

## Das Balzverhalten von Langbeinfliegen (Diptera, Dolichopodidae)

von Klaus Lunau

**Kurzfassung:** Die vergleichende Untersuchung des Balzverhaltens von Langbeinfliegen in Ostbayern umfaßt die Morphologie der Balzsignalstrukturen der Männchen, die Präsentation der optischen Balzsignale, die Lichtbedingungen in den Balzhabitaten und eine Analyse des dioptrischen Apparates der Dolichopodiden, insbesondere die Transmission der farbigen Corneallinsen. Ziel der Untersuchung ist ein Verständnis des visuellen Kommunikationssystems der Langbeinfliegen.

**Abstract:** Courtship behaviour of long-legged flies (Diptera, Dolichopodidae). -

The comparative study of courtship behaviour of Dolichopodidae in East Bavaria includes the morphology of the males' signalling structures, the presentation of the visual courtship signals, the light conditions in the courtship habitats and an analysis of the dioptric apparatus of the dolichopodids' eyes, particularly, the transmission of the coloured corneal lenses. The study aims at the understanding of the visual communication system in long-legged flies.

### Einleitung

Langbeinfliegen (Dolichopodidae) sind eine in Mitteleuropa artenreiche Familie der Empidoidea (Diptera). Sie sind meist schlank und überdies recht klein (etwa 5 mm), jedoch in vielerlei Hinsicht außergewöhnlich interessant.

Sowohl die Larven als auch die Imagines leben räuberisch. Die Mundwerkzeuge der Fliegen sind auf das Ergreifen und Festhalten von Beutetieren spezialisiert, die vornehmlich aus kleinen Insekten, Krebsen oder Enchytraeen bestehen (SATO 1991).

Viele, aber nicht alle Arten der Dolichopodiden weisen einen auffälligen Sexualdimorphismus auf. Bei diesen tragen nur die Männchen zumeist paarige, auffällige Signalstrukturen, die an unterschiedlichen Organen und Körperanhängen auftreten können, wie den Vorderbeinen, Mittelbeinen und Hinterbeinen. Sie kommen auch an den Flügeln, den Antennen, der Proboscis und an den Genitallamellen vor. In der Gattung *Scellus* LOEW trägt das 5. Abdominalsternit Auswüchse, die als Signalstrukturen in Frage kommen. Es gibt sogar einige wenige Arten, die an zwei verschiedenen Organen solche Strukturen besitzen und damit eine doppelte Ausstattung aufweisen. Die schwarz-weiße Färbung der Signalstrukturen ist bei den ansonsten meist metallisch grün glänzenden oder hellbraun gefärbten Fliegen recht auffällig. Ihre Morphologie ist in den Bestimmungsschlüsseln außerordentlich gut dokumentiert (von STACKELBERG 1930, 1933, 1934; PARENT 1938, d'ASSIS FONSECA 1978). Nach vorliegenden Beobachtungen über den Einsatz dieser Signalstrukturen (GRUHL 1916, 1924; STEYSKAL 1946, zusammenfassend WEHNER 1981, LUNAU & KNÜTTEL 1994) haben sie eine Bedeutung bei der Balz. Die genaue Aufgabe ist jedoch unklar. Infolge des artspezifischen Charakters wurde eine Funktion bei der Arterkennung als prägamer Isolationsmechanismus vermutet (GRUHL 1924, siehe WEHNER 1981, BICKEL 1983), wegen der intensiven und ausdauernden Präsentation der Signale bei der Balz eine Rolle bei der Erhöhung der Paarungsbereitschaft (LAND 1993a).

Ein weiteres, bei vielen Arten sexualdimorphes Merkmal ist die Größe der Komplexaugen. Die Männchen besitzen größere Augen, die sich frontal berühren (holoptisch), während die

Weibchen kleinere Augen haben, die durch einen mehr oder weniger breiten Zwischenraum getrennt sind (dichoptisch). Die Komplexaugen vieler Dolichopodiden sind metallisch glänzend und farbig, ähnlich wie die vieler Tabaniden (Bremsen). Es ist bekannt, daß diese Augenfärbungen bei beiden Familien durch Reflexionen an Schichten der Cornea hervorgerufen werden. Die Cornealinsen bestehen in ihrem apikalen Teil aus alternierenden, optisch dichten und optisch dünnen Schichten. Sie sind wie Interferenzfilter gebaut und reflektieren selektiv Licht, dessen Wellenlänge viermal so groß ist wie die Dicke der Schichten (BERNARD & MILLER 1968, BURAKOVA & MAZOKHIN-PORSHNYAKOV 1982, SMITH & BUTLER 1991). Die Augenfarbmuster sind bei Langbeinfliegen nicht sexualdimorph ausgebildet.

Die Männchen der Dolichopodiden besitzen einen sehr gut entwickelten, komplex gestalteten und frei liegenden Genitalapparat (Hypopygium), der unter dem Abdomen getragen wird. Diese Bildung entstand durch Drehung des 8. und der nachfolgenden Abdominalsegmente gegenüber dem Vorderteil des Abdomens um 180° im Uhrzeigersinn (Inversion) und nachfolgendem Umklappen des Hypopygiums, das an das 8. Segment anschließt, auf die nun ventral liegende Dorsalseite des 8. Segments (ULRICH 1974). Das erhöht die Beweglichkeit des Abdomenendes mit den Genitalstrukturen und ermöglicht eine für Dipteren seltene Paarungshaltung, bei der das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt (GRUHL 1924, HARDY 1944).

Dolichopodiden finden sich an ungewöhnlichen Orten. Die Larven, die in feuchten Böden oder unter Baumrinde leben, werden nur selten wahrgenommen. Die Imagines der meisten Arten können auf der Jagd nach Beutetieren in der Nähe von Gewässern auf Blättern beobachtet werden. Fallenfänge spiegeln eine spezifische horizontale und vertikale Zonierung wider (POLLET & GROOTAERT 1991). Die Balzhabitate vieler Arten sind dagegen oft ungewöhnlich. Einige können auf der Wasseroberfläche von Seen, Teichen und Pfützen angetroffen werden, manche balzen nur an glatten Baumstämmen, wieder andere auf den Schirmdolden von Umbelliferen oder an senkrechten Steinwänden in unmittelbarer Nähe von Wasserfällen.

Obwohl nur wenige systematische Beobachtungen der Balz vorliegen, gelten Dolichopodiden als Insekten mit besonders spektakulären Balzsignalen (GRUHL 1924, WEHNER 1981). Viele Autoren weisen darauf hin, daß eine Paarung im Anschluß an eine Balz bisher nur äußerst selten oder gar nicht festgestellt werden konnte (GRUHL 1916, 1924; STEYSKAL 1938, 1946; LAND 1993a). Langbeinfliegen sind die nächsten Verwandten der Tanzfliegen (Empididae) (HARDY 1953, CHVÁLA 1981), die ebenfalls ein erstaunliches, aber ganz anderes Balzverhalten zeigen (GRUHL 1924, HENNIG 1973, CUMMING 1994, SVENSSON & PETERSSON 1994): Bei vielen Arten der Empididen haben die Weibchen die Fähigkeit, Beutetiere zu erjagen, verloren. Diese werden von den Männchen gefangen und vor der Paarung den Weibchen als Hochzeitsgeschenk übergeben. Während der Schwarmbildung und Partnerwahl sind die Geschlechterrollen vertauscht, denn Weibchen bilden Schwärme und die Männchen suchen diese auf und wählen ihren Paarungspartner. Die Weibchen besitzen sekundäre Geschlechtsmerkmale in Form von auffälligen Verbreiterungen der Beine, Flügel und Abdomen. Bei einigen Arten der Gattung *Hilara* (FABRICIUS) wird das Beutetier von den Männchen als Hochzeitsgeschenk in ein auffälliges, selbst hergestelltes Gespinst verpackt oder es wird ein leeres, weißes Gespinst zur Werbung eingesetzt.

Das Ziel der Untersuchung des Balzverhaltens von Langbeinfliegen liegt in einem Verständnis der Evolution des optischen Kommunikationssystems. Eine Reihe konkreter Fragestellungen lassen sich formulieren: Wie werden die Signalstrukturen eingesetzt? Wer ist Sender und wer

Empfänger der emittierten Signale? Welche Funktion haben sie? Wie sind die Unterschiede und wie die Gemeinsamkeiten in Ausbildung und im Einsatz der Signalstrukturen bei den verschiedenen Arten zu erklären? Welche Informationen codieren die Signale? Warum konnten sich konvergent ähnliche Signalstrukturen herausbilden? Welche Anpassungen haben die Empfänger der optischen Signale entwickelt? Läßt sich eine Hypothese zur Evolution des Balzverhaltens der Dolichopodiden begründen?

In dem Beitrag soll eine Reihe von grundlegenden Ergebnissen zu diesen Fragestellungen vorgelegt werden. Die Signalstrukturen der untersuchten Arten werden vorgestellt. Ihr Einsatz wird durch Beobachtungen des Balzverhaltens dokumentiert. Die farbigen Augen als mögliche Adaptationen im optischen System der Signalempfänger werden untersucht. Dazu werden auch Tabaniden in die Untersuchung miteinbezogen. Schließlich wird eine Modellreihe zur Evolution des Signalsystems abgeleitet und begründet.

### Methoden

Die Möglichkeiten, verschiedene Dolichopodiden bei der Balz zu beobachten, sind im Raum Regensburg recht günstig. Wegen der Lebensweise ihrer Larven sind sie meist an Gewässer gebunden oder in ihrer unmittelbaren Nähe anzutreffen. Die Altwassergebiete bei Donaustauf und Pfatter sowie die Ufer von Waldbächen im Vorland des Bayerischen Waldes bieten sehr gute Voraussetzungen, um das Balzverhalten der Fliegen im Freiland zu studieren. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen aus den Jahren 1989 bis 1994 möchte ich hier berichten. Alle Beobachtungen fanden im den Monaten April bis September im Gelände statt.

Die Transmission einzelner Cornealinsen wurde mit einem Bentham Spektrometersystem (Monochromator M300EA, Photomultiplier DH3) gemessen, das mit einem UV-durchlässigen Objektiv (Zeiss Ultrafluar 32x) kombiniert war. Genaue Angaben über das Meßverfahren sind bei LUNAU & KNÜTTEL (1995b) beschrieben.

Dabei wird die systematische Gliederung der Dolichopodiden von ULRICH (1980) zugrunde gelegt. Die Determination der Arten erfolgte nach von STACKELBERG (1930, 1933, 1934), PARENT (1938) und d'ASSIS FONSECA (1978).

### Ergebnisse und Diskussion

Die Ergebnisse werden so vorgestellt, daß zunächst das Balzverhalten einzelner Arten beschrieben und danach eine Übersicht über die Balzstrukturen und die Transmission einzelner Cornealinsen der Komplexaugen gegeben wird. Tabelle 1 enthält eine Übersicht der untersuchten Arten und deren Signalstrukturen. Abbildung 1 zeigt Szenen aus der Balz.

#### Balzverhalten

##### *Poecilobothrus nobilitatus* LINNAEUS

Die Art ist im Sommer auf Pfützen oder an geeigneten Stellen von Seeufern mit mehr als 100 Individuen pro m<sup>2</sup> anzutreffen. Die vorliegenden Beobachtungen wurden am Altwasser Donaustauf gemacht (LUNAU 1992). Die Männchen besetzen Territorien, die sie gegen andere Partner verteidigen und zur Balz um Weibchen nutzen. Sie sind während Sonnenscheins vom

Tabelle 1: Liste der beobachteten Arten (in alphabetischer Reihenfolge von Unterfamilien und Artnamen) mit Angaben zur Unterfamilie, zum Balzverhalten der Männchen und zum Balzhabitat. Abkürzungen: ♂ = Männchen, ♀ = Weibchen, F = Flugbalz, S = Standbalz mit Signalfra-  
sentation, Vob = Vorderbein, Mib = Mittelbein, Hib = Hinterbein, Schwpos = Schwebeposition, Gela = Gentallamellen, Fischw = Flügel-  
schwirren, Hypschw = Schwänken des Hypopygiums

Unterfamilie, Species	Signalstruktur	Farbe	Verhalten, Präsentation, Besonderheit	Habitat, Beleuchtung
<b>Dolichopodinae</b>				
<i>Dolichopus brevipennis</i>	Vob Tarsen 4-5	schwarz/weiß	S: Spreizen der Vob, Fischw, Hypschw	Röhricht, Some + Schatten
<i>Dolichopus campestris</i>	Gela	schwarz	S: Hypschw, Fischw	Ufer, Some + Schatten
<i>Dolichopus discifer</i>	Vob Tarsus 5	-schwarz	F: Schwpos; S: ♂ ü. ♀, Vob vor ♀, Fischw	Bachvegetation, Baumschatten
<i>Dolichopus linearis</i>	Gela	weiß/schwarz	S: Hypschw, Fischw	Ufer, Some + Schatten
<i>Dolichopus longicornis</i>	-	-	F: Schwpos, Herabhängen der Hib	Pflützen, Baumschatten
<i>Dolichopus pennatus</i>	Mib Tarsen 2-5	schwarz/weiß	S: Spreizen der Mib, Fischw	Röhricht, Some + Schatten
<i>Dolichopus plumipes</i>	Mib Tarsus 1	schwarz/-	F: Schwpos; S: Spreizen der Mib, Fischw	Röhricht, Some + Schatten
<i>Dolichopus popularis</i>	Mib Tarsen 3-5	schwarz/weiß	S: Spreizen der Mib, Fischw	Röhricht, Some + Schatten
<i>Dolichopus unguilatus</i>	Gela, Costamal	schwarz	F: Schwpos; S: Fischw	Röhricht, Some + Schatten
<i>Herostomus germanus</i>	-	-	F: Schwpos, Schlagen der Mib	Blütenolden, Some
<i>Hypopyllus obscurus</i>	-	-	F: Schwpos	Röhricht, Some + Schatten
<i>Nodicornis nodicornis</i>	Mib, Antenne	schwarz/weiß	F: Schwpos, Schlagen der Mib	Bremseleddicht, Baumschatten
<i>Peciliobotrus nobilitatus</i>	Flügel	schwarz/weiß	F: Schwpos; S: Fischw	Wasser, Ufer, Some + Schatten
<b>Hydrophorinae</b>				
<i>Hydrophorus praecox</i>	-	-	Vob Klammerorgan, mate guarding	offene Wasserflächen
<i>Lianculus virens</i>	Flügel	-/weiß	S: Fischw	senkrechte Felsen am Bergbach
<b>Meleterinae</b>				
<i>Meletera spec.</i>	-	-	S: Fischw	senkrechte Flächen (Steine, Bäume)
<b>Neurigininae</b>				
<i>Neurigona pallida</i>	-	-	F: Schwpos	Baumstamm
<i>Neurigona quadrifasciata</i>	Vob Tarsus 5	schwarz	S: ♂ ü. ♀, Vob vor ♀, Fischw	Baumstamm, Blattschatten
<b>Rhaphiinae</b>				
<i>Argyra argentina</i>	Körper	weiß	F: Spiralfing	Feuchtestellen, dunkler Blattschatten
<i>Rhaphium crassipes</i>	Hib	schwarz	F: Schwpos, Herabhängen der Hib	Ufer, Baumschatten
<i>Rhaphium appendiculatum</i>	Antenne	schwarz	F: Schwpos	Vegetation, Baumschatten
<b>Scapodinae</b>				
<i>Scapopus platyperus</i>	Mib Tarsen 3-4	weiß	F: Schwpos, Spreizen der Mib S: ♂ ü. ♀, Schlagen mit Mib	Totholz, Baumschatten Baumstammfuß
<b>Sympycninae</b>				
<i>Campicnemus scambus</i>	-	-	Verfolgungsjagd, Mib Klammerorgan	Ufer, dunkler Baumschatten

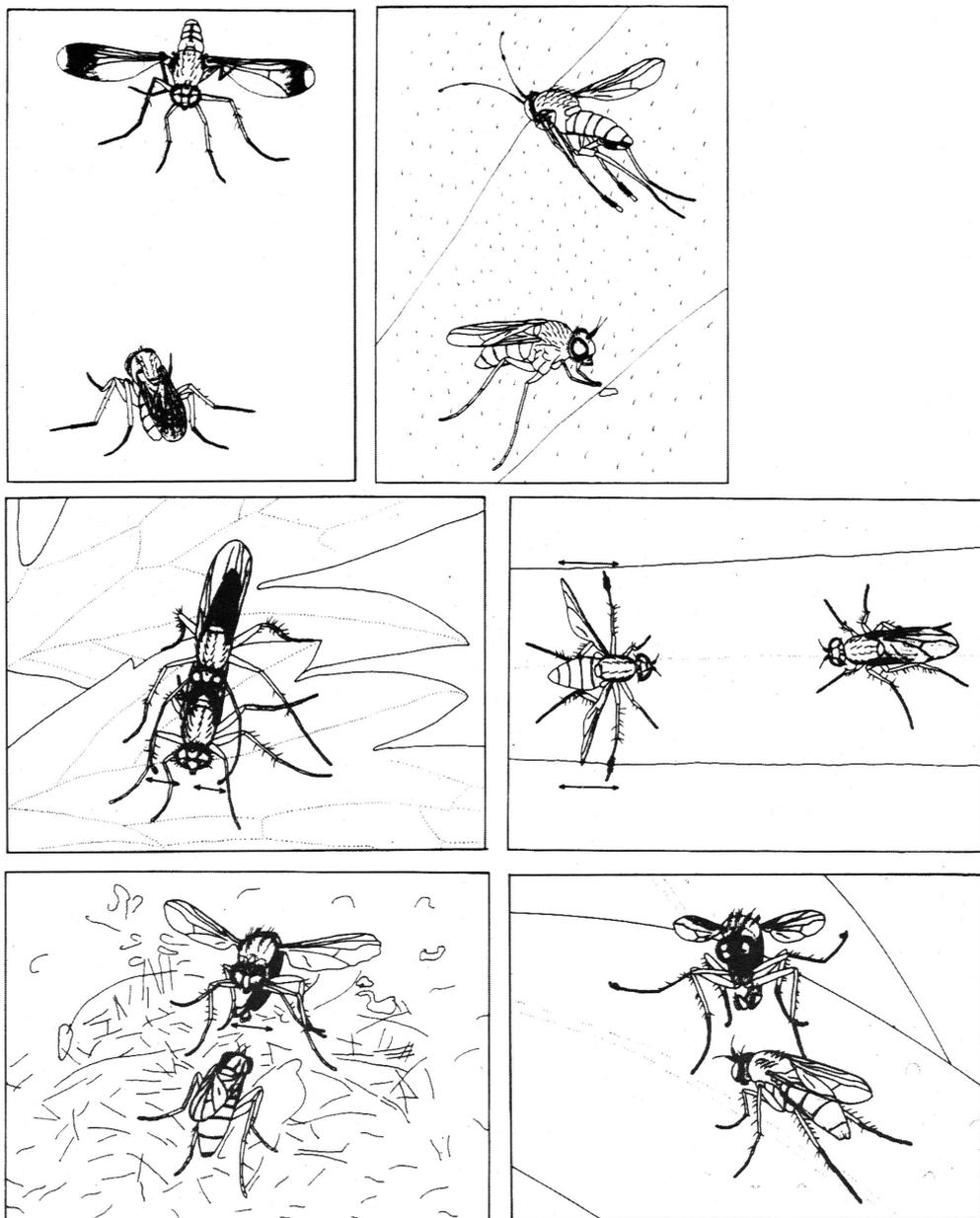


Abb.1: Präsentation der optischen Balzsignale bei Dolichopodiden. Strichzeichnungen nach photographischen Vorlagen. Oben links: *Poecilobothrus nobilitatus*; oben rechts: *Nodicornis nodicornis*; Mitte links: *Dolichopus discifer*; Mitte rechts: *Dolichopus pennatus*; unten links: *Dolichopus campestris*; unten rechts *Dolichopus brevipennis*

Vormittag bis zum späten Nachmittag fast permanent aktiv in der Balz um Weibchen bemüht. Diese kommen, nach Beutetieren suchend, in die Territorien der Männchen, wie es von der DUNK & BRÜNNER-GARTEN (1994) ebenfalls beschreiben. Ein Männchen fliegt sofort in 2-5 cm Abstand vor das Weibchen, wobei exakt eine Kopf-gegen-Kopf-Position eingehalten wird. Es hält die Flügel abgespreizt und schwirrt mit ihnen wiederholt. Nach jedem Schwirren nimmt es eine neue Körperposition ein, wobei es die Beine nicht vom Untergrund abhebt, sondern nur wenig nach links oder rechts schaukelt. Darauf folgt eine Serie von Überflügen von einer Seite des Weibchens auf die andere. Zwischen diesen landet das Männchen und schwirrt wiederum mit den Flügeln. Der Vorgang wurde bereits von SMITH & EMPSON (1955) ausführlich beschrieben. Während der Überflüge erreicht das Männchen eine Drehwinkelgeschwindigkeit von  $4500^\circ \text{ s}^{-1}$  (LAND 1993a); das entspricht mehr als  $12 \frac{1}{2}$  Körperdrehungen in der Sekunde um die Körperhochachse. Bei diesen Übersprüngen können die weißen Schläuche ausgestülpter Abdominaldrüsen (COUTURIER 1974) beobachtet werden.

Territoriale Männchen haben im Durchschnitt 13 Interaktionen mit anderen Partnern und 6 Interaktionen mit Weibchen pro Minute. Kopulationen sind sehr selten. Häufig werden Männchen von anderen Männchen während der Balz gestört, das angebalzte Weibchen fliegt fort oder spreizt beim Kopulationsversuch des Männchens nicht die Flügel, so daß dieses seinen Genitalapparat nicht in der Genitalöffnung inserieren kann. Kleine, nicht territoriale Männchen verfolgen eine andere Taktik: es wurde häufig festgestellt, daß sie unmittelbar vor dem Kopulationsversuch eines großen balzenden Männchens hinter das Weibchen flogen und zu kopulieren versuchten. Eine Beobachtung, daß diese Taktik Erfolg hatte, konnte ich nicht machen. Intrasexuelle und intersexuelle Interaktionen bei der Balz sowie die Korrelation zwischen der Morphometrie der Balzsignalstrukturen und dem Paarungserfolg wurden quantitativ untersucht. Männchen präsentieren ihre abgespreizten Flügel anderen Männchen bei territorialen Interaktionen. Aus Größenmessungen von Gewinnern und Verlierern dieser revierbezogenen Auseinandersetzungen ist zu schließen, daß in der Regel das größere Tier nach dem Flügeldrohen die Auseinandersetzung gewinnt (LUNAU 1992). Gibt kein Männchen auf, kann sich ein Luftkampf entwickeln, bei dem es zum Körperkontakt mit den Flügeln kommt. Das Flugverhalten bei Männchen-Männchen-Interaktionen wurde von LAND (1993b) quantitativ analysiert. Auch in der Balz präsentieren Männchen ihre Flügel den Weibchen, die in die Territorien kommen. Dabei stellen sie sich den Weibchen genau direkt gegenüber; in dieser Position erscheint ihre Flügelspannweite den Weibchen am größten. Nur Männchen besitzen weiße Flügelspitzen. Sie haben auch stets längere Flügel als gleichgroße Weibchen (Referenz Thoraxbreite) ( $n=44$ ,  $p<0,01$ , Sign-Test). Männchen, die intrasexuelle Interaktionen durch Flügeldrohen gewinnen, haben eine signifikant größere Flügellänge [FL] ( $6,03 \pm 0,31 \text{ mm}$  Stdabw.,  $n=18$ ) als Männchen, die solche Interaktionen verlieren ( $5,49 \pm 0,34 \text{ mm}$ ,  $n=15$ ) ( $p<0,001$ , Students T-Test [ST]). Die Kontrahenten von Luftkämpfen sind meist größere Individuen ( $FL=5,98 \pm 0,19 \text{ mm}$ ,  $n=28$ ). Die beiden Beteiligten sind sich in der Größe meist sehr ähnlich; sie unterscheiden sich durchschnittlich nur um 1,7% in der Flügellänge. Große Männchen weisen öfter als kleine Beschädigungen der Flügel auf, die wahrscheinlich von den Kämpfen herrühren. Kopulierende Männchen sind ebenfalls signifikant größer ( $FL=6,02 \pm 0,33 \text{ mm}$ ,  $n=15$ ) als zufällig gefangene Männchen ( $FL=5,71 \pm 0,35 \text{ mm}$ ,  $n=55$ ) ( $p<0,001$ , ST); kopulierende Weibchen dagegen ( $FL=5,23 \pm 0,36 \text{ mm}$ ,  $n=11$ ) sind nicht signifikant größer als zufällig gefangene Weibchen ( $FL=5,16 \pm 0,31 \text{ mm}$ ,  $n=48$ ) ( $p=0,49$ , ST).

*Dolichopus unguilatus* LINNAEUS

Die Art konnte am Ufer des Donaustafer Altwassers auf Schlammflächen beobachtet werden. Das Männchen fliegt vor das Weibchen, krümmt das Abdomen nach vorn, wobei die Vorderbeine vom Boden abgehoben sind. Die Flügel sind permanent seitlich abgestellt und vibrieren. Jeder Bewegung des Weibchens folgt das Männchen sogleich, indem es sofort wieder eine Position genau gegenüber dem Weibchen in ca. 1-2 cm Abstand einnimmt. Schließlich beginnt das Männchen in rascher Folge mit kurzen seitlichen Sprüngen, denen Überflüge über die Partnerin folgen. Das Männchen eilt dem abfliegenden Weibchen nach und "stellt" es erneut.

*Dolichopus linearis* MEIGEN

Die Balz findet am gleichen Ort wie bei der vorgenannten Art statt und ist dieser sehr ähnlich. Zuerst wechselt das Männchen jedoch im Flug zwischen zwei Positionen, in denen es schwebt. Es fliegt dann vor das Weibchen, krümmt das Abdomen nach vorn, hebt die Vorderbeine vom Boden ab und präsentiert die seitlich geklappten Genitallamellen durch Schwenken des Abdomens. Die Flügel sind permanent seitlich abgestellt und vibrieren dabei.

*Dolichopus popularis* WIEDEMANN

Die Männchen spreizen vor dem Weibchen ihre Mittelbeine mit schwarz-weiß markierten Signalfächern an den Tarsen und bewegen sie synchron in einer kreisförmigen Bewegung. Eine ähnliche Balzbeobachtung stammt von GRUHL (1924).

*Dolichopus pennatus* MEIGEN

Zeigt ein ähnliches Verhalten, das vom selben Autor gleichfalls 1924 beschrieben worden ist.

*Dolichopus plumipes* SCOPOLI

Die Männchen schweben zunächst in verschiedenen Positionen über dem Weibchen, stellen sich ihm dann gegenüber, spreizen wiederholt die Flügel und schwirren mit diesen. Schließlich werden auch die schwarz markierten Mittelbeine gehoben und alternierend bewegt und das Abdomen mit dem Hypopygium unter den Thorax eingekrümmt. Vergleichbare Angaben liegen von GRUHL (1924) und STUBBS (1988) vor.

*Dolichopus longicornis* STANNIUS

Das Männchen beginnt die Balz mit einem Schwebeflug mit Positionswechsel. Schließlich gleitet es langsam an das Weibchen heran, wobei die Hinterbeine auffällig lang herabhängen. Nach der Landung bewegt das Männchen den Körper einige Male ruckartig hin und her und nähert sich dem Weibchen. Am Ende erfolgt ein Rammflug mit anschließendem Paarungsversuch.

*Dolichopus brevipennis* MEIGEN

Die Fliege balzt an denselben Orten wie *Poecilobothrus nobilitatus* bevorzugt auf horizontal orientierten Flächen, oftmals auf den gebogenen Blättern von Rohrkolben und Schilf, genau auf dem waagrecht gelegenen Abschnitt der meist charakteristisch geformten Pflanzenteile. Die Männchen sitzen an diesen Stellen und warten. Gelegentlich wechseln sie den Standort. Kommt ein Weibchen in die Nähe, fliegt das Männchen bis auf ca. 1 cm an das Weibchen heran und spreizt die Vorderbeine, wobei die Tarsen mit den Signalstrukturen schräg nach oben zeigen. Das Abdomen wird unter den Thorax gebogen, so daß das Hypopygium vorgestreckt werden kann. Während die Vorderbeine ruhig gehalten werden, macht das Abdomen kreisende Bewegungen. Das Weibchen fliegt dann in schnellem Kurvenflug fort, gefolgt von dem Männchen. In einiger Entfernung kann es zu einem erneuten Vorzeigen der Vorderbeine kommen. Das Männchen wechselt gelegentlich die Position und versucht schließlich zu kopulieren. Es konnte beobachtet werden, daß Männchen mit den Vorderbeinen kämpften, wobei es zu Verletzungen

und dem Verlust der Signalstrukturen kam. Es gelang jedoch nicht, die eigentlichen Ursachen dieser Vorderbeinblessuren eindeutig festzustellen, so daß eine Kampfverletzung nur vermutet werden kann. Das Verteidigen bestimmter Blätter konnte durch Auftropfen von Honigwasser induziert werden; nachdem ein Männchen von dem Honigwasser getrunken hatte, versuchte es andere vom Zugang zu diesem abzuhalten.

*Dolichopus discifer* STANNIUS

Die Art balzt vorwiegend an schattigen Waldbächen. Beide Geschlechter gehen auf der Oberseite von Blättern der Nahrungssuche nach. Trifft ein Männchen auf ein Weibchen, so schwebt es vor diesem einige Sekunden in mehreren Zentimetern Entfernung. Bald wechselt es mehrere Male zwischen zwei Schwebepositionen, um schließlich hinter dem Weibchen zu landen. Dann läuft es über das Weibchen und hält die Vorderbeine mit dem verbreiterten Prätarsus wenige Millimeter vor dessen Kopf, wobei die Beine synchron leicht gespreizt und wieder zusammengeführt werden. Schließlich legt das Männchen die Vorderbeintarsen auf die Flügelansatzstellen der Partnerin und versucht zu kopulieren. Es kann aber die Genitalöffnung des Weibchens nicht erreichen, wenn dieses die Flügel nicht leicht spreizt. Während der Kopulation hebt das Männchen die gestreckten Vorderbeine in die Luft.

*Nodicornis nodicornis* MEIGEN

Die Balz konnte häufig in dichten Brennesselbeständen verfolgt werden. Dabei schwebt das Männchen zunächst in gegensinniger Richtung über dem Weibchen. Bald sinkt es wiederholt zur Partnerin herab, wobei die markierten Mittelbeine synchron schlagen. Anschließend dreht sich das Männchen im Schwebflug in eine gleichsinnige Körperposition und landet. Weitere Feststellungen fehlen, insbesondere was den Einsatz der langen Arista mit der schwarzen subapikalen und der weißen apikalen Verdickung angeht.

*Hercostomus germanus* WIEDEMANN

Beide Geschlechter konnten nur an wenigen Stellen im Ellbachtal (Adlmannsteiner Bach) auf den Blütendolden von Umbelliferen beobachtet werden, wo sie Nektar aufnahmen. Entdecken Männchen ein Weibchen, so fliegen sie sofort über dieses und schweben 1-2 cm über ihm, so daß der männliche Kopf in Richtung des weiblichen Abdomens weist. Der Schwebflug wird vom rhythmischen, synchronen Schlagen der Mittelbeine begleitet. Das Männchen dreht sich dann im Schwebflug über dem Weibchen schnell von der gegensinnigen in eine gleichsinnige Position und landet hinter ihm. In der letzten Phase sind deutlich sichtbare abdominale Drüenschläuche ausgestülpt. Die Männchen dieser Art tragen keine sichtbaren Balzstrukturen. Sie sind nicht territorial, jedoch gegeneinander aggressiv. Für *Hercostomus nigripennis* FALLÉN ist eine Flugbalz, die aus einem Schwebflug über dem Weibchen im Gras und auf *Potentilla*-Blüten ohne zusätzliche Beinbewegungen besteht, beschrieben (GRUHL 1924; HEDSTRÖM 1969). Auch hier lassen die Männchen die auffälligen Hinterbeine herabhängen. Der zuletzt genannte Autor schildert die Balz weiterer *Hercostomus*-Arten: Danach weisen solche ohne Sexualdimorphismus eine einfache Flugbalz mit einer Schwebephase auf.

*Hypophyllus obscurellus* FALLÉN

Die Dolichopodide ist eine auf feuchten Waldwegen häufig anzutreffende Art, deren Balzverhalten an Wasserpflützen studiert werden konnte. Sie weist keine sexualdimorphen Strukturen auf und die Männchen besitzen auch keine auffälligen Balzsignale. Wesentliche Teile der Balz finden im Fluge statt, wobei die Männchen zwischen zwei Schwebepositionen abwechseln und sich dann zum Kopulationsversuch unmittelbar hinter das Weibchen setzen.

*Rhaphium appendiculatum* ZETTERSTEDT

Die Balz wurde an einem Waldbach auf Blättern und am Boden beobachtet. Das Männchen schwebt einige Zeit hinter dem weiblichen Tier, landet dann hinter ihm und legt die Beine auf seinen Thorax. In dieser Haltung sind die vergrößerten Antennen des Männchens den Augen der Partnerin sehr nah.

*Rhaphium crassipes* MEIGEN

Die Fliegen konnten am schlammigen Ufer eines Abflusses im Altwassergebiet von Pfatter registriert werden, an dem die Weibchen nach Beutetieren suchten. Die Männchen nähern sich mit lang herabhängenden, völlig schwarzen verbreiterten Hinterbeinen im Schwebflug langsam dem Weibchen und landen sofort bei ihm.

*Argyra argentina* MEIGEN

Die Männchen wurden an schattigen Waldwegen gesehen, wie sie von einer Warte aus immer wieder ein mehrere Quadratmeter großes Gebiet abpatroullierten. Am sonnigen Flußufer im Ellbachtal konnten fressende und Eier legende Weibchen in unmittelbarer Nähe von Männchen festgestellt werden, ohne daß es zu einer Balz kam. Bei mehreren Gelegenheiten wurde am Altwasser in Donaustauf im Baumschatten eine Verfolgungsjagd zwischen Männchen ausgemacht, die stets in engen, abwärts führenden Spiralfügen stattfand. Dabei leuchtete der weiße Korpus nur während eines kurzen Abschnittes jeder Drehung. Dieser Effekt entsteht durch eine spezielle Beborstung des gesamten Körpers mit regelmäßig ausgerichteten, abgeplatteten Borsten (Abb.2), die das Licht bevorzugt reflektieren, wenn das Tier von vorn betrachtet wird.

*Liancalus virens* SCOPOLI

Diese größte einheimische Dolichopodiden-Art habe ich im Spätsommer an Stauwehren von Bächen bei Finsterau im Bayerischen Wald beobachten können sowie an einer Brückenmauer bei Mathon in Graubünden (Schweiz). Ihr Vorkommen liegt an Bergbächen mit turbulenter Strömung sowie an Wasserfällen. Alle fixierten Tiere saßen an senkrechten Flächen, stets mit dem Kopf nach oben. Die Männchen unterscheiden sich durch eine andere Körperhaltung. Sie sind durch ihre geschlechtsspezifische Beinstellung höher über dem Substrat erhoben als weibliche Tiere. Außerdem liegen ihre Flügel parallel zum Untergrund, während bei den Weibchen die Flügel einen spitzen Winkel zur Unterlage bilden. An günstigen Stellen konnten bis zu 25 Imagines beiderlei Geschlechts gleichzeitig wahrgenommen werden. Die weitaus meiste Zeit sitzen die Fliegen regungslos an einer Stelle. Ein oder mehrere Positionswechsel bringen ein Männchen in die unmittelbare Nähe eines anderen Tieres. Bei Männchen-Männchen-Interaktionen kann es zu heftigen Beißkämpfen kommen (LUNAU 1992). Zur Balz fliegen die Männchen bis auf 5-10 cm an ein Weibchen heran und setzen sich hinter das Weibchen. In dieser Position bewegen sie den Körper hin und her, ohne die Beine vom Substrat abzuheben. Dann fliegt das Männchen hinter die Partnerin, spreizt kurz die Flügel, die die winzigen Signalstrukturen tragen, und versucht zu kopulieren. Das Weibchen muß dazu die Flügel leicht spreizen. CROSSLEY (1988) beschreibt bereits die abweichende Ruhehaltung der Männchen. Auch er konnte, wie ich beobachten, daß gleichzeitig mehrere Männchen dasselbe Weibchen umwarben.

*Hydrophorus praecox* LEHMANN

Die Spezies ist fast ausschließlich auf der Wasseroberfläche von Pfützen, Tümpeln und Seen anzutreffen. Häufig sind nur Pärchen zu sehen, wobei das wesentlich kleinere Männchen auf dem Weibchen reitet, indem es sich mit den Vorderbeinen an den Flügelwurzeln festklammert. Männchen erobern das Weibchen regelrecht, nachdem sie es einfach gepackt haben, und dieses

versucht, das Männchen abzustreifen. Eine ausführliche Beschreibung des mate guarding bei *Hydrophorus oceanus* MACQUART findet sich bei DYTE (1988); seine Ausführungen zeigen, daß es sich dabei vermutlich um eine Bewachung des Weibchens nach der Paarung handelt.

#### *Sciapus platypterus* FABRICIUS

Dieser Fliege begegnet man tagsüber bei der Futtersuche auf Blättern der Ufervegetation von Waldbächen. Die Balz findet nach meinen Unterlagen bevorzugt an totem Holz statt. Ein Habitat bestand aus einem umgefallenen morschen Baumstamm, an dem sich die Tiere erst in der Abenddämmerung zur Balz einfanden. In der näheren Umgebung wurden keine weiteren balzenden Fliegen gefunden. Andere Beobachtungen im Ellbachtal erfolgten an toten, am Boden liegenden Zweigen, an denen auch Weibchen bei der Eiablage beobachtet werden konnten, und im Botanischen Garten der Universität Regensburg, wo die Balz am Fuß von Weidengebüschen ablief. Dort waren die Tiere auch schon nachmittags, allerdings nur an dunklen schattigen Stellen, wahrzunehmen. *Sciapus platypterus* zeichnet sich durch einen besonderen Sexualdimorphismus aus: die Männchen haben eine andere Ruhehaltung der Flügel als die Weibchen. Während diese die Flügel wie andere Dolichopodiden in Ruhe übereinanderlegen, tragen die Männchen ihre Flügel gespreizt, so daß die Vorderkanten miteinander einen Winkel von ca. 90° bilden. Die Männchen fliegen in eigenartig zitternden Suchflügen das Totholz ab, wobei sie dicht über dem Holz schweben und auch den stammnahen Teil von Ästen absuchen. Sie pausieren nach einigen Minuten. Stößt ein Männchen auf ein Weibchen, so schwebt es zunächst in ca. 5-10 cm Abstand vor und über diesem, wobei die Mittelbeine mit weißen Signalstrukturen waagrecht gehalten werden. Nach stationärem Schweben nähert es sich dem Weibchen langsam im Gleitflug. Es landet schließlich über ihm, macht schlagende Bewegungen mit den Mittelbeinen und versucht dann zu kopulieren. GROOTAERT & MEUFFELS (1988) beschreiben ausführlich nur die letzte Phase der Balz.

#### *Neurigona quadrifasciata* FABRICIUS

Die Männchen fliegen im Wald patrouillierend an glatten Baumstämmen hoch. Sie beginnen damit am Stammfuß und steigen dann ganz dicht an der Borke 5 bis 6 m rasch aufwärts. Der Sinkflug erfolgt in 10-20 cm Abstand zum Baum. Die Weibchen fliegen bevorzugt am Nachmittag an solche Stämme und setzen sich stets mit dem Kopf nach oben auf die Rinde. Trifft ein Männchen bei einem Suchflug auf ein Weibchen, so landet es sofort unmittelbar hinter diesem, streckt die verdickten Vorderbeintarsen vor den Kopf des Weibchens und beginnt abwechselnd mit je einem Vorderbein einen peitschenartigen Schlag zu vollziehen, der von der Seite zur Mitte geführt wird, jeweils begleitet durch Schwirren der abgespreizten Flügel. Schließlich hält das Männchen unter permanentem Flügelschwirren beide Vorderbeintarsen vor den Kopf des Weibchens, legt sie dann auf den Flügelansatz der Partnerin, wobei es sich lang streckt und das Abdomen ventrad einschlägt. Berührt das Männchen das Weibchen bevor es zur Paarung kommt, biegt dieses sein Abdomen nach unten, so daß das Männchen die Genitalöffnung nicht mehr erreichen kann. Nach einer kurzen Weile fliegt es daraufhin fort. Die Weibchen sitzen fast regungslos auf der Borke und wechseln nur selten ihre Position. Einzelne von ihnen haben ihren Hinterleib bereits ventrad eingekrümmt, ohne daß ein Männchen in der Nähe ist oder vor kurzer Zeit in der Nähe war. Die Männchen rasten zwischen ihren Suchflügen häufig am Baum. Diese Beobachtungen stimmen mit den Angaben von GRUHL (1924) und SMITH überein. Die verwandte Art *Neurigona pallida* FALLÉN weist keinen vergleichbaren Sexualdimorphismus auf; nach SMITH (1959) findet bei ihr eine reine Flugbalz statt.

*Campsicnemus scambus* FALLÉN

Die Fliegen konnten in großer Zahl auf einem Waldtümpel bei Hemau beobachtet werden. Sie stehen sich in ein bis mehreren Zentimetern Abstand regungslos gegenüber. Fliegt ein Weibchen ab, kommt es zu einer Verfolgungsjagd. Erreicht das Männchen die Partnerin, so wird sie gepackt und mit den Mittelbeinen, die als Klammerorgane ausgebildet sind, während der Kopulation festgehalten. Bei der Paarung liegen die Individuen oft wie ein Knäuel am Boden.

*Medetera* (FISCHER) spec.

Die Tiere sitzen an glatten Baumstämmen, aber auch an Felsen oder Hausmauern, stets mit dem Kopf nach oben, und wechseln des öfteren ihre Position. Die Männchen fliegen hinter die Weibchen und schwirren mit gespreizten Flügeln. Wiederholt balzten mehrere gleichzeitig um dasselbe Weibchen. Vor der Paarung nimmt das Männchen mit den Vorderbeinen Kontakt zu den Flügeln des Weibchens auf. Paarungsbeschreibungen an *Medetera aldrichii* WHEELER erwähnen das Flügelschwirren nicht (SCHMID 1970).

## Konvergent entstandene Signalstrukturen

Wie schon erwähnt, tragen die Männchen vieler Dolichopodiden auffällige Signalstrukturen, deren Ausbildung bereits durch Bestimmungsschlüssel sehr gut dokumentiert ist. Bei ihrer vergleichenden Betrachtung fallen gemeinsame Charakteristika auf. Dabei handelt es um die schwarze, weiße oder schwarz-weiße Färbung der Strukturen und um ihre apikale Lage an Körperanhängen. Die schwarz-weiße Färbung der Signalstrukturen ist bei den ansonsten meist metallisch grün glänzenden oder hellbraun gefärbten Fliegen sehr auffällig. Sie können an Vorder-, Mittel-, und Hinterbeinen, Vorderflügeln, Antennen und Genitallamellen ausgebildet sein. Bei einzelnen Spezies sind ausschließlich weiße oder ausschließlich schwarze verbreitete Strukturen vorhanden, die aber gegen benachbarte, nicht verbreitete Körperteile kontrastieren. Aus der vergleichenden Betrachtung ergibt sich, daß vermutlich auch die bei einigen Arten auftretende schwarz-weiße Zeichnung der Proboscis (OLDROYD 1964) eine solche Signalstruktur darstellt. Die in der Gattung *Scellus* auftretenden Auswüchse des 5. Abdominalsternits heben sich in der Farbe vom Abdomen ab (PARENT 1938, d'ASSIS FONSECA 1978) und sind vermutlich ebenfalls als Balzsignal anzusehen. Bei nordamerikanischen Arten sind diese Körperanhänge besonders groß ausgebildet und geben den Fliegen ein bizarres Aussehen. Die an den Männchen von *Argyra argentina* auftretende Beborstung mit gleichmäßig ausgerichteten platten, weißen Borsten ist ebenfalls sexualdimorph ausgebildet (Abb.2). Durch diese Beborstung erscheinen sie von vorn betrachtet schneeweiß, von hinten dagegen nahezu schwarz. Bei ihren spiralig kreisenden Flügen sind die Männchen im Schatten der Bäume nur mehr als Serie von weißen Blitzen zu erkennen, da sie sich lediglich in jenen kurzen Momenten vom Hintergrund abheben, in welchen sie auf den Betrachter zufliegen. Einige wenige Arten (z.B. *Nodicornis nodicornis*) weisen sogar gleich an zwei verschiedenen Organen Signalstrukturen auf. Eine wesentlich größere Anzahl hat jedoch keine besonders ausgezeichneten Strukturen. Aus ihrem Verhalten ist zu erkennen, daß bei ihnen vor allem normal ausgebildete Flügel als Signalträger bei der Balz eingesetzt werden. Zahlreiche Arten setzen während der Balz zusätzlich zu den Körperanhängen mit Signalstrukturen auch normal gestaltete Flügel ein.

Die besonders gefärbten und sexualdimorph ausgebildeten Signalflächen können sehr heterogen sein. Bei *Argyra*-Männchen stellt die gesamte Körperoberfläche eine Signalfläche dar, die

durch einen speziell ausgebildeten Borstenbesatz aus einer Blickrichtung leuchtend weiß erscheint (Abb.2). Die Signalflecken der meisten Arten sind jedoch winzig klein. Bei den Männchen von 5 Spezies wurde die Größe der weißen Signalflecken ermittelt: Der apikale weiße Flügelfleck von *Poecilobothrus nobilitatus* mißt  $0,35 \pm 0,119 \text{ mm}^2$  ( $n=6$ ) und kontrastiert gegen den dunklen subapikalen Bereich der Flügel. Der apikale weiße Flügelfleck der kräftigeren Art *Liancalus virens* ist nur  $0,072 \pm 0,006 \text{ mm}^2$  ( $n=4$ ) groß. Die verbreiterten beiden letzten Tarsenglieder des Vorderbeins von *Dolichopus brevipennis* haben eine  $0,120 \pm 0,013 \text{ mm}^2$  ( $n=5$ ) große, schwarze Signalflecke, die gegen eine winzig kleine, weiß apikale Fläche kontrastiert. Das letzte, vergrößerte Tarsenglied von *Dolichopus discifer* hat eine  $0,021 \pm 0,007 \text{ mm}^2$  ( $n=6$ ) große, schwarze Signalflecke. Die letzten 3 verbreiterten Tarsenglieder der Mittelbeine von *Dolichopus popularis* haben eine  $0,034 \pm 0,009 \text{ mm}^2$  große, apikale weiße und eine  $0,199 \pm 0,077 \text{ mm}^2$  ( $n=3$ ) subapikale schwarze Signalflecke.

An einigen Arten treten neben dem Sexualdimorphismus bei den besprochenen Signalstrukturen weitere sexualdimorphe Merkmale auf. Die unterschiedliche Ausbildung der Komplexaugen im Frontalbereich der Geschlechter wurde bereits erwähnt. Im Zusammenhang mit der Beschreibung der Balz wurde auch auf unterschiedliche Körperhaltungen und Flügelstellungen der Geschlechter bei einigen Arten hingewiesen. Besonders bemerkenswert ist jedoch die bei Männchen auftretende Verlängerung derjenigen Körperanhänge, die die Signalstrukturen tragen. Bei *Poecilobothrus nobilitatus* wurde die Flügellänge von Männchen und Weibchen verglichen. Männchen haben stets längere Flügel als gleichgroße Weibchen (Referenz Thoraxbreite) ( $n=44$ ,  $p < 0,01$ , Sign-Test). Die Flügel von Männchen sind um 0,4 mm länger als die gleich großer Weibchen. Bei manchen Arten wie *Dolichopus discifer*, *Sciapus platypterus* und *Neurigona quadrifasciata* können die Geschlechter durch die bei den Männchen auffällig länger ausgebildeten Beine sogar recht unähnlich sein. *Hydrophorus praecox* bildet eine Ausnahme, da bei dieser Art die Männchen viel kleiner sind als die Weibchen; diese Größenunterschiede

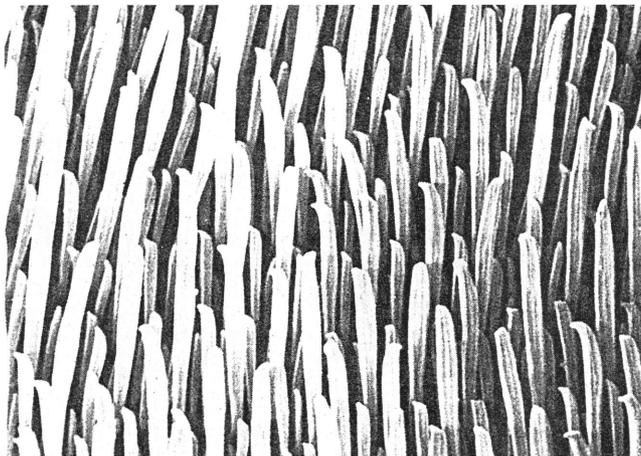


Abb.2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der abgeplatteten, nahezu oberflächenparallel ausgerichteten Borsten eines Männchens von *Argyra argentina* (Bildbreite entspricht 0,05 mm)

stellen wohl eine Anpassung an das mate guarding dar (DYTE 1988). Auch ein interspezifischer Vergleich ist interessant. Trägt man Vorderbeinlänge und Flügellänge von Dolichopodiden-Männchen als Funktion der Thoraxbreite auf, so zeigt sich, daß bei Arten, die keine Signalstrukturen haben, Vorderbeine und Flügel in etwa gleich lang sind und die Länge proportional zur Thoraxbreite zunimmt. Spezies mit Strukturen an Vorderbeinen haben im Vergleich längere Vorderbeine, Arten mit Signalstrukturen an Flügeln haben dagegen längere Flügel. Bei anderen Organen wie den Antennen sind solche im Zusammenhang mit der Ausbildung von Signalstrukturen stehenden Verlängerungen noch wesentlich auffälliger.

#### Evolution von Balzsignalen - ein Modell

Die Rekonstruktion der Evolution einer Struktur läßt sich idealerweise anhand von Fossilmaterial nachzeichnen, wie verschiedene Stufen der Entwicklung belegen. In vielen Fällen, so auch bei Dolichopodiden, ist der Fossilbeleg für eine solche Aufgabe bei weitem nicht ausreichend. Eine andere Möglichkeit, eine Hypothese zur Evolution einer Struktur zu begründen, ist der Rekonstruktionsversuch anhand einer Modellreihe, in der rezente Arten so geordnet werden, daß sie aufeinanderfolgende Evolutionsschritte in der Entwicklung einer Struktur hypothetisch nachzeichnen.

In diesem Zusammenhang hat WICKLER (1965) für die Evolution von Signalen zeigen können, daß sie vielfach einen mimetischen Ursprung haben. Eine Signalstruktur entsteht häufig als Imitation eines Auslösers, für den die Signalempfänger bereits einen Auslösemechanismus entwickelt haben, der ein bestimmtes Verhalten steuert. Mit diesem Ansatz ließ sich beispielsweise die Entwicklung der Augenflecken bei Buntbarschen, der Augenzeichnung im Gefieder von Hühnervögeln und bestimmter Blütenmale von Angiospermen erklären (WICKLER 1965, OSCHE 1983a, b): Buntbarschmännchen entwickelten ihre "Augenflecken" auf den Analflossen als Eiattrappen. Die maulbrütenden Weibchen schnappen zunächst nach ihren abgelegten Eiern und dann nach den Eiattrappen auf den Flossen, wobei sie das vom Männchen abgegebene Spermium aufnehmen. Das Verhalten der Weibchen nach optischen Signalen von Eiern zu schnappen, wurde bereits im Zusammenhang mit dem Maulbrüten entwickelt. Die "Augenflecken" der Männchen mancher Hühnervögel stellen Körnerattrappen dar. Ursprünglich wurden Weibchen durch das Aufpicken von Körnern angelockt. Viele Blütenmale entwickelten sich als Signalkopien von Staubgefäßen, die mit dem Pollen die ursprüngliche Lockspeise der Angiospermen darboten.

Für die Rekonstruktion der stammesgeschichtlichen Entwicklung ist das Vorhandensein eines phylogenetischen Systems nützlich, wenn konvergente Entwicklungen erfaßt und eingeordnet werden sollen. ULRICH (1980) hat eine systematische Gliederung der Dolichopodiden vorgelegt, nach der die Unterfamilien auf Grund von Autapomorphien als Monophyla anzusehen sind. Das gilt für die von ihm untersuchten Gattungen nur in eingeschränktem Maße. Allein auf der Grundlage der Unterfamilien läßt sich aber bereits anhand der untersuchten Arten eine in vielen Fällen konvergente Entwicklung der sexualdimorphen Balzstrukturen belegen.

1. In allen Unterfamilien gibt es Arten, die keine besonders ausgebildeten Balzstrukturen aufweisen. Diese zeigen entweder eine Flugbalz, in der stationäre Schwebepositionen vorkommen oder eine Standbalz, bei der stets abgespreizte, schwirrende Flügel eine große Rolle spielen.
2. Einzelne Spezies mit Signalstrukturen an den Mittelbeinen finden sich in verschiedenen

Unterfamilien in sehr ähnlicher Form. Entsprechendes gilt für Arten mit Signalstrukturen an Flügeln, Vorderbeinen und Antennen. Die konvergente Ausbildung der Strukturen umfaßt sowohl die Färbung als auch die apikale Lage an den Organen.

3. Selbst wenn die Signalstrukturen an verschiedenen Organen miteinander verglichen werden, sind konvergente Ausbildungen in der schwarz/weißen Färbung und subapikalen/apikalen Lage augenfällig (Abb.3). Dieses Phänomen können wir als Prinzipkonvergenz (WICKLER 1967) bezeichnen.

4. Sogar in der Ausbildung von Signalstrukturen nur eines Körperanhanges in einer Gattung sind konvergente Entwicklungen zu erkennen. Als Beispiel seien die Signalstrukturen der Mittelbeine in der Gattung *Dolichopus* LATREILLE erwähnt. Gemeinsam ist den in Abbildung 4 dargestellten Spezies der Besitz endständiger Signalstrukturen an den Mittelbeinen mit einem

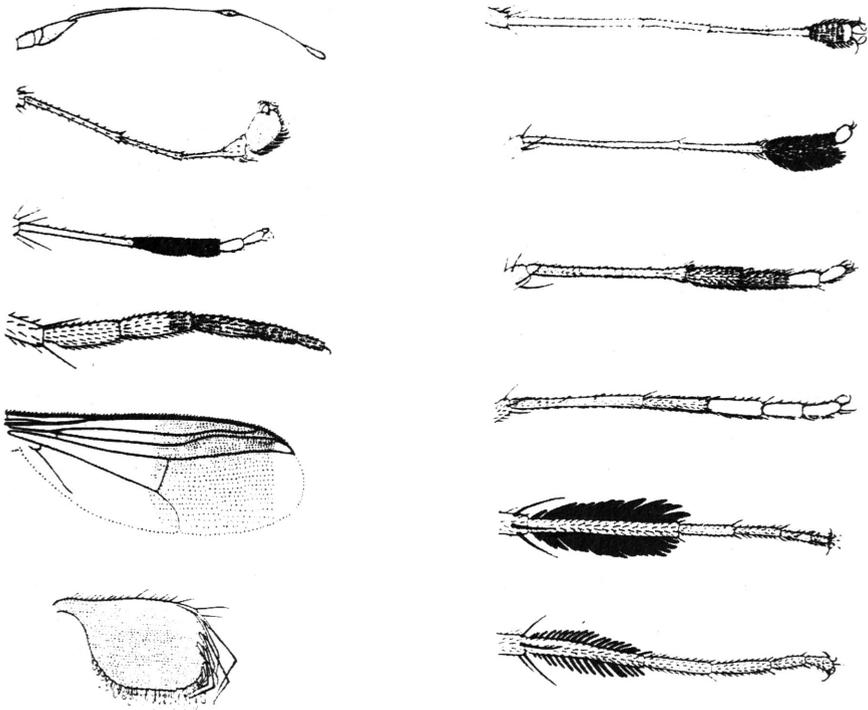


Abb.3 (links): Morphologie von Signalstrukturen bei Dolichopodiden. Von oben nach unten: Antenne von *Nodicornis nodicornis*, Vorderbein von *Dolichopus brevipennis*, Mittelbein von *Dolichopus pennatus*, Hinterbein von *Syntormon miki* STROBL, Flügel von *Poecilobothrus nobilitatus*, Genitallamelle von *Dolichopus campestris*. Verändert nach PARENT (1938)

Abb.4 (rechts): Morphologie der Tarsen des 2. Beinpaares bei *Dolichopus*-Arten. Von oben nach unten: *Dolichopus plumipes*, *D. wahlbergi* ZETTERSTEDT, *D. argyrotarsis* WAHLBERG, *D. pennatus*, *D. popularis*, *D. planitarsis* FALLÉN. Verändert nach PARENT (1938)

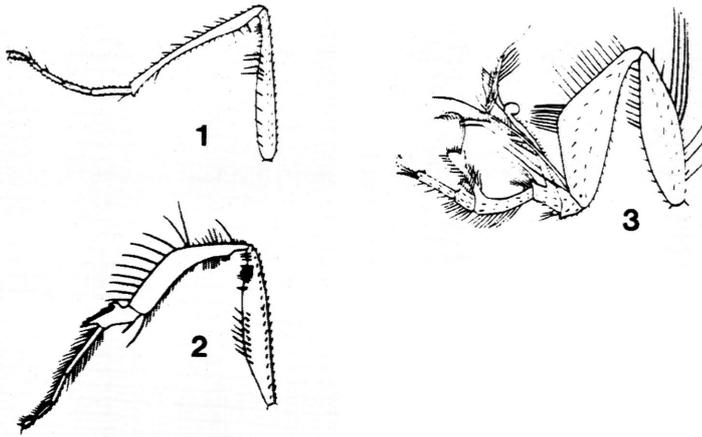


Abb.5: Mittelbein von *Campsicnemus pusillus* MEIGEN (1), *C. scambus* FALLÉN (2) und *C. magius* LOEW (3). Verändert nach PARENT (1938).

weißen apikalen und/oder einem schwarzen subapikalen Bereich. Die Signalstrukturen können jedoch an ganz verschiedenen Beinabschnitten liegen und die Bildungen zur Vergrößerung der Signalfläche können unterschiedlich gestaltet sein (Verbreiterung von Tarsengliedern, Borsten). Mit hoher Wahrscheinlichkeit ist aber davon auszugehen, daß es sich auch hierbei um Prinzipkonvergenzen handelt.

5. In der Gattung *Campsicnemus* besitzen die Männchen Mittelbeine, die als Klammerorgane ausgebildet sind. Bei einigen Arten, wie *C. magius*, können auch diese Klammerbeine wiederum optisch auffällige Signalstrukturen entwickeln (Abb.5). Hier sind die Mittelbeine so eklatant gestaltet, daß PARENT (1934) darin zunächst eine Anpassung an das Laufen auf Wasseroberflächen sah.

Diese Daten wurden für die Entwicklung einer Modellreihe des Balzverhaltens bei Dolichopodiden herangezogen. Besondere Bedeutung haben dabei Prinzipkonvergenzen; nach WICKLER (1967) stellen sie die evolutiven "Antworten" auf einen gleichartigen Selektionsdruck dar. Danach muß es einen gemeinsamen Selektionsdruck geben, der zur unabhängigen Ausbildung so ähnlicher Strukturen geführt hat. Wie könnte der ursächliche Auslöser für die Wahl der Weibchen ausgesehen haben? Als primär kann das Fehlen von Signalstrukturen bei den Männchen und eine Flugbalz angenommen werden. Diese zeigen auch die Arten der nächstverwandten Familie Empididae, was in dem deutschen Namen Tanzfliegen zum Ausdruck kommt (GRUHL 1916, 1924). Ich nehme an, daß die Weibchen schon ursprünglich ihre Paarungspartner nach der Körpergröße ausgewählt haben; ein geeignetes Kriterium könnte der Umfang der während der stationären Schwebephase sichtbaren Flügelspannweite der Männchen gewesen sein. Wegen der größeren Breite subapikaler gegenüber apikalen Flügelabschnitten und der bei Bewegung höheren Geschwindigkeit apikaler gegenüber subapikalen Bereichen der Flügel, kann man annehmen, daß den Weibchen der apikale Bereich der Flügel eines fliegenden Männchens

heller als der subapikale Bereich erschien. Es soll weiter angenommen werden, daß sich das Wahlverhalten für die Auswahl eines Paarungspartners der Weibchen während der stammesgeschichtlichen Entwicklung nicht oder nur wenig geändert hat. Mit diesen Annahmen läßt sich die parallele Entwicklung der Signalstrukturen modellhaft verstehen. Wichtig in diesem Zusammenhang ist der Übergang von einer reinen Flugbalz zu einer solchen mit einer vorangehenden Flugbalzphase und einer nachfolgenden Standbalzphase.

Ausgangspunkt dieser Modellreihe ist die Schwebephase während einer reinen Flugbalz. Nun konnten die Flügel optisch betont werden, so daß die Spannweite für das Weibchen besser zu erkennen war. Ausgehend von den Verhältnissen bei normalen Flügeln wurden die apikalen Bereiche, die dem Weibchen heller erschienen, durch eine helle Markierung und subapikale Bereiche, die ihm dunkler erschienen, durch eine dunkle Markierung betont.

Die Signalwirkung der schwirrenden Flügel konnte auch dadurch gesteigert werden, daß bestimmte Körperanhänge parallel zu ihnen gehalten wurden. Deren Signalwirkung konnte wiederum dadurch erhöht werden, daß eine schwarz/weiße Markierung entwickelt wurde. Eine andere Möglichkeit, die Signalwirkung der schwirrenden Flügel zu intensivieren, bestand im Wechsel von einer Flugbalz zu einer Standbalz. Erst dann konnten die Flügel in einer geringeren Flügelschlagfrequenz und anderen Haltung bewegt werden, als für den Flug erforderlich gewesen wäre. Eine Steigerung der Signalwirkung war sowohl durch eine geringere Amplitude beim Flügelschlag als auch durch eine vertikale Stellung der Flügelfläche möglich. Die Signalwirkung der schwirrenden Flügel vermochte wiederum dadurch ergänzt werden, daß bestimmte Körperanhänge parallel zu den schwirrenden Flügeln gehalten wurden, die abermals eine schwarz/weiße Markierung besitzen konnten. Um die Flügelspannweite mit vertikal gestellten Flügelflächen optimal zu präsentieren, mußten die Männchen die Vorderbeine vom Boden abheben. Die Vorderbeine konnten daher einfach zur Signalverstärkung eingesetzt werden. Außerdem wurde das Abdomenende sichtbar und damit die Möglichkeit gegeben, die Genitallamellen des bis unter den Thorax eingeschlagenen Hypopygiums als Balzsignal einzusetzen. Eine weitere Möglichkeit, einen wirksameren Auslöser zu entwickeln, bestand in der Verlängerung derjenigen Körperanhänge, die die Signalstrukturen trugen. Eine vergleichende Analyse der Vorderbeinlänge und Flügellänge zeigt dieses Phänomen. Bei Arten, die keine Signalstruktur an diesen Organen besitzen, sind Vorderbeine und Flügel fast gleich lang. Arten mit Signalstrukturen an den Flügeln haben längere Flügel als Vorderbeine, während Arten mit Signalstrukturen an den Vorderbeinen längere Vorderbeine als Flügel besitzen (Abb.5). Die Standbalz konnte nicht nur dadurch erfolgen, daß sich das Männchen dem Weibchen gegenüber aufstellte, sondern auch so, daß es bei der Präsentation der Balzsignale über dem Weibchen stand. Selbst in dieser Balzsituation konnten die Weibchen die Körpergröße der Männchen als Wahlkriterium benutzen. Eine Bestimmung der Körpergröße war nicht möglich, wenn die Weibchen eine Paarung nur dann erlaubten, sobald das Männchen in der Kopulationshaltung, bei der seine Vorderbeine auf den Flügelansatzstellen des Weibchens lagen, die Genitalöffnung erreichte, ohne die Flügel des Weibchens zu berühren. Schließlich spielen neben einer Präsentation der Körpergröße auch dynamische Anteile in der Balz eine große Rolle. Da die Größe der Imagines unmittelbar nach dem Schlupf aus der Puppe festgelegt wird, sind morphologische Wahlkriterien immer nur ein Indikator für Eigenschaften, die in der Larvalzeit von Bedeutung waren. Als Anzeiger des aktuellen Leistungsvermögens (Gesundheit, Ernährung, usw.) sind daher ausschließlich dynamische Komponenten geeignet, die vorwiegend in der Flugbalzphase

gezeigt werden. Mehrfache Überflüge über das Weibchen stellen solche Komponenten dar. Möglicherweise sind die beobachteten Verfolgungsjagden ("Catch me if you can") bei *Campsicnemus scambus* und *Dolichopus brevipennis* auch Bestandteil solcher dynamischen Komponenten in der Balz. Die Bildung und das Verteidigen von Territorien durch die Männchen und die anschließende Wahl der Weibchen unter den Besitzern dieser Reviere hat möglicherweise dieselbe Funktion.

Interessante Parallelen ergeben sich durch einen Vergleich der Balzsignale bei Fliegen verschiedener Familien. Strukturen mit optischem Signalcharakter sind zwar für viele Arten beschrieben (OLDROYD 1964), ihre Funktion ist jedoch nur selten mit experimentellen Methoden untersucht worden. THORNHILL & ALCOCK (1983) diskutierten generell für Balzsignale von Insekten eine mögliche Funktion bei der Arterkennung als prägamer Isolationsmechanismus sowie eine Funktion bei der Partnerwahl (mate choice) im Rahmen einer sexuellen Selektion. Daß sich sexualdimorphe Signalstrukturen der Männchen potentiell für die Arterkennung eignen, hängt mit ihrer oft artspezifischen Ausbildung zusammen. Das Phänomen der sexuellen Selektion wurde von DARWIN (1859, 1871) an Paradiesvögeln beschrieben und der natürlichen Selektion gegenübergestellt. Die Funktion der female choice bei der Evolution auffälliger Balzsignale der Männchen wurde erst vor wenigen Jahren bei einer Reihe von Vertebraten teilweise geklärt (Übersicht bei MILINSKI 1994). Vor allem die Tatsache, daß die exzessiv gestalteten Strukturen der Männchen als ein Handikap gesehen wurden, hat die Untersuchung zunächst auf Vertebraten gelenkt, bei denen dieses Phänomen besonders ausgeprägt ist. Über den Wirkmechanismus der female choice gibt es mehrere Hypothesen; so hat FISHER (1930) einen evolutiven Wettlauf (runaway process) vorgeschlagen, der durch die veränderte Präferenz der Weibchen für exzessive Signale der Männchen ausgelöst wird und den Weibchen attraktivere männliche Nachkommen (sexy sons) bringt. ZAHAVI (1975) hat als Erklärung vorgeschlagen, daß die Träger des Handikaps durch Besitz von guten Genen (good genes) das Tragen des Handikaps kompensieren könnten. HAMILTON & ZUK (1982) konnten zeigen, daß die Signalstrukturen als Indikatoren für den Parasitenstatus geeignet sind. Entsprechende Untersuchungen bei Insekten fehlen weitgehend. Eine Ausnahme stellen die Drosophiliden dar, bei denen female choice für verschiedene Eigenschaften von Männchen bekannt ist (zusammenfassend bei THORNHILL & ALCOCK 1983). Im Gegensatz etwa zu Vögeln mit Arenabalz, bei denen die Weibchen unmittelbar zwischen mehreren Männchen aktiv einen Paarungspartner wählen, erfolgt bei Insekten die Partnerwahl der Weibchen meist nicht aktiv anhand von Auslösern der Männchen, sondern passiv. Das heißt, die Weibchen paaren sich bevorzugt mit den Männchen, die durch körpergrößenabhängige Eigenschaften Vorteile bei antagonistischen Interaktionen mit anderen Männchen, bei der Revierverteidigung oder bei einem der Paarung vorangehenden Flugverhalten wie Schwarmflug, stationärem Schwebflug oder gerichtetem Suchflug besaßen (THORNHILL & ALCOCK 1983). Für Insekten gibt es daher eine Reihe von Nachweisen über sexuelle Selektion für große oder kleine Männchen bei Arten, die keine optischen Auslöser als Balzsignale entwickelt haben (BORGIA 1981, McLACHLAN & ALLEN 1987, FAIRBAIRN 1990, NEEMS et al. 1990).

Die Entwicklung der Augensterne bei Fliegen steht ebenfalls in engem Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten; sie sind mindestens 21mal unabhängig bei Fliegen entstanden, wohl oft in Wechselbeziehung mit aggressiven Interaktionen zwischen den Männchen (GRIMALDI & FENSTER 1989). Stielaugenfliegen (Diopsidae), die sehr lange Augensterne im Verhältnis zur

Körperlänge aufweisen, sind wohl am besten untersucht. Bei ihnen hat die Länge der Augentiele, die Männchen in antagonistischen Auseinandersetzungen unmittelbar vergleichen, eine große Bedeutung für den Ausgang der ritualisierten Kommentkämpfe (BURKHARDT & de la MOTTE 1987). Weibchen von *Cyrtodiopsis whitei* CURRAN wählen bevorzugt Schlafgemeinschaften großer Männchen, mit denen sie am Morgen kopulieren, wie Verhaltensexperimente mit Attrappen gezeigt haben (BURKHARDT & de la MOTTE 1988). Der Fortflanzungserfolg der Männchen ist mit ihrer Augentielspannweite korreliert (BURKHARDT et al. 1994).

### Spektrale Transmission der Cornealinsen

Die Komplexaugen vieler Dolichopodiden weisen metallisch glänzende Farben auf. Häufig sind metallisch grüne Augen oder Muster aus verschiedenfarbigen Facetten. Ähnliche Farbmuster kommen auch bei den Komplexaugen von Tabaniden und bei einigen weiteren Familien der Brachycera vor (STEYSKAL 1949, 1957). Bei den metallisch glänzenden, außerordentlich sattem Augenfarben handelt es sich um Strukturfarben, die durch den Schichtenbau der Cornealinsen verursacht werden (BERNARD & MILLER 1968, BERNARD et al. 1972, BURAKOVA & MAZOKHIN-PORSHNYAKOV 1982, SMITH & BUTLER 1991). Da diese wie Interferenzfilter aus alternierenden, optisch dichten und optisch dünnen Schichten gebaut sind, reflektieren sie bevorzugt Wellenlängen von 4-facher Schichtdicke (BERNARD & MILLER 1968, BERNARD et al. 1972).

Die Funktion dieser farbigen Cornealinsen ist unbekannt. Eine Funktion der reflektierten Farbmuster als Signal ist ebenso möglich wie eine solche bei der Wahrnehmung optischer Reize (BERNARD 1971, BERNARD et al. 1972, LAND 1993a, TRUJILLO-CENOZ & BERNARD 1972). Die ersten mikrospektrophotometrischen Messungen der spektralen Transmission einzelner Cornealinsen haben eine quantitative Abschätzung der Veränderung der spektralen Zusammensetzung von Licht beim Durchtritt der Cornea ermöglicht (LUNAU & KNÜTTEL 1995a, b) (Abb.6), und weisen auf eine Bedeutung bei der Wahrnehmung von optischen Signalen hin: Die farbigen Cornealinsen vermindern in einem engen, weniger als 100 nm großen Wellenlängenbereich die Transmission des eingestrahnten Lichtes maximal ca. 50 %, wie bei *Chrysops relictus*. Daneben wurden bei Tabaniden Augenbereiche mit Cornealinsen gleichmäßig hoher Transmission gefunden, die die spektrale Zusammensetzung von durchtretendem Licht nicht verändern.

Bei Dolichopodiden wurden 3 Typen von Augenfarbmustern festgestellt. In keinem Fall konnte ein Sexualdimorphismus beim Augenfarbmuster beobachtet werden.

1. Normale Augen, deren Farbigkeit von den durchscheinenden Schirmpigmenten herrührt. Dieser Typ wurde bei *Neurigona pallida* und *Argyra argentina* gefunden. *Hydrophorus*, *Medetera* und *Lianculus* wiesen nur ganz schwach grün gefärbte Komplexaugen mit Metallglanz auf.
2. Metallisch glänzende grüne Augen. Dieser Typ wurde bei *Rhaphium*, *Campsicnemus*, *Sciapus* und *Neurigona quadrifasciata* gefunden.
3. Komplexaugen mit metallisch glänzenden grünen und metallisch glänzenden roten Facetten, die in alternierenden Längsreihen gleichmäßig über den frontoventralen Augenteil angeordnet sind.

Bei allen untersuchten Arten der Dolichopodinae besitzen beide Geschlechter diese regelmäßigen Farbmuster. Bei Spezies anderer Unterfamilien konnte ich es nicht finden. BERNARD

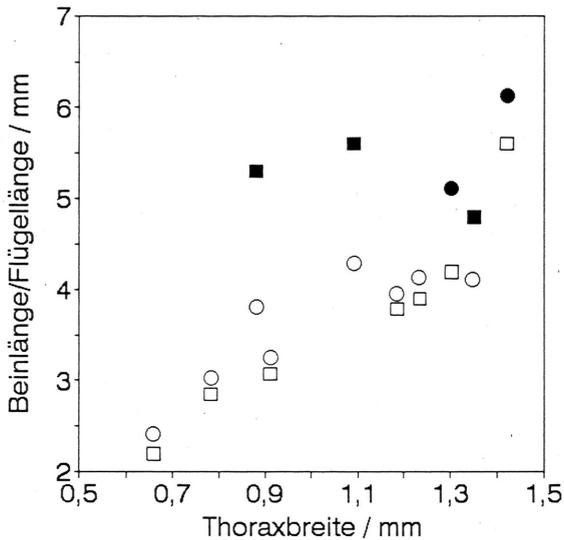


Abb.6: Vorderbeinlänge und Flügelänge von Dolichopodiden als Funktion der Thoraxbreite. Mit zunehmender Thoraxbreite (von links nach rechts): *Medetera* spec., *Hypophyllus obscurellus*; *Neurigona quadrifasciata*, *Nodicornis nodicornis*, *Dolichopus discifer*, *Dolichopus pennatus*, *Dolichopus unguatus*, *Poecilobothrus nobilitatus*, *Dolichopus brevipennis*, *Liancalus virens*. Normal ausgebildete Vorderbeine sind durch offene Quadrate, normal ausgebildete Flügel durch offene Kreise, Signalstrukturen tragende Vorderbeine und Flügel durch entsprechende geschlossene Symbole dargestellt. Es sind jeweils Mittelwerte von Messungen an 5-10 Individuen aufgetragen.

(1971) hat dieses Farbmuster auch bei Arten aus den Unterfamilien *Sciapodinae* und *Sympycninae* nachgewiesen; die von ihm untersuchten Gattungen waren mir nicht zugänglich.

Bei *Poecilobothrus nobilitatus* (Abb.7), *Dolichopus discifer* und *Hercostomus germanus* konnte bei beiden Geschlechtern eine übereinstimmende Verminderung der Transmission um ca. 10 % bei ca. 550 nm bei grünen Facetten, bzw. ca. 650 nm bei roten gemessen werden. Die Transmissionsminima waren bei Dolichopodiden weniger ausgeprägt als bei Tabaniden. Die verminderte Transmission von roten Facetten ist möglicherweise für das Sehen bedeutungslos, da bei Fliegen kein Photorezeptor bekannt ist, der für dieses langwellige, rote Licht empfindlich ist (HARDIE 1985). Die Cornealinsen der roten Facetten würden in diesem Fall eine gleichmäßig hohe Transmission des Lichts aller für das Sehen bedeutenden Wellenlängen besitzen. Es sei hier angemerkt, daß in den bolivianischen Tropen Dolichopodiden mit komplexen Augenfarbmustern ähnlich denen der Tabaniden beobachtet wurden (eigene Feststellung). Da bei gesteckten Tieren die Augenfarben verblassen, kommen für ihre Erfassung vor allem Lebendbeobachtungen in Frage. Eine mögliche Funktion der farbigen Cornealinsen liegt in dem selektiven Herausfiltern von Licht aus Wellenlängenbereichen, die vom Hintergrund emittiert werden, so daß der Kontrast von farbigen Objekten zum Hintergrund verbessert werden würde (BERNARD 1971). Da viele Spezies mit farbigen Cornealinsen weiße Balzsignale aufweisen und vor einem Hintergrund aus Laubblättern balzen, formulierten LUNAU &

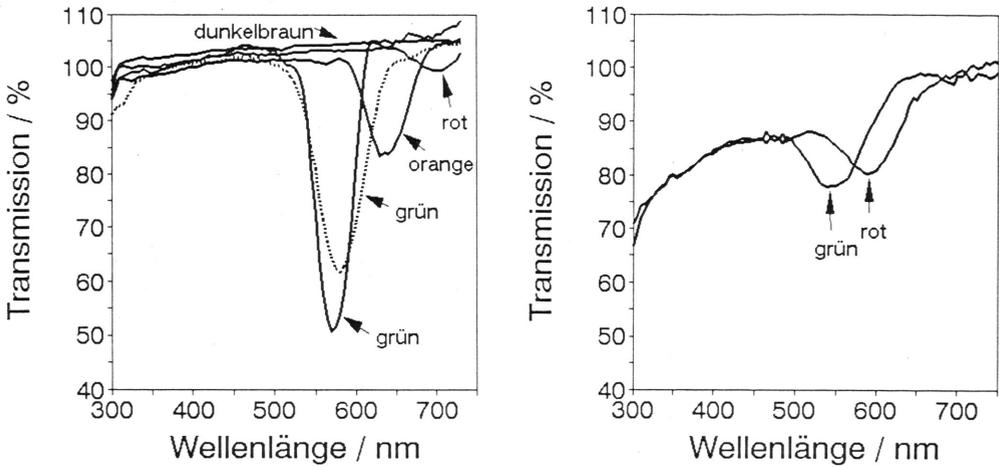


Abb.7: Spektrale Transmission von Cornealinsen. Die Transmissionskurven sind nach der reflektierten Farbe der vermessenen Facette bezeichnet. Links: *Chrysops relictus* MEIGEN. Die durchgezogenen Kurven stammen von einem Weibchen, die gestrichelte Kurve stammt von einem Männchen aus dem dorsalen Bereich des Komplexauges; rechts: *Poecilobothrus nobilitatus*. Die Kurven stammen von einem Weibchen.

KNÜTTEL (1995a und b) die Hypothese, daß die farbigen Corneafilter die Wahrnehmung von Balzsignalen verbessern. Nachdem die spektrale Zusammensetzung des Lichtes, das die Photorezeptoren erreicht, auch für die Photorekonversion von Bedeutung ist, könnten die farbigen Corneafilter auch das Gleichgewicht zwischen Rhodopsin und Metarhodopsin beeinflussen. Die meisten Metarhodopsine sowohl der UV-, als auch der Blau- und Grünrezeptoren von Insekten haben ein übereinstimmendes Absorptionsmaximum bei 470 nm - 500 nm (STAVENGA 1992). Weil die ausgeprägtesten Transmissionsminima von Cornealinsen entweder in kürzerwelligeren oder längerwelligeren Bereichen liegen, wird die von farbigen Cornealinsen verursachte verminderte Transmission zu einer geringeren Konversion von Rhodopsin in Metarhodopsin führen und gleichzeitig die Rekonversion von Metarhodopsin zu Rhodopsin nicht beeinflussen. Das kann zu einem hohen Rhodopsinanteil in den Photorezeptoren beitragen.

Die Wahl der Balzhabitate und die Farbe der Balzsignale von Dolichopodiden (d'ASSIS FONSECA 1978, LUNAU 1992, LUNAU & KNÜTTEL 1994) sowie Tabaniden enthält Hinweise darauf, daß unter Freilandbedingungen die weißen Balzsignale der Männchen mit Hilfe der Corneafilter tatsächlich kontrastreicher gegen den Hintergrund gesehen werden können. Dolichopodiden mit normalen oder schwach grünen Augen wurden in Balzhabitaten beobachtet, die nicht oder wenig vom reflektierten oder durchscheinenden Licht von Laubblättern beeinflusst oder extrem dunkel waren. Arten mit grünen, metallisch glänzenden Facetten balzen in extrem reich strukturierten Habitaten, in denen ein Hintergrund aus beschatteten und sonnenbeschienenen Laubblättern häufig vorkommt (LUNAU 1992, LUNAU & KNÜTTEL 1994) (Tab.1). Da Laubblätter im grünen Wellenlängenbereich bei 550 nm sowohl ein Maximum der Reflexion als auch ein Maximum der Transmission aufweisen, entsteht in diesen Habitaten eine spektrale

Lichtzusammensetzung, die von grünem Licht dominiert wird (eigene Messungen; vergleiche auch ENDLER 1993). Ein unter diesen Bedingungen präsentiertes weißes Signal erscheint in jedem Fall kontrastreicher, wenn die Hintergrundfarbe durch grüne Corneafilter selektiv herausgefiltert wird (LUNAU & KNÜTTEL 1995a, b). Über das Balzverhalten von Tabaniden ist sehr wenig bekannt. Sicher ist, daß auch sie in Canopyhabitaten balzen, und zwar oft unter den extremen Lichtbedingungen des sehr frühen Morgens bei Sonnenaufgang, und daß die Männchen dabei ausdauernde Schwebflüge und rasante Flugmanöver zeigen (BAILEY 1948, MATSUMURA 1984, WILKERSON & BUTLER 1984, WILKERSON et al. 1985, SMITH et al. 1994). Auch Tabaniden besitzen weiße Körpermarkierungen an den Beinen, auf den Flügeln und am Kopf, deren mögliche Funktion in der Balz jedoch nicht nachgewiesen ist. Bei Tephritidae und Sciomycidae wurden ebenfalls Arten mit farbigen, metallisch glänzenden Augen gefunden, die zugleich auch schwarz-weiße Farbmuster aufwiesen (LUNAU, unveröffentlicht). Bei Dolichopodiden spielen die Corneafilter möglicherweise auch eine besondere Rolle bei der Wahrnehmung der metallischen, grünlichen Cuticularfarbe (LAND 1993a). Die Interferenzfarben der Cuticula sind stark abhängig vom Lichteinfallswinkel und von der Orientierung der Oberfläche. Unter natürlichen Lichtbedingungen entsteht an dem rundlichem Thorax und Abdomen ein auch für den Menschen sichtbarer Farbgradient mit grünem Zentrum und rötlicher Peripherie. Durch grüne Facetten betrachtet, erschiene so eine Fläche für eine Dolichopodide im Zentrum dunkler; durch rote Facetten besehen dagegen heller (unter der Annahme, daß die Fliegen in diesem Wellenlängenbereich empfindlich sind; siehe oben). Dadurch entstünden ideale Voraussetzungen, eine grüne Fliege auch in einer grünen Umgebung zu erkennen.

#### Zusammenfassung

Bei vielen Arten der Dolichopodidae besitzen die Männchen sexualdimorphe, auffällig ausgebildete Strukturen, die in der Balz eingesetzt werden. Diese Strukturen sind artspezifisch ausgebildet, so daß sie in Bestimmungsschlüsseln und Artbeschreibungen stets erwähnt werden. Vermutungen, daß es sich hier um Arterkennungssignale handelt, sind experimentell nie bestätigt worden. Eine vergleichende Untersuchung bei verschiedenen Arten zeigt Analogien im Einsatz dieser optischen Balzsignale. Bei den Signalstrukturen handelt es sich um vielfach konvergent entstandene, verbreiterte, schwarz und/oder weiß markierte, apikale Bereiche von Körperanhängen. Vorder-, Mittel- oder Hinterbeine, Flügel, Antennen und andere Körperanhänge können als Signalträger dienen. In der Balz werden diese Signalstrukturen dem Weibchen breit gespreizt präsentiert. Die Ergebnisse belegen, daß sie eine Funktion als Indikator der Körpergröße bei antagonistischen Interaktionen zwischen Männchen und bei der Paarungspartnerwahl der Weibchen besitzen. Als prägame Isolationsmechanismen wirken vermutlich Zeitpunkt und Ort der Balz sowie die komplex gestalteten Geschlechtsorgane, die eine Paarung zwischen Individuen verschiedener Arten verhindern. Vergleichende Untersuchungen der Präsentation von Balzsignalen lassen erkennen, daß das vermutlich ursprüngliche Balzsignal, die im Schwebflug präsentierte Flügelspannweite, im Laufe der Evolution durch optische Signale verstärkt, ergänzt oder ersetzt wurde.

Summary: In many dolichopodid species males display sexually dimorphic, conspicuous signalling structures during courtship. These signalling structures vary among species; thus they are used in the

description of species and in keys of male dolichopodid flies. However, suggestions that the signalling structures serve species recognition, have never been experimentally verified. A comparative study shows analogies in the use of these courtship signals among species. The signalling structures have been convergently evolved many times. They are enlarged, black-and-white coloured, apical zones of body appendages. Forelegs, middle legs, hindlegs, wings, antennae and other body appendages can bear the signalling structures. During courtship the males display the signalling structures while spreading out the body appendages. The results show that the signalling structures serve as indicators of the males' body size during territorial male-male interactions and during female choice. Differences among the species in the occurrence in the time of the year, in the daytime, and the choice of courtship areas suggest that these features may function as pregamic isolating mechanisms. In addition, the complicated copulatory organs likely prevent copulation between non-conspecific individuals. From the results of comparative studies of male signal display during courtship it is suggested that the wing-waving display during stationary flight represents the original courtship signal. In the course of evolution, the signalling efficiency was improved, supplemented or replaced by visual signalling structures.

Danksagung: Frau Dr. I. de la Motte und Herrn Prof. Dr. D. Burkhardt möchte ich für wertvolle Hinweise und Anregungen ganz herzlich danken. Sie waren es auch, die mich für das Thema begeisterten. H. Knüttel begleitete mich bei zahlreichen Exkursionen und gab Anregungen für die vorliegende Untersuchung. H. Hallmer und S. Buchhauser führten die Fotoarbeiten aus. Ihnen gilt mein Dank für die perfekte Unterstützung.

#### Literatur

- BAILEY, N.S. (1948): The hovering and mating of Tabanidae; a review of the literature with some original observations. - *Ann.Ent.Soc.Amer.*41: 403-412
- BERNARD, G.D. (1971): Evidence for visual function of corneal interference filters. - *J.Insect Physiol.*17: 2287-2300
- BERNARD, G.D., G. GEMNE & G. SEITZ (1972): Optical properties of the compound eye. - In: M.G.F. FUORTES (ed.): *Handbook of sensory physiology VII/2: 357-379*. Berlin a.o. (Springer)
- BERNARD, G.D. & W.H. MILLER (1968): Interference filters in the cornea of Diptera. - *Invest.Ophthalmol.*7: 416-434
- BICKEL, D.J. (1983): Two new Australian *Teuchophorus* LOEW (Diptera: Dolichopididae). - *J.Aust.Ent.Soc.*22: 39-45
- BORGIA, G. (1981): Mate selection in the fly *Scatophaga stercoraria*: female choice in a male-controlled system. - *Anim.Behav.*29: 71-80
- BURAKOVA, O.V. & G.A. MAZOKHIN-PORSHNYAKOV (1982): Electron microscopy of the compound eye in *Haematopota pluvialis* L. (Diptera, Tabanidae). - *Ent.Rev.*61: 26-33
- BURKHARDT D. & I. de la MOTTE (1987): Physiological, behavioural, and morphometric data elucidate the evolutive significance of stalked eyes in Diopsidae (Diptera). - *Ent.Gener.*12: 221-233
- (1988): Big 'antlers' are favoured: female choice in stalk-eyed flies (Diptera, Insecta), field collected harems an laboratory experiments. - *J.Comp.Physiol.A* 162: 649-652
- BURKHARDT, D., I. de la MOTTE & K. LUNAU (1994): Signalling fitness: Larger males sire more offspring. Studies of the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). - *J.Comp.Physiol.A* 174: 61-64

- CHVÁLA, M. (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). - *Entomologica scand.*, Suppl.15: 225-236
- COUTURIER, G. (1974): Présence d'une glande exsertile chez les mâles de la sous-famille des Dolichopodinae. - *Bull.Soc.Ent.France* 79: 240-248
- CROSSLEY, R. (1988): Mating behaviour of *Liancalus virens* (SCOP.), (Dolichopodidae). - *Dipterist's Digest* 1: 45-46
- CUMMING, J.M. (1994): Sexual selection and the evolution of dance fly mating systems (Diptera: Empididae; Empidinae). - *Can.Entomologist* 126: 907-920
- DARWIN, C. (1859): On the origin of species. - London (The New American Library)
- 1871): The descent of man, and selection in relation to sex. - London (Murray)
- D'ASSIS FONSECA, E.C.M. (1978): Diptera; Orthorrhapha; Brachycera; Dolichopodidae. - In: A. WATSON (ed.): Handbooks for the identification of British insects, 9 (5): 1-190. London (Royal Entomological Society)
- DUNK, K. von der & K. BRÜNNER-GARTEN (1994): Beobachtungen an der Langbeinfliege *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Dipt.; Dolichopodidae). - *galathea* 10: 13-16
- DYTE, C.E. (1988): Mate guarding and sex ratio in *Hydrophorus oceanus* (MACQUART) (Diptera: Dolichopodidae). - *Entomologist* 107: 122-126
- ENDLER, J.A. (1993): The color of light in forests and its implications. - *Ecol.Monogr.*63: 1-27
- FAIRBAIRN, D. (1990): Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. - *Evolution* 136: 61-86
- FISHER, R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. - New York (Dover)
- GRIMALDI, D. & G. FENSTER (1989): Evolution of extreme sexual dimorphisms: structural and behavioral convergence among broad-headed male Drosophilidae (Dipt.). - *Amer.Mus.Nov.*2939: 2-25
- GROOTAERT, P. & H.G.J. MEUFFELS (1988): Observations sur l'accouplement chez *Sciapus platypterus* (Diptera, Dolichopodidae). - *Bull.Annls Soc.R.belge Ent.* 124: 275-276
- GRUHL, K. (1916): Dipterentänze. - *Z.wiss.Insektenbiol.*12: 133-137, 158-163
- (1924): Paarungsgewohnheiten der Dipteren. - *Z.wiss.Zool.*122: 205-280
- HAMILTON, W.D. & M. ZUK (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? - *Science* 218: 384-387
- HARDIE, R.C. (1985): Functional organization of the fly retina. - In: H. Autrum et al.: *Progress in Sensory Physiology* 5: 1-79. Berlin (Springer)
- HARDY, G.H. (1944): The copulation and terminal segments of Diptera. - *Proc.R.Ent.Soc.London* (A) 19: 52-65
- HARDY, G.W. (1953): The phylogeny of Diptera 2. Dolichopodidae. - *Entomologist's mon. Mag.*87: 140-141
- HEDSTRÖM, L. (1969): Uppvaktningsbeteenden hos svenska styltflugor av släktet *Hercostomus*. - *Zool.Revy* 31: 96-102
- HENNIG, W. (1973): 31.Ordnung Diptera (Zweiflügler). - In: J.G. HELMCKE, D. STARCK & H. WERMUTH (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie IV, 2.Hälfte (Insecta)*. Berlin & New York (de Gruyter)
- LAND, M.F. (1993a): The visual control of courtship behaviour in the fly *Poecilobothrus nobilitatus*. - *J.Comp.Physiol.A* 173: 595-603
- (1993b): Chasing and pursuit in the dolichopodid fly *Poecilobothrus nobilitatus*. - *J.Comp.Physiol.A* 173: 605-613

- LUNAU, K. (1992): Mating behaviour in the long-legged fly *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Diptera, Dolichopodidae): courtship behaviour, male signalling, and mating success. - Zool.Beiträge 34: 465-479
- LUNAU, K. & H. KNÜTTEL (1994): Sexuelle Selektion in der Balz von Langbeinfliegen (Dolichopodidae). - Verh.Dt.Zool.Ges.87,1: 48
- LUNAU, K. & H. KNÜTTEL (1995a): Transmission der Cornealinsen von Bremsen (Tabanidae) und Langbeinfliegen (Dolichopodidae). - Verh.Dt.Zool.Ges.88,1: 205
- (1995b): Vision through coloured eyes. - Naturwissenschaften 82: 432-434
- (1996): Optische Signale in der Balz von Fliegen. - Verh.Dt.Zool.Ges. 89,1: 282
- MATSUMURA, T. (1984): Observations on male hovering activities of *Tabanus rufidens* (Diptera, Tabanidae). - Kontyû 52: 321-331
- McLACHLAN, A.J. & D.F. ALLEN (1987): Male mating success in Diptera: advantages of small size. - Oikos 48: 11-14
- MILINSKI, M. (1994): Sexual selection and the evolution of female choice. - Verh.Dt.Zool.Ges.87,2: 83-96
- NEEMS, R.M., A.J. McLACHLAN & R. CHAMBERS(1990): Body size and lifetime mating success of male midges (Diptera: Chironomidae). - Anim.Behav.40: 648-652
- OLDROYD, H. (1964): The natural history of flies. - New York (Norton)
- OSCHE, G. (1983a): Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. - Berichte Dt.Bot.Ges. 96: 1-27
- (1983b): Zur Evolution optischer Signale bei Pflanze, Tier und Mensch. - Jena: Ernst-Haeckel-Vorlesung an der Friedrich-Schiller-Universität Jena: 4-35
- PARENT, O. (1934): A propos de *Campsicnemus magius* LW. - Bull.mens.Soc.Linn. Lyon 3: 160-162
- (1938): Diptères Dolichopodidae. - Faune de France 35: 1-720
- POLLET, M. & P. GROOTAERT (1991): Horizontal and vertical distribution of Dolichopodidae (Diptera) in a woodland ecosystem. - J.Nat.Hist.25: 1297-1312
- SÁTO, M. (1991): Comparative morphology of the mouthparts of the family Dolichopodidae (Diptera). - Insecta Matsumurana 45: 47-75
- SCHMID, J.M. (1970): *Medetera aldrichii* (Diptera: Dolichopodidae) in the Black Hills. - Can.Entomologist 102: 705-713
- SMITH, K.G.V. (1959): A note on the courtship and predaceous behaviour of *Neurigona* species (Dipt. Dolichopodidae). - Entomologist's mon.Mag.65: 32-35
- SMITH, K.G.V. & D.W. EMPSON (1955): Note on the courtship and predaceous behaviour of *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Dipt. Dolichopodidae).- Brit.J.Anim.Behav. 3: 32-34
- SMITH, S.M., D.A. TURNBULL & P.D. TAYLOR (1994): Assembly, mating, and energetics of *Hybomitra arpadii* (Diptera: Tabanidae) at Churchill, Manitoba. - J.Insect Behav.7: 355-383
- SMITH, W.C. & J.F. BUTLER (1991): Ultrastructure of the Tabanidae compound eye: unusual features for Diptera. - J.Insect Physiol.37: 287-296
- STACKELBERG, A. von (1930): Dolichopodidae. - In: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der palaearktischen Region 51: 1-64. Stuttgart (Schweizerbart)
- (1933): Dolichopodidae. - In: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der palaearktischen Region 71: 65-128. Stuttgart (Schweizerbart)
- (1934): Dolichopodidae. - In: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der palaearktischen Region 82: 129-176. Stuttgart (Schweizerbart)

- STAVENGA, D.G. (1992): Eye regionization and spectral tuning of retinal pigments in insects. - Trends Neurosci.15: 213-218
- STEYSKAL, G.C. (1938): The pre-copulatory behavior of the male of *Dolichopus omnivagus* van DUZEE (Diptera, Dolichopodidae). - Bull.Brooklyn Ent.Soc.33: 193-194
- (1946): The mating behavior of *Tachytrechus vorax*, *T. moechus*, and *Gymnopternus barbatulus* (Diptera, Dolichopodidae). - Bull.Brooklyn Ent.Soc.41: 168-169
- (1949): Notes on color and pattern of eye in Diptera. - Bull.Brooklyn Ent.Soc.44: 163-164
- (1957): Notes on color and pattern of eye in Diptera. II. - Bull.Brooklyn Ent.Soc.52: 89-94
- STUBBS, A. (1988): Courtship of *Dolichopus plumipes* (SCOP.) (Dolichopodidae). - Dipterist's Digest 1: 43
- SVENSSON, B.G. & E. PETERSSON (1994): Mate choice tactics and swarm size: a model and a test in a dance fly. - Behav.Ecol.Sociobiol.35: 161-168
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK (1983): The evolution of insect mating systems. - Cambridge, Mass. (Harvard University Press)
- TRUJILLO-CENOZ, O. & G.D. BERNARD (1972): Some aspects of the retinal organization of *Sympycnus lineatus* LOEW (Diptera, Dolichopodidae). - J.Ultrastruct.Res.38: 149-160
- ULRICH, H. (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. - Bonner zool.Monogr.5: 1-60
- (1980): Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden. - Bonner zool.Beitr.31: 385-402
- WEHNER, R. (1981): Spatial vision in arthropods. - In: H. AUTRUM (ed.): Handbook of Sensory Physiology VII/6C: 287-616. Berlin (Springer)
- WICKLER, W. (1965): Mimicry and the evolution of animal communication. - Nature 208: 519-521
- (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. - In: G. HEBERER (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. 3. Aufl. Bd 1: 420-508. Stuttgart (Fischer)
- WILKERSON, R.C. & J.F. BUTLER (1984): The Immelmann Turn, a pursuit maneuver used by hovering male *Hybomitra hinei wrighti* (Diptera: Tabanidae). - Ann.Ent.Soc.Amer.77: 293-295
- WILKERSON, R.C., J.F. BUTLER & L.L. PECHUMAN (1985): Swarming, hovering, and mating behavior of male horse flies and deer flies (Diptera: Tabanidae). - Myia 3: 515-546
- ZAHAVI, A. (1975): Mate selection: a selection for a handicap. - J.theor.Biol.53: 205-241

Verfasser: Prof. Dr. Klaus Lunau, Institut für Neurobiologie der Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1, D-40225 Düsseldorf

