

Vergleichende Untersuchungen des Rüsselreflexes bei blütenbesuchenden Fliegen

Comparative Studies of the Proboscis Reflex in Flower-Visiting Flies

REBECCA STERNKE-HOFFMANN & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Die blütenbesuchende Schwebfliege *Eristalis tenax* reagiert auf kleine, gelbe Flächen mit einem reflexartigen Ausstrecken des Rüssels. Um zu überprüfen, wie weit verbreitet dieser Rüsselreflex unter blütenbesuchenden Dipteren ist, wurden blütenbesuchende und meist pollenfressende Fliegen aus verschiedenen Familien in Experimenten mit Blütenattrappen auf ein vergleichbares Verhalten getestet. Nur wenige der getesteten Fliegenarten zeigten einen durch gelbe Farbflächen ausgelösten Rüsselreflex. Innerhalb der Schwebfliegen (Syrphidae) fressen Arten der meisten Gattungen Pollen, einen Rüsselreflex auf gelbe Farbflächen zeigten jedoch nur die getesteten Arten der Gattungen *Eristalis*, *Xanthogramma*, *Neoascia* und einige Arten der Gattung *Volucella*. Auffallend ist, dass der Rüsselreflex, der bei *E. tenax* als durch Konditionierung nicht veränderbar gilt, bei manchen Gattungen durch Erfahrung zu verändern ist. Der Rüsselreflex stellt eine Anpassung an das Pollenfressen dar, bei dem der Pollen von den Fliegen visuell erkannt werden kann. Nach den hier vorgelegten Ergebnissen nutzen offenbar viele Fliegen andere Mechanismen, um Pollen zu detektieren.

Schlüsselwörter: Rüsselreflex, Schwebfliegen, Diptera, Pollenfressen

Abstract: The flower-visiting hoverfly *Eristalis tenax* shows an innate proboscis reflex to small, pollen-yellow areas. In order to test the presence of the proboscis reflex in various flower-visiting, mostly pollen eating dipters, experiments with flower dummies were carried out. Among the tested flies of various families only few species showed a proboscis reflex triggered by yellow spots. The species of most of the genera of hoverflies (Syrphidae) feed on pollen, but an extension of the proboscis towards yellow spots is shown by flies of few genera, namely *Eristalis*, *Xanthogramma*, *Neoascia* and some *Volucella* species. It is noticeable that in contrast to *E. tenax* the proboscis reflex in other fly genera is altered by individual experience. The proboscis reflex is seen as an adaptation to pollen feeding by means of visual detection. According to the results presented here many flies use alternative strategies to detect pollen.

Keywords: Proboscis extension, hoverflies, Diptera, pollen feeding

1. Einleitung

Blütenbesucher werden von Blüten generell aus einer Kombination von visuellen und olfaktorischen Stimuli angelockt (PRIMANTE & DÖTTERL 2010). Die Gründe für einen Blütenbesuch von Vertretern der Diptera sind vielfältig. Neben Schutz vor Prädatoren oder widrigen Umweltbedingungen können sie auf

Blüten einen Paarungspartner finden oder sie als Platz zur Eiablage nutzen. Der häufigste Grund, um Blüten zu besuchen, sind jedoch die dargebotenen Futterquellen (LARSON et al. 2001; WOODCOCK et al. 2014). Dipteren nehmen Nahrung mit Hilfe ihrer Mundwerkzeuge auf. Man differenziert hauptsächlich zwischen einem stechend-saugenden Stechrüssel und einem leckend-

saugenden Tupfrüssel. Fliegen der Gattung *Eristalis*, welche zu den Syrphidae gezählt werden, verfügen wie viele Vertreter der Brachycera über einen Rüssel, mit dem sie Nahrung auflecken können. An den Vorderbeintarsen und auf dem Labellum (Lip-pentaster am distalen Ende des Tupfrüssels) besitzen Schwebfliegen der Gattung *Eristalis* Schmeckborsten (LUNAU & WACHT 1997a; WACHT et al. 2000). Anhand der Stimulation der unterschiedlichen Geschmackszellen an den Schmeckborsten können Fliegen beim Laufen über eine Blüte zwischen Pollen, Nektar und Wasser unterscheiden. Bei der chemischen Stimulation der Tarsen durch den Pollen streckt die Fliege ihren Rüssel aus. Die Nahrung wird mit der Innenfläche der spreizbaren Labellen, die den sogenannten Tupfer bilden, aufgenommen. Das Ausklappen des Tupfrüssels, Zielen und Tupfen mit ausgebreiteten Labellen wird als Rüsselreflex bezeichnet (LUNAU 1988). Dieser Rüsselreflex wird bei Individuen der Art *Eristalis tenax* nicht nur durch gustatorische Reize ausgelöst, sondern auch durch visuelle Stimuli. Bei Tests mit monochromatischen Stimuli wird die Rüsselreaktion selten durch ultraviolettes Licht hervorgerufen, jedoch häufig durch monochromatische Farb-reize im grünen/gelben Wellenlängenbereich von 510–600 nm ausgelöst (LUNAU & WACHT 1997a, b). Der visuell ausgelöste Rüsselreflex wird über die Stimulation des gelbempfindlichen Rezeptors (R8y) vermittelt. Gehemmt wird der Rüsselreflex, wenn dem verhaltens-wirksamen gelben Licht ultraviolettes oder blaues Licht zugemischt wird, welches die Rezeptoren R7y und R8p stimuliert (WACHT et al. 1996). Rotes, monochromatisches Licht über 600 nm löst keinen Rüsselreflex aus; die Fliegen sind wegen ihrer Rezeptoren nicht in der Lage, rotes Licht zu sehen.

Im natürlichen Umfeld dienen gelber Pol-len, Antheren und Antheren imitierende Blütenmale als visueller Auslöser für die Rüsselreaktion. Pollen und Blütenmale reflektieren Licht mit einer Wellenlänge über

510 nm und absorbieren Licht kürzerer Wellenlängen (LUNAU 2000), wodurch der Reflex bei *E. tenax* ausgelöst wird. Auch Blüten, die für das menschliche Auge ein-farbig gelb wirken, können Blütenblätter besitzen, welche kurzwelliges Licht an einigen Stellen reflektieren und an anderen Stellen absorbieren, was ein Ausstrecken des Rüssels auslöst. Individuen der Art *E. tenax* besitzen neben dem angeborenen Rüssel-reflex auch beim Anflug eine angeborene Präferenz für gelbe Blüten. Anders als die Präferenz für Gelb bei der Fernanlockung kann die angeborene Rüsselreaktion auf gelbe Male weder durch Belohnung noch durch Strafreize verändert werden (LUNAU 1988; LUNAU & WACHT 1997b). Es stellt sich die Frage, welchen Vorteil die Fliegen durch ihren angeborenen Rüsselreflex haben. Individuen mit einem angeborenen Rüs-selreflex sind in der Lage, ohne Erfahrung Pollen als Proteinquelle zu finden. Diese Proteine werden von beiden Geschlechtern für das Fliegen (GILBERT 1985) sowie zur sexuellen Reifung genutzt (IRVIN et al. 1999) und steigern ihre Lebensdauer. Weibchen benötigen die Proteine des Weiteren für die Eierproduktion (SCHNEIDER 1969; WACHT et al. 2000; LAUBERTIE 2011; CAMPOS-JIMÉNEZ et al. 2014; WOODCOCK et al. 2014). Dadurch, dass der Fortpflanzungserfolg der blüten-besuchenden Diptera unmittelbar von der Aufnahme des Pollens abhängt, kann der Pollen nicht nur als Anlockmittel, sondern auch als Lockspeise dienen. Allerdings konnte bei anderen Arten eine Lernfähigkeit beim Rüsselreflex beobachtet werden (KUGLER 1952; DAUMANN 1960).

Theoretisch lassen sich dem Rüsselreflex demzufolge drei Kategorien zuordnen: angeboren und nicht veränderbar, angeboren und veränderbar, nicht angeboren, aber erlernbar. *E. tenax* besitzt einen angeborenen und nicht veränderbaren Rüsselreflex (LUNAU & WACHT 1997a, b). Wenn der Rüsselreflex angeboren ist, kann nur gelber Pollen visuell gefunden werden. Neben dem

häufigen gelben Pollen gibt es allerdings auch Blüten, deren Pollen eine andere Farbe wie beispielsweise Grau, Braun, Weiß, Rot, Blau oder Schwarz hat (ROSE & BARTHLOTT 1994; MILLER et al. 2011). Durch die Färbung kann der Pollen in der Blüte getarnt oder zumindest schwerer detektierbar gemacht werden (LUNAU 1995), außerdem werden durch die fehlende Attraktivität bestimmte pollenfressende Blütenbesucher ausgeschlossen und für die Pflanze effizientere Bestäuber angelockt (MILLER et al. 2011). Individuen, welche keinen angeborenen Rüsselreflex besitzen, könnten jedoch lernen, auf verschiedene visuelle Reize zu reagieren und somit könnte auch nicht gelb gefärbter Pollen von erfahrenen Fliegen visuell detektiert werden. Dies ermöglicht den Tieren ein breiteres Nahrungsspektrum. Falls der Reflex nicht angeboren ist, haben die frisch geschlüpften Fliegen jedoch größere Schwierigkeiten, Nahrung zu finden. Sofern Individuen einen angeborenen Rüsselreflex besitzen, welcher durch Erfahrung verändert werden kann, sind sie in der Lage, frisch geschlüpft Pollen leicht zu finden. Unklar ist, ob Arten wie *Episyrphus balteatus* lediglich lernen können, auf unbelohnte Blütenmale nicht zu reagieren (DAUMANN 1960), oder ob sie auch auf andersfarbigen Pollen reagieren können.

Mit der folgenden Arbeit sollen vergleichende Untersuchungen mit Individuen verschiedener Schwebfliegenarten und -gattungen und auch anderer Fliegenfamilien durchgeführt werden, um zu testen, ob auch andere Arten einen angeborenen Rüsselreflex besitzen. Indem erfahrene Freifänge genutzt werden, kann überprüft werden, ob der Rüsselreflex, ähnlich wie bei *Eristalis* spp., nicht durch Erfahrung veränderbar ist. Reagieren alle Angehörigen der Syrphidae auf den visuellen Stimulus der Farbe Gelb mit einem Ausstrecken des Rüssels und berühren damit kleine gelbe Flächen oder lassen sich Unterschiede zwischen den Reaktionen feststellen? Und wenn Un-

terschiede vorhanden sind, wie lassen sich diese begründen?

Pollen dient den Pflanzen seit dem Beginn der Blüten-Bestäuber-Beziehung als Lockmittel und löst – wie bei *E. tenax* beobachtet – genetisch verankerte Reaktionen aus. Reagieren demzufolge neben den Schwebfliegen auch andere anthophile Vertreter von Dipterenfamilien, welche Pollen als Proteinquelle nutzen, auf die Farbe Gelb mit einem Ausstrecken des Rüssels? Die Arbeitshypothesen lauteten daher, dass die Freifänge aus der Familie der Syrphidae und aus anderen Familien einen mit *E. tenax* und *E. pertinax* vergleichbaren Rüsselreflex zeigen und den Rüssel reflexartig auf gelbe Flecken von Blütenattrappen ausstrecken. Generell sollte getestet werden, ob Dipteren in der Lage sind, Pollen visuell zu erkennen. Dazu wurde die Reaktion der Fliegen nach einer Hungerphase auf Blütenattrappen mit gelben Farbflecken getestet. Anschließend wurden die Fliegen mit gelbem Pollen gefüttert und diejenigen Fliegen, die Pollen fraßen, erneut auf Blütenattrappen mit gelben Farbflecken getestet.

2. Material und Methoden

Blütenerfahrene Imagines diverser Familien anthophiler Dipteren, insbesondere Arten von Gattungen der Schwebfliegen (Syrphidae), wurden auf eine durch gelbe Flecke ausgelöste Reaktion mit ihrem Rüssel (Rüsselreflex) untersucht.

Die Tiere wurden in Düsseldorf, Erkrath und Leverkusen zwischen Mai und August 2014 gefangen. Des Weiteren wurden einige Individuen von *Volucella* spp. und *Hemipenthes morio* in Ungarn gefangen und dort direkt getestet. Die Versuche in Ungarn fanden unter freiem Himmel mit ausreichend Sonnenlicht statt, wohingegen die Versuche in Deutschland in einem Raum mit tageslichtähnlicher Beleuchtung durchgeführt wurden. In der Zeit zwischen dem Fang und den Versuchen (2,5 bis 17 h) wurden

die Fliegen in Fanggläsern im Kühlschrank aufbewahrt. Den Tieren wurde lediglich Wasser, allerdings kein Zucker o. ä., zur Verfügung gestellt, so dass die Fliegen während der Versuche Hunger hatten. So sollte eine mögliche Verfälschung der Ergebnisse ausgeschlossen werden, da das Auslösen der Rüsselreaktion stark vom Hungerzustand der Tiere abhängig ist (LUNAU 1988).

Der Proteinbedarf ist abhängig von Alter und Geschlecht der Tiere. Da die Versuche mit Freifängen durchgeführt wurden, war das Alter der Versuchstiere unterschiedlich und kann die Ergebnisse beeinflusst haben. Weibchen haben aufgrund der Eierproduktion einen erhöhten Energiebedarf. Individuen von *Eristalis tenax* zeigen jedoch unabhängig ihres Geschlechts einen Rüsselreflex, weshalb keine Unterscheidung gemacht wurde und sowohl Weibchen als auch Männchen getestet wurden.

Innerhalb der Syrphidae wurden 379 Individuen von 45 Arten aus 23 verschiedenen Gattungen untersucht. Die Anzahl der getesteten Individuen pro Art sind in der Artenliste (Tab. 1) zu finden. Die Ergebnisse innerhalb der Schwebfliegen wurden auf Gattungsniveau ausgewertet.

Darüber hinaus wurden 165 Individuen aus elf weiteren Familien der Dipteren getestet. Die Anzahl der getesteten Individuen pro Art sind in der Artenliste (Tab. 2) zu finden. Die Ergebnisse dieser Individuen wurden auf Familienniveau ausgewertet.

Als Blütenattrappen, auf denen sich mittig fünf gelbe Farbflecke befanden, dienten Pappstreifen aus glänzendem Photopapier mit weißer Grundfläche, hellgelber Grundfläche oder blauer Grundfläche. Die Maße der Attrappen waren 5,5 cm x 0,7 cm oder 5,5 cm x 1,2 cm oder 5,5 cm x 2,0 cm. Die Breite der genutzten Attrappen wurde nach der Größe des Versuchstieres ausgewählt. Der Durchmesser der gelben Flecke betrug 1,6 mm auf der schmalen Attrappe, 2,0 mm auf der mittleren Attrappe und 2,7 mm auf der breiten Attrappe. Ein gut einsehbarer

Tunnel aus einer durchsichtigen, für UV-Licht durchlässigen Folie, in den die Attrappen gelegt wurden, bildete den Versuchsaufbau.

2.2. Versuchsgestaltung

Der Versuch war in drei Phasen gegliedert.

I. In der ersten Phase wurden die Fliegen in dem Tunnel auf die Blütenattrappen getestet. Um die Fliegen zur Futtersuche auf den Blütenattrappen zu motivieren, wurden sie unmittelbar vor dem Test mit einem in Zuckerwasser getränkten, weißen Filterpapier aufgenommen. Bei Kontakt der Tarsen mit der Zuckerlösung streckten die Fliegen den Rüssel aus und wurden umgehend, bevor sie die Lösung aufnahmen, auf das Ende der Attrappe gesetzt und in den Tunnel geschoben.

Die Reihenfolge der verschiedenen Grundflächen der Attrappen war bei jedem Testdurchlauf dieselbe: Zuerst wurde jede Fliege auf die Attrappe mit weißer Grundfläche getestet, dann auf die Attrappe mit gelber Grundfläche und schließlich auf die Attrappe mit blauer Grundfläche. Über jede Attrappe musste jedes Individuum dreimal laufen. Demzufolge hatten die Tiere pro Grundfläche 15 Möglichkeiten, auf einen gelben Fleck zu reagieren, und bei drei getesteten Grundflächenfarben insgesamt 45 Möglichkeiten für eine Rüsselreaktion auf gelbe Farbflecke. Als eine Reaktion wurde das Ausstrecken des Rüssels und Berühren eines gelben Flecks mit aufgeklappten Labellen gewertet.

II. In der zweiten Phase wurde den Fliegen nach einer halbstündigen Pause eine Messerspitze gelben, spanischen Blütenpollens vor weißem Hintergrund zum Fressen dargeboten. Die Dauer der Fütterung betrug 2 min. Während dieser Zeit wurde die Reaktion der Fliege auf den Pollen beobachtet und dokumentiert. Unterschieden wurde hierbei zwischen Fliegen, die nicht auf den Pollen reagierten, Fliegen, die auf den Pollen reagierten, indem sie ihren Rüssel

Tab. 1: Artenliste der 165 getesteten Diptera (n in Bezug auf Testphase 1).**Tab. 1:** Species list of the 165 tested Diptera (n refers to testing stage 1).

Gattung, Arten	n in Testphase 1
<i>Cheilosia</i>	
<i>C. spec.</i>	5
<i>C. chloris</i>	2
<i>C. maculata</i>	2
<i>C. soror</i>	2
<i>Chrysogaster</i>	
<i>C. cemiteriorum</i>	1
<i>Episyrphus</i>	
<i>E. balteatus</i>	23
<i>Eristalis</i>	
<i>E. abusiva</i>	2
<i>E. arbustorum</i>	2
<i>E. intricaria</i>	1
<i>E. lineata</i>	4
<i>E. pertinax</i>	26
<i>E. pratorum</i>	3
<i>E. tenax</i>	25
<i>Eumerus</i>	
<i>E. tuberculatus</i>	1
<i>Helophilus</i>	
<i>H. hybridus</i>	2
<i>H. pendulus</i>	22
<i>H. trivittatus</i>	15
<i>Melanostoma</i>	
<i>M. mellinum</i>	13
<i>M. scalare</i>	7
<i>Merodon</i>	
<i>M. equestris</i>	23
<i>Myathropa</i>	
<i>M. florea</i>	21
<i>Neoascia</i>	
<i>N. spec.</i>	1
<i>Parasyrphus</i>	
<i>P. punctulatus</i>	5

Gattung, Arten	n in Testphase 1
<i>Pipiza</i>	
<i>P. noctiluca</i>	2
<i>Pipizella</i>	
<i>P. spec.</i>	9
<i>Platycheirus</i>	
<i>P. spec.</i>	4
<i>P. albimanus</i>	5
<i>P. discimanus</i>	2
<i>P. pelatus</i>	1
<i>P. sticticus</i>	7
<i>Psilota</i>	
<i>P. anthracina</i>	3
<i>Scaeva</i>	
<i>S. pyrastris</i>	3
<i>Sphaerophoria</i>	
<i>S. spec.</i>	30
<i>S. scripta</i>	13
<i>Syritta</i>	
<i>S. pipiens</i>	30
<i>Syrphus</i>	
<i>S. ribesii</i>	14
<i>S. vitripennis</i>	4
<i>Volucella</i>	
<i>V. bombylans</i>	1
<i>V. inanis</i>	1
<i>V. pellucens</i>	11
<i>V. zonaria</i>	22
<i>Xanthandrus</i>	
<i>X. comtus</i>	1
<i>Xanthogramma</i>	
<i>X. pedissequum</i>	5
<i>Xylota</i>	
<i>X. spec.</i>	2
<i>X. segnis</i>	1

auf den Pollen ausstreckten und abtupften, jedoch den Pollen nicht aufnahmen, wenn sie ihn mit aufgeklappten Labellen berührten, sowie Fliegen, die auf den Pollen mit Rüsselreaktion reagierten und ihn fraßen. In dieser Versuchsphase konnte der Rüsselreflex neben dem visuellen Auslöser mit gelber Farbe auch gustatorisch und taktil ausgelöst werden.

III. In der dritten Phase, welche unmittelbar nach der zweiten Phase erfolgte, wurden diejenigen Tiere getestet, die in der ersten Phase nicht auf die gelben Flecke der Blütenattrappen reagierten, allerdings in der zweiten Phase eine Reaktion auf den Pollen zeigten. In diesem Versuchsteil wurden die Fliegen mithilfe eines Fangglases auf mehrere nebeneinander liegende, verschiedenfarbige Blütenattrappen

Tab. 2: Artenliste der 165 getesteten Diptera (n in Testphase 1).

Tab. 2: Species list of 165 tested Diptera (n refers to testing stage 1).

Familie, Subtaxa	n in Testphase 1
Bombyliidae	
<i>Hemipenthes morio</i>	12
Calliphoridae	
<i>Calliphora</i> spec.	14
<i>Lucilia</i> spec.	18
Conopidae	
<i>Sicus ferrugineus</i>	8
<i>Conops quadrifasciatus</i>	2
Empididae	
unbestimmt	17
Muscidae	
unbestimmt	20
<i>Graphomya maculata</i>	11
<i>Lispe nana</i>	4
Psychodidae	
Psychodinae	3
Sarcophagidae	
<i>Sarcophaga carnaria</i>	11
Sciomyzidae	
unbestimmt	4
Stratiomyidae	
<i>Microbrysa</i> spec.	4
Tachinidae	
<i>Cylindromyia pilipes</i>	9
<i>Ectophasia crassipennis</i>	1
<i>Eriothrix rufomaculata</i>	11
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	3
Tephritidae	
<i>Orellia tussilaginis</i>	13

geleitet. Die Testphase dauerte 1 min und die Beobachtung mindestens einer Reaktion auf einen gelben Fleck wurde als eine positive Reaktion gewertet, wobei die Grundfarbe der Attrappe nicht berücksichtigt wurde.

3. Ergebnisse

3.1. Ergebnisse der Versuche mit Vertretern der Familie der Syrphidae

I. Innerhalb der Syrphidae zeigten Arten aus fünf von 23 untersuchten Gattungen einen

Rüsselreflex. Fliegen aus den Gattungen *Eristalis*, *Neoascia*, *Xanthogramma*, *Helophilus* und *Volucella* streckten ihren Rüssel mindestens einmal auf die gelben Flecke der Blütenattrappen aus. Bei Arten der anderen getesteten Gattungen konnte keine Reaktion auf die gelben Male festgestellt werden (Abb. 1).

Von 39 untersuchten Vertretern der Gattung *Helophilus* zeigte nur ein Individuum der Art *H. trivittatus* eine Reaktion auf die gelben Flecke einer Attrappe und aus der Gattung *Neoascia* wurde nur ein Tier getestet, welches auf den gelben Fleck der Blütenattrappe mit weißer Grundfläche reagierte. Innerhalb der Gattung *Volucella* reagierten nur Individuen der Art *V. zonaria* auf die Blütenattrappen – wobei von *V. bombylans* und *V. inanis* jeweils nur ein Individuum getestet wurde. Von 22 Individuen der Art *V. zonaria* berührten 27 % die gelben Flecke auf Attrappen mit weißem Hintergrund und 9 % auf Attrappen mit hellgelbem Hintergrund mit dem Rüssel. Von der Gattung *Xanthogramma* wurden fünf Individuen der Art *X. pedissequum* getestet; alle Tiere streckten ihren Rüssel auf die gelben Flecke der verschiedenfarbigen Attrappen. Bei der Gattung *Eristalis* reagierten alle getesteten Arten mit hoher Häufigkeit.

Wird die Häufigkeit der mit dem Rüsselreflex reagierenden Individuen hinsichtlich der getesteten Grundflächenfarben verglichen, strecken die Fliegen ihren Rüssel signifikant häufiger auf die Blütenattrappen mit weißer Grundfläche aus (Wilcox-Test; $p < 0,05$); 87 % reagieren auf die gelben Flecke vor weißer, 61 % auf die gelben Flecke vor hellgelber und 71 % auf die gelben Flecke vor blauer Grundfläche.

II. In der zweiten Phase des Versuchs wurde getestet, ob die Fliegen auf Pollen reagieren und ihn fressen. Im Vergleich zu den Ergebnissen des ersten Versuchsteiles zeigten mehr Versuchstiere aus verschiedenen Gattungen mindestens eine Rüsselreaktion oder fraßen den Pollen sogar. Nur bei sieben von 19 Gat-

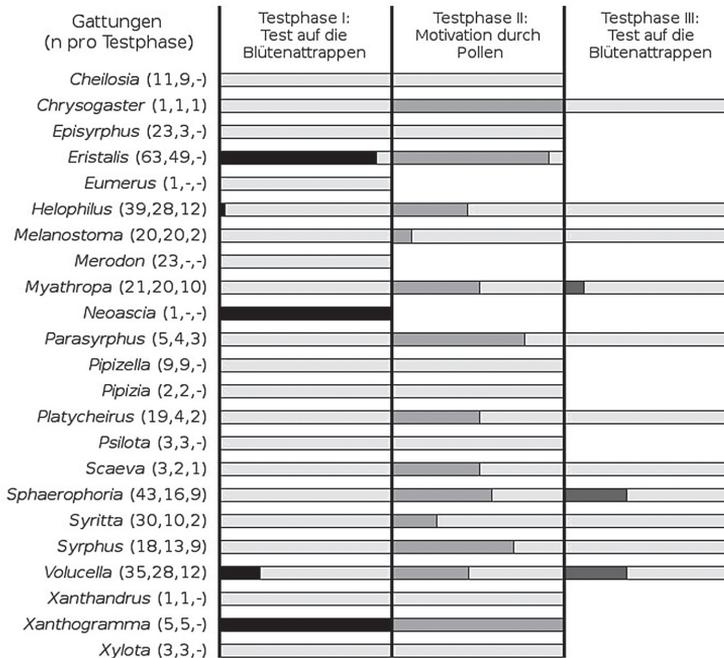


Abb. 1: Reaktionen der getesteten Fliegen verschiedener Gattungen der Syrphidae (Tab. 1) in den drei Testphasen in Prozent. Die Anzahl der Individuen pro Testphase ist in Klammern gezeigt. Schwarz: Anteil an Individuen, welche in der ersten Testphase mit einer Rüsselreaktion auf die gelben Flecke der Blütenattrappen reagierten; mittelgrau: Anteil an Individuen, welche in der zweiten Testphase auf Pollen reagierten (keine Unterscheidung zwischen Reaktion und Fressen); dunkelgrau: Anteil an Individuen, welche in der dritten Testphase direkt nach der Motivation durch Pollenfressen eine Rüsselreaktion auf gelbe Flecke zeigten; hellgrau: keine Reaktion.

Fig. 1: Reaction of tested flies in different genera of Syrphidae (Tab. 1) in the three testing stages given as percentage. The number of individuals in each testing stage is shown in brackets. Black: portion of individuals which extended their proboscis to the yellow spots on the flower dummies; medium grey: portion of individuals which responded to pollen (no distinction between proboscis extension and consumption); dark grey: portion of individuals which showed a proboscis reflex to the yellow spots immediately after the motivation by pollen feeding; light grey: no reaction.

tungen (*Cheilosia*, *Episyrphus*, *Pipiza*, *Pipizella*, *Psilota*, *Xanthandrus* und *Xylota*) reagierten die getesteten Individuen nicht auf den Pollen. Von 20 getesteten Fliegen aus der Gattung *Melanostoma* fraß nur eine Fliege den Pollen und eine weitere reagierte mit einem kurzen Ausstrecken des Rüssels auf die Pollennahrung. Bei der Mehrzahl der Gattungen zeigte annähernd die Hälfte der Versuchstiere eine Reaktion auf den Pollen, darunter auch jene, welche im ersten Versuchsteil nicht auf die gelben Flecke reagiert hatten (Abb. 1).

III. Im dritten Versuchsteil wurden nur Tiere getestet, welche im ersten Versuchsteil keine Reaktion zeigten, aber im zweiten Teil mindestens auf den Pollen reagierten. Aus der Gattung *Volucella* zeigten 33 % von zwölf getesteten Fliegen einen Rüsselreflex auf die gelben Flecke, aus der Gattung *Sphaerophoria* 33 % von neun getesteten Fliegen und aus der Gattung *Myathropa* 10 % von zehn getesteten Fliegen. Allerdings streckte die Fliege der Art *M. florea* den Rüssel nur über den gelben Flecken aus und berührte die

Attrappen mit dem Rüssel nicht, zeigte also keine vollständige Rüsselreaktion.

Aus der Gattung *Volucella* wurden im zweiten Versuchsteil drei Arten getestet: *V. zonaria* (n = 18), *V. bombylans* (n = 1) und *V. pellucens* (n = 9). Bei *V. zonaria* reagierten 60 % der Tiere und 20 % nahmen den Pollen auf. Auch die getestete *V. bombylans* fraß den Pollen, nur bei *V. pellucens* erfolgte keine erkennbare Reaktion auf das Pollenangebot. Von den *V. zonaria*-Individuen, welche auf den Pollen reagierten, zeigten im dritten Versuchsteil 27 % der Tiere eine Rüsselreaktion auf die gelben Flecke der Blütenattrappen. *V. bombylans* zeigte nach dem Fressen von Pollen eine zielstrebige Reaktion, welche sie im ersten Versuchsteil nicht gezeigt hatte.

Nach 10 min ohne weitere Stimulation durch Pollen oder gelbe Flecke wurde *V. bombylans* abermals auf die Attrappen gesetzt, um zu überprüfen, ob sie weiterhin auf die gelben Flecke reagiert. Dieses Mal konnte keine Reaktion festgestellt werden. Auch eine Fliege der Gattung *Sphaerophoria* reagierte, nachdem sie wenige Minuten nach dem dritten Versuchsteil abermals auf die Blütenattrappen gesetzt wurde, nicht mehr.

3.1. Ergebnisse der Versuche mit Vertretern anderer Diptera-Familien

Die Mehrzahl der getesteten Individuen aus verschiedenen Diptera-Familien reagierte nicht auf die gelben Flecke der Blütenattrappen. Die getesteten Individuen, welche nicht zu Arten der Syrphidae gehörten, wurden auf Familienniveau ausgewertet. Getestet wurden Imagines aus zwölf verschiedenen Diptera-Familien, darunter mit den Psychodidae eine Familie der Nematocera, sowie Syrphidae (Artenliste in Tab. 1) und zehn weitere Familien der Brachycera (Artenliste in Tab. 2). Individuen der Familien Bombyliidae, Stratiomyidae, und Empididae wurden als Vertreter der Unterordnung Orthorrhapha getestet. Conopidae, Sciomyzidae, Tephritidae, Muscidae, Calliphoridae,

Sarcophagidae, Tachinidae und Syrphidae zählen zu den Cyclorrhapha.

Ein durch die gelben Flecke ausgelöster Rüsselreflex zeigte sich ohne Berücksichtigung der Schwebfliegen nur in jeweils einer Art der Familie der Tachinidae, der Sarcophagidae, der Muscidae und der Conopidae (Abb. 2). Zwei von zehn getesteten Individuen von *Sicus ferrugineus* (Conopidae) reagierten auf die gelben Flecke von Attrappen mit weißem und blauem Hintergrund, wobei sie den Rüssel über den Flecken lediglich ausstreckten, die Attrappen jedoch nicht mit dem Rüssel berührten. Von den 35 getesteten Fliegen der Muscidae reagierte ein Individuum auf die gelben Flecke bei hellgelbem Hintergrund; drei Individuen einer Art der Sarcophagidae streckten ihren Rüssel auf die gelben Flecke bei weißem Hintergrund und ein Individuum der Tachinidae zeigte eine Rüsselreaktion auf die gelben Flecke der weißen und blauen Blütenattrappen. Die meisten der Versuchstiere jedoch liefen während des Versuches lediglich mehrmals über die Attrappen, ohne auf die gelben Flecke zu reagieren, oder putzten sich.

Die Mehrzahl der getesteten Dipteren fraßen Pollen beziehungsweise reagierten auf den Pollen, nachdem sie ihn mit den Vorderbeintarsen berührten (Abb. 2). Die getesteten Arten der Tephritidae, Conopidae und Psychodidae zeigten keinerlei Reaktionen auf den Pollen. Innerhalb der weiteren getesteten Familien konnte das Pollenfressen beobachtet werden, auch teilweise in verschiedenen Arten. Im Anschluss wurden die Individuen, welche eine Reaktion auf den Pollen gezeigt hatten, erneut auf die Attrappen geleitet und beobachtet, ob sie dieses Mal auf deren gelbe Flecke reagierten. Die Arten der Familie Sciomyzidae beachteten die Flecke weiterhin nicht. Je eine Fliege aus der Familie der Muscidae, der Calliphoridae, der Tachinidae und drei Fliegen aus der Familie der Sarcophagidae streckten ihren Rüssel nach der Fütterung mit Pollen auf die gelben Flecke der Attrappen aus.

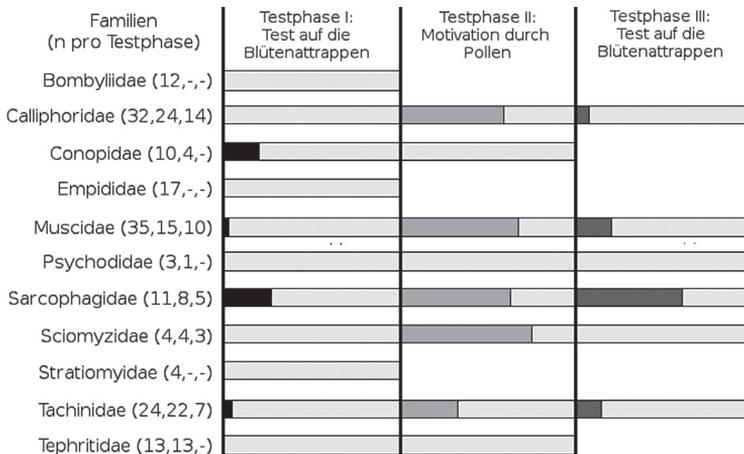


Abb. 2: Reaktionen der getesteten Fliegen verschiedener Familien der Dipteren ohne Syrphidae (Tab. 2) in den drei Testphasen in Prozent. Die Anzahl der getesteten Individuen pro Testphase ist in Klammern gezeigt. Schwarz: Anteil an Individuen, welche in der ersten Testphase mit einer Rüsselreaktion auf die gelben Flecke der Blütenattrappen reagierten; mittelgrau: Anteil an Individuen, welche in der zweiten Testphase auf Pollen reagierten (keine Unterscheidung zwischen Reaktion und Fressen); dunkelgrau: Anteil an Individuen, welche in der dritten Testphase nach der Motivation durch Pollenfressen eine Rüsselreaktion auf gelbe Flecke zeigten; hellgrau: keine Reaktion.

Fig. 2: Reaction of tested flies in different dipteran families except Syrphidae (Tab. 2) in the three testing stages given as percentage. The number of individuals in each testing stage is shown in brackets. Black: portion of individuals which extended their proboscis to the yellow spots on the flower dummies; medium grey: portion of individuals which responded to the pollen (proboscis extension and consumption); dark grey: portion of individuals which showed a proboscis reflex to the yellow spots immediately after the motivation by pollen feeding; light grey: no reaction.

Allerdings tastete die Fliege aus der Familie Tachinidae die komplette Attrappe von Fleck zu Fleck ab, folglich reagierte sie wohl nicht nur auf die Flecke. Dieses Verhalten zeigten auch zwei Fliegen aus der Familie der Sarcophagidae.

4. Diskussion

Die Arbeitshypothese lautete, dass die Freifänge aus der Familie der Syrphidae und der anderen Familien der Dipteren einen mit *Eristalis tenax* und *E. pertinax* vergleichbaren Rüsselreflex zeigen und den Rüssel reflexartig auf gelbe Flecke von Blütenattrappen ausstrecken. Die Versuche zeigten ein unerwartetes Ergebnis. Nur innerhalb von fünf der 23 getesteten Gattungen der Syrphidae zeigten Fliegen eine Reaktion auf

die gelben Flecke der Attrappen. Bei den Gattungen handelte es sich um *Eristalis*, *Xanthogramma*, *Neoascia*, *Volucella* und *Helophilus* (von *Neoascia* wurde allerdings nur ein Individuum getestet, bei *Helophilus* reagierte nur ein Individuum von 39 getesteten Tieren). Alle Individuen der getesteten Arten der Gattung *Eristalis* (*E. tenax*, *E. pertinax*, *E. lineata*, *E. abusiva*, *E. intricaria*, *E. arbustorum* und *E. pratorum*) streckten ihren Rüssel auf die gelben Flecke aus und fraßen den angebotenen Pollen. Dies bestätigt verschiedene Arbeiten, in denen *E. tenax* und *E. pertinax* als Versuchstiere dienten (LUNAU 1988; LUNAU & WACHT 1994, 1997a, b; WACHT et al. 1996, 2000).

Die Tiere reagierten häufiger auf die gelben Flecke der Attrappen mit weißer Grundfläche (87 %) gegenüber denen mit hellgelber

Grundfläche (61 %; Wilcox-Test; $p < 0,001$) und blauer Grundfläche (71 %; Wilcox-Test; $p < 0,05$). Diese Unterschiede werden deutlicher, wenn der erfolgte Rüsselreflex der Individuen, welche nicht zur Familie der Syrphidae gehören, miteinbezogen wird. Die Fliegen strecken ihren Rüssel zwar häufiger auf die gelben Flecke der Attrappen mit blauer Grundfläche (66 %) als auf die gelben Flecke vor gelber Grundfläche (60 %) aus, jedoch reagierten die meisten Fliegen auf die gelben Flecke der Attrappen mit weißer Grundfläche (90 %).

Laut dem Farbsehmodell nach TROJE (1993) besitzen Fliegen ein kategorielles Farbense-

hen und differenzieren Farben nach lediglich vier Kategorien (Abb. 3), wobei sie Farben, deren Farbloci in dieselbe Kategorie fallen, nicht unterscheiden können. Die Farbe der hellgelben Grundfläche fällt für die Fliegen wie das Gelb der gelben Flecken in die Kategorie Gelb (Abb. 3). Die Distanzen zwischen den Farbloci innerhalb einer Kategorie gelten als irrelevant, da Farben innerhalb einer Kategorie gleich gesehen werden (TROJE 1993), demnach sollten die Fliegen die gelbe Farbe der Flecken und des hellgelben Hintergrunds nicht unterscheiden können. Allerdings zeigten die Fliegen nur auf die gelben Flecke und nicht auf den hell-

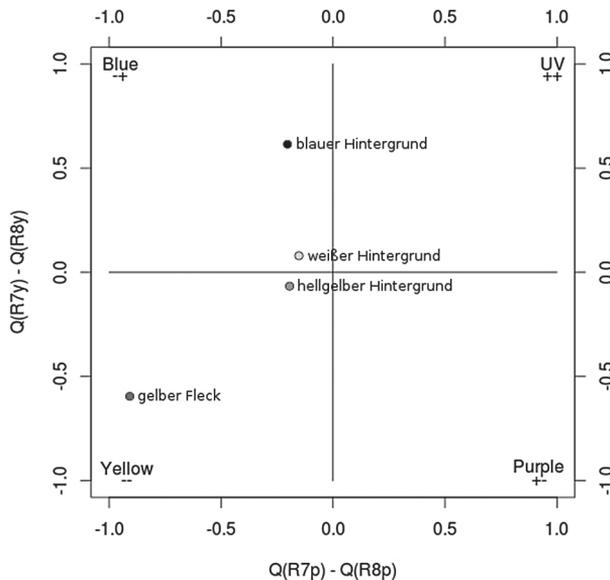


Abb. 3: Farbloci der im Experiment genutzten gelben Flecke und der verschiedenen Grundflächenfarben der Attrappen im Farbsehmodell nach TROJE (1993) unter Berücksichtigung der Beleuchtung im Versuchsraum. In den Ecken sind die Farbkategorien aufgeführt und als Achsen die Quantumcatches der Farbrezeptoren R7y, R8y, R7p und R8p: Gelbe Flecke und hellgelber Hintergrund fallen in die Kategorie Gelb (Yellow); weißer und blauer Hintergrund in die Kategorie Blau (Blue). Die Darstellung wurde mit der Funktion „flymod()“ von SCHULZE (2014 unveröffentlicht) erstellt. **Fig. 3:** Colour loci of the tested colours of the yellow spots and the different background colours of the flower dummies in the colour vision model after TROJE (1993) considering the experimental lighting conditions. The colour categories are listed in the corners of the diagram and quantum catches of the colour receptors R7y, R8y, R7p and R8p as axes: the yellow spots and light yellow background colour fall into the category yellow; white and blue background colours are categorised as blue. The figure was created with the function “flymod()” by SCHULZE (2014 unpublished).

gelben Untergrund einen Rüsselreflex und sind folglich in der Lage, diese beiden gelben Farben zu unterscheiden. Vergleicht man die Reflexion der beiden Farben, lassen sich Unterschiede feststellen: Die gelben Flecke reflektieren Licht mit einer Wellenlänge über 550 nm und absorbieren Licht kürzerer Wellenlänge; der hellgelbe Hintergrund reflektiert Licht mit einer Wellenlänge über 500 nm und etwas Licht einer Wellenlänge um 440 nm. Die Ursache dafür, dass die Fliegen keinen Rüsselreflex auf den hellgelben Hintergrund zeigten, kann in der Reflexion im blauen Wellenlängenbereich liegen. Bei Versuchen mit gelben Testlichtern bewirkte ein Hinzumischen von blauem Licht eine Hemmung des Rüsselreflexes (WACHT et al. 1996; LUNAU & WACHT 1997b). Des Weiteren ist die Farbintensität der gelben Punkte im Wellenlängenbereich über 550 nm höher. Zugleich reagieren die Fliegen signifikant häufiger auf die gelben Punkte vor weißer Grundfläche als auf die gelben Punkte vor blauer Grundfläche, obwohl sie nach dem Farbsehmodell diese Farben, welche beide in die blaue Kategorie fallen, ebenfalls nicht unterscheiden dürften. Diese Ergebnisse lassen Zweifel an der kategoriellen Wahrnehmung von Farben entstehen. Bei Untersuchungen des Rüsselreflexes bei *Eristalis tenax* wurde der Rüsselreflex nicht durch jeden Stimulus der Farbe Gelb ausgelöst (SCHULZE mdl. Mitteilung). Es ist fraglich, ob die Fehler im Farbsehmodell liegen und die Fliegen Farben innerhalb einer Kategorie unterscheiden können, oder ob das Farbsehen und die Kontrolle des Rüsselreflexes auf verschiedenen Mechanismen beruhen. In 13 von 20 im zweiten Versuchsteil getesteten Gattungen der Syrphidae wurde der Pollen zumindest von einzelnen Fliegen gefressen. Generell sind die meisten Schwebfliegen als Imagines nicht auf bestimmte Blüten spezialisiert, sondern fressen Nektar und Pollen wegen ihrer meist kurzen Rüssel von Blüten mit leicht zugänglichem Pollen, wie beispielsweise von Doldenblütlern,

Hahnenfußgewächsen, Korbblütlern, Rosengewächsen und Gräsern (BARKEMEYER 1994). Arten der Gattungen *Melanostoma* und *Platycheirus* fressen häufig an frei liegenden Staubbeuteln von Pflanzenarten, die überwiegend windbestäubt werden und demzufolge keinen Nektar als Belohnung bieten (HOLLOWAY 1976; IRVIN et al. 1999; WOODCOCK et al. 2014) und Individuen der Gattung *Xylota* nehmen verdrifteten Pollen von Windblütlern als Niederschlag von Blattoberflächen auf (SSYMAN & GILBERT 1993). Nachdem den Tieren in der zweiten Versuchsphase Pollen gefüttert wurde, reagierten Individuen der Gattungen *Volucella*, *Sphaerophoria* und *Myathropa* auf die gelben Flecke, welche zuvor keinen Rüsselreflex zeigten. Dieses Ergebnis unterscheidet sich von den bekannten Ergebnissen des Rüsselreflexes von *Eristalis*, welcher nicht veränderbar ist und nicht erlernt oder abtrainiert werden kann (LUNAU 1988; LUNAU & WACHT 1997b). Die Motivation durch Zuckerlösung genügte beispielsweise bei den Arten *Volucella bombylans*, *Sphaerophoria* spp. und *Myathropa florea* nicht, um ein Ausstrecken des Rüssels auf die gelben Flecke zu erzielen, sondern die Fliegen benötigten erst eine Motivation durch Pollen. Hierfür kann es zwei Möglichkeiten zur Erklärung geben: Zum einen kann der Rüsselreflex bei den Individuen angeboren sein, um den naiven, frisch geschlüpften Fliegen den Weg zur Nahrung zu zeigen, kann jedoch verlernt werden, so dass die Schwebfliegen nicht mehr mit dem Rüsselreflex auf gelbe Blütenmale reagieren und durch die Fütterung mit Pollen wieder erinnert werden. Zum anderen könnten die getesteten Schwebfliegen keinen angeborenen Rüsselreflex besitzen, anhand des dargebotenen Pollens jedoch lernen, dass die gelbe Farbe eine Futterquelle anzeigt und daher reagieren. Bei *Episyrphus balteatus* und Arten der Gattungen *Xylota*, *Melanostoma* und *Cheilosia* fand sich bei blütnenaiven, frisch geschlüpften Tieren eine Rüsselreaktion auf gelbe Stimuli (KUGLER

1952; WACHT et al. 1996; SUTHERLAND et al. 1999). Bei Individuen der Art *Episyrphus balteatus* konnte jedoch beobachtet werden, dass der angeborene Rüsselreflex durch Erfahrung verändert werden kann; erfahrene Tiere unterließen meist das Betupfen der gelb gefärbten, Pollen imitierenden Staminodien bei *Parnassia palustris* (Saxifragacea) (KUGLER 1952; DAUMANN 1960). Der Pollen der weißen Blüte von *P. palustris* ist kryptisch weiß gefärbt (LUNAU 1988; JAGEL 2013). In den durchgeführten Tests reagierten Arten der aufgeführten Gattungen weder auf die Blütenattrappen noch auf den Pollen (abgesehen von zwei der 20 getesteten Fliegen aus der Gattung *Melanostoma*). Die Tests wurden jedoch mit Blütenpollen von entomophilen Pflanzen durchgeführt. *Xylota* und teilweise *Melanostoma* ernähren sich von Pollen anemophiler Pflanzen. Vertreter dieser Gattungen besitzen somit einen angeborenen Rüsselreflex, der durch Erfahrung nicht mehr ausgelöst wird. Das würde gegen die erste Erklärungsmöglichkeit sprechen, da Vertreter dieser Gattungen nach der Fütterung mit Pollen hätten reagieren müssen. Ein weiterer Hinweis für die zweite Erklärungsmöglichkeit ist, dass wenige Minuten nach der Fütterung und der Reaktion auf die gelben Flecke *Volucella bombylans* und ein Individuum von *Sphaerophoria spec.* erneut keine Reaktion mehr auf die gelben Flecke zeigten. So kann davon ausgegangen werden, dass der Rüsselreflex bei Arten aus verschiedenen Gattungen der Syrphidae (*Eristalis*, *Xanthogramma*, *Neoascia*, *Episyrphus*, *Xylota*, *Melanostoma* und *Cheilosia*) angeboren ist, während Fliegen aus den Gattungen *Volucella*, *Sphaerophoria* und *Myathropa* den Rüsselreflex erlernen.

Folglich ist der Rüsselreflex bei Fliegen aus der Gattung *Eristalis* und vermutlich auch aus den Gattungen *Xanthogramma* und *Neoascia* angeboren und nicht durch Erfahrung veränderbar. Innerhalb Arten der Gattungen *Xylota*, *Episyrphus*, *Cheilosia* und *Melanostoma* gibt es einen angeborenen Rüsselreflex

(WACHT et al. 1996), der jedoch verlernt werden kann (KUGLER 1952; DAUMANN 1960). Erfahrene Individuen scheinen sich demzufolge nicht mehr von unbelohnten Blütenmalen täuschen zu lassen und reagieren während der Tests weder auf die gelben Flecke noch auf den Pollen. Ob Arten der Gattungen *Pipiza*, *Xanthandrus*, *Psilota* und *Pipizella*, welche ebenfalls keine Reaktion auf den Pollen und die gelben Flecke zeigten, ebenfalls einen angeborenen Rüsselreflex besitzen, den sie jedoch verlernen können, muss mit frisch geschlüpften Individuen getestet werden. Das Gleiche gilt für Vertreter der Gattungen *Eumerus* und *Merodon*, welche nicht auf den Pollen getestet wurden. Bei Fliegen aus den Gattungen *Myathropa*, *Sphaerophoria* und *Volucella* konnte ein Lernerfolg festgestellt werden. Um einen angeborenen Rüsselreflex sicher auszuschließen, müssten auch hier frisch geschlüpfte Individuen auf einen Rüsselreflex untersucht werden. Zwischen den Reaktionen der Arten der Gattung *Volucella* gibt es Unterschiede: Manche Individuen von *V. zonaria* reagierten bereits auf die Blütenattrappen und auch nach der Motivation durch Pollen konnten Reaktionen festgestellt werden; das Exemplar von *V. bombylans* zeigte erst nach der Fütterung mit Pollen einen Rüsselreflex, welcher allerdings bei der Wiederholung einige Minuten später nicht mehr stattfand, und Individuen von *V. pellucens* reagierten weder auf die Blütenattrappen noch auf den Pollen.

Bei einigen Schwebfliegen ist eine Gelbpräferenz bekannt (ILSE 1949; KUGLER 1950; LUNAU 1988, 1993, 2014; LUNAU & WACHT 1994; SUTHERLAND et al. 1999; KELBER 2001; SHI et al. 2009; PRIMANTE & DÖTTERL 2010), vermutlich, da sie viele gelbe Blüten mit frei zugänglichem Pollen besuchen (LUNAU unveröffentlicht). Werden die Ergebnisse hinsichtlich der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Syrphidae mithilfe verschiedener Stammbäume (ROTHERAY & GILBERT 1999; PÉREZ-BANÓN et al. 2003; STAHL et al. 2003; ROTHERAY & GILBERT

1999) verglichen, stellt man fest, dass das Fressen des Pollens und der Rüsselreflex im Stammbaum weit verteilt und nicht auf bestimmte Äste beschränkt sind. Nach dem Parsimonieprinzip, laut dem die einfachste und sparsamste Erklärung komplizierteren Erklärungen vorzuziehen ist (KNOOP & MÜLLER 2009), deutet dies auf eine unabhängige Entstehung des Verhaltens hin. Da der Rüsselreflex in verschiedene Kategorien eingeteilt werden konnte, welche ebenfalls nicht nur in bestimmten Ästen des Stammbaums auftreten, wird diese These unterstützt. Im Besonderen sticht hier die Gattung *Volucella* hervor. Innerhalb dieser Gattung zeigten die getesteten Arten wie bereits beschrieben unterschiedliche Reaktionen auf die Farbe Gelb. *V. zonaria* könnte einen ähnlichen, angeborenen Rüsselreflex wie *E. tenax* besitzen, obwohl sie seltener reagierte; *V. bombylans* scheint den Rüsselreflex erlernen zu können und *V. pellucens* reagierte weder auf die gelben Flecke noch auf den Pollen. Arten der Gattung *Psychoda* aus der Familie Psychodidae nehmen als Imagines keine Nahrung zu sich, Imagines anderer Arten sollen sich jedoch von Pflanzensäften und Nektar ernähren (LARSON et al. 2001; CUNZE-FISCHER 2010). Das Verhalten der Weibchen der Abortfliege *Psychoda phalaenoides* wird olfaktorisch beeinflusst. Es ist wahrscheinlich, dass visuelle Reize keine große Bedeutung für Arten der Familie Psychodidae haben und die getesteten Individuen daher nicht reagierten.

Bei Dipteren der Unterordnung Brachycera (Fliegen) wurde ein Rüsselreflex auf die gelben Flecke der Blütenattrappen nur innerhalb der Familien der Tachinidae, Sarcophagidae, Muscidae und Conopidae mit einer geringen Frequenz beobachtet.

Bei Arten der Bombyliidae, welche sich von Pollen ernähren, ist eine Orientierung im Nahbereich durch die Farbe Gelb bekannt (KNOLL 1921). Demnach kann gesagt werden, dass die getesteten Individuen der Art *Hemipenthes morio* sich nur nektarfressend er-

nähren und daher kein an das Pollenfressen angepasstes Verhalten zeigen, auch wenn das Fressen des Pollens nicht getestet wurde. Über die Lebensweise der adulten Wafflenfliegen ist nur wenig bekannt (SHEPPARD et al. 1994); man kann sie an potenziellen Larvenhabitaten und an Blüten finden (STUKE 2003). Adulte der schwarzen Wafflenfliege *Hermetia illucens* benötigen keine Nahrung, sondern zehren von ihren Energiedepots aus den Larvenstadien (TOMBERLIN & SHEPPARD 2002). Die getesteten Arten der Stratiomyidae reagierten nicht auf die gelben Flecke und ernähren sich vermutlich gar nicht von Pollen. Empididae sind Blütenbesucher, welche durch ihre langen, stechend-saugenden Mundwerkzeuge neben einer räuberischen Ernährung befähigt sind, Nektar aus Blüten mit offenem Nektar und längeren Kronröhren zu fressen (LARSON et al. 2001). Laut DOWNES & SMITH (1969) ernährt sich *Anthalia bulbosa* (Ocydromiinae) von Pollen. Jedoch zeigte keines der getesteten Tiere eine Reaktion auf die gelben Flecke der Attrappen; die Reaktion auf den Pollen wurde nicht getestet. Bei den Arten der Conopidae, welche sich von freiliegendem Nektar ernähren, müssten Versuche mit einer größeren Stichprobe angefertigt werden; zwei Individuen der Gemeinen Breitstirnblasenkopffliege *Sicus ferrugineus* (Conopidae) reagierten zwar im ersten Versuchsteil auf die gelben Flecke, wobei sie die Attrappen nicht mit dem Rüssel berührten, allerdings beachteten sie den Pollen nicht. Die getesteten Individuen aus den Familien Sciomyzidae und Tephritidae reagierten nicht auf die gelben Flecke der Blütenattrappen. Die Vertreter der Sciomyzidae jedoch reagierten auf den Pollen und fraßen ihn, zeigten jedoch keine Reaktion bei einem erneuten Test auf die Blütenattrappen. Neben Blüten fouragieren die Adulten an toten Insekten, Insekteneiern und Schnecken (BERG & KNUTSON 1978). Die getesteten Bohrfliegen reagierten nicht auf den Pollen. Die Imagines der Tephritidae besuchen die Wirtspflanzen der Larven

zur Eiablage (HENDRICHS et al. 1991); ihre Ernährungsweise ist nicht bekannt (LARSON 2001). Die Mittelmeerfruchtfliege *Ceratitis capitata* ernährt sich von verschiedenen Früchten, die sich unterschiedlich auf Flugdauer, Lebensdauer und Fertilität auswirken können (HENDRICHS et al. 1991). Außerdem hat die Ernährung der Männchen einen Einfluss auf die Rezeptivität der Weibchen bei späteren Kopulationen. Wenn sich der Sexualpartner von jungfräulichen Weibchen proteinarm ernährt, sind diese schneller wieder rezeptiv (BLAY & YUVAL 1997). Daher ist zu vermuten, dass zumindest die Männchen der Tephritidae keinen Pollen fressen.

Die Muscidae gelten besonders in arktischen und alpinen Regionen als wichtige Bestäuber; sie ernähren sich von Nektar und Pollen. Außerdem sind sie Kotbesucher und einige Arten leben räuberisch oder saugen Blut an Vertebraten (WILLEMSTEIN 1987). Da sie offenbar Pollen fressen, ist ein Rüsselreflex wahrscheinlich. Von 24 getesteten Fliegen der Calliphoridae fraßen 14 Fliegen Pollen und ein Tier streckte im Anschluss den Rüssel auf die gelben Flecke. Die Imagines der Calliphoridae sind anthophil und ernähren sich von Nektar und organischem Material, weshalb vermodernder Geruch eine anlockende Wirkung auf sie hat (WOODCOCK et al. 2014). *Calliphora erythrocephala*, *C. vomitoria* und *Lucilia caesar* wurden sehr häufig pollenfressend auf blühenden Ähren der windbestäubten *Ammophila arenaria* beobachtet (PORSCH 1956) und bei *L. cuprina* ist eine Präferenz der Farbe Gelb bekannt (FUKUSHI 1989). Bei erfahrenen Individuen von Arten der Gattung *Lucilia* wurde beobachtet, dass die Tiere meist die Pollen imitierenden Staminodien bei *Parnassia palustris* nicht mit ihrem Rüssel betupften (KUGLER 1952). Sarcophagidae ernähren sich als Imagines von Aas, Dung und Früchten oder nehmen Zucker aus Nektar, Honigtau oder Baumsäften auf (WOODCOCK et al. 2014). Außerdem fand man am Rüssel eines Miltogramminae-Weibchens (Sarcophagidae) der Gattung

Sphexcapatodes Pollenkörner kleben (ZHANG et al. 2014), weshalb auch Pollen vermutlich als Nahrungsquelle genutzt wird. Nach der Motivation durch Pollen streckten drei Individuen der Sarcophagidae ihren Rüssel auf die gelben Flecke aus, wobei zwei nicht nur die gelben Flecke mit dem Rüssel berührten, sondern die gesamte Attrappen von einem Fleck zum anderen abtasteten. Dieses Verhalten ist demzufolge vermutlich nicht als Rüsselreflex zu bezeichnen, deutet jedoch dennoch darauf hin, dass die Fliegen die gelbe Farbe mit Pollen verbinden. Die Muscidae, Calliphoridae und Sarcophagidae haben eine ähnliche Lebensweise und bevorzugen bei der Fernorientierung „schmutziggelbe“, „fahlbläuliche“ und „schwärzlich purpurne Blütenfarben“ (MÜLLER 1881). Wegen ihres breiten Nahrungsspektrums sind sie weniger stark von Pollen abhängig als die Schwebfliegen und es ist fraglich, ob sie einen angeborenen Rüsselreflex benötigen.

Laut LUNDGREN (2009) sind die Tachinidae wegen der Morphologie ihrer Mundwerkzeuge nicht in der Lage, Pollenkörner zu fressen. Allerdings können sie die Inhaltsstoffe aus dem Pollenkitt mit Speichel gelöst aufnehmen. Der Pollen scheint jedoch für viele nearktische Tachiniden-Arten, welche auch wochenlang bei einer Fütterung nur von Zucker überleben, kein limitierender Faktor zu sein (LUNDGREN 2009); auch die getesteten Arten reagierten in einer geringen Häufigkeit auf den visuellen Reiz und den Pollen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass das Pollenfressen innerhalb der Unterordnung Brachycera weit verbreitet ist. Einen Rüsselreflex auf gelbe Flecke zeigten jedoch nur wenige Individuen und auch in geringerer Häufigkeit im Vergleich zu den Schwebfliegen der Gattung *Eristalis*. Nur Arten der Calyptratae (Tachinidae, Sarcophagidae, Muscidae und Calliphoridae) zeigten eine Reaktion auf die gelben Flecke, aber zum Teil erst nach der Motivation durch Pollenfressen. Da die Häufigkeit der

Reaktionen gering war, müssten Versuche mit frisch geschlüpften, blütennaiven Individuen durchgeführt werden. Nach den Ergebnissen könnte es sich lediglich um einen erlernten Rüsselreflex handeln, da die Calliphoridae beispielsweise erst nach der Fütterung mit Pollen reagierten (vgl. mit Ergebnissen von *Myathropa*, *Sphaerophoria* und *Volucella*). Dennoch kann gesagt werden, dass Dipteren (Tachinidae, Calliphoridae, Muscidae und die Syrphidae-Gattungen *Myathropa*, *Sphaerophoria* und *Volucella* zeigten Reaktionen auf visuelle Reize der Farbe Gelb nach der Fütterung von Pollen) die Farbe Gelb mit Pollen assoziierten. Zur Detektion des Pollens scheinen viele Fliegen offenbar andere Mechanismen zu nutzen.

Danksagung

Wir danken SIMON BLÜMEL für die Nachbestimmung der Versuchstiere, BRIAN SCHULZE für seine Unterstützung mit der Programmiersprache R und dem Plotten der Farbloci in das Farbsehmodell sowie NAOMI BOGACZYK und SABINE KONZMANN für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- BARKEMEYER, W. (1994): Untersuchungen zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (Diptera: Syrphidae) – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen 31: 1-514; Hannover
- BERG, C.O., & KNUTSON, L. (1978): Biology and systematics of the Sciomyzidae. Annual Review of Entomology 23: 239-258.
- BERNARD, G.D., & STAVENGA, D.G. (1979): Spectral sensitivities of reticular cells measured in intact, living flies by an optical method. Journal of Comparative Physiology A 134: 95-107.
- BLAY, S., & YUVAL, B. (1997): Nutritional correlates of reproductive success of male mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). Animal Behaviour 54: 59-66.
- BOTHE, G. (1984): Schwebfliegen. Hamburg, Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung
- CAMPOS-JIMÉNEZ, J., MARTÍNEZ, A.J., GOLUBOV, J., GARCÍA-FRANCO J., & RUIZ-MONTIEL, C. (2014): Foraging behavior of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and *Lycastirrhyncha nitens* (Diptera: Syrphidae) on *Pontederia sagittata* (Commelinales: Pontederiaceae) on a disturbed site. Florida Entomologist 97: 217-223.
- CUNZE-FISCHER, H. (2010): Schmetterlingsmücken, [online] <http://insektoid.info/muecken/schmetterlingsmuecken> [17.01.2015]
- DAUMANN, E. (1960): Über die Bestäubungsökologie der *Parnassia*-Blüte. Biologia Plantarum 2: 113-125.
- DOWNES, J.A., & SMITH, S.M. (1969): New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). The Canadian Entomologist 101: 404-408.
- FUKUSHI, T. (1989): Learning and discrimination of coloured papers in the walking blowfly *Lucilia cuprina*. Journal of Comparative Physiology A 166: 57-64.
- GILBERT, F. (1985): Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology* 10: 385-392.
- HENDRICH, J., KATSOYANNOS, B.J., PAPA, D.R., & PROKOPY, R.J. (1991): Sex differences in movement between natural feeding and mating sites and trade-offs between food consumption, mating success and predator evasion in mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 86: 223-231.
- HOLLOWAY, B.A. (1976): Pollen-feeding in hoverflies (Diptera: Syrphidae). New Zealand Journal of Zoology 3: 339-350.
- ILSE, D. (1949): Colour discrimination in the dronefly, *Eristalis tenax*. *Nature* 163, 255-256.
- IRVIN, N.A., WRATTEN, S.D., FRAMPTON, C.M., BOWIE, M.H., EVANS, A.M., & MOAR, N.T. (1999): The phenology and pollen feeding of three hover fly (Diptera: Syrphidae) species in Canterbury, New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 26: 105-115.
- JAGEL, A. (2013): *Parnassia palustris* – Sumpfhierblatt (Parnassiaceae). Jahrbuch des Bochumer Botanischen Vereins 4: 225-228.
- JAHR, G. & GOTTSCHALK, W. (1973): Das Pollenschlauch-Wachstum von *Pisum*-Mutanten unter Berücksichtigung der freien Aminosäuren. Theoretical and Applied Genetics 43: 281-290.
- KELBER, A. (2001): Receptor based models for spontaneous colour choices in flies and butterflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 231-244.

- KNOLL, F. (1921): *Bombylius fuliginosus* und die Farbe der Blumen. *Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft* 12: 1-120.
- KNOOP, V., & MÜLLER, K., (2009): *Gene und Stammbäume: Ein Handbuch zur molekularen Phylogenetik*. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg.
- KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlamffliege (*Eristalomyia tenax*). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 32: 328-347.
- KUGLER, H. (1952): Blütenökologische Untersuchungen mit Goldfliegen (Lucilien). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 64: 327-341.
- LARSON, B.M.H., KEVAN, P.G., & INOUE D.W. (2001): Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist* 133: 439-465.
- LAUBERTIE, E.A., WRATTEN, S.D., & HEMPTINNE, J. (2011): The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biological Control* 61: 1-6.
- LUNAU, K. (1988): Angeborenes und erlerntes Verhalten beim Blütenbesuch von Schwebfliegen – Attrappenversuche mit *Eristalis pertinax* (Scopoli) (Diptera, Syrphidae). *Zoologische Jahrbücher: Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 92: 487-499.
- LUNAU, K. (1993): Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia* 49: 1002-1010.
- LUNAU, K. (1995): Notes on the colour of pollen. *Plant Systematics and Evolution* 198: 235-252.
- LUNAU, K. (2000): The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 89-111.
- LUNAU, K. (2014): Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A* 200: 497-512.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1994): Optical releasers of the innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* 174: 575-579.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997a): Innate flower recognition in the hoverfly *Eristalis tenax* L. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 481-484.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997b): Signalfunktion von Pollen. *Biologie in unserer Zeit* 27: 169-181.
- LUNDGREN, J.G. (2009): *Relationships of natural enemies and non-prey food*. Springer; Brookings SD.
- MAZUR, J.E. (2006): *Lernen und Verhalten*. Pearson; München.
- MILLER, R., OWENS, S.J., & RØRSLETT, B. (2011): Plants and colour: flowers and pollination. *Optics & Laser Technology* 43: 282-294.
- MÜLLER, H. (1881): *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben*. Wilhelm Engelmann; Leipzig.
- PÉREZ-BAÑÓN, C., ROJO, S., STÄHLS, G., & MARCOS-GARCÍA, A.M. (2003): Taxonomy of European *Eristalinus* (Diptera: Syrphidae) based on larval morphology and molecular data. *European Journal of Entomology* 100: 417-428.
- PORSCH, O. (1956): Windpollen und Blumeninsekt – eine Anregung. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 103: 1-18.
- PRIMANTE, C., & DÖTTERL, S. (2010): A syrphid fly uses olfactory cues to find a non-yellow flower. *Journal of Chemical Ecology* 36: 1207-1210.
- ROSE, M.-J., & BARTHLOTT, W. (1994): Coloured pollen in Cactaceae: a mimetic adaption to hummingbird-pollination. *Botanica Acta* 6: 402-406.
- ROTHERAY, G., & GILBERT, F. (1999): Phylogeny of palaeartic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 1-112.
- SCHNEIDER, F. (1969): Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. *Annual Review of Entomology* 14: 103-124.
- SHEPPARD, D.C., NEWTON, G.L., THOMPSON, S.A., & SAVAGE, S. (1994): A value added manure management system using the black soldier fly. *Bioresource Technology* 50: 275-279.
- SHI, J., LUO, Y.-B., BERNHARDT, P., RAN, J.-C., LIU, Z.-J., & ZHOU, Q. (2009): Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbigerrum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae). *Plant Biology* 11: 17-28.
- SSYMANK, A., & GILBERT, F. (1993): Anemophilous pollen in the diet of syrphid flies with special reference to the leaf feeding strategy occurring in Xylotini (Diptera, Syrphidae).

- Deutsche Entomologische Zeitschrift 40: 245-258.
- STÄHLS, G., HIPPA, H., ROTHERAY, G., MUONA, J., & GILBERT, F. (2003): Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology* 28: 433-450.
- STUKE, J.-H. (2003): Die Stratiomyidae und Xylomyidae (Diptera) Niedersachsens und Bremens. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 6: 831-856.
- SUTHERLAND, J.P., SULLIVAN, M.S., & POPPY, G. M. (1999): The influence of floral character on the foraging behaviour of the *Epsyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 157-164.
- TOMBERLIN, J.K., & SHEPPARD, D.C. (2002): Factors influencing mating and oviposition of black soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) in a colony. *Journal of Entomological Science* 37: 345-352.
- TROJE, N. (1993): Spectral categories in the learning behaviour of blowflies. *Zeitschrift für Naturforschung* 48c: 96-104.
- WACHT, S., LUNAU, K., & HANSEN, K. (1996): Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 50-53.
- WACHT, S., LUNAU, K., & HANSEN, K. (2000): Chemosensory control of pollen ingestion in the hoverfly *Eristalis tenax* by labellar taste hairs. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 193-203.
- WIEGMANN, B.M., YEATES, D.K., THORNE, J.L., & KISHINO, H. (2003): Time Flies, a new molecular time-scale for brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology* 52: 745-756.
- WILLEMSTEIN, S.C. (1987): An evolutionary basis for pollination ecology. Leiden; Brill Academic Publishers.
- WOODCOCK, T.S., LARSON, B.M.H., KEVAN, P.G., INOUE, D.W., & LUNAU, K. (2014): Flies and flowers II: Floral attractants and rewards. *Journal of Pollination Ecology* 12: 63-94.
- ZHANG, M., CHU, W., PAPE, T., & ZHANG, D. (2014): Taxonomic review of the *Sphexapatodes ornata* group (Diptera: Sarcophagidae: Miltoigramminae), with description of one new species. *Zoological Studies* 53: 48-60.

Rebecca Sternke-Hoffmann
 Prof. Dr. Klaus Lunau
 AG Sinnesökologie
 Institut für Neurobiologie
 Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
 Universitätsstraße 1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: lunau@uni-duesseldorf.de
 Rebecca.Sternke-Hoffmann@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Sternke-Hoffmann Rebecca, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Vergleichende Untersuchungen des Rüsselreflexes bei blütenbesuchenden Fliegen. Comparative Studies of the Proboscis Reflex in Flower-Visiting Flies 55-71](#)