

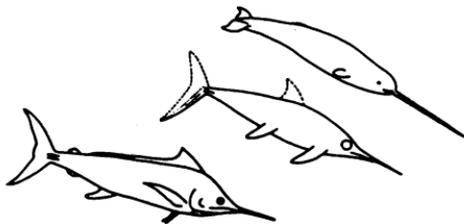
Lebensformtypen: Möglichkeiten der morphometrischen Nischenprognose bei Insekten

Bauer, Thomas

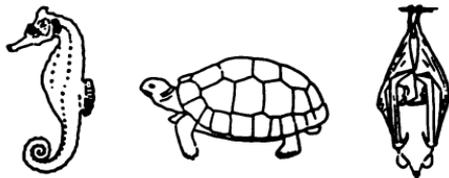
Die Begriffe Lebensform und Lebensformtypus bezeichnen das Phänomen, daß man einer Tier- oder Pflanzengestalt mitunter ansehen kann, unter welchen Bedingungen sie lebt (Abb. 1). Der Begriff Lebensform wurde von dem dänischen Botaniker WARMING (1884) eingeführt und so definiert: "Unter Lebensform (Vegetationsform) verstehe ich die Form, die der vegetative Körper der Pflanze aufweist in Harmonie mit der Umwelt, in der sich die Lebensprozesse abspielen, von der Keimung ... bis zum Tod". WARMING nennt eine Lebensform auch eine "Epharmonie". Epharmonische Merkmale sind danach ökologisch bedeutungsvolle Merkmale.

Abb. 1: Lebensformtypen:

Drei schnell schwimmende, aber nicht näher miteinander verwandte Vertebraten; von links: Knochenfisch, Fischesaurier, Narwal. Darunter: Vertreter aus der jeweiligen Wirbeltierklasse (nach KOEPCKE 1971)



Der Begriff Lebensform hat Morphologen und Ökologen immer gereizt. Wer sich mit intakten Organismen in ihrer natürlichen Umwelt beschäftigt, wird sozusagen mit der Nase darauf gestoßen, daß deren Morphologie Hinweise



auf Umweltanpassungen gibt. Es hat mehrere Versuche gegeben, die Lebensformen eines Lebensraumes systematisch zu erfassen, um z.B. den Organismenbestand verschiedener Lebensräume unter ökologischen Gesichtspunkten miteinander vergleichen zu können. Wie eine Lebensformsystematik aussehen müßte, hat am detailliertesten REMANE (1943) ausgeführt. Er meinte, die synökologischen Beziehungen in einer Biozönose ließen sich ursächlich nur klären, wenn die physiologischen Leistungen aller Arten zuvor analysiert worden seien. Da das wegen der Vielfalt in keinem Lebensraum verwirklichtbar sei, seien Simplifikationen notwendig. Daher solle man Arten mit ähnlichen Leistungseigentümlichkeiten zu übergeordneten systematischen Kategorien zusammenfassen, die ausdrücklich keinen Bezug zur üblichen Verwandtschaftssystematik haben können. Lebensformtypen sind nach REMANE "Organismen, die in Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex

gleichartiger Strukturen aufweisen" und sollten in ein System geordnet werden, das auf analogen Ähnlichkeiten beruht, im Gegensatz zum "natürlichen System", das auf Homologien fußt. Er schlug vor, daß man von der Gemeinsamkeit in einer bestimmten Lebensweise ausgehend alle damit in Zusammenhang stehenden strukturellen und physiologischen Gemeinsamkeiten ermitteln solle und beschreibt das am Beispiel von bodenwühlenden Säugern und Beuteltieren: "Vom Standpunkt der Bewegung und des Lebensraumes gehören sie zweifellos zu einer Einheit und der Ökologe, der die Einwirkung von Organismen auf den Boden darstellt, wird sie als einheitlich behandeln können. In ihrer Ernährung sondern sie sich jedoch sofort in carnivore (z.B. Maulwurf und Goldmull) und Pflanzenfresser (z.B. Blindmull), was am Gebiß erkennbar ist. Sobald ein Ökologe den Stoffkreislauf des Lebensraumes darstellt, kann er sie unmöglich als einheitlichen Lebensformtyp werten. Eine Bildung von brauchbaren Gruppen ist also nur durchführbar, wenn sie von je einer Lebensweise ausgeht, es müssen nebeneinander stehende Klassifikationen nach Ernährung, Bewegung, Fortpflanzung geschaffen werden". Er schlägt die Benennung solcher einzelnen Lebensweisen in Symbolen vor. Die Arten, die jeweils eine art-spezifische Kombination einer ganzen Anzahl verschiedener Lebensweisen darstellen, sollten dann in einer aus diesen Symbolen zusammengesetzten Formel charakterisiert werden. REMANE hat dieses Vorhaben skizziert, ausgeführt hat es aber erst sein Schüler Wilhelm KOEPECKE in einem umfangreichen Werk, betitelt "Die Lebensformen" (1971-74). Darin geht es nicht mehr nur wie bei REMANE darum, mit Hilfe einer Lebensformsystematik synökologische Beziehungsgefüge aufzuhellen. KOEPECKE sieht seine Lebensformkunde als Grundlage einer "universell gültigen biologischen Theorie". Mit ihr soll es möglich sein, über alle möglichen Formen des Lebens, also auch über die, die vielleicht auf anderen Planeten existieren, Auskunft zu geben.

KOEPECKE geht von dem "Axiom" aus, daß jeder Organismus zur Selbstvermehrung fähig sein müsse und folgert: "Wenn Dinge mit Selbstvermehrung auf einer Planetenoberfläche ständig vorhanden sein sollen, müssen 3 Voraussetzungen erfüllt sein: 1) Sie müssen in ihrer Gesamtheit wenigstens ebensoviel fremde Substanz in körpereigene umwandeln können wie von ihrer Substanz in derselben Zeit durch Katastrophenwirkung vernichtet wird, 2) sie müssen die Möglichkeit zur passiven oder aktiven Lokomotion besitzen, 3) sie müssen eine so hohe Katastrophenresistenz haben, daß keine Katastrophe bzw. Umweltveränderung, die das gesamte von ihnen bewohnte Areal betrifft, zu ihrer restlosen Vernichtung ausreicht". 1) Substanzerwerb, 2) Lokomotion, 3) Resistenz nennt er die "ökologischen Grundfunktionen der Selbstbehauptung" und zählt dann auf, wie, oder genauer, in welchen Lebensweisen die auf der Erde verwirklicht sind. Bei Substanzerwerb und Lokomotion benennt er je 22, bei der Resistenz 48. Eine Lebensweise der Resistenz ist z.B. die Panzerung, genannt Thoracophorie. Durch Panzerung schützen sich nicht nur Muscheln, Schnecken, Schildkröten, Nashörner, hartschalige Insekten, Krebse und

Pflanzensamen sondern auch der Mensch in verschiedenen Formen, die alle benannt werden. Die Ritterrüstung ist ein gegliederter Totalpanzer, der Schutz des Sportfechters ein elastischer Teilpanzer. Der moderne Kampfpfanzter, eine Burg, ein Bunker sind Gemeinschaftspanzer. Thoracophorie treiben aber auch die Bäume mit ihrer Rinde, außerdem jedes Wirbeltier, weil hier das Zentralnervensystem durch Kopfkapsel und Wirbel, also durch Panzerung geschützt werden. Thoracophorie findet sich überdies bei Termitenarten, die hartschalige Bauten haben und Schwalben, sofern ihre Nester hartschalig sind. Bei jeder der insgesamt 92 Lebensweisen der Selbstbehauptung ist das ähnlich vielfältig und jede wird in einem Buchstaben-symbol ausgedrückt.

Kombiniert man die Lebensweisen, so ergeben sich die Lebensformtypen. Bei Kombination der 92 Lebensweisen der 3 ökologischen Grundfunktionen ergäben sich insgesamt 23000 Lebensformtypen der Selbstbehauptung. Das ist aber eine unrealistische Zahl. Einerseits ist ein Teil der Kombinationen unsinnig, andererseits wirken bei jeder Art gewöhnlich mehrere Lebensweisen derselben ökologischen Grundfunktion zusammen. Bezüglich der Resistenz ist z.B. ein Nashorn nicht nur gepanzert (Thoracophorie), sondern wehrt sich mit dem Nasenhorn (Stichwaffe, Katakentrismus), es ist zusätzlich durch seinen Riesenwuchs (Gigantomorphismus) geschützt und tarnt sich farblich (Toposynchromatismus). Die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten ist also riesig. Nun behauptet sich ein Organismus aber nicht nur als Einzelwesen, sondern, wie KOEPCKE entsprechend der gängigen Vorstellung seiner Zeit noch meinte, auch als Art. Er benennt daher 3 weitere "ökologische Grundfunktionen der Arterhaltung", und zwar Soziabilität, Brutfürsorge und Sexualität. In den 3 Kategorien gibt es wieder verschiedene Lebensweisen, bei der Soziabilität 35, bei der Brutfürsorge 22, bei der Sexualität 45 und alle werden wie oben gesondert bezeichnet.

Das praktische Beispiel einer Ökoformel nach KOEPCKE (Abb. 2) macht die Problematik einer derartigen Lebensformsystematik deutlich: Der Ausdruck möglichst vieler, ökologisch bedeutsamer Bau- und Leistungsdetails einer Art in einer Formel läuft letztlich auf eine 1:1-Übersetzung der Wirklichkeit hinaus. Dieses Formelsystem wird, wenn man es konsequent ausbaut, so komplex wie die Wirklichkeit selber und leistet deshalb gerade das nicht, was man von einem System erwartet, nämlich die Vielzahl der biologischen Erscheinungen in eine simplifizierende Ordnung zu bringen, die sie übersichtlicher macht. Niemand wendet daher Ökoformeln an, sondern nach wie vor beschreiben wir Arteninventare von Biozöosen mit der herkömmlichen Homologiensystematik.

Auch wenn der Versuch, der Homologiensystematik eine auf Analogien gegründete an die Seite zu stellen, keine Folgen gehabt hat, läßt sich der Begriff Lebensform heuristisch nutzen, wenn man morphologische Differenzen innerhalb eng begrenzter Verwandtschaftsgruppen betrachtet. Hier kann man von auffälligen Merkmalen

evidenter Funktion bei auffälligen Lebensformtypen ausgehend die Merkmalsausprägung bei Arten untersuchen, wo sie weniger auffällig sind und parallel dazu nach Nischendifferenzen fragen. Ergebnis kann sein, daß man eine Tiergestalt als Anpassungskomplex versteht, also als "Epharmonie" im WARMING'schen Sinne. Das ist per se befriedigend. Außerdem läßt sich die Lebensweise von Arten aber auch prognostizieren, wenn man morphologische Details funktionell richtig interpretieren kann. Die Disziplin, die das tut, wird seit VAN DER KLAUW (1948) als Ökomorphologie bezeichnet (vgl. hierzu auch: WAINWRIGHT & REILLY, 1994).

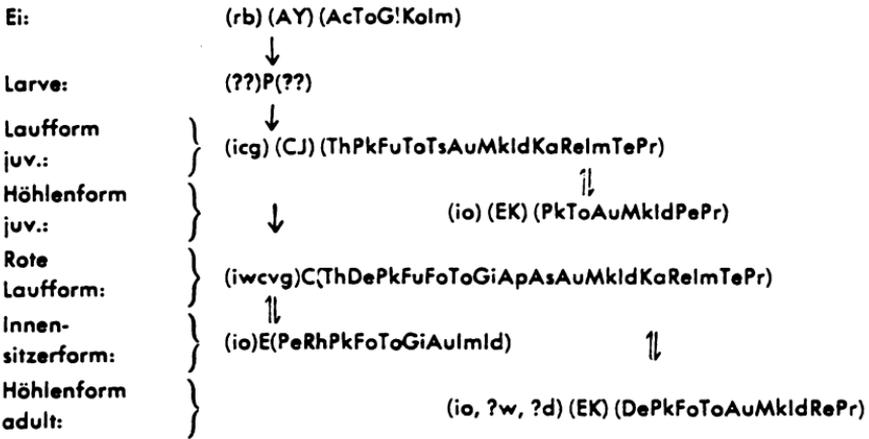


Abb. 2: Ökoformel der Roten Strandkrabbe *Ocypode gaudichaudii*. Die Buchstaben Symbole kodieren jeweils für eine bestimmte Lebensweise (nach KOEPCKE 1971)

Die Vorgehensweise sei an einer der beliebtesten Insektengruppen, den Laufkäfern demonstriert. Die meisten der weltweit ca. 30 000 Carabidenarten sind Räuber der Bodenoberfläche und sehen bis auf die verschiedene Farbe und Größe ziemlich ähnlich aus, besetzen aber - wie wir aus Mitteleuropa und Nordamerika wissen (über die Lebensweise der tropischen Arten wissen wir noch wenig) - artspezifische Nischen. Wegen ihrer Häufigkeit und weil man sie leicht fangen kann, sind sie zu bevorzugten Objekten der Quantifizierung von Nischendifferenzen geworden (pro Jahr erscheinen z.Zt. ca. 100 Arbeiten über Carabiden).

Einigen Arten kann man die Lebensweise recht leicht ansehen. Ein Beispiel gibt Abb. 3. Auffällig sind bei beiden Arten die sehr großen Augen. Insekten mit solchen Augen - man denke an Libellen, Gottesanbeterinnen oder Raubfliegen - sind häufig räuberisch und orientieren sich beim Beutefang visuell. Diese Jagdweise hat für einen Carabiden eine Reihe ökologischer Konsequenzen: Er braucht Licht zum Nahrungserwerb. Er kann im Licht aber seinerseits von visuell jagenden Räubern

(z.B. Vögeln) gesehen werden, braucht also zugleich andere Strategien zur Feindvermeidung als nachtaktive Carabiden, die sich taktil und olfaktorisch orientieren. Ein tagaktiver Jäger sollte trockenheitsresistenter sein als andere, weil tagsüber auf dem Boden i.d.R. geringere Luftfeuchtigkeit herrscht. Ist er das nicht, dann braucht er Habitate, wo Transpirationsverluste jederzeit durch Trinken ausgleichbar sind, z.B. Ufer. Sein Habitat sollte eine gewisse Übersichtlichkeit aufweisen, wie sie z.B. auf unbewachsenem Boden gegeben ist, damit er Beutetiere sehen und verfolgen kann. Dicke Streulagen und dichte Vegetation sind ungünstig für diese Jagdart. Diese Prognosen gelten für beide Arten in Abb. 3. Der Unterschied in der Farbe (links grün, rechts braun), die offensichtlich wichtig für die Tarnung ist, läßt eine weitere Prognose hinsichtlich der Nischendifferenzen zu: die Arten leben offensichtlich auf verschiedenfarbigem Untergrund. Dieses läßt sich im Freiland bestätigen: *E. riparius* lebt auf besonnten Böden mit grünlichem Algenbelag, *E. cupreus* auf beschatteten, i.e. bräunlichen.

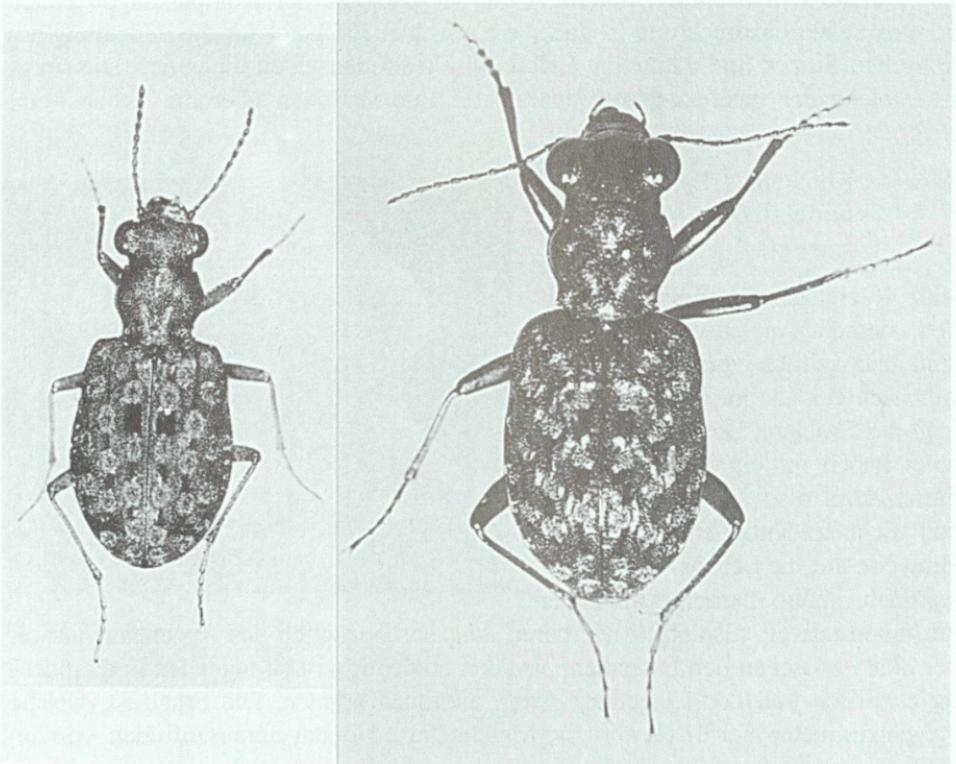


Abb. 3: links: *Elaphrus riparius* (grün), rechts: *E. cupreus* (braun)

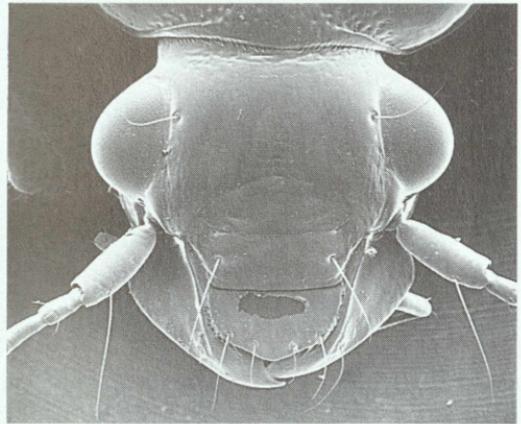
Die Gestalt und Größe von Komplexaugen variiert innerhalb der Insekten ziemlich stark. Bei allen tagaktiven, visuell jagenden Insekten sind sie kugelig vergrößert, so

daß das gesamte Umfeld ohne Kopfbewegungen visuell kontrolliert werden kann. Zusätzlich haben sie nach vorne gerichtete, sogenannte Schärfezonen, in denen die Ommatidien einerseits groß, andererseits besonders engwinklig sind. Die Vergrößerung von Cornealinsen erhöht ihre Lichtstärke und verbessert die Kontrastübertragung, die Verkleinerung der Divergenzwinkel erhöht das Auflösungsvermögen. Frontale Schärfezonen dienen v.a. der Wahrnehmung kleiner bewegter Objekte (WEHNER 1981). Das andere Extrem finden wir bei Höhleninsekten. Die Augen sind hier mehr oder weniger reduziert - bei Höhlenkäfern genauso wie bei Höhlenzikaden - und können, wenn überhaupt, nur Intensitäts- und eventuell Richtungsdimensionen des Lichtes wahrnehmen.

Unterschiede in der Augenmorphologie unter nah verwandten Arten mit sehr unterschiedlicher Lebensweise, z.B. einem Höhlencarabiden und einem *Elaphrus* sind äußerlich viel drastischer als wenn man die Augen ähnlicher Lebensformtypen verschiedener Ordnungen vergleicht, also z.B. die eines Sandlaufkäfers mit denen einer Libelle. Offensichtlich unterliegt die Morphologie der Komplexaugen einem starken Selektionsdruck und ist daher ein sensibler Indikator für die Bedeutung des optischen Sinnes und damit für andere Nischendimensionen einer Art. Die Frage ist, welche der meßbaren Augenparameter Informationen über die Lebensweise liefern.

Abb. 4: Kopf eines Laufkäfers mit mittelgroßen Augen (*Leistus* sp.).

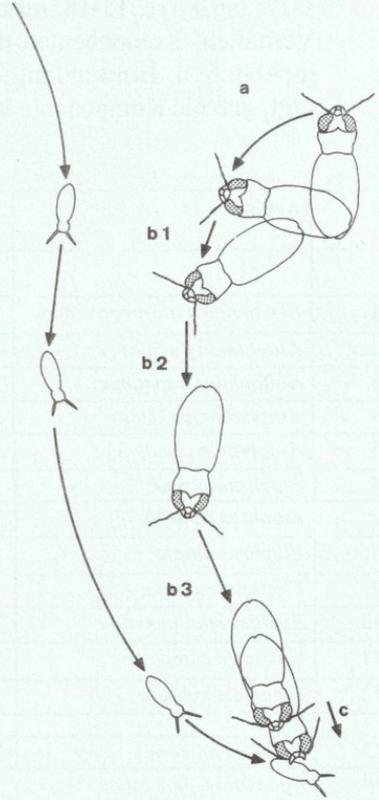
Abb. 4 zeigt den Kopf eines Carabiden, dessen Augen etwas kugelig sind und seitlich vorspringen, aber weit weniger als bei *Elaphrus*. Hier liegt das Problem: Die meisten Laufkäfer haben mittelgroße Augen wie dieser, sind also als Lebensformtypen nicht eindeutig erkennbar. Um Hinweise auf die Lebensweise zu bekommen, müßte man eine Art daher



mit quantitativen, also objektivierbaren Angaben bezüglich des Augenbaus auf einer Skala zwischen den Extremen, also den eindeutig visuell jagenden und eindeutig chemisch und taktil jagenden Arten anordnen können. Die Frage ist, welche Augenparameter hierfür verwertbare Maße liefern. Um das herauszufinden, wurden häufige, mitteleuropäische Arten mit weitgehend bekannter Biologie ausgesucht, 12 tagaktive, 6 ohne ausgeprägten Aktivitätsrhythmus, also mischaktive und 9 eindeutig nachtaktive und zuerst das Beutefangverhalten verglichen.

Abb. 5: Fangverhalten eines visuell jagenden Carabiden (*Notiophilus biguttatus*). a. Hinwendung, b. Annäherung, c. Zugriff. Die Beute (Collembole) bewegt sich kontinuierlich, der Käfer ruckweise (nach BAUER & KREDLER 1993)

Visuell jagende Arten verhalten sich wie auf Abb. 5. Ein laufendes Beutetier löst eine Zuwendung aus (a), dann eine ruckweise Annäherung (b) - je nach Geschwindigkeit und Entfernung der Beute sind das mehr oder weniger Annäherungsrucke - und aus einer kritischen Distanz den blitzartigen Zugriff (c). Die Zuwendung (a) ist die unspezifischste Reaktion, die durch bewegte Objekte im Sehfeld des Käfers ausgelöst werden und sie in den binokularen Sehraum bringen. Die Annäherung (b) setzt voraus, daß ein Objekt als klein im Vergleich zur Eigengröße erkannt worden ist, so daß es keine Feindreaktion auslöst. Der Zugriff (c) setzt eine visuelle Entfernungsmessung voraus.



Tab. 1 zeigt die Arten und ihre Reaktion im Experiment. Die Versuchstiere konnten die bewegten Beuteobjekte hinter einer Glasscheibe sehen aber nicht mechanisch oder chemisch wahrnehmen. Ein Pluszeichen besagt, daß die beschriebenen Teilhandlungen (a,b,c) aufgetreten sind (Einzelheiten bei BAUER & KREDLER 1993). Die 12 tagaktiven Arten reagieren, wie auf Abb. 5. Die nachtaktiven reagieren nicht auf visuelle Reize sondern greifen nur an, nachdem sie ein Beutetier olfaktorisch wahrgenommen und berührt haben. In der Zwischengruppe (13 - 18) zeigen einige manchmal die Hinwendung (a) zu einem bewegten Objekt.

Korreliert der Augenbau mit dem Verhalten? Die Werte in den folgenden Abbildungen beziehen sich auf die Arten aus Tab. 1 und sind Mittelwerte aus Stichproben von mindestens 10 Tieren pro Art. Am einfachsten zu messen ist die Kopfbreite über den Augen. Hypothese: Visuell jagende Arten haben breitere Köpfe. Das scheint meistens so zu sein (Abb. 6). Gruppe 1 läßt sich gegen die beiden anderen sichern, die beiden anderen Gruppen unterscheiden sich nicht.

Tab. 1: Carabiden bei denen Augenbau und Verhalten verglichen wurden.

1-12: tagaktive, 13-18: mischaktive, 19-27: nachtaktive Arten.

Verhalten: Komponenten des visuell gesteuerten Beutefangverhaltens wie in Abb. 5, a: Hinwendung, b: Annäherung, c: Angriff; ein Pluszeichen besagt, daß die Komponente im Verhalten der jeweiligen Art auftritt.

	Arten	Verhalten			Trochanterlänge/ Körperlänge
		a	b	c	
1.	<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	+	+	+	0,103
2.	<i>Asaphidion flavipes</i>	+	+	+	0,109
3.	<i>Notiophilus biguttatus</i>	+	+	+	0,077
4.	<i>Asaphidion palipes</i>	+	+	+	0,116
5.	<i>Asaphidion caraboides</i>	+	+	+	0,112
6.	<i>Elaphrus aureus</i>	+	+	+	0,078
7.	<i>Elaphrus riparius</i>	+	+	+	0,071
8.	<i>Elaphrus ulrichi</i>	+	+	+	0,076
9.	<i>Elaphrus cupreus</i>	+	+	+	0,084
10.	<i>Blethisa multipunctata</i>	+	+	+	0,088
11.	<i>Cicindela campestris</i>	+	+	+	0,078
12.	<i>Cicindela hybrida</i>	+	+	+	0,077
13.	<i>Loricera pilicornis</i>	+	-	-	0,123
14.	<i>Agonum sexpunctatum</i>	-	-	-	0,122
15.	<i>Poecilus versicolor</i>	+	-	-	0,140
16.	<i>Poecilus cupreus</i>	+	-	-	0,120
17.	<i>Carabus granulatus</i>	+	-	-	0,083
18.	<i>Carabus auratus</i>	+	-	-	0,093
19.	<i>Trechus alpicola</i>	-	-	-	0,113
20.	<i>Patrobus atrofusus</i>	-	-	-	0,098
21.	<i>Leistus rufomarginatus</i>	-	-	-	0,089
22.	<i>Pterostichus nigrita</i>	-	-	-	0,130
23.	<i>Agonum assimile</i>	-	-	-	0,104
24.	<i>Nebria brevicollis</i>	-	-	-	0,086
25.	<i>Pterostichus metallicus</i>	-	-	-	0,144
26.	<i>Abax parallelepipedus</i>	-	-	-	0,138
27.	<i>Carabus problematicus</i>	+	-	-	0,087

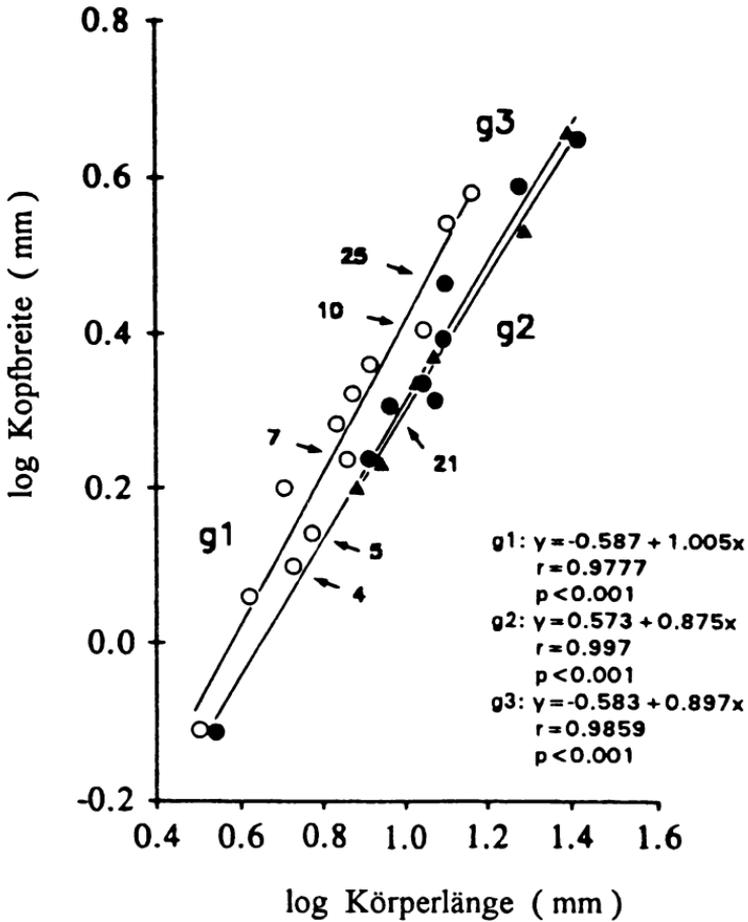


Abb. 6: Kopfbreite gegen Körperlänge bei Laufkäfern.

○ : tagaktive (g1), ▲ : mischaktive (g2), ● : nachtaktive (g3) Arten
(nach BAUER & KREDLER 1993)

Manche der tag- und nachtaktiven Arten (4,5,7,10,25) liegen jedoch zwischen den Regressionsgeraden, lassen sich dem Verhalten nach aber eindeutig unterscheiden. Die relative Kopfbreite kann also einen ersten Hinweis liefern, ist aber kein eindeutiges Indiz für die Lebensform.

Sehr einfach läßt sich auch die relative Antennenlänge vergleichen. Hypothese: Nachtaktive Arten ertasten ihre Beute, bevor sie zugreifen, günstig hierfür sind relativ lange Antennen. Tagaktive müssen das nicht, für sie dürften lange Antennen eher hinderlich sein. Diese Hypothese ist nicht aus der Luft gegriffen. Manche visu-

ell jagenden Arten legen die Antennen vor einem Angriff zurück, womit vermieden wird, daß die Beute vor dem Zugriff zur Flucht stimuliert wird (Abb. 7).

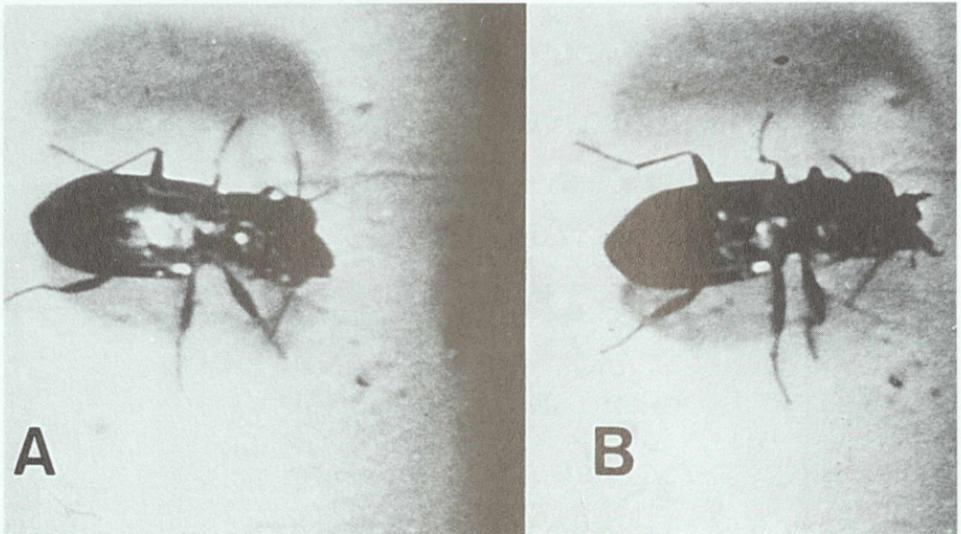


Abb. 7: *Notiophilus biguttatus* beim Angriff auf eine Collembola (Bilder aus einem Hochfrequenzfilm bei 1000 B/s) A: vor dem Zugriff legt der Käfer die Antennen zurück, B: Zugriff mit geöffneten Mundteilen.

Bei visuell jagenden Formen sind die Antennen in der Tat meistens kürzer, aber nicht grundsätzlich (Abb. 8). Bei einigen sind sie sogar länger als bei den nachtaktiven (z.B. bei den Cicindeliden 11 und 12). Über die Gründe kann man spekulieren: Auf den Antennen liegen neben den Mechano-, Chemo-, Thermo- und Hygrorezeptoren auch Pheromonrezeptoren, und hierfür ist der Raumbedarf nischenbedingt bei verschiedenen Arten vermutlich verschieden. Auch dieses Merkmal ist also kein klares Indiz.

Man kommt nicht darum herum, sich die Augen selber genauer anzusehen. Wir haben zunächst die Augenoberflächen der Arten verglichen, d.h. die Corneae abgelöst und planimetriert. Hypothese: Visuelle Jäger sollten grundsätzlich relativ größere Augenoberflächen haben als mischaktive und diese größere als nachtaktive. Dies ist tatsächlich der Fall (Abb. 9). Das Merkmal ist zur Unterscheidung der Gruppen geeignet. Es gibt keine Überschneidungen zwischen den visuell jagenden und den anderen und statistisch lassen sich bei diesem Merkmal auch die nachtaktiven von den intermediären Arten trennen. Als nächstes haben wir die Ommatidienzahl verglichen. Hypothese: Die visuell jagenden sollten grundsätzlich mehr Ommatidien pro Auge besitzen als die anderen. Auch dieses Merkmal ist zur Unterscheidung

geeignet: Der visuell jagende Typ hat immer etwa doppelt bis 4 mal so viele Ommatidien pro Auge wie der taktil jagende (Abb. 10).

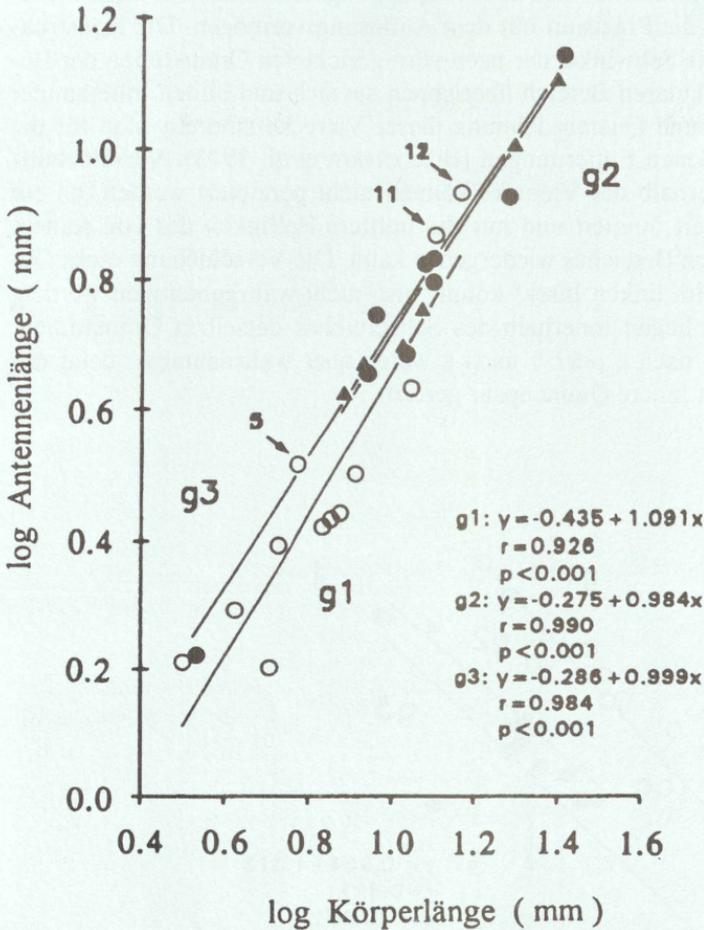


Abb. 8: Antennennlänge gegen Körperlänge. Symbole wie in Abb.6.

Visuell jagende Insekten unterscheiden sich in der Regel durch zwei weitere Merkmale von solchen Arten, bei denen visuelle Leistungen weniger wichtig sind: Sie haben frontale Schärfezonen (Zonen mit besonders kleinen Divergenz- und Öffnungswinkeln) und vorn häufig eine starke binokulare Überlappung der Sehräume beider Augen. Abb. 11 zeigt, warum beides für visuelle Jäger vorteilhaft ist, die v.a. die Entfernung kleiner Objekte visuell bestimmen müssen. Sie machen das auf verschiedene Weise: durch Feststellung der entfernungsabhängigen Bewegungsparallaxe, durch Nutzung der Größenveränderung der Objekte mit der Entfernungsänderung oder durch ein Triangulationsverfahren: wenn ein Insekt ein Objekt

durch Hinwendung auf seine Mittellinie bringt (vgl. Abb. 5) und sich annähert, reizt das Objekt (genauer: kontrastreiche Details seiner Oberfläche) sukzessive verschiedene, symmetrische Ommatidien des Überlappungsbereiches. Bei allen 3 Mechanismen erhöht sich die Präzision mit dem Auflösungsvermögen. Die Konstruktion in Abb. 11 zeigt die Schwinkel der nach vorn gerichteten Ommatidien der Horizontalebene. Im binokularen Bereich überlappen sie sich und bilden miteinander Rhomben. Die Längs- und Querausdehnung dieser Vierecke sind ein Maß für die Unschärfe in verschiedenen Entfernungen (BURCKHARDT et al. 1973). Verschiebungen von Objekten innerhalb der Vierecke können nicht perzipiert werden, da ein Ommatidium als Einheit fungiert und nur die mittlere Helligkeit des von seinem Öffnungswinkel erfaßten Bereiches wiedergeben kann. Die Verschiebung eines Objektes von a nach b beim linken Insekt könnte also nicht wahrgenommen werden, denn beide Positionen liegen innerhalb des Sehbereiches derselben Ommatidien. Verschiebungen von a nach c oder b nach c wären aber wahrnehmbar, denn dadurch würde das nächst innere Ommenpaar gereizt.

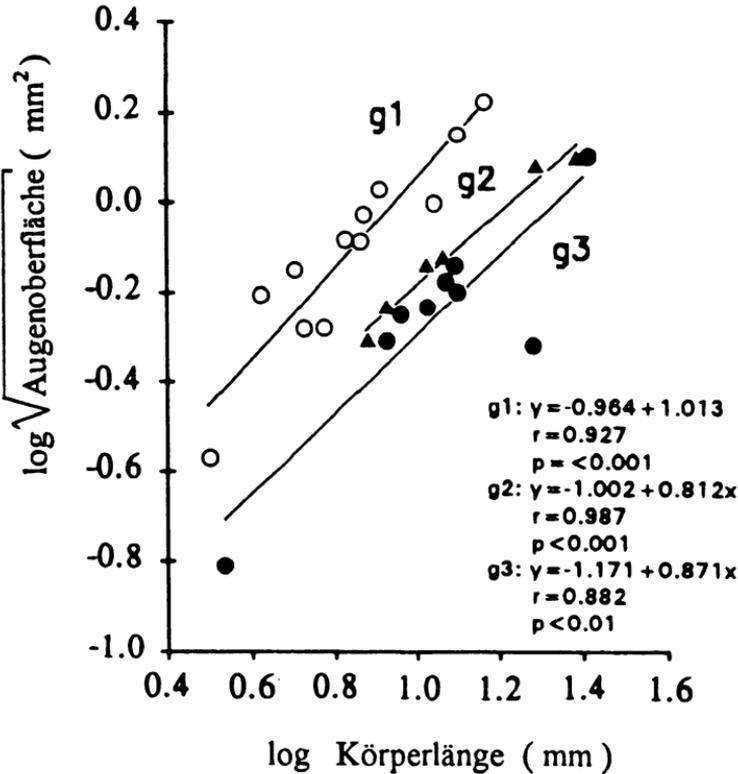


Abb. 9: Augenoberfläche gegen Körperlänge. Symbole wie in Abb. 6.

Der Vergleich beider Sehräume zeigt links ein gröberes Raster als rechts. Dies liegt an den Divergenzwinkeln (die annähernd den Öffnungswinkeln entsprechen), die links gleich groß sind (4°), rechts aber von innen nach außen abnehmen und in eine Schärfezone (1°) übergehen. Dadurch werden die Unschärfevierecke kleiner gehalten und Positionsverschiebung von Objekten vor dem Kopf sind genauer bestimmbar. Derartige Schärfezonen sind bei visuell jagenden Insekten die Regel. Eine große binokulare Überlappung ist für einen visuellen Jäger außerdem wichtig, damit er die Annäherung von Objekten bis in der Bereich seiner Mundwerkzeuge visuell kontrollieren kann.

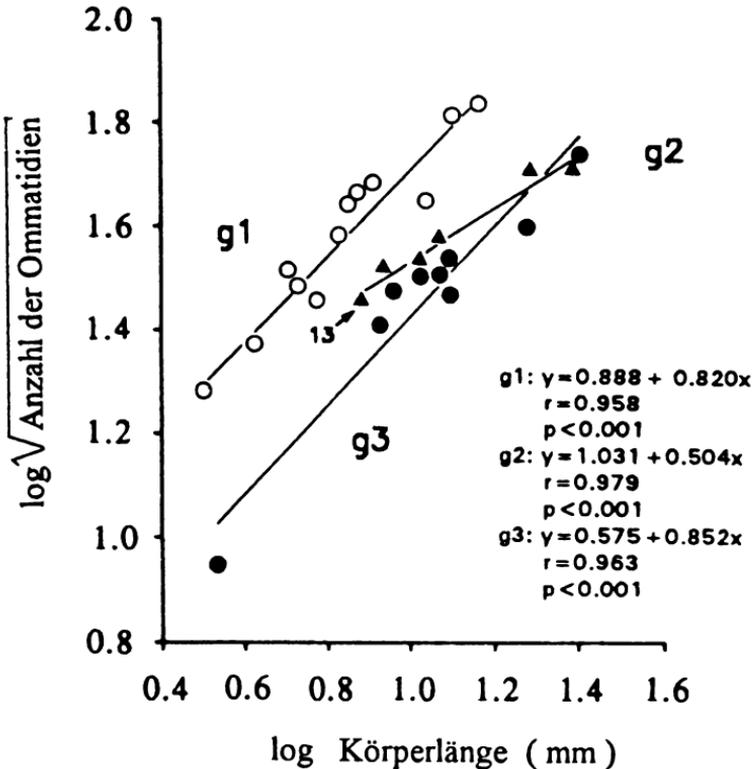


Abb. 10: Ommatidienzahl gegen Körperlänge. Symbole wie in Abb. 6.

Die realen Sehräume von Insekten lassen sich rekonstruieren, indem man die optischen Achsen der einzelnen Ommatidien der Horizontalebene mit der Pseudopupillenmethode (STAVENGA 1979) bestimmt und in Schnittbilder derselben Ebene einzeichnet. Abb. 12 zeigt je 2 Beispiele der realen Sehräume aus den 3 Gruppen und bestätigt die Erwartung: Die Sehraster sind bei visuellen Jägern immer feiner. Eine binokulare Überlappung gibt es bei fast allen Arten, sie ist aber bei visuellen Jägern

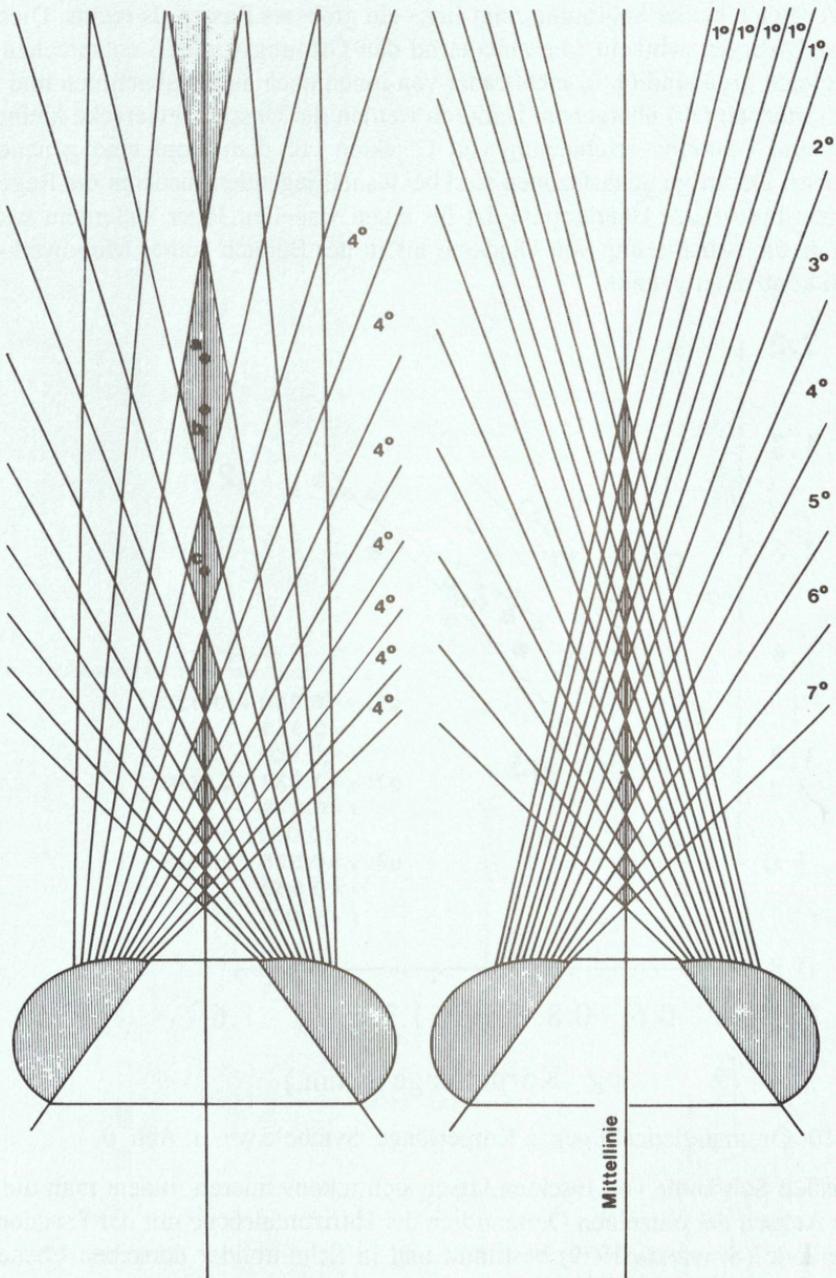


Abb. 11: Einfluß der Divergenzwinkel auf die Schraumstruktur von 2 Insekten; links gleich große, rechts verschieden große Divergenzwinkel.

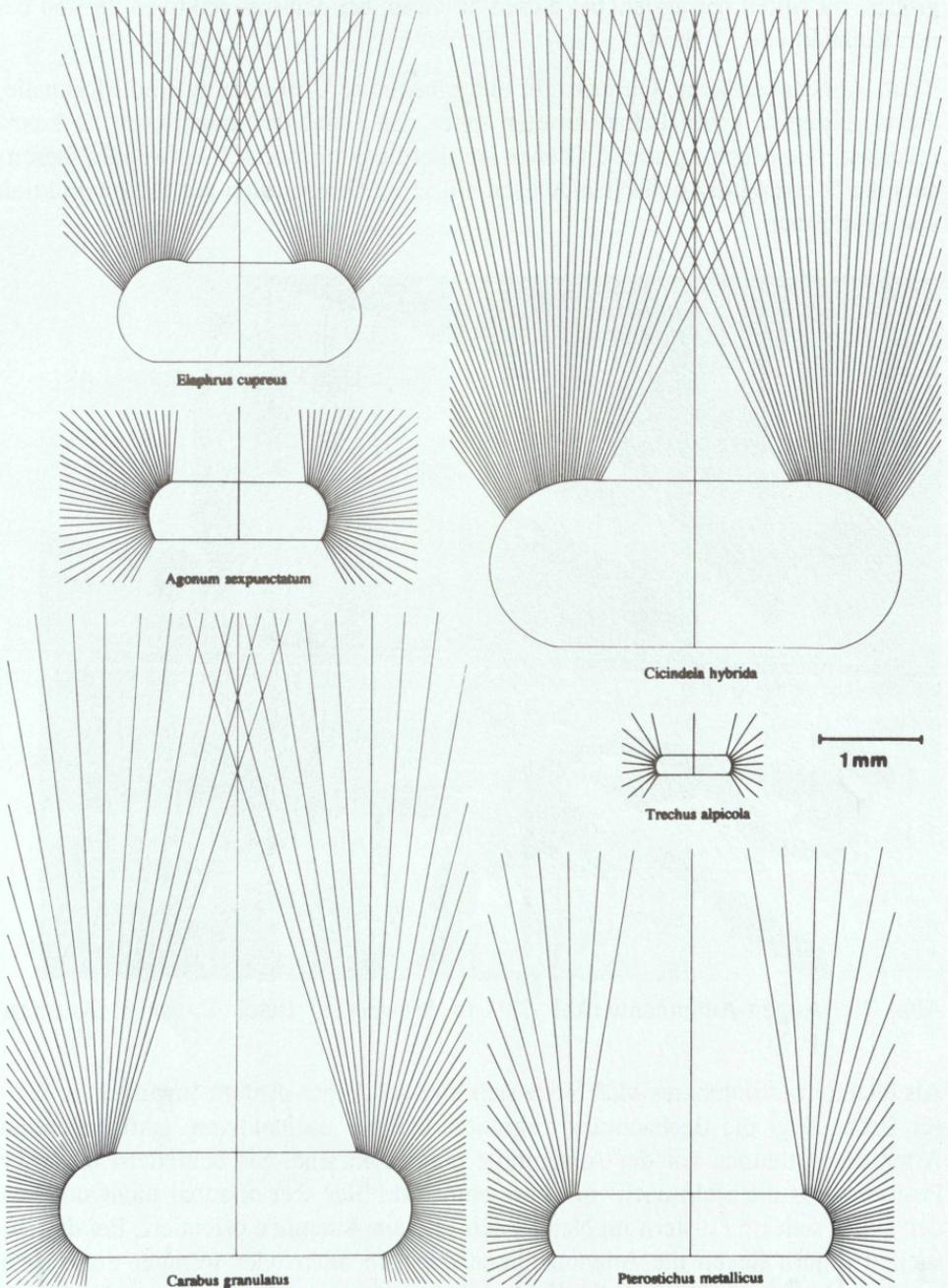


Abb. 12: Struktur der horizontalen Sehräume von je 2 tagaktiven, mischaktiven und nachtaktiven Carabidenarten (nach BAUER & KREDLER 1993).

größer. Im Mittel beträgt sie bei diesen 56 Grad, bei den mischaktiven 25 und bei den nachtaktiven 12 Grad.

Fazit: Augenoberfläche, Ommenzahl und binokulare Überlappung sind Merkmale, die es erlauben, einen Lebensformtyp unter den Carabiden quantitativ zu kennzeichnen. Die Messung aller 3 Größen ist allerdings methodisch aufwendig, besonders die Messung der optischen Achsen einzelner Ommatidien zur Rekonstruktion von Schräumen.

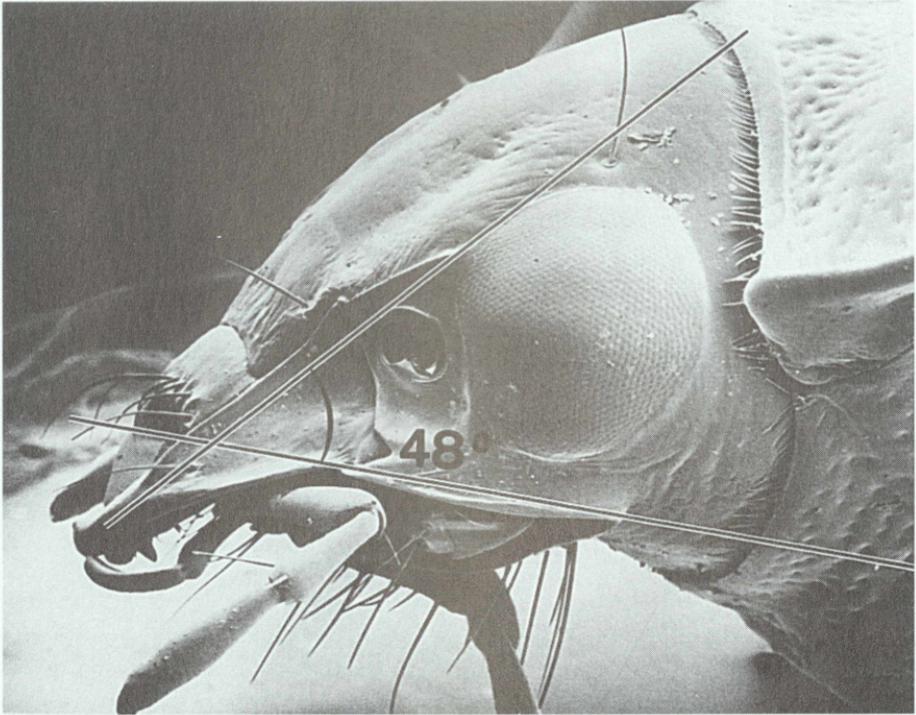


Abb. 13: Augen-Antennenwinkel (*Nebria brevicollis*) (nach BAUER & KREDLER 1993).

Als leichter bestimmbares Maß bietet sich hier der Augen-Antennenwinkel an. Dieser Größe liegt die Beobachtung zugrunde, daß bei nachtaktiven, taktil jagenden Arten die Antennen vor der Augenmitte eingelenkt sind. Sie behindern in dieser Position zwar die Sicht nach vorn-horizontal, was hier aber offenbar nicht stört, da der Typus sich im Finstern im Nahbereich mit den Antennen orientiert. Bei den visuellen Jägern liegen die Antennenbasen dagegen mehr oder weniger unter dem vorderen Augenrand, so daß die Sicht nach vorn frei ist. Je bedeutsamer die Augen für die Nahorientierung sind, desto tiefer entspringen die Antennen. Der Winkel zwischen der Tangente an Augenvorderrand und Antennengrube (Abb. 13) und der

Kopfunterkante beschreibt also recht gut, wo eine Laufkäferart zwischen den Extremen angesiedelt ist. Abb. 14 zeigt die Winkel der Arten im Vergleich. Die erste Gruppe läßt sich klar von den beiden anderen trennen, die beiden anderen nicht. Bei visuell jagenden beträgt der Winkel immer weit über 60 Grad, bei den beiden anderen meistens viel weniger als 55 Grad. Innerhalb der Gruppen sieht man Unterschiede zwischen den Arten, die vermutlich nischenbedingt sind, hier aber nicht diskutiert werden können. Der Winkel ist ein zuverlässiges und einfaches Maß, um einen Laufkäfer als Ökotyp zu charakterisieren. Für welche anderen Insektengruppen dieses Maß verwendbar ist, wäre zu untersuchen.

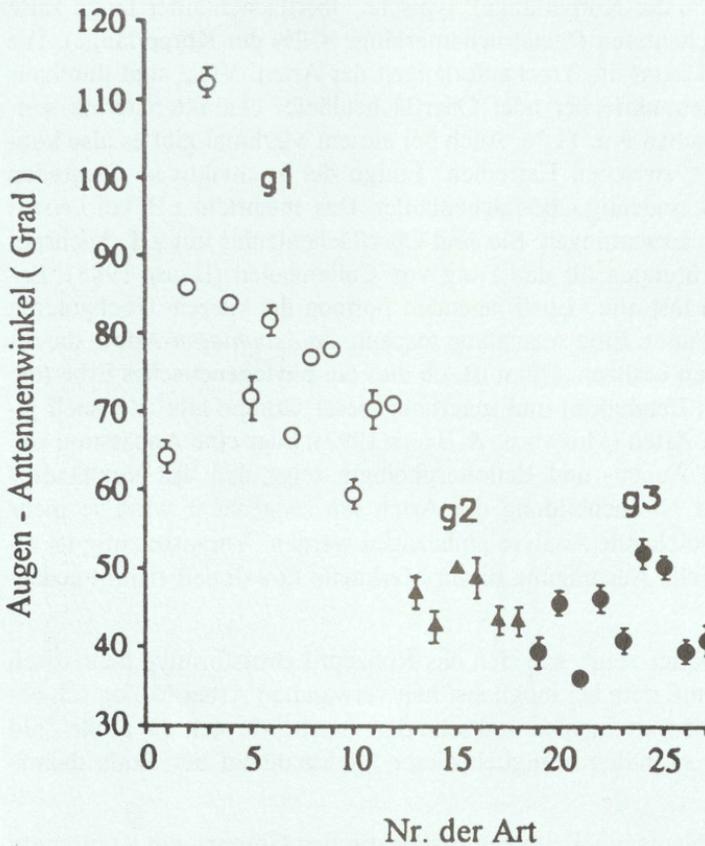


Abb. 14: Augen-Antennenwinkel der Arten aus Tab. 1. Die Zahlen auf der Abszisse bezeichnen die Arten (nach BAUER & KREDLER 1993). Symbole wie in Abb. 6.

Ein Lebensformtyp ist um so differenzierter charakterisierbar, je mehr morphologische Merkmale man dazu verwendet. Ergänzend zu den Augendaten lassen sich

hier Ergebnisse von EVANS (1977) und FORSYTHE (1981) verwenden, die die Beinmorphologie und -anatomie von Carabiden vergleichend analysiert haben. Bei der Untersuchung des Nahrungserwerbs von Laufkäfern fanden sie, daß v.a. nachtaktive Streubewohner auf der Suche nach Beute regelrecht durch die Streu hindurch pflügen (Abb. 15). Diesen Typus haben sie treffend als "wedge pusher" (Stemmkriecher) bezeichnet. Es kommt beim Stemmkriechen darauf an, den Körper immer wieder nach oben zu drücken, um in der Streu Raum zu schaffen. Dies leistet hauptsächlich ein Rotatormuskel im Trochanter, der den Femur nach unten dreht. Typische Stemmkriecher haben dementsprechend kurze und kräftige Beine mit großen Trochanteren, in denen Platz für entsprechende Muskelmasse ist (Metatrochanterlänge > 11 % der Körperlänge), typische Oberflächenläufer lange zarte Beine mit kurzen Trochanteren (Metatrochanterlänge < 9% der Körperlänge). Die rechte Spalte in Tab. 1 zeigt die Trochanterlängen der Arten. Viele sind durchaus nicht eindeutig als Stemmkriecher oder Oberflächenläufer charakterisierbar sondern haben Werte zwischen 9 u. 11 %. Auch bei diesem Merkmal gibt es also kontinuierliche Übergänge zwischen Extremen. Einige der nachtaktiven Carabiden sind nach diesem Maß eindeutig Oberflächenläufer. Das entspricht z.B. bei *Leistus* sp. und *Nebria* sp. den Erwartungen: Sie sind Oberflächenläufer mit z.T. hochspezialisierten Fangeinrichtungen für den Fang von Collembolen (BAUER 1985). Erwartungsgemäß haben fast alle visuell jagenden Formen die kurzen Trochanteren typischer Oberflächenläufer. Eine Ausnahme machen die *Asaphidion*-Arten, die relativ lange Trochanteren besitzen. Offen ist, ob dies ein phylogenetisches Erbe (die Gattung gehört zu den Bembidiini und innerhalb dieser Gruppe gibt es visuell jagende und nachtaktive Arten (MORWINSKI & BAUER 1997)) oder eine Anpassung ist. Die Kombination von Augen- und Beinmorphologie zeigt, daß das Verständnis bzw. die Prognose der Nischenbildung der Arten um so genauer wird, je mehr Merkmale in die vergleichende Analyse einbezogen werden. Voraussetzung ist allerdings, daß die spezielle Ausprägung dieser Merkmale funktionell richtig gedeutet wird.

Das Beispiel der Laufkäfer zeigt, wie sich das Konzept Lebensformtyp heuristisch nutzen läßt: Man quantifiziere bei möglichst nah verwandten Arten ökologisch bedeutsame Merkmale der Extremtypen und sehe dann nach, wie sich die große Zahl der unauffälligeren Verwandten bezüglich dieser Merkmale auf der Skala dazwischen anordnet.

Generell dürfte in der Natur innerhalb von systematischen Gruppen ein Kontinuum zwischen den Extremen eines Merkmals vorliegen. Dies konnte z.B. auch für die Ausprägung der Komplexaugen bei Staphyliniden der Gattung *Stenus* (weltweit ca. 1800 Arten) gezeigt werden (BETZ 1998). Diese Käfer besitzen ein stabförmiges Labium mit terminalen Klebepolstern, das hydraulisch auf Beutetiere "geschossen" werden kann (Abb. bei BETZ 1996).

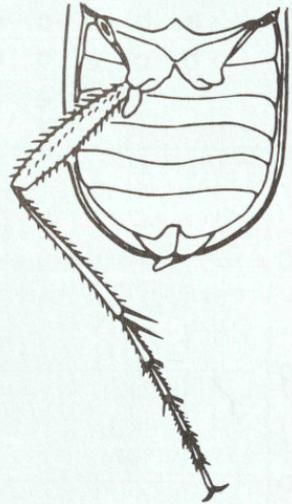
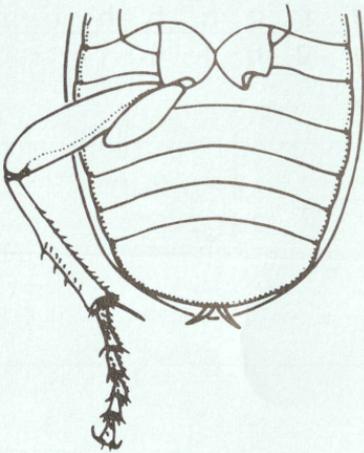
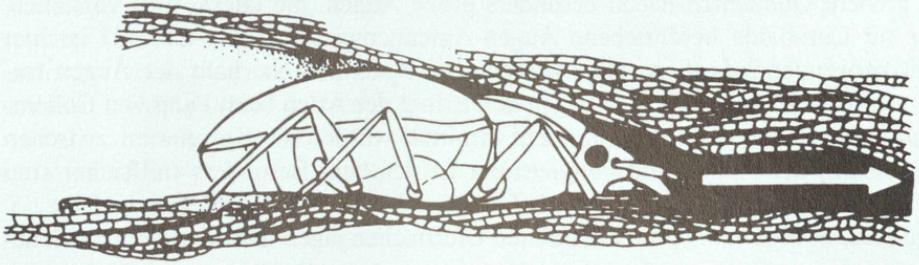


Abb. 15: oben: "Stemmkriecher" in der Streu, unten: Hinterbeine eines Oberflächenläufers (rechts), und eines Stemmkriechers (links).

Alle Arten orten die Beute vor dem "Schuß" visuell und alle haben erwartungsgemäß sehr große Augen mit frontaler Schärfezone. Die vergleichende Untersuchung der Nischenbildung und Morphologie von 18 einheimischen Arten zeigte aber interspezifische Unterschiede, z.B. in der relativen Ommatidienzahl. Die Arten dieser Gattung lassen sich bezüglich dieser Unterschiede auf einer Skala anordnen (Abb. 16) und bei jeder einzelnen konnte gezeigt werden, daß Augenbau, Habitatstruktur, Beutespektrum und Beutefangverhalten offensichtlich in enger Wechselwirkung stehen (BETZ 1998). Auch in diesem Fall wurde nach einer möglichst leicht meßbaren Größe zur ökologischen Charakterisierung der Arten gesucht und als solche der Quotient aus größtem und geringstem Augenabstand gefunden (Abb. 17). Arten

mit großem Quotienten haben besonders große Augen, die lateral weit vorstehen. (Der für Carabiden beschriebene Augen-Antennenwinkel (vgl. Abb. 13) ist hier nicht verwendbar, da diese Staphyliniden die Antennen oberhalb der Augen tragen). In Abb. 17 ist dieses Maß gegen den Erfolg der Arten beim Fang von Collembolen aufgetragen, der im Experiment ermittelt wurde. Die Korrelation zwischen Vorwölbung der Augen und Fangleistung ist deutlich. Besonders treffsicher sind die besonders großäugigen Arten 2,7,17,25 (*Stenus comma*, *S. bimaculatus*, *S. fossulatus*, *S. biguttatus*), die auf offenen Uferflächen jagen. Die weniger treffsicheren sind Arten der Streuschicht und Vegetation, deren Beute weniger flüchtig ist, die also weniger stark auf hohe Trefferquoten und den damit korrelierten Augenbau hin selektiert sind.

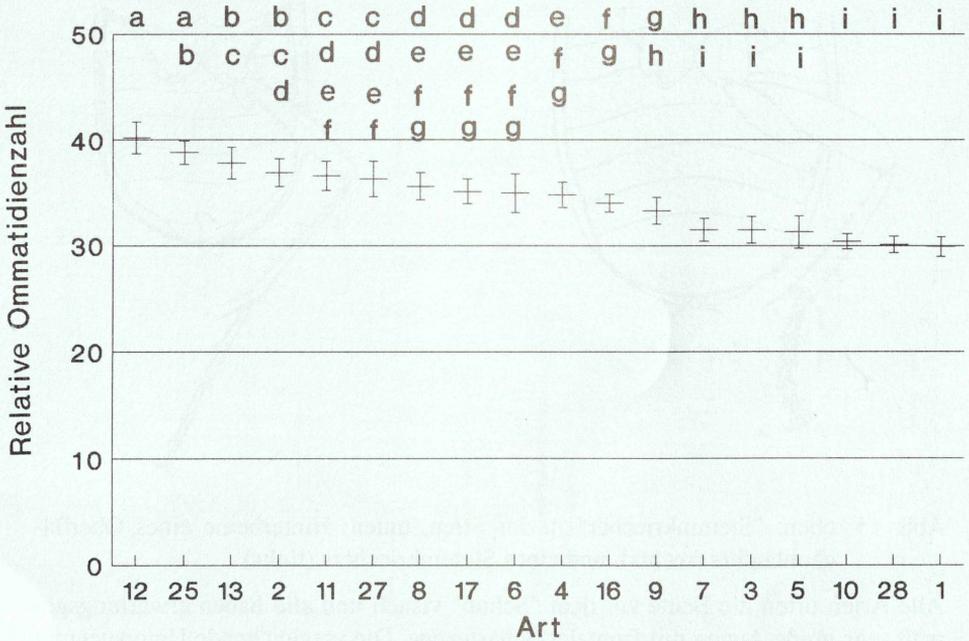


Abb. 16: Ommatidienzahlen verschiedener *Stenus*-Arten. Abszisse: relative Ommatidienzahl, Ordinate: die untersuchten Arten mit Zahlen bezeichnet, die Buchstaben oben kennzeichnen die Differenzen: Arten, die keine Buchstaben gemeinsam haben, unterscheiden sich signifikant (nach BETZ 1998).

Wie stark der Selektionsdruck die Augenmorphologie bestimmt, hat auch eine neue Untersuchung an Carabiden der *Asaphidion flavipes*-Gruppe gezeigt. Mehrere Taxonomen haben Anfang der 90iger Jahre herausgefunden, daß unter dem Namen *Asaphidion flavipes* in unseren Museumssammlungen verschiedene Arten einge-

ordnet sind: außer *A. flavipes* meistens noch *A. curtum* und *A. stierlini*. Das verwundert nicht, denn man kann z.Zt. nur die Männchen sicher an der Genitalmorphologie unterscheiden. K. DESENDER fand in Belgien, daß *A. curtum* eher in Wäldern, *A. stierlini* in ganz offenem Gelände, z.B. in Dünen lebt. *A. flavipes* ist ökologisch die Zwischenform. Die Vermessung der Augen erbrachte signifikante Unterschiede, die den Prognosen entsprechen: *A. stierlini* hat z. B. die meisten Ommatidien bei gleichzeitig geringster Größe der Cornealinsen, d.h. die Art hat das höchste Auflösungsvermögen bei gleichzeitig geringster Lichtstärke der Ommatidien. Das war zu erwarten, denn als Offenlandart braucht sie ein hohes Auflösungsvermögen aber weniger lichtstarke Ommen als die beiden anderen, die eher im Schatten jagen. *A. stierlini* hat außerdem von den drei die relativ kürzesten Metatrochanteren, d.h. unter den 3 die ausgeprägtesten Läuferbeine.

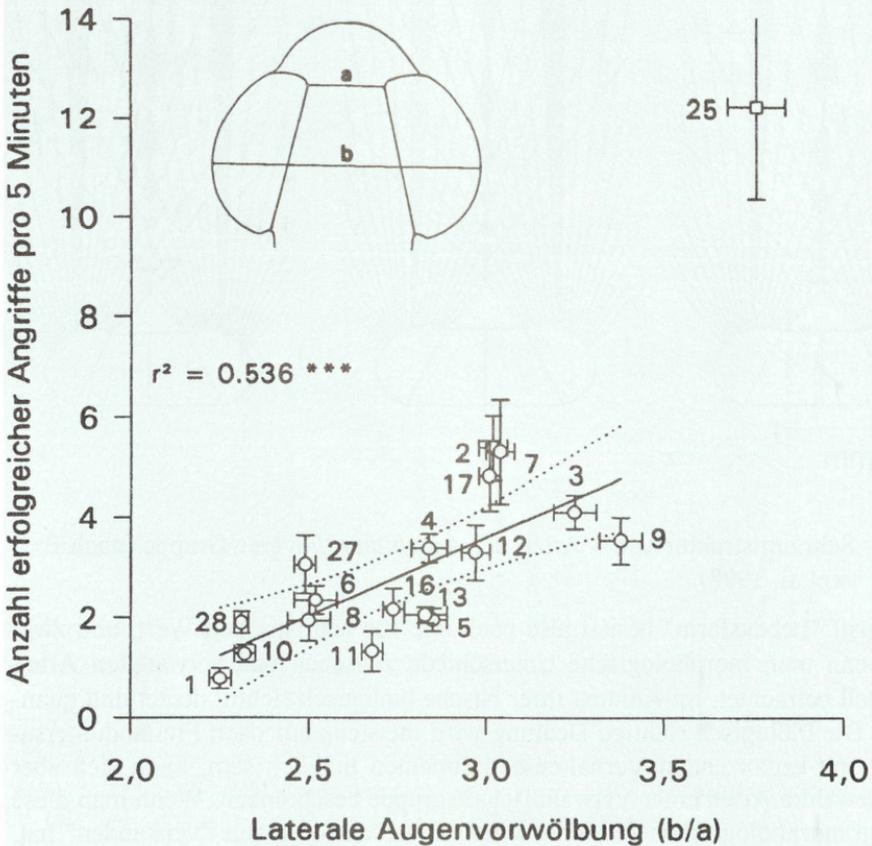


Abb. 17: Fingerfolg gegen Vorwölbung (b/a) der Augen bei *Stenus*-Arten (nach BETZ 1998). Das Bild links oben zeigt den größten (a) und geringsten (b) Augenabstand bei *Stenus* sp.

Die Schraumstruktur bestätigt die Unterschiede (Abb. 18). Diese sind erwartungsgemäß gering, aber es zeigt sich doch, daß *A. stierlini* die ausgeprägteste Schärfezone besitzt (BAUER et al. 1998).

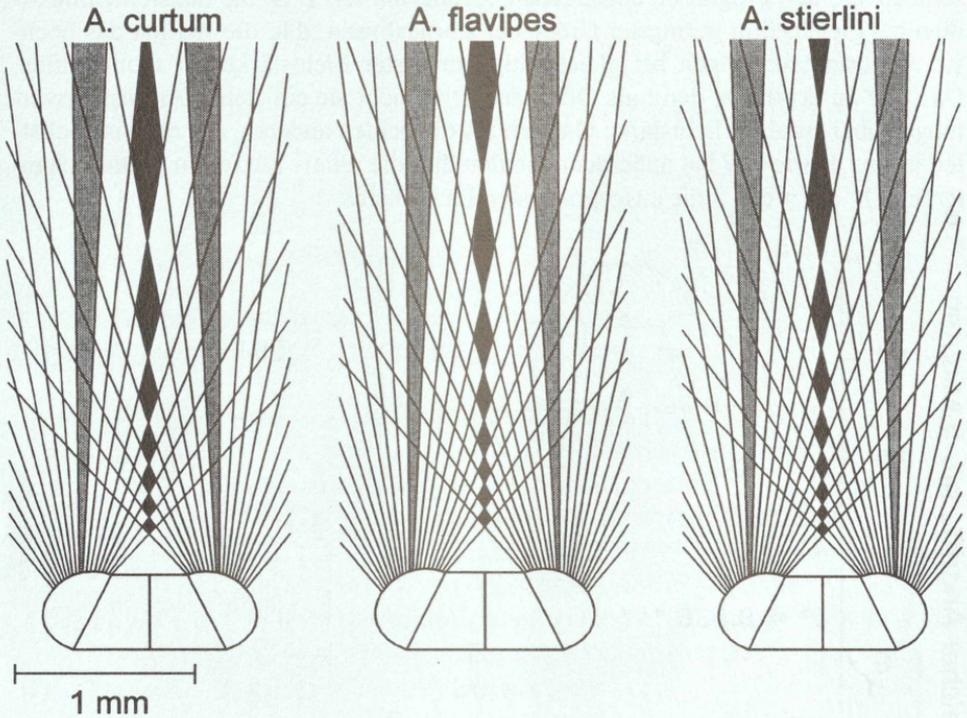


Abb. 18: Schraumstruktur von 3 Arten der *Asaphidion flavipes*-Gruppe (nach BAUER et al. 1998)

Der Begriff "Lebensform" besitzt also nach wie vor heuristischen Wert, und zwar dann, wenn man morphologische Unterschiede zwischen nah verwandten Arten funktionell betrachtet, im Kontext ihrer Nische biologisch richtig deutet und quantifiziert. Die biologisch richtige Deutung wird meistens nur nach Freilanduntersuchungen mit ergänzenden Verhaltensexperimenten möglich sein, kann sich aber auf ausgewählte Arten einer Verwandtschaftsgruppe beschränken. Wenn man diese mit ihren morphologischen Besonderheiten als Lebensformtypus "verstanden" hat, lassen sich die Nischenbedingungen der übrigen allein auf Grund morphometrischer Befunde recht gut abschätzen.

Literatur

- BAUER, T. (1985): Beetles which use a setal trap to hunt springtails: the hunting strategy and apparatus of *Leistus* (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* 28, 275-287.
- BAUER, T., DESENDER, K., MORWINSKY, T. & BETZ, O. (1998): Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera, Carabidae). (*Zool. J. Lond.* im Druck).
- BAUER, T. & KREDLER, M. (1993): Morphology of the compound eyes as an indicator of life-style in carabid beetles. *Can. J. Zool.* 71: 799-810.
- BETZ, O. (1996): Function and evolution of the adhesion-capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* 116, 15-34.
- BETZ, O. (1998): Comparative studies on the predatory behaviour of *Stenus* spp. (Coleoptera, Staphylinidae: the significance of its specialized labial apparatus. *J. Zool.*, London (im Druck).
- BURCKHARDT, D., DARNHOFER-DEMAR, B. & FISCHER, K. (1973): Zum binokularen Entfernungssehen der Insekten. I. Die Struktur des Schraumes von Synsekten. *J. Comp. Physiol.* 87, 165-188.
- EVANS, M.E.G. (1977): Locomotion of the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae. *J. Zool. Lond.* 181, 189-226.
- FORSYTHE, T.G. (1981): Running and pushing in relation to hind leg structure in some Carabidae (Coleoptera). *Coleopt. Bull.* 35, 353-378.
- KOEPCKE, H.W. (1971-74): Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie. 2 Bde, 1684 pp., Krefeld: Goecke & Evers.
- MORWINSKI, T. & BAUER, T. (1997): Prediction of life style by eye morphology in *Bembidion* species (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* 41, 472-480.
- REMANE, A. (1943): Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Biol. Gen.* 17, 164-182.
- STAVENGA, O., G. (1979): Pseudopupils of compound eyes. In: *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates. Handbook of Sensory Physiology* (Ed. by Autrum, H.), Vol VII/6A, pp. 257-440, Springer, Berlin.
- VAN DER KLAUW (1948): Ecological studies and reviews. IV. Ecological morphology. *Bibliotheca Biotheoretica* 4: 27-111.
- WAINWRIGHT, P.C. & REILLY, S. M. (1994): *Ecological Morphology*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- WARMING, E. (1884): Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. *Naturhist. Foren. Festschrift* 1884.
- WEHNER, R. (1981): Spatial vision in arthropods. In: *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates. Handbook of Sensory Physiology* (Ed. by Autrum, H.), Vol VII/6C, pp. 287-616, Springer, Berlin.
- Prof. Dr. Thomas Bauer
Zool. Inst. d. Universität, Lehrstuhl für Ökologie Olshausenstr. 40, D 24098 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [1997](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer Thomas

Artikel/Article: [Lebensformtypen: Möglichkeiten der morphometrischen Nischenprognose bei Insekten 1-23](#)