschwärmen bedeutet nicht, dass ein einzelnes Männchen während einer Stunde oder länger fliege. Effektiv sitzen immer viele Männchen auf nahen Zweigen bzw. im Gras und ruhen sich aus. Nach einiger Zeit gesellen sie sich wieder dem Schwarm zu und andere Individuen ruhen sich aus.

Die Temperatur spielt beim Schwärmen der *H. pellucidula*-Männchen keine auslösende, sondern höchstens eine modifizierende Rolle. Es scheint jedoch, dass relativ rasch abnehmende Temperaturen, während der Phase zwischen der ersten Schwarmbildung und dem Dauerschwärmen, die Frequenz der Schwarmbildung steigern können. Die Ruhephase direkt vor dem Dauerschwärmen ist jedenfalls meistens durch eine gewisse Temperaturkonstanz charakterisiert.

Erstaunlich ist die starke Synchronisation der Schwarmbildung. So treten rings um die Burg Hohenklingen jeweils viele Schwärme innerhalb der gleichen Minute auf. Desgleichen bildeten sich jeweils über eine grosse Wiese verteilt sehr viele Einzelschwärme praktisch gleichzeitig.

### *3.4. Bedeutung der Tanzschwärme*

Die Tanzschwärme dienen der Kopulation. Die Weibchen, deren Ovariolen beim Schlüpfen aus der Puppe nur unreife Eier enthalten, halten sich offenbar an den gleichen Orten auf, wie die Männchen tagsüber. Durch die Tanzschwärme der Männchen werden die Weibchen abends angelockt. Sie fliegen einzeln in die Tanzschwärme hinein. Sowohl Weibchen, deren Ovarien noch lauter unreife Eier, wie auch Weibchen, deren Ovarien über 700 legreife Eier enthalten, werden angelockt und begattet. Die Weibchen können gelegentlich aufgrund ihres unsicher wirkenden, etwas taumelnden Fluges von den Männchen unterschieden werden. Sobald ein Weibchen einen Tanzschwarm erreicht hat, beginnen die Männchen das Weibchen zu umtanzen, wobei die Fluggeschwindigkeit ganz beträchtlich erhöht wird. Eines der Männchen versucht dann, das Weibchen mit den Maxillarpalpen zu fassen. Gelingt dies, so lässt sich das Paar in eine Baumkrone bzw. in die Krautschicht fallen, wo dann die eigentliche Kopulation stattfindet. Verlässt ein Weibchen einen Schwarm ohne dass es von einem Männchen ergriffen werden konnte, fliegen viele Männchen eine Strecke weit hinter ihm her. Der Beobachter hat dann den Eindruck, eine Spitze wachse aus dem Schwarm heraus. Die Männchen fallen aber in den Schwarm zurück, sobald sich das Weibchen eindeutig aus dem Schwarm der Verfolger gelöst hat.

Beide Geschlechter haben charakteristische, für die menschliche Nase leicht wahrnehmbare Düfte: Die Weibchen riechen ähnlich wie Maikäfer, während der Männchenduft eher an Algen und Leder erinnert. Es dürfte sich dabei um geschlechtsspezifische Pheromone handeln.

## 4. DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, dass die Männchen von *H. pellucidula* ausgezeichnete Flieger sind. WESENBERG-LUNDS Charakterisierung des Fluges als Zwischenform zwischen Flug und Taumeln kann höchstens als charakteristisch für Weibchen und Männchen gelten, die während der nachmittäglichen Aktivierungszeit aufgeschreckt werden.

Die tagsüber in der Vegetation ruhenden Insekten werden nachmittags offenbar durch die Abnahme der Lichtintensität aktiviert, wobei Tanzflug und Schwarmbildung der Männchen früh, der Flug der Weibchen in der Regel jedoch erst spät ausgelöst wird. Ausnahmen von dieser Regel treten jedoch auf, z.B. intensives Schwärmen am 16. Juni 1974, mitten am Nachmittag, im hellen Sonnenschein. Der Auslösungsmechanismus für dieses Sonderverhalten konnte nicht ermittelt werden, da es nur einmal beobachtet wurde.

Die repetierte, immer wieder unterbrochene Schwarmbildung am frühen Abend dürfte anfänglich mit der nur schrittweise zunehmenden Flugbereitschaft der Männchen am Nachmittag und dem Fehlen der um diese Zeit noch inaktiven Weibchen zusammenhängen. Die sukzessive Steigerung der Spontanflüge am späten Nachmittag gipfelt schliesslich in der Bildung der ersten Tanzschwärme (s. unten). Damit die Flugaktivität aber über längere Zeit aufrecht erhalten bleibt, bedürfen die Männchen offenbar der repetierten Stimulation durch in die Schwärme fliegende Weibchen. Diese bewirken sofort eine sehr intensive Steigerung der Tanzbewegungen der Männchen. Tritt diese Stimulation nicht innerhalb von 1–3 min. ein, löst sich der Schwarm wieder auf. Je nach dem witterungs- und lichtbedingten Erregungszustand des Zentralnervensystems der Männchen, werden sie nach kürzerer oder längerer Zeit wieder spontan schwärmen. Mit dem Auftreten der ersten Weibchen wird die Schwarmdauer verlängert. Die meisten Weibchen werden aber erst aktiv, wenn die Lichtintensität unter 40 Lux gesunken ist, d.h. wenn die Männchen dauerschwärmen. Verschiedene Beobachtungen sprechen dafür, dass relativ kurz anhaltendes Dauerschwärmen bei niedriger Lichtintensität auch ohne das Dazukommen von Weibchen auftreten kann. Es werden dann aber nur wenige und kleine Schwärme gebildet und ihre Dauer ist stark beschränkt. Langdauerndes intensives Schwärmen während mehr als 1 h bedarf offensichtlich der repetierten Stimulation durch einfliegende Weibchen.

Bezüglich der Synchronisation der Schwarmbildung dürfte den Augen eine besonders grosse Bedeutung zukommen. Wie weit dabei auch Pheromone (s. unten) eine Rolle spielen, ist noch ungewiss. Folgende Hypothese scheint jedoch die beobachtbaren Phänomene am besten zu erfassen: Bei abnehmender Lichtintensität am Abend bzw. beim Übergang zwischen Dunkelheit zu schwachem Licht im Morgengrauen entwickelt sich in den Männchen von *H. pellucidula* eine Tanzstimmung, die zunehmend stärker wird und auf die Triebbefriedigung zustrebt. Die Tiere befinden sich während dieser Zeit in einem Zustand der Appetenz, in dem optische Eindrücke wichtig werden, und der Eindruck eines tanzenden Geschlechtsgenossen als Schlüsselreiz zum Mittanzen

wird, wenn die Tanzstimmung einen gewissen Schwellenwert überschritten hat. Wenn bei fehlendem Schlüsselreiz zum Mittanzen die Tanzstimmung eines Individuums einen gewissen Höhepunkt erreicht hat, erfolgt die spontane Triebbefriedigung, d.h. das Tier beginnt zu tanzen. Diese Spontanaktivität ist aber Auslöser für das Mittanzen der sich in der Nähe aufhaltenden, tanzbereiten Geschlechtsgenossen. Wahrscheinlich löst dabei jedes auffliegende Männchen eine Kettenreaktion aus, so dass es sehr rasch zur Schwarmbildung kommt. Bei der grossen Zahl von Individuen, die sich in einer Wiese oder im Kronenraum des Waldes aufhalten, ist zudem zu erwarten, dass jeweils mehrere Individuen, unabhängig voneinander, praktisch gleichzeitig ihren Stimmungshöhepunkt erreichen und somit spontan zu tanzen beginnen. Dadurch entsteht der Eindruck, dass das Schwärmen durch einen geheimnisvollen Mechanismus synchronisiert werde.

Über die geschlechtsspezifischen Duftstoffe fehlen vorläufig noch zuverlässige Ergebnisse. Das Weibchenpheromon dürfte die erhöhte Tanzaktivität der Männchen stimulieren, wenn ein Weibchen in einen Schwarm hineinfliegt, und möglicherweise auch bei der Kopulation von Bedeutung sein. Beim Männchenduft sprechen vorläufig Indizien dafür, dass er auf Geschlechtsgenossen attraktiv wirkt, d.h. die Schwarmbildung fördert. Daneben könnte er aber auch auf Weibchen attraktiv und sexuell stimulierend wirken. Die Abklärung dieser Fragen bedarf noch umfassender Untersuchungen.

*Verdankungen*

Folgenden Herren aus dem Entomologischen Institut der ETHZ bin ich zu Dank verpflichtet: Herrn Prof. Dr. W. Sauter für die Bestimmung der Trichopterenarten, Herrn Dr. G. von Salis für die freundliche Überlassung der Super-8-Filmkamera und die Mithilfe bei der Filmauswertung und Herrn K. Vaclena für die stroboskopische Bestimmung der Flügelschlagfrequenz. Herzlich danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. W. F. Berg vom Photographischen Institut der ETHZ für die Bestimmung der Lichtintensitätswerte sowie meiner Frau für ihre Mithilfe bei den Feldbeobachtungen in Stein am Rhein.

LITERATURVERZEICHNIS

DEMOLL, R., 1918. *Der Flug der Insekten und der Vögel.* Jena.

DOEHLER, W., 1914. *Beiträge zur Systematik und Biologie der Trichopteren.* Sitz. Ber. natw. Ges. Leipzig. 41: 80–96.

IMMS, A. D., 1951. *A General Textbook of Entomology.* Methuen, London.

MAGNAN, A., 1934. *Le vol des Insectes.* Hermann et Cie, Paris

MEYER-DUER, X., 1884. *Übersichtliche Zusammenstellung aller bis jetzt in der Schweiz einheimisch gefundenen Arten der Phryganiden.* Mitt. schweiz. ent. Ges., 6: 301–333.

WESENBERG-LUND, C., 1943. *Biologie der Süsswasserinsekten.* Verlag Springer, Berlin und Wien.

WIGGLESWORTH, V. B., 1972. *The Principles of Insects Physiology.* Chapman and Hall, London.