

Blütenerkennung der Schwebfliege *Eristalis tenax*

Lunau, Klaus

Einleitung

Die Schwebfliege *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera) weist eine ganze Reihe von erstaunlichen Ähnlichkeiten und Gemeinsamkeiten mit der Honigbiene *Apis mellifera* L. (Apidae, Hymenoptera) auf. Beide Arten gehören zu einem Bates'schen Mimikry-System: Vorbild sind die durch den Besitz eines Giftstachels wehrhaften Honigbienenarbeiterinnen; Nachahmer sind die auch Mistbienen genannten schmackhaften und wehrlosen Schwebfliegen, die Größe, Behaarung und Färbung des Körpers der Honigbiene imitieren. Diese Signalfälschung der Schwebfliege richtet sich vermutlich an insektenfressende Wirbeltiere, die nach Erfahrungen mit Honigbienen diese und die *Eristalis*-Schwebfliegen meiden, da sie nicht zwischen den beiden Arten unterscheiden können. Experimentelle Untersuchungen an der nordamerikanischen Kröte *Bufo terrestris* zeigten, daß diese Tiere, nachdem sie beim Versuch, eine Honigbiene zu fressen, von dieser gestochen wurden, signifikant weniger häufig nach der die Honigbiene nachahmenden *Eristalis vinetorum* schnappten (BROWER und BROWER 1962). MOSTLER (1935) erzielte ähnliche Ergebnisse mit Vögeln.

In seiner Arbeit von 1894 konnte von OSTEN-SACKEN aufklären, daß *Eristalis tenax* auch vom Menschen mit der Honigbiene verwechselt wurde (SCHMID 1996). Dem in der griechischen Mythologie bekannten Phänomen der Bugonie, der Erzeugung von Honigbienen aus Stierkadavern, liegt vermutlich bereits eine Verwechslung der beiden Arten zugrunde (ATKINS 1948). Das von Aeneas von Gaza (Theophrastos 16, 1-9, ed. M.E. Colonna; aus WACHT 1994) 480 n. Chr. beschriebene Verfahren der Bienenmacher, einen Ochsen in einer gewissenhaft abgedichteten Hütte zu erschlagen und 40 Tage zu warten, könnte geeignet sein, eine einem Bienenschwarm täuschend ähnliche Massenansammlung von *Eristalis* Imagines zu "erzeugen": Es ist denkbar, daß die manchmal massenhaft in der Jauche von Ställen lebenden Larven dieser Schwebfliegen nach Ablauf der Frist in sehr großer Anzahl als Imagines in der Hütte vorzufinden gewesen sein könnten. Normalerweise verlassen *Eristalis*-Larven ihr Larvenhabitat, die Jauche, um sich zu verpuppen. Nach dem Schlupf verlassen die Imagines im Regelfall den Ort zum Blütenbesuch. Die vorgeschlagene Wartefrist und das Abdichten der Stallung könnten dazu führen, daß die zum Abflug bereiten Fliegen sich an einer geeigneten Stelle des Stalls sammeln.

Eine Unterscheidung zwischen Vorbild und Nachahmer durch Predatoren ist jedoch nicht nur durch Körpermerkmale, sondern auch durch Aufenthaltsort oder Verhaltenskontext möglich. Ein weitgehend überlappendes Blütenbesuchsspektrum von Honigbiene und *Eristalis* könnte daher eine Unterscheidung der Arten durch Beutegreifer erschweren. In diesem Zusammenhang sind also das Blütenbesuchs-

spektrum sowie das Verhalten beim Blütenbesuch der Schwebfliege *Eristalis tenax* im Vergleich mit der Honigbiene in besonderem Maße interessant.

Material und Methoden

Rattenschwanzlarven von Schwebfliegen der Gattung *Eristalis* wurden während der Sommermonate in der Jauche von Rinderstallungen gesammelt und gehältert. Für die Untersuchungen angeborener Verhaltensweisen bei der Blütenerkennung wurden die in den Haltungskästen geschlüpften Imagines in das Labor genommen und dort unter kontrollierten, tageslichtähnlichen Bedingungen gehalten. Für die Experimente wurden naive und nicht dressierte Tiere eingesetzt und ihr Verhalten auf horizontal präsentierten Blütenattrappen beobachtet. Die Blütenattrappen wurden entweder in ihren Teilen (Corolla, Antheren, Blütenmale) aus farbiger Pappe (Fotokarton) zusammengesetzt, mit einem Computerprogramm (Microsoft Powerpoint) entwickelt und auf weißem Karton ausgedruckt und ausgeschnitten oder sie bestanden aus farbiger Pappe mit Fenstern, in die Mattscheiben eingefügt waren, die von unten mit spektral definierten Lichtreizen beleuchtet werden konnten.

Ergebnisse und Diskussion

Ein Blütenbesuch eines Insektes besteht aus mehreren aufeinanderfolgenden Verhaltensweisen wie Anflug, Landung, Orientierung auf der Blüte, Einsatz der Mundwerkzeuge, Aufnahme der Blütennahrung (Nektar oder Pollen), die jeweils durch eine bestimmte Kombination olfaktorischer, optischer, gustatorischer und taktiler Signalreize ausgelöst werden. Unerfahrene Individuen besitzen neurosensorische Reizfiltermechanismen, die ihnen eine angeborene Blütenerkennung ermöglichen, erfahrene Individuen können angeborene Präferenzen für bestimmte Signalkombinationen durch assoziatives Lernen ergänzen oder ersetzen.

Sowohl Schwebfliegen der Art *Eristalis tenax*, als auch Honigbienen besuchen Blüten und reagieren dabei besonders auf optische Signale. Die Anatomie und Physiologie des visuellen Systems der beiden Arten unterscheiden sich jedoch grundlegend: Die Honigbiene besitzt ein reines Appositionsauge und zeigt ein trichromatisches Farbsehen (MENZEL 1979); einige Verhaltensweisen beim Blütenbesuch wie die Objektdetektion im Fluge gegen einen Hintergrund sind farbenblind, wobei nur der Grünkontrast ausgewertet wird (LEHRER et al. 1988). *Eristalis tenax* weist ein farbenblindes neuronales Superpositionssystem und ein unabhängiges tetrachromatisches Appositionssystem auf (BISHOP 1974, TSUKAHARA und HORRIDGE 1977a, b, LUNAU und WACHT 1994). Auffällige Ähnlichkeiten zwischen Honigbiene und *Eristalis* in der spektralen Empfindlichkeit bei der Bewegungsdetektion berichten SRINIVASAN und GUY (1990).

Frisch geschlüpfte Imagines von *Eristalis tenax* besitzen neurosensorische Reizfiltermechanismen, die auch unerfahrenen Individuen ein angeborenes Erkennen von Blüten ermöglichen. ILSE (1949) und KUGLER (1950) beschreiben eine angeborene

Bevorzugung von gelben Blütenattrappen durch blütennaive Individuen gegenüber blauen, weißen und roten Blütenattrappen durch Beobachtung des Spontanwahlverhaltens bei der Landereaktion. Die Rolle der UV-Reflexion blieb bei diesen frühen Untersuchungen unbeachtet. Das Auslösen der Rüsselreaktion erfolgt durch gelbes Licht im Wellenlängenbereich von 510 nm bis 600 nm, wobei zusätzlich emittiertes ultraviolettes (300 nm - 400 nm) und blaues Licht (400 nm - 500 nm), nicht aber rotes Licht (600 nm - 700 nm) das Auslösen der Rüsselreaktion stark hemmen (WACHT 1994, LUNAU und WACHT 1994) (Abb. 1). Dieses wellenlängenspezifische Verhalten bei der optisch ausgelösten Rüsselreaktion ist sehr präzise abgestimmt auf die spektralen Reflexionseigenschaften von gelb gefärbtem Pollen vieler Asteraceen und anderer Futterpflanzen von *Eristalis tenax*: Licht von Wellenlängen >510 nm wird reflektiert, während kürzerwelliges Licht stark absorbiert wird, so daß das die angeborene Rüsselreaktion auslösende gelbe Licht, nicht aber das die Rüsselreaktion hemmende ultraviolette und blaue Licht, in dem das Komplexauge erreichenden Signalreiz enthalten sind. Das ebenfalls von gelbem Pollen reflektierte rote Licht hat keine Bedeutung für das Auslösen der Rüsselreaktion, da die Fliegen für rotes Licht unempfindlich (rotblind) sind. Vergleichende Untersuchungen der spektralen Reflexion von Pollen zeigten, daß diese Signaleigenschaften von Pollen bei melittophilen Blüten mit sichtbar präsentem Pollen häufiger vorkommen als bei melittophilen Blüten mit verborgenem Pollen (DANNER-EI HAJAMI 1999). Die durch gelbe, UV-absorbierende Farben ausgelöste angeborene Rüsselreaktion von *Eristalis tenax* nutzte DINKEL (1999) aus, um die Wirkung von Führungsmalen bei der Orientierung auf Blüten zu untersuchen. Sie bestimmte, ob und wie schnell blütennaive *Eristalis tenax* ohne vorhergehende Dressur ein zentrales gelbes Blütenmal auf Blütenattrappen fanden und mit dem Rüssel betupften. Beim Vorhandensein von Führungslinien zwischen dem Attrappenrand und einem zentralen gelben Mal fanden Schwebfliegen das zentrale Mal signifikant häufiger als auf Blütenattrappen ohne Führungslinien. Diesen Effekt der Führungslinien konnte sie jedoch nur dann finden, wenn der Farbkontrast zwischen gelbem Mal und Blütenattrappe gering war; bei ausreichendem Farbkontrast zwischen gelbem Mal und Blütenattrappe hatten Führungslinien für das Auffinden des Mals keine Bedeutung. Es konnte kein Unterschied in der Wirksamkeit von roten, schwarzen und blauen Führungslinien gefunden werden, obwohl diese Wellenlängenbereiche einen unterschiedlichen Einfluß auf die Hemmung der Rüsselreaktion haben. Gelbe Führungslinien betupften die Fliegen mit dem Rüssel und gelangten dadurch seltener zum Mal (Abb. 2). *Eristalis tenax* findet den zentralen gelben Fleck auch signifikant schneller, wenn Führungslinien vorhanden sind. Auf blaßgelben Blütenattrappen finden 60 % der im Zeitintervall von 20 s erfolgreichen Fliegen ohne Führungslinien den zentralen gelben Fleck innerhalb von 2,5 s und betupfen ihn mit dem Rüssel. Mit Führungslinien haben bereits 75 % der Fliegen nach 2,5 s die potentielle Nahrungsquelle exploriert. Die Rüsselreaktion wird auch durch gustatorische Reize ausgelöst, die mit den tarsalen Schmeckhaaren der Vorder- und Mittelbeine

perzipiert werden (WACHT 1997). Reizwirksam sind verschiedene Zucker, die auch als Inhaltsstoffe von Nektar bekannt sind, sowie Prolin, das als freie Aminosäure in relativ hohen Konzentrationen in Pollen vorkommt (BRITIKOV und MUSATOVA 1964, BRITIKOV et al. 1966).

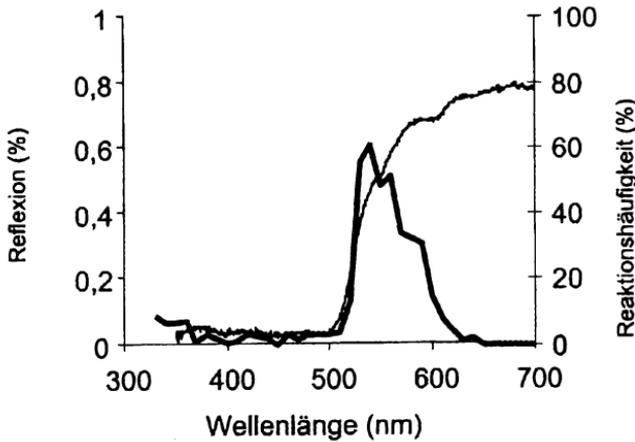


Abb. 1: Wellenlängenspezifisches Auslösen der angeborenen Rüsselreaktion auf Farbsignalreize von Pollen. Dicke Linie: Spektrale Reizwirksamkeitskurve der angeborenen Rüsselreaktion. Ordinate: Anteil der getesteten Fliegen, die beim Überqueren einer weißen Blütenattrappe 4 je 2 mm im Durchmesser große, mit monochromatischem Licht der Intensität 10^{13} Quanten $\text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ beleuchteten Mattscheiben mit dem Rüssel betupften in Prozent. Abszisse: Wellenlänge des Testlichts in nm. Dünne Linie: Spektrale Reflexionskurve des gelben Pollens der Sonnenblume *Helianthus annuus*. Ordinate: relative Reflexion in Prozent. Abszisse: Wellenlänge in nm.

Lernversuche mit optischen Dressurreizen ergaben, daß *Eristalis tenax* nach Belohnung lernten, auf andersfarbigen Blütenattrappen zu landen, wobei eine Bevorzugung von gelben Attrappenfarben, die ja spontan bevorzugt wurden, erhalten blieb. Dennoch kann *Eristalis* im Freiland ein hohes Maß an Blumenstetigkeit entwickeln, indem sich einzelne Individuen beim Blütenbesuch erlerntermaßen auf eine Futterpflanze spezialisieren (GILBERT 1986, KAY 1976, HASLETT 1989, DE BUCK 1990). Nach Untersuchungen von LUNAU (1987, 1988) kann *Eristalis tenax* im Kontext der Rüsselreaktion keine anderen Farbreize lernen als den von naiven Fliegen bevorzugten gelben Farbreiz. Selbst nach mehreren Belohnungen durch blau gefärbtes Zuckerwasser, das die Fliegen nach Tarsenkontakt bereitwillig aufsaugten, und gleichzeitiger Addressur durch eine gelb gefärbte Chininsulfatlösung, die

stark repellent wirkte, reagierten die Fliegen im anschließenden Test nur auf gelbe Farbflächen mit dem Vorstrecken der Proboscis.

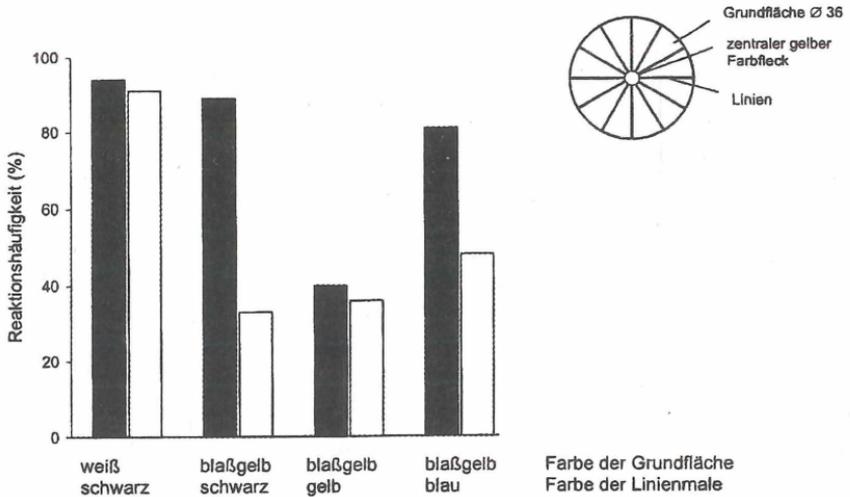


Abb. 2: Wirksamkeit von Führung durch Linienmale auf Blütenattrappen für das Auffinden eines zentralen gelben Farbfehls. Ordinate: Anteil getesteter Fliegen, die nach Aufsetzen auf die Blütenattrappe innerhalb von 20 s einen zentralen gelben Farbfehls fanden und mit dem Rüssel betupften in Prozent. Dunkle Säulen: Blütenattrappe mit Linienmalen der angegebenen Farbe. Helle Säulen: Blütenattrappen ohne Führungslinien (Vergleichsmessung). Abszisse: Farben der Grundfläche und Linienmale.

Das Blütenbesuchsverhalten von *Eristalis tenax* wird wesentlich von angeborenen Präferenzen für Farbreize und gustatorische Reize bestimmt. Ein präzise auf die Signalfarbe von gelben Pollen abgestimmter neuronaler Reizfiltermechanismus löst eine angeborene Rüsselreaktion ebenso aus wie mit Schmeckhaaren der Tarsen wahrgenommene Geschmacksreize (im Nektar vorkommende Zucker oder die im Pollen vorkommende freie Aminosäure Prolin). Dagegen ist der Blütenbesuch der Honigbiene stark vom Erlernen von Blütensignalen bestimmt. Angeborene Farbpräferenzen spielen bei der Honigbiene eine viel geringere Rolle. Über 90 % der Arbeiterinnen, die zu ersten Male Blüten suchen, verwenden dabei Informationen von Stockgenossinnen, die durch die Tänze vermittelt werden (LINDAUER 1952). Spontane Farbpräferenztests mit Honigbienen sind daher sehr schwierig. Bereits nach einmaliger Belohnung in Assoziation mit Farbreizen bevorzugen Honigbienen sehr stark den Dressurreiz (GIURFA und NUNEZ 1989). Diejenigen Farben, die besonders gut und besonders schnell gelernt werden (MENZEL 1967, 1985), werden auch bei möglichst geringer Vordressur bevorzugt gewählt: Ultraviolett-Blau (410 nm)

ist die attraktivste, Grün (530 nm) die nächst-attraktive, Ultraviolett (370 nm), Blaugrün (500 nm) und Grün (560 nm) sind wenig attraktive Farben für die Honigbiene (GIURFA et al. 1995). Das Ausstrecken des Rüssels wird bei der Honigbiene spontan an Farbkontrastgrenzen ausgelöst. Obwohl das Überschreiten einer Grenze von einer UV-reflektierenden zu einer UV-absorbierenden Farbe die Rüsselreaktion zuverlässig auslöst, stellt der UV-Kontrast nicht den Schlüsselreiz dar, da auch durch Farbkontrastgrenzen ohne Beteiligung eines UV-Kontrastes die Reaktion ausgelöst wird (DAUMER 1958).

Zusammenfassung

Die Blütenerkennung der Schwebfliege *Eristalis tenax* ist durch eine Reihe von neurosensorischen Reizfiltermechanismen gekennzeichnet, die bereits frisch geschlüpfte Individuen ohne vorherige Dressur haben. Im Zusammenhang mit Anflug und Landung zeigen die Tiere eine Spontanpräferenz für gelbe Blütenattrappen. Auf farbkontrastarmen Blütenattrappen finden naive Tiere durch Führungsmale häufiger und schneller potentielle Nahrungsquellen. Nur auf ultraviolett absorbierende gelbe Farbflächen reagieren die Fliegen spontan mit einer Rüsselreaktion. Lernen von Farbsignalen konnte bislang nur im Kontext der Landereaktion gezeigt werden. Auch gustatorische Signalstoffe von Blütennektar und -pollen sind für *Eristalis* bekannt. Vergleichbare Reaktionen auf Blütensignale der Honigbiene sind durch die Zugehörigkeit in ein Bates'sches Mimikry-System besonders interessant.

Summary

Flower recognition of the hoverfly *Eristalis tenax* is characterized by a set of neurosensory filter mechanisms, which are present in newly emerged individuals without pretraining. In the context of approach and landing the flies show a spontaneous preference for yellow artificial flowers. On artificial flowers offering low colour contrast naive flies are guided by line markings and then find potential food sources more frequently and faster. Exclusively towards ultraviolet absorbing, yellow coloured areas the flies spontaneously exhibit a proboscis reaction. Learning of colour signals could so far only be shown in the context of the landing reaction. Also gustatory stimuli of floral nectar and pollen are well-known for *Eristalis*. Comparable reactions to flower signals of the honey bee are particularly interesting by the affiliatio- into a Batesian mimicry system.

Literatur

- ATKINS, E.L. (1948): Mimicry between the Drone-fly, *Eristalis tenax* (L.), and the Honeybee, (*Apis mellifera* L.), its significance in ancient mythology and present-day thought. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 41(3): 387-392.
- BISHOP, L.G. (1974): An ultraviolet photoreceptor in a dipteran compound eye. *J. Comp. Physiol.* 91: 267-275.

- BRITIKOV, E.A., MUSATOVA, N.A. (1964): Accumulation of free proline in pollen. *Fiziologiya Rastenii* 11 (3): 464-472.
- BRITIKOV, E.A., MUSATOVA, N.A., Vladimirtseva, S.V. (1966): The effect of proline and its metabolites on pollen germination and germ-tube growth. *Fiziologiya Rastenii* 13(6): 978-987.
- BROWER, L.P., BROWER, J.V.Z. (1962): Experimental studies of mimicry. 6. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*). *Am. Nat.* 96: 297-307.
- DANNER-EL HAJAMI, A. (1999): Vergleichende Untersuchungen über die spektrale Reflexion des Pollens von Blütenpflanzen in Abhängigkeit von der Präsentation der Staubgefäße. Staatsexamensarbeit, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.
- DAUMER, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Z. vergl. Physiol.* 41: 49-110.
- DE BUCK, N. (1990): Bloemenbezoek en Bestuivingsecologie van Zweefvliegen (Diptera, Syrphidae) in het bijzonder voor België. Studiendocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (ed.), Brüssel.
- DINKEL, T. (1999): Die Bedeutung von Blütenmalen für die Orientierung auf Blüten und das Auslösen der Rüsselreaktion bei blütennaiven Schwebfliegen (*Eristalis tenax* L.; Syrphidae, Diptera). Staatsexamensarbeit, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.
- GILBERT, F.S. (1986): *Naturalists' handbook 5: Hoverflies*. Cambridge University Press.
- GIURFA, M., NUNEZ, J. (1989): Colour signals and choice behaviour of the honeybee (*Apis mellifera ligustica*). *J. Insect. Physiol.* 35(12): 907-910.
- GIURFA, M., NUNEZ, J., CHITKA, L., MENZEL, R. (1995): Colour preferences of flower-naive honeybee foragers. *J. Comp. Physiol. A* 177: 247-259.
- HASLETT, J. (1989): Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia* 81: 361-363.
- ILSE, D. (1949): Colour discrimination in the dronefly *Eristalis tenax*. *Nature* 163: 255-256.
- KAY, Q.O.N. (1976): Preferential pollination of yellow-flowered morphs of *Raphanus raphanistrum* by *Pieris* and *Eristalis*. *Nature* 261: 230-232.
- KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristalomyia tenax*). *Z. vergl. Physiol.* 32: 328-347.
- LEHRER, M., SRINIVASAN, M.V., ZHANG, S.W., HORRIDGE, G.A. (1988): Motion cues provide the bee's visual world with a third dimension. *Nature* 332: 356-357.
- LINDAUER, M. (1952): Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 34: 299-345.

- LUNAU, K. (1987): Zur Bedeutung optischer Signale beim Blütenbesuch von Schwebfliegen - Experimente mit *Eristalis pertinax* Scopoli (Diptera, Syrphidae). -Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 5: 31-36.
- LUNAU, K. (1988): Angeborenes und erlerntes Verhalten beim Blütenbesuch von Schwebfliegen - Attrappenversuche mit *Eristalis pertinax* Scopoli (Diptera, Syrphidae). Zool. Jb. Physiol. 92: 487-499.
- LUNAU, K., WACHT, S. (1994): Visual key stimuli of the innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). J. Comp. Physiol. A 174: 575-579.
- MENZEL, R. (1967): Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. 56: 22-62.
- MENZEL, R. (1979): Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: AUTRUM, H., Handbook of Sensory Physiology VII/6A. Vision in Invertebrates: 503-580.
- MENZEL, R. (1985): Learning in honey bees in an ecological and behavioral context. Fortschritte der Zoologie 31: 55-74.
- MOSTLER, G. (1935): Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. Z. Morph. Okol. Tiere 29: 381-454.
- SCHMID, U. (1996): Von Mistbienen und Rattenschwanzlarven. In: Auf gläsernen Schwingen: Schwebfliegen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C 40: 2834.
- SRINIVASAN, M.V., GUY, R.G. (1990): Spectral properties of movement perception in the dronefly *Eristalis*. J. Comp. Physiol. A 166: 287-295.
- TSUKAHARA, Y., HORRIDGE, G.A. (1977a): Visual pigment spectra from sensitivity measurements after chromatic adaptation of single dronefly retinula cells. J. Comp. Physiol. 114: 233-251.
- TSUKAHARA, Y., HORRIDGE, G.A. (1977b): Interaction between two retinula cell types in the anterior eye of the dronefly *Eristalis*. J. Comp. Physiol. 115: 287-298.
- WACHT, S. (1994): Optische Schlüsselreize für die angeborene Rüsselreaktion bei der Schwebfliege *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). Diplomarbeit, Universität Regensburg, 54 pp.
- WACHT, S. (1997): Gustatorische Kontrolle der Pollenaufnahme bei der Schwebfliege *Eristalis tenax* L. (Diptera, Syrphidae). Dissertation, Universität Regensburg.

Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Neurobiologie
 Heinrich-Heine-Universität
 Universitätsstr. 1 / Geb.26.13
 D 40225 Düsseldorf
 E-mail: lunau@rz.uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1998](#)

Autor(en)/Author(s): Lunau Klaus

Artikel/Article: [Blütenerkennung der Schwebfliege Eristalis tenax 81-88](#)