© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Zum Paarungsverhalten zweier alpiner Tanzfliegen *(Diptera: Empididae)*

Von Kurt Gruhl, Wiesbaden

Die Anregung zu meinen Studien in Obergurgl verdanke ich Herrn Professor Dr. Erwin Lindner, bei ihrer Durchführung fand ich stets hilfsbereite Unterstützung von der Alpinen Forschungsstelle der Universität Innsbruck und dem Bundessportheim, die mir Herr Professor Dr. H. Janetschek freundlichst vermittelt hat. Hierfür spreche ich beiden Herren meinen aufrichtigen Dank aus.

Der Aufenthalt in Obergurgl hat mir sehr viel gegeben, er hat mir neue Kenntnisse und Beobachtungen ermöglicht und mich mit bleibenden Erinnerungen an die Schönheit, Gewalt und Größe der Alpennatur beschenkt. Meine Beobachtungen galten hauptsächlich der Empidide *Hilara sartor* Becker, der Fliege mit dem Schleierchen, deren faszinierende Tänze den Zirbenwald bei Obergurgl im August beleben. Die Bemühungen, gewisse Lücken unsrer Kenntnisse im Paarungsverhalten dieser Fliege zu schließen, waren vergeblich, trotzdem wird noch manches darüber zu berichten sein. Die erste Arbeit aber, die ich hiermit als Ergebnis der Obergurgler Dipterenstudien der Öffentlichkeit übergebe, behandelt Beiträge zu den Paarungsspielen zweier alpiner Tanzfliegen: *Rhamphomyia* (UG. *Alpinomyia) hirtimana* Oldbg. und *Rh.* (UG. *Holoclera) heterochroma* Bezzi. Vorangestellt sei noch eine gedrängte historische Übersicht:

Den Namen Tanzfliege hat Meigen 1822 nur für seine Gattung *Hilara* verwendet, er begründet das mit den Worten: „Diese Fliegen haben die Gewohnheit, scharenweise über dem Wasser oder in seiner Nähe in der Luft tanzartig zu schwärmen." Die kenntnisreichen Entomologen seiner Zeit waren mit solchen Vorgängen vertraut und veröffentlichten sie. Später kam der Begriff Tanzfliegen für die ganze Familie *Empididae* in Gebrauch und wurde so wegen der auffälligen Formen des geselligen Auftretens im Zusammenhang mit der sogenannten Hochzeitsgabe bei der Kopulation allgemein anerkannt.

Genauere Kenntnis von Tanz und Kopulation erhielt die Wissenschaft erst im Gefolge einer zweimaligen Anregung des Barons C. R. von der Osten-Sacken (1877 und 1886) zur Lösung der Rätsel des Schleiertanzes von *Hilara sartor* Becker, die er selbst vergeblich gesucht hatte. Von 1888 bis 1894 entspann sich nun ein interessanter Gedankenaustausch, in dessen Verlauf Girschner und Mik neue, zum Fang von Beutetieren verwendete Gespinstformen entdeckten. Auch gesponnene Ballons wurden bei Hilaren bekannt. Die Spinn-

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

drüsen für alle diese Gespinste wurden von Altringham und Hamm erst 1928 in den erweiterten Vordertarsen der Fliegen gefunden. In Amerika überraschten Aldrich und Turley 1889 die Entomologen mit der ersten der sogenannten balloonmaking flies, einer *Empis*, deren Produkt anderer Natur ist als die Gespinste der Hilaren. Viele neue Ergebnisse ähnlicher Art sind dort in jüngster Zeit bekannt geworden.

Von 1907 an, als Howlett über *Empis borealis* schrieb, veröffentlichten zahlreiche Forscher eingehende Beobachtungen über Arten von *Hilara, Empis* und *Rhamphomyia*, die sich besonders auf die Darbietung der Hochzeitsgabe, die Haltung der Kopula und die erbeuteten Tiere konzentrierten. Poulton organisierte in dieser Zeit die Sammlung der Beutetiere und erörterte 1913 seine Ansichten über die Entstehung der Beuteverwendung bei Empidinen. Tuomikoski (1939 und 1952) führte diese Arbeit erfolgreich weiter.

Geringere Aufmerksamkeit fanden von Beginn an die Formen des Schwärmens und Tanzens und ihre Beziehungen zum Wind. Ich verwandte erstmalig 1916 die Begriffe Verfolgungsflug und Gegenreigen, erkannte 1924 die Bedeutung des Windes für den Tanz, definierte 1927 die Begriffe Schwärmen und Tanzen und gab 1955 im Anschluß an Deegener (1918) eine Neuordnung der Gesellschaftsformen dieser Art, z. B. Schwarmgesellschaften oder Synhesmien (Deegener), Tanzgesellschaften oder Synorchesien (Gruhl), geselliger Verfolgungsflug oder Prosynorchesium. Weiteres zu diesen Fragen findet sich im folgenden.

Alpinomyia hirtimana

Vorliebe der Männchen für Steine

Vom 5. bis 24. August 1963 habe ich *Alp. hirtimana* an den Ufern der Gurgler Ache und an den Hängen des Tales immer wieder angetroffen, jedoch fiel fast die Hälfte der Zeit im Wechsel von Regen und Schnee, kühler Luft und starken Winden für die Beobachtung aus, wenn die Fliegen sich in ihre Schlupfwinkel zurückzogen und Schwärmen und Tanzen einstellten. Sonst fand ich die Männchen von Beginn an mit Vorliebe auf Steinen sitzend, was mir für eine solche Tanzfliege etwas absonderlich erschien. Auch andere Dipteren saßen dort, neben Raubfliegen, die auf Beute lauerten, am häufigsten *Paregle radicum L. (Anthomyidae)*, eine im Bereich der Weideplätze sehr häufige, in faulenden Stoffen sich entwickelnde Fliege. Die Art und ihre Gewohnheiten sind mir bekannt, es sind stets die Männchen, die auf Steinen, am Boden oder an Blättern sitzen, um auf vorbeifliegende Weibchen zu warten, sie zu verfolgen und sich mit ihnen zu paaren, wenn sie nicht einem artfremden Wesen oder gar einem geworfenen Steinchen vergeblich nachgeflogen waren. Dieses Verhalten der Männchen wird als Verfolgungsflug bezeichnet und ist sehr vielen Dipteren eigen. Und weshalb erscheint es mir dann bei der Gattung *Rhamphomyia* seltsam? Nun, einfach deshalb, weil die Zeremonie der Paarung bei dieser Gattung und ihren Ver-

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

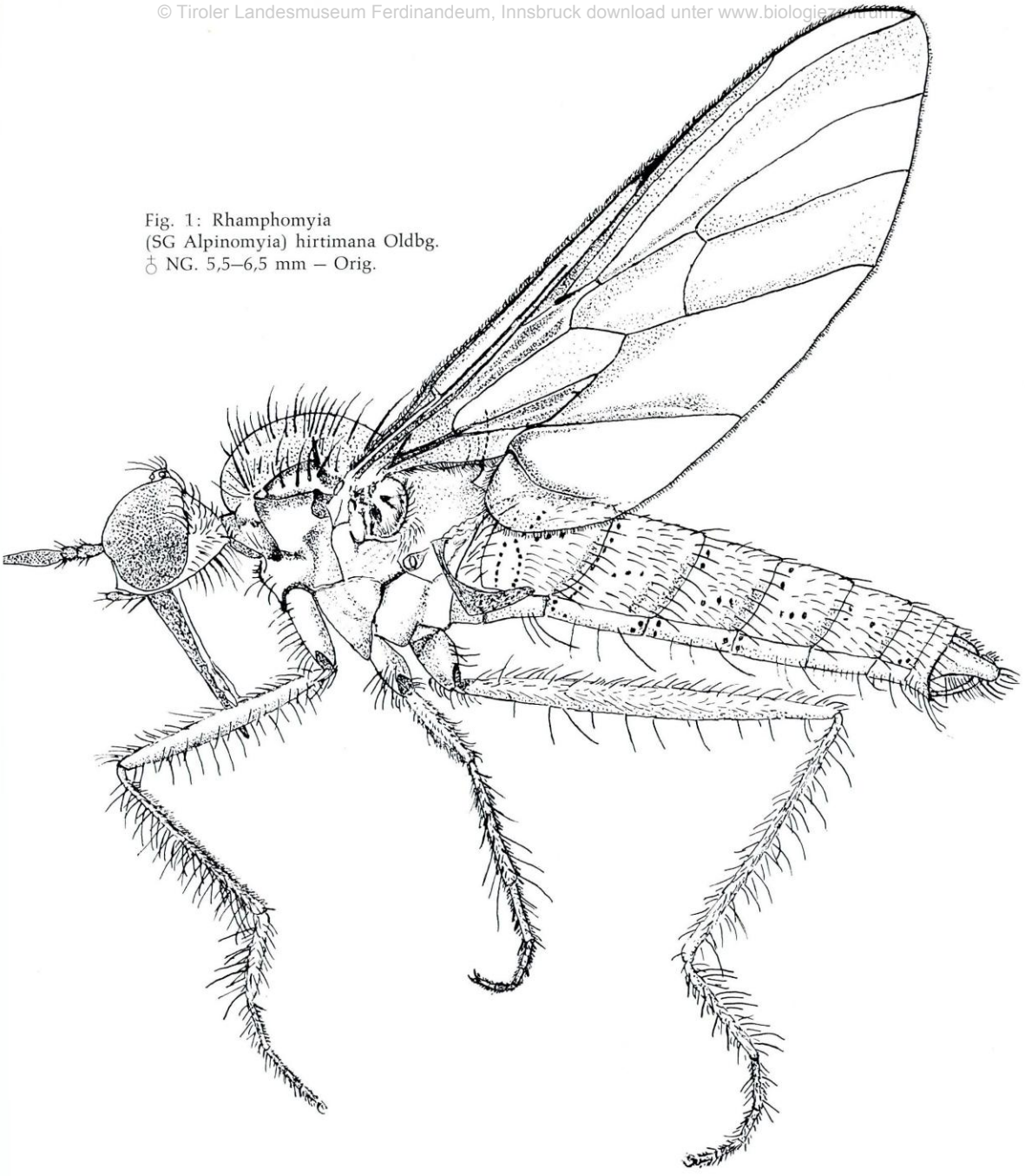

Fig. 1: Rhamphomyia (SG Alpinomyia) hirtimana Oldbg. ♂ NG. 5,5–6,5 mm – Orig.

wandten eine ganz andere ist, weil die Männchen einer Beute bedürfen, um sie dem Weibchen als Hochzeitsgabe zu überreichen. Eine solche müssen die Männchen auf dem Stein erst beschaffen.

Ich gehe nun auf die Beobachtungen ein, die ich zu diesem Problem am 11. und 13. August zwischen 15.15 und 18.25 Uhr gemacht habe. Beide Tage waren sonnig heiter und warm, am 11. wehte ein starker Wind talaufwärts. Vom Zirbenwald kommend, stieg ich zu der kleinen, erweiterten Talaue hinunter, in der die Gurgler Ache in einem Netz leicht veränderlicher Arme durch Sand, Kies

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

und Geröll dahinströmte. Der über den Wasserspiegel erhöhte, mit Moos, Gräsern und Kräutern dicht bewachsene Boden am rechten Ufer war mit Steinen und Blöcken der verschiedensten Größe besät, die, jedem Hochwasser ausgesetzt und an der Oberfläche glatt geschliffen, das nackte Gestein zeigten. Von der Sonne beschienen, wurden sie zu Sammelplätzen der Fliegen, die auch noch die letzte Wärme genossen, wenn sich schon lange die Schatten der gegenüberliegenden Wände darüber gesenkt hatten.

Auf einem vierkantigen Block von 25 × 55 cm Oberfläche sah ich ca. 40 Männchen der schwärzlichen *Paregle*, öfter flogen einige auf, jagten sich spielerisch und setzten sich wieder, manche machten auch längere Verfolgungsflüge und kamen wieder zurück. *Alpinomyia hirtimana* saß nicht zwischen ihnen, sie war aber auf der kleinen Talebene ebenso wie auf den Zugangswegen bestimmt kaum weniger häufig als *Paregle*. Sie saß nie so dicht gedrängt wie diese, war jedoch fast auf jedem größeren Stein anzutreffen. Die schlanken, dunklen Leiber dieser Tanzfliegen waren leicht zu erkennen, sie hielten am ersten Tage den Kopf meist gegen den starken Wind gerichtet, bei ruhiger Luft gab es keine solche Regel.

An einem großen Block sitzen sieben Männchen, vier von ihnen machen sichtlich Verfolgungsflüge, alle zu gleicher Zeit, die übrigen reagieren nicht, aber die vier kehren auf ihren Platz zurück. Was ihren Flug veranlaßt hat, war nicht zu erkennen. Mehrfach beobachte ich das gleiche Schauspiel an derselben Gruppe. Keines der Tiere verläßt dabei endgültig seinen Platz. Was die Flüge auch bedeuten mögen, erfolgreich war keiner. Ich suche das ganze Ufer nach Länge und Breite ab, immer sitzen die Tanzfliegen auf großen Steinen, beliebig gerichtet, eine nur oder zwei und Gruppen bis zu acht, sie lassen sich bei Annäherung kaum stören. Andauernd sehe ich Verfolgungsflüge in vielen Varianten, stets das Zurückkommen, oft, daß nur ein Teil der Tiere aufflog, nie einen Erfolg, nie einen Anlaß.

Ich machte auch viele Versuche mit dem geworfenen Stein, den ich, in passender Größe gewählt, über die Sitzenden hinfliegen ließ. Dabei glückt der Versuch oft, nicht immer. Dicht am Ufer saßen z. B. drei *Alp. hirtimana*-Männchen auf einem Stein, eines an der abgewendeten, lotrechten Seite, zwei an der Oberfläche. Das erste reagierte vier- bis fünfmal und flog dem Steinchen nach, die andern rührten sich dabei nicht. Auch an einer anderen Stelle war das Versuchsergebnis bei ein und derselben Fliege mehrfach positiv. Die obengenannten sieben Männchen dagegen kümmerten sich gar nicht um mein vielfaches Bemühen, während sie freiwillig Verfolgungsflüge machten.

Am 22. August nachmittags stellte ich fest, daß die zahlreich auf Steinen sitzenden Tanzfliegen mit einer einzigen Ausnahme Männchen waren, nur ein Weibchen saß dazwischen. Nicht oft war das Geschlechterverhältnis deutlich günstiger. Das Verfolgungsverhalten kann deshalb allein den sitzenden Männchen zuge-

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

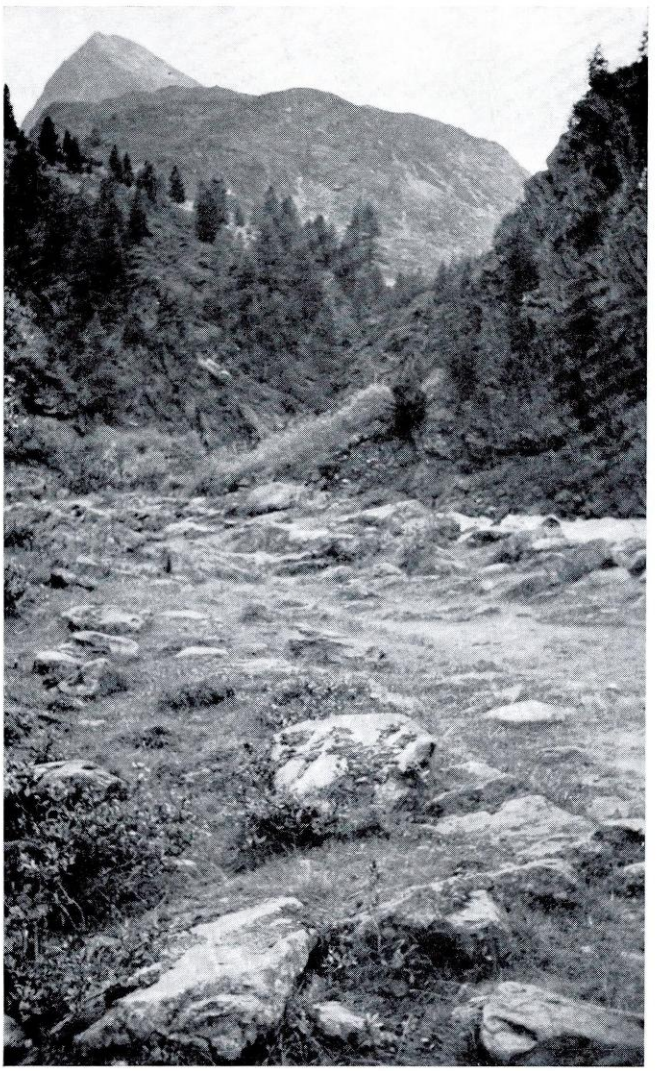

Abb. 1: Rechtes Ufer der Gurgler Ache beim Obergurgler Zirbenwald; Steine und Blöcke auf der Talaue (Blick talein, im Hintergrund Hangerer, 3021 m (zu S. 63/64) (K. Thaler phot.)

schrieben werden. Der Gedanke, sie lauerten auf vorüberfliegende Weibchen wie die *Paregle*-Männchen, ist aber zu verneinen, wie schon oben bemerkt wurde. Eine besondere Kontrolle ergab auch, daß kein sitzendes Männchen eine Beute mit seinen Mittelbeinen trug. Verfolgung von Weibchen wäre also vergeblich und sinnlos.

Die zweite Möglichkeit zweckmäßiger Verfolgung würde der Fang von Beutetieren sein, den ich allerdings nicht durch Beobachtungen bestätigen kann. Wenn aber vereinzelte Männchen von ihrer Verfolgung nicht zurückkehrten, kann angenommen werden, daß sie mit einer Beute zum Schwärmen übergegangen wären.

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Da die Opfer, wie sich später erwies, oft winzig klein waren, konnten solche vorbeifliegende Insekten sich leicht der Beobachtung entzogen haben. Sollte diese Annahme sich einmal bestätigen, so wüßten wir, die Männchen flögen vom Stein aus nach Beute, um, wenn erfolgreich, als Beuteträger schwärmend fliegenden Weibchen nachzustellen. Ein solcher Fall ist noch nicht bekannt. Bisher wissen wir nur, daß Empidinen-Männchen nicht vom Ruhesitz aus, sondern stets im Schwarme fliegend auf Beute für die Hochzeitsgabe ausgehen. Deshalb vermute ich, daß dieser sonderbare Verfolgungsflug auf Beute irgendwie in früheren Gewohnheiten verankert sein müsse und das Verhalten von *Alpinomyia hirtimana* als ein Übergang, eine Instinkts-Änderung zu werten sei.

Die ersten Schwarmgesellschaften

Die ersten schwärmenden Männchen von *Alpinomyia hirtimana* sah ich am 5. August, einem schönen, warmen Tage, am linken Ufer der Ache nahe der Brücke, sie flogen einzeln, entfernt voneinander, im ganzen gering an Zahl, 2 bis 3 m hoch über dem steinigen Hang, sie trugen keine Beute, und der Flug zeigte keine Unruhe. Die Art schien noch im Beginn ihres Auftretens zu sein; 14 Tage später hatten ihre Schwärme sich so vergrößert, daß sie eine Kopula nach der andern entsenden konnten. Am 11. August waren sie nicht mehr vereinzelt, sie wirkten als zusammengehöriger Schwarm. Ich bemerkte sie am Ende der Talaue, wo ein herabgestürzter Felsblock emporragt und der Uferpfad aufhört. Bei starkem Winde wurden die Tanzfliegen im Fluge sehr gestört, auch zeitweise zur Ruhe gezwungen. Ein Schwarm am 16. verhielt sich ebenso, flog aber mitten über dem Wasser. Anzeichen des Beutesuchens wurden auch hier beide Male nicht beobachtet, einige gefangene Männchen hatten keine. Wahrscheinlich fehlten geeignete Tiere.

Wie uns schon die sitzenden *Alp. hirtimana*-Männchen und die von *Paregle radicum* zum Vergleich Anlaß gaben, so jetzt beide Arten im Fluge, denn über dem ragenden Felsen tanzten die *P. radicum*-Männchen. Suchten die einen schwärmend nach Beute, so tanzten die andern in einer regulären Tanzgesellschaft in Erwartung anfliegender Weibchen. So ähnlich die Form, so verschieden die Bedeutung der Vorgänge. An den Tanz von *P. radicum* schließt sich direkt die Paarung, das Schwärmen der *Alp. hirtimana* führt zum Beutefang und erst später zur Paarung.

Tanz und Verfolgungsflug aus dem Ruhesitz können nebeneinander bei der gleichen Art vorkommen, so z. B. bei *Delia platura* M g., einer unsrer häufigsten Anthomyiiden (G r u h l, 1959, 1961). Bei *Paregle radicum* beobachtete ich eine Tanzgesellschaft hier zum ersten Male und wiederholt an der genannten Stelle am Ufer der Gurgler Ache. Sie flog über dem Felsblock in durchschnittlich 4 m Höhe, die Tänzer waren bei dem starken Winde in überaus lebhafter Bewegung, besonders kennzeichnend waren schleifenartige, den Wind kreuzende Wendungen, spielerisches Sichjagen und in kurzen Momenten stillerer Luft auch deutliche

© Naturwissenschaftlich-Medizinischer Verein in Innsbruck; Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 2: Rechtes Ufer der Gurgler Ache, Ende des Uferpfades bei Obergurgl; Blick talaus (zu S. 66) (K. Thaler phot.)

Polygonflüge. Sie wichen nicht von dem Tanzplatze, den sie eingenommen hatten, es sei denn, daß heftige Böen sie niederdrückten und damit in den Bereich des Netzes führten. Die etliche Meter seitwärts von ihnen schwärmenden *Alp. hirtimana*-Männchen hielten sich etwa 2½ m hoch, sie versuchten nie, *P. radicum* als Beute zu gewinnen. Ich nehme an, sie hätten diese auch nicht bewältigen können.

Schwärme und Paarungen an den Hängen

Als ich am 13. August vom Ufer der Ache emporstieg und, den Hangweg durch den Zirbenwald verfolgend, den in der Tiefe tosenden Wasserfall gerade passiert hatte, sah ich eine Menge schwärmender *Alp. hirtimana* umherfliegen und erlebte damit zum ersten Male das Zusammentreffen der Geschlechter. Die damit verbundenen Vorgänge waren ungewohnt einfach, von keinerlei Tanz begleitet und daher im Widerspruch zur gewohnten Regel. Wir werden darauf zurückkommen.

Um 18 Uhr bemerkte ich viele Meter hoch eine förmliche Wolke von kleinen Chironomiden, eine Tanzgesellschaft männlicher Zuckmücken also. Sie bildete den Anlaß und den Mittelpunkt für den Flug der vielen großen *Alp. hirtimana*-Männchen, die sich hier eingefunden hatten und fortgesetzt, um Beute zu machen, mitten durch die Tanzgesellschaft flogen. Hatten sie Erfolg, so streiften sie nun auf der Suche nach reifen Weibchen im weiten Umkreis der Tanzgesellschaft hin und her. Sehr bald beobachtete ich eine ausgedehnte Verfolgung, ein Männchen mit Beute, wie ich annehmen konnte, flog einem Weibchen von schräg unten

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

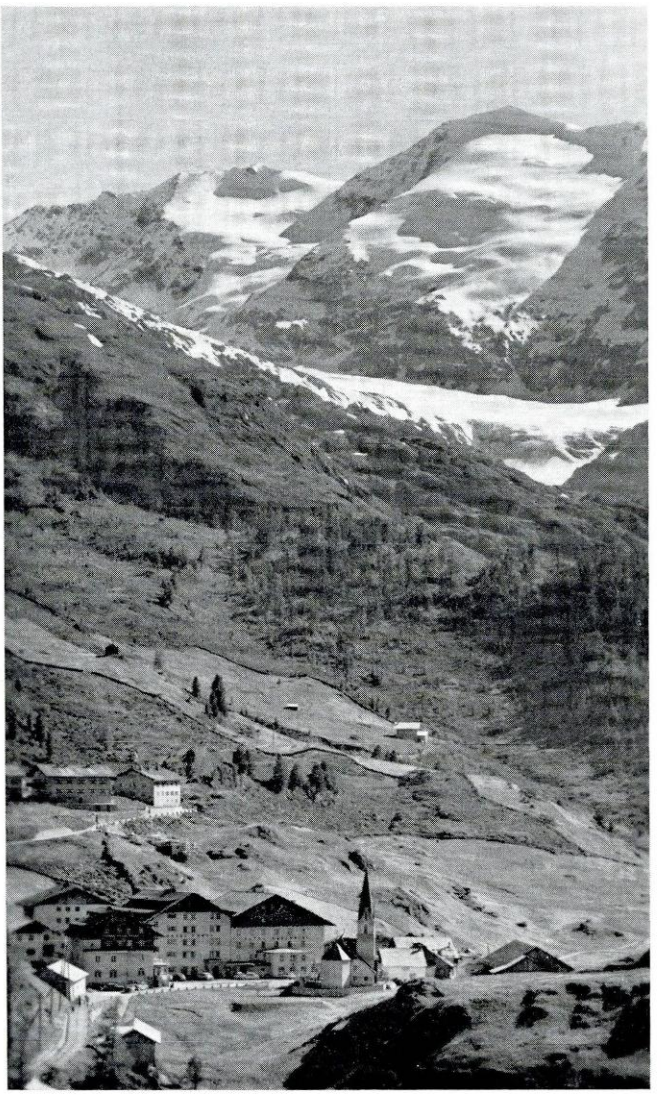

Abb. 3: Zirbelwald (Bildmitte) talein von Obergurgl gegen Großen Gurgler Ferner und Schalfkogl, 3510 m (zu S. 67)
(Phot. Lohmann, Obergurgl)

her nach, kam ihm ständig näher, bis sich beide zu vereinigen schienen. Weiteres entging mir, doch sah ich das gleiche Schauspiel noch viermal, dabei flogen die beiden Partner zusammen weiter, trennten sich aber nach sehr kurzem Fluge wieder, ein Zeichen dafür, daß keine normale Vereinigung erfolgt war. Aus den fliegenden *hirtimana* fing ich zwei Männchen mit toten, kleinen Chironomiden als Beute, ein Männchen ohne Beute und ein Weibchen, Kopulae nicht. Gegen 18.25 Uhr hörte das Schwärmen von *hirtimana* ebenso wie der Tanz der Zuckmücken auf.

© Tiroler L

Abb. 4: Grünerlenbestand mit deutlichen Gassen. Rechter Talhang bei der alpinen Forschungsstelle (zu S. 72) (K. Thaler phot.)

Am 16. und 17. August konnte ich nachmittags an dem gleichen Hangwege und weiter bis nach den Häusern des Ortes die Beobachtungen des 13. bestätigen und Beweisstücke sammeln. An vielen Stellen fanden sich jetzt Tanzgesellschaften von Chironomiden und Simuliiden, als Beutetiere umschwärmt von *hirtimana*-Männchen. Auf der Wegstrecke von der Brücke am Gaisbachfall bis zum Aufstieg zum Rotmoosferner waren es allein acht, die ich 2 bis 6 m hoch tanzen sah. Die Verfolgungen wurden damit lebhafter, und öfter flogen jetzt zwei Männchen mit Beute hinter einem Weibchen her. Die schnellen Trennungen der scheinbar Vereinigten wiederholten sich indessen immer wieder, doch nur wenige Male gerieten mir solche Paare ins Netz, gingen aber sofort auseinander. In einem Falle lag die reglose Beute, eine Chironomide, neben dem Männchen in dem einen Netzzipfel, das zweite Tier in dem andern entkam, ein andermal entzog sich das Männchen mit der Beute, so daß nur das Weibchen gefangen werden konnte. In zwei weiteren Beispielen war zu vermuten, daß der Beuteträger ein Männchen als Partner ergriffen hatte, da sich nur solche im Netz fanden.

Klarheit über Schwärmen und Paarung

Am 19. August brachte die endgültige Aufheiterung des Wetters einen herrlich warmen und wolkenlosen Nachmittag. Kurz nach 16 Uhr war ich oberhalb des Ortes in den Grünerlengebüschen des Westhanges. In größerer Höhe über dem Boden schwebten im Einzeltanz Männchen der *Eristalis arbustorum* L., einer kurzen, gedrungenen Schwebfliege, und zahlreiche Männchen von *Bibio pomonae* F a b r., einer großen, schlanken Haarmücke, kenntlich an ihren herabhängenden,

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

starken Hinterbeinen. Gegen 17 Uhr tanzte zwischen den Erlen *Holoclera* ihren Gegenreigen, und dann erst bei weiterer Suche entdeckte ich über einer freieren, mit mehr losen Steinen als Erlen bedeckten Stelle, hoch vor dem tiefblauen Himmel fliegend, zahllose *Alpinomyia*, jedes Tier und jede Bewegung deutlich erkennbar, auch nicht die gegenüberliegende dunkle Gratlinie vermochte das klare Bild zu beeinträchtigen, das sich hier darbot. Das Durcheinander der schwärmenden Tanzfliegen war der beherrschende Eindruck, unter ihnen befanden sich, durch Fang nachgewiesen, beutelose Männchen und Beuteträger, Weibchen und kopulierte Pärchen. Letztere strebten sichtlich wieder den Erlensträuchern zu, um die Paarung zu vollziehen, sie waren so häufig, daß fast jeden Augenblick neue ins Blickfeld gerieten. Es war ziemlich windstill, der Flug aber so geschwind, daß es schwer hielt, die ins Gebüsch eintretenden Kopulae im Gezweige zu finden. Die Verfolgungen verliefen so schnell und gewandt wie bisher, und oft genug kam auch hier trotz der Überzahl von Beuteträgern die Kopulation nicht zustande. Ursachen dafür ließen sich nicht ermitteln. Viele Tanzfliegen saßen ausruhend auf den Blättern der Grünerlen, Männchen ohne Beute, andere, die ihr Opfer mit den Mittelbeinen trugen, und Weibchen. Die hier sitzenden beutelosen Männchen machten keine Verfolgungsflüge, sie stürzten sich vielmehr wieder in den Schwarm, wenn sie genügend ausgeruht waren. Der große, fliegende Schwarm bewegte sich in Höhen von über 3 m, an seiner oberen Grenze standen an einigen Stellen Tanzgesellschaften, unter denen ich Zuckmücken erkannte und auch Simuliiden vermutete.

Das erste an einem Erlenblatt hängende Paar, das ich sah, war zu weit entfernt, um Einzelheiten zu erkennen. Ich suchte mir dann einen Standort vor einem Erlengebüsch, um den Einflug zu beobachten; die Richtung, aus der sie kamen, blieb hier stets dieselbe. Kaum stand ich, als die zweite Kopula dicht an mir vorbeiflog. Einige Sekunden später fliegt die dritte an und verliert sich zwischen den Ästen, es ist 17.46 Uhr. Nach einiger Zeit eifrigen Suchens habe ich das Glück, sie zu finden. Das Pärchen hängt 50 cm vor mir an einem dünnen Zweig, ich sehe es genau von hinten, das Männchen hat sich mit den Vordertarsen festgehakt, es trägt mit Mittel- und Hinterbeinen, die zumeist verdeckt sind, das Weibchen mit der Beute, seine Flügel liegen waagrecht, im Winkel von 60 Grad geöffnet. Die Flügel des Weibchens sind seitlich ausgebreitet, ihre Vorderränder bilden eine gerade Linie. Jede Einzelheit der Haltung ist nicht erkennbar, nur die Winkelung der Hinterbeine, deren Tarsen die winzig kleine Beute halten, ist von der Seite her zu sehen. Öfter sind sie längere Zeit in Bewegung und mit der Drehung der Beute beschäftigt, es sieht manchmal aus, als sollte diese abgestreift werden, stets aber wird sie dann wieder ruhig gehalten und weiter besaugt, bis sie zuletzt einem winzigen, zusammengekneteten Bällchen gleicht. Schließlich bewegen sich beide Tiere, die Beute wird abgelöst und bleibt am Ästchen hängen, Männchen und Weibchen trennen sich und entfernen sich ein paar Schritte voneinander, dann bleiben sie sitzen. Beim Ende der Kopulation ist

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5: Ausschnitt aus dem Grünerlenbestand von Abb. 4. Links im Bild Obergurgl (zu S. 72) (K. Thaler phot.)

draußen kein Schwärmen mehr zu sehen, die Uhr zeigt 18.17 Uhr. Das Pärchen hing 31 Minuten fast unbeweglich in seiner Stellung, der Beobachter mußte die gleiche Geduld haben. Erst der 24. August war noch einmal ein so gesegneter Tag.

Die schwierige Aufgabe, aus der Beobachtung weit verstreuter und verworrener Schwarmvorgänge die erforderliche Klarheit zu erhalten, war mir wichtiger als die Sammeltätigkeit zur Gewinnung möglichst vieler Beutetiere unsrer Art, dazu fehlte auch letzten Endes die Zeit. So blieben als Belege nur 15 Stücke, die durch Fang beutetragender Männchen in meinen Besitz gelangten. Kopulae, die fest vereinigt waren und sich nicht sofort trennten, habe ich nie im Netz gehabt. Die kleine Liste enthält: I. Homoptera: *Psyllidae* 2. II. Diptera: *Mycetophilidae* 1. *Chironomidae* 6. *Simuliidae* 1. *Empididae: Hilara* sp. 2 und *Holoclera heterochroma* 1♀. *Tetanocerinae:* 1. *Acalyptrata:* 1, indeterminierte Art. Neben der kleinen Liste ist noch hinzuweisen auf vielfache, direkte Beobachtung von Fängen der *Alpinomyia hirtimana*-Männchen aus Tanzgesellschaften meist von Chironomiden, viel seltener von Simuliiden.

Zusammenfassung

Die Paarungsvorspiele und Paarungen der großen Gattungen *Hilara, Empis* und *Rhamphomyia* sind sehr mannigfacher Art, sie sind besonders berühmt durch die sogenannte „Hochzeitsgabe", die ihre Männchen bei der Kopulation den weiblichen Tieren überreichen, und durch die Lufttänze, in deren Verlauf das geschieht. Die Mitglieder einer Tanzgesellschaft (Synorchesium) bewegen sich in arteigener, durch den Wind mitbestimmter Weise, sie bilden da-

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

durch eine in sich deutlich abgeschlossene und zusammengehaltene Einheit, die stets der Paarung dient und von Schwarmgesellschaften und Massenvorkommen zu unterscheiden ist.

Bei *Alpinomyia hirta* findet sich keine der Tanzformen, die für *Empidinae* charakteristisch ist, kein Gegenreigen der Männchen, kein Polygonflug oder Kreuzen des Windes beim weiblichen Geschlecht. Wir sehen vielmehr beutesuchende, schwärmende Männchen, die entweder von Tanzgesellschaften abhängig oder ungebunden auf Fang fliegen, wir sehen diese Männchen zu Beuteträgern werden, ihren Schwarmbereich ausweiten und dabei die im gleichen Raum schwärmenden Weibchen verfolgen, um die Paarung einzuleiten, die hängend an Blättern oder Zweigen vollzogen wird. Den sonst so deutlichen Absturz der sich vereinigenden Geschlechter, die ihre Stellung wechseln, die Beute austauschen und dabei nicht fliegen können, habe ich nicht beobachtet, der Vorgang scheint bei dieser Art anders zu verlaufen.

Die kleinen bis ganz großen Gesellschaften, die wir so beobachten, sind Schwarmgesellschaften. Ihre Bewegungen sind zumeist völlig ungeordnet, wenn es auch vorkommt, daß sie gelegentlich und vorübergehend denen von Tänzern gleichen. Diese Paarungsvorspiele gehen phylogenetisch solchen voraus, bei denen geschlossene Tanzgesellschaften von Männchen oder Weibchen die Aufgabe übernehmen, das andere Geschlecht durch den Tanz anzulocken.

Holoclera heterochroma

Die Arten der beiden zu *Rhamphomyia* gehörigen Untergattungen *Lundströmiella* und *Holoclera* sind nach Tuomikoski und Frey in Lindner 28 (1956) ausschließlich Blütenbesucher, und ihre Männchen tragen den Weibchen zur Kopulation auch keine Beuteinsekten zu. Aus dieser im Paarungsverhalten also abweichenden Gruppe habe ich *Holoclera heterochroma* Bezzi vom 6. bis 24. August bei Obergurgl beobachten und dabei feststellen können, daß die Männchen zwar keine Beute suchen und tragen, daß sie aber trotzdem Tanzgesellschaften in Form typischer Gegenreigen bilden. Den zu erwartenden Abschluß dieser Paarungsspiele durch die Annäherung der Weibchen und darauf folgende Begattung habe ich allerdings nicht zu sehen bekommen; über das interessante Verhalten der Männchen aber will ich hier berichten.

Am 6. August nachmittags durchstreifte ich zum ersten Male die Grünerlenbestände am Westgehänge oberhalb des Ortes, in denen man auf lockerem Geröll durch ein Netz schmaler Gassen zwischen 2 bis 3 m hohen Gebüschen vordringen kann. Hierbei bemerkte ich gegen 17 Uhr in der Tiefe eines solchen Ganges schattenhaft dicht über den Kräutern einige Tiere fliegen, die ihrer langen, gespreizten Beine halber den Eindruck von Trichoceren oder ähnlicher Schnaken erweckten. Kurz darauf entdeckte ich eine größere Gesellschaft derselben Tiere, der oben genannten *Holoclera*-Art, die jetzt in Augenhöhe zwischen zwei

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

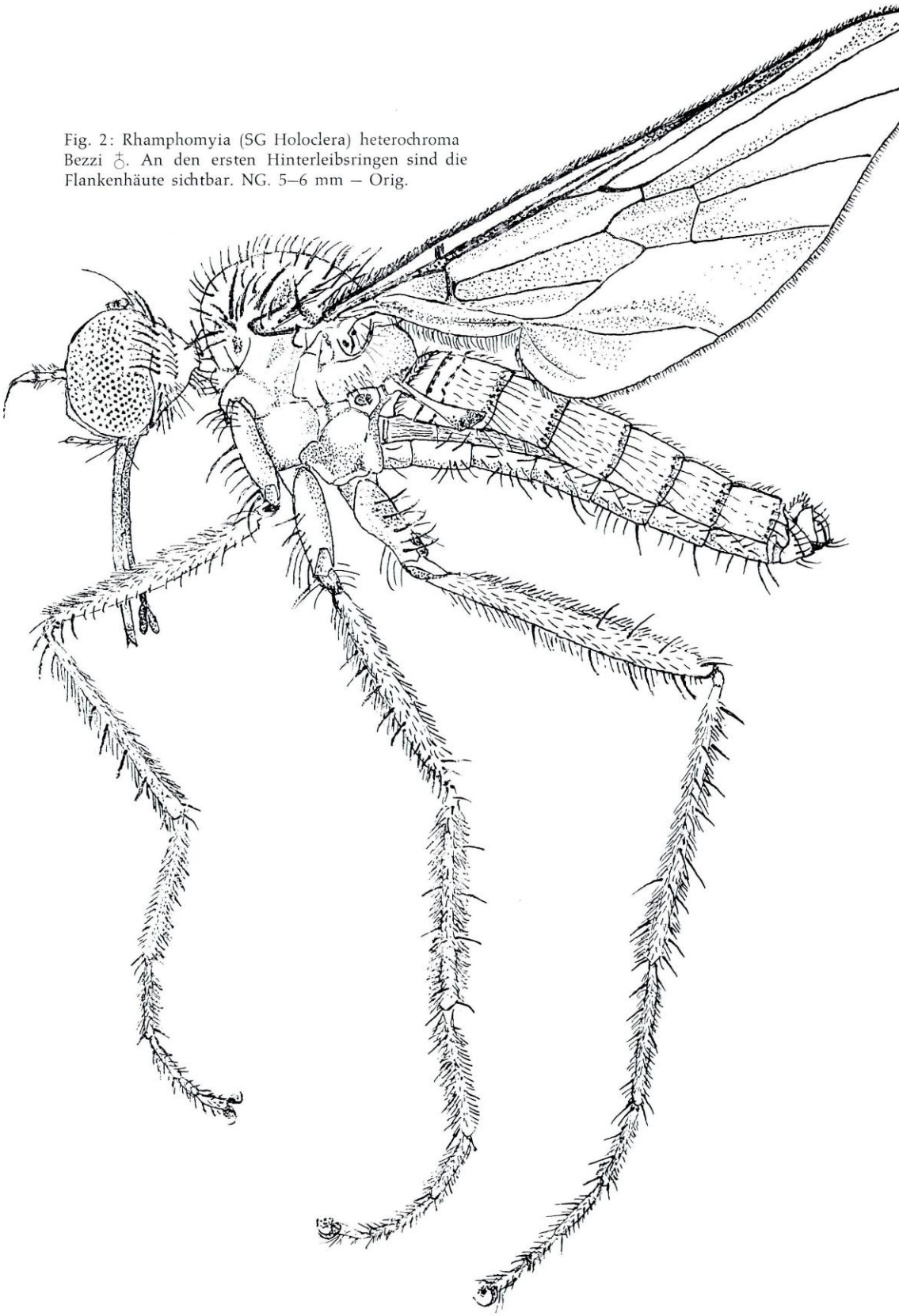

Fig. 2: Rhamphomyia (SG Holoclera) heterochroma Bezzi ♂. An den ersten Hinterleibsringen sind die Flankenhäute sichtbar. NG. 5–6 mm – Orig.

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Gebüschen regelmäßig hin- und herflogen. Es war das unverkennbare Bild eines Gegenreigens, wie ihn Empidinen tanzen, er war 2 bis 2½ m lang und fast 1 m breit. Die Zahl der Fliegen nahm in ¾ Stunden erheblich zu und mag etwa 30 bis 40 betragen haben. Es waren nur Männchen, die aber keine Beute trugen. Die Bahnen der einzelnen verliefen nicht gerade, sondern in Wellenlinien mit seitlichen und vertikalen Bogen, was einen etwas verwirrenden Eindruck hinterließ. Die Wendungen an den Enden des Reigens waren breit abgerundet. Im Schutze der hohen Gebüsche entsprach die Richtung des Gegenreigens dem Verlauf der Gasse, in der er sich abspielte, auch der schwache Windhauch in den Erlenbeständen dürfte den Gassen gefolgt sein, denn ein zweiter Gegenreigen stand quer zu dem ersten.

Weitere Beobachtungen brachten nur Modifikationen des schon Gesehenen. Am 10. zeigten sich wieder Gegenreigen von 16 bis 18.15 Uhr, meine Aufmerksamkeit wurde aber von *Hilara sartor* in Anspruch genommen, die ich in den Grünerlen tanzen sah. Am 19. — es war der Tag nach dem ersten Schneefall — fand ich erst 16.45 Uhr die Männchen von *Holoclera* beim Tanz hin und her dicht über den Grünerlen. Es waren nur sehr wenige, und es waren Einzeltänze, also Gegenreigen, von einem einzigen Männchen geflogen. Dabei wechselten Flug und Ruhepause an den Zweigen von je 10 bis 15 Sekunden Dauer. Bald tanzten und pausierten gleichzeitig zwei oder drei Männchen, ein fliegendes jagte öfter ein sitzendes auf. Das währte eine Viertelstunde, bis mich das große Schauspiel der schwärmenden *Alpinomyia hirtimana* abberief. Noch einmal sah ich *Holoclera* um die Mittagszeit an einem der Tanzplätze von *Hilara sartor* im Zirbenwald. Es war der 24., ein sehr schöner, warmer Tag, der Wind wehte vom Tal herauf, und die Hilaren waren nicht sehr aktiv, da bemerkte ich niedrig über den Zwergsträuchern mit dem Winde hinfliegend und gegen ihn zurück überraschend ein einzelnes Männchen von *Holoclera*. Nach kurzem Flug trat eine längere Ruhepause ein, dann begann noch einmal das öftere Hin und Her des Gegenreigens, bis die Fliege sich im Gebüsch verlor. Es war die letzte Beobachtung; nachmittags im Erlicht fand ich die Art nicht mehr beim Tanz.

Hochzeitsgabe und Tanzform

Da die Hochzeitsgabe bei *Holoclera heterochroma* fehlt, sind ihre Paarungsvorspiele kein außergewöhnlicher Vorgang, sie schließen sich vielmehr ihrer Natur und Bedeutung nach den zahllosen Fällen entsprechenden Verhaltens bei Dipteren und anderen Ordnungen an. Ein Beispiel dafür ist die Kleine Stubenfliege *(Fannia canicularis L.)*, deren Männchen im Polygonflug tanzend um unsere Deckenbeleuchtung kreisen, den Anflug ihrer Weibchen zum Zwecke der Paarung zu erwarten. Nichts anderes tut auch unsere *Holoclera*, nur daß sie keinen Polygonflug tanzt, sondern einen Gegenreigen wie viele der nächstverwandten *Empidinae*. Bei *Holoclera variabilis* Fall. (= *tenuirostris* Fall.) hat Zetterstedt bereits 1842 auf die Tänze der Männchen aufmerksam gemacht, indem er bemerkte:

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

„mares choreas in aëre saepe ducentes." Wir können gewiß sein, daß es auch Gegenreigen gewesen sind, die er gesehen hat. Bei *Lundströmiella*-Arten, die auch keine Beute suchen, verläuft das Vorspiel zur Paarung anders. Die von Tuomikoski (1939) beobachtete *Lundströmiella hybotina* Zett. tanzte nicht, sondern: „Die Kopulation begann damit, daß das Männchen langsam über das auf einem Reis oder einer Blüte (von Heidekraut) sitzende Weibchen flog und sich dann auf es herabsenkte." Die Tanzfliegengattung *Tachina* aus der Unterfamilie *Ocydromiinae* rechnet Tuomikoski (1952) zwar zu den räuberischen Arten, aber es ist nichts von einer Hochzeitsgabe bekannt, und so verhalten sich diese Arten auch wie unsere *Holoclera*, nur sind ihre Tanzbewegungen andre, sie schweben und kreuzen den Wind nach Art von *Fannia* und *Hydrotaea*.

In der Unterfamilie *Empidinae* allein ist der Brauch einer Hochzeitsgabe bekannt, in ihr allein auch nach unsern bisherigen Kenntnissen die Tanzform des Gegenreigens. Die evolutionäre Folge der mannigfachen Verhaltensweisen betreffs der Paarungsgewohnheiten scheint aber geheimnisvoller zu sein, als die Freunde solcher Spekulationen meinen. So zeigt uns das Beispiel von *Holoclera*, daß ein Gegenreigen Gewohnheit geworden ist ohne Hochzeitsgabe; das Beispiel der *Alp. hirtimana* aber, daß der Brauch der Hochzeitsgabe sich ausgebildet hat ohne die Entwicklung von Tänzen, da es sich bei dieser Art um gemeinsames Schwärmen handelt. Erst aus solchen Schwärmen, darf man annehmen, haben sich unter dem Zwange der Hochzeitsgabe Tänze ausgebildet, großenteils nach Geschlechtern in der Form verschieden.

Flankenhäute:

Bei den Weibchen von *Empis* (S. G. *Anacrostichus*) *bistortae* Meig. sind Ausstülpungen der Intersegmentalhaut in Form von Hörnchen seit langem bekannt, nach meiner Auffassung dienen sie bei schwebendem Fluge zur Vergrößerung der Körperoberfläche und der Erleichterung des Fliegens. Eine ähnliche Beobachtung an *Empis (Anacrostichus) nitida* Meig. hat mich zu einer eingehenden Darstellung des Gesehenen bewogen (Gruhl, 1963). Seitdem bin ich, angeregt durch dieses Problem, mit neuen Tatsachen bekanntgeworden. Im Mai 1963 fing ich tanzende Weibchen einer *Rhamphomyia* s. str. (wahrscheinlich *tibialis* Meig.), die frisch im Fangglas dick aufgeplustert erschienen, die Flankenhäute traten zwischen Tergiten und Sterniten prall hervor, die Körper sahen aus wie Insektenleiber, die von entwickelten Eiern strotzen. Nach geringer Zeit waren die Häute mehr oder weniger zurückgezogen. Aber auch am getrockneten Tier sind die Spuren der vorherigen prallen Füllung meist zu sehen. In breiten bis schmalen offenen Spalten zwischen Tergiten und Sterniten liegen die Flankenhäute da, sie sind glatt, fein gefältelt, auch grob zerknittert. Haben sich die Spalten geschlossen, so sind häufig Falten abgequetscht worden, die nach außen treten, oder die Sklerite haben sich verschoben, so daß die Sternite über die

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Tergite hinübergreifen und Körperverformungen aller möglichen Art eintreten. Im Mai 1964 habe ich mich davon überzeugen können, daß die gleiche Aufplusterung auch bei fliegenden Männchen derselben Art erfolgt und weit darüber hinaus in beiden Geschlechtern anderer *Empidinae*, so bei *Empis (Polyblepharis) opaca* Meig., bei zwei weiteren, kleinen *Empis* spp. und einer *Hilara*-Art. Um dies zu finden, wurde jede im Fluge gefangene Tanzfliege daraufhin untersucht. Vermutlich haben solche Tiere Luftsäcke, wir scheinen aber weder von ihrer Existenz, Größe und Lage Genaueres zu wissen noch von ihrer Funktion und Bedeutung für die Empididen.

Die zwei alpinen Tanzfliegen meines Berichtes zeigen auch unverkennbar in beiden Geschlechtern die Spuren aufgeblasener Flankenhäute an ihren trockenen Leibern, kein Stück ist vollständig davon frei. Die von mir untersuchten Weibchen von *Holoclera heterochroma* und *flava* Fall. bekunden ihre nahe Verwandtschaft durch ihnen eigentümliche, breit-knitterfaltige Flankenhäute.

Weiterführende Untersuchungen des gesamten Intersegmentalhautproblems sind erforderlich, sie dürften interessante Aufschlüsse bringen.

Art und Vorkommen:

Alpinomyia hirtimana und *Holoclera heterochroma* habe ich nach Frey in Lindner 28 (1956) bestimmt, sie konnten durch Vergleich mit männlichen und weiblichen Stücken aus der Abteilung für Entomologie der Zweigstelle Ludwigsburg des Staatlichen Museums in Stuttgart bestätigt werden. Für die Leihgabe bin ich den leitenden Herren sehr dankbar.

Alpinomyia hirtimana ist nach den Fundortangaben im Lindner von der subalpinen bis zur hochalpinen Stufe weitverbreitet und häufig. Oldenberg fand sie besonders massenhaft und manchmal in kleinen Schwärmen tanzend im Ortlergebiet. *Holoclera heterochroma* ist aus der Tatra beschrieben, auch in den Alpen verbreitet und nach F. Keiser (1947) bei Lindner: „recht zahlreich aus dem Gürtel von 2100 bis 2400 m ... vertreten" und „bevölkert in oft großen Gesellschaften hauptsächlich die feuchten Lägerfluren und tritt nicht selten, jedoch nur vereinzelt, in die offenen Weiden hinaus".

Literatur:

Eltringham, H. (1928): On the Production of Silk by Species of the Genus Hilara Meig. (Diptera) with an Appendix on the Habits of the Species by A. H. Hamm. Proc. Royal Soc. London, Ser. B, CII, S. 327–338

Engel, E. O. und *Frey, R.* (1956): Empididae, in Lindner 28

Gruhl, K. (1924): Paarungsgewohnheiten der Dipteren. Z. wiss. Zool. 122, S. 205–280

Gruhl, K. (1927): Neue Beiträge zum Problem der Lufttänze. Z. f. Ent. (Breslau) XV 3, S. 1–13

Gruhl, K. (1955): Neue Beobachtungen an Schwarm- und Tanzgesellschaften der Dipteren. Dtsch. Ent. Z. N. F. 2 H. V, S. 332–353

Gruhl, K. (1959): Dipterenstudien im Siebengebirge. Decheniana-Beihefte 7, S. 103–118

© Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck download unter www.biologiezentrum.at

Gruhl, K. (1961): Dipterenstudien im Siebengebirge (Teil II). Dech.-Beih. 9, S. 37–67

Gruhl, K. (1963): Sind Tänze von Weibchen bei Empis und Rhamphomyia (Diptera) an gewisse Sondermerkmale gebunden? Mitt. Dtsch. Ent. Ges. 22 (5/6), S. 88–96

Howlett, M. (1907): Note on the coupling of Empis borealis. Ent. mon. Mag. 43, S. 229–232

Meigen, J. W. (1822): Systematische Beschreibung der bekannten Europäischen zweiflügeligen Insekten, 3. Teil

Osten-Sacken, Baron C. R. (1877): A singular habit of Hilara. Ent. mon. Mag. XIV, S. 126–127

Poulton, E. B. (1913): Empidae and their prey in relation to courtship. Ent. mon. Mag. 49, S. 177–180

Tuomikoski, R. (1939): Beobachtungen über das Schwärmen und die Kopulation einiger Empididen (Dipt.). Ann. Ent. Fenn. 5/1, S. 1–30

Tuomikoski, R. (1952): Über die Nahrung der Empididen-Imagines (Dipt.) in Finnland. Ann. Ent. Fenn. 18/4, S. 170–181

Zetterstedt, J. W. (1842): Diptera Scandinaviae disposita et descripta, Bd. 1

Anschrift des Verfassers:
Dr. Kurt G r u h l, Schultheißstraße 52, 62 Wiesbaden-Bierstadt, BDR.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Tiroler Landesmuseums Ferdinandeum

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: 45

Autor(en)/Author(s): Gruhl Kurt

Artikel/Article: Zum Paarungsverhalten zweier alpiner Tanzfliegen (Diptera: Empididae). 61-77