

Visuelle Kommunikation bei der Balz von Langbeinfliegen (Diptera: Dolichopodidae)

Zimmer, Martin

Visual communication during courtship in longlegged flies (Diptera: Dolichopodidae)

Summary

Males of several longlegged flies (Diptera: Dolichopodidae) possess minute, albeit conspicuous, sexually dimorphic emblems that are displayed during courtship and may aid females in the decision process of mate choice. Many species of this family, however, do not exhibit such emblems. Nonetheless, males of these species show lavish courtship behavior, and females are remarkably choosy. Comparing them with species that expose emblems on wings or forelegs to females during courtship, description of the courtship behavior in two species that do not present such signaling during courtship is offered in the present study. These groups of species differ with respect to their courtship habitat as well as to the relative significance of static and dynamic components of courtship behavior. Hypotheses concerning the evolution and function of the emblems of several species in visual communication during courtship are discussed.

Zusammenfassung

Die Männchen einiger Langbeinfliegen (Diptera: Dolichopodidae) besitzen kleine aber auffällige sexualdimorphe Male, die während der Balz zur Schau gestellt werden und dem Weibchen bei der Entscheidung der Partnerwahl helfen können. Viele Arten dieser Familie besitzen jedoch keine derartigen Male. Dennoch zeigen die Männchen dieser Arten ein aufwendiges Balzverhalten, und die Weibchen sind auffallend wählerisch. Im Vergleich zu Arten, die Male an den Flügeln oder Vorderbeinen während der Balz zur Schau stellen, wird in der vorliegenden Arbeit das Balzverhalten zweier Arten, die keinen derartigen Einsatz von Signalstrukturen bei der Balz erkennen lassen, dargestellt. Diese Artengruppen unterscheiden sich sowohl bezüglich der Balzhabitate als auch in der relativen Bedeutung statischer und dynamischer Balzkomponenten. Hypothesen zur Entstehung und Funktion der sexualdimorphen Male einiger Arten für die visuelle Kommunikation während der Balz werden diskutiert.

1. Einleitung

Die Männchen einiger Langbeinfliegen (Diptera: Dolichopodidae) zeigen an ihren Flügeln, an den Tarsen der Vorder-, Mittel- oder Hinterbeine, an den Antennen, oder an den Genitallamellen kleine, aber auffällige schwarzweiße Male, die sie während der Balz zur Schau stellen (s. hierzu z.B. LUNAU, 1992, 1996). Da die den Langbeinfliegen nächst verwandten Tanzfliegen (Empididae) primär keine Male

zeigen, kann das Fehlen dieser Strukturen bei den Langbeinfliegen als ursprünglich angesehen werden. Dafür spricht auch das Vorkommen solcher Arten ohne Male in sämtlichen Unterfamilien der Dolichopodidae, sowie die mehrfach konvergente Entwicklung der Male in ebenfalls sämtlichen Unterfamilien. Dennoch ist das Balzverhalten der Männchen von Arten ohne Male zumeist sehr aufwendig (z.B. LUNAU, 1996).

Balz kann als die Präsentation eines potentiellen Paarungspartners angesehen werden. Balzende Männchen investieren durch ihr Verhalten oder durch aufwendige Ornamente in die Darstellung ihrer Qualitäten als potentielle Paarungspartner (ZAHAVI, 1981). ZAHAVI (1975, 1977) diskutiert dies unter Berücksichtigung der mit der Präsentation des Signals verbundenen Kosten: nur wenn die (energetischen) Kosten für den Sender so hoch sind, dass die Präsentation des Signals die physiologische Konstitution indiziert, kann der Empfänger das Signal zur Informationsgewinnung nutzen.

In den letzten Jahren wurden zahlreiche Arbeiten zur Balz und Partnerwahl unterschiedlicher Tierarten veröffentlicht (Literatur zur "sexuellen Selektion" in: ANDERSSON, 1994). In den wenigsten Fällen wurden jedoch die der Partnerwahl zugrundeliegende Kommunikation der Partner und die sinnesphysiologischen Voraussetzungen hierfür berücksichtigt. Die vorliegende Studie beschäftigt sich mit dem Balzverhalten zweier Langbeinfliegenarten, deren Männchen keine sexualdimorphen Male erkennen lassen. Die Beobachtungen werden mit Literaturangaben und eigenen Beobachtungen zum Balzverhalten anderer Langbeinfliegenarten verglichen und hinsichtlich der visuellen Kommunikation der potentiellen Paarungspartner interpretiert.

2. Balzverhalten von Langbeinfliegen

2. 1. *Dolichopus acuticornis* (Wiedemann 1871)

Männchen von *Dolichopus acuticornis* besetzen Reviere mit einer Größe von etwa (20 x 20) cm² im ufernahen sonnenbeschienenen Flachwasserbereich, wo die Individuen dieser Art auch Nahrung suchen. In unregelmäßigen Zeitabständen von 2...11 s (N = 136) fliegt das Männchen kurz auf und landet in einem Abstand von 5...10 cm (N = 31) wieder. Trifft der Revierinhaber auf ein anderes Männchen, wird dieses angegriffen und in einen Luftkampf verwickelt. Hierbei fliegen die Männchen mit hoher Geschwindigkeit in kurzen Abständen voreinander hin und her. Die Individuen konnten während dieser Kämpfe nicht optisch verfolgt werden, so dass ich in keinem Fall beobachten konnte, ob der Revierinhaber oder der Eindringling den Kampf gewann.

Trifft das Männchen bei seinem Patrouilleflug auf ein Weibchen, beginnt die Balz. In einigen Fällen springt das Männchen zunächst flügelstirrend im Blickfeld des Weibchens in einem Abstand von 1...3 cm (N = 12) seitlich hin und her. Meist

startet das Männchen aber sofort zu einem "Pendelflug" (Abb. 1). Dieses Balzelement besteht aus schnellen $[(35 \pm 4) \text{ cm s}^{-1}; N=104]$ Flugbewegungen, die in einer Höhe von etwa 5 cm über dem Substrat unmittelbar vor dem Weibchen ausgeführt werden. Dabei bewegt sich das Männchen mehrmals (6...22; $N = 91$) mit einer Amplitude von $(11 \pm 1) \text{ cm}$ ($N = 104$) vor dem Weibchen hin und her (Abb. 1). Häufig fliegt das Weibchen während des "Pendelfluges" auf - vor allem dann, wenn dieser nicht genau vor dem Weibchen erfolgt. Andere Weibchen zeigen während des "Pendelflugs" des Männchens Flügelspreizbewegungen, die als Aufflugintention gedeutet werden können, oder ein Signal für das Männchen darstellen - in den wenigen Fällen, in denen es zur Kopulation kam ($N = 3$), zeigte das Weibchen dieses Verhalten.

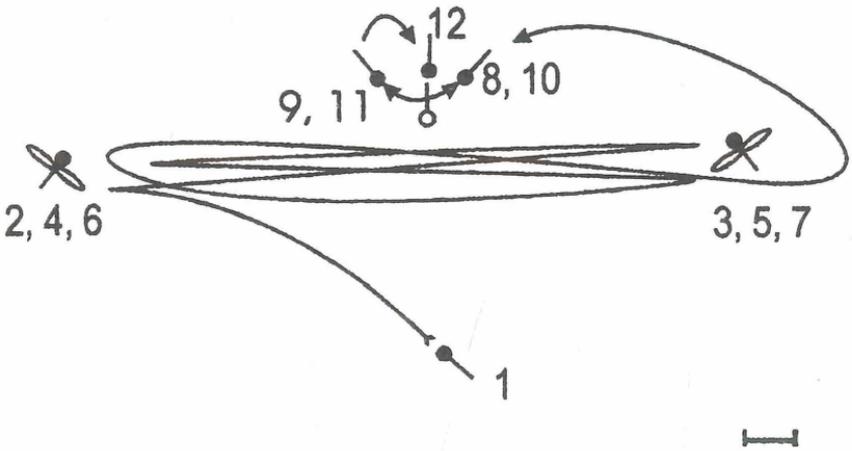


Abb. 1: Flugbahn eines Männchens (●) von *Dolichopus acuticornis* während des "Pendelflugs" vor einem auf dem Substrat sitzenden Weibchens (○) [1-7], sowie Bewegungen während der kurzen Phase der Flügelpräsentation [8-11] bis zur Kopulation [12]. Die Scheitelpunkte der Pendelsequenzen und markante Positionen sind durch Symbole des Männchens markiert. Einzelheiten im Text. Maßstab: 1 cm.

Bleibt das Weibchen sitzen, landet das Männchen in einem Abstand von 0,5-1,0 cm (selten bis zu 3 cm) schräg hinter dem Weibchen $[(140 \pm 31)^\circ \text{ zur Körperachse}; N = 17]$ und versucht, sich mit Sprungflügen, die von schnellem Flügelschwirren begleitet sind und über dem Abdomen des Weibchens vollführt werden, unmittelbar hinter dem Weibchen zu positionieren. Gelingt dies nicht, präsentiert das Männchen einen weiteren "Pendelflug". Sobald das Männchen aber eine Position hinter dem Weibchen einnehmen konnte, präsentiert es im Stand 3...7 ($N = 8$) schnelle Flügelschlagsequenzen, bevor es zur Paarung kommt - eine Verhaltensäußerung des Weibchens, mit dem es während dieses Standbalzelements seine Paarungsbe-

reitschaft signalisiert, wurde nicht beobachtet; allerdings sind Paarungen sehr selten (s.o.).

Unmittelbar nach der kurzen (< 1 s) Kopulation erhebt sich das Männchen zu weiteren "Pendelflügen", die nun allerdings bei geringerer Amplitude (7...9 cm, $N = 3$) langsamer (21...24 cm s^{-1}) sind. In den beobachteten Fällen zeigten die Weibchen zwar das oben erwähnte Flügelschlagen, zu weiteren Paarungen kam es jedoch in keinem Fall.

2.2. *Tachytrechus consobrinus* Walker 1851

Männchen und Weibchen von *Tachytrechus consobrinus* halten sich zur Nahrungssuche auf feucht-modrigen, sonnenbeschienenen Flächen im Uferbereich stehender Gewässer auf. Männchen bilden - im Gegensatz zu *Dolichopus acuticomis* - keine Reviere; entsprechend konnten keine Rivalenkämpfe zwischen Männchen beobachtet werden.

Trifft ein Männchen auf ein Weibchen (Abstand: 3...8 cm; $N = 58$), läuft es seitlich in Kreisbögen (Abb. 2; Winkelgröße abhängig vom sehr variablen Winkel, in dem das Männchen auf das Weibchen trifft), bis es in einem Abstand von (5 ± 2) cm ($N = 34$) frontal vor dem Weibchen steht. Für den Beobachter erscheint die Stirn einer Fliege dieser Art aus dieser Position weiß, während sich die Frontalregion des Kopfes aus einem anderen Blickwinkel nicht von den umgebenden Regionen abhebt. Dieser Effekt steht möglicherweise im Zusammenhang mit schuppenförmigen Haaren, die so angeordnet sind, dass einfallendes Licht parallel zur Körperachse nach vorn reflektiert wird.

Die größte gemessene Distanz zu einem Weibchen, auf das ein Männchen reagierte, lag bei 8 cm, dem 10- bis 15-fachen der Körperlänge. Aus der aktiv eingenommenen Position frontal zum Weibchen startet das Männchen einen "Kreiselflug" über das Weibchen (Abb. 2). Von 34 Beobachtungen erfolgte der "Kreiselflug" nur in einem Fall im Uhrzeigersinn - die überwiegende Zahl der Männchen startet nach rechts und fliegt gegen den Uhrzeigersinn. Dabei werden Fluggeschwindigkeiten von etwa 45...75 cm s^{-1} ($N = 5$) erreicht. Nach $1 \frac{1}{2}$ bis $2 \frac{1}{2}$ Kreiseln mit 15...25 cm Durchmesser ($N = 34$) landet das Männchen hinter dem Weibchen - sofern dieses nicht während der Flugbalz aufgefliegen ist - und nähert sich ihm.

Hat das Weibchen seine Position beibehalten, verlässt es diese nun vorwärts laufend und wird vom Männchen in einem Abstand von ($1,5 \pm 0,9$) cm verfolgt ($N = 166$). Dabei schwanken die Abstände zwischen verfolgendem Männchen und verfolgtem Weibchen, wenn das Weibchen stehen bleibt und das Männchen herankommen lässt, woraufhin das Männchen stehen bleibt, bis das Weibchen eine größere Entfernung erreicht hat.

Fliegt das Weibchen während des "Tandemlaufs" auf, wird es auch im Flug

verfolgt, meist ist das Auffliegen des Weibchens jedoch ein eindeutiges Signal für die fehlende Bereitschaft zur Paarung. Der "Tandemlauf" kann bis zu 30 Sekunden dauern, wird aber durchschnittlich nach (13 ± 6) s ($N = 42$) durch Auffliegen des Weibchens beendet. Die Dauer eines "Tandemlaufs", bis es zur Paarung kommt, mag bedeutend länger sein. Vermutlich signalisiert das Weibchen in diesem Fall durch Flügelspreizen seine Paarungsbereitschaft; allerdings wurde eine Kopulation der Partner nicht beobachtet.

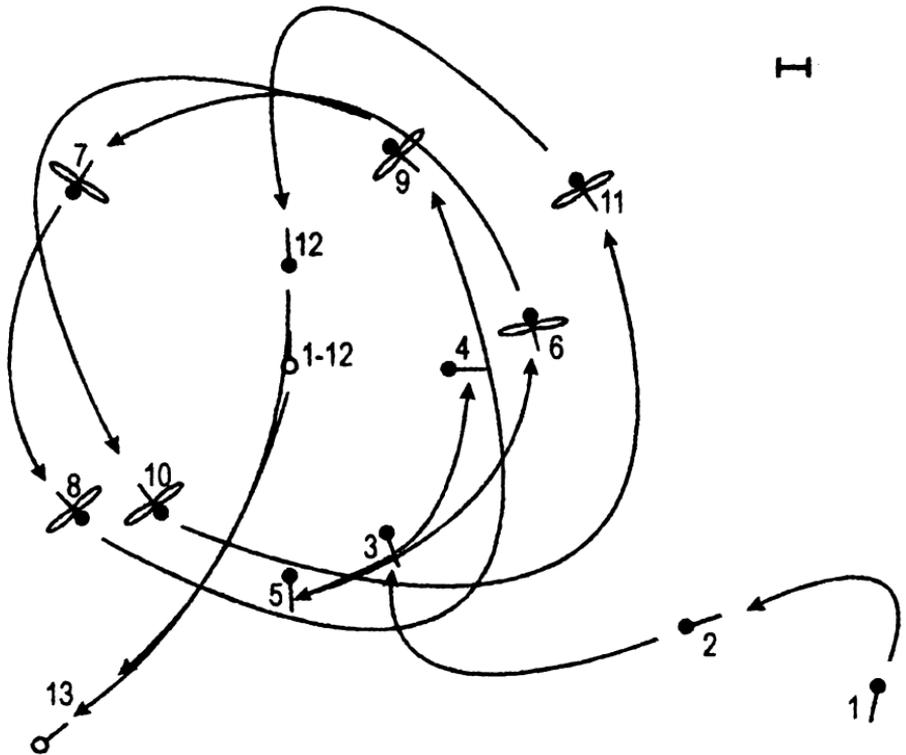


Abb. 2: Laufbewegung eines Männchens (●) von *Tachytrechus consobrinus* während der Begegnung [1-3] mit einem Weibchen (○), seiner Ausrichtung frontal zu Weibchen [3-5], Flugbewegungen während des "Kreiselflugs" [5-12] und Beginn des "Tandemlaufs" [12-13]. - Markante Positionen sind durch Symbole für Männchen und Weibchen markiert. Einzelheiten im Text. Maßstab: 1 cm.

Männliche *Tachytrechus consobrinus* besitzen verbreiterte schwarze Vordertarsen,

eine Präsentation dieser recht unauffälligen Male bei der Balz konnte ich aber nicht beobachten. Es ist jedoch möglich, dass im Anschluss an den "Tandemlauf" der Kopulation eine Standbalz mit Einsatz dieser Strukturen vorausgeht, wie es an Arten mit vergleichbaren Signalstrukturen, *Neurigona quadrifasciata* (Fabricius 1781) und *Dolichopus nigricornis* Meigen 1824 *sensu* Parent, 1938 (= *D. discifer* Stannius 1831), beobachtet wurde (LUNAU, 1996).

Das Balzverhalten beider Arten konnte nur bei direkter Sonneneinstrahlung (Helligkeit > 20000 Lux) beobachtet werden. Das Balzverhalten weiterer, in dieser Studie berücksichtigter Arten - *Poecilobothrus nobilitatus* Linnaeus 1767, *Liancalus virens* (Scopoli 1763), *Dolichopus nigricornis*, *Neurigona quadrifasciata* - findet unter anderen Lichtbedingungen in teilweise oder völlig beschatteten Habitaten statt und wurde von LUNAU (1992, 1996) ausführlich beschrieben.

3. Visuelle Kommunikation bei der Balz: sexualdimorphe Male als Signale

Das Prinzip der Kommunikation besteht darin, dass ein Empfänger die Signale eines Senders wahrnimmt und die darin enthaltene Information verwertet (HINDE, 1972; OTTE, 1974). Wahrnehmung potenzieller Paarungspartner, Balz und Partnerwahl stehen häufig im Zusammenhang mit der visuellen Kommunikation. Optische Signale dienen dazu, dem Empfänger anhand standardisierter Informationen individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Sendern zu offenbaren, anhand derer die Partnerwahl getroffen wird (ZAHAVI, 1981).

Der Inhalt dieser Information kann sehr vielfältig sein; ein einfacher Maßstab, anhand dessen Weibchen ihren Paarungspartner wählen können, ist die Größe des Männchens. Die hier vorgestellten Beobachtungen zum Balzverhalten einiger Langbeinfliegenarten machen deutlich, dass Balzelemente existieren, die eine Größenabschätzung durch das Weibchen ermöglichen. Bei Arten mit Malen befinden sich diese an den Extremitäten, die bei der Balz in exponierter Haltung präsentiert werden. LUNAU (1996) konstatiert, dass gerade die Mal tragenden Extremitäten im Vergleich zu den übrigen Körperanhängen verlängert sind. Eine Funktion der Male bei der Darstellung der Größe, wenn die Mal tragenden Strukturen bei der Balz vom Körper abgespreizt als standardisierte Signale (vgl. ZAHAVI, 1979) präsentiert werden, ist also wahrscheinlich.

Möglicherweise dienen diese sexualdimorphen Male als Verstärker eines Signals, das bereits ein gleichmäßig gefärbter Flügel bei seiner Bewegung hervorruft (Abb. 3). Aufgrund der Starrheit des Flügel legen die apikalen Bereiche bei gleicher Winkelgeschwindigkeit eine größere Strecke zurück als die basalen Flügelabschnitte und erscheinen dadurch durchscheinender, vor einem hellen Hintergrund also heller (Abb. 3a). Durch eine Aufhellung der apikalen Bereiche (Abb. 3b), oder sogar eine zusätzliche Kontrastierung mit einer dunkleren subapikalen Zone (Abb. 3c) - realisiert bei *Poecilobothrus nobilitatus* und *Liancalus virens* - ließe sich dieser

optische Effekt verstärken und auch vor einem dunklen Hintergrund erreichen.

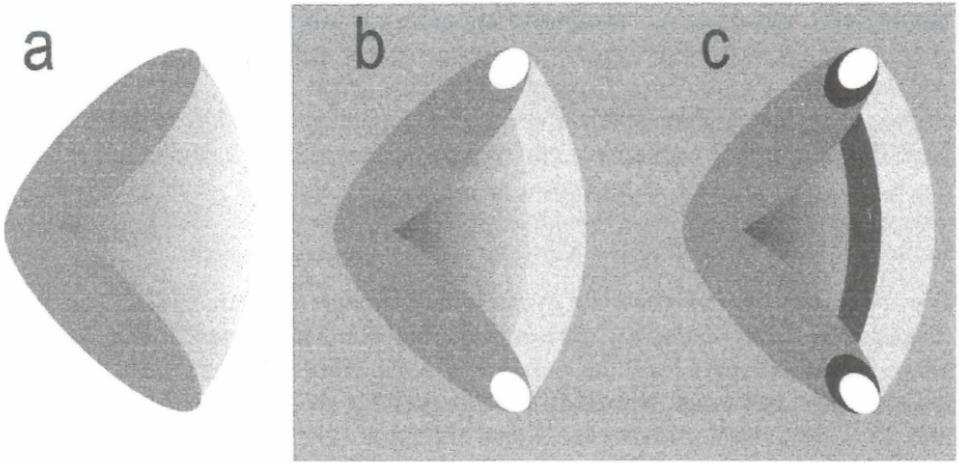


Abb. 3: Schema zur visuellen Kommunikation während des Flügelschwirrens balzender Langbeinfliegen: Aufhellung der schneller bewegten apikalen Zone vor hellem Hintergrund (a) und Signalverstärkung durch helle Flügelspitzen (b) und zusätzliche subapikale schwarze Kontraste (c). - Die Flügelbewegung ist als Langzeitaufnahme dargestellt, so dass beide Maximalausschläge sowie die verwischte Bewegung zwischen diesen Ausschlägen zu erkennen sind.

Findet die Balz in einem schattigen, durch "grünes" Licht geprägten (ENDLER, 1993) Waldhabitat statt (vgl. LUNAU, 1996), erscheint die Kontrastverstärkung der Balzsignale durch sexualdimorphe Male vorteilhaft. Farbige Cornealinsen, die den Augen zahlreicher Langbeinfliegen ihre charakteristische Farbe verleihen (LUNAU & KNÜTTEL, 1995), lassen den vorrangigen Wellenlängenbereich derartiger Habitate nicht bis zu den Photorezeptoren vordringen, so dass der Kontrast schwarzweißer Objekte vor dem Hintergrund verstärkt wird (BERNARD, 1971). Auf dieser Basis vermuten LUNAU & KNÜTTEL (1995), dass die Corneafilter der Langbeinfliegen die Wahrnehmung der Balzsignale verbessern. Interessant ist die Beobachtung, dass *Dolichopus acuticornis* und *Tachytrechus consobrinus*, die beide nicht den Einsatz Signal verstärkender sexualdimorpher Male erkennen lassen, im direkten Sonnenlicht balzen (s.o.), die Mal tragenden *Dolichopus nigricornis* und *Neurigona quadrifasciata* aber in schattigen Wäldern (LUNAU, 1996). Auch die erst genannten Arten besitzen jedoch Cornea-Filter, die also vermutlich in einem anderen Zusammenhang entstanden sind (z.B. Photorekonversion: LUNAU & KNÜTTEL, 1995), aber möglicherweise eine Prädisposition für den Einsatz von schwarzen, weißen oder schwarzweißen Signalstrukturen in schattigen Balzhabitaten darstellten.

Anhand der Größe der Imago eines holometabolen Insekts lassen sich lediglich die

ernährungsphysiologischen Bedingungen während der Larvalentwicklung abschätzen, nicht aber die momentane physiologische Konstitution. Diese lässt sich viel besser durch dynamische, energetisch intensive Darbietungen präsentieren, deren Geschwindigkeit oder Häufigkeit bzw. Frequenz (vgl. MORRIS, 1957; ZAHAVI, 1979) Auskunft über den aktuellen Zustand des Senders geben (LUNAU, 1992). Ein räuberisches Langbeinfliegenmännchen stellt seine Eignung zum aktiven Nahrungserwerb durch rasante Flugmanöver eindrucksvoller dar als durch seine Größe. Auch das spurtreue Verfolgen eines Haken schlagenden Weibchens - wie bei *Tachytrechus consobrinus*, aber auch *Poecilobothrus nobilitatus* (Land, 1993) - könnte als Indikator für die physiologische Konstitution herangezogen werden.

Die vorliegende Arbeit beschreibt dynamische Elemente der Balz zweier Langbeinfliegenarten, deren Männchen keine sexualdimorphen Male tragen. Auch ohne derartige Signalstrukturen zeigt die Balz dieser Arten Ähnlichkeiten zum Balzverhalten Mal tragender Arten. Vor allem die Unterschiede aber - z.B. statische Präsentation der Größe durch Einsatz der Signalstrukturen - werden in Zukunft verstärkt untersucht werden.

4. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof Dr. K. Lunau, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, für die Möglichkeit, unveröffentlichte Daten und Informationen zum Balzverhalten verschiedener Langbeinfliegenarten auszuwerten und zu verwenden. Ihm und Herrn Olaf Diestelhorst danke ich außerdem für zahlreiche Diskussionen und Anregungen während der Auswertung meines Datenmaterials. Herrn Dr. H. Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Bonn, bin ich für seine Hinweise zur Systematik der Dolichopodidae dankbar.

5. Literatur

- ANDERSSON, M. (1994): Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
- BERNARD, G.D. (1971): Evidence for visual function of cornea interference filters. *J. Insect Physiol.* 17, S. 2287-2300.
- ENDLER, J.A. (1993): The color of light in forests and its implications. *Ecol. Monogr.* 63, S. 127.
- HINDE, R.A. (1972): Non-verbal communication. Cambridge University Press, Cambridge.
- LAND, M.F. (1993): Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus*. *J. Comp. Physiol. A* 173, S. 605-613.
- LUNAU, K. (1992): Mating behaviour in the longlegged fly *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Diptera, Dolichopodidae): courtship behaviour, male signalling and mating success. *Zool. Beitr.* 34, S.465-479.
- LUNAU, K. (1996): Das Balzverhalten von Langbeinfliegen (Diptera, Dolichopodidae). *Acta Alb. Ratisb.* 50, S. 49-73.
- LUNAU, K., Knüttel, H. (1995): Vision through colored eyes. *Naturwissenschaften* 82, S. 432-434.

- MORRIS, D. (1957): "Typical intensity" and its relationship to the problem of ritualization. *Behaviour* 11, S. 1-12.
- OTTE, D. (1974): Effects and functions on the evolution of signaling systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, S. 385-417.
- ZAHAVID, A. (1975): Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53, S. 205-214.
- ZAHAVID, A. (1977): The cost of honesty. *J. Theor. Biol.* 67, S. 603-605.
- ZAHAVID, A. (1979): Ritualization and the evolution of movement signals. *Behaviour* 72, S. 77-81.
- ZAHAVID, A. (1981): Natural selection, sexual selection and the selection of signals. In: SCUDDER, G.G.E., REVEAL, J.L., (eds.): *Evolution today: Proceedings of the second international congress of systematic and evolution biology*, S. 133-138.

Tab.1: Vergleich zwischen Langbeinfliegen ohne (*Dolichopus acuticornis*) und mit sexualdimorphen Malen an den Flügeln (*Poecilobothrus nobilitatus*, *Liancalus virens*) bzw. den Tarsen der Vorderbeine (*Dolichopus nigricornis*, *Neurigona quadrifasciata*) bezüglich ihrer Balzhabitate und der Bedeutung von Flug- und Standbalzkomponenten - der verbreiterte Vordertarsus männlicher *Tachytrechus consobrinus* ist recht unauffällig, und sein Einsatz als Signalstruktur bei der Balz ist ungewiss; Details im Text.

Art	Balzhabitat	Mal	Flugbalz	Standbalz
<i>Dolichopus acuticornis</i>	Sonne	-	+	(+)
<i>Tachytrechus consobrinus</i>	Sonne	(Vordertarsus)	+	?
<i>Poecilobothrus nobilitatus</i>	Sonne/Schatten	Flügel	+	+
<i>Liancalus virens</i>	Sonne/Schatten	Flügel	-	+
<i>Dolichopus nigricornis</i>	Schatten	Vordertarsus	+	+
<i>Neurigona quadrifasciata</i>	Schatten	Vordertarsus	-	+

Aktuelle Adresse:

Dr. Martin Zimmer
 Zoologisches Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel,
 (Biologiezentrum)
 Olshausenstr. 40
 D 24098 Kiel
 Email: mzimmer@zoologie.uni-kiel.de

(Institut für Neurobiologie, AG Zoologie und Didaktik der Biologie, Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1999](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmer Martin

Artikel/Article: [Visuelle Kommunikation bei der Balz von Langbeinfliegen \(Diptera: Dolichopodidae\) 159-167](#)