Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

| Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. A | Nr. 340 | 23 S. | Stuttgart, 15. 12. 1980 |
|---|---|---|---|---|

# Besonderheiten der Biologie und Morphologie von *Fleuria lacustris* (Diptera: Chironomidae)

## Peculiarities concerning the Biology and Morphology of *Fleuria lacustris* (Diptera: Chironomidae)

SMITHSONIAN
SEP 3 1981
LIBRARIES

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 20 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

(1.) *Fleuria lacustris* Kieff. lives in masses, which, however, can be confined even to a part of a small pond. In a pond district near Erlangen (Southern Germany) — the most southern locality known — they are concentrated at the feeding places of a fish pond. — Several years existence of masses of *Fleuria* cause the development of masses of other insects, especially predators like *Lispe tentaculata* (Muscidae) which live at the same habitats in the larval and adult stages (Chapter 3.).

(2.) Males and females of *Fleuria lacustris* live together in the crowded masses. Their sex ratio usually is near 1:1. Exceptionally, a maximum of 94 percent females was observed (Chapter 4.).

(3.) Despite their excellent flying abilities, *Fleuria lacustris* does not perform the dancing swarms which are so common in Chironomidae. In both sexes the wings are differentiated by an enlarged hind margin near the cubital fork, with slight quantitative sexual dimorphism. It is supposed that this enlarged wing improves the manoeuvrability. According to respective observations, this would — even under windy conditions — facilitate the consistency of the crowded masses which are situated in exposed special places (Chapter 5.).

(4.) The abdomen of older males is short, and its hypopygium is twisted: permanent hypopygium inversum. The abdomen of newly hatched males is long, its hypopygium is not distorted. The abdominal modification is based on a contraction, i. e. folding of all intersegmental membranes during the first hours after eclosion, and a subsequent distortion of maximally 180°. The distortion takes place exclusively within membraneous parts of segment 7, which is elongate and distally differentiated. Tergit 7 and sternit 7 differ slightly (Chapter 6.3.). Since these structures are bilaterally symmetrical, the distortion is possible to the right as well as to the left. Both occur with equal frequency (Chapter 6.).

(5.) True copulae take place exclusively with newly hatched, light brown females, which are recognized by the males at a distance of 1—2 cm. The male stands on the

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

female or is slipped at one side. The abdomen of the female is curved dorsally and slightly distorted, the abdomen of the male is curved ventrally and its hypopygium distorted about 160 ° (Chapter 7.).

(6.) The middle and hind legs are specialized and sexually dimorphic considering shape and setal armature. The transformation of the tarsal segments into a semicircle is the maximal specialization of the males. These parts are placed around the female abdomen during copulation (Figs. 18—20).

(7.) The egg-masses of *Fleuria lacustris* are in dry condition zylindrical and glass-like, i. e. hard, inflexible, brittle, and clear. That is a peculiarity among Chironomidae. Put into water they expand within seconds, while the eggs, as usual, are arranged in a special configuration (Chapter 8.).

## Zusammenfassung

(1.) *Fleuria lacustris* Kieff. bildet lokale Massenvorkommen, die eng auf einen bestimmten Teil eines kleinen Teiches begrenzt sein können. Im „Fränkischen Weiherland" bei Erlangen, dem bisher südlichsten Fundpunkt überhaupt, konzentrieren sie sich auf Futterstellen eines Karpfenteichs. — Ihr Massenvorkommen zieht Massenentwicklung anderer Insekten nach sich, vor allem solcher, die sowohl im Larvenzustand wie als Imagines räuberisch an denselben Orten leben, z. B. *Lispe tentaculata* (Muscidae).

(2.) Männchen und Weibchen von *Fleuria lacustris* leben gemeinsam in dichtgedrängten Massen, wobei die Weibchen in der Regel zahlenmäßig überwiegen. Als Extremwert wurde ein Weibchen-Anteil bis 94 % beobachtet.

(3.) Trotz hervorragenden Flugvermögens bildet *Fleuria lacustris* keine der bei Chironomidae üblichen Tanzschwärme in der Luft. In diesem Zusammenhang sind auch die Fühler der Männchen reduziert. Die Flügel weisen bei beiden Geschlechtern eine Erweiterung des Flügelhinterrandes auf; diese und weitere Merkmale sind sexualdimorph quantitativ unterschiedlich. Als Funktion dieser Besonderheiten wird eine erhöhte Wendigkeit im Flug angesehen, die bei starkem Wind einen Zusammenhalt der exponiert sitzenden *Fleuria*-Ansammlungen erleichtert.

(4.) Ältere Männchen weisen ein kurzes Abdomen mit einem verdrehten Klammerapparat auf (permanentes Hypopyguim inversum). Frisch geschlüpfte zeigen langes Abdomen mit unverdrehtem Hypopyg. Die Abdomen-Veränderung betrifft zunächst Verkürzung durch Einfaltung aller Intersegmentalmembranen, dann eine Hypopygdrehung bis 180 °. Die Torsion erfolgt an membranösen Zonen innerhalb von Segment 7. Dieses ist verlängert und distal stark differenziert, wobei Tergit und Sternit etwas verschieden sind (siehe Kapitel 6.3.) Da die Strukturen bilateral-symmetrisch sind, ist die Torsion sowohl nach rechts wie nach links möglich, was auch gleich häufig vorkommt.

(5.) Echte Kopulae finden nur mit frisch geschlüpften, noch hell gefärbten Weibchen statt, die aus 1—2 cm Entfernung von den Männchen erkannt werden. Das Männchen steht auf dem Weibchen oder ist seitlich herabgerutscht. Das Abdomen des ♀ ist nach dorsal gekrümmt und leicht gedreht, das des ♂ ist nach ventral gekrümmt, das Hypopyg um ca. 160 ° verdreht.

(6.) Die Mittel- und Hinterbeine sind in Form und Beborstung spezialisiert und sexualdimorph verschieden. Maximalspezialisierung der ♂♂ ist die Umformung der Tarsenglieder zu einem Halbkreis. Diese Teile werden bei der Copula um das ♀-Abdomen gelegt (Abb. 18—20).

(7.) Als Besonderheit unter den Chironomidae sind die Gelege von *Fleuria lacustris* im trockenen Zustand dreidimensional-zylindrische Gebilde von glasartiger Härte, Sprödigkeit und Klarheit. Legt man sie in diesem Zustand in Wasser, so quellen sie innerhalb weniger Sekunden auf, wobei sich die Eier, wie üblich, nach einem bestimmten System anordnen. Diese Quellfähigkeit bleibt jahrelang erhalten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## Inhalt

1. Einleitung . . . . . 3
2. Material und Methode . . . . . 4
3. Ökologische Hinweise . . . . . 4
4. Zahlenverhältnis zwischen Männchen und Weibchen . . . . . 5
5. Flugvermögen und Flügelmorphologie . . . . . 7
5.1. Flugverhalten . . . . . 7
5.2. Flügelform: Besonderheiten und Sexualdimorphismus . . . . . 7
5.3. Deutung des funktionellen Zusammenhangs von Flugverhalten und Flügeldifferenzierungen . . . . . 8
5.4. Zusammenhang zwischen Flugverhalten und Fühlerbau . . . . . 10
6. Biologie und Morphologie des permanenten Hypopygium inversum von *Fleuria* 11
6.1. Auswirkung der Fixierung . . . . . 11
6.2. Drehrichtung . . . . . 12
6.3. Drehungsmechanik . . . . . 12
6.4. Geschwindigkeit der Ausfärbung, Abdomenverkürzung und Hypopygdrehung . . . . . 14
7. Kopulationsverhalten . . . . . 16
7.1. Scheinkopulae (♂+♀, ♂+♂) . . . . . 17
7.2. Echte Kopulae (Zustandekommen) . . . . . 17
7.3. Kopulationshaltung . . . . . 18
7.4. Allgemeiner Vergleich der Kopulationsstellung . . . . . 19
8. Besonderheiten der Beine . . . . . 21
9. Besonderheiten der Gelege von *Fleuria* . . . . . 22
10. Literatur . . . . . 23

## 1. Einleitung

Morphologisch wie ethologisch-ökologisch bildet *Fleuria lacustris* Kieffer eine Ausnahme unter den Zuckmücken. Sie gehört einerseits zu den Seltenheiten, denn in der Literatur ist sie nur von einer einzigen Fundstelle (Norddeutschland) gemeldet [1]) — andererseits entwickelt sie lokal solche Massenvorkommen, daß man im Extremfall 1000 Exemplare von einem einzigen Schilfblatt keschern kann.

Als ethologische Besonderheiten sind in erster Linie ihr extremer Drang zu engstem Sozialkontakt — ohne sexuelle Aktivität — und die damit zusammenhängenden Verhaltensweisen zu nennen, sowie ihr tagsüber sonnenexponierter Aufenthalt in Massenansammlungen auf ungeschützten Stellen der Vegetation (cf. Schlee 1980). Ganz ungewöhnlich ist auch der hohe Anteil der Weibchen, die sich in den Massenansammlungen — mitten zwischen den Männchen — aufhalten (siehe Kapitel 4.).

Einige ethologische Eigentümlichkeiten des Schwarm- und Kopulationsverhaltens stehen in direkter Beziehung zu morphologischen Abweichungen von der bei Chironomidae üblichen Norm: Die weibchenartigen Fühler der Männchen, die modifizierten Flügel und der ständig um mindestens 90° verdrehte Kopulationsapparat der Männchen — permanentes Hypopygium inversum (Kapitel 5.—7.).

[1]) Ein neuer Fund (unpubliziert) aus dem Rheinland wird von Dr. A. Kureck, Zoologisches Institut Köln, untersucht.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## 2. Material und Methode

Die Ergebnisse basieren einerseits auf Freilandbeobachtungen, die teilweise zusammen mit meiner Frau, HEIDE-BERNA SCHLEE, in einem Teichgebiet in Nordbayern angestellt wurden: Moorweihergebiet bei Erlangen („Großer Weiher"), 5. und 7. August 1975; 31. Juli 1976; 8., 13. und 14. August 1976; 16. und 17. Juni 1980. Lufttemperatur im Schatten zwischen 22°C und 25°C (kurzzeitig bis 27°C), Wassertemperatur 21—25°C; 16. und 17. Juni 1980, Luft 20—22°C. Im Freiland wurden wieder Fotoobjektive von 50 mm und 135 mm Brennweite als Lupen zur genauen Detailbeobachtung benutzt. Alle weiteren Auswertungen, vor allem solche, zu denen Mikroskope benötigt wurden, erfolgten natürlich im Labor.

Das Belegmaterial (ca. 10 000 Exemplare) befindet sich in der Sammlung alkoholkonservierter Arthropoden in der Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

## 3. Ökologische Hinweise

Man muß annehmen, daß *Fleuria* offenbar über Jahre unauffällig existierte, ehe sie plötzlich zu spektakulärer Massenentwicklung überging. (Diese trat in einem Teichgebiet auf, das ich jahrelang intensiv in Bezug auf Chironomidae beobachtet hatte, und zwar gerade an einer oft begangenen Stelle, wo diese Erscheinung auch bei wesentlich geringerer Intensität aufgefallen wäre.)

Der „*Fleuria*-Teich" wird zur Karpfenfütterung mit Fertigfutter beschickt. Diese Intensivfütterung wird erst seit wenigen Jahren durchgeführt — und das dürfte die Ursache für die plötzliche Massenentwicklung von *Fleuria* sein. Die größten Massen fanden sich um die Hauptfutterstelle.

Hierzu paßt auch die merkwürdige Feststellung, daß die *Fleuria*-Massen nur an einem einzigen Teich, sogar nur auf zwei kleinen, 50—100 m langen Uferabschnitten vorkommen. Auf anderen Seiten des Teiches fehlen die Massen ebenso wie auf Nachbarteichen oder in anderen Teichgruppen (bei Krausenbechhofen, sowie in und um Neuhaus).

Auch nach Jahren der Massenentwicklung an einem Teichabschnitt besteht diese Verteilung noch. Die Ausbreitungswirkung ist minimal; bei den letzten Beobachtungen (Juni 1980, also nach mindestens fünfjähriger Massenentwicklung) konnten wir auf Nachbarteichen einzelne *Fleuria*-Exemplare und kleine Grüppchen von je 5—10 Tieren auf dem Schilf finden.

Der Teich muß als stark eutroph gelten, denn am Ufer findet man die Reste des Karpfenfutters, und große Flächen sind mit Algenwatten bedeckt. Wie fast alle diese Teiche des Gebiets ist auch dieser ohne Zufluß. Die Teiche werden nur durch Regen gefüllt. Im extrem regenarmen Sommer 1976 mit der besonders großen Massenentwicklung von *Fleuria* war der Wasserstand noch um einen halben Meter niedriger als gewöhnlich und die Maximaltiefe betrug nur 10 bis 50 cm.

Mit der hohen Wassertemperatur (Kapitel 2.), die bei dem flachen Gewässer bis zum Teichgrund gilt, und mit der Belastung durch stark zehrendes organisches Material dürfte der Sauerstoffgehalt im Schnitt sehr gering gewesen sein. Offenbar liegen in dieser Kombination für *Fleuria* ideale Entwicklungsmöglichkeiten: Die wochenlang zu beobachtenden *Fleuria*-Massen müssen nämlich alle paar Tage aus ganz neuen Individuen bestehen, denn die Lebensdauer der Imagines ist wie bei den anderen Chironomiden kurz. Bei *Fleuria* stellte ich meist

3 ± 1 Tage fest. Dieser Wert gilt selbst nach ausgiebiger Nahrungsaufnahme der *Fleuria*-Imagines (cf. Schlee 1977a).

Diese mehrjährige Massenansammlung von *Fleuria* zieht offenbar eine vermehrte Entwicklung ihrer Feinde nach sich: Dies gilt in besonderem Maße für *Lispe tentaculata* (ein räuberisch lebender Vertreter der Muscidae = Stubenfliegenverwandten), deren Imagines wir nirgends in so großer Zahl finden konnten wie im Bereich der *Fleuria*-Massen. Da überdies ihre Larven als Chironomiden-Räuber bekannt sind, läuft also der ganze Entwicklungszyklus parallel, und daher ist eine gleichzeitige Massenentwicklung von Räuber und Beute besonders gut verständlich. (Nähere Beobachtungen über verschiedene *Fleuria*-Räuber bei Schlee 1977b.)

Die Massen der *Fleuria*-Imagines sind nicht nur rund um den Teich sehr ungleich verteilt, sondern eigentümlicherweise auch an den Massen-Stellen selbst: Normalerweise, d. h. wenn kein starker Wind störend eingreift, überziehen die *Fleuria*-Massen die hohen Schilfblätter nur am teichseitigen Rand des schmalen Schilfgürtels, während seine Breite nur 1—2 m beträgt. Offenbar fliegen die auf der Teichfläche schlüpfenden Imagines nur zum nächstgelegenen Uferabschnitt und streben dort auf die nächsterreichbaren höchsten Pflanzen zu maximaler Sonnenexposition und Sozialkontakt (Schlee 1980). Sie verharren dort und zeigen weder Expansionsdrang noch bilden sie hochfliegende Schwärme, die mit größeren Individuenzahlen leicht verdriftet werden könnten.

Nur bei starkem Wind wird die Verteilung diffuser. Wenn die *Fleuria* von den Schilfblättern abgeschüttelt werden, sammeln sie sich auch auf den niedrigeren Teilen der Vegetation, und geringe Mengen sind dann auch für einige Zeit wenige Meter entfernt zu finden.

Wenn die *Fleuria*-Massen zunächst wie ausschließlich aus ♀♀ bestehend erscheinen, so ist das eine Täuschung, die durch Abfangen der beobachteten Exemplare und Untersuchung unter stärkerer Vergrößerung berichtigt werden muß.

Daß die ♂♂ und ♀♀ von *Fleuria* im Freiland schlecht voneinander zu unterscheiden sind, liegt daran, daß die ♂♂ — im Gegensatz zu den allermeisten Chironomiden — keine buschigen Fühler aufweisen, und daß die satteldachartig gestellten milchig-weißen Flügel bei den ausgefärbten, aktiven Tieren das Abdomen-Ende verdecken. — Nur bei den frisch geschlüpften, noch hell gefärbten Exemplaren sind die Geschlechter gut unterscheidbar, denn das Abdomen überragt noch weit das Flügelende (Kapitel 6.). Außerdem ist ihre Fluchtaktivität „normal" (wie bei den anderen Chironomiden), d. h. gering im Vergleich mit ausgefärbten *Fleuria*-Exemplaren. Diese zeigen nämlich, wenn sie gefangen werden sollen, eine geradezu rasende Laufaktivität und Beweglichkeit, hohe Abflugbereitschaft, sowie Unempfindlichkeit gegenüber Alkoholtropfen. Selbst bei Übergießen mit Vereisungsmittel (Chloraethyl) laufen die Tiere meist noch ein Stück weit und stürzen sich oft noch vom Blatt. — Auch die räuberischen Dipteren (Schlee 1977b) haben ihre Schwierigkeiten, *Fleuria* zu halten und zu lähmen.

## 4. Zahlenverhältnis zwischen Männchen und Weibchen

Ungeachtet der wirklich in der Population schlüpfenden ♂♂ und ♀♀ treten bei den Schwärmen der Chironomiden in der Regel nur die ♂♂ in Mengen in Erscheinung: Sie bilden zu je Dutzenden oder Hunderten Tanzschwärme in der

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Luft, die von jeweils einzelnen ♀♀ angeflogen werden. Nach oder schon während der sofortigen Paarung entfernen sich die ♀♀ wieder von der Männchen-Ansammlung.

*Fleuria* weicht davon in *jeder* Hinsicht ab. Insbesondere ist der Anteil der ♀♀ an den Massenansammlungen stets erheblich. In der Regel bestehen die *Fleuria*-Massen etwa je zur Hälfte aus beiden Geschlechtern; im Extremfall stellten wir 94 % Weibchen fest (Tab. 1).

Tabelle 1. Zahlenverhältnis von ♂♂:♀♀ in den Massenaggregaten von *Fleuria lacustris* in ein und derselben Population.

| | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 5. 8. 75 | 42 % | ♂♂ | : | 58 % | ♀♀ | (n = 1314; | 555 | ♂♂ | : | 759 | ♀♀) |
| 5. 8. 75 | 49 % | ♂♂ | : | 51 % | ♀♀ | (n = 35; | 17 | ♂♂ | : | 18 | ♀♀) |
| 5. 8. 75 | 54 % | ♂♂ | : | 46 % | ♀♀ | (n = 90; | 49 | ♂♂ | : | 41 | ♀♀) |
| 5. 8. 75 | 69 % | ♂♂ | : | 31 % | ♀♀ | (n = 32; | 22 | ♂♂ | : | 10 | ♀♀) |
| 31. 7. 76 | 74 % | ♂♂ | : | 26 % | ♀♀ | (n = 2010; | 1483 | ♂♂ | : | 527 | ♀♀) |
| 8. 8. 76 | 6 % | ♂♂ | : | 94 % | ♀♀ | (n = 1061; | 61 | ♂♂ | : | 1000 | ♀♀) |
| 14. 8. 76 | 11 % | ♂♂ | : | 89 % | ♀♀ | (n = 900; | 95 | ♂♂ | : | 805 | ♀♀) |
| 16. 6. 80 | 47 % | ♂♂ | : | 53 % | ♀♀ | (n = 2155; | 1016 | ♂♂ | : | 1139 | ♀♀) |
| Gesamtwerte: | | | | | | | | | | | |
| | ca. 43 % | ♂♂ | : | 57 % | ♀♀ | (n = 7597; | 3298 | ♂♂ | : | 4299 | ♀♀) |

Alle in der Tabelle ausgezählten Tiere sind von den Blättern gekeschert, wobei jeweils die Gesamtheit der zusammensitzenden Individuen gefangen wurde.

Zur Deutung sind verschiedene Gesichtspunkte zu berücksichtigen:

(a) Der geringe Weibchen-Anteil von 26 % am 31. 7. 76 repräsentiert wahrscheinlich — trotz der Absicherung mit über 2000 ausgezählten Individuen — nicht die normale Geschlechterzusammensetzung der *Fleuria*-Aggregate, sondern einen Spezialfall. Da ununterbrochen besonders starker, böiger Wind wehte, wurden häufig *Fleuria*-Ansammlungen aufgewirbelt, wenn Schilfblätter dagegen schlugen. Dabei war zu beobachten, daß ein Teil der *Fleuria* sich gegen den Wind gut behaupten konnte und erfolgreich wieder nach oben auf die hohen Pflanzen flog, wo sie zum Teil wieder auf derselben Stelle landeten. Andere *Fleuria*, wohl vorwiegend die schwereren Weibchen, fielen zu Boden oder hatten sichtlich Schwierigkeiten, wieder gegen den Wind in die höheren Regionen der Vegetation zu gelangen. Am Boden wurden auch viele von *Lispe* gefressen. — Die selektive Eliminierung der ursprünglich in den *Fleuria*-Haufen vorhanden gewesenen ♀♀ dürfte also in diesem Fall die Ursache für den relativ hohen Männchen-Anteil darstellen.

(b) Nach Fittkau (1968: 264) ist der Anteil der Chironomiden-Männchen zu Beginn der Schwärmperiode hoch und bei deren Abklingen überwiegt die Zahl der ♀♀. (Dies ist auf die schlüpfenden Tiere bezogen, nicht auf die Schwärme.) — Ob man die hier vorliegenden Zahlen in dem Sinne deuten darf, bleibt aber weiteren Untersuchungen — in engen Abständen über die ganze Schwärmperiode verteilt — vorbehalten, denn die manchmal überraschend großen Variationsbreiten mahnen zur Vorsicht bezüglich der Schlußfolgerungen.

Hohe Anteile von ♀♀ sind auch von einigen anderen Chironomiden mit ähnlicher „substratgebundener" Lebensweise bekannt. Hirvenoja (1960: 159) gibt für die auf

der Wasseroberfläche schwärmende *Corynocera ambigua* von vielen Proben ein Geschlechterverhältnis von annähernd 1 :1 an, und zwar praktisch über die ganze Schwärmperiode. — Eigene Beobachtungen an derselben Species erbrachten allerdings überraschenderweise ein Verhältnis von 230♂♂ : 1 ♀ (11. 3. 67, Nordbayern: Schwandorfer Teichgebiet bei Amberg). — PALMÉN (1962: 158, 159) fand für *Allochironomus crassiforceps* ein Geschlechterverhältnis von etwa 1:1, und eine Schwankung des Männchen-Anteils von 56 % am Anfang der Schlüpfperiode bis 43 % am Ende.

In keinem dieser Fälle wurde ein so extremer Weibchen-Überschuß wie hier bei *Fleuria* beobachtet; der interessanteste Aspekt dabei ist, daß es überhaupt zu solch hohen Weibchen-Konzentrationen bei Chironomiden kommen kann.

## 5. Flugvermögen und Flügelmorphologie

### 5.1. Flugverhalten

Das Flugvermögen von *Fleuria* ist sehr gut: *Fleuria* kann besser als andere Chironomidae ihrer Körpergröße gegen den Wind anfliegen. Selbst bei kräftigem, böigem Wind (der die Schilfblätter 0,25 bis 0,50 m hin- und herwedelte) war innerhalb 10—20 sek ein großer Teil der *Fleuria*-Individuen wieder auf dem Schilfstock oder dessen Nachbarn gelandet, von dem sie abgestreift worden waren — obwohl sie der Wind beim Abstreifen zunächst blitzschnell 0,5 bis 1,5 m weit davongetrieben hatte; sie können also gegen starken Wind zurückfliegen. Die anderen Chironomidae wären bei diesem Wind einfach verdriftet worden oder — die großen Arten — hätten sich hinter Deckung vielleicht zu einem Tanzschwarm formiert; sie wären aber nicht gegen den Wind zu ihrem alten Sitzplatz zurückgekehrt.

Daß ein anderer Teil der *Fleuria* sich 1—2 m entfernt auf der niedrigeren Krautschicht niederließ und wieder andere zu Boden fielen, wird mit dem plötzlich-unfreiwilligen „Start" aus einem mehrschichtigen Haufen sowie aus ungeordneter Ausgangslage, und mit der unterschiedlichen Konstitution (Alter, legereife ♀♀) zusammenhängen.

Auch die zu Boden fallenden *Fleuria* fliegen innerhalb weniger Sekunden — sobald sie sich auf die Füße gestellt haben — wieder steil nach oben und fliegen die Schilfblätter (oder andere Vegetation) zielgerichtet an.

Richtige Tanzschwärme, wie sie bei den Chironomidae-Männchen sonst üblich sind, werden von *Fleuria* nicht gebildet, obwohl das vom Flugvermögen her möglich wäre: Die abgeschüttelten *Fleuria* fliegen, besonders bei Wind, nicht immer mit stetig gleichbleibender Flugleistung zum Schilfblatt, sondern lassen oft (wie spielerisch wirkend) mehr oder weniger periodisch mit ihrer Fluginten-sität nach, so daß sie kurz in der Nähe anderer fliegender *Fleuria* „verharren", oder sie steigen vertikal bei plötzlich verstärkter Flugleistung und lassen sich dann wieder etwas abwärts fallen (ähnlich Trichoceridae, Ephemeroptera). Insgesamt wirkt die fliegende *Fleuria*-Menge wie ein noch nicht gut koordinierter Flugschwarm mit unregelmäßigen Bewegungen und großen Abständen (10 bis 30 cm) der Individuen voneinander. Die Erscheinung ist aber nach 10—20 sek vorbei, da sich die *Fleuria* dann schon wieder auf einer Unterlage niedergelassen haben.

### 5.2. Flügelform: Besonderheiten und Sexualdimorphismus

Die Flügelform von *Fleuria* — sowohl bei ♂♂ wie bei ♀♀ — weist als Besonderheit eine Erweiterung des Flügels im Bereich der Cubitus-Gabel auf: Der

Flügelrand ist hier, zwischen den Einmündungen der Adern $cu_1$ und $cu_2$ (übliche Aderbenennung), ausgebuchtet. Die Flügelfläche (Flügelmembran) geht kontinuierlich und ohne Besonderheiten in diese Erweiterung über, ebenso die Struktur und Beborstung der Flügelkante selbst.

Die Flügel von ♂♂ + ♀♀ unterscheiden sich quantitativ bezüglich der Ausbuchtung und anderer Merkmale:

(1.) Die absolute Größe ist verschieden: Männchen-Flügel sind kleiner (ca. 2,8 mm gegenüber ca. 3,0 mm bei ♀♀).

Bei einem Vergleich, bei dem Männchen- und Weibchen-Flügel zeichnerisch auf gleiche Länge gebracht und übereinander projiziert wurden, zeigt sich:

(2.) Der Weibchen-Flügel ist relativ schmaler; außer dem proximalen und apikalen Fünftel liegt der Flügelhinterrand inclusive der bauchigen Erweiterung beim ♂ maximal 50—60 $\mu$m weiter caudal als die Flügelkontur des ♀.

(3.) Die Einmündungen von $r_1$, $r_{2+3}$ sowie die Querader rm liegen bei den ♂♂ weiter distal (um den Betrag von 1—2 Durchmessern (Dicken) von rm, d. h. ca. 30—60$\mu$ näher an der Flügelspitze). Die Gabelungsstelle fcu liegt aber auf identischer Position, so daß die Lagebeziehungen zwischen rm und fcu bei ♂♂ und ♀♀ unterschiedlich erscheinen: beim ♂ liegt fcu „unter" dem Distalende von rm, beim ♀ „knapp distal".

Die Lage der anderen Adern (inclusive Mündung von $r_{4+5}$) ist identisch.

Die Beschreibung des Flügelhinterrandes als „abgestutzt" (Goetghebuer 1937: 50) ist irreführend. In Wirklichkeit ist der Flügel nicht „abgeschnitten", sondern, im Gegenteil, um eine zusätzliche Fläche erweitert.

### 5.3. Deutung des funktionellen Zusammenhangs von Flugverhalten und Flügeldifferenzierungen

Daß der Flügel von *Fleuria* Besonderheiten aufweist, ist insofern überraschend, als man die Art nur selten fliegen sieht, und man daher zunächst nicht erwartet, daß besondere Differenzierungen notwendig oder von Nutzen wären.

Man sieht die *Fleuria* vorwiegend in ruhenden Massen, in denen sich die Tiere nicht oder nur laufend bewegen. Weder bilden *Fleuria* die bei Chironomiden üblichen Tanzschwärme, noch fliegen sie weiter als nötig vom Schlüpfort bis zur nächstgelegenen hohen Ufervegetation. Eher würde man daher zunächst also Reduktionserscheinungen statt Differenzierungen erwarten.

Genauere Beobachtungen zeigen aber ein besonders gut ausgebildetes Flugvermögen, und zwar insbesondere für einen sicheren, zielstrebigen Anflug, der auch bei erheblichem Wind gewährleistet ist (Kapitel 5.1.).

Die anderen Chironomiden verhalten sich gerade in diesem Punkt ganz anders: Werden sie gestört, so fliegen sie steil nach oben ungezielt in den freien Luftraum und entschwinden, ohne wieder in die Nähe zurückzukehren. — Auch wenn sie aus ungestörtem Flug (auch: Schwarmflug) landen, geschieht das mehr als langsames Herabschweben von oben, wobei es scheint, als wäre der Landeplatz letztlich zufällig.

Offenbar ist das Bestreben der *Fleuria*, exponiert (zur Sonne, und damit aber auch zum Wind) in dichten Ansammlungen zu sitzen und diese Aggregate auch bei schwierigen Flugbedingungen wieder zu erreichen, ein dominierendes Verhaltensmerkmal. Nach den vorliegenden Beobachtungen erscheint mir dies der-

Smithsonian Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

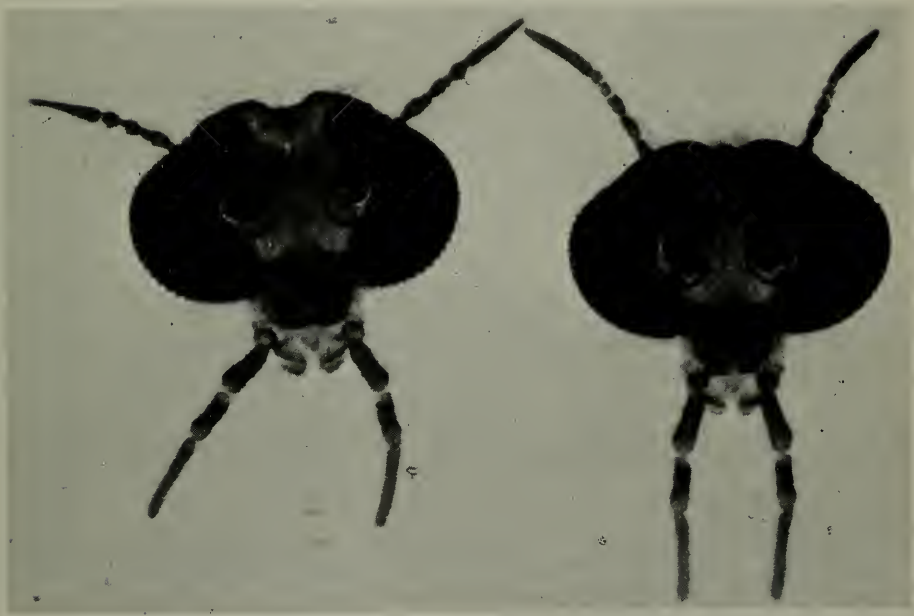

Abb. 1—4. *Fleuria lacustris*. Flügel des ♀ (oben) und des ♂ (unten). Länge: 3,4 mm; 3,0 mm. (Beide Tiere wurden gemeinsam gefangen.) — Kopf: Geringfügiger Sexualdimorphismus zwischen ♀ (links) und ♂ (rechts). Kopfbreite 0,7 mm. — Abb. 1—20 vom Verfasser.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

zeit als plausibelste Erklärung für den biologischen Sinn dieser morphologischen Spezialisierung der Flügel.

Die Wirkungsweise kann folgendermaßen vermutet werden: Die vergrößerte Flügelfläche kann eine fallschirmartige Bremswirkung beim Absturz (siehe unten) haben; und die Plazierung der Flügelverbreiterung (Flügelhinterrand-Distalhälfte; stabilisiert durch die Einrahmung mittels der Cubitus-Gabel) dürfte die Wendigkeit erhöhen, z. B. eine wirksame Hebelwirkung zum schnelleren Drehen des Tieres um seine Längsachse ermöglichen.

Man muß ja bedenken, daß die Tiere dicht gepackt zu Hunderten eng aneinander und mehrschichtig übereinander (cf. Schlee 1980) sitzen, wobei die Tiere eines Haufens verschieden orientiert sind und sich zum Teil mit dem Rücken nach unten befinden. Werden sie durch Windeinwirkung plötzlich und unfreiwillig abgeschüttelt, so besteht weder eine ausreichende Individualdistanz zum freien Gebrauch der Flügel noch eine geregelte fluggerechte Raumorientierung. Vielmehr fallen sie in beliebiger Raumlage und behindern sich außerdem gegenseitig. Daher kommt der schnellen Rückführung in die normale Fluglage und der schnellen Einstellung der Flugrichtung gegen den Wind oder zu bestehenden *Fleuria*-Aggregaten hin eine besondere Bedeutung zu. Andernfalls ist der Sturz bis zum Boden, auf die Wasseroberfläche oder zu weites Abdriften die Folge.

### 5.4. Zusammenhang zwischen Flugverhalten und Fühlerbau

Im Zusammenhang mit dem Fehlen der Tanzschwärme der Männchen ist auch das Fehlen der typischen ♂-Fühler-Konstruktion zu sehen. Aus den für Chironomidae-♂♂ typischen sogenannten Federbusch-Antennen werden Fühler, die sich kaum von den üblichen ♀♀-Fühlern unterscheiden. Der Umbau betrifft nicht nur die Zahl, die Länge und den Absteh-Winkel der langen Fühlerborsten, sondern auch die Zahl und Form der Fühlerglieder und die Gesamtlänge. Die typischen ♂♂-Fühler mit ihren langen Borstenbüscheln dienen den Chironomidae allgemein als Gehörorgan zum akustischen Zusammenfinden der artreinen Tanzschwärme der ♂♂ und dem akustischen artspezifischen Erkennen der Geschlechter aus größerer Entfernung. Sie sind also Anpassungen zum akustischen Partnerfinden. Bei substratkopulierenden Arten der Chironomidae ist allgemein eine Reduktion dieser Anpassungen festzustellen. *Fleuria* bildet dabei keine Ausnahme. Aus den Freilandbeobachtungen ist zu schließen: (1.) Die Fernorientierung erfolgt optisch — zunächst die grundsätzliche Suche nach den nächstgelegenen höchsten Pflanzenteilen, dann aus ca. 0,5 bis 1 m das Erkennen der *Fleuria*-Ansammlungen. (2.) Die Nahorientierung aus 1—2 cm erfolgt einerseits chemisch durch den Geruchsinn, nämlich beim Aufsuchen echter oder vermeintlicher Geschlechtspartner (siehe Kapitel 7.1., 7.2.), und andererseits möglicherweise kombiniert optisch und chemisch (Geschmackssinn auf den Tarsen) beim Aufsuchen der Kontaktpartner der *Fleuria*-Aggregate (Schlee 1980, Abb. 3—9). (3.) Die endgültige Entscheidung, ob ein arteigener Geschlechtspartner gefunden ist, erfolgt, wie üblich, taktil-mechanisch durch Verklammerung der Kopulationsapparate.

## 6. Biologie und Morphologie des permanenten Hypopygium inversum von *Fleuria*

Da bei Freilandbeobachtungen das Hypopyg in der Regel von den milchigtrüben Flügeln überdeckt ist, fällt seine Drehung dort nicht auf (und bei frisch geschlüpften Tieren, bei denen das Abdomenende noch die Flügel überragt, ist es unverdreht). Im Labor untersuchte Tiere überraschen dann durch ein stark gedrehtes Hypopyg: alkoholfixierte zeigen Drehungswinkel von 0—180° (häufig 45—90°), unfixiert gestorbene Tiere meist 180°.

Die Existenz einer solchen Hypopyg-Drehung bei *Fleuria* war offenbar bisher übersehen worden: Goetghebuer (1937: 50) erwähnt keine Hypopyg-Drehung. Fittkau (1968) beschrieb daher eine im Amazonasgebiet sowie in Nicaragua vorkommende Chironomide *(Siolimyia amazonica* Fittkau 1968 = *Goeldichironomus* nach Reiss 1974: 86) als „bisher einzige voll flugfähige Chironomide mit einem Hypopygium inversum" (Fittkau 1968: 264).

*Fleuria* muß aber auch dazu gerechnet werden. Da hier günstigere Beobachtungs- und Testbedingungen vorliegen als bei der neotropischen Art, versuchte ich einige Details über die Biologie des Hypopygium inversum zu ermitteln.

### 6.1. Auswirkung der Fixierung

In den *Fleuria*-Ansammlungen selbst kann die Lage des Hypopygs nicht untersucht werden.

An ungestört lebenden Tieren ist es nicht sichtbar (siehe oben), und lebende Tiere, die etwa mit der Pinzette gehalten werden, bewegen alle Körperregionen heftig, um sich zu befreien. Man kann sie höchstens einzeln in Glasröhrchen setzen, warten bis sie nicht mehr so schnell umherlaufen und dann durch das Glas beobachten. Für große Mengen ist diese Methode also nicht geeignet. Nach Fixierung ist das aber kein Problem. Allerdings muß auch geprüft werden, ob und wie weit die Fixierung selbst Auswirkungen auf den Torsions-Winkel hat.

Von 32 ♂♂, die unter Mikroskopbeobachtung alkoholfixiert wurden, zeigten 28 (darunter alle 7 vorher in Essigäther betäubten) keine Veränderung der Drehung während der Fixierung: Trotz mancher Bewegungen der Hypopygien blieb letztlich die vorher erreichte Torsion bestehen.

Untersucht: 1 × 70°; 4 × 90°; 1 × 100°; 6 × 120°; 3 × 150°; 3 × 160°; 6 × 170°; 2 × 175°; 2 × 180° Torsion ($x_{28} = 140° \pm 34°$).

Nur 4 ♂♂ veränderten den Drehungswinkel, indem das Hypopyg in die vorher eingeschlagene Richtung weitergedreht wurde: Je 1 Exemplar 45°→90°; 90°→160°; 100°→120°; 120°→150° Torsion. — Der Aktivitätszustand des Tieres ist nicht ausschlaggebend für das unterschiedliche Verhalten: Tiere, die schon recht lahm waren, konnten ihre Hypopygdrehung verstärken oder konstant lassen, ebenso wie voll aktive Tiere.

Insgesamt kann man davon ausgehen, daß das Ausmaß der bei alkoholfixierten Tieren vorgefundenen Hypopyg-Drehung zu einem sehr hohen Prozentsatz (88 %) auf natürlichem Wege zustande gekommen ist.

### 6.2. Drehrichtung

Die Drehrichtung nach rechts bzw. nach links ist praktisch gleich häufig: Die 95 ♂♂ einer Probe vom 14. 8. 76 enthielten 47 nach rechts und 48 nach links gedrehte Hypopygien; 100 ♂♂ vom 31. 7. 76 ergaben ein Verhältnis von genau 50:50.

### 6.3. Drehungsmechanik

Die Torsion erfolgt innerhalb von Segment 7. Dieses ist verlängert (um die Hälfte länger als die sklerotisierten Teile der Abdominalsegmente 2—6) und stark (und dorsal und ventral ähnlich) differenziert. Die basale Hälfte ist in ganzer Breite sklerotisiert, von der distalen Hälfte nur die armförmigen Lateralteile (Medianbereich hyalin). Als Modell der Drehmechanik kann man sich einen Autofahrer vorstellen, der mit gestreckten Armen das Lenkrad (jeweils seitlich) hält und dieses ohne Griffwechsel dreht: Die Arme entsprechen den sklerotisierten Randstreifen, der Zwischenraum zwischen den Armen entspricht der hyalinen und daher leicht verwindbaren Medianmembran, das Lenkrad dem Segment 8 [das ebenfalls etwa kreisförmigen Querschnitt aufweist und das nahezu einteilig ist, d. h. Tergit und Sternit sind nicht durch eine breite faltbare Lateralmembran (wie sie an den Segmenten 1—7 vorliegt) getrennt, sondern die stark sklerotisierten Bereiche grenzen direkt aneinander].

Dieses Funktionsprinzip liegt offenbar auch bei *„Siolimyia"* (= *Goeldichironomus) amazonica* vor (Fittkau 1968, fig. 10, 11) — und nur bei dieser, nicht aber z. B. bei *Clunio marinus*, wo die Torsion durch Beteiligung aller Segmente 5 bis 8 entsteht (Dordel 1973: 168).

In der feineren Gliederung unterscheiden sich Tergit 7 und Sternit 7: Beim Tergit geht die sklerotisierte Basalhälfte direkt in die sklerotisierten „Arme" über („Tergitanker"); am Lateralrand umgebogen und mit einer durchgehenden stark sklerotisierten Längsleiste gestützt. Bei Sternit 7 sind die „Arme" durch einen hyalinen Zwischenraum vollständig von der sklerotisierten Basalhälfte des Segments getrennt; die sklerotisierte Fläche ist schmaler als im Tergit — sogar schmaler als der Lateralrand der Arme. Tergit 7 weist mehr und auch weiter oral inserierende Borsten auf als Sternit 7 und außerdem einen sklerotisierten Fleck (der innerhalb der hyalinen Membran der Distalhälfte liegt), welcher beim Sternit fehlt.

Deutliche Gelenke (im Sinne ineinandergreifender Gegenstücke, wie etwa zwischen Femur und Tibia) fehlen; die Torsion erfolgt nur über *membranöse Verbindungen;* als „Anker" für die Drehbewegung dient der „Tergitanker" (siehe vorhergehender Absatz), vielleicht auch der „Sternitanker" (siehe unten).

Die Ausbildung der Spezialbildungen des Segment 7 ist praktisch bilateralsymmetrisch (scheinbare Unterschiede treten nur als lagebedingte Varianten bei Betrachtung des tordierten Hypopygs auf, nach Präparation und Planlage zeigt sich die wahre Symmetrie); insofern ist die gleich häufige Drehung nach beiden Seiten verständlich.

Auch Segment 8 weist eine Besonderheit auf: In dem hyalinen Bereich zwischen der sklerotisierten Fläche des Segment 8 und dem Distalende der „Arme" des Segment 7 liegt eine stark sklerotisierte, flach V-förmige Spange (deren Form an die „Bogenspange" des Hypopygs erinnert). An der medianen Knickstelle des

Abb. 5—7. *Fleuria lacustris*. Oben: Frisch geschlüpftes Tier mit voll sichtbaren Abdominalsegmenten und unverdrehtem Hypopyg, das die Flügelenden noch überragt. — Mitte und unten: Ausgefärbte Exemplare mit ineinandergeschobenen Abdominalsegmenten und Hypopygium inversum mit ca. 90° und ca. 180° Drehung.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

„V" liegt eine feine hyaline Unterbrechung, an der sich die Schenkel des „V" gegeneinander verwinden können; seitlich davon ist die Sklerotisierung blasig aufgelockert; ganz lateral anschließend sind die Schenkel des „V" stabförmig, stark sklerotisiert (dunkelbraun), schmal, flach ausgebildet. — Beim Tergit endet der Lateralteil des „V" plötzlich in hyaliner Umgebung; beim Sternit geht er in die Lateralecke der sklerotisierten Sternit-Fläche über („Sternitanker").

### 6.4. Geschwindigkeit der Ausfärbung, Abdomenverkürzung und Hypopygdrehung

*Fleuria*-Imagines schlüpfen als blasse Tiere mit weit über die Flügelenden vorragendem Abdomen (♂, ♀) und unverdrehtem Hypopyg (♂). Sie enden reinschwarz gefärbt, mit vollständig unter dem Flügel verborgenem Abdomen (♂, ♀) und — natürlicherweise — 180° gedrehtem Hypopyg (♂).

An 7 frisch geschlüpften ♂♂ wurden, anfangs in halbstündigen Abständen, über mehrere Tage zahlreiche Einzelbeobachtungen durchgeführt, um die Geschwindigkeit dieser Änderungen festzustellen. Die Variation erwies sich selbst bei gleichzeitig gefangenen und unter gleichen Bedingungen lebend gehaltenen Exemplaren zum Teil als erheblich. — (Die Beobachtung erfolgte mit Fotoobjektiv 50 mm durch Glasröhre.)

#### 6.4.1. Ausfärbung

Die frischesten *Fleuria* ♂♂+♀♀, die wir auf Schilfblättern fanden, waren hell-ockerfarben („sehr hellbraun"). Bei 24°—26° C Lufttemperatur wird diese Färbung nach ca. 1/2 bis 1 Stunde über dunkelocker zu sepiabraun („mittelbraun") oder schon weiter zu umbra (dunkelbraun) intensiviert, nach weiterer 1/2 bis 1 Stunde zu braunschwarz oder schwarzbraun, und schließlich, nach nochmals 1/2 bis 1 Stunde zu schwarz. Die Umfärbung von hellocker zu schwarzbraun (oder schwarz mit braunem Schimmer) vollzieht sich also in 1 1/2 bis 3 Stunden.

#### 6.4.2. Abdomenverkürzung

Die allmähliche Verkürzung des Abdomens hat nicht primär mit der Hypopygtorsion, sondern mit dem teleskopartigen Ineinanderschieben der Abdominalsegmente (unter Einfaltung der Intersegmentalmembranen) zu tun. Daher tritt die Verkürzung nicht nur bei ♂♂, sondern auch bei ♀♀ auf. Wahrscheinlich steht die Verkürzung mit einer starken Flüssigkeitsabgabe in Zusammenhang: Sowohl die Wand der Fanggläschen, in denen die Tiere einzeln lebten, als auch die Schilfblätter mit den *Fleuria*-Massen waren dicht mit Kottropfen „gepunktet".

Im hellockerfarbenen Zustand ragen die kompletten Segmente 7+8 und das Hypopygium über die Flügelspitze vor. Zu „Mittelocker" gehört eine Verkürzung um 1/2 Segment: Vom Segment 7 ragen nur noch die „Arme" (Kapitel 6.3.), d. h. die Distalhälfte des Segments, vor. Bei „Sepia" ist nur noch das distale Viertel des Segments 7 frei, bei „Umbra" maximal 1/4 — oder das ganze Segment 7 ist schon unter den Flügeln verschwunden. Im Stadium „Braunschwarz" ist das Segment 8 geringfügig, bei „Schwarzbraun" ist es zu 1/3 oder 1/4 verdeckt. Von 5 gleichzeitig (13.15—13.45 Uhr) gefangenen und identisch

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


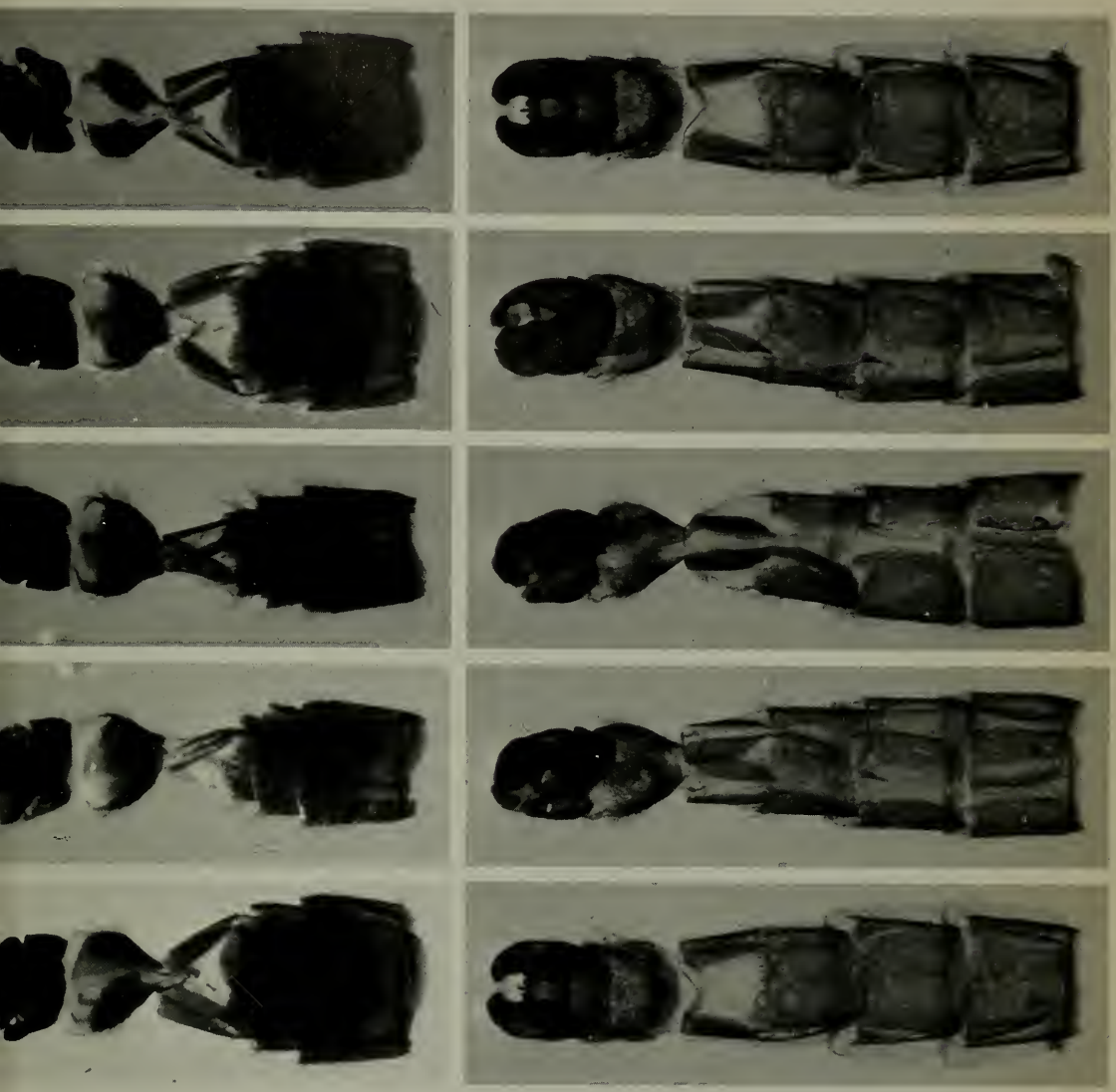

Abb. 8—17. *Fleuria lacustris*. Linke Spalte: Letzte Abdominalsegmente (Gesamtlänge der sichtbaren Segmente: 2,8 mm) mit unverdrehtem Hypopyg von dorsal, dorsolateral, lateral, ventrolateral und ventral betrachtet. — Rechte Spalte: Entsprechende Ansichten eines 90°-Hypopygium inversum.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


gehaltenen Tieren war nach 4 1/2 Stunden vom Ausgangspunkt Hellocker bis Mittelocker (die Färbung schwarz bzw. schwarz mit braunem Schimmer war schon einige Zeit erreicht) die Verkürzung folgendermaßen unterschiedlich: Segment 8 ragte 2/3, 1/3 oder gar nicht mehr über die Flügelspitze hinaus. Diese Verteilung war auch nach weiteren 4 Stunden (22 Uhr) praktisch gleich, während am nächsten Morgen (9 Uhr) bei allen das Segment 8 vollständig verdeckt war, und das Hypopyg vollständig oder zur Hälfte bis gar nicht mehr vorragte. Gegen Abend desselben Tages ragte das Hypopyg nirgends weiter als zur Hälfte vor, und am darauffolgenden Nachmittag war geringfügige weitere Verkürzung festzustellen; bei den toten Tieren schließlich endete das Abdomen knapp proximal der Flügelspitze zwischen den Einmündungen von Media und Cubitus 1.

Die Verkürzung kann durch raschere Hypopygtorsion und durch Hochbiegen des Abdomen-Endes beschleunigt in Erscheinung treten.

### 6.4.3. Drehung

Die Geschwindigkeit der Torsion zeigte bei den Kontrolltieren überraschende Varianten.

Gleichzeitig gefangene Tiere gleicher Färbungsintensität konnten nach 2 1/2 Stunden eine Drehung von 5° oder auch 40° aufweisen. — Ein Drehungswinkel von 70° (abends 23.30 Uhr) konnte am nächsten Morgen auf 45° reduziert sein (70° wurden erst wieder am frühen Nachmittag erreicht). — Eine Torsion von 20° um 24 Uhr konnte am nächsten Morgen (9 Uhr) auf 170° weitergedreht sein (das Tier war um 11 Uhr fast tot). — Eine von 14 Uhr bis 18 Uhr entwickelte Rechtsdrehung bis 20° wurde bis 22 Uhr rückgängig gemacht und zu einer geringfügigen (ca. 10°) Linksdrehung, die dann endgültig erhalten blieb und sich zunehmend verstärkte.

Im allgemeinen wurde bei den Kontrolltieren während der Farbintensivierung bis schwarzbraun eine Torsion von 20—30° erreicht (manchmal aber auch 5 bis 10°), die bis zum Ende des ersten Tages meist nicht vergrößert (zum Teil sogar verringert) wurde. Am zweiten Tag wurden auch nur 10—40° (ausnahmsweise 70°) erreicht, am dritten 10—80°, am vierten (und zwar vorwiegend in den letzten Lebensstunden) 40—100°, die sich beim Trocknungsprozeß auf 80—120° veränderten.

Diese Befunde an einzeln gehaltenen Männchen stimmen zum Teil nicht mit den Beobachtungen an Massen (♂+♀) überein, bei denen als Endzustand regelmäßig ein um 180° gedrehtes Hypopyg zustande kommt, und zwar bei lebenden ♂♂ und praktisch allen unfixiert gestorbenen aus Proben mit zahlreichen anwesenden ♀♀. Als mögliche Erklärung bietet sich die Beobachtung von Dordel (1973: 166, 208) an, wonach ♂♂ von *Clunio marinus*, die nicht zur Kopulation kamen, ihr Hypopygium (bzw. Abdomen) signifikant weniger stark drehten. Vielleicht ist dies auch bei *Fleuria* — und dann in stärkerem Maße — der Fall. Die Klärung dieser Frage bleibt Laboruntersuchungen vorbehalten.

## 7. Kopulationsverhalten

Da man von den üblichen Ansammlungen (Schwärmen) von Chironomidae-Männchen gewohnt ist, daß hinzukommende ♀♀ sofort zur Kopulation ergriffen werden, und da andererseits *Clunio* — als Vertreter mit einem Hypopygium inversum — bereits eine Minute nach dem Schlüpfen sein Hypopyg um 90° ge-

dreht hat und kopulationsfähig und kopulationswillig (DORDEL 1973: 166, 179) ist, erstaunt es, die oft mehrschichtigen Haufen von *Fleuria* aus etwa gleichen Mengen ♂♂ und ♀♀ inaktiv oder nur lauf-aktiv zu sehen.

### 7.1. Scheinkopulae (♂+♀; ♂+♂)

Tatsächlich sieht man bei *Fleuria* Kopulae im Verhältnis zu der Individuenzahl sehr selten. Am ehesten stellt man Scheinkopulae fest: Ein einzelnes ♂ läuft schnell über die ruhenden *Fleuria*-Haufen, hält plötzlich an und geht ca. 1 mm rückwärts, um mit einem ruhenden ♀ Hypopygberührung von ca. 1/5 sek Dauer durchzuführen und dann wieder einige Zentimeter bis zur nächsten Aktion weiterzulaufen. Man hat den Eindruck, daß dabei nur eine mechanische Verklammerung — und diese vielleicht nur teilweise — zustande kommt. Diese Scheinkopulae finden während des Tages (vor allem, wenn pralle Sonne herrscht) selten statt, können dann am Spätnachmittag (nach unseren Beobachtungen ab ca. 16.30—17 Uhr) plötzlich relativ häufig werden (bei intensiver Suche an den mit *Fleuria*-Haufen überzogenen Pflanzen kann man vielleicht 1—2 pro Minute finden). — Diese ♀♀ sowie die ♂♂ und ♀♀ der Umgebung bleiben während und nach der Scheinkopula unbeteiligt sitzen.

Sexuell aktive ♂♂ reagieren nicht nur auf frische ♀♀ (siehe unten), sondern auch auf ebensolche unausgefärbte ♂♂ „wie wild": Unter den als vermeintliche Kopulae fixierten Paaren befindet sich ein braunes ♂, an dem ein ausgefärbtes ♂ hängt. Dieses hatte sich mit seinem Hypopyg seitlich am Hypopyg des anderen Tieres „festgebissen". Auch mehrere andere „Kopulae", gleich nach der „Abdomenvereinigung" mit Chloraethyl übergossen, erwiesen sich als ♂+♂.

### 7.2. Echte Kopulae (Zustandekommen)

Echte Kopulae beobachteten wir ausschließlich an frischen, noch nicht völlig ausgefärbten Tieren (Färbung in hellen oder dunkleren Brauntönen): In der Regel sind es helle ♀♀, die einige Zentimeter neben einem ruhenden „Haufen" sitzen oder langsam umhergehen, die von ausgefärbten schwarzen ♂♂ bei ihrem schnellen Lauf zur Blattspitze und zurück nahezu zufällig angetroffen werden (d. h. bis zum Abstand von ca. 1—2 cm ist keine zielgerichtete Annäherung festzustellen); innerhalb dieser Entfernung wird das ♂ dann sichtlich „wild" und rast sofort auf das ♀ hinauf, vereinigt das Hypopyg sofort mit dem Abdomen-Ende des ♀ und verharrt so 4—10 sek (einmal auch 18 sek), ehe das ♂ wieder wegläuft, während das ♀ zurückbleibt und manchmal sofort von einem weiteren ♂ in der gleichen Weise überfallen wird; dies kann sich mehrfach fortsetzen.

Wenn das ♂ von hinten kommt, so läuft es fast über das ♀ hinweg, geht dann plötzlich ca. 1 mm zurück, wobei sein Körper seitlich am ♀ verharrt, während das Hypopyg die Umklammerung vollzieht. Kommt das ♂ von vorn gelaufen, oder wird es auf den „Tumult" um ein frisches ♀ beim Vorüberlaufen aufmerksam, und kommt daher von der Seite, so läuft das ♂ ebenfalls bis hoch auf das ♀ (Thorax-Bereich), dreht sich dann, bis ♂ und ♀ parallel übereinander („Kopf-über Kopf") stehen, und geht dann seitlich-rückwärts wie oben beschrieben. Alle diese Bewegungen des ♂ sind blitzschnell.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

### 7.3. Kopulationshaltung

Die Fixierung von Kopulae mit Alkohol mißlingt wegen der Unempfindlichkeit und wegen der Raserei der Tiere bei solcher Störung. Dasselbe gilt für *Besprühen* mit Vereisungsmittel (Chloraethyl). Selbst beim *Übergießen* mit Chloraethyl lösen sich manche Kopulae auf (vielleicht sind das allerdings vorwiegend Scheinkopulae zwischen ♂ und ♂, siehe oben) oder die Tiere stürzen sich noch vom Blatt, ehe sie vereisen. Bis jetzt gelang die Fixierung von nur zwei Kopulae, wovon die eine „halb gelöst" ist, während die andere den „natürlichen" Eindruck der unveränderten Kopulationshaltung macht, insofern als das Hypopyg noch fast vollständig das ♀-Ende umfaßt, und auch die Beine des ♂ noch das Abdomen des ♀ in differenzierter Weise umgreifen.

Das ♂ befindet sich links-seitlich vom ♀, seine „Vertikalachse" („Achse der Insektennadel") ist um 90° gekippt, d. h. seine linke Thoraxseite liegt parallel zum Untergrund (auf dem das ♀ stand), berührte aber den Untergrund nicht (Knie ragen vor, etc.). Die Vorderbeine des ♂ ragen frei in die Luft (oder umfassen den Vorderkörper des ♀?), während die Mitteltarsen und die Hintertarsen dem Abdomen des ♀ aufliegen: Die rechten taII+taIII und der linke taIII liegen (zwischen den Flügeln) den Tergiten 6—8 des ♀ auf und umgreifen zum Teil den Lateralrand, während der rechte taII am Sternit 6 dagegenhält (Klauen um den Lateralrand geschlagen). Alle Tarsen befinden sich im Bereich des nach dorsal-lateral (rechts) hochgebogenen Abdomen-Endes des ♀. Der linke ♀-Flügel ragt zwischen feII und tiII hindurch (er ist nicht eingeklemmt).

Das Abdomenende des ♀ ist nach dorsal gekrümmt und leicht nach rechts verdreht (was zur Vergrößerung des Torsions-Winkels beiträgt). Das Abdomen des ♂ ist nach ventral gekrümmt (in der Distalhälfte stärker), die Intersegmentalmembranen zwischen den Tergiten 3 bis 7 treten konvex hervor, wobei aber ihre medianen kleinen Skleritanhängsel konkav „eingezogen" (± rechtwinklig von der Tergitfläche abgewinkelt) sind. Die sklerotisierten Flächen von Segment 1—6 sind voll sichtbar, von Segment 7 aber nur zum Teil: Das basale Viertel ist eingezogen und vom vorhergehenden Segment verdeckt, das zweite Viertel liegt frei; von der distalen Hälfte ragt nichts vor, denn die „Arme" (siehe Kapitel 6.3.) sind „verschränkt". Bei dem linksgedrehten Hypopyg ist nur der rechte Tergit-Arm sichtbar: er ist unmittelbar an seiner Basis geknickt, um 90° zur Segmentmitte (mediane Längsachse) hin umgewinkelt; der zugehörige Sternit-Arm liegt ihm dicht an. Der linke Tergit-Arm ist auf einer längeren Strecke (seine basale Hälfte) halbkreisförmig gebogen, der zugehörige Sternit-Arm verläuft nicht parallel, zwischen beiden ist eine Membran weit ausgespannt.

Der eine „Arm" ist viel stärker eingeklappt (und nur sein „Hinterrand", d. h. sein morphologischer Lateralrand, ist frei sichtbar), der andere Arm ist nicht symmetrisch dazu, und die Segmente 7 und 8 sind viel enger aneinandergezogen als bei der 180°-Drehung von *„Siolimyia"* — nach Fittkau (1968, Abb. 10, 11).

Segment 8 ist gegen Segment 7 um ca. 160° verdreht. In der schwach sklerotisierten lateralen Zone sind Tergit 8 und Sternit 8 etwas gegeneinander verwunden, so daß die Oberfläche im proximalen Lateralbereich geknickt erscheint (d. h. ihre Ränder sind in Art der Petrischalen übereinandergeschoben). Segment 8 und Segment 9 gehen glatt ineinander über; die Intersegmentalmembran ist prall ausgespannt.

Am Hypopyg bilden Basalglied + Endglied + Anhang 2 eine dicht aneinanderschließende Einheit ohne Zwischenräume.

Ein Vergleich mit nicht-kopulierend gefangenen und alkoholfixierten ♂♂ mit 160—180°-Hypopyg zeigt, daß (außer der Abdomenkrümmung und der Dehnung der Intersegmentalmembran 8/9) alle diese Elemente auch außerhalb der Kopulationsdauer ebenso ausgeprägt sind.

Geht man davon aus, daß während der Kopula der Analsporn in einer entsprechenden Vertiefung des ♀ (Reiss 1966, 1971) eingerastet ist, so muß man leider feststellen, daß es auch an dem vollständig mit dem ♀ verklammerten Hypopyg dem ♂ gelungen ist, während des Fixierens das Hypopyg geringfügig zurückzuziehen, was aber schon Konsequenzen für die Lage der Kontakte zwischen ♂ und ♀ hat. [Der Analsporn ist nicht mehr beim ♀ eingerastet, und so umklammern die Anhänge 2 die Cerci von lateral (und pressen die Cerci gegeneinander) in der Ventralebene, während die Borstenspitzen der Anhänge 1 die Cerci von hinten (caudal) dorsal berühren, etc.] Die genaue Lage und Anzahl von Kontaktzonen bleibt daher noch unklar.

### 7.4. Allgemeiner Vergleich der Kopulationsstellung

Nach der Zusammenstellung von Chironomidae-Kopulationsstellungen bei Dordel (1973: 212—215) stellt das hier für *Fleuria* beobachtete Paarungsverhalten eine Besonderheit dar, da Substratkopulierer im allgemeinen als Endhaltung bei der Kopulation die „end-to-end"-Position einnehmen (und zwar sowohl Tiere mit temporärer oder permanenter oder fehlender Torsion der Abdominalsegmente 7/8 oder 5 bis 8).

In diesem Zusammenhang interessieren diejenigen Substratkopulierer *(Belgica, Tethymyia, Eretmoptera, Telmatogeton japonicum, Paraclunio trilobatus)* mit permanent ca. 90° gedrehtem Hypopyg [Torsion zwischen Segment 5 und 8, oder *(Telmatogeton)* Segment 7/8].

Dordel (l. c.: 215) schreibt hierzu: „Ungeklärt ist die Frage, welche Bedeutung der anscheinend permanenten 90°-Drehung der Hypopygien ... zukommt. Nach Hashimoto kopulieren diese vorzugsweise auf dem Substrat lebenden Orthocladiinae in face-to-back-Stellung. Sollte sich das bei einer erneuten Nachprüfung bestätigen, so ist nicht zu überschauen, in welcher Weise der männliche und der weibliche Kopulationsapparat zu einer Passung gelangen können ...".

Dasselbe Problem stellte sich mir für *Fleuria* nach Freilandbeobachtungen von Kopulationen durch ♂♂ mit 90° verdrehtem Hypopyg. Die Kombination von Lebendbeobachtungen und fixierter Kopula ergibt: Diese Art der Kopula gelingt mit Ventralflexion des ♂ und leichter Dorsalflexion des ♀ (wir sahen mehrere ♀♀ mit etwas hochgekrümmtem Abdomenende auf die dann auch tatsächlich folgende Kopulation warten), wobei das ♂ in „face-to-back"-Haltung die Kopula beginnt, diese jedoch in ± Seitenlage („face-to-pleura") durchführt. Die Abweichung des ♂ von der Vertikalachse (z. B. 90°-Seitenlage) plus die Hypopygtorsion (z. B. 90°) ergibt eine funktionelle Gesamtdrehung von 180°. Dieser Wert kann auch zustandekommen durch z. B. 60°-Seitenlage und 120°-Torsion, etc. (Vielleicht wird während der Kopula durch geringfügiges „Hinauflaufen" des ♂ in Richtung auf den Rücken des ♀ bzw. durch seitliches Verdrehen des Abdomens des ♀ die Hypopygtorsion verstärkt, vielleicht auch passiv beim Lösen der Kopula — s. Kapitel 6.4.3. bezüglich des Endwerts der Torsion bei ♂♂, die ohne Kopula lebten.)

download unter www.biologiezentrum.at

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Dieser Kopulationsmodus von *Fleuria* ist ein bisher (z. B. auch bei HENNIG 1973: 205) nicht angeführter Typ. Er kann zumindest als Modell und Arbeitshypothese auch für die oben genannten Chironomidae (*Belgica* etc.) dienen.

Zweimal sahen wir aber auch *Fleuria*-♂ während der Kopula (einige Sekunden) frei am ♀ hängen (fast rechtwinklig) — das ♀ saß am Rand des Schilfblatts und das ♂ hing frei herunter. Vermutlich handelt es sich dabei um einen Unfall, bei dem das ♂ beim seitlichen Abstieg an dem am Blattrand sitzenden ♀ ins Leere getreten war.

## 8. Besonderheiten der Beine

Die Beine von *Fleuria lacustris* sind spezialisiert und sexualdimorph verschieden.

Die Femora und Tibien aller Beinpaare sind bei den ♂♂ dicker und massiver, bei den ♀♀ zierlicher (Abb. 19, 20). Während die Tarsen des Vorderbeins bei ♂♂ und ♀♀ nur unbedeutende Verschiedenheiten aufweisen, zeigen die Mittel- und Hinterbeine wesentliche Unterschiede in bezug auf Länge, Dicke und Form der Glieder. Diese Verschiedenheiten sind funktionell wichtig.

Beim ♂ sind die $P_{II}$ und $P_{III}$ stärker als beim ♀ als Greifbeine spezialisiert: Die Tarsenglieder lassen sich zu einem halbkreisartig gerundeten Klammerfuß formieren. Der Durchmesser des Halbkreises ist eng, er entspricht etwa dem Hinterleib des ♀. Wie fixierte Copulae zeigen, werden die $P_{II} + P_{III}$ der ♂♂ tatsächlich zum Umklammern des ♀-Abdomens eingesetzt (Abb. 18). — Die Gesamtform des eingekrümmten Mittel- und Hintertarsus der ♀♀ ist eckiger, der Durchmesser des Halbkreises beträchtlich größer („normaler").

Weitere Besonderheiten sind bei ♂♂ und ♀♀ an $P_{II} + P_{III}$ vorhanden: Zahlreiche und verschiedenartige *Sinnesborsten*, vor allem an den Tarsenunterseiten; lange gebogene Borsten, welche die Tibialkämme weit überragen und dem ersten Tarsenglied bei Ruhehaltung anliegen (Kontrollborsten der Tarsenbewegung?); handförmige Auswüchse an den Kanten der Femur-Distalenden. Letztgenannte wirken wohl als Stabilisatoren beim Einklappen der Tibia gegen den Femur: Die Tibiabasis wird taschenmesserartig geführt.

Die Auswertung von Makrofoto-Serien der *Fleuria*-Ansammlungen zeigt, daß die Vorderbeine — wie bei Chironomidae üblich — frei in die Luft gestreckt oder nur mit ihren Tarsen-Spitzen auf die Unterlage aufgelegt werden, und daß die Mittel- und Hinterbeine das Festhalten auf den schwankenden Blättern oder in den mehrschichtigen *Fleuria*-Haufen (SCHLEE 1980) übernehmen. Beim Festhalten an den Blattkanten wird von den ♀♀ meist nur das letzte Tarsenglied

---

Abb. 18—20. *Fleuria lacustris*. Fixierte Copula: ♀ unten, ♂ oben; Tarsen der Mittel- und Hinterbeine des ♂ um das ♀-Abdomen geschlungen. — Beine (ca. 4 mm lang), von oben nach unten: $P_I$ ♂ (hell, frisch geschlüpft), $P_I$ ♀; $P_{II}$ ♂ (hell), $P_{II}$ ♀; $P_{III}$ ♂ (hell), $P_{III}$ ♂ (ausgefärbt, Tarsen halbkreisförmig eingekrümmt), $P_{III}$ ♂ (Tarsen gestreckt); $P_{III}$ ♀. — Ausschnitt: 3× $ti_{III}$-Ende mit Tarsen (♂); unten: $ta_2$ (Ende) bis $ta_5$ des ♀-$P_{III}$. Längen ca. 1 mm.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


(mit den dicken Pulvillen und den Krallen) benutzt, während die ♂♂ oft ihre halbkreisförmigen Tarsen „wie einen Spazierstockgriff" um die Blattkante krümmen. Beim Festhalten in den mehrschichtigen *Fleuria*-Haufen, d. h. an anderen, oft mit dem Rücken nach unten hängenden *Fleuria*-Exemplaren dürfte die Form und Beweglichkeit der Tarsen ebenfalls von Bedeutung sein. Der wichtigste Zusammenhang zwischen Verhalten und Maximalspezialisierung bei den ♂♂ ist aber in der Kopulationshaltung zu sehen (Abb. 18).

## 9. Besonderheiten der Gelege von *Fleuria*

Die Eier der Chironomidae sind zu Gelegen zusammengepackt. (Übersicht bei Thienemann 1954: 218—233.) Sie sind von einer mehrteiligen Gallerthülle umgeben, die in der Regel beim Austrocknen zu einer kaum noch erkennbaren dünnen Schicht zusammenschrumpft.

Die Gelege von *Fleuria* verhalten sich völlig anders. Da hierüber offenbar noch nichts bekannt ist, seien hier diese einzigartigen Besonderheiten hervorgehoben, um zu physiologischen Untersuchungen anzuregen.

Die Eibänder von *Fleuria* erhärten ohne zu kollabieren oder zusammenzuklumpen in der Originalform zu steinharter Konsistenz, und sie sind aus diesem Zustand heraus noch voll quellbar.

Ungequollen — d. h. in dem Zustand, wie sie das Weibchen auf trockener Unterlage auspreßt — sind die Eier ganz dicht gepackt, zueinander längsseitsparallel und quer zur Richtung des Spiralgallertfadens angeordnet. Sie sind abgeflacht, so daß sie einen keilförmigen Querschnitt aufweisen. Ein Gelege enthält ca. 80—350 Eier; die Eier messen ca. 0,1 × 0,3 mm.

Die getrockneten Gelege sind so hart, daß man sie ohne weiteres mit der Pinzette kräftig anfassen kann, ohne die Eier zu beschädigen. Drückt man die Pinzette gewaltsam zusammen, so zerspringt das Gelege glasartig.

Beim Einlegen solcher steinharter Gelege in Wasser quellen Gallerte und Eier *augenblicklich*. Die Eier werden prall, ihr Querschnitt wird kreisrund, sie rücken 0,5—1,5 Eidurchmesser auseinander. (Die Eier sitzen dann so plaziert, daß jeweils 1—2 Eier in gleichartig-paralleler Anordnung dazwischen passen würden.)

Am Anfangsteil der Laichschnur geht die Quellung besonders rasch, die Eier stecken nur geringfügig, kaum sichtbar, in der Gallerte; weiter hinten geht die Quellung langsamer vonstatten; die Eier stecken halb in der Gallerte. — Auch der Spiralfaden im Inneren des Geleges quillt zusehends auf.

Beim Einlegen in Farblösung, z. B. Mayer's Haemalaun, läßt sich beobachten: In den ersten 10 Minuten färbt die Lösung weder Eier noch Gallerte, löst aber die Eier aus ihrer Umhüllung, so daß sie auf den Boden rieseln. Die verbleibende Gallerte ist schlauchförmig, hyalin und sehr elastisch — sie läßt sich von 8 auf 35 mm dehnen. Zwei (oder mehr?) stärker lichtbrechende Längswülste ziehen an den Außenkanten entlang.

Die biologische Bedeutung dieser harten Gelege ist noch unklar.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## 10. Literatur


Dordel, H.-J. (1973): Funktionsanatomische Untersuchungen über die Abdomentorsion bei der männlichen Imago von *Clunio marinus* Haliday (Diptera, Chironomidae). — Z. Morph. Tiere 75: 165—221; Berlin & Heidelberg.

Fittkau, E.-J. (1968): *Siolimyia amazonica* n. gen. n. sp., eine flugfähige Chironomide (Diptera) mit einem Hypopygium inversum. — Amazoniana 1: 259—265; Kiel.

Goetghebuer, M. (1937): Tendipedidae (Chironomidae) b) Subfamilie Tendipedinae (Chironominae) A. Imagines. Teil I. Die Tendipedini. — *In:* E. Lindner (Hrsg.): Die Fliegen der palaearktischen Region, Lief. 109: 1—72; Stuttgart.

Hennig, W. (1973): Diptera (Zweiflügler). — Handb. Zool. 4, 2. Aufl., 2. Teil, 31. Beitr., Lief. 20: 1—337; Berlin.

Hirvenoja, M. (1960): Massenauftreten von *Corynocera ambigua* Zett. (Dipt., Chironomidae) im See Sompiojärvi, Finnisch-Lappland. — Annales ent. fennici 26: 157—163; Helsinki.

Palmén, E. (1962): Studies on the ecology and phenology of the Chironomids (Dipt.) of the Northern Baltic. 1. *Allochironomus crassiforceps* K. — Annales ent. fennici 28: 137—168; Helsinki.

Reiss, F. (1966): Zum Kopulationsmechanismus bei Chironomiden (Diptera). Chironomidenstudien IV. — Zool. Anz. 176: 440—449; Leipzig.

— (1971): Zum Kopulationsmechanismus bei Chironomiden (Diptera) II. — Limnologica 8: 35—42; Berlin.

— (1974): Die in stehenden Gewässern der Neotropis verbreitete Chironomidengattung *Goeldichironomus* Fittkau (Diptera, Insecta). — Studies neotrop. Fauna 9: 85—122; Stuttgart.

Schlee, D. (1977a): Florale und extraflorale Nektarien sowie Insektenkot als Nahrungsquelle für Chironomidae-Imagines (und andere Diptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 300: 1—16; Stuttgart.

— (1977b): Chironomidae als Beute von Dolichopodidae, Muscidae, Ephydridae, Anthomyiidae, Scatophagidae und anderen Insecta. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 302: 1—22; Stuttgart.

— (1980): Ungewöhnliche Varianten des Sozialverhaltens bei Zuckmücken (Diptera: Chironomidae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 336: 1—12; Stuttgart.

Thienemann, A. (1954): Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. — Die Binnengewässer 20: 1—834; Stuttgart.



Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Schlee, Staatl. Museum für Naturkunde (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Zweigstelle: Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: 340_A

Autor(en)/Author(s): Schlee Dieter

Artikel/Article: Besonderheiten der Biologie und Morphologie von Fleuria lacustris (Diptera: Chironomidae). 1-23