Mitt. POLLICHIA	81	383-405	4 Abb.	Bad Dürkheim 1994
				ISSN 0341-9665

Martin G. Nickol

Volucella zonaria (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen

Kurzfassung

Nickol, M. G. (1994): *Volucella zonaria* (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen. - Mitt. POLLICHIA, **81**: 383-405, Bad Dürkheim.

Die Verbreitung von *Volucella zonaria* in Rheinland-Pfalz, Bundesrepublik Deutschland wird anhand von Freilandfunden und Sammlungsmaterial dargestellt. Beobachtungen zum Blütenbesuchsverhalten werden mitgeteilt. Untersuchungen der Absorption von Ultraviolettlicht durch den Insektenkörper zeigen eine hochgradige Übereinstimmung der Körperfärbung und des Reflektionsverhaltens mit derjenigen von Hymenopteren. Die Art der Mimikry wird diskutiert.

Abstract

Nickol, M. G. (1994): *Volucella zonaria* (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen
[*Volucella zonaria* (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz - distribution, flower visiting, behaviour, coloration, ecology and remarks on neighbouring species]. - Mitt. POLLICHIA, **81**: 383-405, Bad Dürkheim.

New observations on *Volucella zonaria* in Rheinland-Pfalz, Federal Republic of Germany, as well as specimens out of collections allow a first account of the range of this large hoverfly. Some remarks on the behaviour during flower visits are made. Investigations into the absorption and reflection of ultraviolett light by the insect body reveal a good correspondence with the appearance of hymenoptera, which syrphid flies may mimic. It is a group rather than a specific resemblance. This kind of mimicry is therefore called „group mimicry". It includes resemblances in various matters, with regard to different aspects e.g. coloration, flight behaviour, sound and other elements of insect behaviour.

Résumé

NICKOL, M. (1994): *Volucella zonaria* (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen

[*Volucella zonaria* (Diptera Syrphidae) en Rhénanie-Palatinat. Preuves outre des remarques sur la visite florale, le comportement, la coloration et l'écologie ainsi que d'autres représentants du genre].- Mitt. POLLICHIA, **81**: 383-405, Bad Dürkheim.

L'habitat de *Volucella zonaria* en Rhénanie-Palatinat, République Fédérale d'Allemagne, est présenté à l'aide des trouvailles en plein champ et du matériel collectionné. On communique les observations sur la visite florale. Les recherches sur l'absorption de la lumière ultraviolette par le corps d'insecte montrent une coïncidence extrême entre la coloration du corps ainsi que le comportement de réverbération et la coloration du corps et le comportement de réverbération des hymenoptères. On discute la question de savoir de quelle sorte de mimétisme il s'agit.

Einleitung

Die größte und schnellste Schwebfliege Mitteleuropas, *Volucella zonaria* (PODA) 1761 ist in Rheinland-Pfalz erst viermal nachgewiesen (HAUSER 1990, WEITZEL & VALERIUS 1992). SCHWENNINGER (1987) führt für die Südpfalz aus dieser Gattung *Volucella bombylans* und *V. pellucens* an. HAUSER (l.c.) nennt *V. inanis, V. inflata* und *V. zonaria.* Dies sind die fünf in Mitteleuropa lebenden Arten.

Die seltene, nur in manchen Sommern in Anzahl auftretende *V. zonaria* zeigt – soweit sich Aufsammlungen und Beobachtungen in das vorige Jahrhundert zurückverfolgen lassen – eine Ausbreitungstendenz aus dem südlichen Europa in Richtung Norden.[1] Ab den 40er Jahren unseres Jahrhunderts wurden manche Vorkommen in Südengland als heimisch betrachtet (STALLWOOD 1979, STUBBS & FALK 1983, VAN DER GOOT 1986). *V. zonaria* hat ein Verbreitungsgebiet, das Süd- und Mitteleuropa bis nach Nordafrika, Ost- und Zentralasien umfaßt (SACK 1932); der Verbreitungsschwerpunkt liegt in mittelmeerischen Klimaten. Die Gattung ist holarktisch verbreitet. Die früher zu *Volucella* gerechneten neotropischen Arten (HULL 1949) werden heute zur Gattung *Copestylum* gezählt (THOMPSON 1972).

Die Hauptflugzeit von *V. zonaria* liegt in der Pfalz zwischen Juni und August, wobei alljährlich auch Einwanderungen in das Gebiet von Rheinland-Pfalz erfolgen und die hier ansässigen Populationen verstärken dürften (vgl. VERLINDEN & DECLEER 1987: 84, MAIBACH et al. 1992: 30). In den Niederlanden tritt *V. zonaria* erst von Anfang August bis Ende Oktober auf und wird nicht als indigen angesehen (VAN DER GOOT 1981 et 1986).
KORMANN (1988) weist dieser Schwebfliegenart den Gefährdungsgrad II zu, stuft sie also als stark gefährdet ein. Das ist eher auf die seltenen Nachweise als auf die tatsächliche Verbreitung zurückzuführen. DOCZKAL et al. (1993) sehen die Art in Baden-Württemberg als gefährdet. *V. zonaria* ist mit Gelbschalenfängen und Malaisefallen schwer nachzuweisen (vgl. etwa die Verhältnisse bei WEITZEL & VALERIUS 1992). Sie lebt als Larve in den Nestern von *Vespa crabro, Paravespula germanica* und *P. vulgaris* (für neuere Untersuchungen vgl. RUPP 1989). Durch ihre Größe und Färbung sollen die Imagines eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Hornissen aufweisen.

Wiewohl *V. zonaria* lokal häufiger auftreten kann, ist sie durch ihre auf spezifische Wirte – deren Nester in der Nähe menschlicher Siedlungen häufig zerstört werden – angewiesene Larvallebensweise in der Tat ebenso wie die Hornisse unter die in ihrem Fortbestand bedrohten Insektenarten zu zählen. In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, über Nachweise hinaus auch Blütenbesuch und Verhalten der Art sowie, im Zusammenhang mit der Mimikry, die Körperfärbung in eine Gesamtbetrachtung einzubeziehen. Vergleiche bieten sich mit der nunmehr für Rheinhessen-Pfalz nachgewiesenen *V. inanis* an.

Material und Methode

Die im folgenden mitgeteilten Daten wurden durch eigene Beobachtungen und Aufsammlungen während blütenökologischer Untersuchungen in der Pfalz und durch die ergänzende Auswertung der Sammlung des Pfalzmuseums für Naturkunde (POLLICHIA-Museum) in Bad Dürkheim gewonnen. Literaturangaben (siehe Einleitung) sind mit eingearbeitet. Dr. F. Malec (in litt.) trug vier weitere Funde bei.

In 50° nördlicher Breite haben die Quadranten eine Länge von 6 km und eine Breite von 5,5 km. Sie repräsentieren daher jeweils eine Fläche von 33 Quadratkilometern.

Obgleich Nachweise aus den Jahren 1959 bis 1993 vorliegen, wird in dieser Arbeit auf Grund der aut- und synökologisch ausgerichteten Fragestellung noch keine wie auch immer vollständige Erfassung des Landesgebietes geliefert werden können, zumal Lebendbeobachtungen Fallenfängen vorgezogen wurden. Alle erhältlichen Daten wurden berücksichtigt. Funde und ökologische Beobachtungen verdeutlichen aber Tendenzen, deren Beachtung vertiefende Studien in Rheinland-Pfalz zur Folge haben könnte. Dabei sollten über die Faunistik hinaus ethologisch-ökologische Untersuchungen einen Schwerpunkt bilden, deren Ergebnisse dann auch Grundlagen für naturschützerische Belange liefern.

Färbungsvergleiche wurden an Sammlungsbelegen von Schwebfliegen und Wespen mit einem Ultraviolettlicht-Durchlaßfilter, Filmmaterial von ILFORD und NIKON-Kameras durchgeführt.

Ergebnisse

1. Nachweise

Folgende gesicherte Nachweise liegen bislang (Stand: 20. 02. 94) aus Rheinland-Pfalz vor (Abb. 1):

TK 25, Blatt 5915

Fundort: Oberolm
Datum: 22. Juli 1992
Geschlecht: weiblich
Malec (in litt.), leg. Reinert

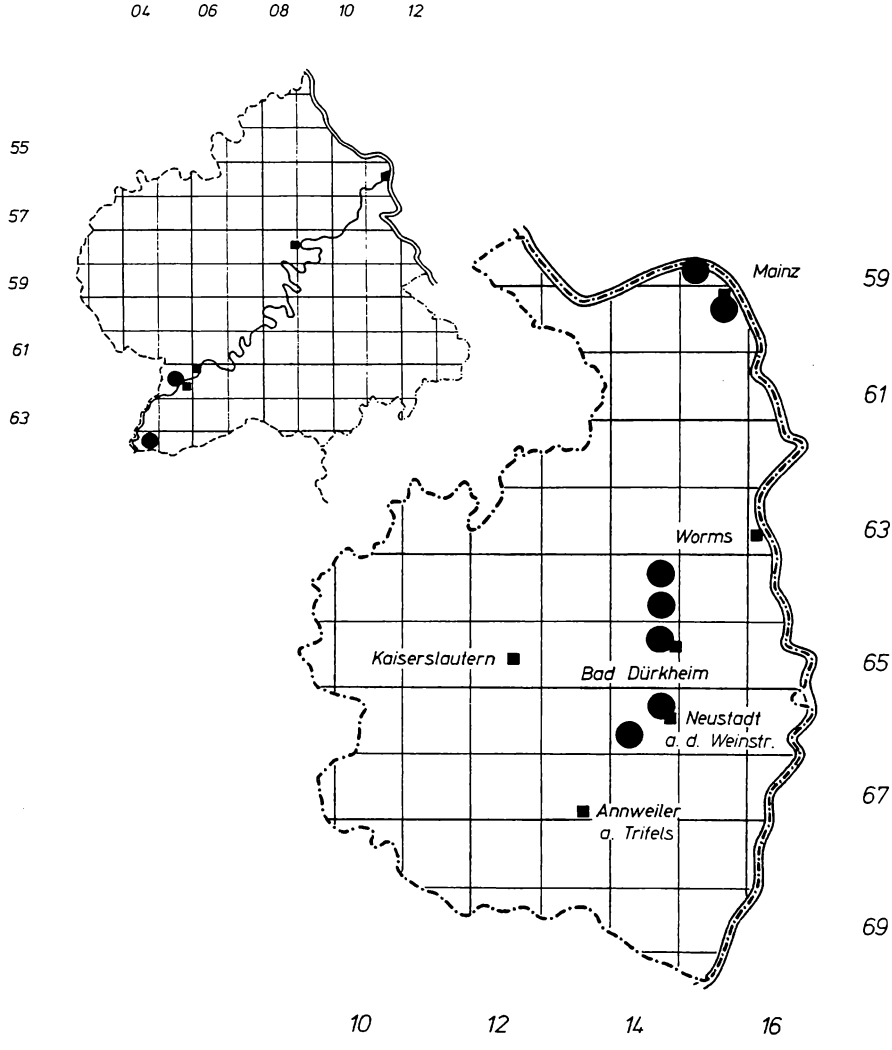


Abb. 1: Verbreitungskarte von *Volucella zonaria* in Rheinland-Pfalz. Stand: 20. Februar 1994. Blatteinteilung der Teilkarte 1: 25 000.

Fundort: Mainz-Gonsenheim
Datum: 29. Juli 1992
Geschlecht: weiblich
Malec (in litt.), leg. Bitz

TK 25, Blatt 6015

Fundort: Campus der Universität Mainz
Datum: 16. Juni 1971
Geschlecht: männlich

Fundort: Botanischer Garten der Universität Mainz
Datum: 23. Juli 1977
Geschlecht: weiblich

Fundort: Botanischer Garten der Universität Mainz
Datum: 30. Mai 1989
Geschlecht: männlich

Fundort: Mainz-Weisenau
Datum: 15. Juni 1992
Geschlecht: 1 weiblich und 1 männlich
Malec (in litt.), leg. Hahnefeld

TK 25, Blatt 6205

Fundort: Könen
Geschlecht: ohne Angabe
Weitzel & Valerius 1992

TK 25, Blatt 6404

Fundort: Palzem
Datum: 24. August 1991
Geschlecht: weiblich
Malec (in litt.), leg. Malec

TK 25, Blatt 6414

Fundort: Grünstadt
Datum: 03. Juli 1993
Geschlecht: weiblich

Fundort: Grünstadt
Datum: 24. Juli 1993
Geschlecht: weiblich

Fundort: Weisenheim am Berg
Datum: 02. August 1985
Geschlecht: weiblich
HAUSER 1990

Fundort: Battenberg
Datum: 03. August 1987
Geschlecht: weiblich
HAUSER 1990

TK 25, Blatt 6514

Fundort: Bad Dürkheim
Datum: 29. Juli 1991
Geschlecht: männlich
Sammlung der POLLICHIA, leg. Gettmann

TK 25, Blatt 6614

Fundort: Neustadt an der Weinstraße
Datum: 15. Juni 1986
Geschlecht: weiblich
HAUSER 1990

TK 25, Blatt 6714

Fundort: St. Johann bei Albersweiler
Datum: 18. Juli 1959
Geschlecht: weiblich
Sammlung der POLLICHIA, leg. Jöst

Für die häufigere und gleichfalls Wespen ähnelnde *Volucella inanis* findet sich in der Sammlung der POLLICHIA der Nachweis eines weiblichen Individuums (leg. Jöst am 04. August 1975 in Annweiler, TK 25, Blatt 6713). HAUSER (l.c.) belegt die Art für das Blatt 6414. Ein Weibchen wurde im Juni 1992 im Botanischen Garten der Universität Mainz gesammelt (TK 25, Blatt 6015).

2. Beobachtungen

Eine umfassende, vergleichend-biologische Ergründung des Verhaltensrepertoires der Schwebfliegen steckt noch in den Anfängen. Im Vorgriff darauf seien hier einige Beobachtungen an *Volucella zonaria* mitgeteilt.

Die Gattung *Volucella* gilt als Musterbeispiel der Mimikry; *V. zonaria* hat durch ihre– durchaus variable – Körperlänge und die im Vergleich etwa mit *V. bombylans* und *V. pellucens* recht konstante Farbmusterung (gelbes Abdomen mit zwei verschieden breiten, dunklen Querbinden) und Körperbehaarung eine gewisse Ähnlichkeit mit Hornissen (im Flugverhalten aber eher zu Hummeln, siehe unten!). Diese Ähnlichkeit gründet sich allgemein auf die auffällig wirkende schwarz-gelbe Bienen- und Wespenmusterung.
Beobachtungen an fliegenden *V. zonaria* zeigen im Vergleich mit der Art der Lokomotion (inklusive der Wendemanöver und des Hinsetzens) anderer Spezies eine frappierende Ähnlichkeit des langsamen (!) Fluges mit der schaukelnden Fortbewegung der Hummeln. Damit stimmen auch die von einigen weiblichen *V. zonaria* produzierten Brummgeräusche während des Fliegens, die sich vom tiefen Flugton der Hornissen unterscheiden, überein. Diese sind bislang insbesondere von *V. bombylans* bekannt.[2] *V. zonaria* verhält sich also zumindest im weiblichen Geschlecht auffällig. An Männchen werden hoffentlich bald weitere Beobachtungen möglich, um Ähnliches sicher feststellen zu können.

V. zonaria-Weibchen wurden in blühenden Krautbeständen wesentlich häufiger auf vegetativen Pflanzenteilen sitzend angetroffen als vergleichsweise Weibchen von *Eristalis tenax* und *Eoseristalis arbustorum.* Ob *V. zonaria*-Männchen Territorialverhalten zeigen, konnte noch nicht mit Gewißheit ergründet werden; es steht zu vermuten.

V. zonaria wurde stets in solchen Gebieten festgestellt, in denen sich auch eine ausgeprägte Wespenbesiedelung nachweisen ließ. Dies geschah entweder durch direkte Beobachtungen der Wespennester oder durch den zahlenmäßigen Nachweis von Wespenarbeiterinnen, die zur Flugzeit von *V. zonaria* Wasserstellen aufsuchten.

Auf Grund der bislang nur wenigen Nachweise und Beobachtungsmöglichkeiten kann über die pollinatorische Aktivität und Bedeutung von *V. zonaria* nicht abschließend befunden werden. Bedeutsam kann die schnelle und ausdauernde Fliegerin für einen Transport von Pollenkörnern und damit Gameten sein, der über die normale Reichweite einer entomophilen Verbringung hinausgeht. Das hat auch bei seltenen Ereignissen Auswirkungen auf den genetischen Austausch in weiträumig angesiedelten Pflanzenpopulationen.

Blütenbesuch an *Cistus laurifolius*

Im Mai 1989 konnte ein frisch geschlüpftes Männchen[3] in den kühlen Morgenstunden beim Blütenbesuch an *Cistus laurifolius* im Botanischen Garten der Universität Mainz beobachtet werden. Bei allen Anflügen auf gekippte Blüten landete es auf den nach unten geneigten, weißen Petalen der in der Morgendämmerung entfalteten radiären Blüten so, daß es mit dem Kopf nach oben zum Blütenzentrum saß (Abb. 2). Es streckte den Rüssel in die gelbe Mitte der Blüte zwischen die Filamente und begann zu tupfen. Entgegen der weitverbreiteten Meinung, Cistaceen sezernierten als Pollenblumen generell keinen Nektar, trägt *Cistus,* ebenso wie etwa die heimische Küchenschelle *(Pulsatilla vulgaris,* Ranuncula-



Abb. 2: Blütenbesuchendes Männchen von *Volucella zonaria* an *Cistus laurifolius*. Der Pfeil deutet auf die an den Filamentbasen nektartupfende Proboscis.

ceae) oder viele Portulacaceen, Mesembryanthemaceen und Cactaceen polyandrische Pollenblumen mit einer Nektarsekretion. Bei *Cistus* findet die Nektarabscheidung auf der Außenseite der Filamentbasen oder durch spezielle Nektarschüppchen (Vogel, pers. Mitt.) statt. Das beobachtete Männchen betupfte die Basis der Filamente beziehungsweise den Blütenboden, wobei es zu einer Nektaraufnahme kam. Verzehr von Pollen konnte in diesem einen Falle nicht festgestellt werden. Es ist noch nicht bekannt, ob die Männchen von *V. zonaria* Pollen in den Verdauungstrakt aufnehmen. Der mittelmeerische *Cistus laurifolius* mit dem auffälligen, gelben Androeceum wurde anderen blühenden Pflanzen des Gartens vorgezogen. Pollenkörner wurden beim Blütenbesuch in die Vorder- und Mittelbeinbehaarung sowie in die pleurale Thorakalbehaarung übertragen.

Mimikry und Körperzeichnung im Ultraviolettlicht

Zur Beurteilung von als mimetisch angesehenen Signalen muß man die sinnesphysiologische Potenz des möglichen Signalempfängers heranziehen. Im Falle von *V. zonaria* kommen zum einen diejenigen Hymenopterenarten in Frage, in deren Nester die Weibchen Eier ablegen. Zum anderen sind blütenbesuchende Hymenopteren als Konkurrenten und Vögel als Prädatoren zu berücksichtigen.

Da verschiedene, daraufhin getestete Schwebfliegenarten ebenfalls farben- und UV-tüchtig sind, kann die Körperfärbung auch bei Interaktionen wie etwa der Partnerfindung wichtig sein. Dabei spielt jedoch primär der Körperumriß und die Fluggeschwindigkeit respektive das gesamte Verhalten eine Rolle und die Frage der Mimikry wird nicht berührt. Deshalb soll dieser Bereich der Signalwirkung hier nicht weiter betrachtet werden. Derart enge Beziehungen, wie sie zwischen Hymenopterenmännchen und weibchennachahmenden Blüten bekannt sind (siehe dazu KULLENBERG & BERGSTRÖM 1976; VOGEL 1993), wurden für Syrphiden bislang nicht beschrieben.

Ein wichtiges Moment in der Art des Signals ist die bereits angeführte wespenähnliche Körperzeichnung der Volucellinen und anderer Syrphiden. Den mit ihnen agierenden Hymenopteren und vielen Vögeln eignet eine UV-Sichtigkeit, die das Erscheinungsbild der Syrphiden durch die Erweiterung des Spektralbereiches der optischen Wahrnehmung dieser Signalempfänger verändern könnte. Diesem Aspekt wurde mittels UV-Aufnahmen gefangener Individuen nachgegangen. Dabei stellte sich heraus, daß *V. zonaria* und *V. inanis* – nebst einigen anderen getesteten Arten – im UV-Bereich keine Abweichung ihrer Körperzeichnung (insbesondere des Abdomens, des Scutellums und der Frons) gegenüber Hymenopteren aufweisen (Abb. 3 und 4). *V. zonaria* zeigt eine charakteristische Absorption an der Stirn (Abb. 3, Fig. a und b). Diese erscheint im UV- Bild schwarz, während sie im uns sichtbaren Teil des Spektrums gelb gefärbt ist. Bei männlichen Tieren tritt die Stirn wegen des Zusammenstoßens der Facettenaugen nicht hervor. Sowohl die gelben Partien des Abdomens, als auch die Stirn erscheinen selbst UV-Sichtigen gelb, da auch hier keine Reflektion von UV-Licht erfolgt (Abb. 3, Fig. a und b). Da die Abdominalzeichnungen der Hymenopteren in den gelben Partien gleichfalls UV absorbieren (vgl. *Vespa crabro,* Abb. 3, Fig. c und d), bedeutet der an Schwebfliegen erhobene Befund, daß für UV-empfindliche Insekten- oder Vogelaugen kein Unterschied in der Körperfärbung im Vergleich mit ähnlich gezeichneten und im UV- Licht wie die untersuchten Schwebfliegen erscheinenden Hy-

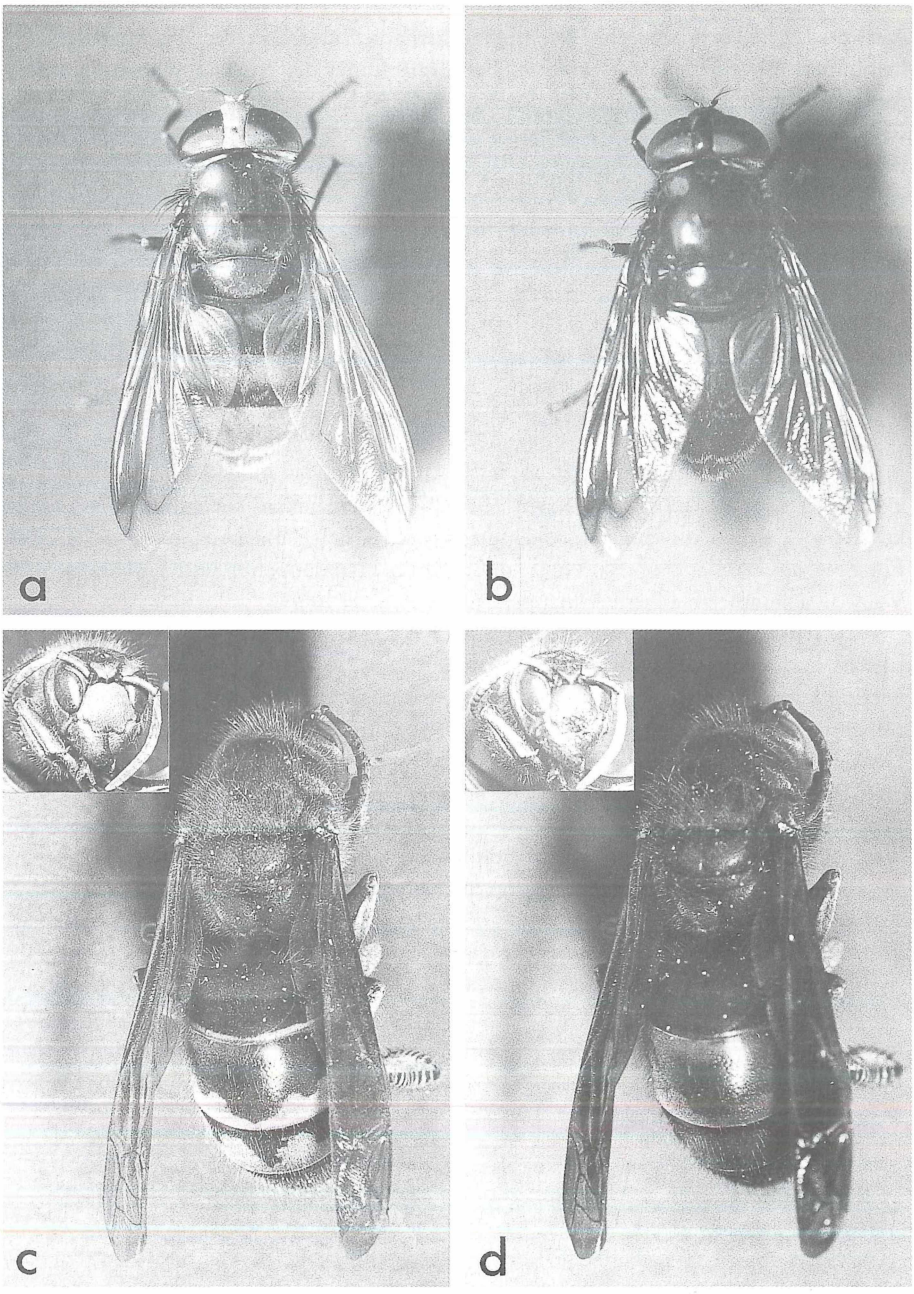


Abb. 3: Fig. a und b. *Volucella zonaria.* a. Erscheinungsbild im vom Menschen wahrnehmbaren Spektralbereich (Tageslicht). b. Erscheinungsbild im Ultraviolettlicht. Fig. c und d. *Vespa crabro.* c. Erscheinungsbild im Tageslicht, Abdomen/Thorax und Kopfbereich. d. Erscheinungsbild im Ultraviolettlicht, Abdomen/Thorax und Kopfbereich.

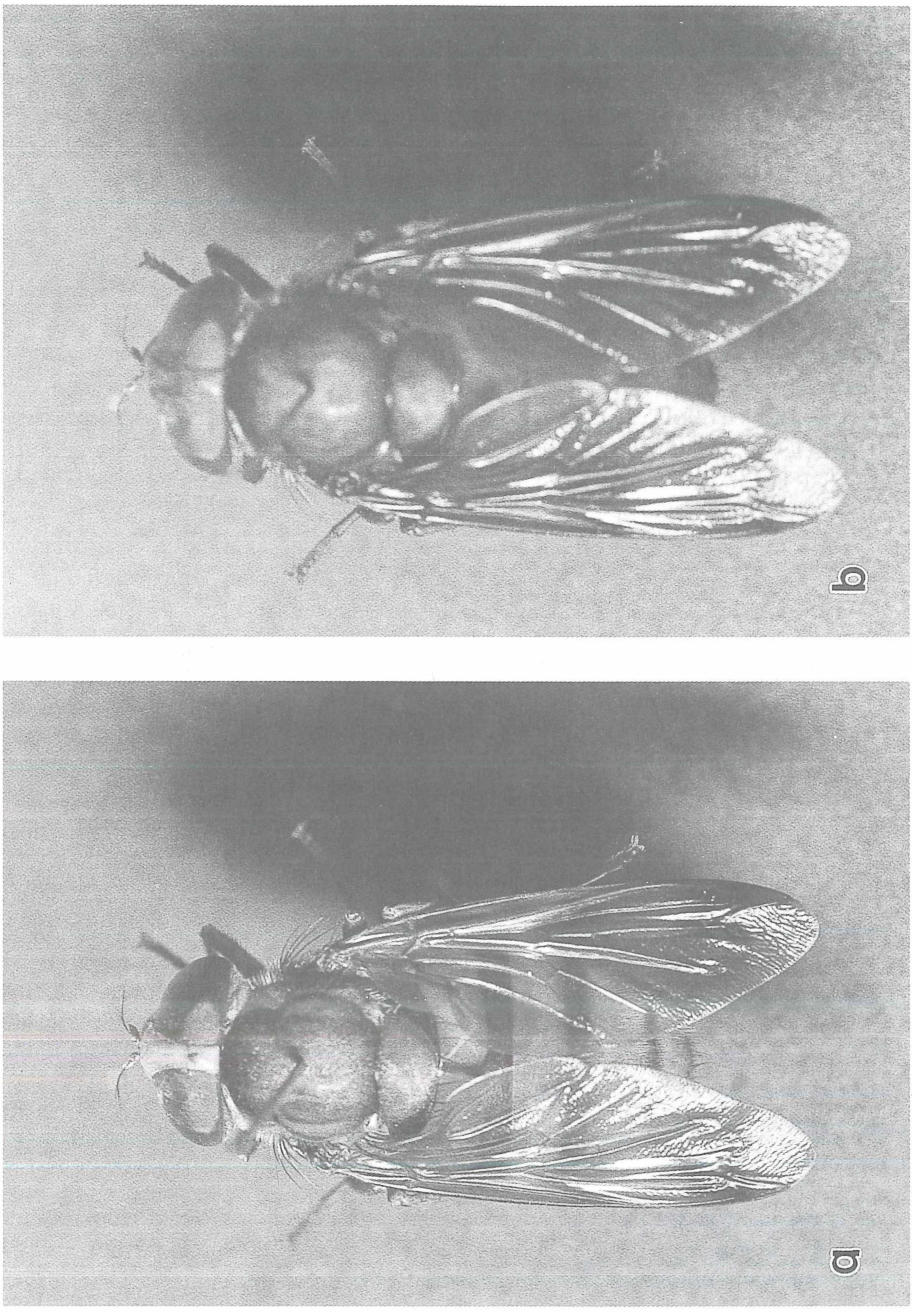


Abb. 4: *Volucella inanis.*
a. Erscheinungsbild im Tageslicht, b. Erscheinungsbild im Ultraviolettlicht.

menopteren zu sehen ist. Diese Tatsache erhärtet die Vorstellung von einem wirksamen Signal – ohne einen spezifischen Signalempfänger (Konkurrent, Wirt oder Räuber) benennbar zu machen.

Diskussion

Fundsituation

Nicht nur in Rheinland-Pfalz, sondern auch in benachbarten Gebieten (Schmid & Gatter 1988, Rupp 1989, Doczkal et al. 1993) liegen vergleichsweise wenige Freilandfunde von *V. zonaria* vor. Insbesondere hinsichtlich der Individuenzahl – weniger des gesamten Verbreitungsgebietes – bleibt diese Spezies neben *V. inflata* die seltenste der heimischen *Volucella*-Arten. Dabei fällt die Annahme schwer, die großen Individuen würden übersehen. Bei Fallenfängen dürfte die Art indessen unterrepräsentiert sein, da sie auf Malaisefallen offensichtlich wenig anspricht (vgl. dazu Owen 1991). Bevorzugt ist die Art dem derzeitigen Kartenbild nach zu urteilen in der planar-collinen Höhenstufe entlang der Flußtäler anzutreffen (Abb. 1). Das deutet auf ein gewisses Wärmebedürfnis von *V. zonaria* hin und zeichnet zugleich mögliche Wanderwege nach.

Unter den erfassten Individuen überwiegen die Weibchen. Gatter & Schmid (1990) stellen fest, daß die Mehrzahl der Einwanderer Weibchen sind. Durch die Funde von Männchen in den am besten bekannten Habitaten in Rheinland-Pfalz wird die Annahme, es handele sich um indigene Vorkommen, wahrscheinlich gemacht. Diese Habitate (MTB 6015, 6414 und auch 6514) sind zugleich alljährlich von Wespen besiedelt. Die genaueren Zusammenhänge zwischen der Abundanz der Larvalwirte, dem jährlichen Witterungsgang und dem Auftreten von *V. zonaria* in Rheinland-Pfalz müssen durch weiteres Datenmaterial belegt werden. 1993 war ein Jahr mit gehäuftem Auftreten von *V. zonaria*. In Großbritannien wird ein enger Zusammenhang zwischen einem reichen Vorkommen von Wespenarten und der Abundanz von *V. zonaria* angenommen (Smith 1974; Stallwood 1979). Zu berücksichtigen ist ein möglicherweise unterschiedliches Blütenbesuchsverhalten von Weibchen und Männchen, das sich in einer unterschiedlichen Zahl von Nachweisen niederschlagen könnte. Ähnliches ist bereits von *Scaeva pyrastri* bekannt (Nickol 1991).

Van Wely (1986) erweiterte den Kenntnisstand über die Verbreitung in den Niederlanden enorm. Während in einem Zeitraum von 100 Jahren in den Niederlanden nur 38 Exemplare kartiert wurden, konnte van Wely in vier Jahren 546 Exemplare nachweisen. Auffällig ist dabei der geringe Anteil an Männchen (1983: 3, 1984: 3, 1985: 23). Es ist anzunehmen, daß hier Wanderzüge erfaßt wurden. In den kommenden Jahren sollte auch in Rheinland-Pfalz verstärkt auf diese seltene Art geachtet werden.

Blütenökologie

In den hauptsächlich beobachteten Gartenbiotopen in menschlichen Siedlungsgebieten herrscht zur Flugzeit der Imagines eine hohe Diversität an Blüten- und damit Futterpflanzen. Nach der Zusammenstellung in De Buck (1990) überwiegen unter den von *V. zonaria* besuchten Blüten lila gefärbte Blumen mit tieferer Nektarbergung. Daneben werden leicht zugängliche Blüten mit offen dargebotenen Attraktantien (so etwa *Ranunculus*-Arten)

aufgesucht. Hier dürfte es sich nach den vorliegenden Beobachtungen in einer Großzahl der Fälle um ein Pollengleaning ohne bedeutenden pollinatorischen Effekt handeln. Eine hinreichende Blütenpflanzendiversität schafft zugleich durch eine Vielzahl von Insekten einerseits gute Lebensmöglichkeiten für die Wespenwirte der *Volucella*-Arten, andererseits aber auch Nahrungsquellen für Hummeln. Daß der mittelmeerische *Cistus laurifolius* von der beobachteten Schwebfliege aus der Mannigfaltigkeit anderer blühender Pflanzen des Botanischen Gartens heraus bevorzugt wurde, mag zufällig geschehen sein, kann aber auch an dem besonders auffälligen gelben Androeceum mit seiner großen Schauwirkung gelegen haben.

Die aus ökologischer Sicht als melittoide Schwebfliege anzusprechende *V. zonaria* kann auf Grund ihrer Rüssellänge (zwischen 6 und 7 mm) ebenso wie Bienen und Hummeln Blüten mit verborgenem Nektar und enger Kronröhre ausbeuten, wobei sie selbst an Lippenblütlern Nektar aufnimmt (siehe Marcos Garcia 1986: 178; De Buck 1990).

Mimikry-Problem

Die angestellten Untersuchungen und eine kritische Würdigung der Literatur leiten hin zu einer Betrachtung der Mimikry. Wie gezeigt werden konnte, erstreckt sich die farbliche Mimikry der Hymenopterentracht bei *V. zonaria* und *V. inanis* selbst in den UV-Bereich hinein. Die im UV-Anteil des Spektrums gleich bleibende Färbung von Hymenopteren und Syrphiden fügt sich in das Bild einer Gruppenmimikry. Demnach wird unabhängig von der taxonomischen Zugehörigkeit einer Art ein ähnliches, von Prädatoren oder Konkurrenten erlernbares und erlerntes Suchbild angesprochen, dessen Erkennen meist zu einem Meideverhalten führt. Diese Aussage gilt auch dann, wenn durch eine geringe Beimischung von UV-Licht durch eine unter 100 Prozent liegende Absorption eine Verschiebung des Gelbeindruckes in Richtung Bienenpurpur auftritt. Denn eine nicht absolute Reflektion/Absorption findet man sowohl bei Hymenopteren (siehe *Vespa crabro,* Abb. 3, Fig. c und d) als auch bei Syrphiden (Nickol, unveröffentlicht).

Ein allen Bearbeitern wesentlicher Punkt ist die offenbare Bindung dreier europäischer *Volucella*-Arten an Hautflügler, deren Nester den Schwebfliegenlarven Unterkunft und Ernährungsmöglichkeit gewähren (Übersichten zum Mimikry-Problem bei Heikertinger 1954, Wickler 1968, Rettenmeyer 1970, Pasteur 1982, Dettner & Liepert 1994). Die im Falle von *V. zonaria* und *V. inanis* wespenähnliche Körperzeichnung solle, so wurde anfänglich insbesondere anhand des Beispieles von *V. bombylans* (Kirby & Spence 1817, Wallace 1870: 111, Künkel d'Herculais 1875, Poulton 1890 et 1892) vermutet, das Vordringen der weiblichen Imagines in die Wirtsnester zur Eiablage erleichtern.

Diese Auffassung einer aggressiven Mimikry widerlegten zuletzt die Experimente von Rupp (1989). Bereits früher wurde Poultons ursprüngliche Ansicht angezweifelt (Beddard 1892, Bateson 1892; vgl. dazu auch Poulton 1904, Brower et al. 1960; Huheey 1976; Evans & Waldbauer 1982; Garnett, Akre & Sehlke 1985). Ihr kann auch entgegen gehalten werden, daß andere, nicht larval mit Hymenopteren vergesellschaftete Syrphiden aposematisch gefärbt sind, sowie, daß die Männchen, die nicht in Hymenopterennester gelangen müssen, eine gleiche Ausfärbung zeigen, was nicht in allen als solche erkannten Mimikryfällen zutrifft.

Die Ausfärbung des die Ähnlichkeit hauptsächlich bedingenden Abdomens unterliegt, wie bislang an einigen Schwebfliegenarten untersucht, einem einfachen Mendelschen

Vererbungsgang. Allele zweier Genorte wirken ebenso wie bei den Papilioniden (CLARKE & SHEPPARD 1960) bei *V. bombylans* zusammen (GABRITSCHEVSKY 1924 et 1926, KEELER 1926). Bei *Merodon equestris* sind sechs Gene am Farbpolymorphismus beteiligt (CONN 1972a et 1972b). Ein Hauptgen (major gene) macht HEAL (1979) für die Abdominalfärbung von *Eristalis tenax* verantwortlich, bei der bereits auf genetischem Niveau ein Polymorphismus vorliegt. Diese „major gene"-Einwirkung auf die sehr ähnliche Farbmusterung legt den Gedanken an ein altes gemeinsames Erbe dieser Färbung innerhalb der Syrphiden nahe. Bei Hymenopteren mag dies für Wespen und für Bienen gelten, bei Ameisen werden häufiger Strukturfarben neben der kontrastierenden Chitinfärbung eingesetzt. Erst eine Selektion auf Ähnlichkeit hin schuf wohl in einem zweiten Schritt die nachahmenden Gestalten unter den Syrphiden durch Auswahl der Musterung. Da sich die Mimikry, wie hier gezeigt, nicht alleine auf die Färbung erstreckt, sind mehrere Selektionsfaktoren anzunehmen, die etwa auch auf das Fluggeräusch, die Art der Lokomotion und weitere Verhaltensweisen auslesend wirken.

Die Warnfärbung der stachelbewehrten Hymenopteren, die nicht nur von Dipteren (v.a. Syrphidae, Asilidae), sondern beispielsweise auch von Coleopteren und Orthopteren (etwa *Romalea guttata*, vgl. YOSEF & WHITMAN 1992) ausgebildet wird, zielt nach den bereits angeführten Beobachtungen keineswegs auf die Larvalwirte. Zudem ist von den meisten Systemen noch immer nicht mehr als die offensichtliche Ähnlichkeit zweier syntop vorkommender Insektenarten bekannt (vgl. Insects of Australia 1991). Erfahrene Prädatoren verstehen es, mit der täuschenden Färbung umzugehen [so verzehren Hausrotschwänzchen und *Paravespula*-Arten die mit einer auffälligen (Warn)tracht versehenen *Episyrphus balteatus* (eig. Beob.), deren starke Mimikrywirkung bei manchen Vögeln nachgewiesen ist (DITTRICH et al. 1993), siehe auch WALDBAUER, STERNBURG & MAIER 1977; YOSEF & WHITMAN 1992]. Angesichts der weiten Verbreitung der aposematischen Färbung unter Bienen, Hummeln, Wespen und allen sogenannten Nachahmern kann man beim gegenwärtigen Kenntnisstand am ehesten von einer Gruppenmimikry sprechen. In diese Vorstellung fügen sich die auch innerhalb einer Art wechselnde Körpergröße und die Mischung verschiedener Komponenten wie etwa das annäherungsweise wespenähnliche Aussehen von *V. zonaria* und ihr hummelähnlicher Flug nebst den zugehörigen Geräuschen. Mit jeder dieser Komponenten könnte ein anderer Adressat auf dem ihm jeweils eigenen sinnesphysiologischen Niveau angesprochen werden. Wirbeltiere wie Vögel oder Amphibien werden eher optischen Eindrücken folgen, Arthropoden sind besonders vibrationsempfindlich. Die Körpergröße der nachgeahmten Hymenopteren nimmt im Laufe des Jahres ebenfalls zu; frühgeschlüpfte Hummelarbeiterinnen sind kleiner als die erst im Spätjahr schlüpfenden Abkömmlinge der selben Königin. Die von einer ganzen Gruppe von Nachahmern ausgebildete Körperzeichnung (Müllersche Mimikry) zeigen – gerade im Mittelmeerraum – auch andere Arthropoden, etwa die Zebraspinne *(Argiope)* etc., die sicherlich nicht mit Hymenopteren verwechselt werden können. Bei *Argiope* dürfte die Streifung des Körpers im Zusammenhang mit den Netzschwingungen bei Bedrohung zu einer Verwischung des Körperumrisses führen. Bei rasch manövrierenden Syrphiden mag ein ähnlicher Effekt auftreten.

Zahlreiche biotische und abiotische Umweltkomponenten, die allesamt auslesend wirken können, wirken auf die an der Mimikry beteiligten Schwebfliegen- und Hautflüglerarten ein. Das ähnliche Larvalhabitat von Wirts- und *Volucella*-Nachkommen bedingt

mehr oder minder ähnliche Einflüsse in einem Abschnitt des Lebenszyklus'. Daß Umwelteinflüsse modifikatorisch auf die Ausfärbung einwirken können, ist bereits von *Eristalis* und von polyvoltinen Schmetterlingen bekannt, deren Frühjahrs- und Herbstmorphen je nach den Bedingungen während der Puppenruhe verschieden getönt sind. Dabei treten bei *Volucella* ähnlich wie bei *Merodon* Morphen auf, die keinem realen Vorbild gleichen; auch das läßt an eine Gruppenmimikry denken. Damit mag auch erklärt sein, wieso sich die Modelle nicht von den zahlreichen Mimikristen fortentwickeln.

Gilt die Mimikry der Fraßvermeidung, so ist es hinreichend, die abschreckende Musterung so nachzuahmen, daß der Freßfeind getäuscht wird und die Fliege unversehrt läßt. Eine identische Kopie des „Vorbildes" ist nicht nötig (Attrappenversuche! vgl. SCHULER 1982; DITTRICH et al. 1993). Somit ist es nicht erstaunlich, unter den nachahmenden Syrphiden auch „Hummeln" oder „Wespen" zu finden, die sich nicht auf ein spezifisches Vorbild zurückführen lassen, jedoch regelmäßig – und dem Erbgang der Merkmale folgend – auftreten *(V. bombylans)*. Auch die stets hervorgehobene Ähnlichkeit zwischen *Volucella zonaria* und *Vespa crabro* kann nicht anders als oberflächlich genannt werden.

Die Evolution der Mimikry zwischen Schwebfliegen und Hautflüglern konnte erdgeschichtlich schon früh beginnen und ist möglicherweise mehrfach parallel erfolgt. Eine sparsamere Erklärung wäre eine Diversifikation von einem Ausgangspunkt aus, was für ein hohes Alter spräche, doch fehlt noch immer eine fundierte Phylogenie der beteiligten Sippen. Die Aufgliederung des Merkmalssyndroms in ein ursprünglich vorhandenes kontrastierendes Farbkleid und eine nachträgliche Auswahl der Musterung scheint eine gute Ausgangsposition zur Erklärung.

Die in das Mimikrysystem integrierten Insektengruppen lassen sich fossil seit dem ausgehenden Paläozoikum nachweisen (LABANDEIRA & SEPKOSKI 1993). Hymenopteren, die mit geringen Abweichungen rezenten Gattungen gleichen, sind seit dem Tertiär – mit Rückschlüssen auf ähnliche Verhaltensstrukturen wie sie heutigen Vertretern eigen sind – belegt (LUTZ 1993; POINAR 1993).

Wodurch kann ein evolutiver Trend in die Richtung einer Mimikry geführt werden? Es ist einsichtig, daß wehrlose Nachahmer, die einem unangenehm schmeckenden oder gefährlichen Vorbild sehr unähnlich sind, sehr bald als harmlose Beute aufgenommen werden, sofern sie dem Beuteschema entsprechen. Solche Tiere können sich kein auffälliges Verhalten, keine so bedeutende Körpergröße wie *V. zonaria* oder keine zeitaufwendigen Blütenbesuche in offenem Gelände – wie es die lichtliebenden Schwebfliegen zum großen Teil tun – erlauben. Daher sollten die durch eine Warntracht, die zudem eine einfache genetische Grundlage hat, jeweils am stärksten gemiedenen Individuen den größten Erfolg bei der Weitergabe ihrer Gene haben.

Diese Meidung wird, sofern es sich um eine protektive, sprich Batessche Mimikry handelt, alleine aufgrund der Assoziation des Signalempfängers der Warntracht der Mimikristen mit einer unangenehmen Erfahrung mit dem Modell erfolgen. *V. bombylans* ist jedoch zumindest für einige Vogelarten nicht genießbar (WALDBAUER, STERNBURG & MAIER 1977). Versuche mit *V. zonaria* sind dazu bislang nicht bekannt. Bei diesen Überlegungen spielt auch eine Rolle, welche Stufe auf der Beliebtheitsskala der Beuteobjekte der Prädatoren die jeweilige Art einnimmt, beziehungsweise als wie ähnlich sie dem gemiedenen Modell zugeordnet wird.

GILBERT (1986) faßt Syrphiden trotz sogenannter Warntracht nicht in jedem Falle als mimetische Signalsender auf, HOLLOWAY (1976) führt die Ähnlichkeiten auf die analogen Lebensbedingungen der Imagines zurück. Der Untersuchung dieser Einflüsse sollten sich experimentelle Studien zuwenden. BURTT & GATZ (1982) spekulieren auf eine Farb- und Musterkonvergenz unter Arten, die in gleichen Habitaten ähnlichen physikalischen und physischen Selektionsbedingungen ausgesetzt sind.[4] Das setzt eine Anlage zur Mimikry in den Ausgangsformen voraus (die in der genetischen Grundlage zu kontrastierender Chitinfärbung gegeben ist), erklärt indessen weder, warum nicht alle theoretisch möglichen Genotypen auch phänotypisch realisiert werden, noch warum exzessive Migranten, zu denen *V. zonaria* zu zählen ist, in einem großen Areal dennoch ein festgelegtes Erscheinungsbild beibehalten können. Zudem finden sich vergleichbare Farbpolymorphismen auch bei Arten, deren Larven sich nicht in Hymenopterennestern, sondern in pflanzlichen Substraten entwickeln *(Criorhina ranunculi, Eristalis intricarius, Merodon equestris),* also zumindest in der Larvenphase ein anderes Habitat bewohnen. Selektiv werden Prädatoren jedoch auf die aposematisch gefärbten Imagines wirken, deren Ernährungsverhalten indessen weder interspezifisch noch zwischen den Geschlechtern einer Art identisch sein muß.

In der Hierarchie blütenbesuchender Insekten nehmen die großen – und zugleich bienenartig gefärbten – Schwebfliegen *(Volucella, Eristalis* u.a.) offensichtlich einen hohen Rang ein, denn sie werden von Bienen und Wespen nur selten vertrieben (eig. Beob.). Auch zwischen der hierarchischen Stufung der Interaktionen und der gleichartigen Färbung innerhalb der so bezeichneten Gruppenmimikry könnte eine Beziehung bestehen.

Hummelähnliche *Volucella*-Arten treten im nördlichen Eurasien und in Nordamerika auf. Wiederum auf Grund der unklaren Phylogenie ist offen, ob es etwa im Tertiär eine gemeinsame Ausgangsform dieser *Volucella*-Arten gab und wenn ja, ob diese alt- oder neuweltlich beheimatet war. Sofern die schwerpunktmäßig paläotropisch verbreitete Gattung *Graptomyza* als basale Gruppe der Tribus Volucellini aufzufassen ist, spricht manches für die Hypothese einer altweltlichen Entstehung der Hymenopterenmimikry der *Volucella*-Arten. Die Larven von *Graptomyza* leben saprophag, die kleinwüchsigen Imagines haben eine ausgeprägte Abdominalzeichnung (WHITTINGTON 1992), die eine Grundlage für die Ausformung rezenter Hummelschwebfliegen darstellt.

Mit der Wirtsbindung sind Verhaltensmodifikationen verknüpft. Die Weibchen müssen die vielen Schwebfliegenimagines zumindest beim Blütenbesuch eigene Höhlenphobie überwinden. Eine Umstimmung des Verhaltens eiablagebereiter Weibchen ist indessen belegt (vgl. SANDERS 1983). Weibliche *Eristalis tenax* reagieren in dieser Phase beispielsweise auf Jauchegeruch (eindrucksvoll belegt durch KORZETS et al. 1993). Auch alle im Erwachsenenstadium überwinternden Schwebfliegen suchen Höhlungen gleich welcher Art auf. *Volucella*-Weibchen zeigen bei der Neigung zum Besuch von Höhlungen beim Blütenbesuch und bei der Eiablage alle Übergänge. Von verwandten südamerikanischen Arten ist bekannt, daß sie Eier in den Strünken von Bananenstauden ablegen (SACK 1921). *Lathyrophthalmus aeneus, Brachyopa-* und *Xylota*-Arten orientieren sich bei Partnerfindung und Eiablage an dunkel kontrastierenden Öffnungen oder Flächen (Claußen, pers. Mitt.). Dabei ist zwischen dem Anflug auf dunkle Flächen (vgl. SANDERS 1983) und dem Eindringen in Höhlungen zu unterscheiden.

Da die mitteleuropäischen *Volucella*-Larven morphologisch ihr Herkommen von phytosaprophytischen Vorfahren nicht leugnen können (KRÜGER 1926), wird die mögliche Herleitung der Hymenopterenbindung von ursprünglich phytophag lebenden Arten anatomisch gestützt. Dabei sollte die Unabhängigkeit von Farbmusterung und larvaler Lebensweise beachtet werden. Eine mögliche – und durchaus hypothetische – Phylogenie dieser Gruppe ist im Zusammenhang mit klimatischen und edaphischen Gegebenheiten der Nacheiszeit zu entwickeln. Demnach könnten sich die Vorfahren der gegenwärtig lebenden Arten aus gemeinsamen eiszeitlichen Refugien ausgebreitet haben, in denen die enge Bindung von Hymenopteren und Syrphiden entstand – zu der, wie ausgeführt, eine Verhaltensanpassung der eiablagebereiten Schwebfliegenweibchen dienlich ist. Solche Verhaltensweisen sind ebenso wie die sich ändernde Larvallebensweise aus noch rezent vertretenen Ausgangsformen zu erklären. Der Schutz der Larven vor Witterungsunbilden oder Freßfeinden in Hummel- und Wespennestern ist unbestritten. Zudem können einzelne Phasen des Lebenszyklus' im geschützten Nest bei fortwährendem, proteinreichem Nahrungsangebot unabhängiger vom Witterungsgang gehalten werden, wodurch eine Unabhängigkeit von äußeren klimatischen oder nutritiven Bedingungen erreicht würde. Die Überwinterungsstadien können durch ein in den Nestern leicht erwerbbares Körperdepot eine wesentlich längere Ruhephase durchlaufen. Bei mangelnden Larvallebensräumen oder einem in Refugien hohen Räuberdruck sollten die Schwebfliegensippen, die sich mit Hymenopteren verbanden und/oder habituell anglichen, einen Selektionsvorteil gehabt haben. Das gilt auch für den Fall, daß die Weibchen auf Grund mangelnder Ressourcen weniger Eier ablegen konnten, die sodann durch das Verbergen im Hymenopterennest eine höhere Überlebenschance hatten. Andere Schwebfliegengattungen leben auch mit der dritten Hymenopterensippe, den Ameisen, zusammen. *Microdon* entwickelt sich in *Formica*-Nestern, australische *Trichopsomyia* bei *Polyrhachis*. Dabei schmarotzen die in gewöhnlicher Körperhaltung von den Ameisen nicht weiter beachteten Larven an der Ameisenbrut, die Imagines werden nach dem Schlüpfen von den Ameisen angegriffen, können aber mehrerenteils aus dem Nest entkommen. Die Adulten ahmen ihre Wirte hier nicht nach (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Es ist anzunehmen, daß diese mehrfache enge Bindung von Schwebfliegen an Hautflügler parallel erfolgte und allenfalls auf eine Prädisposition, nicht aber auf eine gemeinsame Ursprungsform, zurückgeht.

Mit einer nacheiszeitlichen Verbreitung aus Refugien stimmt die Artenfülle der Mittelmeerregionen ebenso überein wie die noch immer anhaltende Ausbreitung und Migration einiger *Volucella*-Arten. Zudem scheinen die europäischen Arten im Vergleich mit den nordamerikanischen offene Landschaften gegenüber den neuweltlichen Waldbiotopen zu bevorzugen. Eine genauere Kenntnis der Biologie der Glieder der Gattung *Volucella* sowie der pflanzengeographischen, kleinklimatischen und edaphischen Verhältnisse im Europa und Nordafrika der Nacheiszeit ist freilich Grundvoraussetzung, um diese Überlegungen gesichert fortsetzen zu können.

Anmerkungen

[1]Einen Zusammenhang mit Klimaschwankungen zu erwägen, liegt nahe. Das Anwachsen der Individuendichte könnte aber auch mit einer Zunahme der Wirtsnester in den Kriegs- und Nachkriegsjahren zusammenhängen. Auffallend ist ein Rückgang ab etwa 1960 – ungefähr gleichzeitig einsetzend mit einer verstärkten Anwendung von Beton im Bau. Das könnte über eine Minderung der Wespennestzahl gerade in ländlichen Gebieten zu einer Verschlechterung der Lebensmöglichkeiten für den expansiven Dismigranten *Volucella zonaria* geführt haben. Ein weiterer Grund für geringe oder schwindende Vorkommen mag in der intensiven Bodenbearbeitung liegen, der viele in Ruhestadien überwinternden Schwebfliegen zum Opfer fallen.

[2]Siehe etwa Bastian (1986). Nach Bromley (1930) ahmt auch die insektivore Asilide *Mallophora bomboides* das Brummgeräusch der Hummeln nach. *Spilomyia hamifera* (Syrphidae) imitiert nach Gaul (1952) das Aussehen und das Fluggeräusch von *Dolichovespula arenaria* (Vespidae). Poulton (1904) beobachtete an klammen *V. bombylans*, daß diese ihre Vorderbeine in eine ähnliche Abwehrhaltung bringen, wie dies für Hummelköniginnen und -arbeiterinnen (hier mit den Mittelbeinen ausgeführt) typisch ist. Diese Verhaltensweise konnte für *V. zonaria* bislang nicht bestätigt werden.

[3]Diese Aussage gründet sich auf den Beobachtungszeitpunkt, das frisch-glänzende Aussehen und die in allen Teilen vollständige Unversehrtheit des Tieres. Sie setzt voraus, daß *V. zonaria* im Larval- oder Pupalstadium überwintert, was noch nicht bekannt scheint. Durch die Verhältnisse bei *V. bombylans* oder *V. pellucens* wird eine Larvalüberwinterung nahegelegt (vgl. Krüger 1926); Zahradnik (1985: 148) erwägt eine Überwinterung von *V. zonaria* als Puppe im Erdreich, während Fraser (1946) eine Überwinterung als Larve, die Verpuppung im zeitigen Frühjahr und baldiges Schlüpfen angibt. Offensichtlich schlüpfen auch bei *V. zonaria* die Männchen vor den Weibchen.

[4]Die Ansicht von Burtt & Gatz (l.c.) nähert sich im Widerspruch zur Selektionstheorie, indem sie die als grundlegend postulierten zufälligen Variationen als umweltbedingt ausgibt, dem vordarwinschen Geoffroyismus.

Zusammenfassung

Volucella zonaria ist nach der Erhebung ihrer Vorkommen die seltenste der Hummelschwebfliegen in Rheinland-Pfalz. Angaben beziehen sich auf acht Meßtischblätter. Der Schwerpunkt der Vorkommen liegt in der planar-collinen Höhenstufe entlang der Flußtäler, wobei bislang vorwiegend die Pfalz erfaßt ist. Einige Beobachtungen belegen blütenökologische Verhaltensweisen. Eine Bedeutung der schnellen und migrierenden Schwebfliegenart könnte in einer, wenn auch seltenen, weiträumigen Verbringung der pflanzlichen Gameten zu sehen sein.

Untersuchungen zur Körperzeichnung im sowohl von Schwebfliegen als auch von Wirtsarten und Prädatoren wahrgenommenen UV-Bereich des Spektrums zeigen eine weitgehende Homogenität der Farbmale bei den unter dem Stichwort der „Gruppenmimikry" zusammengefaßten bisher untersuchten Syrphiden und Hymenopteren. Geringe Abweichungen in der Stärke der UV-Reflektion und -Absorption zwischen *Volucella*-Arten ändern nichts an diesem Befund.

Eine sparsame Erklärung für die – noch immer nicht in allen Teilen bewiesene – Mimikry der *Volucella*-Arten und das larvale Zusammenleben etlicher europäischer Vertreter mit Hymenopteren ist die Entstehung dieser Verhaltenskomplexe bei wenigen beteiligten Insektenarten in eiszeitlichen Refugien, die insbesondere im Mittelmeerraum zu suchen sind, wo heute noch eine Vielzahl der altweltlichen *Volucella*-Arten vorkommt. Ausgehend von diesen Rückzugsgebieten, deren besondere Bedingungen zum Zusammenleben geführt haben könnten, sollten sich die Arten nach den Eiszeiten ausgebreitet haben. Die andere, nicht favorisierte Erklärung ist die mehrfache, gleichartige Entstehung der Mimikry in der betrachteten Sippe aufgrund der als ursprünglich angenommenen kontrastierenden Abdominalfärbung. Gleichwohl scheint die Nachahmung der verschiedenen Hymenopterensippen durch Schwebfliegen mehrfach unabhängig erfolgt zu sein.

Danksagung

Ich danke auch an dieser Stelle den Herren Dr. Wolfgang W. Gettmann und Dipl.-Biol. Roland van Gyseghem für die Erlaubnis zur Sammlungseinsicht im POLLICHIA- Museum in Bad Dürkheim; Herrn Andreas Horn (Mainz) für seine freundschaftliche Unterstützung bei den Laborarbeiten, Frau Anke Berg (Mainz) für die akkurate Umsetzung und graphische Gestaltung der Kartenvorlage und Herrn Rainer Greissl (Ellern) für anregende Gespräche. Herrn Dr. Franz Malec (Kassel) danke ich für die Mitteilung seiner Funddaten, Herrn Dipl.-Biol. Erich Herbst (Wiesbaden) für Hornissenpräparate. Herrn Dipl.-Biol. Markus Becker (Udenheim), Herrn Claus Claußen (Flensburg) und Herrn Professor Dr. Stefan Vogel (Mainz) danke ich für einsichtsvolle Kommentare zu früheren Manuskriptfassungen.

Literaturverzeichnis

Bastian, O. (1986): Schwebfliegen (Syrphidae). - Die Neue Brehmbücherei, **576**, 168 S., Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen.

Bateson, W. (1892): The alleged „aggressive mimicry" of *Volucella*. - Nature, **46** (1199): 585-586, London.

Beddard, F. E. (1892): Animal coloration.- 288. S., London: Sonnenschein.

Bromley, S. W. (1930): Bee-killing robberflies. - J. New York Entomol. Soc., **38**: 159- 175, New York.

Brower, L. P.; Brower, J. v. Z. & Westcott, P. W. (1960): Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads *(Bufo terrestris)* to bumblebees *(Bombus americanorum)* and their robberfly mimics *(Mallophora bomboides)*, with a discussion of aggressive mimicry. - American Naturalist, **94**: 343-355, Chicago.

Burtt, E. H. & Gatz, A. J. (1982): Color convergence: is it only mimetic? - American Naturalist, **119**: 738-740, Chicago.

Clarke, C. A. & Sheppard, P. M. (1960): Super-Genes and mimicry. - Heredity, **14**: 175-185, Edinburgh.

Conn, D. L. T. (1972a): The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (Diptera: Syrphidae). - Phil. Trans. Royal Soc. Ser. B, **264**: 353-402, London.

Conn, D. L. T. (1972b): The genetics of the bee-like patterns of *Merodon equestris*.- Heredity, **28**: 379-386, Edinburgh.

De Buck, N. (1990): Flower visting and pollination ecology of hoverflies (Diptera, Syrphidae) in particular for Belgium. - Institut Royal Sci. Natur. de Belgique Doc. Trav. No. **60**: 1-167, Bruxelles.

Dettner, K. & Liepert, C. (1994): Chemical Mimicry and Camouflage. - Annual Rev. Entomol. **39**: 129-154, Palo Alto, Calif.

Dittrich, W., Gilbert, F., Green, P., McGregor, P. & Grewcock, D. (1993): Imperfect mimicry: A pigeon's perspective.- Proc. Royal. Soc., B, **251**: 195-200, London.

Doczkal, D., Schmid, U., Ssymank, A., Stuke, J.-H., Treiber, R. & Hauser , M. (1993): Rote Liste der Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) Baden-Württembergs.- Natur und Landschaft, **68** (12): 608-617, Stuttgart.

Evans, D. L. & Waldbauer, G. P. (1982): Behavior of adult and naive birds when presented with a bumblebee and its mimic. - Z. Tierpsychol., **59**: 247-259, Berlin, Hamburg.

Fraser, F. C. (1946): A Final Report on the Breeding of *Volucella* (Dipt., Syrphidae) larvae in a nest of *Vespula vulgaris* L. (Hym., Vespidae).- Entomologist's Monthly Magazine, **82**: 158, Brightwood.

Gabritschevsky, E. (1924): Farbenpolymorphismus und Vererbung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer „hummelähnlicher" Zweiflügler. - Z. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre, **32**: 321-353, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Gabritschevsky, E. (1926): Convergence of coloration between American pilose flies and bumblebees *(Bombus)*. - Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, **51**: 269-287, Woods Hole, Mass.

Garnett, W. B.; Akre, R. D. & Sehlke, G. (1985): Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous Diptera (Diptera: Syrphidae). - Florida Entomologist, **68** (4): 615-621, Gainesville.

Gatter, W. & Schmid, U. (1990): Wanderungen der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) am Randecker Maar. - Spixiana, Supplement, **15**: 1- 100, München.

Gaul, A. T. (1952): Audio mimicry: an adjunct to colour mimicry. - Psyche, **59**: 82-83, Lexington, Mass.

Gilbert, F. S. (1986): Hoverflies. - 66p. Naturalists' Handbook **5**, Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Hauser, M. (1990): Bemerkungen zu einigen Schwebfliegenfunden (Diptera, Syrphidae) aus der Pfalz. - Mitt. POLLICHIA, 77: 339 - 344, Bad Dürkheim.

Heal, J. (1979): Colour Patterns of Syrphidae: I. Genetic variation in the dronefly *Ernstalis tenax*. - Heredity, **42** (2): 223-236, Edinburgh.

Heikertinger, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. Eine kritische Darstellung des Werdens, des Wesens und der Widerlegung der Tiertrachthypothesen.- 208 S., Jena: Gustav Fischer.

Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990): The Ants .- 732 S., Berlin, Heidelberg: Springer.

Holloway, B. A. (1976): Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). - New Zealand J. Zool., **3**: 339-350, Wellington.

HUHEEY, J. E. (1976): Study in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum. A model for Müllerian mimicry. - Evolution, **30**: 86-93, Edinburgh.

HULL, F. M. (1949): The Morphology and Inter-relationship of the Genera of Syrphid Flies, Recent and Fossil. - Trans. Zool. Soc. London, **26**: 257- 408, London.

Insects of Australia, The (1991), Volume II. - Ithaca: Cornell University et Melbourne: Melbourne University Press. pp. 543-1137.

KEELER, C. E. (1926): Recent work by Gabritschevsky on the heritance of colour varieties in *Volucella bombylans*. - Psyche, **33**: 22-27, Lexington, Mass.

KIRBY, W. & Spence, W. (1817): An Introduction to Entomology. Vol. II. - London: Longman.

KORMAN, K. (1988): Schwebfliegen Mitteleuropas.- 176 S., Landsberg a. L.: ecomed.

KORZETS, Z.; BERNHEIM, J.; LENGY, J. & GOLD, D. (1993): Human urogenintal myiasis due to *Eristalis* larva: An unusual cause of uretic obstruction. - Nephrology, Dialysis, Transplantation, **8** (9): 874-876, London.

KRÜGER, F. (1926): Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven.- Z. Morphol. Ökol. Tiere, **6**: 83-149, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

KULLENBERG, B. & BERGSTRÖM, G. (1976): Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of *Ophrys* Orchids.- Zoologica Scripta, **5**: 13-23 , Stockholm.

KÜNCKEL D'HERCULAIS, J. (1875): Recherches sur l'organisation et le développement des volucelles, insectes Diptères de la famille des Syrphides. Part I et II. - Paris: Martinet.

LABANDEIRA, C. C. & SEPKOSKI, J. J. (1993): Insect diversity in the fossil record. - Science, **261** : 310-315, Washington, Washington D.C.

LUTZ, H. (1993): *Eckfeldapis electrapoides* nov. gen. n sp., eine „Honigbiene" aus dem Mittel-Eozän des „Eckfelder Maares" bei Manderscheid/Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae). - Mainzer naturwiss. Arch., **31**: 177-199, Mainz.

MAIBACH, A.; GOELDLIN DE TIEFENAU, P. & DIRICKX, H. G. (1992): Liste faunistique des Syrphidae de Suisse (Diptera). - Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF), 51 p.

MARCOS GARCIA, M. A. (1986): Los Syrphidae (Diptera) de las sierras occidentales de Sistema Central español. Subfamilias: Chrysotoxinae, Sphegininae, Chilosiinae, Pelecocerinae, Volucellinae y Cinxiinae. - Bol. Asoc. Esp. Entom., **10**: 159- 180, Salamanca.

NICKOL, M. (1991): Beitrag zur Kenntnis von *Scaeva pyrastri* L. (Diptera: Syrphidae). -Mainzer naturwiss. Arch., **29**: 205-213, Mainz.

OWEN, J. (1991): The Ecology of a Garden. The First Fifteen Years.- 403 S. Cambridge u.a.: Cambridge Univ. Press.

PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. - Annu. Rev. Ecol. Systematics, **13**: 169-199, Palo Alto, Calif.

POINAR, G. O. (1993): Insects in Amber. - Annu. Rev. Entomol., **38**: 145-159, Palo Alto, Calif.

POULTON, E. B. (1890): The colours of animals. - Internat. Sci. Ser. **67**., New York: Appleton.

POULTON, E. B. (1892): The Volucellae as examples of aggressive mimicry. - Nature, **47**: 28-30, London.

POULTON, E. B. (1904): The mimicry of Aculeata by the Asilidae and *Volucella,* and its probable significance. - Trans. Ent. Soc. London, Part III, **1904**: 661-665, London.

RETTENMEYER, C.W. (1970): Insect mimicry. - Annu. Rev. Entomol. **15**: 43- 74, Palo Alto, Calif.

RUPP, L. (1989): Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Volucella* (Diptera, Syrphidae) als Kommensalen und Parasitoide in den Nestern von Hummeln und sozialen Wespen. - Untersuchungen zur Wirtsfindung, Larvalbiologie und Mimikry. - Dissertation: Freiburg im Breisgau.

SACK, P. (1921): Dr. L. Zürcher's Dipterenausbeute aus Paraguay: Syrphidae. - Arch. Naturgesch. (A), **87**: 127- 149, Berlin.

SACK, P. (1932): 31. Syrphidae.- In: LINDNER, E.: Die Fliegen der Palaearktischen Region, Band IV, **6**: 1-451, Stuttgart: Schweizerbart.

SANDERS, W. (1983): Das Suchverhalten legebereiter *Syrphus corollae* FABR. (Diptera, Syrphidae) in Abhängigkeit von optischen Marken.- Z. angew. Zool., **70**: 235-247, Berlin.

SCHMID, U. & GATTER, W. (1988): Das Vorkommen von Schwebfliegen am Randecker Maar - ein faunistischer Überblick (Diptera, Syrphidae). - Nachrichtenbl. Bayer. Entomol. **37**: 117-127, München.

SCHULER, W. (1982): Zur Funktion von Warnfarben: die Reaktion junger Stare auf wespenähnliche schwarz-gelb Attrappen. - Z. Tierpsychol., **58**: 66-78, Berlin, Hamburg.

SCHWENNINGER, H.-R. (1987): Zur Schwebfliegenfauna (Diptera, Syrphidae) ausgewählter Feucht- und Nassbrachen im südlichen Pfälzerwald.- In: ROWECK, H. (Ed.): Beiträge zur Biologie der Grünlandbrachen im Südlichen Pfälzerwald.- POLLICHIA-Buch Nr. **12**, 501-518, Bad Dürkheim.

SMITH, K. G. V. (1974): Changes in the British Dipterous fauna.- In: HAWKSWORTH, D. (Ed.): The Changing Fauna and Flora of Britain: 371-391. - London, New York: Academic Press.

STALLWOOD, B. R. (1979): Observations on *Vespa crabro* L. (Hym. Vespidae). - The hornet and *Volucella zonaria* PODA (Dipt. Syrphidae). -Bull. Amat. Ent. Soc., **38**: 3- 6, London.

STUBBS, A. E. & FALK, S. J. (1983): British Hoverflies. - London: British Entomological & Natural History Society. 253 + XV p.

THOMPSON, F. C. (1972): A contribution to a generic revision of the Neotropical Milesinae (Diptera: Syrphidae). - Arqu . Zool. **23** (2): 73-215, Sao Paulo.

VAN DER GOOT, V. S. (1981): De zweefvliegen van Noordwest-Europa en Europees Rusland, in het bijzonder van de Benelux.- 275 p., Amsterdam.

VAN DER GOOT, V. S. (1986): Een andere Trekker uit zuidelijke streken: *Volucella zonaria* PODA.- In: VAN DER GOOT, V. S.: Zweefvliegen in Kleur. - Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging: 19-21, Hoogwoud.

VAN WELY, P. A. (1986): *Volucella zonaria* PODA, de grootste zweefvlieg van Belgie en Nederland, veel in West-Neederland gevonden - 6. nieuwsbrief van de Werkgroep Diptera van België. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brüssel.

VERLINDEN, L. & DECLEER, K. (1987): The Hoverflies (Diptera, Syrphidae) of Belgium and their faunistics: Frequency, distribution, phenology. - Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Studiedocumenten, **39**: 1-170, Brüssel.

VOGEL, S. (1993): Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen - Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz **1993** (1): 1-48, Mainz u. Stuttgart.

WALDBAUER, G. P.; STERNBURG, J. G. & MAIER, C.T. (1977): Phenological relationships of wasps, bumblebees, their mimics, and insectivorous birds in an Illinois sand area.-Ecology, **58**: 583-591, Lancaster, Pa. u.a.

WALLACE, A. R. (1870): Mimicry und andere schützende Ähnlichkeiten bei Thieren pp. 51-147.- In: Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Eine Reihe von Essais. Autorisierte deutsche Ausgabe von A. B. Meyer. Erlangen: Besold. 434 p.

WEITZEL, M. & VALERIUS, K. (1992): Einige Schwebfliegenfunde aus dem Rheinland (Diptera, Syrphidae). - Dendrocopos **19**: 143-164, Konz.

WHITTINGTON, A. E. (1992): Revision of the Afrotropical species of *Graptomyza* (Diptera: Syrphidae: Volucellini). - Ann. Natal. Mus., **33** (1): 209-269, Pietermaritzburg.

WICKLER, W. (1968): Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur.- 256 S., München: Kindler.

YOSEF, R. & WHITMAN, D. W. (1992): Predator exaptations and defensive adaptations in evolutionary balance: No defence is perfect. - Evol. Ecol., **6** (6): 527-536, London.

ZAHRADNIK, J. (1985): Bienen, Wespen, Ameisen. Die Hautflügler Mitteleuropas. - 191 S., Stuttgart: Franck.

(Bei der Schriftleitung eingegangen am 28. 03. 1994)

Anschrift des Verfassers:
Martin G. Nickol, Institut für Spezielle Botanik und Botanischer Garten,
Johannes Gutenberg-Universität, 55099 Mainz.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der POLLICHIA

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 81

Autor(en)/Author(s): Nickol Martin G.

Artikel/Article: Volucella zonaria (Diptera: Syrphidae) in Rheinland-Pfalz: Nachweise nebst Bemerkungen über Blütenbesuch, Verhalten, Färbung und Ökologie sowie andere Gattungsvertreterinnen 383-405