

Untersuchungen zum Stridulationsverhalten der Hirschkäfer-Larven (*Lucanus cervus* L.) (Coleoptera : Lucanidae)

Autor(en): **Sprecher-Uebersax, Eva / Durrer, Heinz**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft =
Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the
Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **71 (1998)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402732>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Untersuchungen zum Stridulationsverhalten der Hirschkäfer-Larven (*Lucanus cervus* L.) (Coleoptera: Lucanidae)

EVA SPRECHER-UEBERSAX¹ & HEINZ DURRER²

¹ Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel

² Medizinische Biologie, Institut für Pathologie der Universität, CH-4056 Basel

Stridulation of stag beetle larvae (Lucanus cervus L.). – Larvae of stag beetles sometimes stridulate. A description and REM pictures of the stridulation apparatus are given and possible reasons for stridulation are discussed.

Keywords: *Lucanus cervus*, larvae, stridulation.

EINLEITUNG

Die Larven des Hirschkäfers *Lucanus cervus* L. zeichnen sich durch den Besitz eines Stridulationsorgans auf den Hüften (Coxae) der Mittelbeine und an den Trochanteren der Hinterbeine aus. Durch Reiben der Pars stridens am Plectrum können Laute erzeugt werden, über deren Bedeutung noch Unklarheit herrscht. Bis jetzt liegen kaum Kenntnisse über ein mögliches Hörorgan bei Hirschkäfern und deren Larven vor, so dass sich die Frage nach dem biologischen Sinn dieser Lauterzeugung stellt. Auch andere in ähnlichem Brutsubstrat lebende Käferlarven weisen Lauterzeugungsorgane auf.

Lautäußerungen bei Käfern werden in der Literatur als Ausdruck der sozialen Kommunikation, als eine Schutz- oder eine Zusammenhaltsfunktion beschrieben. Die Stridulation als wichtige Funktion der sozialen Kommunikation zwischen Geschlechtspartnern oder Juvenilen und Adulten wird vor allem bei den Passalidae, Trogidae, Geotrupidae und Coprinae beschrieben. Bei den mit den Hirschkäfern nahe verwandten, nur in den Tropen lebenden Passalidae stridulieren Larven und Imagines, und es wird sogar ein soziales Leben mit Kommunikation beschrieben (VALENZUELA-GONZALEZ & CASTILLO, 1983). Die Passalidae leben in Gemeinschaften in faulem Holz, und die Larven sind für eine normale Entwicklung auf die Hilfe der Eltern angewiesen. Die Stridulation der Adulten ist bei gewissen Interaktionen sowie bei der Abwehr von Predatoren von Bedeutung. Bei den Larven dient die Stridulation der Kommunikation, ihre genaue Bedeutung ist aber noch unklar. REYES-CASTILLO & JARMAN (1983) fanden bei *Odontotaenius disjunctus* (Passalidae) 14 verschiedene Laute bei 11 unterschiedlichen Verhaltensweisen, was auf eine komplexe intraspezifische Kommunikation hinweist. BUCHLER *et al.* (1981) interpretieren die Stridulation dieser Passaliden-Art klar als Abwehrstrategie gegen Predatoren und verneinen eine Kongregationsfunktion. WINKING-NIKOLAY (1975) dagegen stuft eine mögliche Schutzfunktion der Stridulation als sehr gering ein, denn bei ihren Versuchen wurden stridulierende adulte Geotrupidae von zahlreichen Tierarten ohne Zögern gefressen. Nach SCHMITT (1991) besitzen zahlreiche Coleopterenarten aus verschiedenen Familien (Scarabaeoidea, Cerambycidae, Chrysomelidae) elytro-abdominale, vertico-pronotale, mesoscuto-pronotale, elytro-femorale oder

pleuro-elytrale Stridulationsorgane bei den Adulten. Viele adulte Cerambycidae stridulieren, wenn sie sich bedroht fühlen.

Auch der Chilenische Hirschkäfer *Chiasognathus granti* soll bei Gefahr die Mandibeln öffnen und gleichzeitig Zirptöne ausstossen. Bei *Lucanus cervus* wird ein Stridulieren der Adulten nur bei TOCHTERMANN (1992) erwähnt; dies wurde bei den hier vorgelegten Untersuchungen niemals festgestellt. Die vom selben Autor erwähnten stark gerillten Flügelleisten, welche ein Stridulationsorgan darstellen sollen, konnten nicht nachgewiesen werden. Beim Hirschkäfer ist weder Kommunikation noch ein Ansatz sozialen Lebens bekannt. Da Larven und Imagines zwar nahe aneinander liegende, aber unterschiedliche Lebensräume besiedeln, richtet sich das Stridulieren der Larven höchstens an Larven gleicher oder anderer Art oder allenfalls an potentielle Feinde und Eindringlinge, nicht aber an adulte Hirschkäfer. Ein Kontakt mit den Imagines könnte sich höchstens im Moment der Eiablage durch das Weibchen ergeben. Das würde aber voraussetzen, dass die Weibchen ein Hörvermögen besitzen. Hirschkäferlarven leben während der ganzen Entwicklungszeit unterirdisch in der Mulmzone im Grenzbereich von morschem Holz und Humus.

MATERIAL UND METHODEN

Die Seltenheit der Hirschkäfer und die daraus resultierende Schwierigkeit, lebende Larven zu beschaffen, verunmöglichte es, Versuche im grossen Stile durchzuführen. Die Tatsache, dass die Tiere fast allorts geschützt sind und bis anhin alle Zuchtversuche scheiterten, erschwerte die Arbeit erheblich und hatte zur Folge, dass alle Untersuchungen mit sehr wenig Tieren auskommen mussten.

Die Aufnahmen der morphologischen Strukturen des Stridulationsapparates wurden im Labor für Rasterelektronenmikroskopie der Universität Basel durchgeführt. Die Organe wurden mit einem Goldfilm überzogen und mit einem Gerät Philips SEM 515 bei 3, 4 und 5 kV fotografiert (Filmtyp PANF, schwarz-weiss, Iso 64).

Der leise, aber dennoch gut hörbare Ton der stridulierenden Larven wurde auf Tonband aufgenommen. Es kamen dafür ein Kassetten-Tonbandgerät der Marke Sony, ein Tonband der Marke Sony (chrome super class) und ein separates Mikrofon der Marke Philips SBC-MC 600, welches bei Raumtemperatur in den Behälter etwa 15 cm über die Larven gehalten wurde, zur Anwendung. Die Aufnahme erfolgte, als das Tier auf der Substratoberfläche lag. Vom Stridulationslaut ab Tonband wurde ein Oszillogramm mit Hypercard[®] auf Macintosh erstellt.

Für Beobachtungen wurden Larven in Terrarien gehalten. Sie waren einzeln in kleinen Behältern mit den Massen 40 x 20 x 18 cm untergebracht. Das Substrat stammte vom jeweiligen Fundort. Eine schräg nach oben eingelegte Glasplatte, an welcher die Larve abwärts glitt, bewirkte, dass die Larve meist sichtbar war, und sorgte für günstige Beobachtungsmöglichkeiten. Die Ortsveränderungen der Larven im Terrarium wurden während vierzehn Monaten wöchentlich registriert. Während der Monate 4 bis 7 wurden zwei Larven viermal täglich mit ihrem Stridulationslaut ab Tonband beschallt. Der Laut ertönte aus einem kleinen, in Plastik verpackten Kopfhörer, welcher im Substrat eingebettet war. Für die Festlegung der jeweiligen Aufenthaltsorte der Larven diente eine durchsichtige Folie mit 2 cm auseinander liegenden Halbkreisen als Hilfsmittel. Die Folie war auf die Rückwand des Terrariums aufgelegt, und die Halbkreise darauf waren auf die ins Substrat gelegte Schallquelle zentriert. Der Standort der Larven wurde mit den Nummern der Halbkreise umschrieben. Vier weiteren Larven wurde während einer Woche viermal täglich 30 Sekunden lang der Stridulationslaut mit der gleichen Einrichtung ab Ton-

band abgespielt. Gleichzeitig erfolgte eine Tonbandaufnahme von jeweils 2 Minuten vor und nach der Beschallung, um eine allfällige Antwort zu registrieren.

MORPHOLOGIE

TUXEN (1967) beschreibt eine Entwicklungslinie innerhalb der Lamellicornia: Die Mistkäferlarve *Geotrupes stercorarius* (Geotrupidae) trägt auf den Mittelhüften eine breite Fläche mit gebogenen Querrippen von dichtgestellten, zusammengedrückten, gesägten Knospen (Pars stridens) und am stark verkürzten Hinterbein einen Kamm von wenigen kurzen Zähnen (Plectrum). Bei den Lucanidae findet sich eine grössere, mit Körnchen genoppte Stridulationsfläche (Pars stridens) an den Mittelhüften und an den weniger verkürzten Hinterbeinen ein besonders abgesetzter, besser entwickelter Kamm am Schenkelring (Plectrum). Die extremste Entwicklung findet man bei den Passalidae. Bei ihnen ist die Stridulationsfläche der Mittelbeine kräftig entwickelt (Pars stridens) und die Hinterbeine sind zu einem kräftigen Glied mit einer kurzen Reihe kräftiger Zähne reduziert (Plectrum).

Betrachtet man die Stridulationsorgane der Hirschkäferlarve im Rasterelektronenmikroskop, so zeigt sich, dass das Plectrum am Trochanter der Hinterbeine aus einer Noppenreihe besteht, welche beinwärts etwas breiter wird. Die Noppen werden gegen das Bein zu länger und schmäler und sind enger angeordnet. Sie liegen an der dem Körper zugewandten Trochanterseite und umfassen die gesamte Trochanterlänge, die beim hier untersuchten Tier

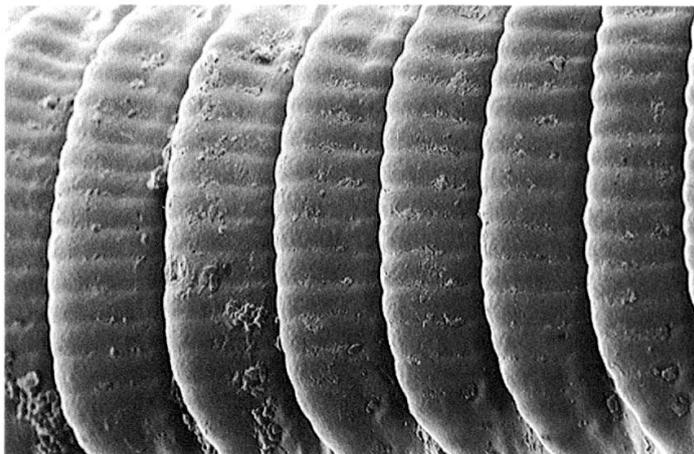
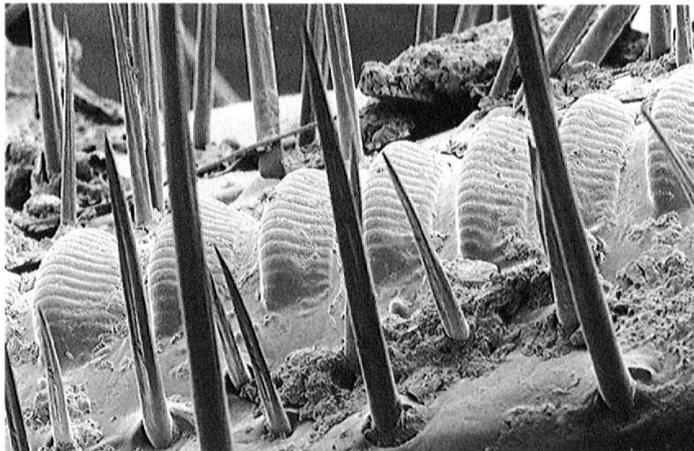
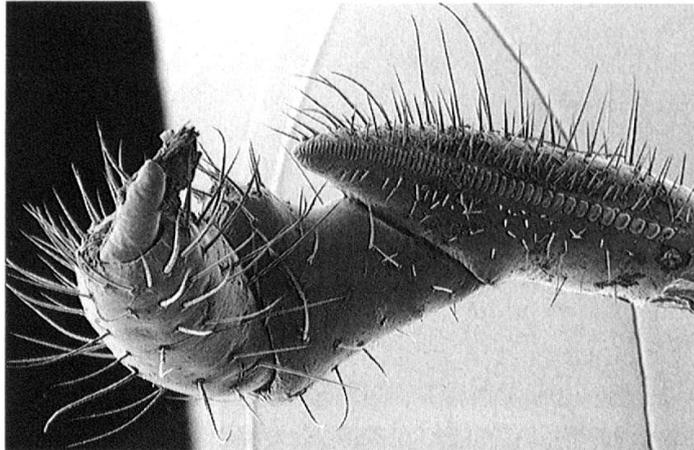


Abb. 1–3. REM-Aufnahmen des Stridulationsapparates der Larve von *Lucanus cervus*: – 1 (oben): Hinterbein mit Plectrum, 25,4 mal vergrössert. – 2 (Mitte): Noppen des Plectrums im mittleren Bereich, 300 mal vergrössert. – 3 (unten): Noppen des Plectrums im mittleren Bereich, 600 mal vergrössert.

2,36 mm misst. Sowohl die breiteren Noppen im oberen Trochanterbereich als auch die schmaleren, längeren im unteren Trochanterbereich sind gerippt. Es werden etwa 15 Rippen pro Noppe gezählt. Die breiten messen 0,1 mm Länge und 0,05 mm Breite, die längeren 0,14 mm Länge und 0,02 mm Breite. Die Anzahl Noppen beträgt 55 (Abb. 1–3).

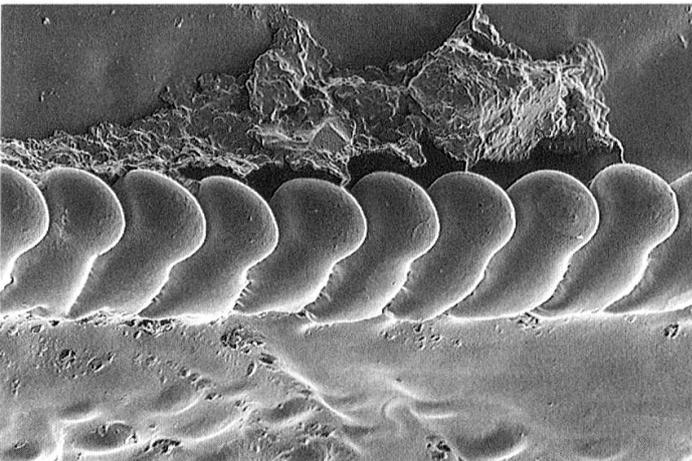
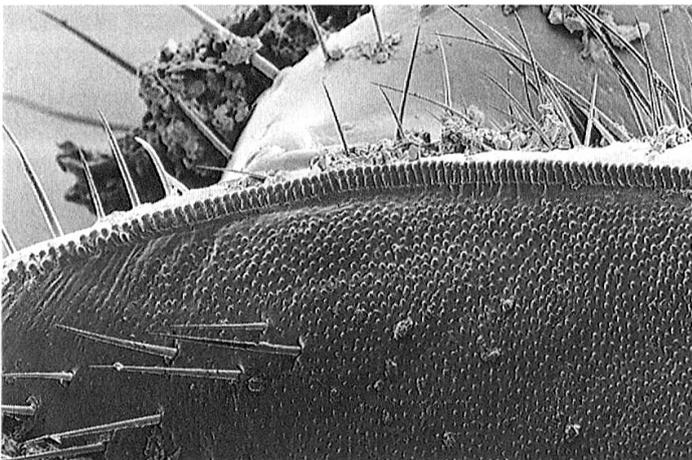
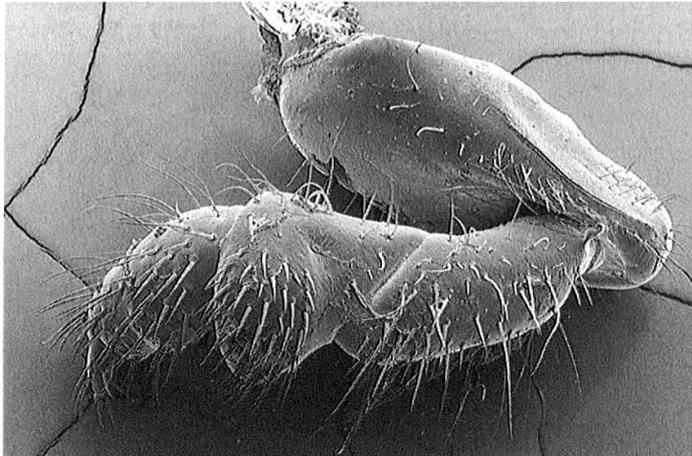


Abb. 4–6. REM-Aufnahmen des Stridulationsapparates der Larve von *Lucanus cervus*: – 4 (oben): Mittelbein mit Pars stridens an der Coxa, 17,2 mal vergrößert. – 5 (Mitte): Zähnenreihe und Noppenfeld an der Mittelhüfte, 75 mal vergrößert. – 6 (unten): Zähnen im mittleren Bereich, 600 mal vergrößert.

Die Pars stridens an der Mittelhüfte besteht aus einer Reihe länglicher Zähnen an der dem Hinterbein zugewandten Hüftseite und kleineren, flacheren, frei angeordneten Noppen beidseitig der Zähnenreihe. Die Zähnen in der Reihe bilden einen abstehenden Kamm, der sich von der Hüftmitte bis zum unteren Rand hinzieht. Die Zähnen in der Kammitte sind länger und etwas dichter angeordnet als diejenigen am Anfang. Am Ende sind sie teilweise zweireihig angelegt. Alle Zähnen weisen eine glatte Oberfläche auf. Ihre Zahl beträgt über 90. Die Form der Kammzähnen ist pilzartig, der apikale Teil ist verbreitert, der basale ist halsartig verschmälert. Die längsten Zähnen messen 0,04 mm Länge und 0,02 mm Breite am Apex, die kürzesten dieselbe Breite, aber nur 0,03 mm Länge (Abb. 4–6). Abb. 7 zeigt schematisch die Lage des Stridulationsapparates an der Larve.

BIOLOGIE

Der Stridulationslaut der Hirschkäferlarven besteht aus einem kurzen Knarren, das manchmal 1–2mal wiederholt wird und sich somit aus 1–3 Sequenzen zusammensetzt. Eine Tonbandaufnahme zeigt einen kurzen Laut von 1,1 sec Dauer, der aus zwei Fragmenten be-

steht. Beide Fragmente ähneln sich, das erste ist etwas intensiver und kompakter als das zweite. Abb. 8 zeigt drei Oszillogramme, zuerst das erste Fragment allein, danach nur das zweite und schliesslich beide zusammen. Die Lautstärke erreicht maximal 11 KHz. Hirschkäferlarven stridulieren nur ab und zu und erreichen niemals das Ausmass der Stridulationstätigkeit von Passalidenlarven.

Im Terrarium stridulierten Hirschkäferlarven anfänglich, als sie neu hineingesetzt wurden, viel häufiger als später. Bei Störungen, etwa nachdem im Substrat nach Larven gesucht wurde, konnte ab und zu ein Stridulieren der Larven wahrgenommen werden. Wurde aber eine Larve absichtlich gereizt, konnte kein Laut ausgelöst werden, ebenso wenig bei Berührung mit einer andern Larve. Die Lautäusserungen konnten stets nur zufällig gehört, niemals aber durch Manipulationen hervorgerufen werden.

Der Stridulationslaut ist für das menschliche Gehör leise, aber gut hörbar. Da bei frei hingelegten Larven manchmal ein Reiben der Hinterbeine an den Mittelbeinen sichtbar, jedoch nicht hörbar ist, wurde mit einem Gerät, welches Ultraschalltöne in unsern hörbaren Bereich umsetzt, geprüft, ob sich die Stridulation auch im Ultraschallbereich abspielt. Das Gerät brachte jedoch keine zusätzlichen Laute zum Vorschein.

Mit einer Beschallung des Stridulationslautes ab Tonband wurde der Frage nachgegangen, ob die Stridulation von Artgenossen die anderen im Substrat lebenden Larven beeinflusst. Die Lage der Larven im Substrat wurde regelmässig aufgezeichnet und die Positionen während der Beschallungszeit mit denjenigen ohne Beschallung verglichen. Da sich beide Larven während der Beschallung eher näher am Mikrophon aufhielten als ohne Beschallung ist eine Zusammengehörigkeitsfunktion der Stridulation möglich, setzt aber voraus, dass die Larven den Laut auch wahrnehmen können. Über das Hörvermögen der Larven liegen sonst keine Hinweise vor. Eine weitere Beschallung mit gleichzeitiger Tonbandaufnahme ergab keine Antworten auf die Stridulationslaute.

DISKUSSION

Die Tatsache, dass Hirschkäferlarven stridulieren, wirft die Frage nach dem Sinn dieser Lautäusserung auf. Sie sollte sich an jemanden richten, der sie wahrnehmen kann. Da sie nur leise ertönt, kann lediglich eine Kommunikation im engen Umkreis in Frage kommen.

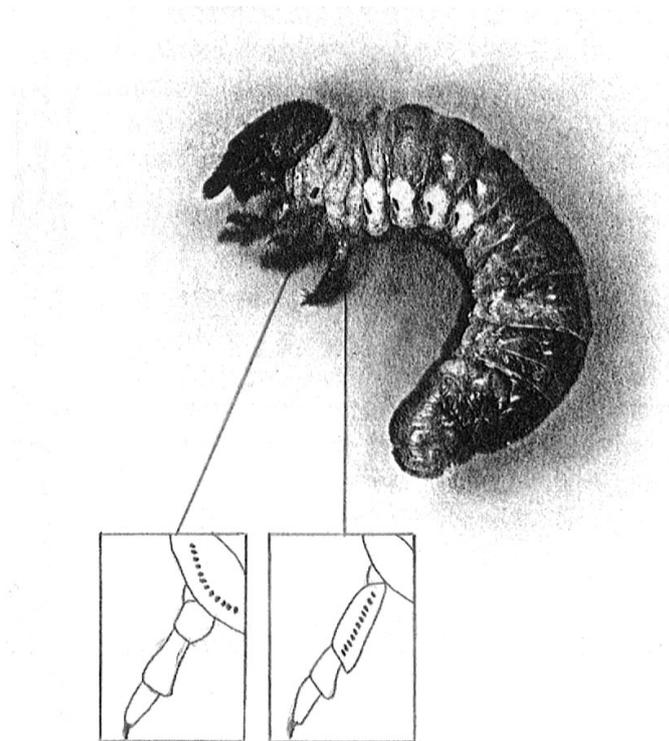


Abb. 7. Der Stridulationsapparat der Larve von *Lucanus cervus* befindet sich an der Mittelhüfte und am Trochanter des Hinterbeins.

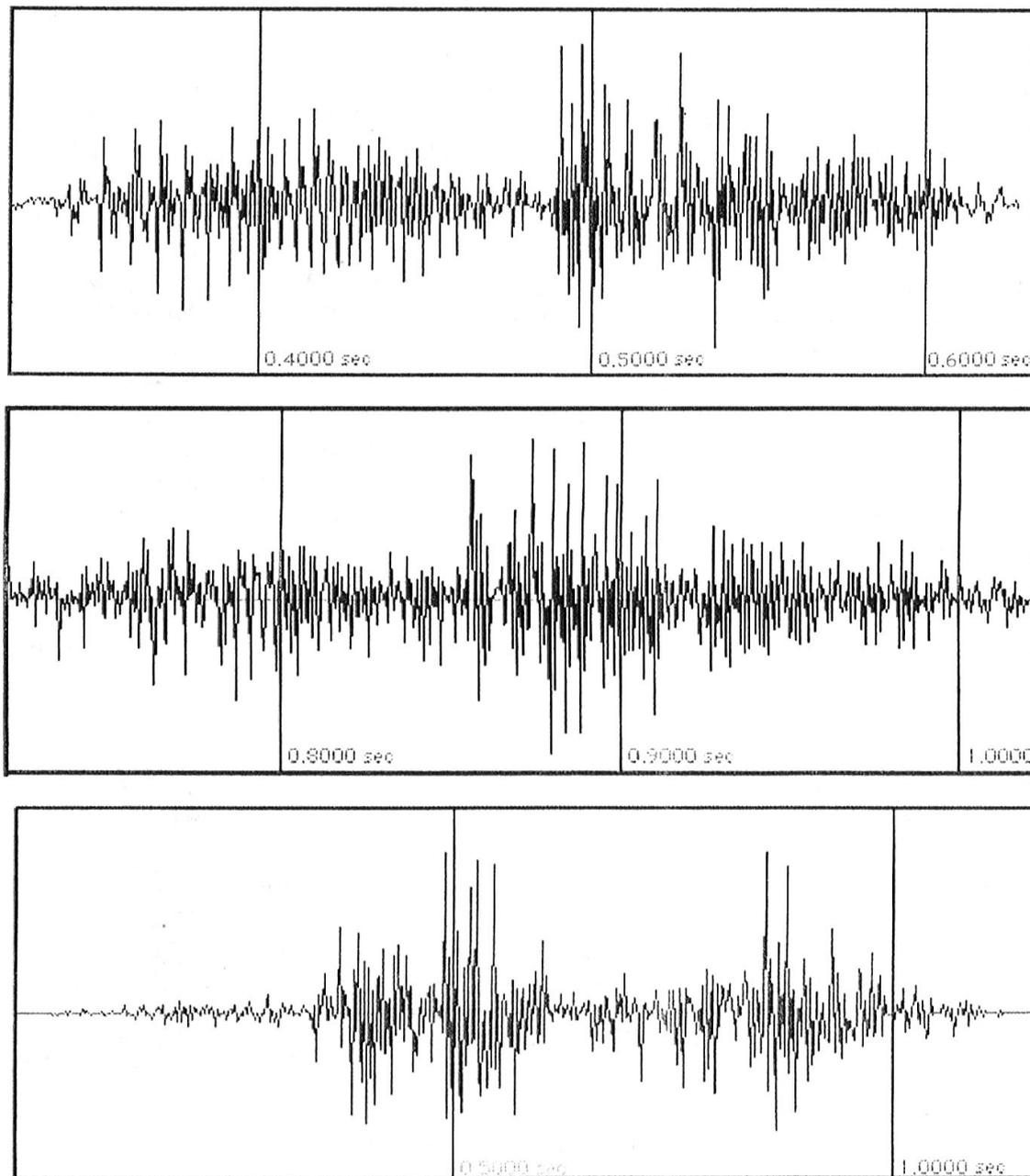


Abb. 8. Oszillogramm des Stridulationslautes der Larve von *Lucanus cervus*; erster Abschnitt (oben), zweiter Abschnitt (Mitte) und gesamter Laut (unten).

Richtet sich die Lautäußerung an Larven der gleichen Art?

Dass die Larven während der Beschallung des Stridulationslautes ab Tonband ihre Positionen tendenziell näher an der Schallquelle einnahmen als ohne, könnte auf eine Wahrnehmung der Stridulationslaute durch die Larven hinweisen. Da im selben Mulm wie Hirschkäferlarven auch andere Larven leben, z. B. *Cetonia aurata*, *Dorcus parallelipedus* oder *Prionus coriarius*, wäre bei der Stridulation auch eine innerartliche Verständigung oder eine Äußerung des Raumanspruches gegenüber anderen Arten denkbar. ALEXANDER *et al.* (1963) nehmen bei Mulmbewohnern eine

innerartliche Kommunikation zwecks Zusammenhalt an, weil die Tiere im Mulm mit andern Arten zusammenleben. Diese Funktion könnte auch bei Hirschkäferlarven zutreffen, da sie nie einzeln, sondern immer nur in kleinen Gruppen gefunden wurden. Das vermehrte Stridulieren bei neu zusammengebrachten Larven kann dadurch erklärt werden, dass sich die Larven anfänglich in der neuen Umgebung orientieren müssen, dass aber nach einer bestimmten Zeit die Positionen bezogen sind und eine akustische Orientierung nicht mehr oft nötig ist.

Die Funktion larvaler Sinnesorgane ist bis heute wenig bekannt. Sie wird meist als olfaktorisch oder sensorisch interpretiert. Angaben über eine Hörfähigkeit von Larven liegen nur bei andern Käferarten vor. NIEMITZ & KRAMPE (1972) weisen bei den Larven von *Necrophorus vespillo* (Silphidae) mit Experimenten im Orientierungsverhalten ein Gehör nach, geben aber keine morphologischen Befunde an. SALIBA (1972) stellte bei Cerambycidenlarven fest, dass sie auf Geräusche antworteten, die andere Larven durch Nagen mit den Mandibeln verursachten. Die Wahrnehmung soll in einer Pleuralplatte des Abdomens aufgenommen werden. Eine solche Pleuralplatte besitzen Hirschkäferlarven nicht. Auch ihre Antennen zeigen nur einen einfachen Bau (Abb. 9).

Oder richtet sich die Lautäusserung an Adulte der gleichen Art?

Adulte und juvenile Hirschkäfer leben in getrennten Substraten. Während die Larven unter der Erde im Wurzelbereich von Strünken leben, sind adulte Hirschkäfer tagsüber nur wenig tief in der Erde eingegraben und halten sich nachts im Freien auf. Die Männchen sind nicht imstande, sich richtig einzugraben; sie suchen lediglich Schutz unter Holzstücken, Blättern, Steinen o.ä. Die Weibchen erreichen rasch Tiefen von 10–20 cm. Es ist anzunehmen, dass sie die Tiefe des Larvenaufenthaltsortes beim üblichen Eingraben tagsüber kaum erreichen, sondern höchstens bei der Eiablage. Ein Zusammentreffen von Juvenilen und Adulten könnte demnach nur bei der Eiablage der Weibchen stattfinden. Dabei wäre eine Kommunikation denkbar. Abb. 10 zeigt den Apex einer imaginalen Antenne mit Sinnesborsten und einem Grubenorgan.

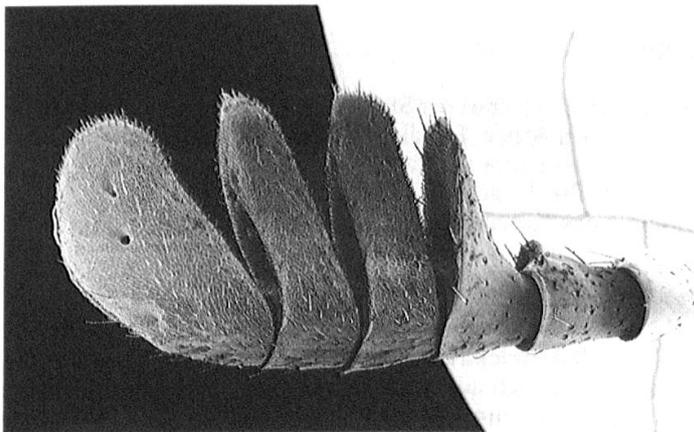
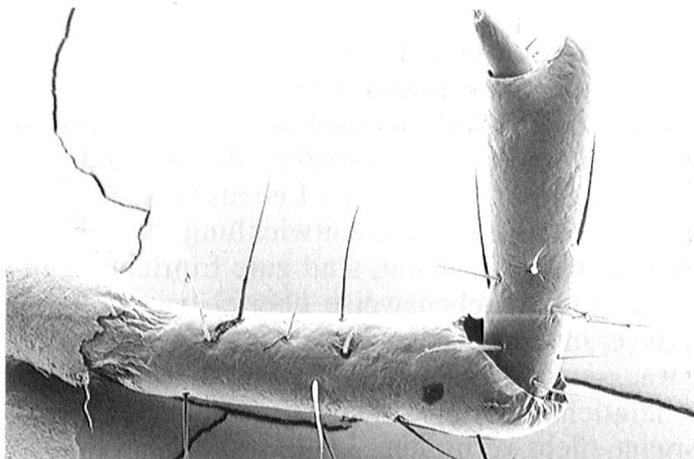


Abb. 9–10. REM-Aufnahmen der Antenne einer Larve und einer Imago von *Lucanus cervus*. – 9 (oben): Die einfach strukturierte Antenne einer Larve, 35,8 mal vergrößert. – 10 (unten): Apex der Antenne einer Imago, 30,2 mal vergrößert.

Reaktionen von Käfern auf Geräusche, die andere derselben Art produzieren, sind zwar nachgewiesen, aber die Rezeptoren konnten noch fast nie identifiziert oder lokalisiert werden. Als Phonorezeptoren kommen Johnstonsche Organe, Borsten oder funktionelle Einheiten von Borsten und anderer Organe in Frage. Vibrationswahrnehmungen können an Tibien oder Tarsen aufgenommen werden, z. B. bei vielen Scarabaeoidea und klopfenden Arten wie den Anobiidae (CROWSON, 1981). Bei Wasserkäfern wurden Hörorgane in abdominalen Sterniten gefunden. LEHR (1914) beschrieb bei *Dytiscus marginalis* (Dytiscidae) ein Hörvermögen mit Hilfe des Johnstonschen Organs. SPANGLER (1988) fand bei *Cicindela lemniscata* ein Hörorgan im Abdomen des Käfers.

Richtet sich die Lautäusserung aber an potentielle Feinde?

Hätte die Stridulation eine Abwehr- und Schutzfunktion, so müsste sie durch Störungen und Belästigungen auslösbar sein. Da dies aber nicht zutrifft und sich der Lebensraum der Larven geschützt im Erdreich befindet, wird dies ausgeschlossen. Nach BAUER (1976) gibt es keine Insektenart, deren Abwehr ausschliesslich in der Stridulation besteht, und die Geräuscherzeugung ist höchstens ein Glied innerhalb einer Abwehrstrategie.

Dient die Lautäusserung der Orientierung im Substrat?

Eine Prüfung der Substratbeschaffenheit oder eine Ortung im Substrat durch Aussenden eines Lautes bedingt je nach Lage und Umgebungsmaterial ein differenziertes Wahrnehmen des Schalles und somit ein gut entwickeltes Gehör. Eine Orientierung im Substrat, die auf anderen als optischen Sinneswahrnehmungen beruht, ist bei einer Lebensweise im Dunkeln zweifellos nötig. Während der jahrelangen Larvenentwicklung, welche den Hauptteil im Leben eines Hirschkäfers einnimmt, sind gute Einrichtungen als optimale Anpassung an die unterirdische Lebensweise überlebenswichtig. In Terrarien wurden zahlreiche Ortsveränderungen der Larven festgestellt, welche eine Orientierung im Substrat voraussetzen. Eine olfaktorische oder taktile Orientierung ist jedoch wahrscheinlicher als eine akustische, denn bei Käferlarven sind hoch entwickelte Hörorgane nicht verbreitet.

VERDANKUNGEN

Grosser Dank gebührt der Stiftung Emilia Guggenheim-Schnurr für die grosszügige Unterstützung der vorliegenden Arbeit. Für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen sei R. GUGGENHEIM und D. MATHYS vom Labor für Rasterelektronenmikroskopie, für die grosse Hilfsbereitschaft und den steten Einsatz bei technischen Einrichtungen und Feldarbeiten sei A. OCHSENBEIN von der Medizinischen Biologie des Pathologischen Instituts ganz herzlich gedankt.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit dem Rasterelektronenmikroskop wurde der Stridulationsapparat von Hirschkäferlarven untersucht. Er setzt sich aus einer Pars stridens an der Mittelhüfte und einem Plectrum am Trochanter der Hinterbeine zusammen. Während das Plectrum aus einer Noppenreihe besteht, präsentiert sich die Pars stridens als eine Reihe länglicher Zähnchen, welche an der dem Hinterbein zugewandten Hüftseite angeordnet sind, und kleineren, frei angeordneten Noppen beidseitig der Zähnchenreihe. Die Funktion der Stridulation ist unklar. Die Lautäusserungen richten sich möglicherweise an Larven der gleichen Art zwecks Zusammenhalt oder als Äusserung des Raumanspruches. Eine Abwehr- und Schutzfunktion oder ein Instrument zur Orientierung im Substrat sind eher unwahrscheinlich.

LITERATUR

- ALEXANDER, R.D., MOORE, T.E. & WOODRUFF, R.E. 1963. The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles. *Anim. Behav.* 11: 111–115.
- BAUER, T. 1976. Experimente zur Frage der biologischen Bedeutung des Stridulationsverhaltens von Käfern. *Z. Tierpsychol.* 42: 57–65.
- BUCHLER, E.R., WRIGHT, T.B. & BROWN, E.D. 1981. On the functions of stridulation by the Passalid beetle *Odontotaenius disjunctus* (Col., Passalidae). *Anim. Behav.* 29: 483–486.
- CROWSON, R.A. 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, 802 S.
- LEHR, W. 1914. Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von *Dytiscus marginalis*. *Z. wiss. Zool. Leipzig* 110: 87–150.
- NIEMITZ, C. & KRAMPE, A. 1972. Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae Coleoptera). *Z. Tierpsychol.* 30: 456–463.
- REYES-CASTILLO, P. & JARMAN, M. 1983. Disturbance Sounds of Adult Passalid Beetles (Col., Passalidae): Structural and Functional Aspects. *Ann. Ent. Soc. Am.* 76: 6–22.
- SALIBA, L. J. 1972. Gallery orientation in Cerambycid larvae. *Entomologist* 105: 300–304.
- SCHMITT, M. 1991. Stridulatory devices of Leaf Beetles and other Coleoptera. *Adv. Coleopterology AEC, Barcelona*: 263–280.
- SPANGLER, H.G. 1988. Hearing in tiger beetles (Cicindelidae). *Physiol. Ent.* 13: 447–452.
- TOCHTERMANN, E. 1992. Neue biologische Fakten und Problematik der Hirschkäferförderung. *Allg. Forstz.* 6: 308–311.
- TUXEN, S.L. 1967. *Insektenstimmen*. Verständliche Wissenschaft, Vol. 88, 156 S. Springer, Berlin.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. & CASTILLO, M.L. 1983. Contribution à l'étude du comportement chez les Passalidae. *Bull. Soc. Ent. France* 88: 607–618.
- WINKING-NIKOLAY, A. 1975. Bio-Akustik des Waldmistkäfers. *Z. Tierpsychol.* 37: 515–541.

(erhalten am 3. April 1998; nach Revision angenommen am 14. September 1998)

