Rüsselkäfer mit ungewöhnlicher Lebensweise : Koprophagie, Brutparasitismus und Entomophagie in der Familie der Curculionidae

Autor(en): **Zwölfer, H.**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **42 (1969)**

Heft 3

PDF erstellt am: **26.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401592

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.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XLII Heft 3 20. Oktober 1969

Rüsselkäfer mit ungewöhnlicher Lebensweise

Koprophagie, Brutparasitismus und Entomophagie in der Familie der Curculionidae

von

H. ZWÖLFER
Commonwealth Institute of Biological Control, European Station,
Delémont, Schweiz

Misst man den stammesgeschichtlichen « Erfolg » einer Tiergruppe an der Zahl der von ihr entwickelten Arten, so stellen die Rüsselkäfer (Curculionidae) unter den heute lebenden Familien des Tierreiches die erfolgreichste dar. Denn über 40 000 Rüsselkäferarten sind bis heute bekannt geworden und jedes Jahr werden zahlreiche neue Arten gefunden und beschrieben. Der Artenzahl nach übertrifft die Familie der Rüsselkäfer die gesamte Klasse der Wirbeltiere.

Ihren Erfolg verdanken die Rüsselkäfer einer — man möchte fast sagen « systematischen » — Ausbeutung der Blütenpflanzen. Hier findet sich praktisch kein Organ, das nicht bestimmten Rüsselkäferarten und -gattungen als Nähr- und Brutsubstrat dienen könnte. Die Wurzeln, das tote Holz, der Bast, die Rinde, Äste und Zweige, Blätter, Knospen, Blüten, Früchte, Samen, alle Gewebe krautartiger Pflanzen und selbst die untergetauchten Stengel und Blätter von Wasserpflanzen werden von Rüsselkäfern angegriffen. Ihre Larven entwickeln sich in Frassgängen, Minen, Gallen, aber auch in von den Eltern angefertigten Blattwickeln und, in einigen Gruppen, selbst frei auf den Blättern der Wirtspflanze. Wenn auch im allgemeinen die Wirtsbindung der Rüsselkäfer nicht derart eng ist wie die vieler Blattkäfer, so zeigt doch die Mehrzahl der Rüssler in ihrer Wirtswahl eine klare Zuordnung zu bestimmten Pflanzentaxa. Bei einer ganzen Reihe von Rüsselkäfergruppen deuten die heutigen Wirtsspektren an, dass phylogenetisch alte Bindungen an die betreffenden Wirtstaxa vorliegen und dass bereits die Vorfahren der heutigen Curculionidenarten mit den Vorfahren der jeweiligen Wirtspflanzengruppen vergesellschaftet waren. Durch Spezialisierung auf bestimmte Wirtspflanzengruppen und durch eine subtile ökologische Differenzierung mit entsprechenden verhaltensmässigen, ernährungsphysiologischen und morphologischen Anpassungen ist den Rüssel-

käfern eine ausserordentlich intensive Ausnutzung der höheren Pflanzen und damit eine im Tierreich einmalige Artenfaltung gelungen.

Biologisch gesehen sind die Rüsselkäfer trotz ihrer Artenfülle eine sehr einheitliche Gruppe, die ein Schulbeispiel phytophager Insekten darstellt. In monographischen Bearbeitungen (BARGAGLI, 1884 ; HOFFMANN, 1950 ; KISSINGER, 1964 ; SCHERF, 1964) werden die Rüsselkäfer als ausschliesslich pflanzenfressende Familie gekennzeichnet. Indes haben neuere Untersuchungen gezeigt, dass es auch bei den Rüsselkäfern ernährungsbiologische Aussenseiter gibt.

Es war ausserordentlich bemerkenswert, als es vor wenigen Jahren WASSELL (1966) gelang, bei australischen Rüsselkäfern aus der Gattung *Tentegia* eine koprophage Lebensweise nachzuweisen *. Aus dieser Gattung sind zwei Arten bekannt, deren Larven sich im Kot von Beuteltieren entwickeln. *T. ingrata* FAUST sammelt Kotpartikel verschiedener Känguruhs (Macropodidae), die von dem kräftigen Käfer in Schlupfwinkel transportiert werden. Dort stopfen die Käfer die Kotpartikel einzeln in kleine Höhlen und hier entwickelt sich dann je eine Larve auf dem Dung. Eine verwandte Art, *T. bisignata* PASCOE wurde aus dem Dung eines Kletterbeutlers (Familie Phalangeridae) gezogen. Diese beiden Rüsselkäfer zeigen also ein Brutfürsorgeverhalten, wie wir es bei den Mistkäfern (Geotrupinae) und anderen Scarabaeiden kennen. Wir können die beiden dungsammelnden australischen Rüsselkäfer einerseits und die dungsammelnden Scarabaeiden andererseits als biologisch-ökologische Konvergenzerscheinung auffassen, so wie ja auch die australischen Beuteltiere und die Säugetiere der übrigen Erdteile mannigfache biologische Konvergenzen hervorgebracht haben. Da die grosse und weitverbreitete Familie der Scarabaeiden gerade in Australien nur sehr schwach vertreten ist, was mit dem weitgehenden Fehlen einheimischer, als Dunglieferanten geeigneter Säuger (Huftiere, Nager) zusammengebracht werden kann, haben die Rüsselkäfer hier offenbar eine besonders günstige Chance gehabt, koprophage Formen zu entwickeln und den Kot der einheimischen Beuteltiere auszubeuten.

Verschiedene Rüsselkäfer leben in den Bauten anderer Tiere, doch ist über die Lebensweise dieser Arten fast nichts bekannt. Die südamerikanische Curculionidengattung *Ctenomyophila* wird in den Höhlen der nach Maulwurfsart lebenden Kammratten (Ctenomyidae) gefunden, während ein nordamerikanischer Rüsselkäfer, *Hormops abducens* LECOMTE in den Nestern von Erdhörnchen (Sciuridae) vorzukommen scheint. (KISSINGER, 1964). In beiden Fällen weiss man nicht, wie diese Rüssler sich entwickeln und weshalb sie mit Nagetieren vergesellschaftet auftreten. GHESQUIÈRE (1932) zählt die in Ameisennestern gefundenen Rüsselkäfer auf : *Trachyphloeus myrmecophilus* SEIDL. (in Spanien in

---

* Herrn R. T. THOMPSON (Britisches Museum, London) bin ich für den Hinweis auf diese Arbeit sowie für weitere Auskünfte sehr zu Dank verpflichtet.

Ameisennestern), *T. scabriusculus* L. (in Holland in Nestern von *Formica rufa*), *Cathormiocerus attaephilus* BRIS. und *C. curvipes* WOLL. (in Südfrankreich im Nest von *Aphaeogaster barbara* L.), *Myrmecorhinus pinniger* WASM. (in Madagascar im Nest von *Crematogaster ranavalae* FOR.), *Myrmecolixus braunsi* WASM. (in Südafrika im Nest von *C. peringueyi* EM.) .GHESQUIÈRE vertritt die Ansicht, dass die aufgezählten, in Ameisennestern gefundenen Rüsselkäfer keine regelrechten Myrmekophilen darstellen, sondern als Holzbewohner gelegentlich in Ameisennester geraten. Demgegenüber vermutet er eine echte Myrmekophilie bei dem westafrikanischen Curculionidengenus *Ulomascus* und der nahe verwandten, aus Kenya beschriebenen Gattung *Cratopechus*, da hier sekretabsondernde Haarbüschel vorkommen und die betreffenden Arten in ihrem Habitus an das Leben in der Dunkelheit angepasst zu sein scheinen. Über die Lebensweise der beiden Gattungen ist anscheinend bislang nichts bekannt.

Eine besondere Form des Zusammenlebens mit anderen Tieren haben diejenigen Rüsselkäfer entwickelt, die man als Einmieter oder Inquilinen bezeichnet. Europäische Vertreter dieser Lebensform (Einzelheiten bei SCHERF, 1964) findet man in der Gattung *Curculio*, deren Arten durch den Besitz ausserordentlich langer, fadenförmiger Rüssel gekennzeichnet sind. Ein Teil der *Curculio*-Arten lebt in den Früchten der Eiche (*C. elephas* GYLL., *C. glandium* MARSH., *C. venosus* GRAV.), eine andere Art, der wohlbekannte Haselnussbohrer (*C. nucum* L.), entwickelt sich in der Haselnuss. Dabei ist der dünne, lange Rüssel der *Curculio*-Arten ein unentbehrliches Werkzeug, mit dessen Hilfe die Weibchen eine Eikammer tief in das harte Gewebe der jungen Eicheln und Haselnüsse bohren und mit dem, zumindest bei *C. nucum*, das Ei in die Tiefe des Bohrkanals geschoben und dieser schliesslich mit Bohrmehl verstopft wird. Im Zuge einer « ökologischen Wirtskreiserweiterung » sind nun offensichtlich andere *Curculio*-Arten dazu übergegangen, statt der Früchte von Eichen und Hasel Pflanzengallen von ähnlichem Habitus zu belegen : So entwickeln sich *C. pyrrhoceras* MARSH. in den Blattgallen von *Cynips quercus-folii* L. an Eiche, *C. villosus* F. in den Gallen von *Biorrhiza pallida* OL., ebenfalls an Eiche, *C. salicivorus* PAYK und *C. crux* F. aber in Blattwespengallen an Weidenblättern. Die Larven dieser *Curculio*-Arten fressen als Einmieter das von den genannten Gallwespen bzw. Blattwespenarten hervorgerufene Gallengewebe, greifen aber die als Wirte dienenden Galleninsekten nicht unmittelbar an. Jedoch bewirkt zumindest bei *C. salicivorus* (NIKLAS, 1955) die Nahrungskonkurrenz und der dicht gepackte Kot der oft zu mehreren in der Galle schmarotzenden *Curculio*-Larven, dass der Hausherr, eine *Pontania*-Larve, in seiner eigenen Wohnung von seinen Einmietern erdrückt wird. Auch in anderen Rüsselkäfergattungen gibt es Arten, die die von anderen Insekten erzeugten Gallen ausbeuten. *Eutrichapion (Apion) minimum* HBST., in dessen Verwandtschaft einige typische Gallenerzeuger vorkommen, legt seine Eier in Blattwespen-

gallen *(Pontania)* an Weiden. Ein Vertreter der nordamerikanischen Rüsslergattung *Cylindrocopturus* entwickelt sich in den Gallen eines anderen Rüsselkäfers (*Podapion* sp.).

Auch zu den Inquilinen gehört der interessante Rüssler *Lasiorrhynchites sericeus* HBST. Unsere *Lasiorrhynchites*-Arten (Einzelheiten bei SCHERF, 1964) gehören brutbiologisch zu den Triebstechern, die ihre Eier in noch junge, lebende oder tote Pflanzentriebe legen. *L. sericeus* fällt hier ganz aus der Reihe, indem er die Brutfürsorge eines anderen Rüsselkäfers, *Attelabus nitens* SCOP., nach Kuckuksart ausnützt. Die Larven von *A. nitens* entwickeln sich in einer von der Mutter kunstvoll und mühsam angefertigten Blattrolle. Die Weibchen von *L. sericeus* belegen als Brutparasiten die Blattrollen von *Attelabus*, in denen dann die *Lasiorrhynchites*-Larven zusammen mit den *Attelabus*-Larven heranwachsen. (LENGERKEN, 1939).

Ähnlich wie bei unserm europäischen *A. nitens* werden auch die Blattrollen nordamerikanischer *Attelabus*-Arten von Brutparasitismus betreibenden Rüsslern ausgenützt wobei diese Arten allerdings wesentlich brutaler vorgehen. G. B. VOGT * entdeckte, dass der nordamerikanische Rüsselkäfer *Pterocolus ovatus* F., dessen Larven so wie jene des europäischen *Lasiorrhynchites sericeus* in von *Attelabus* angefertigten Blattrollen fressen, gleichzeitig als Eiräuber von *Attelabus* auftritt. Dabei ist die ungewöhnliche Körpergestalt von *Pterocolus* anscheinend eine Anpassung, die es dem Weibchen erlaubt, durch die Blattrolle hindurch das *Attelabus*-Ei zu erreichen. In ähnlicher Weise schmarotzen zwei mexikanische *Pterocolus*-Arten bei *Attelabus*. (VOGT, unveröffentlicht, als Mitteilung publiziert bei KISSINGER (1964)).

Pterocolus, den man als Ei-Prädator von *Attelabus* ansehen kann, gehört in die Curculioniden-Unterfamilie Pterocolinae. Im Nachbartaxon, in der Unterfamilie der Myrmecinae (Otidocephalinae), konnte nun vor kurzem ein als Larve und Imago obligatorisch an Insekteneiern lebender Rüsselkäfer gefunden werden. Da es sich bei dieser Art, *Ludovix fasciatus* GYLL. (Tribus Erodiscini), um den Erstnachweis einer rein entomophagen Lebensweise bei Rüsselkäfern handelt, sollen unsere Beobachtungen, die an anderer Stelle eingehend veröffentlicht werden (ZWÖLFER & BENNETT, in Vorbereitung), hier kurz geschildert werden.

Anlässlich einer im Winter 1968 durch das Commonwealth Institute of Biological Control von Dr. F. Bennett und dem Verfasser durchgeführten Reise, deren Ziel die Erforschung der im Amazonas-Becken und den nördlich anschliessenden Gebieten an der Wasserhyazinthe *(Eichhornia crassipes)* lebenden phytophagen Arthropoden war (BENNETT, 1967), wurde die durch ihre Körpergestalt sehr auffallende, mit dem Rüssel etwa 13–18 mm messende Curculionide *L. fasciatus* (Abb. 1) wiederholt in der Ufervegetation von Flüssen und Wassergräben

---

* Herrn G. B. VOGT (Washington) möchte ich auch an dieser Stelle für seine Mitteilung danken.

gefunden. Da die den südamerikanischen Sammlern gut bekannte Art stets in Uferbiotopen gefunden worden war, nahm man an, dass sie sich in Stengeln von Sumpfpflanzen (BONDAR, 1943, vermutet als Brutpflanze die an südamerikanischen Wasserläufen häufige *Rhynchospora scaberrima*) entwickelt. Damit übereinstimmend war eine unveröffentlichte Beobachtung von SILVEIRA-GUIDO, 1965, der eine Puppe von *L. fasciatus* im Innern eines Stengels der Wasserhyazinthe antraf.

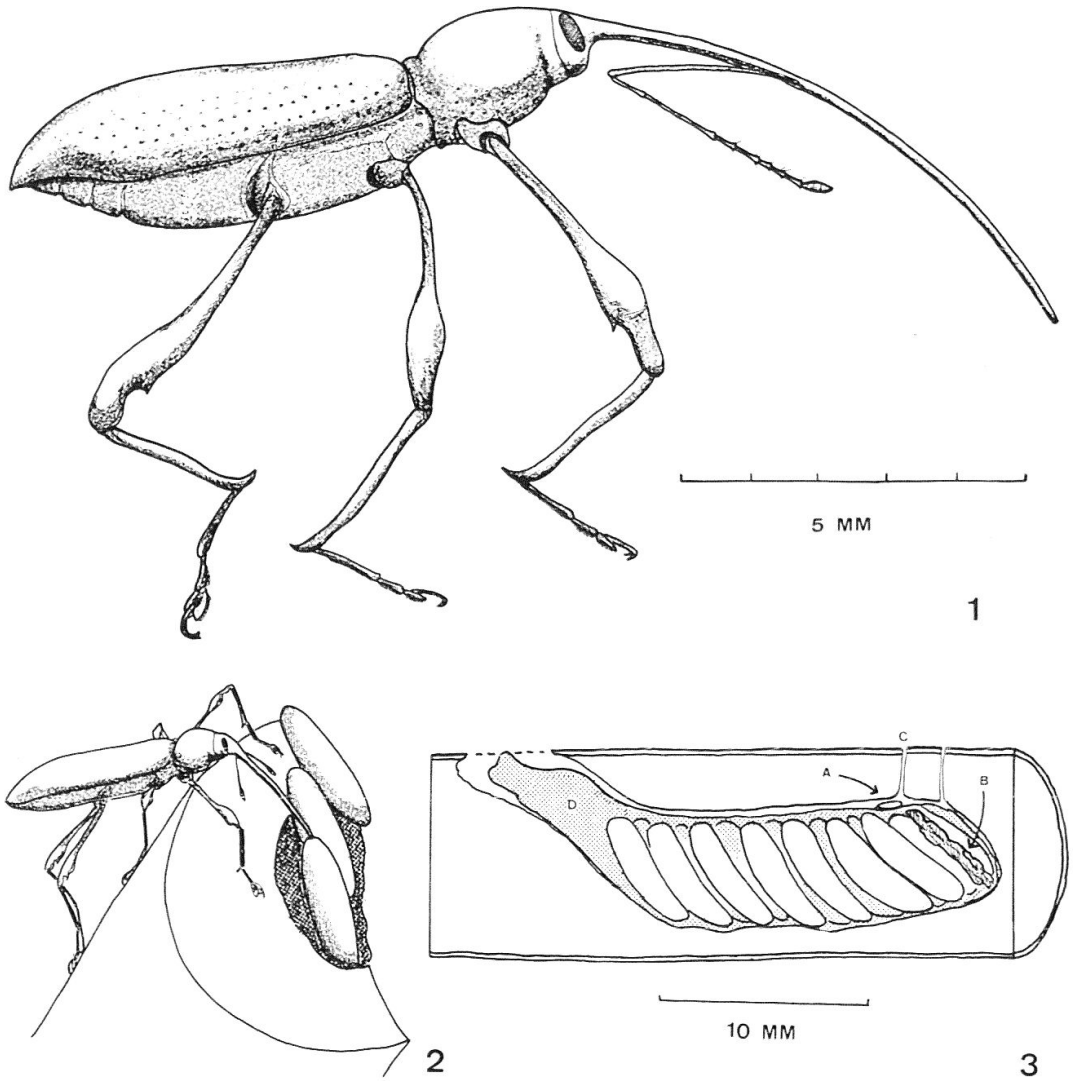

Abb. 1. — *Ludovix fasciatus* GYLL., Weibchen.

Abb. 2. — *L. fasciatus* beim « Aussaugen » eines künstlich freigelegten *Cornops*-Eies.

Abb. 3. — Oothek von *Cornops* sp. im Stengel von *Eichhornia*, halb-schematisch. A = Frisch abgelegtes Ei von *L. fasciatus*. B = Vom *Ludovix*-Weibchen vor der Eiablage « ausgesaugtes » *Cornops*-Ei. C = Vom *Ludovix*-Weibchen gebohrter Frass- und Eiablagekanal. D = Pfropf des *Cornops*-Eikokons. Dieser Pfropf verschliesst den Eingang zur Eikokon-Höhle.

Da die ameisenartig gestreckte Körpergestalt des Rüsslers, der ausserordentlich lange, dünne Rüssel (er kann mit 8 mm die Länge des restlichen Körpers fast erreichen) sowie die spinnenartig in die Länge gezogenen Beine auf Besonderheiten in der Lebensweise von *L. fasciatus* deuteten, wurde die Art in einem Feldlabor in Paramaribo und später in Belem auf ihre Biologie hin eingehend untersucht. Es stellte sich dabei als erstes heraus, dass weder der Käfer noch seine Larve an den angebotenen Blatt- und Stengelstücken von *Eichhornia* frassen. (Demgegenüber berichtet BONDAR (1943), dass adulte *L. fasciatus* an der neugebildeten Epidermis junger Infloreszenzen von *Rhynchospora* frassen. Da uns während unserer Versuche BONDAR'S Beobachtung noch nicht bekannt war, hatten wir keine entsprechenden Fütterungsversuche angestellt). Andererseits wurden in Käfigen gehaltene Exemplare von *L. fasciatus* schnell aus ihrer Lethargie geweckt, wenn ihnen Stengelstücke von *Eichhornia* angeboten waren, in deren Innern sich Eipakete einer semi-aquatischen Heuschrecke, *Cornops longicorne* BRUN. befanden. Die Tiere begannen die Stengel zu prüfen und an bestimmten Stellen mit dem Rüssel anzustechen. Eine nähere Untersuchung ergab, dass der Anstich nur dort erfolgte, wo sich im Innern des *Eichhornia*-Stengels Eikokons von *C. longicorne* befanden. An künstlich freigelegten *Cornops*-Eiern konnten wir dann beobachten, wie *Ludovix* die Eier an der Spitze mit seinem Rüssel anbohrte und den flüssigen Inhalt des Eis langsam « auszusaugen » begann, wobei der Rüssel des Tiers tiefer in das Ei hineingeführt wurde und das Abdomen des Käfers sichtlich anzuschwellen begann (Abb. 2). Ein *Cornops*-Ei stellt für *Ludovix* ein ausserordentlich üppiges Mahl dar, zu dessen Bewältigung die Käfer mehr als eine Stunde benötigen. Diese Beobachtung und der Umstand, dass wir kurz zuvor eine *Ludovix*-Puppe in einem *Eichhornia*-Stengel in einer leeren Eihöhle von *Cornops* gefunden hatten, legten den Verdacht nahe, dass die Larven von *Ludovix* parasitisch an den Eipaketen von *Cornops* leben könnten. Daraufhin durchgeführte Sektionen von mehr als 5 000 *Eichhornia*-Stengeln zeigten, dass *Ludovix*-Larven lediglich in oder an den Eipaketen von *Cornops*, nie aber frei im Pflanzenstengel zu finden waren und dass die *Ludovix*-Larve im Verlauf ihrer Entwicklung sämtliche Eier eines Eipakets zerstört und den Inhalt der Eier frisst, das umgehende Pflanzengewebe aber intakt lässt. Schliesslich konnten wir in unserm Feldlabor bei eingekäfigten Tieren das Balzspiel, die Kopulation, die Eiablage und die lediglich 11 bis 13 Tage dauernde Ei-, Larven- und Puppenentwicklung beobachten, wodurch ein lückenloser Nachweis der Entomophagie bei *L. fasciatus* erreicht war. Einzelheiten unserer Beobachtungen werden an anderer Stelle veröffentlicht (ZWÖLFER & BENNETT, in Vorbereitung).

Bemerkenswert bei *L. fasciatus* ist die Anpassung der Morphologie an die Lebensweise des Käfers. Der ausserordentlich lange, fadenförmig dünne und beim lebenden Tier elastisch biegsame Rüssel er-

laubt es dem Tier, das tief im *Eichhornia*-Stengel verborgene Eipaket des Wirts zu erreichen, der Länge nach in die gestreckten Eier des Wirts einzudringen, einen Kanal für die Eiablage herzustellen und das eigene Ei durch diesen Kanal zum Wirt hinunter zu stossen. Die langen dünnen, in Rinnen einlegbaren Antennenschäfte ermöglichen es dem Käfer, seinen Rüssel in voller Länge in das Substrat einzuführen. Damit der Käfer seinen überlangen Rüssel handhaben und an der richtigen Stelle senkrecht auf das Substrat aufsetzen kann, besitzt er sehr langgestreckte und doch kräftige (keulenförmige Femora !) Beine. Dank dieser Ausprägung kann das *Ludovix*-Weibchen in wenigen Minuten und mit grosser Zielsicherheit das im *Eichhornia*-Stengel verborgene Eipaket des Wirts aufspüren. Mit dem Anbohren der Wirtspflanze beschäftigte *Ludovix*-Weibchen erinnern den Betrachter an die Weibchen von *Rhyssa*-Arten (Ichneumoniden), die mit ihrem Legebohrer im Holz versteckte *Sirex*-Larven zu erreichen suchen. Zwar benutzen *Ludovix* und *Sirex* verschiedene Bohrwerkzeuge und bearbeiten Substrate von unterschiedlicher Härte, aber beide Insekten haben das Problem zu lösen, den Bohrapparat gezielt auf dem Substrat aufzusetzen und dann durch eine entsprechende Veränderung des Körperwinkels tief in das Substrat einzuführen. Auffallend ist bei *L. fasciatus* schliesslich die langgestreckte drehrunde Körpergestalt, die den Käfer als Bewohner von Pflanzenstengeln kennzeichnet. Diese Körpergestalt erlaubt der Puppe, in der von den Weibchen des Wirts *(Cornops)* für das Eipaket angefertigten schlauchförmigen Höhle Platz zu finden. Dank seiner gestreckten Gestalt kann dann der fertig ausgebildete Käfer (der innerhalb der Pflanze seinen überlangen Rüssel nicht benützen kann) die Eihöhle des Wirts durch die gleiche Ausgangsöffnung verlassen, die bei unparasitierten Eigelegen von den *Cornops*-Nymphen benutzt wird (Abb. 3).

Die Biologie von *L. fasciatus* ist für einen Rüsselkäfer derart ungewöhnlich, dass sich sofort die Frage aufdrängt, wie denn die Verwandtschaft von *L. fasciatus* beschaffen ist. Die Unterfamilie Myrmecinae (Otidocephalinae), zu der *Ludovix* gehört, ist eine über 170 Arten zählende, vorwiegend süd- und mittelamerikanisch verbreitete, gut kenntliche Gruppe, deren wichtigste Gattungen *Myrmex* (etwa 90 Arten), *Oopterinus* (etwa 10 Arten), *Ludovix* (5 Arten) und *Erodiscus* (etwa 50 Arten) sind. Über die Biologie dieser Rüsselkäferunterfamilie ist nur sehr wenig bekannt : *Erodiscus ciconia* GYLL. (Brasilien) legt seine Eier in das Holz des Kakao-Baums ab, wo die Larven in kleinen, 25–30 mm langen Galerien fressen (BONDAR, 1939), *Oopterinus perforatus* HORN (USA) wurde aus Cynipidengallen an Eichenwurzeln gezogen, *Myrmex laevicollis* HORN (USA) wird aus Zweiggallen (vermutlich Cynipidengallen) an Eiche gemeldet und die Puppenkammern zweier weiterer *Myrmex*-Arten (*M. arizonicus* SCHAEFF. und *M. algerti* SLEEPER (USA)) fand man im Stamm nordamerikanischer Misteln *(Phoradendron)*. (BLATCHLEY & LENG, 1916 ; KISSINGER, 1964). Es

ist nicht möglich auf Grund dieser wenigen Angaben ein Bild der Biologie der Myrmecinae zu entwerfen, aber man kann immerhin feststellen, dass sich innerhalb dieser Unterfamilie holz- und gallenbewohnende Formen finden lassen. Der zur Eiablage verholzte Zweige anbohrende *Erodiscus ciconia* besitzt einen dünnen, langen Rüssel, so wie er auch bei anderen holz-befallenden oder in hartschaligen Früchten sich entwickelnden Rüsslern vorkommt. *Erodiscus* und *Ludovix* sind benachbarte Genera. Man könnte sich vorstellen, dass langrüsslige, holzbefallende Formen vom Typ des *E. ciconia* infolge der Ausbildung ihres Rüssels und ihrer langgestreckten Gestalt eine gewisse morphologische Präadaptation für Formen von der Lebensweise eines *L. fasciatus* besassen. Besonders interessant erscheint aber der Umstand, dass sich in der Verwandtschaft von *Ludovix* Rüsselkäfer befinden, die in von anderen Insekten erzeugten Gallen leben. Denn dieser Befall von fremden Pflanzengallen darf ebenso wie der Brutparasitismus als eine Lebensform angesehen werden, bei der ein Brückenschlag von der Phytophagie zur Entomophagie denkbar wäre. Als Zwischenstufe wären dabei Phasen denkbar, bei denen der Rüsselkäfer zwar noch vorwiegend phytophag am Gallengewebe des Wirts lebt, jedoch auch diesen selbst frisst. Ein Modell für eine solche beginnende Entomophagie könnten die von VOGT studierten, mit den Myrmecinen verwandten *Pterocolus*-Arten darstellen, die ja bereits als obligatorische Eiräuber bei den von ihnen ausgebeuteten *Attelabus*-Arten auftreten. Es ist anscheinend noch unbekannt, in welcher Weise die erwähnten *Myrmex*- und *Oopterinus*-Arten in den Gallen ihrer Wirte leben. Möglicherweise treten sie, ebenso wie manche europäische *Curculio*-Arten, nur als harmlose Einmieter auf. Andererseits ist aber, gerade nach den Beobachtungen an *Ludovix* und *Pterocolus*, durchaus denkbar, dass hier auch der gallenerzeugende Wirt angegriffen wird. Falls sich dies durch entsprechende Untersuchungen nachweisen liesse, so wäre damit eine Art « missing link » gefunden, welches die Evolution rein entomophager Formen wie *L. fasciatus* veranschaulichen könnte. Was immer auch eine biologische Untersuchung der Myrmecinae zutage fördern wird, die Ergebnisse dürfen mit Spannung erwartet werden.

In Tab. 1 wurden die erwähnten Rüsselkäfer — sowie ihre Ernährungsweise und ihr Brutsubstrat bekannt ist — zusammengestellt. Wenn auch diese Aussenseiter zahlen- und anteilmässig innerhalb der riesigen Familie der Rüsselkäfer nicht ins Gewicht fallen, so sind sie doch interessante Beispiele für die Weiterentwicklungsmöglichkeiten innerhalb eines Insektentaxons, das als Musterbeispiel für eine phytophage Lebensweise gelten kann. Ein Vergleich der abgeleiteten Formen mit verwandten, weniger spezialisierten Arten erlaubt in manchen Fällen eine Rekonstruktion der mutmasslichen Ausgangsformen sowie der Präadaptationen, die die biologische Weiterentwicklung ermöglicht haben (Tab. 2). Als solche Präadaptationen, die eine Abänderung der Lebensweise erleichtert haben, können u. a. gelten : Der als Werkzeug

TABELLE 1

Überblick über die behandelten Ernährungs- und Brut-Typen bei Curculioniden

	Phytophag	Phytophag / saprophag (an welkendem Pflanzengewebe)	Phytophag / saprophag, partiell entomophag	Entomophag	Koprophag
Brutsubstrat wird nicht zubereitet *	Normaltyp bei Curculioniden				
Brutsubstrat wird selbst zubereitet	Gallenerzeugende Curculioniden (z. B. *Apion* spp., *Ceutorhynchus* spp.)	Knospen-, Trieb- und Blattstecher (z. B. *Rhynchites* s. lat.) Blattroller (z. B. *Byctiscus*, *Attelabus*)			Zubereitung von Beuteltierkot (*Tentegia* spp.)
Parasitäre Ausnutzung des von anderen Arten zubereiteten Brutsubstrats	Inquilinen in Gallen von Gallwespen, Blattwespen, usw. (z. B. *Curculio* spp., *Eutrichapion minimum*, *Cylindrocopturus*, *Oopterinus*, *Myrmex*)	*Lasiorhynchites sericeus* in *Attelabus*-Blattrollen	*Pterocolus ovatus* in *Attelabus*-Blattrollen		
Parasitismus an und in Eikokons				*Ludovix fasciatus*, Parasit in Heuschrekken-Eikokons	

* Im Gegensatz zu LENGERKEN, 1939, der unter « Zubereitung » der Nahrung nur die vom Elterntier getroffenen Massnahmen versteht, möchten wir hier auch die von den Larven erzeugten Gallen als « zubereitetes » Brutsubstrat auffassen.

bei der Eiablage benützte Rüssel der Weibchen, mit dessen Hilfe manche Rüsslergruppen trotz des Fehlens eines Ovipositors ihre Eier tief in das Brutsubstrat versenken können ; die larvalen Anpassungen an das Leben in Pflanzengallen ; die Fähigkeit welkende oder bereits abgestorbene pflanzliche Gewebe als Nahrung zu verwerten ; Brutparasitismus, mit dessen Hilfe bestimmte Rüsslerarten in eine enge Bindung

TABELLE 2

Rüsselkäfer mit abgeleiteter Lebensweise und deren mutmassliche Ursprünge und Präadaptationen

Ursprüngliche Lebensweise	Präadaptiert durch	Neue Lebensweise	Art
Bewohner hartschaliger Früchte (*Curculio* spp.)	Rüsselstruktur	Inquiline in Gallen von Gallwespen bzw. Blattwespen	*Curculio villosus* *C. pyrrhoceras* *C. salicivorus* *C. crux*
? Bewohner selbsterzeugter Gallen (*Eutrichapion* spp.)	? Frass von Gallengewebe	Inquiline in Blattwespengallen	*Eutrichapion minimum*
« Stecher » oder « Roller » (*Rhynchitini* spp.)	Larvenfrass an welkendem Pflanzengewebe	Inquiline bei blattrollender Rüsslerart (*Attelabus*)	*Lasiorrhynchites sericeus*
? Inquiline in Blattrollen von *Attelabus*	Brutparasitismus	Brutparasit, der Wirtseier frisst (partielle Entomophagie)	*Pterocolus ovatus*
? ? Inquiline in Gallen	? partielle Entomophagie	Vollständig entomophager Parasit von Eikokons	*Ludovix fasciatus*

mit anderen phytophagen Insektenarten treten. Die partielle, aus dem Brutparasitismus heraus entwickelte Entomophagie, wie sie sich etwa bei *Pterocolus* zeigt, könnte als Sprungbrett zur Entwicklung rein entomophager Formen gedient haben. Auch bestimmte Orientierungsschemata, die Rüsslerweibchen zu ihrem Eiablagesubstrat führen, mögen die Präadaptation für eine Wirtskreiserweiterung gewesen sein : Die bei *Curculio* die Eiablage in Eicheln oder Haselnüsse leitenden Signalreize könnten in ähnlicher Kombination bei bestimmten, habituell ähnlichen Pflanzengallen vorliegen und den in der Gattung *Curculio* erfolgten Übergang zur Eiablage in Gallen begünstigt haben. Die von den Aussenseitern unter den Rüsselkäfern eingeschlagenen Wege haben zur Entwicklung von Lebensformtypen geführt, die für die Familie der Rüsselkäfer sehr ungewöhnlich sind : Brutparasitismus, Eikokon-Parasitismus, Koprophagie. Hier zeigen sich Analogien zu

Lebensweisen, wie sie bei als Inquilinen auftretenden Gallwespen, bei bestimmten Schlupfwespen und koprophagen Scarabaeiden zu finden sind. Damit liefert selbst die in ihrer Lebensweise so einheitliche Familie der Rüsselkäfer Beispiele für Konvergenzerscheinungen mit biologisch ganz andersartig geprägten Insektengruppen.

Summary

The weevils are a biologically very uniform family since they contain almost exclusively phytophagous species. There are, however, a few outsiders which are discussed. Two Australian members of the genus *Tentegia* collect and cache the dung of plant-feeding marsupials and deposit their eggs on the dung pellets on which the larvae feed.

A number of weevils seem to be associated with burrows of mammals and nests of ants, but nothing is known about their feeding habits. Members of the weevil genera *Curculio*, *Eutrichapion*, and *Cylindrocopturus* develop within the galls of gallwasps, sawflies and other weevil species. *Lasiorrhynchites sericeus* deposits its eggs into leaf-rolls made by the weevil *Attelabus*. The larvae of *L. sericeus* live as inquilines together with the larvae of its host species. North-American *Pterocolus* species are egg predators of *Attelabus* and develop within the leaf-rolls made by *Attelabus*. The South-American weevil *Ludovix fasciatus*, the biology of which is given in some detail, is a true entomophagous species : The larvae develop within the ootheca of semi-aquatic acridiids (*Cornops* spp.) and the adults feed upon the eggs of acridiids. Weevil species related to *Ludovix* (*Myrmex* sp., *Oopterinus* sp.) have been recorded from the galls of cynipids but only little is known of their biology. Some of the preadaptations which allowed the modifications of the food habits of weevils are discussed.

LITERATURVERZEICHNIS

BARGAGLI,P., 1884. *Rassegna biologica di Rincofori Europei.* Firenze, 424 pp. (estratto dal Bull. Soc. Ent. Italiana, 15, 16, 17, 18, 19).

BENNETT, F. D., 1967. *Notes on the possibility of biological control of the Water Hyacinth, Eichhornia crassipes.* PANS, (C) **13** : 304–309.

BLATCHLEY, W. S. & C. W. LENG, 1916. *Rhynchophora or weevils of Northeastern America.* Indianapolis, 683 pp.

BONDAR, G., 1939. *Insetos daninhos e parasitas do cacau na Bahia.* Bol. tec. Inst. Cacau Bahia. no. 5, 112 pp. Bahia.

BONDAR, G., 1943. *Notas entomologicas da Baia.* XI, XII. Rev. Ent. Rio de Janeiro, **14** : 33–84, 85–134.

GHESQUIÈRE, J., 1932. *Description d'un Ulomascus nouveau suivie de quelques remarques sur la symphilie des Curculionides.* Rev. Zool. Bot. Afr., **21**, 319–326.

HOFFMANN, A., 1950–58. *Coléoptères Curculionides.* In « Faune de France », No. 52, 59, 62. 1839 pp. Paris.

KISSINGER, D. G., 1964. *Curculionidae of America north of Mexico. A key to the genera.* Taxonomic publications, South Lancaster, Massach., 143 pp.

LENGERKEN, v. H., 1939. *Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer.* 285 pp. Leipzig.

NIKLAS, O. F., 1955. *Die Biologie von Balanobius salicivorus* PAYK. *als Inquiline von Nematus- (Pontania) Gallen an Weidenblättern.* Beitr. Entomologie, 5 : 276–285.

SCHERF, H., 1964. *Die Entwicklungsstadien der mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie).* Abh. senckenb. naturf. Ges., **506** : 1–335. Frankfurt/Main.

SILVEIRA-GUIDO, A., 1965. *Natural enemies of weed plants, Final report. (Unveröffentlichter Bericht).* Dep. Sanidad Vegetal, Univ. de la Republic, Montevideo, Uruguay.

WASSELL, J. L. H., 1966. *Coprophagous weevils (Coleopt., Curculionidae).* J. Entomol. Soc. Queensland, **5** : 73–74.