

Vergleichende Verhaltensforschung bei Bockkäfern mit Brutfürsorge (Col. Lamiinae)

Von WERNER FUNKE

Mit 15 Abbildungen im Text

Im Verlaufe meiner Untersuchungen bei den Lamiinen, einer Unterfamilie der Cerambyciden, habe ich eine Reihe von Verhaltensweisen näher beobachten können. Besonders interessant erscheinen mir die Verhaltensweisen, die die Brutfürsorge betreffen, und ich möchte mich hier ausschließlich mit ihnen befassen.

Die Brutbiologie der Lamiinen ist dadurch charakterisiert, daß die weiblichen Käfer das pflanzliche Gewebe vor den Eiablagen mit den Mandibeln bearbeiten. Meist beschränkt sich diese Tätigkeit auf die Herstellung von Eigrübchen oder

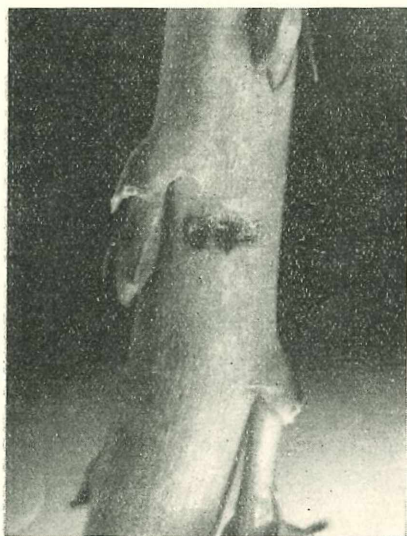


Abb. 1. Eiablagestelle von *Oberea erythrocephala* SCHRK. an *Euphorbia cyparissias*. In der Mitte das Eiloch, rechts und links je ein oberflächliches Grübchen.

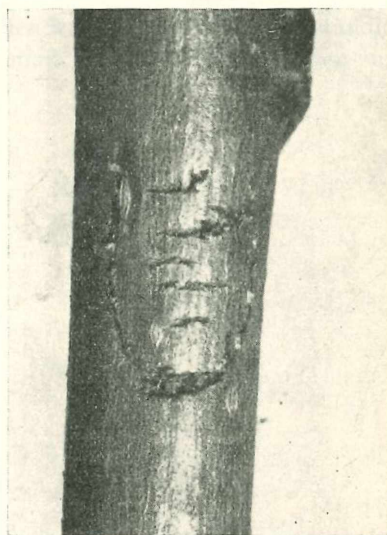


Abb. 2. Nagefigur von *Saperda populnea* L. an *Populus tremula*. „Hufeisen“ mit Eiloch und Querfurchen.

Eispalten, wie zahlreiche, z. T. schon lange bekannte, Fälle zeigen. Diesem einfachen Typus der Brutfürsorge gehören nach meinen eigenen Untersuchungen auch die Arten *Pogonchaerus hispidus* L., *Tetrops praeusta* L., *Phytoecia coerulescens* SCOP., *Phytoecia nigricornis* F. und *Oberea erythrocephala* SCHRK. an (Abb. 1). Die ♀♀ von *Pogonchaerus hispidus* L. und *Tetrops praeusta* L. legen ihre Eier unter die Rinde absterbender Zweige von Holzpflanzen ab, die ♀♀ von *Phytoecia nigricornis* F. und *Oberea erythrocephala* SCHRK. schieben sie in das Mark und die von *Phytoecia coerulescens* SCOP. unter die Epidermis krautartiger Gewächse.

Kompliziertere Verhaltensweisen finden wir bei den Arten, die ihre Eier in lebenden Zweigen von Bäumen oder Sträuchern unterbringen. Am bekanntesten ist die Brutfürsorge des Kleinen Pappelbockes, *Saperda populnea* L. Der weibliche Käfer nagt vom Eiloch ausgehend zwei bogenförmige Oberflächenschnitte in die Rinde, die in ihrer Gesamtheit das sogenannte „Hufeisen“ darstellen (Abb. 2). Die von den beiden Bogenschnitten begrenzte Fläche wird mit Querfurchen versehen. Vor der Eiablage führt das Muttertier unter der Rinde eigentümliche Manipulationen mit der Legeröhre aus, Wendungen nach rechts und links, über deren Bedeutung später noch berichtet wird. *Oberea oculata* L., der Rothalsige Weidenbock, nagt zwei Querfurchenreihen in die Rinde und an ihrer Basis das Eiloch (Abb. 3). *Oberea linearis* L., das Haselböckchen, ringelt junge Haseltriebe und bereitet erst dann das Eilager (Querfurchen und Eiloch) vor (Abb. 4).



Abb. 3. Nagefigur von *Oberea oculata* L. Querfurchenreihen und Eiloch mit seitlichen Grübchen (schematische Darstellung).

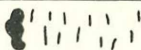


Abb. 4. Nagefigur von *Oberea linearis* L. Querfurchen und Eiloch mit seitlichen Grübchen (schematische Darstellung).

Die Brutfürsorgetätigkeit wird ausgelöst und gesteuert von inneren und äußeren Faktoren, von denen ich einige analysiert habe.

Die Nageetätigkeit selbst ist, zumindest im Falle von *Saperda populnea* L., unabhängig von Sinneswahrnehmungen der Antennen und Augen. Die Funktionsweise der Maxillar- und Labialpalpen dagegen erweist sich bei *Saperda populnea* L. als bedeutungsvoll für die Hufeisengestalt. Nach Amputation sämtlicher Palpen können die meisten Tiere weder normale Eilöcher noch normale Figuren herstellen (Abb. 5). Ein unverletzter Palpus aber genügt stets zur Anfertigung regelmäßiger Hufeisen.

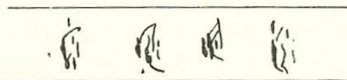


Abb. 5. Nagefiguren von *Saperda populnea* L. nach Amputation der Maxillar- und Labialpalpen (schematisiert).

Einer der wichtigsten äußeren Faktoren bei der Orientierung am Zweig ist die Einfallsrichtung des Lichtes. Der Kleine Pappelbock beginnt seine Nage Tätigkeit in freier Natur, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, stets mit abwärts gerichtetem Kopf. Die Hufeisen sind also immer nach oben offen. Läßt man im Versuch das Licht von unten kommen, so sind die Figuren regelmäßig entgegengesetzt orientiert.

Die Bewegungen, die die weiblichen Käfer im Verlauf der Brutfürsorge ausführen, sind artspezifische, starr ablaufende Mechanismen. Eine Bewegungsanalyse, wie sie bis heute erst bei wenigen Arthropoden vorgenommen worden ist, führte ich bei *Saperda populnea* L. durch. Näher eingehen möchte ich auf die Herstellung der Hufeisenschenkel. Nach v. Lengerken soll sich der Kleine Pappelbock beim Nagen der Bogenfurchen so lange drehen, bis er „eine zur Längsachse des Astes nahezu rechtwinklige Körperstellung erreicht hat“ (Abb. 6a)¹. Nach dieser Darstellung würden die Käfer ihre meist erstaunlich symmetrischen Hufeisen in freier Bewegung am Zweig herstellen. Meine eigenen Untersuchungen ergaben ein anderes Bild (Abb. 6b). Der Bewegungsvorgang setzt sich aus mehreren Komponenten zusammen.

Die beiden wichtigsten sind:

1. Das Käferweibchen dreht sich während des Nagens um eine Achse, die sich von den Hinterhüften allmählich zum Halsschild hin verschiebt. Die Extremitäten der Körperseite, von der sich der Käfer wegbewegt, bleiben fest auf der Rinde stehen, die der anderen greifen allmählich nach hinten. Dadurch werden die ruhenden Vorder- und Mittelbeine in ihren Gelenken immer stärker gestreckt und schließlich, wenn ihre Tarsen den Halt auf der Rinde verlieren, sogar einige Millimeter weit passiv nachgezogen. Die Hinterextremität derselben Körperseite aber bleibt stets fest stehen und ist als das stabilisierende Element der Drehbewegung anzusehen.

2. Mit fortlaufender Drehung werden Kopf und Halsschild immer stärker in der Drehrichtung abgewinkelt.

Das Ende der Drehung ist erreicht, wenn der Hinterleib des Käfers mit dem Zweig einen Winkel von ca. 40—50° bildet. Rechtwinklig zum Zweig steht meist nur der Kopf, weniger häufig das Halsschild und nur selten der übrige Körper.

Die typische Hufeisenfigur kommt also durch die zunehmende Einwinkelung von Kopf und Halsschild und durch die stetige Verlagerung des Drehpunktes in Richtung Halsschild zustande. Bei fehlender Einwinkelung und bei konstantem

¹) Lengerken, H. v. Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer, 2. Aufl., Leipzig 1954.

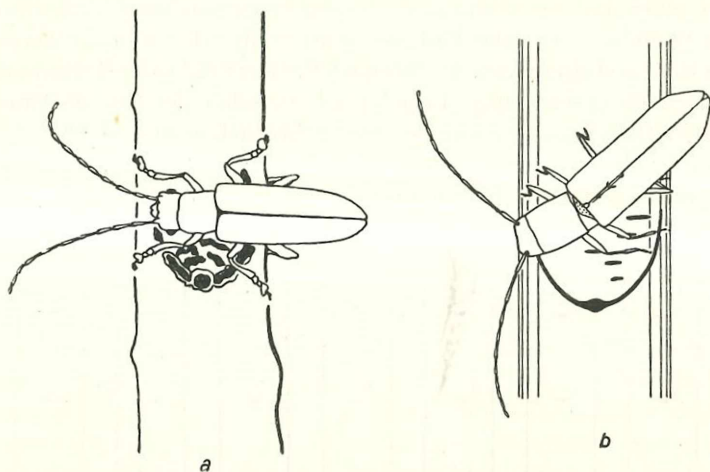


Abb. 6. *Saperda populnea* L. bei der Herstellung eines „Hufeisen“-Schenkels (schematisiert). a Darstellung nach v. Lengerken (Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer, 1954, S. 166). b Darstellung des Verfassers. Die Drehachse wandert im Verlauf der Drehung auf das Halsschild zu (schwarze Punkte, schwarzer Pfeil). Besonders zu beachten ist die Stellung der Extremitäten und die Einwinkelung des Kopf-Prothorax- und des Prothorax-Mesothorax-Gelenkes.

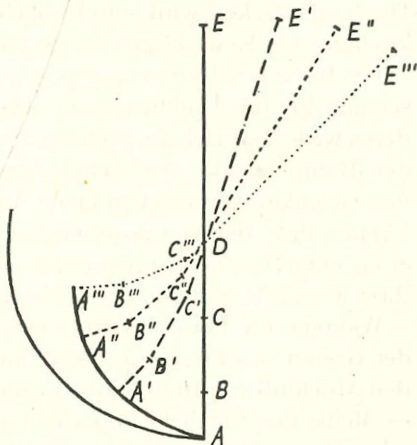
Drehpunkt könnte nur ein flacher Halbkreis, nach jeder Seite ein Viertelkreis genagt werden (Abb. 7).

Amputationsexperimente sollten die Bedeutung der Beine für das Zustandekommen der Hufeisenfigur genauer klären. Nach Amputation einzelner Extremitäten

Abb. 7. Schematische Darstellung des koordinierten Bewegungsablaufes während des Hufeisennagens. A = Vorderende des Käfers; B = Kopf-Prothorax-Gelenk; C = Prothorax-Mesothorax-Gelenk; D = Drehachse; E = Hinterende des Käfers

A', B', C', E' } Vorder- und Hinterende und
A'', B'', C'', E'' } Körpergelenke bei verschiede-
A''', B''', C''', E''' } nem Drehungsgrad.

Bleibe die Drehachse stets konstant, so resultierte bei Drehbewegung und Nagetätigkeit ein Viertelkreis. Dadurch aber, daß D im Verlaufe der Drehung ständig auf C, also auf das Halsschild zuwandert und gleichzeitig die Einwinkelung der Körpergelenke zunimmt, verkürzt sich der Drehradius, und es entsteht eine der typischen Bogenfurchen. (Eine große Bedeutung für den Bewegungsablauf haben natürlich auch die zylindrische Form und die Dicke der Zweige.)



täten oder eines Extremitätenpaares treten keine größeren Veränderungen im Bewegungsverhalten auf. Die Hufeisen sind mehr oder weniger asymmetrisch, seltener normal gestaltet (Abb. 8). Nur nach Entfernung beider Hinterextremitäten kann man gewisse gesetzmäßige Beziehungen zwischen der Art der Amputationen und der Gestalt der Figuren erkennen. Sie äußern sich in einer starken Verkürzung der Schenkel und in einer Verringerung des Hufeisendurchmessers (Abb. 8e). Die Bewegungsweise wird aber auch hier nicht abgeändert.

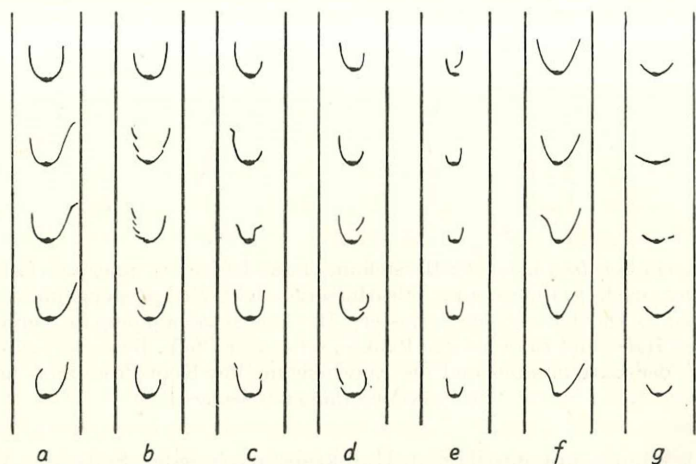


Abb. 8. a Hufeisen nach Amputation des linken Vorderbeins; b Hufeisen nach Amputation des linken Mittelbeins; c Hufeisen nach Amputation des rechten Hinterbeins; d Hufeisen nach Amputation beider Vorderbeine; e Hufeisen nach Amputation beider Hinterbeine; f Hufeisen nach Festlegung des Prothorax-Mesothorax-Gelenkes; g Hufeisen nach Festlegung des Prothorax-Mesothorax- und des Kopf-Prothorax-Gelenkes.

Bei Verklebung der Rumpfgelenke können nur flache Kurven genagt werden. Die Nagetätigkeit wird sofort abgebrochen, wenn die Mandibeln im Verlaufe der Drehung den Kontakt mit der gekrümmten Rindenoberfläche verlieren (Abb. 8g).

Das Berühren der Zweigoberfläche durch die Mundwerkzeuge ist also die Voraussetzung für die Drehbewegung. Diese besteht aus mehreren Komponenten, als deren wichtigste sich die Stellung und Tätigkeit der Extremitäten und die Beugung der Rumpfgelenke erwiesen haben. Gliedmaßenamputationen und Festlegung von Gelenken verursachen keine Abänderung des Bewegungsablaufes. Die Käfer können ihre Bewegungsweisen nicht so frei variieren, daß stets normale Hufeisen entstehen, anthropomorph gesprochen: sie haben keine Vorstellung von ihrer Tätigkeit und von der Hufeisengestalt.

Während die Form des Hufeisens zu Bau und Bewegungsweise des Käfers und der Gestalt des Zweiges in Beziehung steht, sind für die Schenkellänge bzw. für den Abschluß von Drehbewegung und Nagetätigkeit andere Faktoren maßgebend. — Meine ursprüngliche Annahme, daß ein bestimmter Beugungsgrad von Bein- oder Körpergelenken die Nagetätigkeit beende, erwies sich als falsch. Esgelangmir,

während der Herstellung des Eilochs einigen Käfern dünnes Seidenpapier unter die Extremitäten zu schieben. Sobald ein Tier begann, eine Bogenfurche zu nagen, drehte ich den Papierstreifen zwischen Daumen und Zeigefinger einer Hand so mit, daß ich die Drehbewegung des Käfers annähernd kompensierte (Abb. 9), d.h.: der Käfer blieb in seiner Ausgangsstellung am Zweig stehen und führte nur relativ zum Papier eine Drehung aus. Obwohl sich die Beingelenke dabei kaum gebeugt bzw. gestreckt, und auch die Körpergelenke sich kaum eingewinkelt hatten, beendeten alle Tiere ihre Nagetätigkeit nach Herstellung nur normal langer Bogenfurchen. In weiteren Experimenten, auf die ich an dieser Stelle aber nicht eingehen kann, konnte ich nachweisen, daß der Abbruch von Drehbewegung und Nagetätigkeit auf dem Verbrauch reaktionsspezifischer Energie beruht¹). Offenbar ist für jeden Hufeisenschenkel eine bestimmte Menge an zentralnervöser Energie festgelegt.

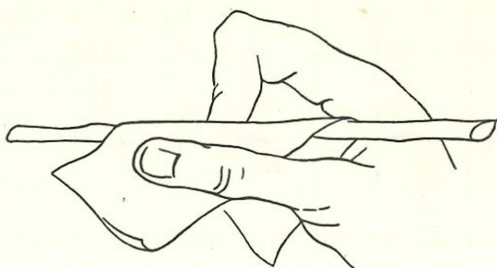


Abb. 9. Erklärung im Text.

Diese Feststellung leitet über zu dem Begriff der Ermüdungserscheinungen bei Instinkthandlungen. Die verschiedenen Handlungsteile der Brutfürsorge erwiesen sich im Experiment in spezifischer Weise ermüdbar. Dabei beruht der Schwund an Bereitschaft zum Handeln nach TINBERGEN nicht auf Muskelermüdung sondern auf dem Verbrauch eines zentralnervösen Energievorrates²). Das ♀ von *Saperda populnea* L. z. B. vermag zwar mehrere Eilöcher nacheinander auszunagen, die Herstellung eines Hufeisens aber ist ihm erst nach einer bestimmten Zeit wieder möglich. Bei *Oberea oculata* L. kann man den „Aufladungsgrad“ der Handlung bzw. den „Vorrat“ an reaktionsspezifischer Energie an der Länge der Querfurchenreihen geradezu messen (Abb. 10). Das ♀ von *Oberea oculata* L. braucht mindestens 10 Minuten für die Vorbereitungen zur Eiablage. Etwa 5 Minuten dauert das Nagen von Querfurchen und Eiloch und nie weniger als 5 Minuten nehmen die Bewegungen der Legeröhre in Anspruch, mit denen das Eiloch ertastet und erweitert wird. Hindert man einen Käfer dann an der Eiablage, so kann er sofort eine neue vollständige Figur nagen (Abb. 10 a). Die Tiere aber, die noch vor Ablauf der üblichen Vorbereitungszeit zur Anfertigung neuer Querfurchen übergehen, nagen stets wesentlich kürzere Querfurchenreihen aus (Abb. 10b), und in solchen Fällen, in denen die ♀♀, auch ohne äußeren Anlaß, ihre Vorbereitungen nach der Nagetätigkeit (an der ersten Figur) abbrechen, nagen sie nur ein Eigrübchen aus. Dabei werden Teile des alten Lochsystems nicht selten mit verwendet (Abb. 10c).

¹) FUNKE, W. Zur Biologie und Ethologie einheimischer Lamiinen (Cerambycidae, Coleoptera). Zool. Jb. Abt. Systematik Bd. 85, Heft 1/2, 1957.

²) TINBERGEN, N. Instinktlehre; übers. von KOEHLER, O., Berlin 1952.

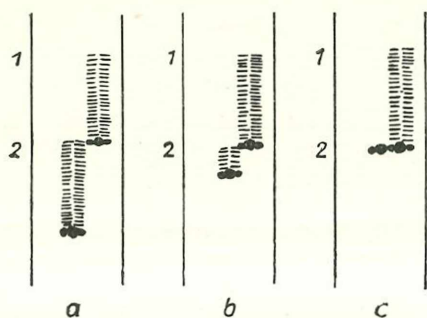


Abb. 10. Die Ermüdbarkeit des Querfurchennagens bei *Oberea oculata* L. Erklärung s. Text.

Neben diesen verhaltensanalytischen Problemen ist vor allem noch die Frage nach der biologischen Bedeutung der Brutfürsorge der Lamiinen von Interesse. Das ♀ des Kleinen Pappelbockes regt durch Bewegungen seiner Legeröhre zwischen Rinde und Holz Regenerationsprozesse an. Dort entsteht innerhalb weniger Tage ein Wuchergewebe, das die Rindenschuppe hochtreibt und dem Ei Raum zur Entwicklung verschafft. Die Ränder des Hufeisenschnittes weichen im Verlauf dieser Kallusbildung, die weiter durch die Fraßtätigkeit der Larve aufrechterhalten wird, immer stärker auseinander und sind später oft nicht mehr wahrnehmbar. Die durch diese Beobachtungen schon früher veranlaßten Vermutungen¹⁾, das Hufeisen verleihe der Rinde eine größere Dehnbarkeit, konnte ich durch folgende Experimente beweisen. Ich umwickelte (im Freien) eine größere

Anzahl von Aspenzweigen mit $\frac{1}{2}$ –1 cm breiten dünnen Papierstreifen derart, daß die einzelnen Bänder durch Zwischenräume von nur etwa $\frac{1}{2}$ mm getrennt blieben. Über die Zweige wurden dünne Perlonstrümpfe ge-

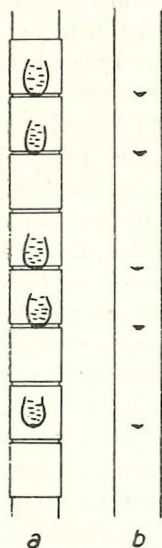


Abb. 11. Die Bedeutung des „Hufeisens“. Nagefiguren a vor und b nach Entfernung der Papierstreifen.

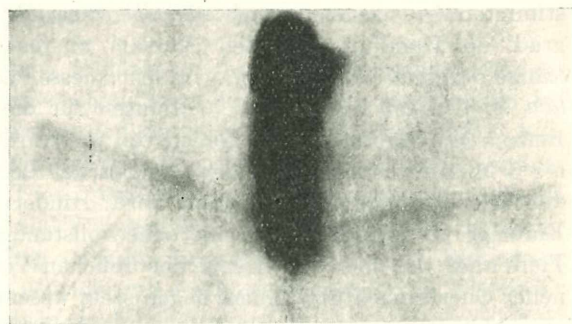
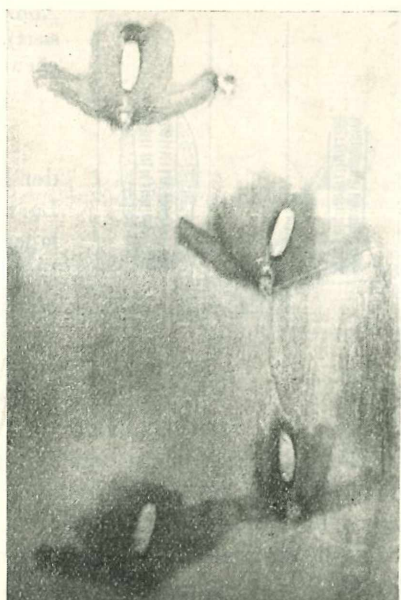


Abb. 12. Eiablagestätte von *Saperda populnea* L. Blick auf die Innenseite der Rinde (Ei entfernt). Schwarzfärbung und Abtötung von zartem Rindengewebe durch ein Eisekret. Zu beachten sind auch die seitlichen „Winkelstreifen“.

¹⁾ SCHEIDTER Fr. Über die Eiablage von *Saperda populnea* L.. Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 15 (1917) 113.

Abb. 13. Vier Eiablagen von *Saperda populnea* L. Blick auf die Innenseite der Rinde. Zu beachten sind besonders die dunkel gefärbten Stellen, u. a. die „Winkelstreifen“, die auf die Tätigkeit der Legröhre des weiblichen Käfers zurückgehen.



stülpt und diese an beiden Enden abgebunden. Die ♀♀, die in diesen „Perlonkäfigen“ zu je zwei bis drei Stück gehalten wurden, nagten die Eilöcher meist zwischen die Papierstreifen, die Hufeisen dagegen ins Papier, aber nie in die Rinde. Auf diese Weise entstanden Figuren, wie sie Abbildung 11 wiedergibt, a vor, b nach Entfernung der Papierstreifen. Auch hier entsteht ein Kallus zwischen Rinde und Holz; die Rinde kann aber dem Druck von innen nicht genügend nachgeben; sie reißt auf und zwar meist genau über dem Ei, das auf diese Weise nach außen abgestoßen wird. In anderen Fällen wird das Ei unter Rinde vom Kallus erdrückt. Diese Beobachtungen zeigen besonders deutlich den Sinn der Nagefiguren. — Das Wuchergewebe entsteht an all den Stellen, an denen die Rinde vom Holz gelöst worden war. Nur die nächste Umgebung des Eies bleibt kallusfrei; denn hier hat ein spezifisches Eisekret das zarte Rindengewebe abgetötet, was sich in einer typischen Schwarzfärbung zeigt (Abb. 12). — Das seitliche Einführen der Legröhre zwischen Rinde und Holz, von dem bereits die Rede war, hat zur Folge, daß vom Eiloch ausgehend zwei Wuchergewebsstreifen entstehen (Abb. 13). Die junge Larve weidet nach dem Schlüpfen den sie umgebenden Kallus ab und dringt schließlich in einen der „Winkelstreifen“ ein. Indem sie diesen, entsprechend ihrer Größenzunahme, ständig erweitert und verlängert, regt sie die meristematischen Zellen zu fortgesetzten Neubildungen an. So kommt es zur Bildung der bekannten Sproßgalle.

Auch die von *Oberea oculata* L. erzeugten Querfurchenreihen verleihen der Rinde eine größere Dehnbarkeit. Infolge des auch hier entstehenden Wuchergewebes reißt jene rechts und links der Furchen auf (Abb. 14a). Mit zunehmendem Wachstum erweitern sich die Risse und verleihen der Eiablagestätte dadurch, daß sie sich bis zum Eiloch ausdehnen, ein hufeisenähnliches Aussehen (Abb. 14b). Der Kallus ist für die Larve von *Oberea oculata* L. von untergeordneter Bedeutung. Das gleiche gilt auch für *Oberea linearis* L. Wie schon erwähnt, führt das Haselböckchen, *Oberea linearis* L., eine zusätzliche Ringelung der Zweige durch. Den „Zweck“ dieser Ringelung sollen die Abbildungen 15 A, 15 B, 15 C veranschaulichen. — Die Zweigspitze bricht, meist noch vor dem Schlüpfen der Larve, an

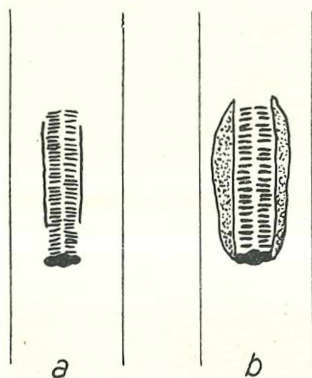


Abb. 14. Nagefiguren von *Oberea oculata* L. (schematisiert). a Die Rinde reißt rechts und links der Querfurchen auf; b die Risse verbinden sich mit dem Eiloch.

der Ringelungsstelle ab (Abb. 15 A). Die junge Larve frißt sich dann etwa 1 mm oberhalb des Eilagers in das Mark des Triebes ein, wobei sie durch Platzfraß den Zweig in einer schmalen Zone aushöhlt. Darauf dringt sie im Zweigstumpf nach oben, nicht ganz bis zur Abbruchstelle, wendet sich und frißt abwärts weiter. Triebe, die nicht geringelt werden, was nicht selten vorkommt, brechen häufig

direkt an der Stelle ab, an der die Larve den Platzfraß ausgeführt hatte. Der lange beblätterte Sproß bietet dem Wind eine viel größere Angriffsfläche als der unter der Ringelungsstelle in Abbildung 15 A verbleibende Stumpf. Dadurch ist der Larve der Rückweg abgeschnitten, und sie geht stets bald zugrunde (Abb. 15 B). In nicht wenigen Fällen widerstehen nicht geringelte Triebe aber dem Wind. Dann fressen die Larven weiter nach oben. Die Wand, die den Fraßkanal von der Außenwelt trennt, wird zunehmend dünner und schließlich bricht die Triebspitze ab (Abb. 15 C). Dadurch wird der Larvengang freigelegt und für Witterungseinflüsse und räuberische Insekten geöffnet. Auch die Ringelung erweist sich also als sehr sinnvoll.

Bei *Saperda populnea* L., *Oberea oculata* L. und *Oberea linearis* L. ist eine spezifische Reaktion des Pflanzengewebes auf die Verletzung durch das Muttertier Voraussetzung für den normalen Ablauf der Embryonalentwicklung. Diese Verletzung betrifft sowohl die Rindenoberfläche (Hufeisen und Querfurchen) als auch die Innenseite der Rinde, wo durch die Tätigkeit der ♀♀ regenerative Prozesse im kambialen Bereich angeregt werden. Indem beide Faktoren zusammenwirken, entstehen die für die Nachkommenschaft notwendigen Lebensbedingungen. Bei *Oberea linearis* L. erstreckt sich die Brutfürsorge zusätzlich auf den Schutz vor Umwelteinflüssen, denen die Larven bei ihrer Fraßtätigkeit ausgesetzt wären (Ringelung); bei *Saperda populnea* L. wird durch die Loslösung der Rinde die Erzeugung von Larvennahrung ausgelöst.

Die Brutfürsorge der übrigen erwähnten Arten und die der meisten anderen einheimischen Lamiinen erstreckt sich lediglich auf die Unterbringung der Eier an einem möglichst geschützten Platz, in einem Pflanzengewebe, das der jungen Larve ohne vorangegangene Veränderungen und Neubildungen die besten Lebensbedingungen bietet.

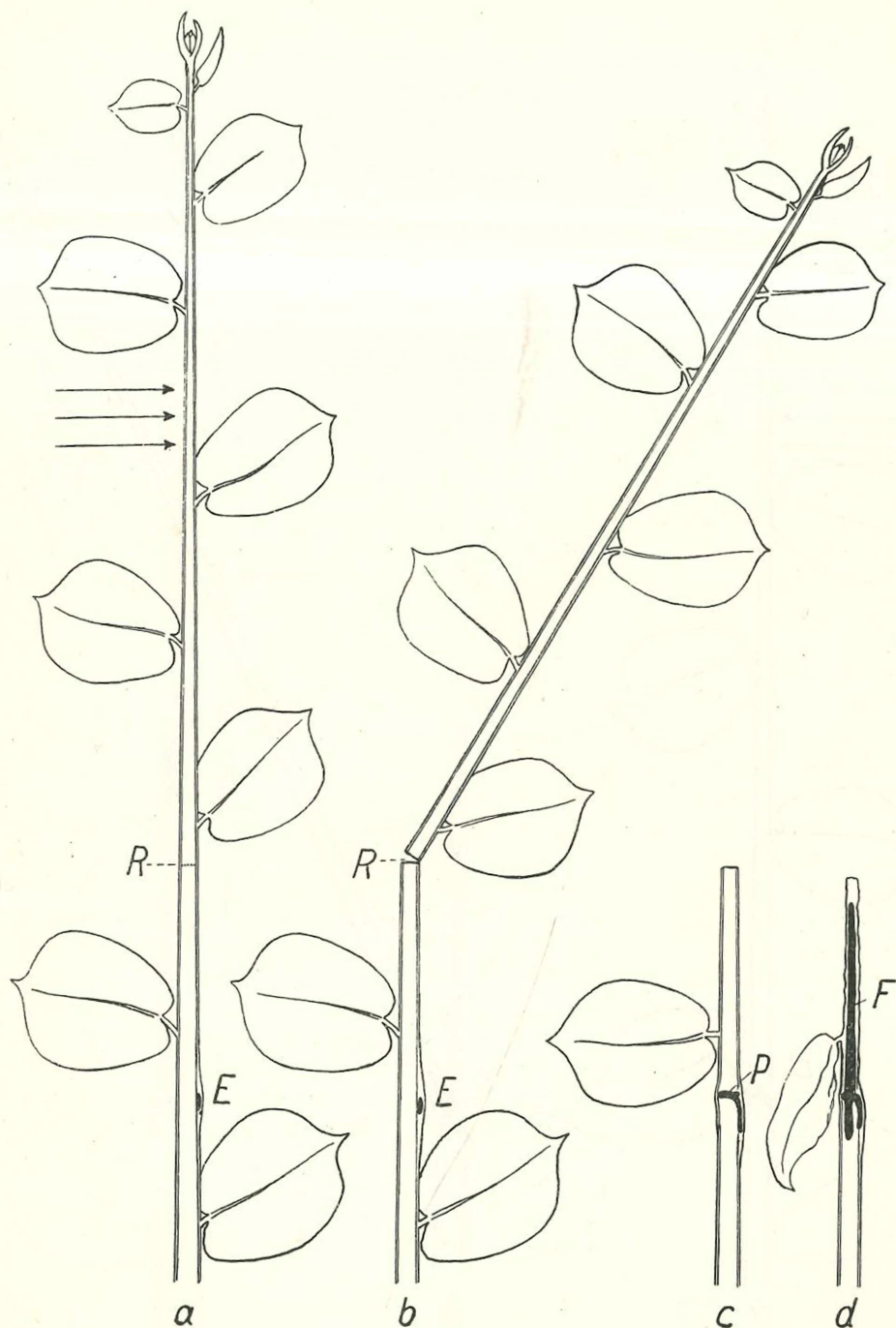


Abb. 15 A. Vom Muttertier geringelter Trieb bricht vor dem Schlüpfen der Larve an der Ringelungsstelle ab. F = Fraßkanal; P = Larven-Platzfraß; R = Ringelungsstelle; E = Ei; Pfeile = Windrichtung.

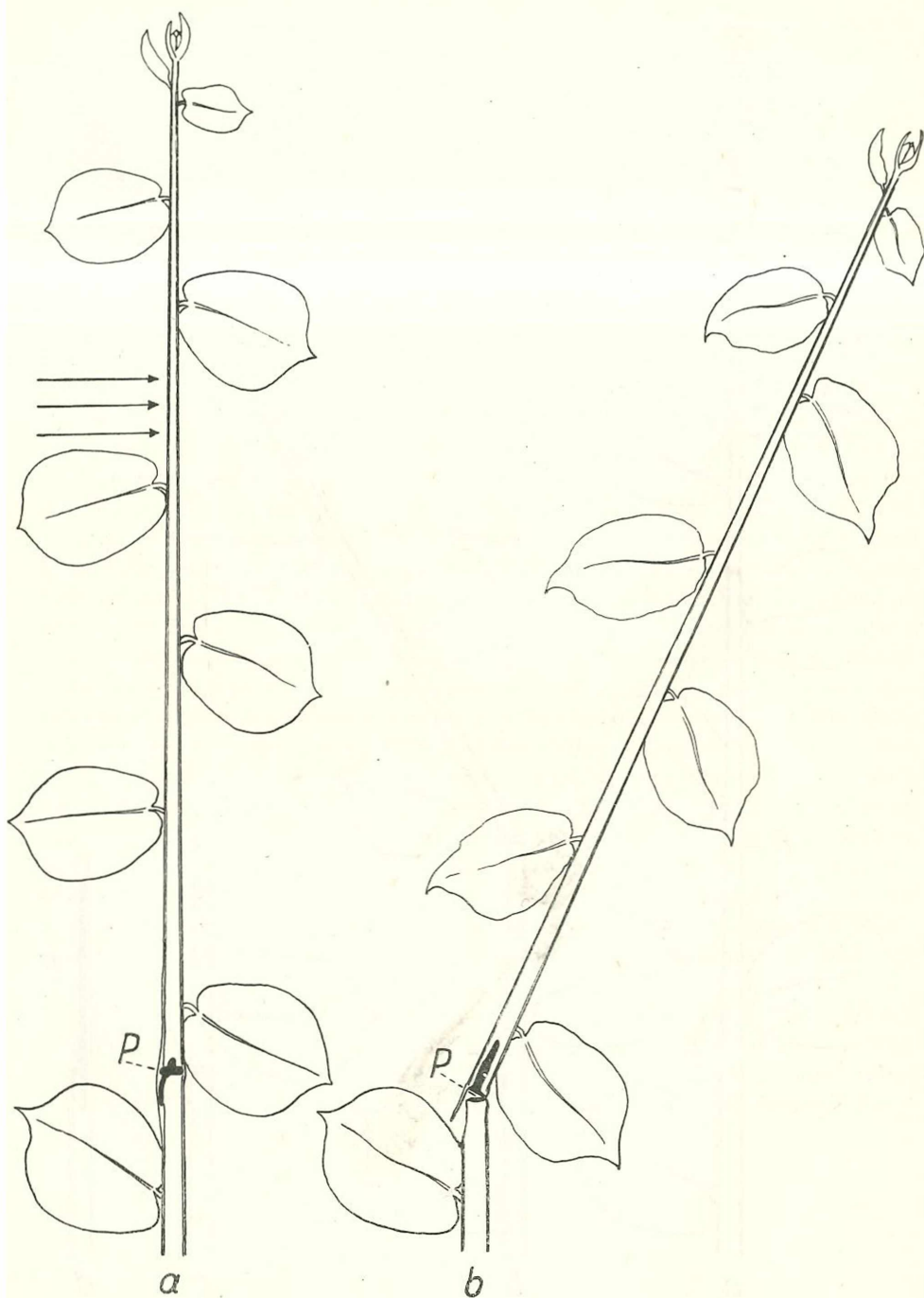


Abb. 15 B. Vom Muttertier nicht geringelter Trieb bricht an der Stelle des Larven-Platzfraßes ab (P).

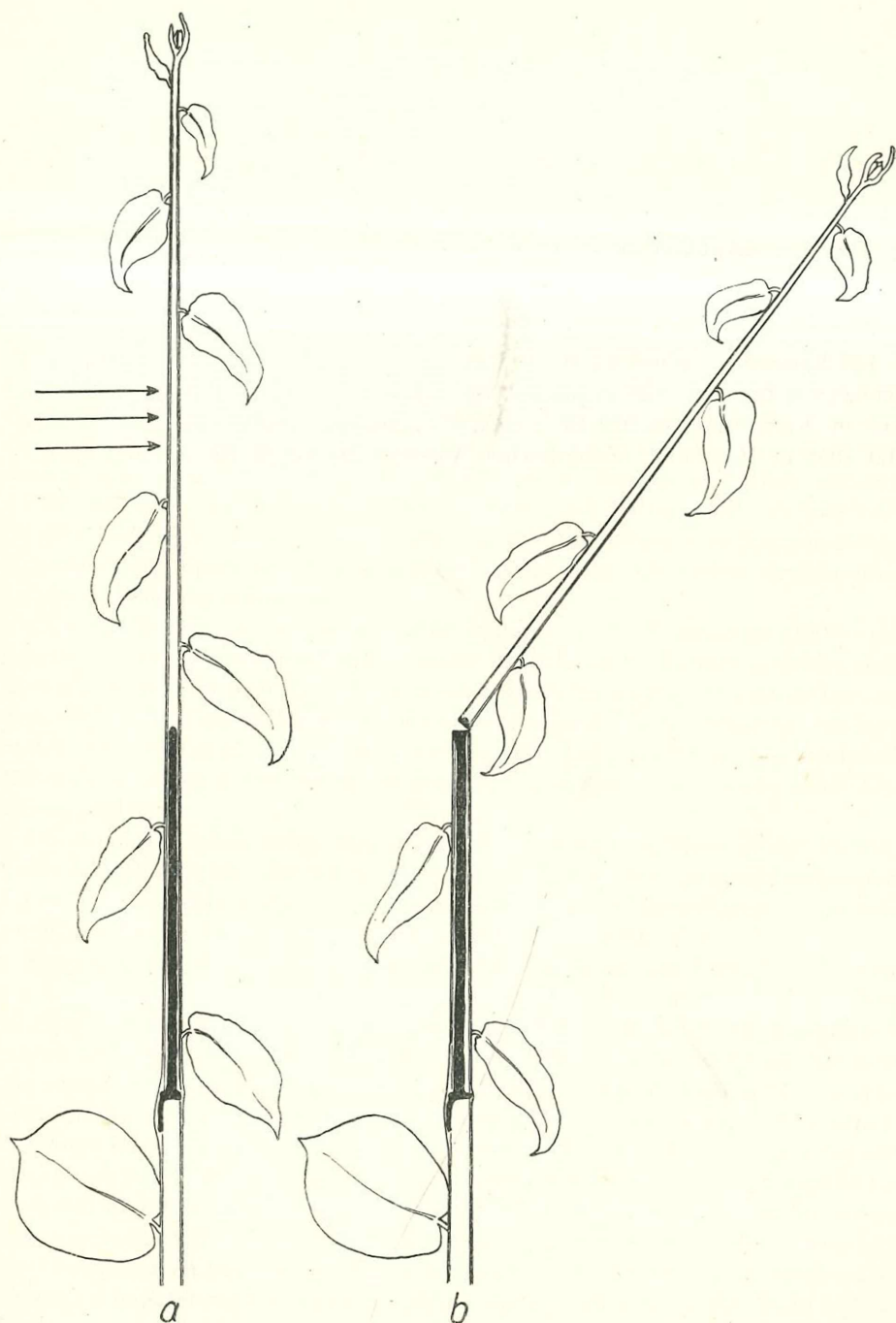


Abb. 15 C. Vom Muttertier nicht geringelter Trieb bricht am oberen Ende des Fraßkanals ab.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [100 Jahre](#)

Autor(en)/Author(s): Funke Werner

Artikel/Article: [Vergleichende Verhaltensforschung bei Bockkäfern mit Brutfürsorge \(Col. Lamiinae\) 212-223](#)