

Beitr. Ent.	Berlin	ISSN 0005-805X
43(1993)1	S.97-113	19.04.1993

Zum Vorkommen der Sepsidae in unterschiedlichen Rasenökosystemen Thüringens

Mit drei Textfiguren und 13 Tabellen

RUDOLF BÄHRMANN¹

Friedrich-Schiller-Universität Jena, Biologische Fakultät, Institut für Ökologie

Zusammenfassung

1. Untersucht wurde die Sepsidenfauna Thüringens unter Berücksichtigung der spatialen und saisonalen Einnischung häufiger Arten in natur- und industriennahen Graslandbiotopen. Insgesamt konnten 20 Arten nachgewiesen werden, 16 in mehr oder weniger feuchten, 12 in den trockeneren Rasenökosystemen.
2. Zu den häufigsten Sepsiden-Arten gehören: *Sepsis fulgens*, *S. cynipsea*, *S. orthocnemis*, *S. violacea* und *Themira annulipes*.
3. Nach der Ermittlung der Nischenüberlappung häufiger Arten im Leutratl bei Jena/Thüringen treten zwei ökologische Arten gruppen auf, die Unterschiede in Nischenvariablen, vor allem den mesoklimatischen Valenzen widerspiegeln dürften, von denen der Bodenfeuchte möglicherweise eine besondere Bedeutung zukommt.
4. Die Untersuchungsergebnisse sprechen ferner für saisonabhängige Migrationen einiger der häufigeren Sepsiden-Arten, wie z.B. *Sepsis fulgens*, *S. orthocnemis* und *S. cynipsea*.

Abstracts

1. Sepsidae were investigated in different naturelike and polluted lawn biotopes of Thuringia including niche data in space and time. 20 species have been caught. 16 species were found in more or less moist and 12 in half dry and dry grassland eco systems.
2. The most numerous species of the investigated ecosystems are *Sepsis fulgens*, *S. cynipsea*, *S. orthocnemis*, *S. violacea* and *Themira annulipes*.
3. Niche overlap of the highest-ranking species in the Leutra valley near Jena/Thuringia has shown that there are two ecological groups of sepsids reflecting probably differences in the niche variables such as mesoclimatic conditions. The moisture of the ground could be a most important one among them.
4. Furthermore the results of the ecological studies give some evidence of seasonal migrations in the more common *Sepsis* species, for instance *S. fulgens*, *S. orthocnemis* and *S. cynipsea*.

¹Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. RUDOLF BÄHRMANN, Institut für Ökologie, Biologische Fakultät, Friedrich-Schiller-Universität, Neugasse 23, D-O 6900 Jena

1. Einleitung und Zielstellung

Die Fliegenfamilie der Sepsidae gehört zu den acalyptraten Dipteren und umfaßt nach bisherigen Kenntnissen weltweit ca. 250 Arten (PONT 1986). Aus der Palaearktis sind 57 Arten bekannt (ZUSKA & PONT 1984), und in Europa sollen nach ZUSKA (1970) mindestens 37 Arten vorkommen. Über die Sepsidenfauna europäischer Länder bzw. einzelner Landesteile liegen mehrere Veröffentlichungen vor. Nach PONT (1986) gibt es auf den Britischen Inseln 27, in Ungarn 26 (SOÓS 1959), in Finnland 24 (HACKMAN 1980), in Litauen 10 (PAKALNIŠKIS 1989) und in der Slowakei 20 Arten (KRIŠTOFIK & ZUSKA 1986). Zur deutschen Fliegenfauna dürften > 20 bis 30 Sepsiden-Arten gehören. RAPP (1942) gibt allein für Thüringen 17 Arten an, KRÖBER (1949) fand im Eppendorfer Moor bei Hamburg 14 Arten. Während der vorliegenden Untersuchungen konnten lediglich im Leutratal bei Jena/Thüringen 17, in Thüringen insgesamt 20 Arten nachgewiesen werden. Nach Hennig (1949) leben die Larven sämtlicher Arten koprophag, auch ist Nekrophagie bekannt, und eine detritophage Entwicklung ist ebenfalls nicht unbekannt (RAPP 1942, BONESS 1960). Die Entwicklungsdauer umfaßt nur einen kurzen Zeitraum. Nach RANDALL et al. (1981) können die Erstlarven im Sommer bereits zwei Tage nach der Eiablage schlüpfen, und die Gesamtentwicklung ist unter günstigen Valenzbedingungen innerhalb von 10 bis 30 Tagen beendet. Angenommen wird, daß in Mitteleuropa pro Jahr zwei oder mehrere Generationen zur Entwicklung gelangen (ZUSKA & PONT 1984). Die Imagines werden häufig auf Dung, dem Entwicklungssubstrat der Larven, aber auch an Baumsaft, auf Blättern und Blüten, oftmals in beträchtlicher Entfernung von Dung oder Aas angetroffen (RANDALL et al. 1981). Nach OLDROYD (1964) gehören die Sepsiden zu den aktiven Fliegern. Auch Massenansammlungen treten auf (HENNIG 1949); gelegentlich wurden Sepsiden-Schwärme beobachtet (PONT 1987). Nach KRIŠTOFIK (1982) und KRIŠTOFIK & ZUSKA (1986) leben einige Sepsiden-Arten synantrop.

Langjährige ökofaunistische Untersuchungen der Dipterenfauna verschiedener Rasenökosysteme Thüringens führten bei der verhältnismäßig großen Ausbeute an Sepsiden zu folgenden Fragestellungen, denen in den vorliegenden Untersuchungen nachgegangen werden soll: Welche Aussagen sind zur räumlichen wie auch zur saisonalen Einnischung dieser acalyptraten Dipteren möglich, was läßt sich zu den Artengruppierungen in unterschiedlichen Rasenökosystemen sagen, welche Befunde gibt es zur Stratenbindung einzelner Arten und welche Ansprüche der Arten an die Biotopqualität kann aus Untersuchungen zur Biotopbindung abgeleitet werden?

2. Zur Charakterisierung der hauptsächlichen Untersuchungsgebiete

Die Dipteren-Fänge, in denen Sepsiden enthalten sind, entstammen 27 verschiedenen Untersuchungsgebieten, die zwischen Harz und Thüringer Wald, insbesondere im Mittleren Saaletal, in der näheren und weiteren Umgebung von Jena liegen. Besonders eingehend und über einen größeren Zeitraum gesammelt wurden naturnahe Rasenbiotope im Leutratal bei Jena und eine Gruppe von Rasenökosystemen in der Nähe eines Düngemittelwerkes bei der Ortschaft Steudnitz im Saaletal 8 km nördlich von Jena.

Das in Ost-West-Richtung ausgedehnte Leutratal, 8 km südlich von Jena, öffnet sich an seinem Ostende ins Saaletal. Die an seinem Südhang gelegenen Probeflächen erstrecken sich von der Talsohle in 200 über NN, der Untersuchungsfläche B, einem *Dauco-Arrhenatheretum*, über mehrere Probeflächen innerhalb eines *Mesobrometums* (Fläche 1, 2/4, A/6, M/8). Hangaufwärts schließt sich ein *Seslerietum* an. In ihm wurden Probeflächen (9/S) unterhalb der 300 über NN gelegenen Hangkante bearbeitet. Im Immissionsgebiet, in unmittelbarer Nähe des Düngemittelwerkes, wurden 6 Probeflächen ausgewählt, die, ähnlich wie die Flächen im Leutratal, hintereinander gelegen eine Katena bilden (Abb. 1). Die Immissionsbelastung steigt von der obersten Fläche 1 hangabwärts zunehmend an. Während die Probeflächen 1 - 3 als Halbtrockenrasen noch eine Vegetation aufweisen, die an den ursprünglichen Pflanzenbewuchs während der Nutzung dieser Flächen als extensive Weidegebiete erinnert, gedeiht auf Fläche 4 ausschließlich *Agropyron repens* und auf Fläche 5 fast nur *Puccinellia*

distans. Probefläche 6, die sich hangabwärts anschließt, ist sogar vollkommen vegetationslos.

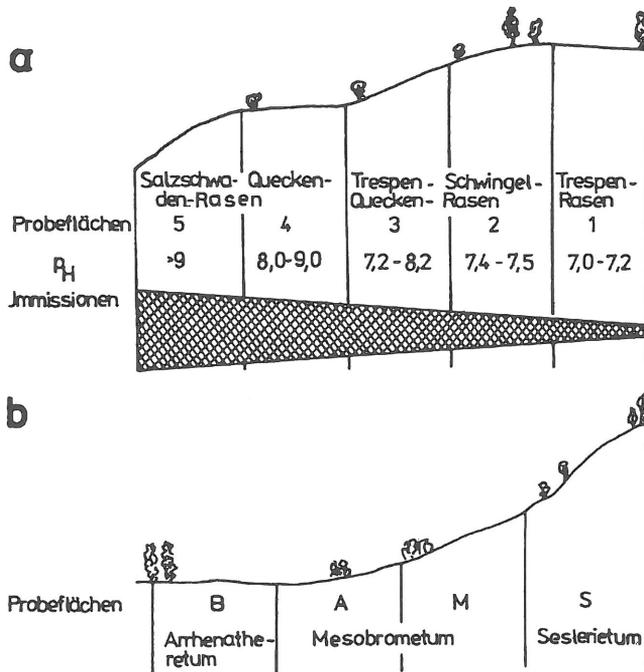


Fig. 1. Profilskizzen der Probeflächen a) im Immissionsgebiet Steudnitz, b) im Leutratal bei Jena. In der zweiten Skizze sind nur die vier 1971-1974 untersuchten Probeflächen wiedergegeben, die später durch weitere Probeflächen ergänzt wurden, um auch die Übergänge zwischen den ursprünglichen Flächen erfassen zu können. Vergl. Text.

Untersucht werden ferner mehrere Blaugrasrasen, u.a. rechtssaalisch am Rande des Stadtgebietes von Jena, am Johannisberg, der sich, an der Saale gelegen, in Nord-Süd-Richtung erstreckt und in einem von den Immissionen des Chemiefaserwerkes Schwarza beeinflussten Hanggebiet am Gleitz bei Rudolstadt, Saaletal, ca. 30 km südlich von Jena. Der nach WSW weisende Prallhang des Gleitz, auf dem sich die untersuchten Blaugrasrasen befinden, ist den schwefelhaltigen Emissionen des Chemiefaserwerkes unmittelbar ausgesetzt.

In den genannten Probeflächengeländen wurden die Dipteren sowohl durch Kescherfänge als auch mit Hilfe von Bodenfallen erbeutet. Bodenfallenfänge stammen weiterhin aus Rasenbiotopen inmitten eines Waldgebietes im Saaletal, südlich von Jena, der Uhlstädter Heide, vorwiegend trockenen Rasenflächen sowie von wechselfeuchten Wiesenstandorten bei Arnstadt/Thüringen, aus dem Apfelstädter Ried. Aus den übrigen Untersuchungsgebieten zwischen Saale im Osten und Werra im Westen, die hier nicht im einzelnen aufgeführt werden sollen, liegen lediglich stichprobenartige Kescherfänge vor.

3. Sammelmethoden und methodische Untersuchungsergebnisse

Die Dipteren wurden in erster Linie auf solchen Rasenflächen erbeutet, die zumindest nicht unmittelbar als Weideflächen dienten oder sich durch Anhäufung organischen Abfalls auszeichneten. Beim

Kescherverfahren handelt es sich um eine standardisierte, halbquantitative Methode (WITSACK 1975). Die Kescherfänge wurden in der Regel zwischen April und November vorgenommen, wobei jeweils auf einer Probefläche 10 x 10 in Achterschleifen ausgeführte Doppelschläge erfolgten (Kescheröffnung: 30 cm, Kescherstiellänge: 50 cm). Auch in der Strauchschicht dreier Untersuchungsgebiete wurde gekeschert, und zwar im Leutratal, im Immissionsgebiet bei Steudnitz und am Gleitz bei Rudolstadt. Ein Fang bestand auch hier aus 10 Doppelschlägen, die von links oben nach rechts unten ausgeführt wurden. Die Schlagamplitude betrug dabei ca. 1,50 m. Bei der Erfassung der Gebüschfauna, die auf den Gehölzen freilich nur oberflächlich abgestreift werden konnte, wurden unterschiedliche Kescherstiellängen ausprobiert. Bewährt hat sich, weil am besten handhabbar, vor allem eine Stiellänge von 50 cm.

Die Kescherfänge wurden in der Regel nur an Strahlungstagen durchgeführt. Für die Bodenfallenfänge kamen Einsatzbodenfallen nach DUNGER (1963) zur Anwendung, und zwar solche aus PVC-Material, einer Höhe von 11 cm und einem Durchmesser von 4,5 cm. Die im Apfelstädter Ried verwendeten Bodenfallen waren ebenfalls 11 cm hoch, aber 5,8 cm breit. Als Tötungsflüssigkeit diente 3-4%iges Formalin. Die Leerungen der Bodenfallen erfolgten vom zeitigen Frühjahr bis zum Spätherbst im allgemeinen zweimal monatlich.

Zum Fang der blütenbesuchenden Dipteren dienten vor allem Exhaustoren, die mit einem Trichter versehen waren, mit dessen Hilfe die gesamte Blüte auf einmal abgesaugt werden konnte (SCHAARSCHMIDT 1974).

Tabelle 1 enthält eine Übersicht über die Gesamtzahlen der in den unterschiedlichen Strata und mit beiden Fangmethoden, dem Kescher und den Bodenfallen, erbeuteten Sepsiden, die jeweils als Prozentzahl der insgesamt gefangenen Diptera Brachycera angegeben werden. Die Zahlen verdeutlichen, daß in Trocken- und Halbtrockenrasen nur verhältnismäßig wenig Sepsiden an der Bodenoberfläche vorhanden sein dürften, da andernfalls mehr Individuen in die Bodenfallen geraten wären. Größer sind die Fangzahlen bei Sepsiden, die mit Bodenfallen in feuchteren Rasenökosystemen erzielt werden, was mit der höheren Individuendichte der Sepsiden auf frischen bzw. feuchten Wiesenstandorten zusammenhängen dürfte.

Tab. 1. Gesamtzahlen der in den unterschiedlichen Strata erbeuteten Sepsiden; n, Individuenzahl; sp, Artenzahl; %, prozentualer Anteil an der Gesamtfliegenfauna.

	n	sp	%
1) Bodenoberfläche in ± feuchten Rasenbiotopen	88	5	2,3
Trocken- u. Halbtrockenrasen	119	9	1,0
2) Krautschicht in ± feuchten Rasenbiotopen	1699	16	4,7
Trocken- u. Halbtrockenrasen	4511	12	5,1
3) Strauchschicht in den naturnahen Biotopen des Leutratales	182	9	3,0

4. Der Anteil der Sepsidae an der Fliegenfauna in den untersuchten Rasenökosystemen

Die Kescherergebnisse im naturnahen Leutratal und im Immissionsgebiet bei Steudnitz zeigen, daß Sepsiden in unterschiedlichen Rasenbiotopen stets mit verhältnismäßig hohen Individuenzahlen auftreten. In den Probeflächen des Leutratales wurden von 1971 bis 1978 2146 Sepsiden-Individuen durch Kescherfänge erbeutet. Damit nimmt die Familie der Sepsidae mit 6,1 % aller gefangenen Fliegenindividuen nach den Chloropidae, den Empididae incl. Hybotidae, den Sphaeroceridae und Drosophilidae die 5. Position in der Rangfolge der Fliegenfamilien ein. Mit 6,6 % liegt der Anteil in der Krautschicht sogar noch etwas höher. Hier ließen sich 13 Sepsiden-Arten nachweisen. Die in der Strauchschicht des Leutratales erbeuteten 200 Sepsiden-Individuen machen mit 8 Arten 3,4 % der gesicherten Fliegenfauna der Gehölze aus (BÄHRMANN 1984).

In den durch Immissionen belasteten Rasenbiotopen des Saaletales bei Steudnitz sind die Sepsiden trotz ihrer ranghohen Position nur mit 1,8 % der Gesamtfliegenzahl vertreten, die sich auf 8 Arten verteilen.

Tab. 2. Prozentuale Anteile der Sepsiden-Individuen an der Gesamtzahl der durch Kescherfänge erbeuteten Diptera Brachycera sowie die auf den einzelnen Probeflächen des naturnahen Leutratal-Transsectes und auf den Probeflächen des Immissionsgebietes bei Steudnitz im Saaletal nachgewiesenen Artenzahlen (sp).

	Probeflächen im												
	naturnahen Leutratal							Immissionsgebiet					
	B	1	2/4	A/5/6	M/7/8	9/S	Σ n	5	4	3	2	1	Σ n
Indiv. - %	9,3	3,3	2,5	4,5	10,9	10,8	2466	0,9	3,0	12,8	10,1	13,4	642
sp	13	7	4	9	7	5		2	5	5	5	5	

Tab. 3. Prozentualer Anteil der Sepsiden an der gesamten Fliegenfauna in drei Blaugrassrasen-Biotopen; L naturnahes Leutratal; J naturnahe Rasen am Johannisberg, Jena; G industriennahe Rasen am Gleitz bei Schwarzra im Saaletal; n Individuenzahl; sp Artenzahl.

	L	J	G
Indiv. - %	18,1	14,7	4,0
n	1635	447	238
sp	7	5	7

Vergleicht man die prozentualen Häufigkeiten der Sepsiden in den einzelnen Probeflächen, ergibt sich folgendes Bild: In der naturnahen Katena des Leutratales finden sich die höchsten Arten- und Individuenzahlen in Bachnähe, am unteren Katenaende, innerhalb der Probefläche B. Am niedrigsten sind die Artenzahlen interessanterweise in den nahezu gehölzfreien Untersuchungsflächen 1 und 2/4, zwischen den Katenagliedern B und A, ferner am Steilhang in den Blaugrassrasenflächen 9/S. Die prozentuale Individuenverteilung läßt neben einer Häufung am unteren feuchten Katenaende eine weitere im oberen, mit Gehölzen durchsetzten Katenaabereich, dem Mesobrometum, erkennen (Tab. 2). Die Artenverteilung in den Halbtrockenrasenflächen des Immissionsgebietes bei Steudnitz ist mit Ausnahme des stark belasteten unteren Katenaendes, dem *Puccinellia*-Rasen, Fläche 5, relativ ausgeglichen.

Das gleiche trifft für die Individuenverteilung in den Probeflächen 1 - 3 zu. Größer ist die Zahl der gekescherten Sepsiden in der Untersuchungsfläche 4, dem dichten *Agropyron*-Rasen, wenn man die Fangzahl mit derjenigen im ebenfalls stark belasteten *Puccinellia*-Rasens vergleicht. Der geringe prozentuale Anteil der Sepsiden in der Probefläche 5 hängt mit dem hohen Individuenaufkommen einiger Tethiniden- und Chloropiden-Arten im immissionsbelasteten *Puccinellia*-Rasen zusammen (BÄHRMANN, 1988, BÄHRMANN & WEIPERT 1989).

Daß der Anteil der Sepsiden an der Gesamtfliegenfauna der Blaugrassrasen des Saaletales in diesen Ökosystemen keineswegs einheitlich, sondern durch Unterschiede gekennzeichnet ist, zeigt ein Vergleich in Tabelle 3. Während die Prozentanteile der Sepsiden in zwei voneinander verschiedenen Blaugrassrasen des Muschelkalkgebietes um Jena recht ähnlich sind, liegen für das Immissionsgebiet am Gleitz unter dem Einfluß der schwefelhaltigen Abprodukte des Chemiefaserwerkes Schwarzra deutlich geringere Prozentzahlen vor. Dieses Ergebnis entspricht demjenigen im Immissionsgebiet Steudnitz, wo die Individuenanteile der Sepsiden, verglichen mit denen in den naturnahen Halbtrocken- und Trockenrasen, ebenfalls gering bleiben.

5. Die Artenzusammensetzung

Die Tabellen 4 und 5 geben die Rangfolge der Arten wieder, die in verschiedenen Biotopen und mit unterschiedlichen Fangmethoden erbeutet werden konnten. Hier zeigt sich, daß *Sepsis fulgens* in allen Proben den ersten Rang in der Häufigkeitsfolge der Arten einnimmt. In den mehr oder weniger feuchten Rasenökosystemen folgt *Themira annulipes*, auf trockeneren Rasenflächen *Sepsis cynipsea*, danach in mehreren Proben *S. orthocnemis* und *S. violacea*. *Sepsis punctum* ist nur in feuchten Rasenökosystemen und auf Frischwiesen mit > 2 % der Gesamtindividuenzahl brachycerer Dipteren vorhanden, in trockeneren Rasenbiotopen liegt der Anteil von *S. punctum* immer unter 2 %. Die Kescherfänge an den Gehölzen haben ergeben, daß *Sepsis fulgens* nicht nur in der Krautschicht, sondern auch auf Bäumen und Sträuchern stets mit der größten Individuenzahl auftritt. *S. cynipsea* wird vor allem auf den Gehölzen im Bereich der Trocken- und Halbtrockenrasen angetroffen. Das gleiche trifft auch auf *S. violacea* zu (Tab. 6).

Einen weiteren interessanten Hinweis auf die Biotopbindung der Arten gibt das Ergebnis der Bodenfallenfänge (Tab. 7). Wiederum steht *Sepsis fulgens* überall an erster Stelle in der Rangfolge der Arten. Im Immissionsgebiet Steudnitz spielen andere Sepsiden-Arten bei der Zusammensetzung der Sepsidenfauna neben *S. fulgens* nur eine untergeordnete Rolle, was auch in den Kescherfängen zum Ausdruck kommt. Bemerkenswert ist, daß *S. fulgens* im Immissionsgebiet Steudnitz selbst in der vollständig vegetationsfreien Fläche 6 unterhalb des *Puccinellia*-Rasens (Probefläche 5) mit Bodenfallen gefangen werden konnte. Auch in den Bodenfallen auf den wechselfeuchten Wiesenstandorten im Apfelstädter Ried bei Arnstadt ist *Sepsis fulgens* im Vergleich zu den übrigen Sepsiden-Arten mit einem Individuenanteil von > 50 % vertreten. An zweiter Stelle folgt hier die hygrophile *Themira annulipes*, die auch im Leutratal eine deutliche Präferenz für relativ feuchte Rasenbiotope erkennen läßt (Abb. 2).

Ein anderes Bild bietet die Rangfolge der Arten, die beim Blütenbesuch beobachtet worden sind. 1973/1974 wurden im Halbtrocken- und Trockenrasenbereich des Leutratales die Blüten 13 verschiedener Pflanzenarten auf Dipteren-Beflug untersucht (Tab. 8). Von den Sepsiden wurden allerdings lediglich die Blüten von *Cornus mas* und *Prunus spinosa*, also Frühjahrsblüher, befliegen. Im weiteren Jahresverlauf konnte ein Blütenbeflug dieser Dipteren nicht mehr beobachtet werden, obwohl KRATOCHWIL (1983) die Sepsiden als eine derjenigen Fliegenfamilien bezeichnet, die verdienen, als Blütenbesucher besonders hervorgehoben zu werden. Auch BONESS (1953) zählt die Sepsiden zu den Zweiflüglergruppen, die beim Blütenbesuch eine Rolle spielen. Möglicherweise bestehen biotopabhängige Unterschiede in der Lebensweise und damit auch im Blütenbesuch der Sepsiden-Imagines.

Tab. 4. Übersicht über die Rangfolge der in unterschiedlichen Strata und bei unterschiedlicher Fangmethodik erbeuteten Sepsiden-Arten. Berücksichtigung finden nur Arten mit $\geq 0,5\%$ des jeweiligen Gesamtfanges; n, Individuenzahl

an Gehölzen n = 249	K escherf ä n g e			an Blüten erbeutete Sepsiden n = 237
	in der Krautschicht n = 6210	Bodenfallenfänge n = 209	%	
1) <i>S. fulgens</i>	61,4	<i>S. fulgens</i>	50,8	<i>S. fulgens</i>
2) <i>S. cynipsea</i>	21,3	<i>S. cynipsea</i>	24,6	<i>S. punctum</i>
3) <i>S. violacea</i>	9,2	<i>S. orthocnemis</i>	10,4	<i>S. cynipsea</i>
4) <i>S. orthocnemis</i>	4,8	<i>S. violacea</i>	6,0	<i>S. violacea</i>
5) <i>S. punctum</i>	1,2	<i>T. annulipes</i>	5,1	<i>T. putris</i>
6) <i>N. nitidula</i>	0,8	<i>S. punctum</i>	1,0	
7)		<i>S. violacea</i>	0,7	
8)		<i>S. duplicata</i>		
9)				

Tab. 5. Gegenüberstellung der Sepsidenfauna von den mehr oder weniger feuchten Rasenbiotopen und Trocken- bzw. Halbtrockenrasen ($n \geq 0,5\%$); n, Individuenzahl; die mit einem * versehenen Prozentzahlen beziehen sich auf den jeweiligen Gesamtfang der Diptera Brachycera.

K escherf ä n g e n = 1699 4,7 %*	mehr oder weniger feuchte Rasenbiotope		Halbtrocken- bzw. Trockenrasen	
	Bodenfallenfänge n = 88 2,3 %*	%	Kescherfänge n = 4511 5,1 %*	Bodenfallenfänge n = 121 1,0 %*
1) <i>S. fulgens</i>	61,0	<i>S. fulgens</i>	60,2	<i>S. fulgens</i>
2) <i>T. annulipes</i>	18,5	<i>T. annulipes</i>	34,1	<i>S. cynipsea</i>
3) <i>S. cynipsea</i>	7,1	<i>S. orthocnemis</i>	2,3	<i>S. orthocnemis</i>
4) <i>S. violacea</i>	4,1	<i>S. punctum</i>	2,3	<i>S. violacea</i>
5) <i>S. orthocnemis</i>	2,5	<i>S. cynipsea</i>	1,1	<i>S. duplicata</i>
6) <i>S. punctum</i>	2,3			<i>S. punctum</i>
7) <i>T. leachi</i>	1,2			<i>S. annulipes</i>
8) <i>T. putris</i>	0,9			<i>T. putris</i>
9) <i>N. nitidula</i>	0,9			<i>T. nigricornis</i>

Tab. 6. Die an den Gehölzen gekescherten Sepsiden-Arten im naturnahen Leutral und im Immissionsgebiet bei Steudnitz (Saaletal)

	B	A	M	S (Leutral)	Steudnitz
1) <i>S. fulgens</i>	36	15	46	20	32
2) <i>S. cynipsea</i>	2	1	13	17	3
3) <i>S. violacea</i>		2	8	13	
4) <i>S. orthocnemis</i>		1	1		2
5) <i>S. punctum</i>			1	1	
6) <i>N. nitidula</i>	2	1			
7) <i>T. nigricornis</i>			1		
8) <i>T. leachi</i>	1				
9) <i>N. speiseri</i>	1				

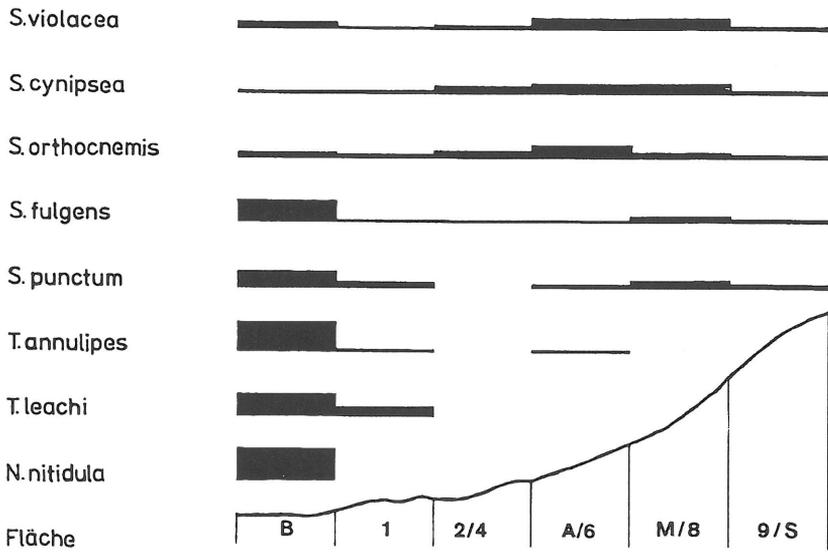


Fig. 2. Darstellung der Repräsentanzunterschiede bei den häufigeren Sepsiden-Arten im Untersuchungsgebiet des Leutralales bei Jena.

Tab. 7. Die an der Bodenoberfläche mit Bodenfallen erbeuteten Sepsiden-Arten in mehreren Sammelgebieten. Vergleiche auch Seite 101

	Leutratal				Stuednitz					Apfel- städter Ried	Uhl- städter Heide	Joh. Berg/ Jena	
	B	A	M	S	6	5	4	3	2				1
1) <i>S. fulgens</i>	2	1			18	8	12	19	5	33	51	9	1
2) <i>T. annulipes</i>	2						1				28		
3) <i>S. cynipsea</i>						1		3			1		
4) <i>S. orthocnemis</i>					1				1	1	2		
5) <i>S. punctum</i>	2		1									1	
6) <i>S. violacea</i>													
7) <i>S. duplicata</i>										1			
8) <i>T. nigricornis</i>	1												
9) <i>T. putris</i>	1												

Tab. 8. Die auf Blütenbesuch durch Dipteren untersuchten Pflanzenarten im Leutratal und die dabei beobachteten Sepsiden-Arten, nach SCHAARSCHMIDT (1974)

	<i>S. fulgens</i>	<i>S. punctum</i>	<i>S. cynipsea</i>	<i>S. violacea</i>	<i>T. putris</i>
<i>Cornus mas</i>	66	65	62	28	9
<i>Primula veris</i>					
<i>Prunus spinosa</i>	6		1		
<i>Euphorbia cyparissias</i>					
<i>Viburnum lantana</i>					
<i>Crataegus monogyna</i>					
<i>Hippocrepis comosa</i>					
<i>Leucanthemum vulgare</i>					
<i>Inula hirta</i>					
<i>Anthericum ramosum</i>					
<i>Bupleurum falcatum</i>					
<i>Centaurea scabiosa</i>					
<i>Centaurea jacea</i>					

6. Zur Biotopüberlappung der einzelnen Arten

Die Untersuchungsergebnisse über die Artenzusammensetzung in den Probeflächenbereichen legen die Vermutung nahe, daß sich die Biotope der dominanten Arten in beträchtlichem Umfang überlappen. Entsprechende Berechnungen der Biotopüberlappung nach COLWELL & FUTUYMA (1971) liefern dafür auch die zu erwartenden Hinweise (Tab. 9). Wie nach bisherigen Beobachtungen angenommen werden konnte, ist die Biotopüberlappung von *Sepsis fulgens* und *S. cynipsea* besonders groß, wenn man Halbtrockenrasen- und Trockenrasen miteinander vergleicht. Anders liegen die Verhältnisse bei einem Vergleich sämtlicher Katenflächen im Leutratal, zu denen ja außer den Trocken- und Halbtrockenrasen auch feuchtere Rasenbiotope gehören (Tab. 9c). Bleibt die eurytopen *Sepsis fulgens* unberücksichtigt, lassen sich im Leutratal zwei Artengruppen voneinander trennen. Ein hoher Grad der Biotopüberlappung liegt einerseits für die Arten *Themira annulipes*, *T. leachi*, *Sepsis punctum*, *Nemopoda nitidula* im feuchten Katenabereich und andererseits für die offensichtlich weniger

feuchteliebenden Arten *Sepsis orthocnemis*, *S. violacea* und *S. cynipsea* vor (gestrichelte Umrandung der Werte für die Biotopüberlappung). Gleichzeitig kommen die geringen Biotopüberlappungen beim Vergleich der beiden Artengruppen *T. annulipes*, *T. leachi*, *N. nitidula* sowie *S. violacea*, *S. orthocnemis* und *S. cynipsea* deutlich zum Ausdruck (ausgezogene Umrandung der Werte für die Biotopüberlappung in Tabelle 9c). Auch in Abbildung 2 werden die Differenzen in der Biotopüberlappung der genannten Arten deutlich.

Tab. 9. Biotopüberlappung häufiger Sepsiden-Arten nach COLWELL & FUTUYAMA (1971); Formel für die Biotopüberlappung: $C_{ij} = 1 - 1/2 \sum_j (p_{ij} - p_{nj})$. Dabei bedeuten p_i und p_n den für die jeweilige räumliche Überlappung gegebenen Biotopstatus der Art j ; a) im Immissionsgebiet Steudnitz, nach den Kescheruntersuchungen von 1978 - 1982; b) in den naturnahen Trocken- und Halbrockenrasen des Leutratales nach Kescherfängen von 1971 - 1979; c) im gesamten Transect des Leutratales nach den Kescherfängen von 1971 - 1974. Weitere Erläuterungen im Text.

	<i>fulg</i>	<i>orth</i>	<i>cyn</i>	<i>viol</i>	n
a) <i>S. fulgens</i>	-				569
<i>S. orthocnemis</i>	0,627	-			19
<i>S. cynipsea</i>	0,707	0,628	-		27
<i>S. violacea</i>	0,388	0,463	0,422	-	10

	<i>fulg</i>	<i>orth</i>	<i>cyn</i>	n
b) <i>S. fulgens</i>	-			242
<i>S. orthocnemis</i>	0,614	-		222
<i>S. cynipsea</i>	0,867	0,675	-	177

	<i>fulg</i>	<i>viol</i>	<i>orth</i>	<i>cyn</i>	<i>punct</i>	<i>annul</i>	<i>leachi</i>	n
c) <i>S. fulgens</i>	-							669
<i>S. violacea</i>	0,510	-						288
<i>S. orthocnemis</i>	0,399	0,731	-					87
<i>S. cynipsea</i>	0,354	0,778	0,772	-				424
<i>S. punctum</i>	0,756	0,554	0,447	0,416	-			44
<i>T. annulipes</i>	0,747	0,272	0,166	0,101	0,540	-		278
<i>T. leachi</i>	0,745	0,205	0,229	0,120	0,659	0,738	-	17
<i>N. nitidula</i>	0,707	0,191	0,126	0,061	0,500	0,960	0,706	12

7. Die saisonale Einnischung der Arten

Faßt man die jahreszeitliche Verteilung aller Sepsiden-Individuen, unabhängig von der Artzugehörigkeit zusammen, zeigt sich im Leutratal in mehreren aufeinanderfolgenden Untersuchungszeiträumen, daß die Gesamtindividuenzahl der Sepsiden die 3 %-Grenze in keiner der Probeflächen vor Juni überschreitet. Erst im Verlauf dieses Monats erfolgt eine merkliche Zunahme der relativen Abundanz, und zwar zunächst nur im feuchten Bereich der Probeflächenkatena. Auch im Juli geht der Prozentanteil

der Sepsiden an der Gesamtindividuenzahl aller Fliegen im oberen Katenabereich in der Regel noch nicht über die 3 %-Grenze hinaus. Erst im August sind die Sepsiden 1971 - 1974 im Mesobrometum und 1983 - 1985 im Seslerietum mit höheren Individuenanteilen vorhanden, die sich hier im September auch noch weiter erhöhen (Tab. 10). Umgekehrt gehen die Individuenzahlen im Herbst in den feuchteren Rasenbiotopen prozentual dann schon zurück, wenn im oberen Katenaflügel noch eine Zunahme zu beobachten ist. Besonders deutlich wird das bei einem Vergleich der Repräsentanz - prozentualer Anteil der Sepsiden in den einzelnen Probeflächen bezogen auf die Zahl der Sepsiden in der gesamten Katena (MÜLLER et al. 1978) -, die in Tabelle 11 zur Darstellung kommt. Hier sind außer den Prozentsätzen auch die realen Zahlen mit angegeben, deren Kenntnis die Abundanzschwankungen widerspiegelt, die in größeren Zeitabständen, wie den beiden Untersuchungsperioden, deutlich werden. Unabhängig von diesen Dichteunterschieden steigen aber in beiden Untersuchungsperioden jeweils im Herbst die Repräsentanzwerte der Sepsiden in den Probeflächen M bzw. M und S über 50 % an und gehen um diese Zeit im unteren Katenabereich entsprechend zurück, so daß die saisonalen Repräsentanzunterschiede offensichtlich unabhängig von Abundanzschwankungen verlaufen.

Tab. 10. Saisonale Verteilung der Sepsiden-Individuen über die Probeflächen im Leutratl in Prozent; a, 1971 - 1974; b, 1983 - 1985 (nach den Kescherfangergebnissen).

a)

	M	A	M	J	J	A	S	O	N
B	0,1	0,08	2,2	15,7	7,6	19,1	24,0	0,6	0,3
A				0,08	1,2	3,7	3,4	1,2	0,3
M	0,08	0,2	0,08	0,5	1,0	7,3	2,5	3,9	1,5
S				0,1	0,2		1,0	1,0	0,5
n	3	4	29	209	125	378	389	84	33 (Σ1254)

b)

	A	M	J	J	A	S	O	N
A	0,1	0,1	2,0	0,9	3,5	3,5	1,7	2,1
M		0,3	0,9	0,6	0,8	8,8	3,5	10,6
S		1,7	1,4	0,4	3,0	13,7	34,3	6,1
n	1	14	28	13	48	171	260	124 (Σ 659)

Nach KRIŠTOFIK & ZUSKA (1986) treten viele Sepsiden-Arten über längere Zeit, vom April/Mai bis zum Oktober auf, was auch für die in den Rasenökosystemen Thüringens untersuchten Sepsiden-Arten zutrifft. Im Verlauf des Sommerhalbjahres gibt es bei den einzelnen Arten allerdings erhebliche Dichteunterschiede (Abb. 3). So gehört *Themira annulipes* am unteren, feuchten Katenaflügel im Leutratl beispielsweise zu denjenigen Arten, die einen deutlichen Abundanzgipfel im Juni aufweisen und dadurch den Sommeraspekt der Zweiflügler in dieser Probefläche mitbestimmen (BÄHRMANN 1984). Die auf ihre saisonale Einnischung untersuchten *Sepsis*-Arten hingegen treten erst im Spätsommer bzw. im Herbst durch größere Individuendichten stärker in Erscheinung. Daß sich diese Tatsache allerdings nicht ohne weiteres auf andere Rasenökosysteme übertragen, d.h., verallgemeinern läßt, zeigen die saisonalen Untersuchungsergebnisse bei *Sepsis fulgens* im Immissionsgebiet Steudnitz (Abb. 3). Hier ergibt sich für diese *Sepsis*-Art auch schon im Hochsommer ein Abundanzgipfel. Offen bleibt zunächst noch die Frage nach der Zahl der Generationen pro Jahr. Aus den Ergebnissen zur saisonalen Verteilung der dominanten Arten, deren Individuendichten einigermaßen auswertbare Verteilungsmuster liefern, sind dennoch keine Rückschlüsse auf die Zahl der Generationen pro Jahr möglich, weil die einzelnen Generationen wahrscheinlich, zum Teil zumindest, ineinander übergehen.

Tab. 11. Repräsentanz der Sepsiden in den einzelnen Probestellen in den einzelnen Probestellen des naturmahen Leutrales und den aufeinanderfolgenden Monaten zweier Untersuchungsperioden; a) 1971 - 1974; b) 1983 - 1985; n, Individuenzahl; vergl. Text.

Probe- flächen	M n	A n	M n	%	J n	%	J n	%	J n	%	A n	%	S n	%	O n	%	N n
B	2	1	28	96,5	95,7	200	76,0	95	63,5	240	77,4	301	9,5	8	12,1	4	
A					0,5	1	12,0	15	12,4	47	11,0	43	17,9	15	12,1	4	
M	1	3	1	3,5	2,9	6	9,6	12	24,1	91	8,2	32	58,3	49	57,6	19	
S					1,0	2	2,4	3			3,3	13	14,31	12	18,2	6	
Summen (n)	3	4	29			209		125		378		389		84		33	

Probe- flächen	A n	M n	%	J n	%	J n	%	A n	%	S n	%	O n	%	N n
A	1	1	46,4	13	47,9	5	13,4	23	4,2	23	11,3	11	11,3	14
M		2	21,4	6	10,4	4	33,9	5	8,8	58	56,4	23	56,4	70
S		11	32,1	9	41,7	4	52,6	20	86,9	90	32,2	226	32,2	40
Summe n (n)	1	14		28		13	48		171		260		124	

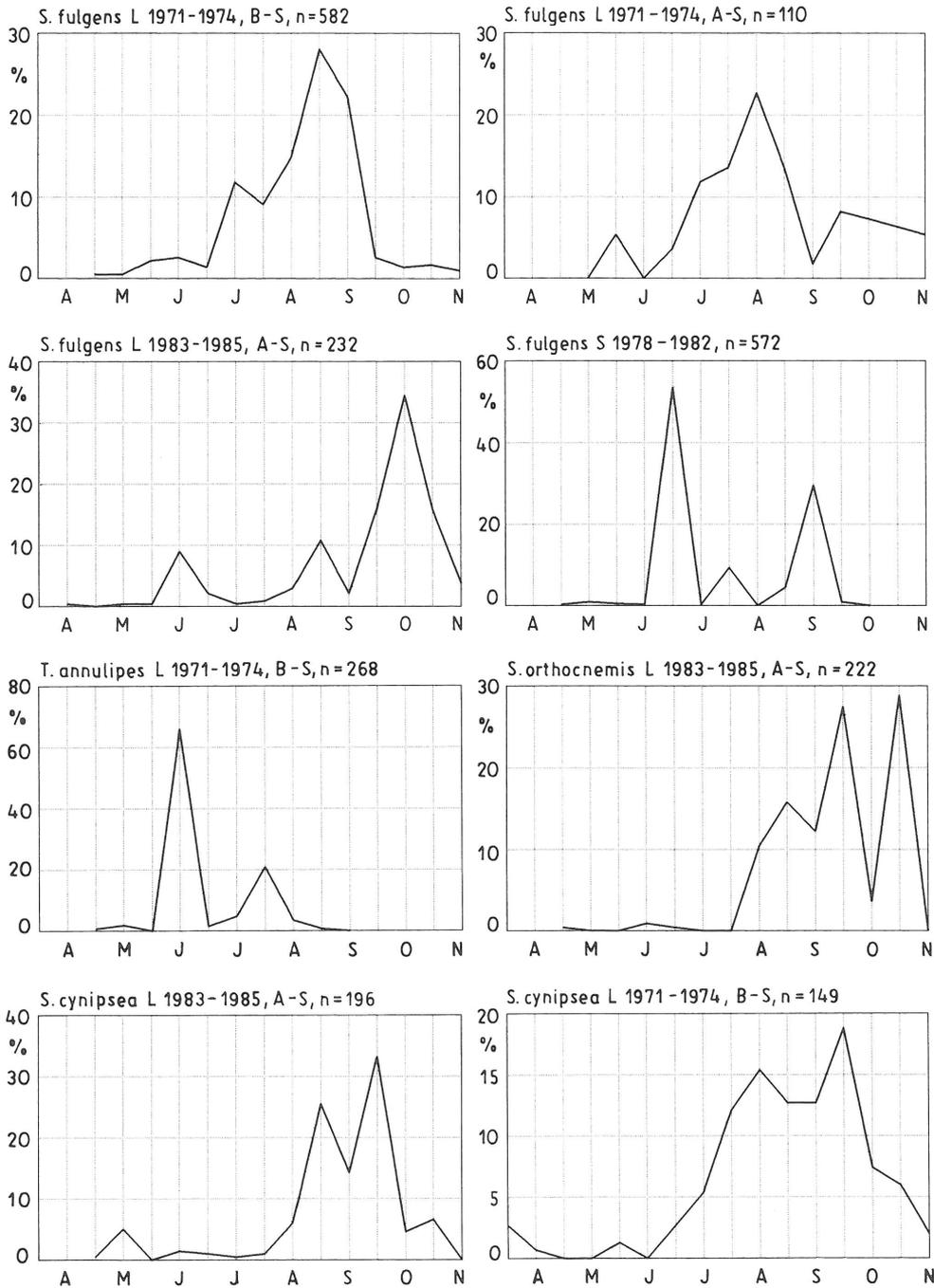


Fig. 3. Saisonale Individuenverteilung ranghoher Sepsiden-Arten im Leutratal (L), auf den Probeflächen B - S, A - S und im Immissionsgebiet bei Steudnitz/Saaletal (S); n, Individuenzahl.

8. Diskussion

Wenn von den 20 nachgewiesenen Sepsiden-Arten allein 17 auf verhältnismäßig engem Raum, im Leutratal bei Jena, vorkommen, ist anzunehmen, daß auch anderenorts ein nennenswerter Anteil der in Mitteleuropa bekannten Arten sympatrisch lebt, eine Tatsache, auf die schon ZUSKA (1970) hinweist. Daß dennoch von den untersuchten Arten ganz offensichtlich unterschiedliche Biotopqualitäten bevorzugt werden, bzw. für die Larvalentwicklung erforderlich sein dürften, läßt sich der Tabelle 12 entnehmen. Von den hier aufgeführten Arten werden einige ausschließlich in feuchten Rasenbiotopen, andere insbesondere auf trockenen Rasenflächen angetroffen. Elf auch auf Gehölzen erbeutete Arten, legen die Vermutung nahe, daß es sich bei ihnen um solche handelt, die verhältnismäßig beweglich sind und von der Krautschicht aus die Bäume und Gebüsche besiedeln. Ist die eurytope Art *Sepsis fulgens* auch in sämtlichen untersuchten Rasenökosystemen vorhanden, tritt sie doch mit relativ hohen Individuendichten vor allem in feuchteren Rasenbiotopen und auf Frischwiesen in Erscheinung, während z.B. *S. orthocnemis* trockenere Biotope bevorzugt. Eine deutliche Präferenz für feuchte Rasenflächen liegt beispielsweise auch für *S. punctum* vor. Gestützt werden die Befunde aus Thüringen durch die Beobachtungsergebnisse MUNARIS & ROHÁČEK (1990). Auf feuchtere Rasenbiotope begrenzt ist ganz offensichtlich in Thüringen das Vorkommen der *Themira*-Arten, was aus den Fangergebnissen im Leutratal und im Apfelstädter Ried bei Arnstadt besonders deutlich wird. Ähnliche Aussagen zur Biotoppräferenz dieser Arten finden sich bei HEIMER (1983), PONT (1986) und MUNARI & ROHÁČEK (1990).

Tab. 12. Die in der Krautschicht der Rasenbiotope u./o. auf einzelnen Gehölzen innerhalb der Rasenflächen Thüringens nachgewiesenen Sepsiden-Arten unter besonderer Berücksichtigung des Leutralales bei Jena/Thüringen. F, Frisch- und Feuchtwiesen; T, Trocken- und Halbtrockenrasen. Die Zahlen geben die Anzahl der Fundorte an.

	Krautschicht		Gehölze		im Leutra- tal
	F	T	F	T	
1) <i>Meroplus minutus</i> (WIEDEMANN, 1830)	1				
2) <i>Nemopoda nitidula</i> (FALLÉN, 1820)	10		1	1	x
3) <i>Nemopoda speiseri</i> (DUDA, 1926)			1		x
4) <i>Salpella sphondylii</i> (SCHRANK, 1803)	1	1		1	x
5) <i>Sepsis cynipsea</i> (LINNAEUS, 1758)	zahlreich	zahlreich	1	2	x
6) <i>Sepsis duplicata</i> HALIDAY, 1838	5	2			x
7) <i>Sepsis flavimana</i> MEIGEN, 1826	4	2			x
8) <i>Sepsis fulgens</i> MEIGEN, 1826	zahlreich	zahlreich	1	2	x
9) <i>Sepsis nigripes</i> MEIGEN, 1826		1			x
10) <i>Sepsis orthocnemis</i> FREY, 1908	zahlreich	zahlreich		2	x
11) <i>Sepsis punctum</i> (FABRICIUS, 1794)	11	4		1	x
12) <i>Sepsis thoracica</i> (ROBINEAU-DESVOIDY, 1830)		1			x
13) <i>Sepsis violacea</i> MEIGEN, 1826	4	8		1	x
14) <i>Themira annulipes</i> MEIGEN, 1826	9	3			x
15) <i>Themira gracilis</i> (ZETTERSTEDT, 1847)	1			1	x
16) <i>Themira leachi</i> (MEIGEN, 1826)	4		1		x
17) <i>Themira lucida</i> (STAEGER in SCHIÖDTE, 1844)	2				x
18) <i>Themira minor</i> (HALIDAY, 1833)	3				
19) <i>Themira nigricornis</i> (MEIGEN, 1826)	1			1	x
20) <i>Themira putris</i> (LINNAEUS, 1758)	4	4			

Betrachtet man die Rangfolge der individuenreichsten Arten aus unterschiedlichen Trocken- und Halbtrockenrasen, ist die Übereinstimmung auffällig (Tab. 13), worin sich der Häufigkeitsgrad der einzelnen Arten widerspiegeln dürfte, mit dem sie in Thüringen auftreten. Interessant ist dabei auch

die Individuenhäufigkeit der im Industriegebiet bei Steudnitz/Saaletal vorkommenden Arten, die den hohen Dominanzgrad einer einzigen Art belegt, möglicherweise durch die anthropogenen Biotopveränderungen mitbedingt.

Bei der Frage nach der Stratenbindung der Arten läßt sich aus den vorliegenden Untersuchungsergebnissen unschwer folgern, daß die Sepsiden-Imagines in erster Linie zu den Krautschichtbewohnern gehören. Deutlich geringer als in der Krautschicht erscheinen sie auf Bäumen und Gebüsch, also in der Strauchschicht, wenn man von den Blütenbesuchern absieht. Eine genauere Erklärung für die relativ hohe Individuenzahl von *Sepsis punctum*, aber auch von *Themira putris* an den Blüten von *Cornus mas* steht noch aus.

Tab. 13. Die Rangfolge der Sepsiden-Arten mehrerer Trockenrasenbiotope im Vergleich zu derjenigen des Immissionsgebietes bei Steudnitz im Saaletal auf der Grundlage der Kescherfangergebnisse

Leutratal		Johannisberg/Jena		Gleitz bei Schwarza/Saaletal		Immissionsgebiet Steudnitz	
	%		%		%		%
1) <i>S. fulgens</i>	63,3	<i>S. fulgens</i>	53,5	<i>S. fulgens</i>	44,8	<i>S. fulgens</i>	89,1
2) <i>S. cynipsea</i>	19,6	<i>S. cynipsea</i>	33,1	<i>S. cynipsea</i>	36,9	<i>S. cynipsea</i>	4,2
3) <i>S. orthocnemis</i>	15,3	<i>S. orthocnemis</i>	11,9	<i>S. orthocnemis</i>	14,9	<i>S. orthocnemis</i>	3,7
4) <i>S. violacea</i>	1,1	<i>S. violacea</i>	1,3	<i>S. violacea</i>	1,7	<i>S. violacea</i>	1,1
5) <i>S. punctum</i>	0,3	<i>S. duplicata</i>	0,2	<i>T. annulipes</i>	0,8	<i>T. annulipes</i>	1,1
6) <i>S. duplicata</i>	0,2			<i>S. duplicata</i>	0,4	<i>S. duplicata</i>	0,3
7) <i>S. flavimana</i>	0,06			<i>N. nitidula</i>	0,4	<i>S. punctum</i>	0,3

Faunistisch bemerkenswert sind die folgenden Arten: *Meroplius minutus*, *Nemopoda speiseri*, *Saltella sphondylii*, *Themira lucida* und *T. minor*. RAPP (1942) erwähnt in seiner Fliegenfauna Thüringens von den hier aufgeführten Arten lediglich *Themira lucida* und *Saltella scutellaris*, ein Synonym zu *S. sphondylii*. Von beiden Arten lag RAPP je ein Nachweis vor. Diese in Thüringen offensichtlich seltenen Arten treten beispielsweise auch in der Slowakei, deren Fliegenfauna verhältnismäßig gut untersucht worden ist, nur selten auf; das gleiche trifft für die drei anderen noch erwähnten Arten zu, die bisher aus Thüringen nicht bekannt waren (KRIŠTOFIK & ZUSKA 1986).

Bezüglich des Vorkommens der Sepsiden-Imagines in den unterschiedlichen Rasenökosystemen sei noch einmal an die Entwicklungsmöglichkeiten der Larven erinnert. Neben der schon in der Einleitung erwähnten Kopro- und Nekrophagie ist wohl für die Larven mehrerer Arten in den Untersuchungsgebieten des Saaletales eine saprophage Entwicklung anzunehmen, sonst wäre das Auftreten der Arten in den untersuchten Katenaggliedern bei größeren Entfernungen von Weideflächen mit den Exkrementen der Weidetiere als larvalem Entwicklungssubstrat nicht ohne weiteres zu erklären. Offen bleibt vorerst die Frage, ob nach koprophager Entwicklung auf Weideflächen in einiger Entfernung von den Trocken- und Halbtrockenrasen Migrationsflüge der Sepsiden in die trocken-warmen, vor allem in Hanglage befindlichen Rasenökosysteme stattfinden. Wahrscheinlich sind jedenfalls Migrationsflüge einiger Sepsiden-Arten innerhalb der Rasenkatenen im Leutratal. Da die Abundanzgipfel bei den häufigeren Sepsiden-Arten in den oberen Katenabereichen überwiegend im Spätsommer und im Herbst auftreten, ist anzunehmen, daß diese Rasenökosysteme von den Sepsiden zum Zweck der Überwinterung aufgesucht werden. Gestützt wird diese Annahme noch durch die charakteristische Veränderung der Individuenverteilung während der gesamten Vegetationsperiode. Bis zum Spätsommer bzw. zum Herbst findet man den größten Teil der Sepsiden in den feuchteren Rasenbiotopen, also im unteren Teil der Probeflächenkatena des Leutralales; dann gehen die Individuenzahlen hier deutlich zurück, steigen dafür aber in den trockeneren Rasenbiotopen, den hangaufwärts gelegenen Probeflächen deutlich an, wo die Sepsiden-Imagines auch überwintern, was für *Sepsis fulgens*, *S. violacea*, *S. cynipsea* und *S. orthocnemis* nachgewiesen werden konnte. PONT (1987) fand Imagines dieser Art ebenfalls während der Winterszeit und schließt daraus auf eine Imaginalüberwinterung. Im Frühjahr

finden die Imagines im Leutratal zudem innerhalb der Überwinterungsflächen sogleich Nahrung in Form von Nektar, den ihnen die blühenden Gehölze bieten und der sich im Vorderdarm der überwinterten Sepsiden nachweisen ließ. Denkbar wäre, daß die Sepsiden nach der Überwinterung in den Trocken- bzw. Halbtrockenrasen im Verlauf des Frühjahres wieder sämtliche Rasenökosysteme des Leutratales besiedeln, dann allerdings während ihres Vordringens in die talwärts gelegenen Untersuchungsflächen zunächst nur in geringen Individuendichten auftreten, wofür die niedrigen Fangzahlen sprechen (Tab. 10, 11). Aber bereits im späten Frühjahr und im Frühsommer sind zumindest im feuchten Bachbereich des Leutratales wieder viele Sepsiden vorhanden. Migrationen fänden demzufolge im saisonalen Rhythmus statt, indem in der zweiten Jahreshälfte vorzugsweise die trocken-warmen Hangbereiche, im Frühjahr hingegen insbesondere die feuchteren Rasenbiotope des Leutratales besiedelt würden, in denen dann auch bei relativ hohem Detritusgehalt der Bodenoberfläche die Entwicklung der Larven erfolgen müßte.

Literatur

- BÄHRMANN, R. 1984: Die Zweiflügler (Diptera Brachycera) der Kraut- und Strauchschicht des Leutratales bei Jena/Thüringen - ein ökofaunistischer Vergleich. - In: Zool. Jb. Syst. **111**: 175-217.
- BÄHRMANN, R. 1988: Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. XIV. Öko-faunistische Untersuchungen an Zweiflüglern (Diptera Brachycera) industrienaher *Agropyron*- und *Puccinellia*-Rasen bei Jena/Thüringen. - In: Zool. Jb. Syst. **115**: 49-68.
- BÄHRMANN, R. & WEIPERT, J. 1989: Die Chloropidenfauna (Diptera, Chloropidae) immissionsgeschädigter Rasenbiotope im Saaletal bei Jena (Thür.). XV. Beitrag über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. - In: Beitr. Ent. - Berlin **39**: 279-317.
- BONESS, M. 1953: Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. - In: Z. Morph. Ökol. Tiere **42**: 225-277.
- BONESS, M. 1960: Über Massenansammlungen, Massenschlüpfen und Massenschwärmen von Insekten (Entomologische Notizen aus Griechenland). - Entomol. Mitt. Nr. 26: 117-120.
- COLWELL, R.K. & FUTUYMA, D.J. 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. - In: Ecology. - Durham **52**: 567-576.
- DUNGER, W. 1963: Praktische Erfahrungen mit Bodenfallen. - In: Ent. Nachr. (Dresden) **4**: 41-46.
- HACKMAN, W. 1980: A check list of the Finnish Diptera II. Cyclorrhapha. - In: Not. Entomol. **60**: 117-162.
- HEIMER, W. 1983: Auswirkungen von Wasserstandsschwankungen auf Diptera/Brachycera (Insecta) in Naturschutzgebieten der Hessischen Rheinaue. - Dissertation Darmstadt: 177 S.
- HENNIG, W. 1949: Sepsidae. - In: LINDNER, E. (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region 5(1): 1-91.
- KRATOCHWIL, A. 1983: Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versaumten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl - ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotope gefährdeter Arten. - In: Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad-Württ., Karlsruhe **34**: 57-108.
- KRIŠTOFIK, J. 1982: Synanthropné muchy (Diptera) Záhorskej Nižiny. - In: Biológia (Bratislava) **37**: 997-1007.
- KRIŠTOFIK, J. & ZUSKA, J. 1986: Cel'ad': Sepsidae. - In: ČEPELÁK, J. (Hrsg.): Diptera Slovenska II Bratislava: 135-136.
- KRÖBER, O. 1949: Die Dipterenfauna des Eppendorfer Moores im Wechsel der Jahreszeiten. - In: Verh. Ver. naturwiss. Heim. matfr. Hamburg **30**: 69-89.
- MÜLLER, H.J.; BÄHRMANN, R.; HEINRICH, W.; MARSTALLER, R.; SCHÄLLER, G. & WITSACK, W. 1978: Zur Strukturanalyse der epigäischen Arthropodenfauna einer Rasen-Katena durch Kescherfänge. - In: Zool. Jb. Syst. **105**: 131-184.
- MUNARI, L. & ROHÁČEK, J. 1990: Diptera from North Sardinia Sepsidae, Sphaeroceridae, Ephydriidae. - In: Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat. - Venezia **15**: 73-86.
- OLDROYD, H. 1964: The Natural History of Flies. Weidenfeld and Nicolson, London: 324 S.
- PAKALNIŠKIS, S. 1989: (The list of Lithuanian Diptera, to 1988 inclusive). - In: Zool. Parasitol. Inst. Acad. sci. Lit. SSR, Lit. ent. Soc.: 32-85.
- PONT, A. 1986: Provisional atlas of the Sepsidae (Diptera) of the British isles. - Biological Records Centre. Natural Environment Research Council Institute of Terrestrial Ecology Monks Wood Experimental Station Huntingdon: 1-33.
- PONT, A. 1987: "The mysterious swarms of sepsid flies": an enigma solved? - In: J. Nat. Hist. **21**: 305-317.
- RANDALL, M.; COULSON, J.C. & BUTTERFIELD, J. 1981: The distribution and biology of Sepsidae (Diptera) in upland regions of northern England. - In: Ecol. Entomol. **6**: 183-190.
- RAPP, O. 1942: Die Fliegen Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie. - Erfurt: 574 S.
- SCHAARSCHMIDT, H. 1974: Untersuchung zur Erfassung dominanter blütenbesuchender Insektenarten an ausgewählten blühenden Pflanzen im NSG "Leutratal" unter Berücksichtigung der Phänologie dieser Blütenpflanzen. - Diplomarbeit Jena: 83 S.

- SOÓS, Á. 1959: Sepsidae - Billegető legyek. In: SOÓS, Á.: Fauna Hung. 48. Diptera II. Torpikkelynélküli legyek I. Muscidae Acalyptratae I. - Budapest: 69-82.
- WITSACK, W. 1975: Eine quantitative Keschermethode zur Erfassung der epigäischen Arthropoden-Fauna. - In: Entomol. Nachr. - Dresden 8: 123-128.
- ZUSKA, J. 1970: Zoogeographic aspects of the European fauna of the family Sepsidae (Diptera). - In: Polskie pismo entomol. Bull. Entomol. Pol. XL: 605-610.
- ZUSKA, J. & PONT, A. 1984: Family Sepsidae. - In: SOÓS, Á. & PAPP, L. (eds.): Catalogue of Palaearctic Diptera. - Budapest 9: 154-167.