

Tageszeitliche Verzahnung der Aktivität verschiedener Organismen

HERMANN REMMERT

II. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Eingegangen am 5. April 1969

Circadian Interdependence of Different Organisms

Summary. Synchrony of diurnal activity patterns seems to have evolved entirely between *groups* of species. No well established case of synchrony is known which involves only *two* species. The interdependence of activity patterns based on diurnal rhythms is a phenomenon well known in autecology, e.g. between flowers and their pollinators, parasites and their hosts, predators and their prey.

At different daytimes there are completely different food chains in one and the same biotope.

The few existing quantitative investigations reveal that

1. strong selective pressure can limit the diurnal activity of a species;
2. the productivity in a biotope may reach a maximum when the daily feeding time of its predators is restricted. This seems to hold, e.g., for the marine plankton.

Zusammenfassung. Eine tageszeitliche Kongruenz der Aktivität zweier Einzelarten als Ausdruck einer einseitigen oder zweiseitigen Abhängigkeit ist nicht erwiesen. Tagesperiodische Verzahnungen scheinen nur zu existieren, wenn wenigstens auf einer Seite des Gefüges eine Artengruppe steht.

Derartige Verzahnungen sind aus dem Bereich der Autökologie in großer Zahl bekannt: Blüten und ihre Bestäuber, Parasiten und ihre Wirte, Räuber und ihre Beute liefern vielfache Beispiele. Im gleichen Lebensraum ergeben sich daher zu verschiedenen Tageszeiten ganz unterschiedliche Nahrungsketten.

Die wenigen quantifizierten Beispiele zeigen, daß

- a) ein starker Selektionsdruck die Aktivität einer Tierart tageszeitlich begrenzen kann;
- b) durch tagesperiodisch festgelegte Freßzeiten der Räuber die Produktion in einem Lebensraum Höchstwerte erreichen kann (marines Plankton).

A. Einleitung

Eine einseitige oder wechselseitige Abhängigkeit zweier Organismen im Tageslauf ist immer wieder beschrieben worden. Die Beispiele sind jedoch überwiegend schlecht belegt. Fast nie ist das Mitwirken einer inneren Uhr erwiesen, auch über die Zeitgeber ist fast nichts bekannt. Zudem ist eine tageszeitliche Verzahnung wohl nie zwischen zwei Einzelarten gegeben, sondern entweder zwischen zwei *Artengruppen* oder einer

Einzelart auf der einen Seite und einer *Artengruppe* auf der anderen Seite des Gefüges. Schließlich ist die Abgrenzung des Themas schwierig: Die Fledermäuse entwickelten die Ultraschallortung in Anpassung an ihre Dunkelaktivität. Die Noctuiden bildeten Tympanalorgane aus als Antwort auf die spezielle Jagdmethode der Fledermäuse. Eine in den Tympanalorganen parasitierende Milbe (*Myrmonyssus phaelenodectes*) entwickelte einen besonderen Befallsmodus, der stets ein Tympanalorgan funktionstüchtig läßt und damit den Schmetterlingen eine weitgehende Sicherheit vor ihren Verfolgern gewährt (TREAT, 1958).

Ähnliche Beispiele würden sich in größerer Zahl beibringen lassen. Doch scheint eine engere Fassung des Themas notwendig.

B. Schwierigkeiten bei der Erforschung

Anstelle eines Tieres müssen zwei Organismen studiert werden. Jede einzelne Aktivitätsform muß für sich registriert, der Blick zum Freiland muß offengehalten werden.

Ein Tier kann zu verschiedener Tageszeit Nahrung suchen, der Fortpflanzung nachgehen oder Verbreitungsflüge unternehmen. Auf jede dieser Aktivitätsformen kann eine andere Organismenart tageszeitlich eingestellt sein. Blüten sind in der Regel darauf angewiesen, daß futter-suchende Insekten zu ihnen kommen. Die Orchideen der Gattung *Ophrys* dagegen benötigten kopulationswillige Männchen von *Gorytes* (KULLENBERG, 1961). Die Wahl der Aktivitätsregistrierung ist daher schwierig. Ködert man Nachtschmetterlinge (Noctuiden), so erhält man ein Maximum der Aktivität unmittelbar nach Sonnenuntergang, welches langsam, aber ziemlich gleichmäßig, in der Nacht ausklingt. Lockt man die gleichen Arten mit hellem Licht an, so erscheinen sie wesentlich später; außerdem erhält man ein zweites Maximum nach Mitternacht. Ein Räuber, der fliegende Noctuiden jagt, kann daher ganz verschiedene Aktivitätsmuster besitzen (MOHRENBURG, 1964; WOHLRAB, 1969).

Kriebelmücken (Simuliidae) fliegen nur tagsüber zum Blutsaugen Beuteobjekte an; sie werden aber regelmäßig nachts an Lichtfallen gefangen (KURECK, 1969). Ein spezifischer Feind kann möglicherweise daueraktiv sein; ein an den Wirten der Simulien jagender Feind jedoch nur lichtaktiv. Eine Verzahnung im Sinne unseres Themas kann auch zwischen einer ruhenden und einer aktiven Art existieren: Wanzen (*Cimex lectularius*) sind beim Blutsaugen auf bei Dunkelheit ruhende Menschen angewiesen.

Tagesperiodische Fänge von Tieren nach der gleichen Methodik ergeben kein Bild der gegenseitigen Abhängigkeiten im Tageslauf. Zwar werden bei Netzfängen im gleichen Gebiet zu verschiedenen Tageszeiten verschiedene Tierarten im Wechsel des Tages erbeutet (MARCHAND, zit.

nach TISCHLER, 1955). Aber diese Methode gibt keinen Hinweis auf gegenseitige Abhängigkeiten. Die tagsüber ruhenden Tiere pflegen sich zum überwiegenden Teil vor ihren optisch orientierten Feinden in Verstecke zurückzuziehen. Tagaktive Insekten ruhen dagegen während der Dunkelheit vielfach an sehr gut sichtbaren Plätzen, an denen jedoch Erschütterungen gut wahrgenommen werden können. So beißen sich viele Hymenopteren an dünnen, schwankenden Pflanzenstempeln fest. Schwebfliegen schlafen an der Spitze von Grashalmen. Hummeln ruhen, indem sie den Kopf in Blüten von Kompositen verbergen. Aus diesem Grunde erhält man bei Netzfängen in der Nacht Hummeln, manche parasitische Hymenopteren und Schwebfliegen (also lichtaktive Formen) in größerer Zahl als tagsüber (LEWIS und TAYLOR). Für unsere Frage können daher höchstens Fänge herangezogen werden, bei denen eine aktive Leistung eines Tieres ausgenutzt wurde. Auch spezifische Biotopeigenschaften können erschwerend wirken. Die Mücke *Phryne* ist lichtaktiv und braucht hohe Feuchtigkeit. Sie erscheint in trockenen Gebieten daher nur ganz kurzfristig morgens und abends an der Nahrung. In feuchten Wäldern und an Regentagen aber ist sie den ganzen Tag über aktiv. Ein Räuber, der speziell auf *Phryne* in trockeneren Gebieten eingestellt ist, braucht nur ein Aktivitätsmaximum am frühen Morgen und eines am späten Abend. Eine Verzahnung läßt sich kaum nachweisen.

C. Ergebnisse

1. Autökologische Aspekte

a) Insekten und Blüten

Eine tageszeitliche Koordination zwischen verschiedenen Organismen ist bei der Blütenökologie ganz klar. Beispiele sind in genügender Zahl bekannt (vgl. z. B. OLBERG, 1951). Ich möchte daher nur eines darstellen. Der Aronstab (*Arum maculatum*) öffnet seine Kesselfallenblüten regelmäßig gegen 14.00 Uhr. Zu dieser Zeit sind die für die Bestäubung zuständigen Schmetterlingsmücken (Psychodidae) aktiv. Sie dringen in die Kesselfallenblüte ein. Von Reusenhaaren werden sie zurückgehalten und bleiben gefangen. Am nächsten Vormittag gegen 10.00 Uhr wird der Pollen ausgeschüttet und überstäubt die Schmetterlingsmücken. Anschließend vertrocknen die Reusenhaare und die Psychodiden können ihr Gefängnis verlassen. Um die gleiche Zeit haben sich andere Aronstäbe geöffnet. Die mit Pollen beladenen Schmetterlingsmücken dringen hier ein, bestäuben und verlassen am nächsten Tag wieder die Blüte. Das Vertrocknen der Reusenhaare erfolgt unabhängig davon, ob eine Bestäubung stattfindet oder nicht. Es erfolgt im Tagesrhythmus ebenso wie das Öffnen der Blüte. Zeitlich ist das Öffnen der Blüte genau auf die Aktivitätszeit der Schmetterlingsmücken eingestellt (STRUCK, 1965).

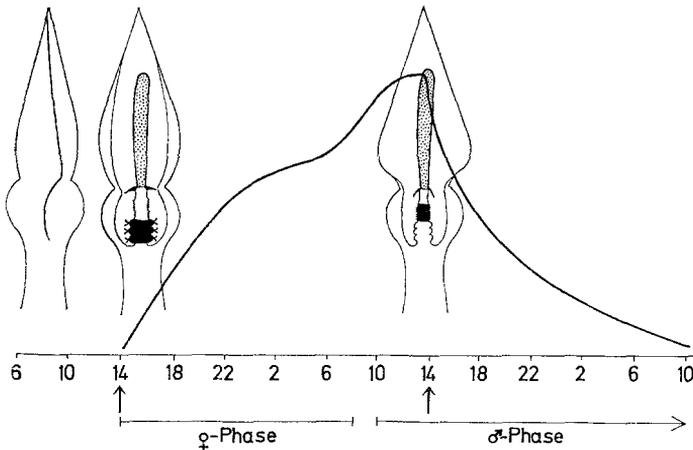


Abb. 1. Bestäubung von *Arum maculatum* durch Psychodidae. Die Pfeile bezeichnen Öffnen der Blüte und Vertrocknen der Reusenhaare. Die durchgezogene Linie deutet die Anzahl der in der Reuse anzutreffenden Schmetterlingsmücken an. Abszisse: Uhrzeit. Nach Daten von STRUCK

Der Aronstab kann in Abwesenheit von Schmetterlingsmücken durch andere Mücken und Käfer bestäubt werden. Selbst die langrüsseligen Schwärmer (Sphingidae) können an ihren Blüten ersetzt werden — etwa durch blütenbesuchende Bremsen (*Tabanida*), die z.T. über einen enorm langen Rüssel verfügen. In Deutschland ist als Beispiel *Pangonius micans* zu nennen. Blütenpflanzen außereuropäischer Herkunft blühen in europäischen Gärten und produzieren Samen. Sie werden bei uns bestäubt. Das gilt selbst dann, wenn in der Natur offenbar eine recht exakt funktionierende AufeinanderEinstellung gegeben ist, wie dieses GESSNER (1960) für den Käfer *Cyclocephala castanea* und die Seerose *Victoria regia* beschrieb. Bei uns in den Gewächshäusern blüht und fruchtet *Victoria regia* normal. Sie muß hier anders als im Amazonasgebiet bestäubt werden. Eine extrem enge Bindung zwischen einer bestäubenden Tierart und einer blühenden Pflanze ist zwischen verschiedenen Ophrys-Arten (Orchideen) und jeweils verschiedenen *Gorytes*männchen (Hymenopteren) gegeben. In diesem Fall gibt es jedoch keine tageszeitliche Koordination. *Ophrys* sendet den sexuellen Duftstoff, der die *Gorytes*männchen anzieht, dauernd aus. Die Blüte kann 14 Tage in voller Pracht stehen. Typische Schwärmerblüten wie *Lilium regale* oder *Lonicera periclymenum* zeigen einen nur ganz geringen Tagesrhythmus (Duftproduktion). Offenbar wird bei einer extrem engen Bindung eine doppelte Sicherung dadurch eingeführt, daß auch ein zu ungewöhnlicher Tageszeit fliegender Bestäuber für die Pflanze ausgenutzt werden kann.

b) Partnerschaften und Symbiosen

Eine Reihe von Tierarten können bestimmte Lebensräume nur aufgrund von Partnerschaften besiedeln, die zudem tageszeitlich aufeinander abgestimmt sein müssen. So sind tagsüber eine Fülle von Fischen des Roten Meeres auf das Vorhandensein von Diademseeigeln angewiesen, zwischen deren Stacheln sie Schutz vor Feinden finden. Nachtsüber scheinen diese Fische keine Feinde zu haben. Sie schlafen im freien Wasser. Tagsüber haschen sie aus dem Schutz der Stacheln des Diademseeigels nach vorbeischwimmender Beute. Diese Diademseeigel leben auch mit Krabben zusammen, mit denen gemeinsam sie tagsüber Verstecke in Spalten, an Steinen zwischen Hafenmolen und dgl. aufsuchen. Hier gibt es für die Krabbe keinerlei Nahrung. Nachts, wenn die Diademseeigel auf Nahrungswanderung gehen, werden sie von den Krabben begleitet, und diese suchen im Schutz der Stacheln ihre Nahrung. Sie können die betreffenden Gebiete nur besiedeln, weil sie tags und nachts vom Diademseeigel geschützt werden und weil der Diademseeigel regelmäßig die Wanderungen unternimmt, die auch den Krebs in Lebensräume führt, in denen er Nahrung findet (MAGNUS, 1964).

c) Parasiten und ihre Wirte

Das Beispiel der Filarien und ihrer Vektoren (Tabelle 1) ist allgemein bekannt. Ein weiteres gelegentlich zitiertes Beispiel sind die Cerkarien des Lungenegels *Paragonismus westermanni*, die nachts, zur Hauptaktivitätszeit ihrer Zwischenwirte (decapode Krabbe), die Schnecke verlassen und dann nach Krebsen suchen. Erfahrungen meiner Arbeitsgruppe mit dem Tagesrhythmus von Krebsen mahnen hier zur Vorsicht (DITTMANN, 1966; EISFELD, 1967; REMMERT in litt.). Die Sporocysten von *Leucochloridium macrostomum* bilden in den Bernsteinschnecken (*Succinea*), in denen sie parasitieren, sehr lange Schläuche aus, welche tagsüber in die Fühler der Schnecke hineingehen und hier charakteristische pumpende Bewegungen ausführen. Die Sporocystenschläuche sind bunt geringelt und bringen den Fühler auf gut das Fünffache seiner

Tabelle 1. *Wuchereria bancrofti*. Beziehungen zwischen Vektoren und Filarien (nach Daten von CLOUDSLEY-THOMPSON)

Vorkommen	Vektor	Aktivität des Vektors	Filarien in peripheren Gefäßen
Philippinen, Fidschi, Samoa	<i>Aedes variegatus</i>	tags	Tag und Nacht
Afrika	<i>Culex fatigans</i>	nachts	nachts
<i>Loa loa</i> , Afrika	<i>Chrysops</i>	tags	tags

normalen Größe. Vögel picken derartige Fühler gern an. Sie stehen unter starkem Druck und entleeren ihren Inhalt, der aus infektiösen Cercarien besteht, in den Schnabel eines pickenden Vogels. Nachtsüber, wenn keine Vögel vorhanden sind, ziehen sich die Schläuche ins Innere der Schnecke zurück (HECKER und THOMAS, 1965).

d) Konkurrenten

Blütenbestäubende, schwere und robuste Fliegen wie etwa *Eristalis* können andere Arten, die weniger kräftig sind, von sehr ertragreichen Blüten weitgehend fernhalten. Nur wenn *Eristalis* ausfällt, treten die unterlegenen Arten auf diesen Blüten auf (KIKUCHI, 1965). Sehr wahrscheinlich sind diese unterlegenen Arten dabei jedoch nicht in ihrem eigentlichen Tagesrhythmus beeinflusst, sie weichen lediglich auf weniger günstige Blüten aus. Noch stärker wird dieser Effekt bei Formen, die gelegentlich (wie *Vespa*) eine kleine Fliege überfallen und fressen. Infolge der synchronen Aktivitätsphase werden hier kleine Arten von besonders reichen Futterquellen ferngehalten.

e) Beutetier und Räuber

Die meisten Räuber finden ihre Beute nur dann, wenn diese sich bewegt, d. h. wenn sie aktiv ist. Nur wenige Sinnesleistungen ermöglichen einem Raubtier die Entdeckung eines ruhenden Beutetieres. Besonders wenn das Beutetier sich in ein Versteck zurückgezogen hat, etwa in eine Höhle, ist es während der Ruhezeit faktisch sicher vor jedem Übergriff. Dementsprechend findet man extrem nächtliche Formen unter Säugetieren (Bilche, Fledermäuse) vor allen Dingen in der Nahrung der nächtlich jagenden Eulen. Von tags jagenden Vögeln werden sie kaum erbeutet. Auf der anderen Seite sind die extrem sonnenhungrigen Reptilien (etwa Eidechsen, Schlangen) in der Hauptsache bei Tagraubvögeln als Beute nachweisbar. Mäusebussarde nehmen regelmäßig solche Reptilien auf. Die Existenz eines Spezialisten (des Schlangennadlers) für diese Tiere ist ein weiterer Hinweis. Von Eulen erwischt nur der Waldkauz regelmäßig Reptilien; er ist von den dargestellten Arten (Schleiereule, Waldohreule und Uhu) die am wenigsten in der Dunkelheit jagende Eule (Tabelle 2). Amphibien und Fische sind tags und nachts gleichermaßen greifbar; so haben sich unter Tagräubern (Fischadler, Seeschwalben) und Nachträubern (Fischeulen und fischende Fledermäuse) entsprechende Spezialisten entwickelt.

Dieses Bild gilt nicht überall. Im Mittelmeergebiet werden Fledermäuse vielfach lange vor Sonnenuntergang rege, sie tauchen regelmäßig in der Beute von Tagraubvögeln auf. Diese können sich, wie eine Beobachtung an einem Sperber in Ägypten lehrte, sehr genau auf solche Bedingungen einstellen (UTTENDÖRFER, 1952).

Tabelle 2. *Extrem dunkelaktive und extrem ichtaktive Tiere als Beute von tags und nachts jagenden Räufern.*
(Nach Zahlen von UTTENDÖRFFER, 1952)

	Schleiereule	Waldkauz	Waldohreule	Uhu	Sperber	Habicht	Baumfalke	Wanderfalke	Mäusebussard
Wirbeltiere	77 600	55 600	60 000	5 500	7 150	9 000	930	6 500	ca. 15 000
Girres	100	125	1	13	1	1	—	—	—
Chiroptera	113	128	14	3	1	—	2	1	—
Reptilia	1 Lacerta	41 (Lacerta, Anguis, Coronella, Natrix	—	—	1 Lacerta	—	1 Lacerta	—	regelmäßig Lacerta, Anguis, Natrix, Coronella, Vipera

Daß tagaktive Räuber ganz andere Sinnesleistungen besitzen als nachtaktive und dementsprechende Leistungen auch bei den Beutetieren auftreten, braucht hier nicht diskutiert zu werden (vgl. für nächtliche Räuber z. B. ROEDER, 1968).

Wesentlich ist die Frage, ob Beutetiere durch eine zeitliche Verlagerung ihrer Aktivitätszeit einem Raubtier ausweichen können. Derartige Fälle sind bei so hoch stehenden Formen wie unseren größeren Säugtieren sicher belegt, die in den Gebieten, wo sie vom Mensch bejagt werden, zur Dunkelaktivität übergegangen sind. Ähnliches wird von dem Palmendieb *Birgus latro*, von der Rennkrabbe *Ocypode* und von dem Landeinsiedler *Coenobita* beschrieben. Auch diese sollen in Gebieten, in denen der Mensch ihnen nachstellt, durchweg dunkelaktiv sein, in anderen aber lichtaktiv. Die an *Coenobita* ermittelten Resultate stützen diese Hypothese nicht, wenn sie auch bisher kein Bild der Aktivitätsverteilung von *Coenobita* in ihrem natürlichen Lebensraum zeichnen (NIGGEMANN, 1968). Das gleiche gilt (vgl. NIGGEMANN, 1968, und LINSE-MAYR, 1968) für *Ocypode*. Auch die Hypothese von RÜPPELL, nach der die Nachtaktivität von landlebenden Amphipoden zur Zahl der jagenden Vögel in Beziehung gebracht werden kann, ist nach den Ergebnissen von TONGIORGI am Mittelmeer nicht ohne weiteres als belegt anzusehen. Hinweise für das Abdrängen mancher Tiere von günstigen Futterplätzen durch Räuber synchroner Aktivität gibt KIKUCHI (vgl. S. 219).

Am Roten Meer geht der Fisch *Istiblennius rivulatus* aus den oberflächlichen Schichten des Wassers zur nächtlichen Ruhe an Land und verbirgt sich in Spalten und Höhlen. Fische, die nicht weit genug ans Land gegangen sind, werden von Tintenfischen, die das Ufer nachts genau abpatrouillieren, mit den Fangarmen ergriffen, ins Wasser gezogen und aufgefressen (MAGNUS, 1965).

Leuchtkäferweibchen bedienen sich bei Nahrungsmangel des Signals einer anderen Leuchtkäferart, locken deren Männchen an und fressen sie. Kopulationswillige Weibchen senden das Signal der eigenen Art und locken so eigene Männchen an (LLOYD, zit. nach PINNER, 1966).

Zwei Beispiele erlauben eine Quantifizierung. Das Mittelmeer wird in jedem Herbst von etwa 600 Millionen Zugvögeln auf dem Weg von Europa nach Afrika überflogen. Diese Zugvögel wandern durchweg nachts. Auf kleinen felsigen Mittelmeerinseln brütet der Eleonorenfalk (*Falco eleonora*) als einziger europäischer Vogel bei kürzer werdenden Photoperioden, nämlich genau um die Zeit des herbstlichen Vogelzuges. Während er außerhalb der Brutzeit weitgehend von Insekten lebt, füttert er seine Jungen mit Zugvögeln. Die Falken schweben in einer Phalanx in der Luft vor den Inseln; ihnen entgeht kaum ein Vogel, der am Tage das Mittelmeer überquert (WALTER, 1968). STRESEMANN (1968) hat berechnet, daß in jedem Herbst etwa 750 000 Zugvögel den Eleonoren-

falken zur Beute fallen. Sie können nur tagsüber jagen. Damit erbeuten sie faktisch jeden im Licht wandernden Zugvogel. Das ist ein starker Selektionsdruck in der Richtung auf nächtliches Wandern.

Wasserinsekten schlüpfen durchweg nach Sonnenuntergang aus der Puppe (REMMERT, 1962). Puppen, die durch einen Wasserkörper an die Wasseroberfläche hindurchgehen, werden tagsüber nahezu vollständig von Fischen gefressen. Die nächtlich aufsteigenden Puppen dagegen erreichen fast ausnahmslos die Wasseroberfläche und können sich zu Imagines verwandeln (FISCHER und ROSIN, 1968, Tabelle 3). Sie können in warmen Gegenden zwar noch von den in der Abenddämmerung aktiven Scherenschnäbeln (*Rynchops*) gefangen werden; aber die Verluste sind in jedem Fall minimal. Tierarten, deren Junge beim Zusammentreffen von den Erwachsenen gefressen werden, haben eine Sonderung nach Jung- und Alttieren wie verschiedene Arten. Jungfischschwärme stehen an ganz anderen Stellen der Fischbänke als Altfischschwärme; sie führen andere tagesperiodische Wanderungen durch als die Altfische. Damit ist ein Begegnen dieser Schwärme faktisch ausgeschlossen. Das ist beispielsweise beim Köhler (*Gadus virens*) der Fall (HEMPEL, 1957).

Tabelle 3. *Chironomus*-Schlüpfen in Anwesenheit von Fischen bei LD-Bedingungen und bei Dauerlicht. (Nach FISCHER und ROSIN, 1968)

	LL	LD
Ohne Fische (Kontrolle)	97	86
Mit Fischen	3	81

2. Synökologische Aspekte

Tags und nachts existieren im gleichen Lebensraum ganz unterschiedliche Nahrungsketten. Verfolgt man den Stoffkreislauf im Ökosystem, so muß man für Tag und für Nacht verschiedene Aspekte berücksichtigen. Diese können sich im gleichen Lebensraum stärker unterscheiden als in benachbarten Lebensräumen zur gleichen Tageszeit.

Die Weidenkätzchen (*Salix*) im Frühjahr werden tagsüber von Bienen (*Apis*), Hummeln (*Bombus*) und vor allen Dingen von Fliegen der Gattung *Egle* besucht, die hier Pollen als Nahrung aufnehmen und die Befruchtung durchführen. Diese Insekten werden gejagt von dem ersten im Frühjahr aus dem Süden zurückkommenden Laubsänger, dem Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*), der gerade z.Zt. der Weideblüten in Weidengebüsch eintrifft. Und um diese Zeit kehrt auch der Sperber (*Accipiter nisus*) zu seinen Nistplätzen zurück. Er tritt als Räuber gegenüber dem Zilpzalp in Erscheinung. Nachts findet man an den gleichen

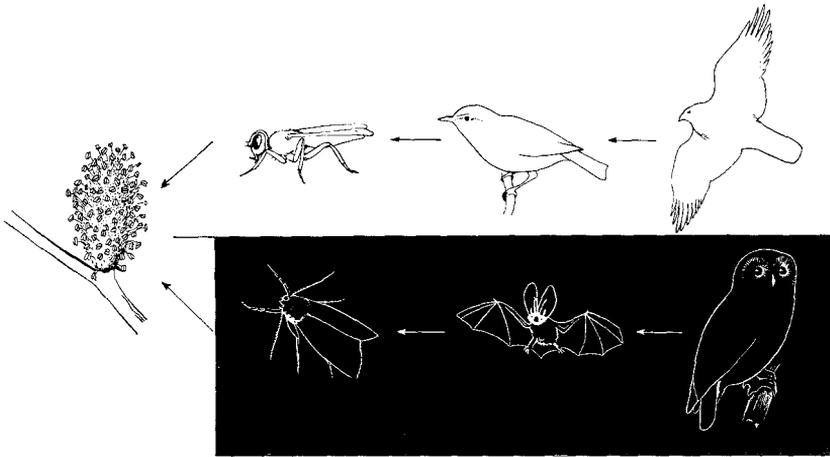


Abb. 2. Tags und nachts unterschiedene Nahrungskette an Weidenblüten (*Salix*).
 Tags: Fliege (*Egla*), Vogel (*Phylloscopus collybita*), Vogel (*Accipiter nisus*); nachts:
 Schmetterling (*Taeniocompa/Monima*), Fledermaus, Vogel (*Strix aluco*)

Blüten eine Fülle von anderen Insekten. Vor allen Dingen Schmetterlinge aus der Familie der Noctuiden, die den Winter als Imagines überdauert haben (sie sind zu Beginn des Winters aus der Puppe geschlüpft) und die nun ihre erste Nahrung aufnehmen, sitzen an den Kätzchen. Hier sieht man regelmäßig auch die ersten Fledermäuse des Jahres jagen. Sie treten als Räuber gegenüber den Noctuiden in Erscheinung; vielfach spielt hier der Waldkauz (*Strix aluco*) eine Spezialistenrolle gegenüber den Fledermäusen. Tags und nachts sind also ganz verschiedene Beziehungsgefüge gegeben.

Quantifizierbare Daten liegen jedoch nicht vor. Ein Beispiel, welches ein wesentliches Licht auf die ungeheure produktionsbiologische Bedeutung wirft, sei zum Schluß kurz dargestellt. Marine Zooplankter halten sich tagsüber in tiefen Wasserschichten auf und wandern nachts an die Oberfläche. Phytoplankter bleiben tagsüber an der Oberfläche, denn nur hier finden sie das für ihre Photosynthese notwendige Licht (LORENZEN, 1963). Sie werden von den räuberischen Zooplanktern nur nachts gefressen — also zu einer Zeit, in der sie lediglich einen Teil der durch die Photosynthese gewonnenen Stoffe veratmen. Eine gründliche Untersuchung mit mathematischer Unterbauung durch MACALLISTER (1968) erwies, daß Primärproduktion und Sekundärproduktion eines Gewässers Höchstwerte erreicht, wenn die Produzenten (in diesem Fall die Planktonalgen) nur nachts gefressen werden. Sie sinkt entscheidend, wenn die gleiche Menge, aber kontinuierlich gefressen wird. Die Produktion wird durch die periodisch auftretenden räuberischen

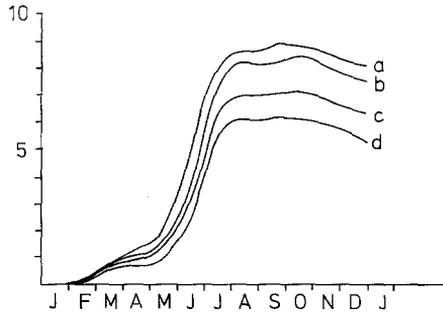


Abb. 3. Totale Sekundärproduktion im Nordpazifik aufgrund von Freilanddaten für die verschiedenen Monate des Jahres berechnet. Angenommen wurde eine Respirationsrate von 6% des Körpergewichts der Zooplankter pro Tag. Ordinate: Produktionshöhe ausgedrückt im Einbau von C/m². Die verschiedenen Kurven gelten unter der Annahme verschiedener Freßzeiten bei gleicher Fraßmenge. *a* Freßzeit erste Nachtstunden, *b* Freßzeit erste Nachthälfte, *c* Freßzeit ganze Nacht, *d* Freßzeit gleichmäßig tags und nachts. Nach MACALLISTER, schematisiert

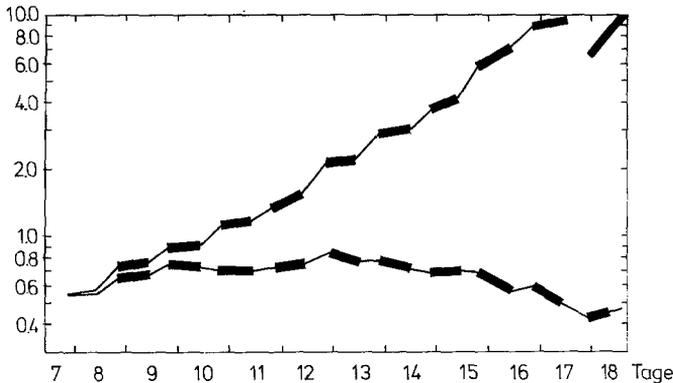


Abb. 4. Effekt konstanten Fressens und nur nächtlichen Fressens (bei gleicher Fraßmenge) auf die Entwicklung einer Phytoplankton-Kultur. Ordinate: Pflanzenzellen pro Volumeinheit; Abszisse: Aufeinanderfolgende Tage. Nächte durch schwarze Balken markiert. Die Kultur mit nur nächtlicher Freßzeit der Räuber nimmt stark zu (obere Kurve), die andere bleibt nahezu konstant.

Nach MACALLISTER, schematisiert

Zooplankter also wesentlich gesteigert. Über ähnliche Phänomene am Land läßt sich bisher nichts sagen. Die wenigen Einzelbeispiele zeigen ein zu heterogenes Bild.

Literatur

- CLOUDSLEY-THOMPSON, C. L.: Rhythmic Activity in Animal Physiology and Behaviour, p. 236. London and New York: Academic Press 1961.
 DITTMANN, F.: Aktivitätsrhythmen bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas*. Staatsexamensarbeit Kiel, 33 + VII, 1966.

- EISFELD, F.: Der Tagesrhythmus des amerikanischen Flußkrebse (*Cambarus affinis*). Realschullehrerarbeit Kiel, 39 S., 1967.
- FISCHER, J., u. S. ROSIN: Einfluß von Licht und Temperatur auf die Schlüpfaktivität von *Chironomus nuditaris*. Str. Rev. Suisse Zool. **75**, 538—549 (1968).
- GESSNER, F.: Die Blütenöffnung der *Victoria regia* in ihrer Beziehung zum Licht. Planta (Berl.) **54**, 453—465 (1960).
- HECKER, U., u. E. THOMAS: Über Sporozystenschläuche von *Leucochloridium macrostomum*. Rud. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1964 Kiel, S. 444—456 (1965).
- HEMPEL, G.: Ökologische Studien zum tagesrhythmischen Verhalten von Meeresfischen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1956 Hamburg, S. 415—421 (1957).
- Diurnal Variations in Catch, Feeding and Swimming Activity of Plaice (*Pleuronectes platessa*). Cons. Permanent Intern. Explor. de la Mer; Rapports et Proc. Verbaux **155** (1964).
- KIKUCHI, T.: Studies on the coaction among insects visiting flowers VII: Diurnal rhythm of the appearance of the subordinate syrphid fly in relation to the presence of the dominant one. Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. IV (Biol.) **31**, 207—215 (1965).
- KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys Pollination. Zool. Bidrag fran Uppsala **34**, 1—340, 51 Pl. (1961).
- KURECK, A.: Tagesrhythmen lappländischer Simuliiden (Diptera). Oecologia (Berl.) **2**, 385—410 (1969).
- LEWIS, T., and E. R. TAYLOR: Introduction to experimental ecology, 401 p. London and New York: Academic Press 1967.
- LINSENMAYR, K. E.: Konstruktion und Signalfunktion der Strandpyramide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk (Decapoda). Z. Tierpsychol. **24**, 403—456 (1967).
- LORENZEN, C. J.: Diurnal Variation in the photosynthetic activity of natural plankton populations. Limnol. and Oceanogr. **8**, 56—62 (1963).
- MAGNUS, D. B. E.: Zum Problem der Partnerschaften mit Diadem-Seeigeln. Verh. dtsh. Zool. Ges. München 1963, S. 404—417 (1964).
- Bewegungsweisen des amphibischen Schleimfisches *Lophalticus kirkii magnusi* KLAUSEWITZ (Pisces, Slariidae) im Biotop. Verh. dtsh. Zool. Ges. Jena 1965, 542—555 (1966).
- MCALLISTER, C. D.: Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. Symposium on marine food chains Århus 23.—26. 7. 1968, MS.
- MOHRENBURG, J.: Der Fang von Nachtschmetterlingen an künstlichem Licht — seine Problematik und wissenschaftliche Bedeutung. Staatsexamensarbeit Kiel, 76 S., 1964.
- NIGGEMANN, R.: Zur Biologie und Ökologie des Landeinsiedlerkrebse *Coenobita scaevola* Forskål am Roten Meer. Oecologia **1**, 236—264 (1968).
- OLBERG, G.: Blüte und Insekt, 104 S. Wittenberg: Neue Brehm-Bücherei 1951.
- PINNER, E.: Täuschungsmanöver der Leuchtkäfer? Naturw. Rundschau **17**, 30, 1966.
- REMMERT, H.: Der Schlüpfrythmus der Insekten, 73 S. Wiesbaden: Steiner 1962.
- ROEDER, K. R.: Neurale Grundlagen des Verhaltens, 283 S. Bern und Stuttgart: Huber 1968.
- RÜPPELL, G.: Tagesrhythmische und langfristige Faunenverschiebungen im marinen Supralitoral. Z. Morph. Ökol. Tiere **60**, 338—375 (1967).
- SCHMIDT, U.: Beiträge zur Biologie des Köhlers (*Gadus virens* L) in den isländischen Gewässern. Ber. dtsh. Komm. Meeresforsch. **14**, 46—82 (1955).
- STRESEMANN, E.: Der Eingriff des Eleonorenfalken in den herbstlichen Vogelzug. J. Orn. (Berl.) **109**, 472—474 (1968).

- STRUCK, S.: Die Insekten in den Kesselfallenblüten des Aronstabes *Arum maculatum*. Staatsexamensarbeit Kiel, 74 S., 1965.
- TISCHLER, W.: Synökologie der Landtiere, 414 S. Stuttgart: Fischer 1955.
- TONGIORGI, P.: Ricerche ecologiche sugli artropodi di una spiaggia sabbiosa del litorale tirrenico I. Redia (Firenze) **48**, 165—177 (1963).
- TREAT, A. E.: A case of peculiar parasitism. Nat. Hist. (N. Y.) **67**, 366—373 (1968).
- UTTENDÖRFER, O.: Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen, 228 S. Stuttgart: Eugen Ulmer 1952.
- WALTER, H.: Zur Abhängigkeit des Eleonorenfalken (*Falco eleonorae*) vom mediterranen Vogelzug J. Orn. (Berl.) **109**, 323—365 (1968).
- WOHLRAB, R.: Untersuchungen von Insekten an gärenden Früchten. Staatsexamensarbeit Kiel, 58 S., 1969.

Prof. Dr. H. REMMERT
II. Zoolog. Inst. der Universität
8520 Erlangen, Bismarckstr. 10