chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

NACHRICHTENBLATT
DER
BAYERISCHEN
ENTOMOLOGEN

QL
461
N12Z
ENT

SMITHSONIAN
JUN 1 U 1999
LIBRARIES

NachrBl. bayer. Ent. **42** (3) 30. Oktober 1993 ISSN 0027-7452

Inhalt: ZERNECKE, R.: Beobachtungen zum Paarungs- und Kampfverhalten an drei *Sitophilus*-Arten (Coleopt., Curculionidae). S. 65. - EMBACHER, G.: Neue Makrolepidopterenfunde in Salzburg. VI. Beitrag. S. 81. - SCHAEFLEIN, H.: Entomologische Detektivarbeit. Gravierende Fehler in der entomologischen Literatur. S. 86. - FREINA, J. de: *Pteroma langkawiensis* sp.n., eine neue Psychide der Unterfamilie Psychinae BOISDUVAL, 1829 aus Südostasien. (Lepidoptera, Psychidae). S. 90. - ORTAL, R.: Dr. Klaus und Christa Warncke. Eine Würdigung ihrer Person. S. 94. - Aus der Münchner Entomologischen Gesellschaft. S. 95.

Beobachtungen zum Paarungs- und Kampfverhalten an drei *Sitophilus*-Arten

(Coleopt., Curculionidae)

Rudolf ZERNECKE

Abstract

Extensive observations on granary, rice and maize weevils (*Sitophilus granarius* (L.), *S. oryzae* (L.) and *S. zeamais* MOTSCH.) kept in petri dishes, revealed a complex courtship and fighting behaviour. The weevils showed for example an extremely slow way of stalking, two alternating courtship phases and a jerky protrusion of the last tergite (which is named "Kelle" or "trowel" here). Some males engage in the defence of a small territory around the female. There are differences in courtship behaviour between the species: In *S. oryzae* the pattern is more repetitiv, in *S. zeamais* more variable and the movements often highly frequent, while in *S. granarius* it is more simple and to some extend depending on the presence of a rival. The function of some behavioural elements, which are interpreted as male efforts to stimulate and defend a female are discussed in respect of the sensibility of females to mechanical disturbances.

1. Einleitung

Durch langes Ansitzen und Beobachten das Verhalten einer Tierart kennenzulernen, ist bei Wirbeltieren eine häufig und selbstverständlich angewendete Methode, bei Käfern hingegen eher die Ausnahme, obwohl sie auch in dieser Tiergruppe zu ungeahnten Einblicken verhelfen kann.

Copyright © 1993 by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München
Nymphenburger Straße 26, D–80335 München

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

Das Verhalten kleiner Tiere wird gewöhnlich unter standardisierten, experimentellen Bedingungen analysiert. Dadurch können jedoch Abweichungen vom normalen Ablauf bedingt werden, die schwierig zu interpretieren sind. Da das Paarungs- und Kampfverhalten im direkten Zusammenhang mit dem Wettbewerb der Tiere um die Teilnahme am Fortpflanzungsgeschehen steht, ist es einem starken Selektionsdruck ausgesetzt. Es erreicht auch bei Käfern in der Regel eine Komplexität, die erst durch ein ausdauerndes Beobachten erkennbar wird. WALGENBACH & BURKHOLDER (1987) haben das Paarungsverhalten des thermophilen *Sitophilus zeamais* MOTSCH. unter standardisierten Bedingungen untersucht. Aufreitende Männchen zeigten unter anderem ein unerklärliches Abspreizen der Vorderbeine. Den Weibchen wurde allerdings nicht erlaubt sich auf Getreidekörnern niederzulassen, mit dem Ergebnis, daß bestiegene Weibchen über weite Strecken liefen. Unter normalen Umständen nähern sich jedoch die Männchen einem nagenden Weibchen, das sich am Getreidekorn an einer Fraßstelle befindet oder eine Eigrube aushöhlt. Wesentliche Bestandteile des Balzverhaltens sind darauf abgestimmt, die Störungen am Weibchen möglichst zu minimieren. Dies wird aus den hier vorgelegten Beobachtungen deutlich. Sie beziehen sich auf den wegen seiner Schädlichkeit weltweit gefürchteten Reiskäfer *Sitophilus oryzae* (L.). Zu vergleichenden, ethologischen Studien wurden desweiteren der sehr nah verwandte Maiskäfer *S. zeamais* MOTSCH. und der flugunfähige Kornkäfer *S. granarius* (L.) herangezogen.

Die *Sitophilus*-Arten sind unverwechselbar an dem großen, dicht punktierten Halsschild zu erkennen, das etwa $^1/_3$ der Gesamtkörperlänge einnimmt (s. Abb. 1). Es dient den balzenden Männchen bei aufgesetztem Rüssel als Reibefläche. Solch ein Rüsselrubbeln, wie schon von den Brentiden bekannt (z.B. JOHNSON 1982), wurde bei *S. granarius* erstmalig von WOJCIK (1969) beschrieben. Eigene Freilandbeobachtungen zeigten, daß noch andere Rüssler dieses Verhalten aufweisen: Bei *Larinus planus* (F.) kommen sogar zwei Bewegungsarten des Rüsselrubbelns vor, zum einen, wie bei den *Sitophilus*-Arten, quer über das Halsschild, bei unruhig werdenden Weibchen oder einem aufreitenden Rivalen, zum anderen ein ausdauerndes und kräftiges Rüsselreiben in Körperlängsrichtung während der Kopulation, das den ganzen Körper der Männchen in Vor- und Rückschwingungen versetzt. Selbst *Phyllobius viridula* (F.)-Männchen rubbeln bei Störungen manchmal mit dem kurzen, breiten Rüssel kraftvoll nach rechts und links über das Halsschild des Weibchens.

Ausgedehnte Balzvorführungen, wie hier das Rüsselrubbeln, sind im allgemeinen ein Hinweis auf eine Partnerwahl durch Weibchen. Und tatsächlich stellte RICHARDS (1947) an *S. granarius* in seiner umfangreichen Arbeit fest, daß unverpaart gebliebene Männchen durchschnittlich leichter sind als das Durchschnittsgewicht der Männchen. HOLLOWAY & SMITH (1987) überprüften diese Aussage an *S. oryzae* und fanden, daß schwerere Männchen durchschnittlich früher und innerhalb der vorgebenen 4 h länger, von den Weibchen geduldet wurden als leichtere. Die Daten zeigten eine hohe Varianz und auch eine schwache Abhängigkeit von der Rasse der Männchen. Die Autoren vermuten, daß die Weibchen die Qualität der Männchen am ermüdungsfreien Rüsselrubbeln abschätzen können.

Ziel dieser Arbeit war es, unter quasinatürlichen Bedingungen und ohne eingreifendes Experimentieren das Paarungs- und Kampfverhalten von *Sitophilus oryzae* (L.), *S. zeamais* MOTSCH. und *S. granarius* (L.) zu beobachten, um das Verhaltensinventar dieser Tiere in den Grundzügen kennenzulernen und die Grundlagen für weitergehende experimentelle Analysen zu legen. Die Beschreibungen beziehen sich auf das beobachtete Verhalten von *S. oryzae*; abweichende Verhaltensweisen der beiden anderen Arten werden eingefügt.

1.1 Methode

Die problemlos zu haltenden *Sitophilus*-Arten wurden in den Jahren 1989 bis 1991 gesondert untersucht. Hierbei wurden jeweils zwei oder mehr Paare beliebigen Alters in Petrischalen (∅ 5-7 cm, Höhe 1,5 cm) mit einer einschichtigen Lage von etwa 100 Dinkelkörnern untergebracht und bei Zimmertemperaturen (18 ° bis 23 °C), bei Tageslicht und abends mit frühzeitig einge-

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

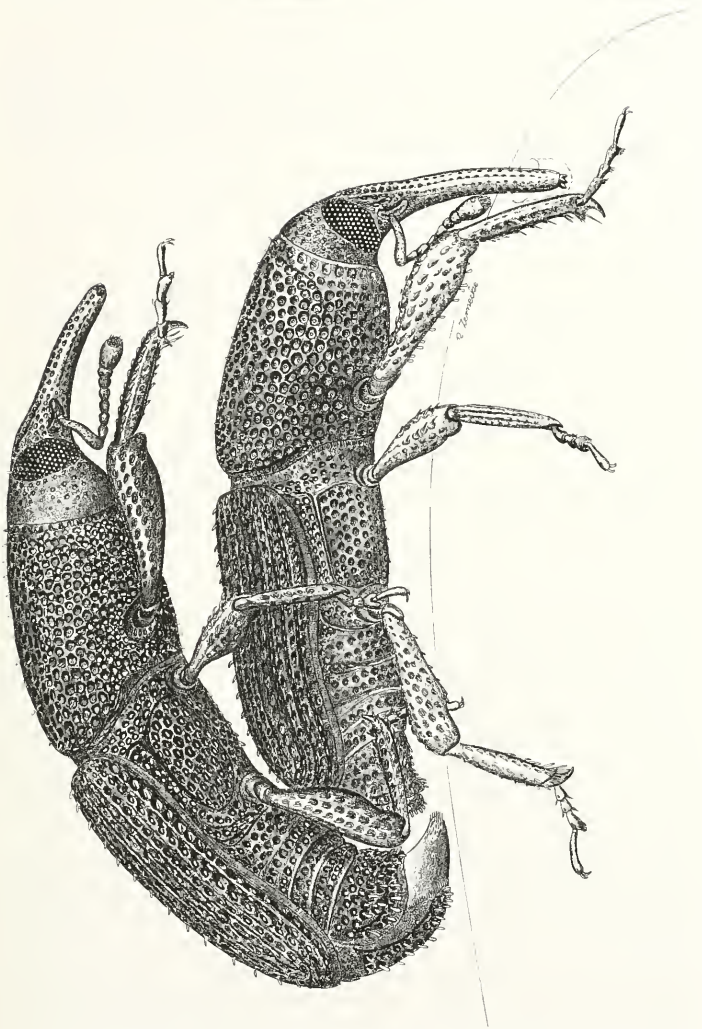

Abb. 1. Ein *Sitophilus oryzae* (L.)-Männchen in lockerer Anliegerstellung auf einem bohrenden Weibchen. Die Vorderbeinen sind abgespreizt, die Kelle (letztes Tergit) ausgefahren. Vorlage dieser Zeichnung waren tote Tiere.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

schaltetem Kaltlicht beobachtet. Spätestens am folgenden Tag nach dem Umsetzen legte sich das unruhige Umherlaufen und die Käfer verhielten sich dann relativ ungestört vom Licht. Größter Wert wurde auf eine erschütterungsfreie Umgebung gelegt. Aus diesem Grunde blieb eine gewählte Petrischale wochenlang auf einem in zwei Horizontalrichtungen beweglichen Objekttisch (um Bildfeldverschiebungen zuzulassen) unter einem Stereomikroskop. Die Tiere wurden täglich möglichst lange und oft durchgehend beobachtet. Die reinen Beobachtungszeiten summierten sich bei *S. oryzae*, *S. zeamais* und *S. granarius* auf insgesamt etwa 180, 80 und 50 h.

2. Verhaltenselemente

2.1 Rüsselbewegungen

Der Rüssel wird in vielfältiger Weise eingesetzt: So bei der Kontaktaufnahme (Rüsselauflegen), bei Balzhandlungen (Rubbeln) und als Kampfwerkzeug (Peitschen, Schnippen und Hebeln). Bei *S. zeamais* kommt noch ein Trommeln und ein leichtes Rüsselzucken hinzu.

Rüsselauflegen: Die Rüsselspitze wird am Partner aufgelegt oder tastet ihn ab (z.B. bei der Kontaktaufnahme).

Rüsselrubbeln (head-wagging, HOLLOWAY & SMITH 1987): Der am Partner aufgelegte Rüssel reibt über wenige Porenpunkte nach rechts und links. Die Bewegung wird allein durch Kopfdrehen erzeugt, der übrige Körper bleibt ruhig. Davon unterscheidbar ist (besonders bei *S. granarius*) ein weites Rüsselrubbeln, bei dem der Rüssel mit abruptem Anschlag die Nähe der Halsschildränder erreicht. Beim Weg über das Halsschild wird der Rüssel leicht angehoben und kann auch ein wenig darüberschleifen.

Peitschen (sweeping, swatting, JOHNSON 1982): Beim Peitschen schlägt der Rüssel kraftvoll nach rechts und links. Der Schwenkbereich vergrößert sich meist rasch, sodaß nicht nur der Rüssel, sondern der ganze Körper nach rechts und links schwenkt. Am bestiegenen Partner können die Peitschenhiebe in ihrer Stärke dadurch erhöht werden, daß der Rüssel erst seitlich am Partner anschlägt, bei weiterschwenkendem Körper etwas zurückbleibt, um dann mit hohen Andruck über den Partner zu raspeln.

Schnippen: Beim Schnippen wird der Kopf kräftig hochgeworfen. Ein leichtes Vorgehen des Körpers kann die Schnippbewegung unterstützen.

Hebeln: Der Rüssel wird in einen Spalt geschoben, z.B. zwischen die Körper eines kopulierendes Paares (insertion of a snout between a pair in copula, JOHNSON 1982), um ihn durch Kopfbeugen mit Hebelkraft zu erweitern.

Trommeln: Der Rüssel vibriert mit hoher Frequenz und minimalen Ausschlägen auf und ab. Er wird meist an ein Körperteil eines Artgenossens angelegt, auf das sich dann die Vibrationen übertragen. Dieses hochfrequente Trommeln wurde nur bei *S. zeamais* beobachtet (s. auch JOHNSON, 1983); die beiden anderen Arten können in ähnlicher Weise mit dem Rüssel gegen den Partner wippen.

Rüsselzucken: Der Rüssel zuckt minimal hoch und fällt wieder zurück, oft ohne den Partner dabei zu berühren. Dieses Rüsselzucken wurde vor allem bei *S. zeamais* beobachtet. Gelegentlich kommt bei jeder Zuckbewegung das letzte Tergit in kleinen Stößen heraus.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

2.2 Kellenbewegungen

Als Kelle soll hier das letzte Tergit (hidden last tergite, RICHARDS 1947) bezeichnet werden, das bei den *Sitophilus*-Arten besondere Funktionen übernimmt. Es ist im Ruhezustand unter dem Pygidium verborgen. Auch bei den Weibchen ist ein ähnlich gestaltetes Tergit unter dem Pygidium verborgen, das z.B. zum Feststampfen und Glattstreichen eines Sekrettropfens zum Versiegeln einer Eigrube gebraucht wird. Die Kelle der Männchen ist kompakter, breiter und stumpfer als das weibliche Äquivalent und der apikale Rand ist mit Tasthaaren gesäumt.

Kellenunterhalten: Die weit ausgefahrene Kelle legt sich schützend um oder nahe an die weiblichen Abdomenspitze. Sie ist nach verschiedenen Seiten geringfügig justierbar und betastet manchmal wiederholt die weibliche Abdomenspitze.

Kellenpumpen: Die Kelle bewegt sich vor und zurück und kommt dabei nur wenig zum Vorschein. Ein dem Kellenpumpen äquivalentes Verhalten der Weibchen beschreiben LEVINSON & KANAUJIA (1982) als: ".. cessation of feeding, accompanied by frequent protrusion and retraction of the ovipositor."

Kellenstöße: Die Kelle wird stoßweise ausgefahren (ohne dabei wieder zurückzufallen), maximal bis zur halben Ausfuhrlänge (das weitere Ausfahren geht dann gleitend). Die Stoßlänge ist minimal und dürfte die Länge der Kellentasthaare kaum überschreiten.

Stößt die ausfahrende Kelle gegen einen Gegenstand, wird sie meist kurzfristig zurückgezogen und später erneut langsam ausgefahren und untergehalten. Bei den Kellenstößen wird die Kelle manchmal auch am Partner aufgesetzt und bewirkt ein ruckartiges Anheben des eigenen Abdomens. Kämpfe werden oftmals zur Ausführung der Kellenstößen oder Kellenpumpen unterbrochen. Der Aedeagus liegt an der Innenwölbung der Kelle an und macht die anfänglichen Bewegungen der Kelle mit.

2.3 Beinbewegungen

Den einzelnen Beinpaaren können gewisse Aufgaben zugeordnet werden: Die Vorderbeine, das stärkste Beinpaar, können sich kräftig am Korn oder Partner festkrallen; um sich locker am Partner festzuhalten, werden vor allem die Mittelbeine, das schwächste Beinpaar, verwendet; die Hinterbeine der Weibchen werden gelegentlich tastend nach oben geführt und kontrollieren den Rückenbereich. Die Beine sind frei und unabhängig voneinander beweglich. Alle Beine der Männchen können sich animierend betätigen. Dabei streicheln die Männchen mit einem Bein oder mit bis zu vier Beinen gleichzeitig oder paarweise abwechselnd über die Oberfläche des Partners. Die Tarsen können entweder flach aufgesetzt wischen oder werden hochgeklappt und die Schienendornen raspeln oder zupfen an den Porenpunkten.

Ein Vorderbein kann in einfacher Weise quer oder längs über das Halsschild raspeln oder beide Vorderbeine sind aktiv und streicheln mit umherkreisenden Bewegungen. Die Streichelbewegungen der Mittelbeine und gelegentlich der Hinterbeine sind oftmals in einen komplexen Bewegungsablauf eingebettet, den man aufgrund der tastend-suchenden Bewegungen als Fingern bezeichnen könnte. Es beginnt meist mit einem Eigenstreicheln, bei dem die Beine wiederholt über den eigenen Elytrenrand streichen, gefolgt von einem Raumabtasten, das von einem schwachen Beinzittern begleitet werden kann und einem abschließenden Partnerstreicheln, bei dem die Beine mehrere Male über Körperteile des Partners geführt werden. Beim Beinzittern sind die Mittelbeine meist gestreckt, die Hinterbeine meist angewinkelt. Ein spezielles Hinterbeinstreicheln während der Balz wird weiter unten beschrieben.

Bei *S. zeamais* kann das Vorderbeinstreicheln besonders abwechslungsreich sein, wobei das Wischen und Raspeln abwechselnd oder gleichzeitig ablaufen kann. Oder die Vorderbeine betasten den Partner in hochfrequent zitternder Weise lateral ab und schwingen oft nach jedem

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

schnellen Abtasten nach außen, das dann wie ein Beinschlagen aussieht. Auch die Hinterbeine können das Pygidium hochfrequent betasten, während sich die Mittelbeine meist streichelnd betätigen.

Bei *S. granarius* ist das Beinstreicheln meist einfacher gestaltet, doch kann er (bei frischen Körnern und nach Rivalenkontakt) ebenso ausdauernd sein. Alle Beinpaare können den Partner in langsam trippelnder Weise bearbeiten. Die Vorderbeine gleiten oftmals quer über das Halsschild. Die Hinterbeine können über das Pygidium kreisen oder betasten es zitternd und geben die Bewegung weiter an die Mittelbeine, die sich dann streichelnd betätigen. Auch ein Eigenstreicheln mit den Hinterbeinen kommt gelegentlich vor.

Die Käfer zeigen ein geringes Putzverhalten und sind beim Aufenthalt an trockenen Körnern oft ganz mit Fraßmehl überpudert. Gelegentlich ziehen sie ihre Fühlerkeule unter den Tarsen oder zwischen den Schienendornen eines aufgesetzten Vorderbeines hindurch. In feucht-schimmeligen Kornhaufen, in denen sie sich optimal entwickeln, bleiben sie hingegen äußerst sauber.

2.4 Positionen am Partner

Am Partner können die verschiedensten Positionen für kurze Zeit oder über mehrere Stunden eingenommen werden, vorzugsweise eine körperparallele. Der Partner kann gleich- oder gegensinnig, halb oder ganz, dorsal, lateral oder ventral bestiegen werden. Die Kelle kann dabei ausgefahren werden oder nicht, der Rüssel angelegt sein und vieles mehr. Manchmal bleiben die Männchen auch nur mit einem Bein oder der Rüsselspitze in Kontakt zum Partner. Bei *S. oryzae* kann deutlich zwischen einer lockeren und einer festen Anliegerstellung unterschieden werden.

Lockeres Anliegen: Das Männchen steht meist etwas schräg über dem Weibchen und hält sich vorzugsweise mit den Mittelbeinen fest. Die Vorderbeine können abgespreizt oder auch ein Hinterbein erhoben sein. Die ausgefahrene Kelle wird in etwa unter die Abdomenspitze gehalten, ohne sie jedoch zu berühren.

Festes Anliegen: Das Männchen hat die Kopulationsstellung erreicht, ohne den Aedeagus einzuführen. Die Kelle umfaßt die Abdomenspitze des Weibchens. Die Vorderbeine umgreifen den Partner oder liegen am Halsschild auf. Die Ausrichtung ist nur geringfügig schräg.

Gegensinniges Anliegen: Das Männchen sitzt kopfhinten auf dem Partner. Sein Rüssel ruht am Elytrenabsturz. Die ausgefahrene Kelle liegt am Rüssel des Partners auf.

Klammergriff: Der Partner wird kraftvoll umklammert, entweder das Weibchen dorsal während der Kopulation oder zwei kämpfende Männchen umklammern sich gleich- oder gegensinnig von beliebiger Seite.

3. Das Paarungsverhalten

Die Eiablage (einschließlich der Auswahl des Korns, dem Aushöhlen und abschließendem Versiegeln der Eigrube) erfordert einen erheblichen Zeit- und Energieaufwand. Die Weibchen haben im Gegensatz zu den Männchen einen viel höheren Nahrungsbedarf und fressen auch zwischendurch an ausgehöhlten Fraßlöchern. Zur Kopulation wird die Bohr- oder Fraßtätigkeit meist eine Zeitlang unterbrochen. Die vordringlichen Aufgaben der Männchen bestehen aus sehr langen Bewachungszeiten am Weibchen und einer gewissen Kontrolle der nächsten Umgebung. Sie sind weniger geschickt, ein Korn anzubohren und erweitern meist bestehende Fraßlöcher.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

3.1 Annäherung

Geleitet von fraßstimulierenden (BISHARA 1967, DONAT 1970, KANAUJIA & LEVINSON 1981 u.a.) und artspezifischen Duftstoffen (SHARMA & DEORA 1982, PHILLIPS et al. 1981) erkunden die Käfer einen Kornhaufen und gehen in dessen Tiefe (BROWNING 1947, SURTEES 1963, LONGSTAFF 1981). Alleinstehende Männchen können ortstreu in einer Erweiterung zwischen den Körnern verweilen, deren Ritzen sie nach allen Richtungen erkunden, um dann bei fehlendem Kontakt mit Artgenossen ihren Aktionsradius nach und nach zu erweitern. Bei Dunkelheit finden mehr Kopulationen statt (MÜLLER 1927, KRAUTWIG 1930) als im Hellen, weshalb die visuelle Wahrnehmung bei der Kontaktaufnahme eine untergeordnete Rolle spielen sollte. Die geknieten Fühler betätigen sich meist tastend oder wippen alternierend. Beim schnellen Lauf werden sie oft unbeweglich nach vorne gehalten und weichen bei Berührung eines Gegenstandes sofort zurück oder tasten ihn ab.

Oft scheinen die Männchen (im Normalgang) rein zufällig auf Artgenossen zu stoßen. Doch gibt es auch ein Anpirschen an Weibchen. Die Ortsveränderungen der Männchen können unmerklich langsam sein und vom Beobachter erst nach mehreren Minuten durch einen Positionsvergleich bemerkt werden. Im Pirschgang wird immer nur ein Bein tastend vorangesetzt (z.B. durchschnittlich alle 20 sek) während der übrige Körper absolut ruhig bleibt. Körpervorschub und Beinvorsetzen sind zeitlich getrennt. Bei den Weibchen wurde auch ein Wegpirschen beobachtet, die sich extrem langsam unter einem lockeren Anlieger vorschoben, bis sie nur noch halb unter ihm waren, um dann plötzlich schnell wegzulaufen.

3.2 Besteigen

Bei jeder Kontaktaufnahme (auch bei sich anpirschenden Männchen) wird der Partner zuerst mit dem Rüssel betastet. Auch die Fühler tasten oder gleiten über die Oberfläche oder wippen geringfügig. Meist wird der Partner langsam und vorsichtig (fast nie leicht beschleunigt) bestiegen. Der Besteiger nimmt meist eine gekrümmte Haltung ein, senkt den Vorderkörper und führt die ausgefahrene Kelle nahe an die weibliche Abdomenspitze heran. Einige Männchen geben sich sogleich mit einem Vorderbeinstreicheln zu erkennen: Dieses Streicheln bei *S. oryzae* entspricht bei *S. granarius* eher einem Tapsen, bei *S. zeamais* hingegen einem temperamentvollen Schlagen. Im Gegensatz zu den *S. oryzae*-Männchen, die nur an vollständig bestiegenen Partnern mit dem Rüsselrubbeln beginnen, rubbeln *S. zeamais*-Männchen auch schon neben dem Partner stehend und rubbeln gelegentlich an Weibchen, die sich unter einem Anlieger befinden. An tief im Fraßloch steckenden Weibchen, die nicht vollständig bestiegen werden können, rubbeln oder trommeln *S. zeamais*-Männchen oftmals an der Abdomenspitze, zucken gelegentlich mit dem Rüssel oder versuchen sie herauszuhebeln.

Ein häufiges Kommen und Gehen am Weibchen praktizieren einige Männchen und können auf diese Weise die nähere Umgebung kontrollieren. Als Beispiel wird das variationsreiche Verhalten eines *S. zeamais*- Rivalen angeführt, der nach siegreicher Vertreibung eines anliegenden Männchens vorerst aggressiv zum eroberten Weibchen zurückkam. In den folgenden halben Stunden hat er das Weibchen dann jeweils 13-, 14-, 8-, 3-, 8-, 6-, und 6 mal für anfänglich kurze, später längere Zeit verlassen. In seiner Abwesenheit bestieg er insgesamt 14 mal ein anderes Männchen, vertrieb es 7 mal mit Peitschenhieben und fuhr 3 mal danach seinen Aedeagus aus, 2 mal nach der ersten und 1 mal nach der zweiten Vertreibung. In den Anwesenheitszeiten hat er in der ersten halben Stunde 36 mal das Weibchen rubbelnd stimuliert, 17 mal davon am Pygidium, zuckte 13 mal deutlich sichtbar wiederholt mit dem Rüssel, erneuerte 7 mal erregt trippelnd seine Position auf ihm ohne zu wenden, wendete 20 mal auf ihm und umkreiste 3 mal das Weibchen kontaktnah. Die Anwesenheitszeiten und Stimulationen am Weibchen wurden im Laufe der Zeit geringer und das kontrollierte Gebiet wurde nach und nach bis auf einen Radius von 4 Kornlängen ausgedehnt.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

3.3 Anliegen

Einige Männchen sitzen so locker auf dem Weibchen, daß sie den Halt verlieren und abrutschen oder sich vom Weibchen wie ein lebloses Korn wegdrücken lassen, um sich danach wieder extrem langsam heranzuschieben. Sobald sich das Weibchen vorwärts bewegt, lösen lockere Anlieger häufig den Griff und bleiben zurück. Stößt das Weibchen an die Vorderbeine des Männchens, werden diese noch höher gehalten oder spätestens dann abgespreizt. Auch schwache Erschütterungen können ein Vorderbeinabspreizen auslösen. Einige Männchen wenden aus der gleichsinnigen für längere Zeit in die gegensinnige Anliegerstellung und spreizen auch hierbei gelegentlich die Vorderbeine ab. Bei *S. granarius* konnte kein Vorderbeinabspreizen beobachtet werden.

Der Übergang zum festen Anlieger steht meist in Verbindung mit einem Streicheln oder Rubbeln. Anlaß dazu ist manchmal eine gegebene Störung (ein Rivale berührt das Paar). Die Weibchen hören bei Beginn der festen Anliegerphase oftmals zu bohren auf und bleiben mehr oder weniger lange absolut ruhig. (Ein Weibchen, das 200 min absolut ruhig blieb, wurde schließlich verlassen.) Selbst nach der Fertigstellung der Eigrube und dem Wenden zur Eiablage lassen einige Weibchen noch eine 3-Stunden-Kopulation zu, während andere fliehen und ihre mühevolle Arbeit im Stich lassen, wenn ein bis dahin lange geduldetes Männchen in die feste Anliegerstellung übergeht.

Auch feste Anlieger, die weniger schnell von gestörten Weibchen ablassen, trennen sich dennoch meist bald nach Überquerung einiger Körner. Ein Abstreifen oder Abwerten der Männchen, wie in der Literatur mehrmals beschrieben, wurde niemals beobachtet. Ein fester Klammergriff sollte dies verhindern können und die Hinterbeinabwehr scheint eher den Charakter einer Abstiegsaufforderung zu haben. Dazu zwei Beispiele aus Beobachtungen an *S. zeamais*: Ein Weibchen drückte nicht, sondern klopfte wiederholt mit den Hinterbeinen seitlich gegen das Männchen, bis dieser schließlich zur nichtklopfenden Seite überwechselte. Ein anderes Männchen blieb einmal 2 h 27 min rittlings in typischer Haltung (nur die Mittelbeine angeklammert, die anderen aufgelegt) auf einem umherlaufenden Weibchen und wurde trotz seines leichten Haltes nicht abgeworfen.

3.4 Balz

Die Balzhandlungen werden entweder "nach Bedarf" (bei Annäherung eines Rivalen, bei unruhig werdenden Weibchen oder zu Beginn der Paarung) ausgeführt oder laufen in einem langanhaltenden, regelmäßigen Rhythmus ab. Bei *S. oryzae* können zwei Balzphasen, eine Beuge- und eine Rubbelphase unterschieden werden, die abwechselnd nacheinander ablaufen und jeweils (von wenigen Sekunden) bis zu etwa 20 Minuten andauern können. Die Balz beginnt oft aus der festen Anliegerposition mit der Beugephase.

Beugephase: Der Körper wird im Rhythmus von ungefähr 1,5 sek gebeugt und gestreckt, mit der Knickstelle an der Halsschildbasis. Die Kelle kann an der weiblichen Abdomenspitze hin- und herrutschen; manchmal betätigen sich die Hinterbeine regelmäßig zupfend. Zwei Beugearten können unterschieden werden: Ein schwaches Körperbeugen, bei dem das Männchen nur leicht anliegt und keine erkennbaren Bewegungen auf das Weibchen überträgt und ein starkes Körperbeugen, bei dem der Rüssel kräftig auf das Halsschild des Weibchens drückt und es zu einer Bewegung forciert, die an den Nagerhythmus erinnert.

Die Beugephase beginnt oftmals mit einem einleitenden Hinterbeinstreicheln. Hierbei wird das Abdomen mit zurückgezogener Kelle soweit angehoben, bis die Hinterbeine den Elytrenabsturz erreichen. Unter ständigem Hinterbeinstreicheln (zuerst wischend, zuletzt ventral am Abdomen zupfend) und Körperbeugen wird dann das Abdomen wieder langsam abgesenkt und die Kelle wieder behutsam an die weibliche Abdomenspitze herangeführt. Bei fortgeschrittener Balz kann das einleitende Hinterbeinstreicheln auch entfallen und das Körperbeugen mit dicht angelegter Kelle beginnen.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

Rubbelphase: Mit meist eng angelegter Kelle und herabgebeugtem Vorderkörper rubbeln die Männchen intermittierend jeweils durchschnittlich etwa (8 ± 4) mal über etwa 2 bis 5 Porenpunkte und wiederholen dieses Rubbeln etwa alle 6 oder 12 sek. Ihr Rüssel liegt dabei je nach ihrer Größe an der Halsschildbasis oder der Stirn des Weibchens auf. Am Ende einer Rubbelphase überbrückt ein besonders langes Rubbeln (über 20 bis 30 mal hin und her) die letzten beiden Rubbelperioden zur Einleitung der darauffolgenden Beugephase. Auch während der Beugephase kann anfänglich noch etwas gerubbelt werden, sodaß sich dann die beiden Balzphasen zeitlich überlappen. Ein Vorderbeinstreicheln quer über das Halsschild oder streichelnde Hinter- und Mittelbeine unterstützen gelegentlich die rostralen Stimulationen.

Bei unruhig werdenden Weibchen kann das Rubbeln durch Erhöhung der Amplitude, Dauer und Frequenz intensiviert werden und sich bis zu einem fast kontinuierlichen Rubbeln ausweiten. Bei Rivalenkontakt wird - im Gegensatz zu *S. granarius* - der Rhythmus meist unverändert beibehalten oder Weibchen und Männchen bleiben augenblicklich absolut ruhig.

Bei balzenden *S. zeamais*-Männchen weist die Abfolge der Bein- und Rüsselbewegungen (Wischen, Raspeln, Schlagen und zitterndes Abtasten der Beine, Rubbeln und Zucken des Rüssels) eine gewisse Variabilität auf. Auch hier können sich zwei abwechselnde Balzphasen einstellen, eine Beugephase, wie bei *S. oryzae*, und eine Hinterbeinstreichelphase. Ein *S. zeamais*-Männchen streichelte durchschnittlich mit jeweils 9 Hinterbeinstreichelbewegungen in 8,3 ± 1,1 sek intermittierend alle 20,7 ± 3,5 sek über die Abdomenunterseite des Weibchens. Bei der Hinterbeinstreichelphase gibt es häufig ein ähnlich ablaufendes, einleitendes Hinterbeinstreicheln, wie bei der Beugephase von *S. oryzae*. Die Hinterbeine beginnen dabei meist am Pygidium zu wischen und ein Körperbeugen bleibt aus. Ein anderer intermittierend ablaufender Balzrhythmus besteht aus einem zitternden Hinterbeinabtasten, das von einem Mittelbeinstreicheln und anschließendem Rüsselrubbeln überlappend abgelöst wird.

Auch *S. granarius*-Männchen zeigen ein ausdauerndes, intermittierendes Rüsselrubbeln und variierendes Beinstreicheln. Die Intensität der Bewegungen ist viel stärker von der Anwesenheit eines Rivalen oder der Unruhe des Weibchens abhängig als bei den beiden anderen Arten. Durch einen Rivalenkontakt kann ein Rüsselrubbeln ausgelöst und dann gegebenenfalls über längere Zeit beibehalten werden.

3.5 Kopulation

Bei der Kopulation nimmt das Männchen dieselbe enge Position (feste Anliegerstellung) auf dem Weibchen ein, die es schon in der Rubbelphase und am Ende der Beugephase erreicht hat. Ob sich ein Männchen in Kopulation befindet, kann mit Sicherheit nur an den Schwellbewegungen des Abdomens beurteilt werden (evtl. auch am leichten Fühlerwippen), sowie bei Kopulationsende, da hierbei der Aedeagus beim Herausziehen in seiner ganzen Länge sichtbar wird (nicht bei *S. granarius*-Männchen, die während der Kopulation nur die Aedeagusspitze einführen).

Der Kopulationsbeginn war in 5 beobachteten Fällen ziemlich genau 3 1/4 h nach der Eiablage. Eine Balz vor diesem Zeitpunkt blieb bei diesen Weibchen erfolglos, welche auch teilweise wieder verlassen wurden. Sind zwei Paare in einer Petrischale, scheinen die Kopulationen manchmal synchronisiert zu werden, was allerdings auch daran liegen könnte, daß während der Kopulation des einen Männchens das zweite Paar ungestört bleibt. In einem bemerkenswerten Fall kam ein Männchen (nach 1 h gegensinnigem Anliegen, 3 1/4 h nach der Eiablage) nach kurzem Körperbeugen sofort zur Kopulation und ein zweites Männchen, das dicht neben dem ersten Paar schon längere Zeit auf einem fressenden Weibchen gleichsinnig anlag, konnte es ihm unmittelbar darauf gleichtun und kam ebenfalls ohne sichtbare Balz zur Kopulation.

In manchen Fällen gestaltet sich die Aedeaguseinführung langwierig oder muß wieder abgebrochen werden. Ein Männchen mühte sich eine Dreiviertelstunde lang ab, bis es den Aedeagus vollständig einführen konnte, wobei es teilweise mit dem Rüssel zitterte und insgesamt 7 mal den Aedeagus bis maximal zur Hälfte wieder herauszog. Das Weibchen ist zumindest in

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

der ersten Zeit der Kopulation meist absolut ruhig. Einige lösen dabei ihren Halt und liegen mit von sich gestreckten Beinen auf der Seite oder auf dem Rücken. Selten führen die Weibchen bei fortgeschrittener Kopulation mit dem Kopf pumpende Bewegungen aus. Auch bei der Kopulation zeichnen sich zwei abwechselnde Phasen ab, die sich in der Stärke der Abdomenschwellungen unterscheiden. Die Phasendauer ist nicht regelmäßig.

Starke Abdomenschwellphase: Die Periodenlänge der Schwellungen beträgt (ebenso bei *S. zeamais*) etwa 40,5 ± 1 sek (bei 18 °C) und wird über einen langen Zeitraum konstant gehalten. Die Schwellung selbst (bei der die Kelle um etwa Schienenbreite weiter herauskommt) dauert etwa 16,6 ± 2 sek an und hat ihr Maximum nach etwa der halben Zeit. Beim Abschwellen kann die Abdomenspitze noch einige Male leicht vor- und rückpumpen. Zuletzt führt das Männchen seine Abdomenspitze an die weibliche heran und drückt sie meist etwas nach oben. Die Fühler wippen leicht im Takt der Schwellungen. Ein schwaches Rüsselrubbeln (meist weniger als 4 mal hin und her) kann zu Beginn oder auch am Ende der Schwellung ausgeführt werden. Manchmal wird der Rüssel dabei nicht abgesenkt und die Bewegungen vollziehen sich in der Luft. Manchmal richten sich die Männchen regelmäßig bei den Schwellungen besonders weit auf, was wie ein tiefes Aufatmen aussieht, oder der Körper ruckt ein wenig.

Bei *S. granarius* bleibt die Periodenlänge der Schwellungen nicht konstant, sondern geht kontinuierlich zurück (z.B. in 40 min von 100 auf 85 sek oder in 60 min von 126 auf 114 sek). Die An- und Abschwellzeiten sind demgegenüber konstant und beginnen mit kurz aufeinanderfolgenden Abdomenstößen (etwa 35 bis 40 Stöße in 25 ± 2 sek), gefolgt von einer starken Abdomenschwellung, die nach etwa 7 sek wieder abklingt.

Schwache Abdomenschwellphase: Sie liegt vor, wenn starke Abdomenschwellungen fehlen. Oftmals scheinen die Käfer eine Pause einzulegen, und es sind keine oder nur äußerst schwache Bewegungen zu sehen. Anderntalls sind kurze, schnelle Abdomenstöße erkennbar, die regelmäßig ausgeführt werden. Ein schwaches Rüsselrubbeln kann beibehalten werden.

3.6 Postkopulatives Verhalten

Aedeagusausfahren: Nach einem mehr oder weniger ausgiebigem Kellenpumpen wird der Aedeagus abseits vom Weibchen meist in seiner ganzen Länge ausgefahren. Selten wird dabei (jedoch bei allen 3 Arten) der Präputialsack sichtbar und bläht sich pumpend auf und ab.

Sekretabgabe: Das Weibchen setzt einen Sekrettropfen, wie er zum Versiegeln einer Eigrube verwendet wird, auf das Korn ab. Die Tropfenspitze wird zu einem Faden ausgezogen und erhärtet rasch.

Ein postkopulatives Aedeagusausfahren kann kurz nach Kopulationsende noch auf dem Rücken des Weibchens stattfinden, meist jedoch erst nach dem Abstieg innerhalb von etwa 9 min. Verzögerungen bis zu einer halben Stunde ergeben sich, wenn ein Rivale erst vertrieben werden muß. Manchmal unterbleibt das Aedeagusausfahren oder scheint in keinem Zusammenhang mit einer Kopulation zu stehen. Die Weibchen geben gelegentlich unmittelbar nach oder vor der Aedeagusausführung einen Sekrettropfen ab.

S. zeamais-Männchen fahren ihren Aedeagus bald nach Kopulationsende aus; unter den Versuchsbedingungen von WALGENBACH & BURKHOLDER (1987) durchschnittlich nach 3,8 min. Oftmals wird der ausgefahrene Aedeagus über die Kornoberfläche gestriffen. Ein Aedeagusausfahren erfolgt bei dieser Art auch häufig nach einem Kopulationsversuch an einem Rivalen.

Bei *S. granarius* konnte nur einmal ein postkopulatives Aedeagusausfahren und Ausstülpen des Präputialsackes beobachtet werden. Eine heftige Reaktion löste die Sekretabgabe eines Weibchens bei einem gegensinnig anliegenden Männchen aus, das daraufhin kurzzeitig über die Elytren des Weibchens peitschte und anschließend in die gleichsinnige Anliegerstellung wendete.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

4. Das Kampfverhalten

Umherlaufende Männchen werden bei Begegnungen mit einem Rivalen oder einem Paar in den seltensten Fällen sofort aggressiv. Ausnahmen machten einige Männchen, die nach Kopulationsende gegen ein benachbartes Paar sofort heftig kämpfend vorgingen. Den Kampfhandlungen geht fast immer ein vorsichtiges Erkunden voraus oder manchmal ein wiederholtes Annähern.

Die Kämpfe beinhalten nicht, wie bei anderen Rüssel- und Blattkäferarten (ZERNECKE 1990), ein Festhalten der Beine, weder mit einem Biß (dazu sind die Mandibeln zu klein), noch mit einer tibiofemoralen Beinschere (Schenkelzähnchen fehlen), sondern vor allem ein Schnippen, Peitschen oder Abhebeln des Gegners, wozu der Rüssel als universelles Sondierungs- und Kampfwerkzeug eingesetzt wird.

Ein Männchen besteigt entweder den Gegner (Aufreittaktik) oder bleibt ihm gegenüber (Aufstelltaktik) und kann irgendwann aggressiv werden (Angriffstaktik). Außerdem kommen Nachkämpfe vor.

4.1 Aufreittaktik

Das Besteigen männlicher Artgenossen unterscheidet sich oft nicht vom Besteigen eines weiblichen Artgenossens und kann mit Elementen des Anpirschens und der Balz verbunden sein. Das Geschlecht des Partners scheint spätestens nach einem Kopulationsversuch erkannt zu werden, wenn nicht schon viel früher.

An einem Paar, bei dem der männliche Partner (Besitzer) mit ausgefahrener Kelle anliegt oder in Kopulation ist, kann ein Besteiger unmöglich seine Kelle richtig plazieren. Einige Besteiger wenden daraufhin mehrmals und versuchen wiederholt die Kelle anzulegen. Andere betasten nach dem ersten Kopulationsversuch den Bestiegenen lateral und schieben ihren Rüssel kurz zwischen das Paar. Wieder andere werden aggressiv, beginnen zu peitschen und verlassen oftmals rückwärtsgehend und dabei weiterpeitschend den Bestiegenen, der nach einer solcher Behandlung manchmal vom Weibchen abläßt. Selbst alleinstehende, unwillige Weibchen können gleichermaßen mit Peitschenhieben traktiert werden, wodurch sie vertrieben werden.

Die Vertreibung alleinstehender Rivalen läuft meist wie folgt ab: Gelegentlich nach kurzen Balzhandlungen (ein Rüsselrubbeln oder bei *S. zeamais* auch noch ein Rüsselzucken mit gleichzeitigen Kellenstößen) wird eine feste Anliegerstellung eingeleitet und meist innerhalb einer Minute ein Kopulationsversuch unternommen. Der Aedeagus bleibt 1 bis 4 min eingeführt und wird erst bei der Ausführung in seiner ganzen Länge sichtbar. Anschließend beginnt der Besteiger über das Halsschild zu peitschen und peitscht weiterhin beim Rückwärtsabsteigen über die Elytren. Danach wird manchmal ein postkopulatives Aedeagusausfahren ausgeführt. Andere Nicht-aggressiv-Werdende betasten den Gegner nochmals mit dem Rüssel bevor sie meist rückwärts, manchmal auch vorwärts, von ihm absteigen.

4.2 Aufstelltaktik

Ein Rivale nähert sich einem Paar, ohne es zu besteigen. Selten bleibt er für längere Zeit neben dem Paar in Warteposition, um evtl. nach Kopulationsende das Weibchen zu übernehmen. In der Regel versucht er mit dem Rüssel in Kontakt zum Weibchen zu kommen. Ein locker anliegendes Männchen kann entweder entsprechend dem Vormarsch des Rivalen zurückweichen (Zurückweichtaktik) oder leistet geringen Widerstand und versucht seine Position zu bewahren (Positionsbewahrungstaktik).

Bei der Zurückweichtaktik darf der Rivale unter den gespreizten Vorderbeinen hindurchgehen und beim Rüsselabtasten am Weibchen den Besitzer leicht wegdrücken. Manche Besitzer gehen rückwärts vom Weibchen und bleiben nur mehr mit dem Rüssel in Kontakt zur Abdomenspitze. Dadurch rücken sie außerhalb des Tastbereiches des Rivalen und verhindern gleichzeitig, daß dieser die Anliegerposition vollständig einnehmen kann. Viele Rivalen gehen anschließend

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

von selbst; bei anderen genügt ein leichtes Schnippen, um sie zum sofortigen Gehen zu bewegen. Bei aggressiv werdenden Rivalen kann diese Zurückweichtaktik dazu führen, daß der Kampf neben dem Weibchen ausgetragen wird. Wurde der Besitzer halb oder ganz bestiegen, könnte man von einer Abrücktaktik sprechen.

Bei weder zurückweichenden noch aggressiv werdenden Besitzern kann der im Pirschgang vorgehende Rivale sich als zweites Männchen am Weibchen anschmiegen. Er kann sich hierbei parallel neben dem Besitzer oder ihm frontal gegenüber aufstellen. Beide Männchen können versuchen, ihre Position zu halten oder geringfügig zu verbessern und auf diese Weise den Kontrahenten extrem langsam abdrängen. Mit solch einer Positionsbewahrungstaktik standen sich einmal zwei Männchen 2 ½ h auf einem Weibchen gegenüber. Mehrmals wurde ein Vorderbein zur Positionsverbesserung umgesetzt. Dann entlud sich die Spannung plötzlich in einen harten Kampf mit Schnippen und Peitschen. Dieser plötzliche Wechsel in einen heftigen Kampf ist typisch. Es gibt aber auch kampflose Lösungen: Nachdem ein *S. zeamais*-Männchen nach einer guten Stunde langsam abgedrängt wurde, ging es schließlich um den Rivalen herum und drückte nun von der anderen Seite mit abgespreizten Vorderbeinen seinen Kontrahenten ganz langsam vom Weibchen, bis er schließlich aggressionslos ging.

4.3 Angriffstaktik

Die übliche Angriffstaktik bei zwei sich gegenüberstehenden Männchen ist das Schnippen. Hierbei kann ein schwächerer Gegner schon mal den Halt verlieren und im kurzen Bogen weggeschleudert werden. Zum Schnippen kann auch noch ein Peitschen hinzutreten, wodurch die Schlagzone vergrößert wird. Äußerst selten greifen die Vorderbeine vor und zupfen am Gegner. Bei *S. zeamais*-Männchen können Rüsselgefechte mit einem hohen Sychronisationsgrad entstehen, wobei am Ende eines jeden Peitschenhiebes auch noch versucht wird, den Rüssel des Gegners zu unterfahren und ihn wegzuschnippen.

Anders sehen die Kämpfe an einem kopulierenden Besitzer aus, der, wenn nicht der Rivale zufällig über seinen Rüssel steigt, keine andere Abwehrmöglichkeit hat, als sich fest an das Weibchen zu klammern. Der Rivale hingegen kann sich Zeit lassen und in aller Ruhe die beste Angriffsmöglichkeit auskundschaften. Meist geht er um das Paar herum und sucht einen Spalt zwischen den Kopulierenden. Der erfolgversprechendste Angriffspunkt scheint unter der Kehle des Besitzers zu liegen, wenn der Rivale seinen Rüssel von vorne unter Kopf und Brust des Gegners hebelnd vorantreibt. Einige Besitzer klammern sich jedoch von vornherein mit vorgestrecktem Rüssel so fest an das Weibchen, daß selbst diese wirkungsvolle Trenntaktik versagt und der Rivale erst gar nicht seinen Rüssel weit genug dazwischenschieben kann. Angreifende Männchen unterbrechen das Hebeln gelegentlich, um mit dem Rüssel gegen den Widersacher zu wippen (bei *S. zeamais*-Männchen, um zu trommeln).

Der Rubbelbereich wird bei *S. granarius* oftmals von den Rivalen gemieden, die bei frontaler Annäherung mehrmals zur nicht-rubbelnden Seite überwechseln oder eine ruhigere Angriffsstelle im rückwärtigen Bereich des Paares suchen. Oft beginnt der Besitzer erst bei Annäherung eines Rivalen mit regelmäßigem Rüsselrubbeln und verschiebt den Rubbelbereich geringfügig zu der Seite, an der sich der Rivale aufhält. Ein Hebeln (Rüssel wird gesenkt) wurde bei *S. granarius* nicht beobachtet, sondern stets ein Drücken oder Schnippen (Rüssel wird gehoben).

Einige Rivalen greifen das verpaarte Weibchen an und versuchen, ihren Rüssel aus der Eigrube zu hebeln oder zu heben. Tief genug versenkte Rüssel werden weniger leicht herausgehoben. Nach Verlust der Eigrube suchen die Weibchen meist das Weite und die mit ihnen verpaarten Besitzer lassen bald von ihnen ab. Die Trennung eines Paares ist auf diese Weise zwar weniger kraft- und zeitaufwendig als die oben beschriebene Trenntaktik, doch führt sie auch nicht zur unmittelbaren Eroberung eines Weibchens. Unterschiede in der Häufigkeit des Rüsselherausheben und der Wiederauffindrate verlorener Eigruben scheinen zwischen *S. granarius* und *S. oryzae* zu bestehen.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

4.4 Nachkampf

Fortlaufende Männchen geraten sehr schnell aus dem unmittelbaren Wahrnehmungsbereich des Aggressors. Vertolgungen werden meist nach etwa einer halben Körperlänge abgebrochen und machen Richtungsänderungen des Flüchtigen nicht mit. Siegreiche Männchen drücken sich nach Vertreibung eines Rivalen oft zwischen die Körner und verschieben diese oder schnippen energisch gegen ein Korn. Mit diesem Rumoren könnten Territorialansprüche über Erschütterungssignale bekanntgeben werden. Bei der Rückkehr zum Weibchen ist der Sieger meist noch aggressiv und schnippt gegen das Weibchen oder hebelt an ihrem bohrenden Rüssel. Nachdem das Weibchen die Aggressionen erduldet ohne sich zu wehren, beruhigt sich das Männchen schnell.

Einige Rivalen kommen wiederholt zurück und stellen sich dem Paar gegenüber oder beginnen zu kämpfen. Bei einer wiederholten Begegnung zweier Männchen abseits vom Weibchen zitterte das als Sieger hervorgegangene Männchen einmal mit den angewinkelten Hinterbeinen, worauf beide wieder getrennter Wege gingen. Verbitterte Nachkämpfe entstehen dann, wenn ein Männchen ein anderes (meist ventroventral, gleich- oder gegensinnig) besteigt und mit festem Klammergriff für länger Zeit (einmal 1 h 6 min) bewegungsunfähig hält. Befreiungen aus dem Klammergriff gelingen meist erst nach einer mühsam erkämpften 90°-Wende oder bei Griffiokkerung des Angreifers.

5. Diskussion

5.1 Balz und Partnerwahl

Eine Besonderheit für Rüsselkäfer sind die langen (präkopulativen) Balzzeiten der *Sitophilus*-Arten. Nachdem die Männchen an Rivalen sehr schnell zu einem Kopulationsversuch gelangen, sind es offensichtlich die Weibchen, die den Männchen lange Balzzeiten abverlangen. Der Vorteil dieser Hinhaltetaktik könnte für die Weibchen darin liegen, die genetischen Qualitäten der Männchen besser abzuschätzen, zumal die Männchen keine anderen Vorzüge, wie Hochzeitsgeschenke oder eine Mitarbeit beim Aushöhlen von Eigruben, vorzuweisen haben und die Weibchen offensichtlich eine Aedeaguseinführung gegen ihren Willen verhindern können, indem sie ihr Pygidium fest an das letzte Sternit pressen. (Die Fähigkeit, Körperteile dicht zu verschließen, kann wohl im Zusammenhang mit dem Schutz vor eindringendem Fraßmehl gesehen werden; so greifen z.B. die vorderen Sternite unter eine Leiste an der Elytreninnenseite wie Nut und Feder ineinander.) Die Kriterien, nach denen die Weibchen einen männlichen Geschlechtspartner auswählen, könnten vielfältig sein: wie z.B. die Ausdauer, Stärke und Größe der Männchen, das Stimulationsvermögen gegenüber Weibchen, wobei ein konstanter Rhythmus, sowie Variationen und Feinfühligkeit (vorsichtiges Vorgehen) notwendig sein könnten, das Abwehrvermögen von Rivalen und nicht zuletzt die Abgabe von Pheromonen.

5.2 Störempfindlichkeit

Eine wesentliche das Verhalten der Käfer beeinflussende Eigenschaft dürfte ihre Störempfindlichkeit sein. Vielleicht wird damit sogar eine Feinabstimmung des Verhaltens erreicht. Grob erschütterte Kornhaufen werden fluchtartig verlassen (BAILEY 1969, DONAT 1970). Leichte Erschütterungen oder ein bewegter Schatten können die Männchen dazu veranlassen, vorübergehend vom Weibchen abzusteigen und sich in einer Kornritze zu verstecken. Nach McLAGAN (1932) stimuliert eine geringe Kontakthäufigkeit die Käfer zu Kopulationen, eine hohe hemmt sie. Abhängig von der Populationsdichte und dem Geschlechtsverhältnis gibt es deshalb ein Optimum der Kopulationshäufigkeit. Nach Auswertung der Daten von McLAGAN & DUNN (1935) kann folgendes ausgesagt werden: Bei einem Geschlechtsverhältnis (♀♀:♂♂) von 1:1 (sowie 2:1)

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

liegt das Optimum (1/3 der Männchen in Kopula) bei 50 Körner pro Männchen, bei einem Geschlechtsverhältnis von 1:2 hingegen bei 215 Körner pro Männchen (mit 1/4 der Männchen in Kopula). Verdoppelt man also die Anzahl der Männchen, vervierfacht sich in etwa der pro Männchen beanspruchte Raumbedarf, bzw. der Radius der beanspruchten Kornschicht verdoppelt sich.

5.3 Vorsichtiges Vorgehen

Aufgrund der Störempfindlichkeit und der Verweigerungsmöglichkeit der Weibchen sind die Männchen offensichtlich auf deren Akzeptanz angewiesen; Nacheinander müssen die Anwesenheit, der Beginn der Balz und der Kopulation und zuletzt die Spermien der Männchen akzeptiert werden.

Mit dem vorsichtigen Anpirschen könnten die Männchen versuchen unterhalb der Duldungsgrenze der Weibchen zu bleiben oder werden erst garnicht von ihnen bemerkt. Bei zu dreist vorgehenden Männchen reagieren die Weibchen oft mit Flucht oder Bewegungslosigkeit. Da gering gestörte Weibchen sehr bald wieder ihre Tätigkeit aufnehmen und sich nicht weit entfernen, können sie erneut aufgespürt werden. Mit dem Zurückbleiben der Männchen wird den Weibchen eine hohe Bewegungsfreiheit eingeräumt, die sie zur Suche nach einer Bohransatzstelle, zu Positionsveränderungen oder einer Wende zur Eiablage nutzen mögen. Bohrende Weibchen benötigen im vorderen Bereich bei den häufigen Grifferneuerungen ihrer Vorderbeine einen erhöhten Bewegungsspielraum, den die Männchen ihnen durch ein Vorderbeinabspreizen zu gewähren scheinen. Zweitrangige Gründe für das Vorderbeinabspreizen könnten darin liegen, besser die Oberhand zu behalten oder für Störungen sensibler zu sein. Eine tatsächliche Rivalenabwehr durch das Vorderbeinabspreizen scheint sich höchstens zufällig zu ergeben.

Der kritischste Augenblick in der gesamten Balz ist vermutlich der Zeitpunkt der Aedeaguseinführung. Die angelegte Kelle könnte dem Aedeagus die notwendige Führung und Zielgenauigkeit geben, um ohne langes Tasten die Geschlechtsöffnung zu finden. Außerdem könnte die Kelle, die während der Kopulation den Genitalbereich abdeckt wie ein Schutzschild wirken, obwohl niemals - wie bei den Brentiden (JOHNSON 1982) - beobachtet wurde, daß ein Rivale mit dem Rüssel gegen den Genitalbereich peitschte. Gleichwohl werden die Hinterschienen bei Rivalenkontakt enger an die Kelle angelegt und später wieder gelockert.

Das vorsichtige Vorgehen ist eine zur Aggression konträre Verhaltensweise. Dies zeigt sich auffällig bei den Positionsbewahrungskämpfen, bei denen sich zwei Männchen lange Zeit aggressionslos gegenüberstehen. Zwei anliegende Männchen schirmen außerdem das Weibchen besser gegen Dritte ab, als dies einer alleine vermag. (Drei am Weibchen anliegende Männchen wurden nicht beobachtet; ein drittes Männchen zieht meist sehr bald wieder ab und findet auch keinen rechten Zugang zum Weibchen.)

5.4 Körperbeugen, Rüsselrubbeln, Aedeagusausfahren

Das sanfte Körperbeugen könnte behutsam auf die Kopulation vorbereiten, während das starke Körperbeugen einen mehr fordernden Charakter hat. Hierzu ein Beispiel: Eine Weile nach Kopulationsende kehrte ein *S. zeamais*-Männchen zu seinem Weibchen zurück, das noch immer auf der Suche nach einer geeigneten Bohransatzstelle war und traktierte es 7 min lang mit starkem Körperbeugen, bis es die induzierten Beugebewegungen selbständig (d.h. auch bei innehaltendem Männchen) ausführte und so ein Nagen vorzutäuschen schien (ihr Rüssel lag nicht an der Kornoberfläche auf). Da anliegende Männchen in der Regel im sanften Nagerhythmus des Weibchens hin- und hergeschaukelt werden, könnte das starke Körperbeugen unbewegliche Weibchen zur Wiederaufnahme einer Bohrtätigkeit auffordern und damit zur erhöhten Produktion von Eigruben und den darin abgelegten Eiern animieren.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

Intensität und Periodik sind beim Rüsselrubbeln vermutlich wichtige Faktoren. Meist rubbelt der Rüssel mit geringem Andruck über wenige Porenpunkte, wobei Ermüdungserscheinungen eine untergeordnete Rolle spielen sollten. Im Gegensatz dazu ist das Peitschen aufreitender Männchen ein sehr kräftiges Rubbeln, um Artgenossen zu vertreiben. Eine mäßige Erhöhung der Rubbelintensität scheint die Weibchen zu beruhigen (KRAUTWIG 1930) oder macht sie gefügiger. Das Rubbeln könnte auch die Abwehrbereitschaft der Männchen anzeigen. Möglicherweise hat sich das Rüsselrubbeln aus Abwehrtechniken gegen Rivalen (kontrollierendes Abtasten des Weibchens, abwehrendes Körperschwenken, Vorweisen der Schlagwaffe durch Bewegung) entwickelt, wobei die Schwenkbewegung auf den Kopf reduziert wurde, um ein ruhiges Anlegen der Kelle zu ermöglichen. Der Zusammenhang zwischen stimulierendem Rüsselrubbeln und Rivalenabwehr ist am deutlichsten bei *S. granarius* zu beobachten.

Da beim Rüsselrubbeln bei den *S. oryzae*-Männchen die Kelle stets dicht anliegt, wäre die Rüsselauflagestelle für die Weibchen ein sicheres Maß, die relative Größe der Männchen festzustellen. Doch gibt es dafür keine gesicherten Hinweise, und andere Kriterien könnten bei der Partnerwahl eine größere Rolle spielen, wie z.B. ein Resonanzfaktor oder Pheromone. Zum einen wurde beim Auflegen des Rüssels kein Betrug beobachtet, abgesehen von den wenigen Fällen, bei denen die Kelle am Anfang des Rüsselrubbelns noch nicht ganz untergeschoben war. Zum anderen ist der Rüssel der Männchen kurz und kräftig und zum Hebeln und Schnippen gut geeignet. Falls die Weibchen langrüsslige Männchen bevorzugen sollten, müßte es einen gegenläufigen Selektionsdruck bezüglich der Rüssellänge geben. Nach den Daten von HOLLOWAY & SMITH (1987) korreliert das Gewicht der Männchen stärker als ihre relative Größe mit dem Zeitpunkt des erstgeduldeten Anliegens am Weibchen. Zu diesem Zeitpunkt hatten eventuell viele Männchen noch garnicht mit Rubbeln begonnen und konnten nicht aus diesem Grunde bevorzugt werden.

Pheromone könnten beim Aus- und Einstülpen des Präputialsackes während des Aedeagusausfahrens abgegeben werden, wie dies auch bei verschiedenen Blattkäferarten (*Timarcha, Melasoma, Gastrophysa*, ZERNECKE 1990) der Fall zu sein scheint. Das Aedeagusausfahren steht offensichtlich im Zusammenhang mit der Verteidigung eines Weibchens oder Territoriums. Möglicherweise werden auch bei den Kellenstößen oder dem Kellenpumpen Pheromone abgegeben.

Danksagung

Für die wertvollen Hinweise bei der Aufbereitung des Textes bin ich Herrn Dr. Gunter SEELINGER zu großem Dank verpflichtet. Nachdem ich *S. oryzae* durch den Kauf von Roggenkörnern aus einem Bioladen erwarb, tauchte später *S. granarius* in einer Getreidelieferung bei der Hammermühle in Kötzting auf. Die dann noch fehlende Art wurde mir freundlicherweise vom Herrn Dr. HELLER, der Firma Detia Freyberg Ltd., 6947 Laudenbach, übersandt.

Zusammenfassung

Umfangreiche Beobachtungen an in Petrischalen gehaltenen Korn-, Reis- und Maiskäfer (*Sitophilus granarius* (L.), *S. oryzae* (L.) und *S. zeamais* MOTSCH.) brachten ein komplexes Paarungs- und Kampfverhalten zutage. Die Käfer zeigten z.B. einen extrem langsamen Pirschgang, alternierende Balzphasen, ein stoßweises Ausfahren des letzten Tergits (das hier Kelle genannt wird) und vieles mehr. Die Männchen verteidigen manchmal ein kleines Territorium um das Weibchen. Artspezifische Unterschiede im Balzverhalten liegen darin, daß es bei *S. oryzae* oft regelmäßig und bei *S. zeamais* mehr abwechslungsreich und oft hochfrequent abläuft, bei *S. granarius* hingegen einfacher gestaltet ist und noch am stärksten von der Anwesenheit eines Rivalen beeinflußt wird. Die Funktion einiger Verhaltenselemente wird im Hinblick auf die Stimulations- und Verteidigungsbemühungen der Männchen, sowie der Störempfindlichkeit der Weibchen diskutiert.

chner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezent

Literatur

BAILEY, S. W. 1969: The effect of physical stress in the grain weevil *Sitophilus granarius*. - J. stored Prod. Res. **5**, 311-324.

BISHARA, S. I. 1967: Factors involved in recognition of the oviposition sites of three species of *Sitophilus*. - Bull. Soc. ent. Egypte **51**, 71-94.

BROWNING, H. C. 1947: Mechanical disturbance and light as factors influencing the pullulation of *Calandra granaria* L. - Proc. Zool. Soc. London **116**, 675-691.

DONAT, H. J. 1970: Zur Kenntnis des chemorezeptorischen Verhaltens des Kornkäfers *Sitophilus granarius* L. beim Auffinden seiner Nahrung. - Z. ang. Entom. **65**, 1-13.

HOLLOWAY, G. J. & R. H. SMITH 1987: Sexual selection of body weight in *Sitophilus oryzae* (L.). - J. stored Prod. Res. **23**, 197-202.

JOHNSON, L. K. 1982: Sexual selection in a brentid weevil. - Evolution **36**, 251-262.

– – 1983: Reproductive behavior of *Claeoderes bivittata* (Col. Brentidae). - Psyche **90**, 135-149.

KANAUJIA, K. R. & H. Z. LEVINSON 1981: Phagostimulatory responses and oviposition behaviour of *Sitophilus granarius* (L.) to newly harvested and stored wheat grains. - Z. ang. Entom. **91**, 417-424.

KRAUTWIG, M. 1930: Untersuchungen am Kornkäfer (*Calandra granaria* L.). Der Bau der Geschlechtsorgane und ihre gegenseitigen Korrelationen. - Zool. Jahrb. Abt. Anat. **52**, 539-596.

LEVINSON, H. Z. & K. R. KANAUJIA 1982: Feeding and oviposition behaviour of the granary weevil (*Sitophilus granarius* L.) induced by stored wheat, wheat extracts and dummies. - Z. ang. Entom. **93**, 292-305.

LONGSTAFF, B. C. 1981: Biology of the grain pest species of the genus *Sitophilus*: A critical review. - Protection Ecology **2**, 83-130.

MacLAGAN, D. S. 1932: The effect of population density upon rate of reproduction with special reference to insects. - Proc. roy. Soc. London, Serie B, **111**, 437-454

MacLAGAN, D. S. & E. DUNN 1935: The experimental analysis of the growth of an insect population. - Proc. roy. Soc. Edinb. **55**, 126-139.

MÜLLER, K. 1927: Beitrage zur Kenntnis des Kornkäfers *Calandra granaria* L. - Z. ang. Entom. **13**, 313-374.

RICHARDS, O. W. 1947: Observations on grain-weevils. I. General biology and oviposition. - Proc. Zool. Soc. London **117**, 1-44.

PHILLIPS, J. K. & W. E. BURKHOLDER 1981: Evidence or a male-produced aggregation pheromone in the rice weevil. - J. Econ. Entomol. **74**, 539-542.

SHARMA, S. P. & R. K. DEORA 1982: Study on sex pheromones in *Sitophilus oryzae* (L.). - J. Anim. Morphol. Physiol. **29**, 1-8.

SURTEES, G. 1963: Laboratory studies on dispersion behaviour of adult beetles in grain. I. The grain weevil *Sitophilus granarius*. - Bull. Ent. Res. **54**, 149-159.

WALGENBACH, C. A. & W. E. BURKHOLDER 1987: Mating behavior of the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. - Ann. Ent. Soc. Am. **80**, 578-583.

WOJCIK, D. P. 1969: Mating behavior of 8 stored-product beetles. - Florida Entom. **52**, 171-197.

ZERNECKE, R. 1990: Freilandbeobachtungen zum agonistischen Verhalten des Espenblattkäfers, *Melasoma tremulae* (F.) (Col., Chrysomelidae). - NachrBl. bayer. Ent. **39**, 43-61.

Anschrift des Verfassers:

Rudolf ZERNECKE
Bgm. Kroher-Straße 17a
D-93444 Kötzting

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 042

Autor(en)/Author(s): Zernecke Rudolf

Artikel/Article: Beobachtungen zum Paarungs- und Kampfverhalten an drei Sithophilus-Arten (Col. Curculionidae). 65-80