Entomologie heute 18 (2006): 85-95

Von Maiwürmern, Spanischen Fliegen und Pelzbienenkäfern – zur Reproduktionsbiologie und -strategie heimischer Ölkäfer (Coleoptera, Meloidae)

Blister Beetles, Spanish Flies and Bees'-Nest Beetles – Reproductive Biology and Strategy of Indigenous Oil Beetles (Coleoptera, Meloidae)

JOHANNES LÜCKMANN

Zusammenfassung: Die Reproduktionsbiologie acht heimischer Ölkäfer-Arten wird erstmals anhand von Laborversuchen untersucht. Mit bis zu 10 000 Eiern weist *Meloe proscarabaeus* die mit Abstand größten Gelege auf. Das Gesamtreproduktionspotential von Meloiden ist mit bis zu 40 000 Eiern bei *M. proscarabaeus* und *M. scabriusculus* weit größer als bisher bekannt. Bei einigen Arten wurden ‚Trade-offs' nachgewiesen. So kompensiert *M. scabriusculus* seine im Vergleich zu *M. proscarabaeus* etwa halb so großen Gelege durch eine etwa doppelt so große Eiablagehäufigkeit. Bei gleicher Investition in die nächste Generation investiert *M. proscarabaeus* vor allem in die Zahl der Nachkommen, *M. violaceus* hingegen in deren Größe. Für *M. violaceus* und *Sitaris muralis* wird anhand der Reproduktionsdaten beschrieben, wie sich diese Arten an ihre Lebensräume angepasst haben. Auf der Basis der Parameter „Gesamtzahl abgelegter Eier", „Art der Wirtsfindung" sowie „Ort der Eiablage" lassen sich innerhalb der Meloiden drei Reproduktionsstrategietypen unterscheiden: 1. sehr hohe Reproduktionsraten von Offenlandarten mit phoretischen Larven; 2. mittlere Reproduktionsraten von Waldarten mit phoretischen Larven sowie Arten, bei denen die Larven aktiv die Nester ihrer Wirte aufsuchen; und 3. kleine bis mittlere Reproduktionsraten von Arten, die ihre Gelege in der unmittelbaren Nähe ihrer Wirtsnester oder in diesen ablegen.

Schlüsselwörter: Meloidae, Reproduktion, Lebensgeschichte, Trade-off, Reproduktionsstrategien

Summary: The reproductive biology of eight indigenous blister beetles is investigated by means of laboratory breeding experiments for the first time. With up to 10 000 eggs *Meloe proscarabaeus* lays by far the largest egg clutches. The total reproductive potential of meloid beetles, with up to 40 000 eggs in *M. proscarabaeus* and *M. scabriusculus*, largely exceeds prior data. For some species trade-offs were found. Thus, compared to *M. proscarabaeus*, *M. scabriusculus* compensates its half-sized egg clutches with a number of ovipositions twice as large. While *M. proscarabaeus* and *M. violaceus* invest the same resources for the next generation, the first species invests mainly into the number of offspring, whereas the latter invests mostly into their size. For *M. violaceus* and *Sitaris muralis*, reproductive data are used to demonstrate how these species have adapted to their habitats. Based on the parameters "total number of laid eggs", "host finding strategy", and "site of oviposition", three types of reproductive strategies can be distinguished within meloid beetles: (1) very high reproductive rates of open field species with phoretic larvae; (2) average reproductive rates of forest species with phoretic larvae and of species the larvae of which search the nests of their hosts actively; and (3) small to average reproductive rates of those species depositing their clutches in the immediate proximity of their hosts' nests or within them.

Keywords: Meloidae, reproduction, life history, trade-off, reproduction strategies

1. Einleitung

Ölkäfer, auch unter den Namen Pflaster- oder Blasenkäfer bekannt, sind eine weltweit verbreitete Käferfamilie mit etwa 120 Gattungen und 2 500 Arten (BOLOGNA & PINTO 2001, 2002). Von den 18 ehemals in Deutschland vorkommenden Arten (BEIER & LÜCKMANN 1999) sind nach Kenntnis des Autors 13 aktuell belegt. Ölkäfer sind durch folgende Eigenschaften charakterisiert, durch welche sie sich in ihrer Gesamtheit von allen anderen Käferfamilien deutlich unterscheiden (vgl. auch BOLOGNA 1991): (1) In den allermeisten Taxa ist das erste, sehr bewegliche Larvenstadium eine Triungulinus-Larve (BEAUREGARD 1890; BÖVING 1924), die der Verbreitung und dem Auffinden der Futterquelle dient. (2) Die Meloiden-Larven sind mit sehr wenigen Ausnahmen Parasiten. Abhängig von der taxonomischen Position ernähren sich die Larven von Eigelegen der Feldheuschrecken, den Vorräten und Larven solitärer Bienen oder den Gelegen anderer Meloiden-Arten (MACSWAIN 1956; GREATHEAD 1962; SELANDER 1981). (3) Die Entwicklung der Larven erfolgt als Hypermetamorphose (FABRE 1857, 1858), die innerhalb der Käfer sonst nur noch bei den Fächerkäfern (Rhipiphoridae) vorkommt. In die Entwicklung ist zudem ein Scheinpuppen-Stadium (Pseudonymphe) eingeschoben. (4) Meloiden sind nach jetzigem Kenntnisstand neben den Scheinbockkäfern (Oedemeridae) die einzige Tiergruppe, die die äußerst giftige Substanz Cantharidin produzieren kann (DETTNER 1997). (5) Schließlich gibt es eine Reihe von Ölkäferarten, die sehr hohe Eiablageraten aufweisen, welche bei weitem höher sind als die anderer nicht sozial lebender Insekten. Dies gilt zum Beispiel für *Berberomeloe majalis* Bologna (CROS 1912) sowie für viele *Meloe*-Arten (z.B. NEWPORT 1851a; PINTO & SELANDER 1970; KIFUNE et al. 1973), die während ihrer reproduktiven Phase mehrere tausend Eier ablegen können.

Gerade der letzte Punkt ist aus vielerlei Hinsicht interessant, und es verwunderte daher, dass, obwohl die Meloiden durch ihr großes reproduktives Potential eine in der Insektenwelt einmalige Stellung einnehmen, bisher nur sehr wenige umfassende Untersuchungen über reproduktionsrelevante Parameter vorliegen. Die einzige vergleichende, systematische Untersuchung zur Reproduktionsbiologie von Meloiden befaßt sich mit den Arten der in Amerika verbreiteten *Epicauta vittata*-Gruppe Dejean (ADAMS & SELANDER 1979). Die meisten der bisher existierenden Daten stammen jedoch aus Untersuchungen mit anderen Forschungsschwerpunkten, wie Untersuchungen zur Verhaltensbiologie (SELANDER & MATHIEU 1969), Entwicklungsbiologie (ERICKSON & WERNER 1974), Taxonomie (SELANDER 1960), Faunistik (LÜCKMANN 1996) oder zusammenfassende Arbeiten über die Biologie (NEWPORT 1851a,b, 1852) oder Bionomie (PINTO & SELANDER 1970).

Eigene Untersuchungen sollen nun diese Lücke zumindest ansatzweise schließen. Die vorliegende Arbeit stellt die Ergebnisse einer vergleichenden Untersuchung zur Reproduktionsbiologie von acht in Deutschland vorkommenden Meloiden-Arten vor. Hierbei handelt es sich um sechs Maiwurm-(*Meloe*-) Arten, die Spanische Fliege *Lytta vesicatoria* sowie den Schmalflügligen Pelzbienenölkäfer *Sitaris muralis*. Von diesen Arten fehlen Informationen zum Beispiel über Gelegegröße, Entwicklungsdauer der Eier oder Beziehungen reproduktionsbiologischer Parameter zur Habitatbindung.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchte Arten

Folgende Arten wurden untersucht: *Meloe violaceus* Marsham, *M. proscarabaeus* Linné, *M. rufiventris* Germar, *M. scabriusculus* Brandt & Erichson, *M. rugosus* Marsham, *M. decorus* Brandt & Erichson, *Lytta vesicatoria* Linné und *Sitaris muralis* Foerster.

Die Arten wurden zu Beginn ihrer Aktivitätsperiode im Freiland zwischen 2000 und

2004 an verschiedenen Stellen in Deutschland und Österreich gesammelt.

2.2. Zuchtmethode

Die Tiere wurden einzeln in beschrifteten, transparenten und mit geschlitztem Deckel ausgestatteten Kunststoffterrarien (20 cm x 13 cm x 13 cm) gehalten. Außer für die Arten *M. decorus* und *S. muralis* war der Boden etwa 3 cm hoch mit angefeuchtetem Sand gefüllt, der als Eiablagesubstrat diente. Für *M. decorus* wurde trockener Boden verwendet, da sich in Vorversuchen feuchter Sand als ungeeignetes Eiablagesubstrat erwies. Für *S. muralis* wurde ein Zylinder aus Sandpapier (Höhe: 15 cm, Durchmesser: 10 cm; Körnung: K 100) als Substrat verwendet, da in der Literatur die Eiablage an Hauswänden beschrieben wurde, in denen Mauerbienen ihre Nester angelegt hatten (z.B. Fabre 1857; Friese 1898).
Die Käfer wurden bei Raumtemperatur und unter einem Hell-Dunkel-Wechsel gehalten, der den Verhältnissen im Freiland entsprach. Jeder Käfer wurde zweimal täglich auf der Laborwaage (Sartorius MC1) gewogen (Genauigkeit: ± 1 mg).
Die Frühjahrs-*Meloe*-Arten wurden mit frischem Klettenlabkraut (*Galium aparine* Linné) und Löwenzahn- (*Taraxacum officinale* Weber) oder Scharbockskrautblüten (*Ranunculus ficaria* Linné) gefüttert, die Herbst-Art *M. rugosus* mit Grasblättern und Löwenzahnblüten. Als Futter für *L. vesicatoria* diente frischer Liguster (*Ligustrum vulgare* Linné). Während das Futter der *Meloe*-Arten morgens und abends erneuert und regelmäßig angefeuchtet wurde, wurde das von *L. vesicatoria* jeden zweiten Tag durch frisches ersetzt. *S. muralis* wurde nicht gefüttert, da die Art als Imago keine Nahrung aufnimmt.

2.3. Untersuchte Parameter

Folgende Parameter wurden untersucht:

- maximale Eiablagehäufigkeit (EH_{max}),
- Gelegegewichtsanteil am Körpergewicht vor der Eiablage (GGA),
- Eizahl je Gelege (EZ),
- maximale Gesamteizahl einer Art (GEZ_{max}),
- Eigewicht (EG),
- Entwicklungsdauer der Larven bis zum Schlupf (ED).

Die Ei-Gelege wurden vorsichtig aus dem Boden freigelegt (Ausnahme: die Eier von *S. muralis*, die ihre Eier an der Oberfläche der Sandpapierröhren abgelegt hatten), von Sandkörnern gereinigt und gewogen. Bei den Arten *M. violaceus*, *M. rufiventris*, *M. decorus* und *L. vesicatoria* wurden alle Eier eines Geleges gezählt, bei *M. proscarabaeus*, *M. scabriusculus* und *M. rugosus* wurde die Eizahl eines gewogenen Gelegeteils bestimmt und die Eizahl für das Gesamtgelege hochgerechnet. Die Eier wurden in wassergefüllten Petri-Schalen gezählt, um Beschädigungen zu vermeiden. Anschließend wurden die Eier, nachdem die Oberflächen wieder abgetrocknet waren (außer die von *S. muralis*, die auf den Röhren belassen wurden) etwa 2 cm tief in mit Sand gefüllten Kunststoffbechern (Höhe und Durchmesser: 6,5 cm) deponiert. Da die Trennung der Eier von *S. muralis* ohne deren Zerstörung nicht möglich war, wurde die Gelegegröße anhand der später geschlüpften Larven bestimmt. Zur Ermittlung der Entwicklungsdauer wurden alle Ei-Gelege in einem Klimaraum bei 20 °C aufbewahrt. Um die natürlichen Temperaturverhältnisse im Boden bei *M. violaceus* zu simulieren, wurden die Larven nach ihrem Schlupf, aber bevor sie an der Substratoberfläche erschienen, für weitere fünf Monate bei 12 °C gehalten, ehe sie wieder in eine Klimakammer mit 20 °C umgestellt wurden.

2.4. Statistik

Normalverteilte und varianzhomogene Daten wurden mit einer unifaktoriellen ANOVA auf signifikante Unterschiede untersucht, gefolgt von einem multiplen Vergleich mittels LSD-

post-hoc-Test ($p \leq 0{,}05$). Falls die Voraussetzungen für eine unifaktorielle ANOVA nicht erfüllt waren, wurde eine Kruskal-Wallis-ANOVA durchgeführt, gefolgt von einem Mann-Whitney-U-Test ($p \leq 0{,}05$). Relative Daten (%) wurden zuvor einer arcsin Transformation unterzogen. Die Abhängigkeit der mittleren Gelegegröße von der Größe der Tiere (ausgedrückt durch die Halsschildlänge) wurde durch eine Rangkorrelation geprüft. Als Software wurde SPSS Windows 10.1.3 (SPSS Inc. 2001) verwendet.

3. Ergebnis

3.1. Ei-Charakteristika

Die Eier der untersuchten Arten waren länglich oval, wobei ein Ende etwas breiter und stumpfer abgerundet war als das andere. Die Eier aller *Meloe*-Arten waren dunkel bis hell orange, die von *L. vesicatoria* und *S. muralis* weißlich gefärbt. Die Eier von *S. muralis* waren im Gegensatz zu denen der übrigen Arten von einer transparenten, öligen, klebrigen und nahezu wasserunlöslichen Substanz überzogen, die sie stark zusammenkleben ließ. Am schmaleren Ende des Eies bildete die Substanz einen Tropfen aus, der Teil des Eies zu sein schien. Auch nach dem Larvenschlupf hafteten die leeren Eihüllen zusammen, unter denen die Larven regungslos ausharrten.

3.2. Reproduktionsbiologische Kenngrößen

Die maximale Eiablagehäufigkeit variierte zwischen den Arten erheblich (Tab. 1). Während bei *M. scabriusculus* und *M. rugosus* bis zu elf bzw. zehn Eiablagen eines Individuums beobachtet wurden, legte *S. muralis* nur einmal Eier ab. Die Sektion der Individuen von *M. decorus*, die achtmal Eier abgelegt hatten, ergab, dass bei einem Tier die Ovarien noch mit reifen, chorionisierten Eiern gefüllt waren. Daher kann davon ausgegangen werden, dass eine neunte Eiablage potentiell noch möglich gewesen wäre. Bei den übrigen auswertbaren Arten wurden fünf bis sechs Eiablagen je Weibchen festgestellt.

Um den Gesamtreproduktionsaufwand je Eiablage betrachten zu können, wurde der Anteil des Geleges am Körpergewicht vor der Eiablage ermittelt. Dieser Wert war bei *S. muralis* mit 57,2 % am höchsten (in einem Fall 62,5 %) (Tab. 1). Die geringsten Investitionen je Eiablage wurden bei *M. scabriusculus*, *M. rugosus* und *M. decorus* mit etwa 18,6 % am Körpergewicht gefunden, die damit etwa halb so groß waren wie die von *M. violaceus* und *M. proscarabaeus*. Innerhalb einer Untergattung war der Anteil etwa gleich groß und betrug in der Untergattung *Meloe* 39,9 % und der Untergattung *Eurymeloe* 18,6-18,7 %. Der Reproduktionsaufwand war bei *M. rufiventris* und *L. vesicatoria* mit 31,9 % und 27,2 % vergleichbar.

Die mittlere Eizahl je Gelege variierte sowohl interspezifisch als auch intraspezifisch. Letzteres wird durch die großen Standardabweichungen deutlich und resultierte daraus, dass die Eizahlen abhängig von der Größe der Käfer waren. Die höchste mittlere Eizahl je Gelege wurde mit 6 194 bei *M. proscarabaeus* festgestellt (Tab. 1). Bei einzelnen Tieren dieser Art betrug sie sogar fast 10 000. Die geringste mittlere Eizahl je Gelege wurde mit 941 bei *L. vesicatoria* gezählt, wobei in einem Fall ein Gelege nur aus 72 Eiern bestand. Die mittlere Gelegegröße korrelierte bei allen Arten signifikant mit der Größe der Weibchen (Abb. 1). Bemerkenswert waren die Verhältnisse zwischen den nah verwandten Arten *M. proscarabaeus* und *M. violaceus*: Während die Investition in die Reproduktion bei beiden Arten wie zuvor beschrieben gleich war, wurden die Ressourcen sehr ungleich auf die Zahl der Nachkommen verteilt, so dass ein Gelege bei der erstgenannten Art aus etwa dreimal so vielen Eiern bestand wie bei der anderen.

Durch die Zahl der Eiablagen sowie der Gelegegröße wird die Gesamtzahl der abgelegten Eier eines Weibchens bestimmt. Mit fast

40 000 Eiern konnte die größte maximale Gesamteizahl bei *M. proscarabaeus* und *M. scabriusculus* festgestellt werden, die niedrigste wies *S. muralis* mit 1 700 Eiern auf.

Als Parameter für die Investition in die einzelnen Nachkommen wurde das Eigewicht herangezogen. *M. violaceus* legte dabei mit 253,3 µg die schwersten Eier ab, *M. rugosus* mit 19,2 µg die leichtesten (Tab. 1). Die abgelegten Eier von *M. violaceus* waren im Mittel fast dreimal so schwer wie die der nah verwandten Art *M. proscarabaeus* (LSD-Test: mittlere Differenz = 160,7814; $p < 0{,}001$), und auch die von *M. scabriusculus* waren signifikant schwerer als die von *M. rugosus* (LSD-Test: mittlere Differenz = 14,2378; $p < 0{,}05$). Die mittlere Entwicklungsdauer der Eier war bei *M. violaceus* mit 124,2 Tagen mit Abstand am längsten und war damit etwa zehnmal länger als die von *M. decorus*, deren Eier sich von allen untersuchten Arten mit 12,1 Tagen am schnellsten entwickelten (Tab. 1). Gegenüber *M. proscarabaeus* benötigten die Larven von *M. violaceus* bis zum Schlupf etwa sechsmal länger. Ansonsten waren die Unterschiede zwischen den *Meloe*-Arten gering. So benötigten die Arten der Untergattung *Eurymeloe* im Mittel zwischen 18,5 (*M. rugosus*) und 22,8 (*M. scabriusculus*) Tagen, die der Untergattung *Micromeloe* 12,1 Tage (*M. decorus*). Innerhalb der Arten variierte die Entwicklungszeit sehr wenig. Die Standardabweichung war stets ≤ 2,0 Tage.

Nach dem Schlupf blieben die *Meloe*- und *Lytta*-Larven bis zur Aushärtung noch zwei bis drei Tage im Substrat, ehe sie an der Substratoberfläche erschienen. Dagegen verließen die Larven von *M. violaceus* das Substrat erst, nachdem sie fünf Monate bei etwa 12 °C und anschließend wieder bei 20 °C gehalten worden

Tab. 1: Kenngrößen der Reproduktion bei Ölkäfern (Meloidae).
Table 1: Parameters of reproduction in oil beetles (Meloidae).

Art (Untergattung)	AGZ [n]	EH_{max} [n]	GGA ± SD [%]	EZ ± SD [n]	GEZ_{max} [n]	EG ± SD [µg]	ED ± SD [d]
Meloe (*Meloe*) *violaceus*	15	n.b.	39,9 ± 4,6 [a]	1 903 ± 782 [ad]	n.b.	253,3 ± 54,5 [a]	124,2 ± 1,7 [a]
Meloe (*Meloe*) *proscarabaeus*	76	6	39,9 ± 5,0 [a]	6 194 ± 1 664 [b]	39 950	92,4 ± 5,6 [b]	21,2 ± 0,8 [b]
Meloe (*Meloegonius*) *rufiventris*	6	n.b.	31,9 ± 4,4 [b]	2 960 ± 500 [cg]	n.b.	124,2 ± 20,6 [c]	19,8 ± 0,5 [c]
Meloe (*Eurymeloe*) *scabriusculus*	53	11	18,7 ± 2,4 [c]	3 433 ± 1 605 [c]	39 733	32,1 ± 2,9 [d]	22,8 ± 0,6 [d]
Meloe (*Eurymeloe*) *rugosus*	80	10	18,6 ± 2,4 [c]	2 404 ± 646 [dg]	25 175	19,2 ± 1,8 [e]	18,5 ± 0,9 [e]
Meloe (*Micromeloe*) *decorus*	76	8[1]	18,5 ± 2,4 [c]	1 128 ± 234 [ef]	10 610	58,3 ± 6,1 [f]	12,1 ± 0,7 [f]
Lytta vesicatoria	81	5	27,2 ± 5,6 [b]	941 ± 367 [f]	5 542	90,3 ± 9,2 [b]	17,8 ± 0,6 [e]
Sitaris muralis	25	1	57,2 ± 4,3 [d]	1 700 ± 474 [ade]	2 660	53,4 ± 9,7 [f]	29,2 ± 2,0 [h]

AGZ = Zahl ausgewerteter Ei-Gelege, EH_{max} = maximale Eiablagehäufigkeit, GGA = mittlerer Gelegegewichtsanteil am Körpergewicht vor der Eiablage, EZ = mittlere Eizahl je Gelege, GEZ_{max} = maximal abgelegte Gesamteizahl, EG = mittleres Eigewicht, ED = mittlere Entwicklungsdauer der Larven bis zum Schlupf aus den Eiern; [1] Ovarsektion zeigte, daß eine weitere Eiablage möglich gewesen wäre; n.b. = nicht bestimmbar; [a], [b], [c] … = unterschiedliche Buchstaben hinter den Werten innerhalb einer Spalte bedeuten statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Arten ($p < 0{,}05$).

AGZ = number of assessed egg cluches, EH_{max} = maximum number of observed ovipositions, GGA = mean egg clutch portion relative to the body weight before oviposition, EZ = mean number of eggs per egg clutch, GEZ_{max} = maximum total egg number laid by a female, EG = mean egg weight, ED = mean development time of the larvae until egg hatch; [1] dissection of ovaries showed that an additional oviposition would have been possible; n.b. = not determinable; [a], [b], [c] … = different letters behind the values within a column denote statistically significant differences between the species ($p < 0.05$).

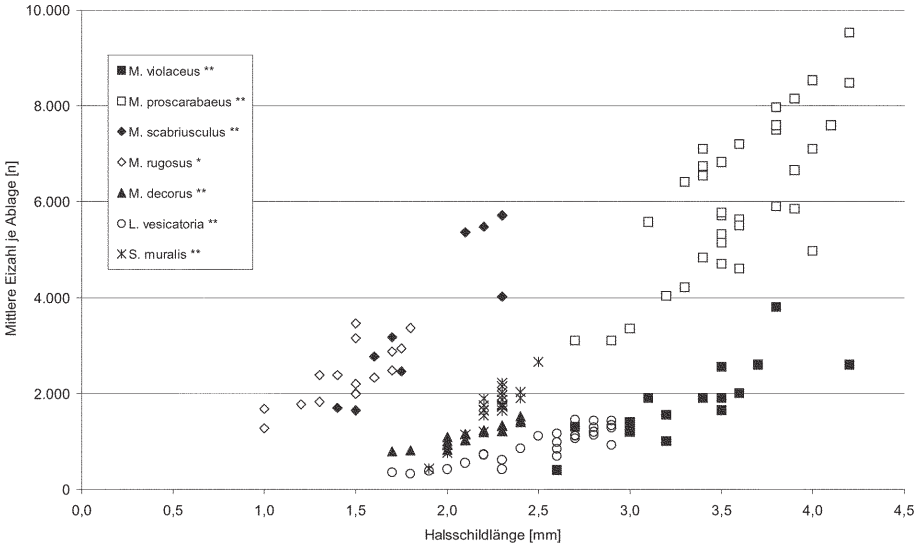

Abb. 1: Rangkorrelation der mittleren Eizahl je Eiablage in Abhängigkeit von der Käfergröße (ausgedrückt durch die Halsschildlänge). * = Korrelation statistisch signifikant mit $p < 0{,}05$; ** = Korrelation statistisch signifikant mit $p < 0{,}01$.
Fig. 1: Correlation of the mean number of eggs per oviposition and the beetle's size (expressed by the length of the pronotum). * = correlation statistically significant with $p < 0.05$; ** = correlation statistically significant with $p < 0.01$.

waren. Die Larven von *S. muralis* verharrten in einem „Klumpen" regungslos unter der Schicht leerer Eihüllen bis zum nächsten Frühjahr.

4. Diskussion

4.1. Reproduktionspotential

Das Reproduktionspotential der Ölkäfer ist nach den vorliegenden Ergebnissen mit bis zu elf Eiablagen, bis zu 10 000 Eiern je Gelege und bis zu 40 000 Eiern Gesamtablagerate deutlich größer als bisher bekannt. Als Maxima für heimische Arten galten bisher drei bis vier Eiablagen mit jeweils 3 000 bis 4 000 Eiern und Gesamteizahlen von etwa 10 000 bei *M. proscarabaeus* (NEWPORT 1851a; KATTER 1883). Weltweit betrachtet wurde die größte Eiablagehäufigkeit einer *Meloe*-Art bisher bei der nordamerikanischen *M. dianella* Pinto & Selander mit sechs beobachtet (PINTO & SELANDER 1970), was nur übertroffen wird von den nordamerikanischen Arten der *Epicauta vittata*-Gruppe mit maximal 22 Eiablagen (ADAMS & SELANDER 1979) (eine Zusammenfassung reproduktionsbiologischer Daten aus der Literatur findet sich in LÜCKMANN & AßMANN 2005). Die größten Gelege nicht heimischer Arten wurde mit 6 572 Eiern je Gelege und 17 200 Eiern insgesamt je Weibchen bei der japanischen Art *M. menoko* Kono festgestellt (KIFUNE et al. 1973).

Die Ei-Legeleistungen der Meloiden übersteigen die anderer Käfer- und Insektenarten bisweilen um ein Vielfaches. So nennt THIELE (1977) mittlere Gesamteizahlen von 41 und 136 für die Carabiden *Carabus granulatus* Linné und *Pterostichus quadrifoveolatus* Letzner. Nach KLAUSNITZER (2002) legt *Melolontha hippocastani* Linné insgesamt 60 bis 80, *Dytiscus marginalis* Linné bis zu 1 000 und *Leptinotarsa decemlineata* (Say) bis zu 2 500 Eier ab. Die Gelege der Weibchen von *Lymantria dispar* Linné umfassen etwa 800 Eier (DETTNER

& PETERS 1999). CORBET (1999) schätzte die mögliche Gesamtzahl abgelegter Eier bei *Pyrrhosoma nymphula* Sulzer auf etwa 8 500. Bei den Meloiden werden je nach taxonomischer Gruppe je Gelege zwischen einem bis einigen Dutzend (z.B. Arten der Gattungen *Eletica* Dejean, *Mylabris* Fabricius, *Linsleya* MacSwain, *Epicauta* Dejean und *Gnathium* Kirby), einigen Hundert (z.B. Arten der Gattungen *Pyrota* Dejean, *Pseudopyrota* Kaszab, *Lytta* Fabricius, *Meloe* Linné und *Zonitis* Fabricius) sowie einigen Tausend Eiern (z.B. Arten der Gattungen *Wagneronota* Denier, *Berberomeloe* Bologna, *Cissites* Latreille und *Meloe*) abgelegt (vgl. LÜCKMANN& AßMANN 2005).

4.2. Trade-offs

'Trade-offs' stellen Anpassungskompromisse im Lebenszyklus von Organismen dar. Solche Kompromisse sind oft auch bei der Aufteilung der für die Reproduktion zur Verfügung stehenden Ressourcen zu beobachten. Dabei führt die Erhöhung des einen Parameters zur Verringerung des anderen. Die Aufteilung der Ressourcen auf die Zahl und Größe der Nachkommen ist beispielsweise ein solcher artspezifischer Kompromiss, der als Anpassung der Lebenszyklen an die jeweiligen Lebensumstände zu verstehen ist (STEARNS 2000). Der Reproduktionsaufwand, der als Anteil des Gelegegewichts am Körpergewicht vor der Eiablage ermittelt wurde, ist innerhalb derselben *Meloe*-Untergattungen statistisch nicht verschieden, jedoch kann die Aufteilung in die Zahl und die Größe der Nachkommen zum Teil sehr unterschiedlich sein. So investiert *M. proscarabaeus* vor allem in die Zahl der Nachkommen, die nah verwandte Art *M. violaceus* dagegen vor allem in deren Größe.

Ein anderer Trade-Off liegt zwischen *M. proscarabaeus* sowie *M. scabriusculus* und *M. rugosus* vor. Die geringeren mittleren Gelegegrößen der beiden letztgenannten Arten werden durch eine größere Eiablagehäufigkeit kompensiert, so dass die Gesamtreproduktionsleistung der drei Arten ein ähnliches Niveau erreicht.

4.3. Reproduktion und Ökologie der Arten

Die Bedeutung der Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den reproduktionsrelevanten Parametern kann nur vor dem Hintergrund der Ökologie der Arten und ihrer Lebensräume verstanden werden (vgl. STEARNS 2000) und ist folglich bei den Meloiden vor allem als Anpassung an die Phänologie der Wirte sowie die lebensraumtypischen Besonderheiten zu sehen. Von Meloiden im Allgemeinen und den allermeisten der hier untersuchten Arten im Speziellen fehlen Kenntnisse über die Lebensraumansprüche weitestgehend oder vollständig. Hinreichend gute Kenntnisse sind jedoch von *M. violaceus* und *S. muralis* vorhanden, für die im Folgenden die erzielten Ergebnisse vor dem Hintergrund ihrer Ökologie diskutiert werden sollen.

M. violaceus (Violetter Ölkäfer)

In Mitteleuropa sind die Imagines dieser Art etwa von Mitte März bis Anfang Juni aktiv, mit einem deutlichen Aktivitätsschwerpunkt im April und Mai. Die Larven sind jedoch nur in einem sehr kurzen Zeitfenster von etwa Mitte bis Ende April zu finden, also zur selben Zeit wie die Imagines (vgl. auch HAVELKA 1980). Die sich überschneidenden Aktivitätszeiträume der Imagines und Larven, die lange Entwicklungsdauer der Larven sowie das Verlassen des Substrates im Labor nach insgesamt neun Monaten lassen den Rückschluss zu, dass die im Frühjahr gefundenen Larven aus Eiern geschlüpft sind, die im Frühjahr des Vorjahres abgelegt wurden (vgl. auch PINTO & SELANDER 1970).

Die zeitliche Einnischung der Larven ist in dem besiedelten Habitat begründet. *M. violaceus* bewohnt in der Ebene Mitteleuropas Wälder der Hartholzauen. Der Wald ist dabei aufgrund der geringen Belaubung der Bäume im Vorfrühling noch hell und die Licht-

intensität am Waldboden am größten (HOFMEISTER 1997). Diese kurze Phase, in der zum Beispiel die Frühblüher *Anemone nemorosa* Linné und *Ranunculus ficaria* Linné blühen, ist der einzige Abschnitt im Jahr, in der die meist Licht und Wärme liebenden Solitärbienen den Wald als Nahrungs- und Nisthabitat nutzen können (WESTRICH 1990), und in der die Triungulinen die Möglichkeit haben, auf ihre potentiellen Wirte zu treffen.

Die Tatsachen, dass zum einen die Eier bzw. Larven von *M. violaceus* nach der Eiablage fast ein Jahr im Boden verbringen, ehe sie im folgenden Frühjahr in Blüten zu finden sind, und zum anderen, dass die Energiereserven zur Überdauerung dieses Zeitraums limitiert sind, lassen es plausibel erscheinen, warum *M. violaceus* weniger, aber größere Nachkommen hervorbringt als die nah verwandte Art *M. proscarabaeus,* denn die Überlebenswahrscheinlichkeit größerer Nachkommen ist höher als die kleinerer (FOX & CZESAK 2000). Eine erhöhte Investition in die Nachkommen ist auch für den Bereich der chemischen Verteidigung zu beobachten. So schützt *M. violaceus* im Vergleich zu *M. proscarabaeus* die abgelegten Eier durch einen etwa zehnmal höheren Cantharidin-Gehalt vor potentiellen Prädatoren und Parasiten (LÜCKMANN 2004).

S. muralis (Schmalflügliger Pelzbienenölkäfer)

S. muralis ist eine ausgesprochene Sommerart, die Larven hingegen sind im Frühjahr aktiv. Ihre Reproduktionsbiologie ist dadurch charakterisiert, dass die Weibchen nur ein einziges Mal Eier ablegen, das Gelege im Mittel 1 700 Eier umfasst und das Gelegegewicht mehr als die Hälfte des Körpergewichts ausmacht, so viel wie bei keiner anderen untersuchten Art. Hinzu kommt als weitere, bisher jedoch nirgends beschriebene Besonderheit der Überzug der Eier mit einer transparenten, öligen und klebrigen Flüssigkeit, die dazu führt, dass die Eier untereinander stark verkleben. Dies ermöglicht es den Weibchen, die Gelege direkt in den Galerien der Mauerbienen oder an anderen, geschützten Strukturen anzuheften. Weiterhin bleiben Staub- und Schmutzpartikel auf dem Gelege haften und bilden zusammen mit den leeren Eihüllen eine Schutzschicht, unter der die Larven die Zeit bis zum nächsten Frühjahr verbringen (FABRE 1858; FRIESE 1898; CROS 1910) und vor Witterungseinflüssen geschützt sind.

Da die männlichen Bienen früher als die Weibchen die Nester verlassen (Proterandrie), klammern sich die Larven zunächst an die Drohnen und wechseln erst bei der Paarung auf die weiblichen Bienen, von denen sie sich in deren Nester tragen lassen (FABRE 1857, 1858). Aufgrund der räumlichen Nähe der Eiablage bzw. der Larven zu den potentiellen Wirten ist die Wahrscheinlichkeit, sich an eine Biene klammern zu können, relativ hoch, weshalb diese Art vermutlich nur in relativ wenige Eier investiert und die Gesamteizahl im Vergleich zu allen anderen Arten sehr niedrig ist.

Die Reproduktionsstrategie von *S. muralis* ist auf eine einmalige Eiablage ausgerichtet, denn die Tiere sitzen im Freiland meist ruhig an Hauswänden und nehmen während ihrer gesamten Aktivitätsphase keine Nahrung auf, so dass ihre Energiereserven für die Produktion weiterer Eigelege nicht ausreichen dürften. Wie die Sektion zahlreicher Weibchen unterschiedlicher Reproduktionszustände zeigte, wird vielmehr die Flugmuskulatur zugunsten der Oogenese zurückgebildet (LÜCKMANN in Vorb.), welches als 'Oogenesis Flight Syndrome' von verschiedenen Käfer-Arten bekannt ist (VAN HUIZEN 1977; NELEMANS 1987; RANKIN et al. 1994). Insofern kann auch die Aussage von BOLOGNA (1991), dass *S. muralis* an *Rosmarinus officinalis* Linné und gelegentlich an den Kompositen *Centaurea* Linné und *Carduus* Linné zu finden sei, aufgrund des jetzigen Kenntnisstandes zumindest für Deutschland nicht bestätigt werden.

4.4. Reproduktionsstrategien

Basierend auf der Gesamtzahl abgelegter Eier, der Art der Wirtsfindung sowie des Ortes

der Eiablage lassen sich folgende, allgemeine Reproduktionsstrategien postulieren:

1. Gruppe: Hierher gehören viele *Meloe*-Arten wie *M. proscarabaeus*, *M. scabriusculus* und *M. rugosus*, deren Larven sich von Blüten in Offenlandbiotopen aus phoretisch in die Nester ihrer Wirte eintragen lassen und dadurch einem hohen Risiko unterliegen, nicht zur Entwicklung zu gelangen. Larvenverluste werden durch sehr hohe Reproduktionsraten (Gesamteizahlen > 20 000) kompensiert. Je nach Habitat werden wenige große (z.B. *M. proscarabaeus*, *M. menoko*) oder viele kleine Gelege (z.B. *M. scabriusculus, M. rugosus*) abgelegt.
2. Gruppe: Hierher gehören Arten wie *M. violaceus*, *M. decorus*, *L. vesicatoria* sowie *Lytta*-, *Cerocoma*-, *Epicauta*- und *Mylabris*-Arten. Durch das aktive Aufsuchen der Wirtsnester oder durch habitatspezifische Besonderheiten bei phoretischen Arten wie *M. violaceus* ist die Wahrscheinlichkeit einen Wirt zu finden gegenüber der ersten Gruppe deutlich erhöht. Das Risiko von Larvenverlusten wird durch mittlere Reproduktionsraten kompensiert.
3. Gruppe: Hierher gehören *S. muralis*, *Cissites auriculata* Champion sowie die Arten der Gattung *Hornia* Rigley. Ihre Larven sind zwar phoretisch, die Weibchen deponieren ihre Gelege jedoch in den Eingängen der Nester oder der unmittelbaren Nähe ihrer Wirte (*S. muralis, C. auriculata*) bzw. in den Zellen, in denen sie geschlüpft sind (*Hornia* spec.). Hierdurch ist die Wahrscheinlichkeit einen Wirt zu treffen relativ hoch. Dementsprechend werden Larvenverluste entweder durch kleine bis mittlere Gelegegrößen und geringe Eiablagehäufigkeiten (z.B. *Hornia* sp., *C. auriculata*) oder größere Einzelgelege (z.B. *S. muralis*) ausgeglichen.

Danksagung

Folgenden Kollegen und Institutionen sei an dieser Stelle für ihre direkte oder indirekte Unterstützung gedankt: Christine Lückmann (Bensheim), Dr. Wolfgang Beier (Potsdam), Matthias Forst (Bonn), Dr. Manfred Freiburg (Münster), Klaus Graser (Magdeburg), Dr. Frank Lange (Seeheim-Jugenheim), Christina Neumann (Leverkusen), Prof. Dr. Günter Preuß (Landau), Johann Probst (Wien), Carsten Puth (Leverkusen), Gerd Reder (Flörsheim), Siegmund Scharf (Bocholt), Thomas Schmidt (Rheinfelden) und Nicole Schürmann (Wuppertal) sowie dem Institut für Ökobiologie der Bayer CropScience AG (Monheim).

Literatur

Adams, C.L., & Selander, R.B. (1979): The biology of the blister beetles of the *vittata* group of the genus *Epicauta* (Coleoptera, Meloidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 162: 137-266.

Beauregard, H. (1890): Les insectes vésicants. Ancienne Librairie Germer; Bailliere, Saint-Germain.

Beier, W., & Lückmann, J. (1999): Zur Meloidenfauna der Truppenübungsplätze „Döberitzer Heide“ und „Jüterbog/West“ mit einer Analyse der Verbreitungssituation von *Meloë brevicollis* Panz. und *Cerocoma schaefferi* (L.) in Brandenburg. Veröffentlichungen des Museums Potsdam 33: 77-92.

Bologna, M.A. (1991): Fauna d'Italia: Coleoptera Meloidae. Edizioni Calderini; Bologna.

Bologna, M.A., & Pinto, J.D. (2001): Phylogenetic studies of Meloidae (Coleoptera), with emphasis on the evolution of phoresy. Systematic Entomology 26: 33-72.

Bologna, M.A., & Pinto, J.D. (2002): The Old World genera of Meloidae (Coleoptera): a key and synopsis. Journal of Natural History 36: 2013-2102.

Böving, A.G. (1924): The historical development of the term triungulin. Journal of the Washington Academy of Sciences 14: 203-204.

Corbet, P.S. (1999): Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books; Colchester.

Cros, A. (1910): Notes sur les *Sitaris muralis* Foerster (suite). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord 2: 176-186.

CROS, A. (1912): Moeurs et évolution du *Meloe majalis* L. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord 4: 70-72.

DETTNER, K. (1997): Inter- and intraspecific transfer of toxic insect compound cantharidin. S. 115-145 in: DETTNER, K., BAUER, G., & VÖLKL, W. (Hrsg.): Vertical food web interactions. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg.

DETTNER, K., & PETERS, W. (1999): Lehrbuch der Entomologie. Gustav Fischer; Stuttgart.

ERICKSON, E.H., & WERNER, F.G. (1974): Bionomics of Nearctic bee-associated Meloidae (Coleoptera): life histories and nutrition of certain Meloinae. Annales of the Entomological Society of America 67: 394-400.

FABRE, J.-H. (1857): Memoire sur l'hypermetamorphose el les moeurs des Meloides. Annales des Science Naturelles 4: 299-365.

FABRE, J.-H. (1858): Nouvelles observations sur l'hypermetamorphose et les moeurs des Meloides. Annales des Science Naturelles 4: 265-276.

FOX, C.W., & CZESAK, M.E. (2000): Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. Annual Review of Entomology 45: 341-369.

FRIESE, H. (1898): Über *Sitaris* und *Meloe*. Illustrierte Zeitschrift für Entomologie 7: 97-100.

GREATHEAD, D.J. (1962): A review of the insect enemies of Acridoidea (Orthoptera). Transactions of the Royal Entomological Society of London 114: 437-517.

HAVELKA, P. (1980): Gefährdung des flugunfähigen Ölkäfers *Meloe violaceus* durch den Straßenverkehr. Veröffentlichungen für Naturschutz- und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 51/52: 399-410.

HOFMEISTER, H. (1997): Lebensraum Wald. 4. Auflage. Parey Buchverlag; Berlin.

KATTER, F. (1883): Monographie der Europäischen Arten der Gattung *Meloe* mit besonderer Berücksichtigung der Biologie dieser Insekten. Jahresberichte des Königlichen Pädagogiums zu Putbus 122 (1882-1883) (Beilage): 1-32.

KIFUNE, T., MAETA, Y., & SATO, T. (1973): Biological notes on some Japanese species of the genus *Meloe*, with descriptions of the first instar larvae. Mushi 47: 47-65.

KLAUSNITZER, B. (2002): Wunderwelt der Käfer. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.

LÜCKMANN, J. (1996): Bemerkenswerte Käferfunde auf einigen Kalkmagerrasen im Raum Marsberg (Beiträge zur Faunistik und Ökologie der Arthropoden auf den Kalkmagerrasen des oberen Diemeltales). Natur und Heimat 56: 123-128.

LÜCKMANN, J. (2004): Aspekte der Systematik und Reproduktionsbiologie mitteleuropäischer Ölkäfer (Coleoptera: Meloidae) sowie Analyse der Gefährdungssituation dieser Familie in zwei ausgewählten Bundesländern. Dissertation; Institut für Umweltchemie und Ökologie, Universität Lüneburg.

LÜCKMANN, J., & A ßMANN, T. (2005): The reproductive strategies of nine meloid beetles from Central Europe (Coleoptera: Meloidae). Journal of Natural History 39: 4101-4125.

MACSWAIN, J.W. (1956): A classification of the first-instar-larvae of the Meloidae (Coleoptera). University of California Publications in Entomology 12: 1-182.

NELEMANS, M.N.E. (1987): Possibilities for flight in the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). Oecologia 72: 502-509.

NEWPORT, G. (1851a): The natural history, anatomy and development of the oilbeetle *Meloe*, more especially *Meloe cicatricosus*, Leach. First memoir: the natural history of *Meloe*. Transactions of the Linnean Society of London 20: 297-320.

NEWPORT, G. (1851b): The natural history, anatomy and development of *Meloe* (continued). Second memoir: The history and general anatomy of *Meloe*, and its affinities, compared with those of the Strepsiptera and Anoplura, with reference to the connexion, which exists between structure, function, and instinct. Transactions of the Linnean Society of London 20: 321-357.

NEWPORT, G. (1852): The natural history, anatomy and development of *Meloe* (continued). Third memoir: the external anatomy of the larva of *Meloe* in its relation to the laws of development. Transactions of the Linnean Society of London 21: 167-183.

PINTO, J.D., & SELANDER, R.B. (1970): The bionomics of blister beetles of the genus *Meloe* and a classification of the New World Species. Illinois Biological Monographs 42: 1-222.

RANKIN, M.A., HAMPTON, E.N., & SUMMY, K.R. (1994): Investigations of the oogenesis-flight syndrome in *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) using tethered flight tests. Journal of Insect Behavior 7: 795-810.

SELANDER, R.B. (1960): Bionomics, systematics and phylogeny of *Lytta*, a genus of blister beetles (Coleoptera, Meloidae). Illinois Biological Monographs 28: 1-295.

SELANDER, R.B. (1981): Evidence for a third type of larval prey in blister beetles (Coleoptera: Meloidae). Journal of the Kansas Entomological Society 54: 757-783.

SELANDER, R.B., & MATHIEU, J.M. (1969): Ecology, behavior and adult anatomy of the *albida* group of the genus *Epicauta* (Coleoptera, Meloidae). Illinois Biological Monographs 41: 1-168.

STEARNS, S.C. (2000): Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87: 476-486.

THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations on physiology and behaviour. Springer Verlag; Berlin.

VAN HUIZEN, T.H.P. (1977): The significance of the flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 29: 27-41.

WESTRICH, P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2. Band. Verlag Eugen Ulmer; Stuttgart.

Dr. Johannes Lückmann
Leo-Grewenig-Str. 3
D-64625 Bensheim
E-Mail: jlueckmann@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologie heute

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Lückmann Johannes

Artikel/Article: Von Maiwürmern, Spanischen Fliegen und Pelzbienenkäfern . zur Reproduktionsbiologie und -strategie heimischer Ölkäfer (Coleoptera, Meloidae). Blister Beetles, Spanish Flies and Bees.-Nest Beetles . Reproductive Biology and Strategy of Indigenous Oil Beetles (Coleoptera, Meloidae) 85-95