

Symmetrietragende Handlungsteile beim Brutfürsorgeverhalten des Birkenblattrollers *Deporaus betulae* L. (Coleoptera, Curculionidae)*

WERNER FUNKE
Mit 6 Abbildungen

Kurzfassung

Das Brutfürsorgeverhalten von *Deporaus betulae* L. wird in den Handlungsteilen „Orientierungsläufe“ und „Blattschneiden“ einer eingehenden Analyse unterzogen. Das Grundmuster der einzelnen Handlungsteile ist angeboren. Die Symmetrie der Orientierungsläufe (Seitwärtslaufen, alternierend nach rechts u. links) dürfte vorwiegend zentral fixiert sein. Die Richtungswechsel beim Schneiden am Blatt (im bzw. entgegen dem Uhrzeigersinn) werden demgegenüber wahrscheinlich peripher, d. h. über Propriozeptoren der Körpergelenke gesteuert. Diese Rezeptoren liefern beim Schneiden am Blattrand und an der Mittelrippe möglicherweise Informationen, die über die folgenden Bewegungen der Extremitäten „umgesetzt“ werden; m. a. W. jeder Konkavschnitt (bezogen auf die Blattbasis) wäre auf jeder Blatthälfte als „Reaktion“ auf den vorangegangenen Konkavschnitt zu werten. Nach dem beim Konkavschneiden anscheinend erfolgten Erregungsausgleich stellt der Käfer, seitwärtslaufend, einen, im Experiment oft unnatürlich langen, geraden Schnitt her.

Einleitung

Die Brutbiologie des Birkenblattrollers *Deporaus betulae* L. war bereits wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen. Eine besonders gründliche, durch zahlreiche Abbildungen ausgezeichnet illustrierte Darstellung gibt DAANJE (1964). Mit dieser Arbeit endet die faszinierende Geschichte der Entdeckungen und Deutungen zum Brutfürsorgeverhalten von *D. betulae*, bei der weder mathematische noch theologische Aspekte ausgespart blieben.

Das Brutfürsorgeverhalten von *D. betulae* läßt sich – etwas vereinfacht – in drei Abschnitte gliedern: a) Orientierungsläufe auf dem Blatt, b) Schneiden des Blattes, c) Rollen des Blattes und Eiablage, Verschließen der Blattrolle.

Besondere Beachtung fand vor allem der Blattschnitt, der den Rheinischen Coleopterologen seit Jahren als Symbol der Jahrestagungen im Fuhlrott-Museum Wuppertal dient. Die vom Mathematiker HEIS (s. DEBEY 1846, PAINTA 1968) auf den Blattschnitt von *D. betulae* angewandte Evoluten-Evolventen-Theorie (geometrische Beziehung von Blattrand und Schnittkurve) wurde in vielen Arbeiten überprüft, erweitert, diskutiert und – teilweise unzureichend – widerlegt (Zusammenfassungen s. v. LENGERKEN 1954, DAANJE 1964). Die berühmte und geistvolle Theorie soll nicht erneut Ausgangspunkt tiefeschürfender Betrachtungen sein. Es geht an dieser Stelle vielmehr um den Ansatz für eine neue Analyse des Brutfürsorgeverhaltens (Handlungsteile: Orientierung vor dem Schneiden, Herstellung des Blattschnittes) unter Berücksichtigung wesentlicher physiologischer Grundlagen jeglicher Verhaltenssteuerung. Dabei wird das bisher erst wenig beachtete „symmetrische Prinzip“ im Verhalten vieler Tiere (FUNKE 1970) für Deutungsversuche herangezogen.

* Kurzfassung eines Vortrages im Fuhlrott-Museum, Wuppertal, am 14. 11. 1981.

Grundlagen, Ergebnisse, Diskussion

Es gibt Verhaltensweisen, bei denen identische Handlungsteile nach rechts und links spiegelbildlich symmetrisch und zeitlich alternierend, also metachron symmetrisch, aufeinanderfolgen. In vielen Fällen wird zwischen Rechts- und Linksverhalten eine sogen. Nullposition eingenommen (FUNKE 1970). Diese Nullposition ist keineswegs gleichbedeutend mit Ruhe; denn auch in ihr werden spezifische Tätigkeiten ausgeführt. Wesentlich ist aber, daß von hier aus gleichsam die „Entscheidung“ für Rechts und Links fällt. Nach einem linksorientierten Bewegungsablauf könnte – prinzipiell – wieder ein linksorientierter folgen. Das ist aber nie der Fall. Stets folgt auf rechts links, auf links rechts usw. – Schmetterlingsraupen, die beim Absteigen von Bäumen und Sträuchern nicht bald Kontakt mit dem Untergrund erhalten, klettern an ihrem Seidenfaden wieder empor. Dabei verfahren sie alle nach dem gleichen Prinzip (FUNKE 1961). Die Raupe krümmt sich seitwärts, faßt erst mit dem Mittelbein, dann dem Hinterbein der gedehnten Körperseite am Faden an. Sie streckt sich; der erste Klettererfolg wird sichtbar. Sie greift mit den Vorderbeinen am Faden an, ertastet diesen mit der Spinnröhre der Unterlippe und sichert so die beim Aufwärtshangeln zurückgelegte Wegstrecke. Die Stellung, in der sich die Raupe jetzt befindet, ist ihre Nullposition. Genau spiegelbildlich, nie zur selben Seite, erfolgt der nächste Kletterakt. Unter regelmäßigem Rechts- und Linksklettern hangelt sich die Raupe empor.

Die Honigbiene läuft beim berühmten Schwänzeltanz (v. FRISCH 1965) aus der geraden Schwänzeltrecke, ihrer Nullposition, einmal einen Kreisbogen nach rechts, einmal einen Kreisbogen nach links. Selbst bei Unregelmäßigkeiten, z. B. Störungen durch Stockgenossen, gibt es (nach der Auswertung von Filmdokumenten und nach zahlreichen Beobachtungen) kaum Fehler in der Rechts-Links-Alternanz. – Ähnliche symmetrietragende Handlungsteile sind offensichtlich recht häufig in komplexe Verhaltensstrukturen wirbelloser Tiere eingebaut (s. FUNKE 1970).

Auch *D. betulae* zeigt vor dem Schneiden Rechts-Linksverhalten, das dem Klettern der Raupe oder dem Tanz der Honigbiene im Prinzip ähnlich ist. Der Käfer führt Orientierungsläufe auf der Blattunterseite durch, läuft die Mittelrippe – seine Nullposition – von der Blattspitze aus aufwärts und trippelt an einer bestimmten Stelle, die wahrscheinlich durch die Dicke der Mittelrippe gekennzeichnet ist, seitwärts zum Blattrand. Hier klettert er auf die Blattoberseite. In vielen Fällen beginnt er jetzt zu schneiden. Oft wiederholt er seine Orientierungsläufe am selben Blatt vor dem Schneiden viele Male hintereinander. Ist das Blatt, bezogen auf rechte und linke Hälfte, einigermaßen symmetrisch und hängt es mit der Mittelrippe lotrecht nach unten, so alternieren Seitwärtstrippeln nach rechts und links sehr regelmäßig (Abb. 1a, s. auch DAANJE 1964). Ist das Blatt seitwärts geneigt, so bevorzugt der Käfer beim Trippeln den Blattrand, der höher gelegen ist (Abb. 1b). Dort beginnt er dann i.d.R. auch seinen Schnitt.

Beim Blattschneiden schreitet der Käfer seitwärts von einem Blattrand zum anderen. Jeder Käfer kann seinen Schnitt rechts oder links beginnen. Eine regelmäßige Alternanz zwischen Rechts- und Linksschneiden besteht jedoch nicht. Die Schnittkurve erscheint – z. B. im Gegensatz zum Blattschnitt von *Attelabus nitens* Scop. – extrem asymmetrisch. Dennoch liegt dem Schneiden – in einer Richtung – auch hier ein – allerdings stark abgeleitetes – symmetrisches Prinzip, bezogen auf Drehungen im und entgegen dem Uhrzeigersinn, zugrunde.

Die physiologischen Grundlagen des symmetrischen Verhaltens sind bisher erst unzureichend bekannt. Zwei Möglichkeiten der Verhaltenssteuerung lassen sich – stark vereinfacht – voneinander abgrenzen:

1. Das Symmetrieprinzip ist im Zentralnervensystem verankert. Die Bewegungsfolge ist durch Erbinformationen festgelegt. Rückmeldungen von der Peripherie, also von Sinnesorganen, sind ohne Einfluß.

2. Die Symmetrie im Verhalten wird peripher gesteuert. Das bedeutet: beim ersten symmetrietragenden Handlungsteil treffen aus der Peripherie – also von Sinnesorganen – Meldungen im Zentralnervensystem ein, die dort die Durchführung des zweiten Handlungsteils in gegensinniger Weise bestimmen. Diese Informationen, die für das spiegelbildlich symmetrische Handeln notwendig sind, werden entweder
- a. exterozeptiv erfaßt, d. h. über Sinnesorgane, durch die der handelnde Organismus mit der Außenwelt in Verbindung steht oder
 - b. propriozeptiv, d. h. über Sinnesorgane, die durch Bewegungen des Körpers selbst, bzw. einzelner seiner Teile gereizt werden.

Betrachten wir zunächst Punkt 2:

Möglichkeit a) trifft wahrscheinlich in keinem Fall zu. Die kletternde Raupe ist in der Symmetrie ihres Handelns von äußeren Reizen ebenso unabhängig wie die Honigbiene. Dasselbe gilt sicher auch für *D. betulae* bei seinen Orientierungsläufen am lotrecht hängenden Blatt und beim Schneiden.

Möglichkeit b) hat schon von vornherein einen höheren Grad an Wahrscheinlichkeit. Es gibt nämlich auf niedriger physiologischer Ebene dem symmetrischen Verhalten äußerlich recht ähnliche Rechts-Linkswechsel, die hier mit Sicherheit über propriozeptive Sinnesorgane in Körper- und (oder) Beingelenken gesteuert werden müssen:

Viele langgestreckte Tiere, z. B. Tausendfüßer, beantworten eine beim Vorwärtslaufen experimentell erzwungene Ablenkung nach einer Seite sofort mit einer Wendung (MARGULIS 1910, s. v. BUDDENBROCK 1952) zur Gegenseite. Die Reaktion auf die Dehnung einer Körperseite bzw. die Stauchung der anderen, läßt sich aufschieben, wenn man ein Tier z. B. durch einen engen, an seinen Enden offenen Gang schickt, der aus zwei geraden, winkelig verbundenen Teilstücken besteht. Nach der im Gangwinkel erzwungenen Ablenkung befindet sich das Tier im nachfolgenden geraden Gangteil in einer Situation, die der o. g. Nullstellung im symmetrischen Verhalten zumindest äußerlich weitgehend entspricht (BURGER 1971, MEUER 1967). Die Wendung zur entgegengesetzten Seite erfolgt nach Verlassen des Ganges sehr genau im Winkel der Ablenkung. – Das Prinzip der aufgezeigten Reaktionen könnte auch im symmetrischen Verhalten eingebaut sein. Dabei müßten hier jedoch Rückmeldungen über einen ersten symmetrietragenden Handlungsteil – ohne äußeren Zwang (also ohne Gang) – im Zentralnervensystem während der Nullstellung, z. B. am Faden (bei der Raupe), auf der geraden Tanzstrecke (bei der Biene) oder auf der Mittelrippe (bei *D. betulae*) bis zum nächsten symmetrietragenden Handlungsteil gespeichert werden.

Es läßt sich z. Z. noch nicht sagen, ob das o. g. Gegenwerverhalten (GÖRNER 1973) tatsächlich in alle komplizierten symmetrischen Verhaltensweisen eingebaut ist. Nach den bis jetzt vorliegenden experimentellen Untersuchungen muß man annehmen, daß das symmetrische Prinzip im Zentralnervensystem verankert ist (s. o. Punkt 1) und Meldungen von der Peripherie höchstens von untergeordneter Bedeutung sind (FUNKE 1970). Gilt das aber überall, u. a. auch für das Blattschneiden von *D. betulae*?

D. betulae orientiert sich zu Beginn des Schneidens auf einer Blatthälfte zunächst parallel zum Blattrand. Die blattrandzugeneigten Beine sind hier mit den Klauen eingehakt. Der Käfer beginnt zu schneiden. Er löst erst das blattrandnahe Vorderbein, dann das Mittelbein, dann das Hinterbein aus der Verankerung (s. auch DAANJE 1964). Dabei entsteht, da der Käfer ständig weiterschneidet, ein erster (bezogen auf die Blattbasis) – konvexer – Teilschnitt, der sich allmählich abflacht und in den zweiten – konkaven – Teilschnitt übergeht. Waren die blattrandnahen Extremitäten zuerst verzögert seitwärts gesetzt worden, so werden sie nach Aufgabe der Fixierung ganz offensichtlich verstärkt seitwärts geschoben. Wenn der Käfer jetzt mit dem Schneiden nicht nachkommt, muß zwangsläufig eine Richtungsänderung beim Seitwärtslaufen eintreten.

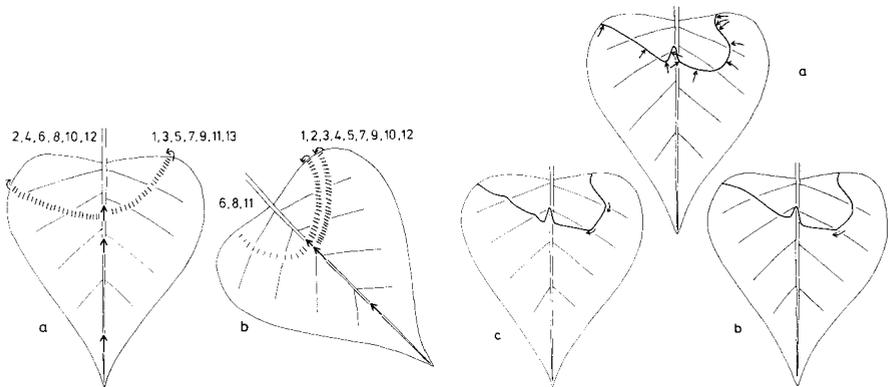


Abb. 1: Orientierungsläufe von *D. betulae* auf Blattunterseite (s. Pfeile auf Mittelrippe, Linienreihen auf Blattfläche); Ziffern-Reihenfolge der Seitwärtsläufe nach rechts und links.
a) Blatt lotrecht abwärts ausgerichtet, b) Blatt seitwärts geneigt.

Abb. 2: Blattschnitt von *D. betulae* von rechts nach links; Pfeile – Position des Käfers beim Schneiden (Pfeilspitze – Stellung des Kopfes)

- Konvex-Konkavschnitt auf rechter Blatthälfte, Schnitt an Mittelrippe, Konvex-Konkavschnitt auf linker Blatthälfte (Darstellung wie bei anderen Autoren)
- Nach Konkavschnitt an 2. Seitenrippe (rechte Blatthälfte, s. Pfeil) gerader Schnitt zur Mittelrippe
- Einfluß von kräftigen Seitenrippen auf den Verlauf der Schnittkurve.

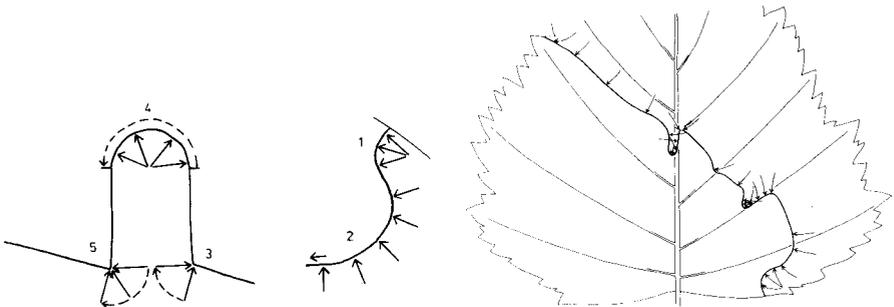


Abb. 3: Drehungen v. *D. betulae* (s. Pfeile) beim Schneiden am Blattrand (1, 2) und an der Mittelrippe (3, 4, 5).

Abb. 4: Blattschnitt an einem großen Birkenblatt (nach Foto) von links nach rechts; Pfeile – Position des Käfers beim Schneiden.

In den Darstellungen von DAANJE (1964) und anderen Autoren ist der Konkavschnitt bis zur Mittelrippe hin stets leicht gerundet dargestellt (Abb. 2a, 3). Das ist korrekt, wenn sich das Blatt mit dem Käfer leicht nach innen rollt. Bleibt es ungerollt, so geht der Konkavschnitt i. d. R. in einen geraden Schnitt über (Abb. 2b). Trifft der Käfer beim Konkavschneiden auf eine dickere Seitenrippe, so dreht er sich beim Durchbeißen dieser Rippe etwas stärker in

Konkavposition. Der Schnitt erhält einen leichten Knick und wird dann zur nächsten Seitenrippe bzw. zur Mittelrippe hin gerade weitergeführt (Abb. 2c). Dieser gerade Schnitt ist für die Deutung der Kurvenschnitte wichtig. Man kann davon ausgehen, daß, bedingt durch die Beschaffenheit des Blattrandes und bedingt durch das angeborene Verhalten des Käfers, a) seitwärts zu schneiden, b) die Extremitäten einer Körperseite am Blattrand zu fixieren, der erste Teilschnitt notwendigerweise eine konvexe Form erreichen mußte. Hierbei könnte der Käfer von propriorezeptiven Sinnesorganen der Bein- und Körpergelenke Informationen empfangen haben, die beim Weiterschneiden, zumindest über die Bewegungen der Extremitäten, umgesetzt werden. Mit einiger Wahrscheinlichkeit wäre dann der zweite – konkave – Teilschnitt als „Reaktion“ auf den ersten – konvexen – Teilschnitt zu werten. Wenn das – denkbare – Erregungsungleichgewicht nach dem ersten Teilschnitt durch die Bewegungsabläufe beim zweiten Teilschnitt (an Seitenrippen vielleicht besonders stark) abgebaut ist, schneidet der Käfer gerade. An der Mittelrippe wird das Schneiden gegenüber dem Seitwärtslaufen zunächst verzögert; es entsteht ein Konkavschnitt (Abb. 2). Nach einigen Millimetern schneidet der Käfer meist nach mehreren – vergeblichen – Versuchen (s. DAANJE 1964, Fig. 61a) quer über die Mittelrippe hinweg einen engen Konvexbogen. Dieser Konvexbogen ist, evtl. aufgrund des an der Mittelrippe eingetretenen Handlungsaufschubes, als besonders starke „Reaktion“ auf den vorangegangenen Konkavschnitt zu werten. Hinzu kommt, daß der Käfer nach dem Querschneiden die der Mittelrippe zugeneigten Beine offensichtlich wieder in ähnlicher Weise fixiert wie am Blattrand. – Als „Reaktion“ auf den Konvexschnitt von ca. 180° folgt ein neuer Konkavschnitt. Die Winkel, um die sich der Käfer an der Mittelrippe dreht, umfassen insgesamt je ca. 180° durch Drehungen im und entgegen dem Uhrzeigersinn (Abb. 3). Nach dem letzten Konkavschnitt schneidet der Käfer nahezu gerade bis zum Blattrand.

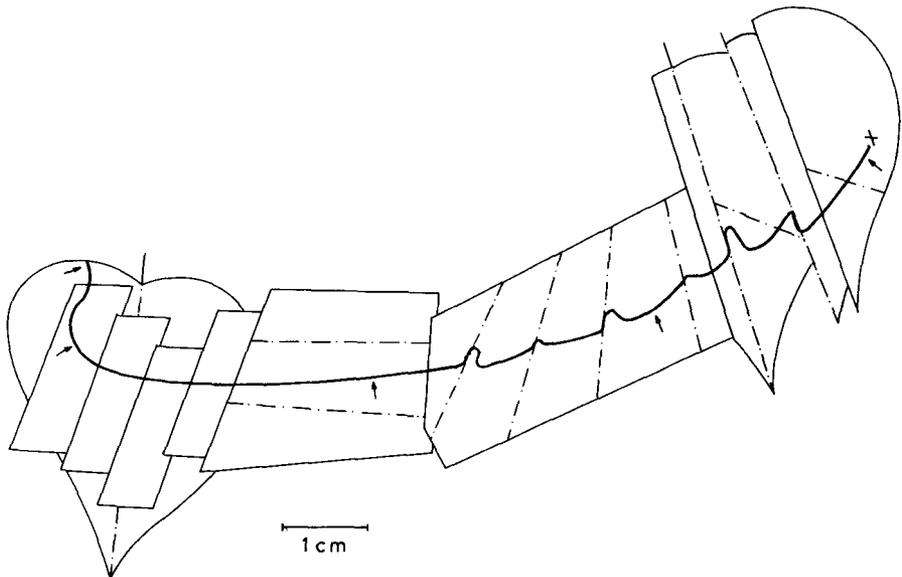


Abb. 5: Schnitt über mehrere aneinandergelagte Blattstücke von links nach rechts; Pfeile – Position des Käfers beim Schneiden; gestrichelte Linien – Seiten- u. Mittelrippen; X – Schnittpende.

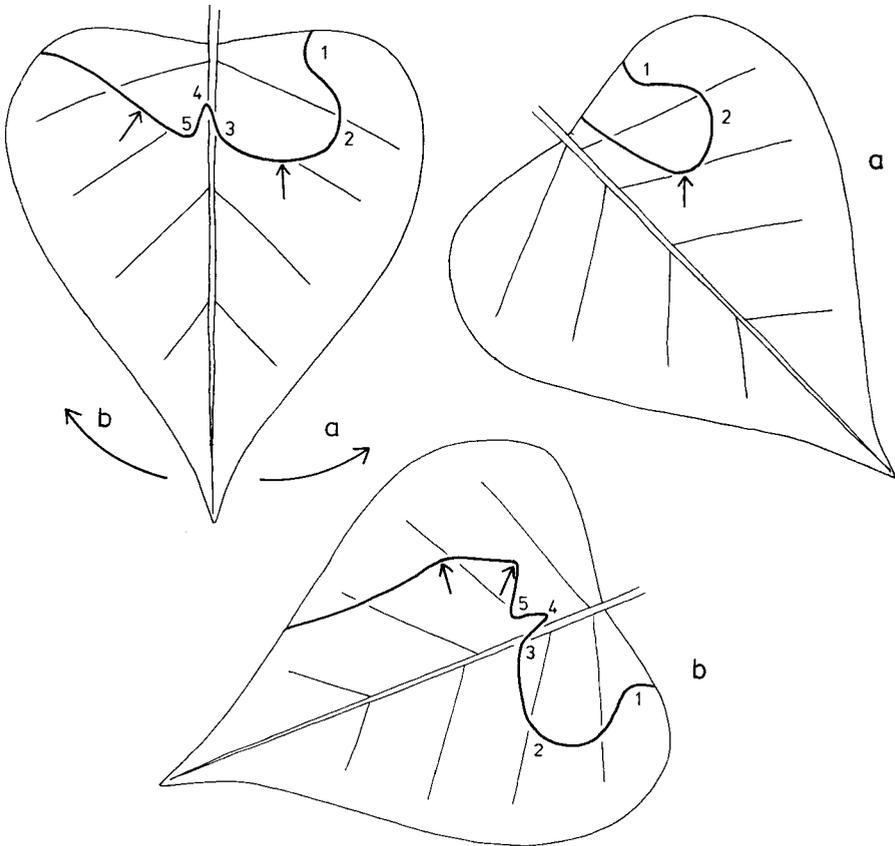


Abb. 6: Schnittkurven nach Drehen des Blattes (oben links) in Richtung a (Reaktion oben rechts) und zweimal in Richtung b (Reaktion unten); Pfeile – Positionen der Käfer nach Drehen des Blattes.

Für die Hypothese, daß dem Kurvenschnitt ein kompliziertes Reiz-Reaktionssystem zugrunde liegt, sprechen auch die folgenden Beobachtungen. *D. betulae* beginnt (in Abb. 4) links: Konvex-Konkav-Schnitt, gerader Schnitt, Mittelrippen-Reaktion an einer Seitenrippe mit Konkav-Konvex-Konkav-Schnitt, schwächer noch einmal an der nächsten Seitenrippe; dann stößt der Käfer auf die Mittelrippe. Wieder kommt es zu Konkav-, starkem Konvex- und schwachem Konkavschneiden. *D. betulae* stellt an großen Blättern also sehr lange Schnitte her. Das wird noch deutlicher im folgenden Experiment:

Die Versuchstiere waren zunächst viele Male beim Schneiden gehindert worden. Sie waren dabei oft vom Blatt gefallen und stets unmittelbar danach erneut an ein Blatt gesetzt worden.

Während die Käfer schnitten, wurden die Blätter vorsichtig vom Zweig entfernt und flach auf die Tischplatte gepreßt. Dann wurde ein Blattstück nach dem anderen (vorwiegend von

zarten Erlenblättern) mit seinem Vorderrand fest auf den Hinterrand des bereits liegenden Blattstückes gedrückt. Die Käfer blieben durch diese Manipulation meist unbeeinflusst und schnitten weiter a) nahezu gerade, wenn keine Rippen zu durchschneiden waren, b) konkav, konvex, konkav an kräftigen Rippen. Der gesamte Schnitt (in Abb. 5) war ca. 18 cm lang, also 4–6 mal so lang wie im Normalfall.

In der Natur kommen gelegentlich anomale Schnitte vor. Auch experimentell lassen sich solche Schnitte erzielen, und zwar durch schnelles Drehen des Blattes (auf der Tischplatte) in Richtung a oder b (Abb. 6), gleichsam unter den Beinen des Käfers hinweg. Hierbei werden offensichtlich keine bzw. höchstens schwache Reize in den Körpergelenken gesetzt. Die Käfer schneiden ungefähr in der alten Richtung weiter, unabhängig von der neuen Position auf dem Blatt. Was folgt aus diesen Beobachtungen und Experimenten?

1. Angeboren sind: a) Blattschneiden und Seitwärtslaufen, b) das Fixieren des Körpers beim Konvexschneiden am Blattrand und auf der Mittelrippe.
2. Die reaktionsspezifische nervöse Energie für einen einzelnen Blattschnitt erscheint nahezu unbegrenzt. Sie „reicht“ für viele Schnitte ohne abschließende Endhandlung – Eiblage und Rollen.
3. Mittelrippen und dicke Seitenrippen sind „Hindernisse“, die zunächst die Progression des Schneidens verzögern und zu „Abweichungen“ beim Schneiden führen.
4. Konvex- und Konkavschnitte sind in ein System von Reiz-Reaktionszusammenhängen eingebaut.
5. Informationen über Drehungen dürften in erster Linie von Propriozeptoren der Extremitäten-Gelenke, vielleicht auch von Propriozeptoren der Rumpf-, Halsschild-, Kopf-Gelenke stammen.

Dem asymmetrischen Blattschnitt von *D. betulae* liegen also symmetrietragende Handlungsteile, Drehungen im und entgegen dem Uhrzeigersinn beim Schneiden, zugrunde. Aus der Existenz gerader Schnittfolgen kann man schließen, daß die Symmetrie im Verhalten beim Schneiden propriozeptiv gesteuert wird. Bei den Orientierungsläufen ist das symmetrische Prinzip wahrscheinlich überwiegend im ZNS verankert.

Literatur

- BUDDENBOCK, W. v. (1952): Vergleichende Physiologie. Band 1: Sinnesphysiologie. – pp. 504, Verlag Birkhäuser Basel/Stuttgart.
- BURGER, M.-L. (1971): Zum Mechanismus der Gegenwendung nach mechanisch aufgewungener Richtungsänderung bei *Schizophyllum sabulosum* (Julidae, Diplopoda). – Z. vergl. Physiol. **71**, 219–254.
- DAANJE, A. (1964): Über die Ethologie und Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* L. und ein Vergleich mit den anderen blattrollenden Rhynchitiden und Attelabinen (Coleoptera, Attelabinae). – Verh. Kon. Nederlandse Ak. van Wetenschappen, Natuurkunde, Reihe II, **56**, pp. 215.
- DEBEY, M. (1846): Der Trichterwickler *Rhynchites betulae* Gyll. mit einer mathematischen Zugabe von E. HEIS. – Bonn.
- FRISCH, K. v. (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. – pp. 578 (Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York).
- FUNKE, W. (1961): „Seiltechnik“ bei Schmetterlingsraupen. – Zool. Anz. **167**, 177–182. – (1970): Symmetrieprobleme im Verhalten der Tiere. – Naturwissenschaft u. Medizin **32**, 10–22.
- GÖRNER, P. (1973): Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize. – In: Fortschritte d. Zoologie **21**, 20–45.

- LENGERKEN, H. v. (1954): Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. – pp. 383. Akad. Verlagsges. Geest & Portig K. G. Leipzig.
- MEUER, R. (1967): Untersuchungen zur homostrophischen Reaktion von Juliden (Diplopoden). – Staatsexamensarbeit Göttingen.
- PAINTA, F. (1968): Beitrag zur Brutfürsorge des Trichterwicklers *Deporaus betulae*. – Decheniana 120, 299–311.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. WERNER FUNKE, Universität Ulm, Abt. Ökologie und Morphologie der Tiere, Oberer Eselsberg, D-7900 Ulm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [Symmetrietragende Handlungsteile beim Brutfürsorgeverhalten des Birkenblattrollers *Deporaus betulae* L. \(Coleoptera, Curculionidae 134-141](#)