VERHANDELINGEN DER KONINKLIJKE NEDERLANDSE AKADEMIE VAN WETENSCHAPPEN, AFD. NATUURKUNDE
TWEEDE REEKS – DEEL LVI, No 1

ÜBER DIE ETHOLOGIE UND BLATTROLLTECHNIK VON DEPORAUS BETULAE L. UND EIN VERGLEICH MIT DEN ANDEREN BLATTROLLENDEN RHYNCHITINEN UND ATTELABINEN (COLEOPTERA, ATTELABINAE)

A. DAANJE

N.V. NOORD-HOLLANDSCHE UITGEVERS MAATSCHAPPIJ
AMSTERDAM – 1964

AANGEBODEN SEPTEMBER 1962
AANVAARD JUNI 1963
GEPUBLICEERD MAART 1964

INHALT

I. EINLEITUNG 5

II. LEBENSBESCHREIBUNG VON *DEPORAUS BETULAE* 8

A. *Allgemeiner Teil* 8

1. Morphologische Eigenschaften des Käfers 8
   a. Allgemeiner Körperbau 8
   b. Die Tarsenklauen 8
   c. Der Rüssel und die Mandibeln 9
   d. Die Augen 11
   e. Geschlechtsdimorphismus 11
2. Der Fortpflanzungszyklus 12
3. Vorkommen 13
4. Wettereinflüsse 14
   a. Temperatur 14
   b. Regen 14
   c. Wind 15
5. Erscheinungsdaten der Imagines 15
6. Geschlechterverhältnis 18

B. *Handlungen der Imagines, die nicht auf das Geschlecht bezogen sind* 19

1. Das Fressen 19
2. Das Trinken 22
3. Das Laufen 23
4. Das Fliegen 23
5. Reaktionen auf Gefahr 24
6. Das Schlafen 25
7. Das Sich-Sonnen 25
8. Die Putzbewegungen 27
9. Die Umkehrbewegung 28
10. Die Grabbewegungen beim Verlassen des Bodens 28
11. Das Abbrechen der Mandibelaussenzähne 30

C. *Handlungen der Männchen* 31

1. Die Kopulation 31
2. Das Kämpfen 35

D. *Handlungen der Weibchen* 39

1. Die Kopulation 39
2. Die Brutfürsorgemassnahmen 40

E. *Handlungen und Bewegungen der Larven* 41

1. Die Fortbewegung 41
2. Das Fressen 42
3. Die Grabbewegungen beim Eindringen in den Boden . . . 43
4. Das Anfertigen einer Höhle im Boden 45

III. BESCHREIBUNG DER BRUTFÜRSORGEMASSNAHMEN . . . 47
A. *Die Brutfürsorge von Deporaus betulae L.* 47
1. Das Auswählen eines Blattes 47
2. Die Orientierung auf dem Blatt 48
3. Das Anfertigen des Schnittes 52
4. Das Perforieren 56
5. Das Rollen 57
6. Das Anfertigen der Eitasche und das Legen des Eies . . . 65
7. Das Verschliessen der Rolle 69
8. Das Zudrücken des unteren Rollenteils 71
9. Das Abschneiden der Rolle 73
B. *Die Brutfürsorge von Byctiscus populi L.* 74
C. *Die Brutfürsorge von Deporaus tristis F.* 79

IV. ANALYSE DER BRUTFÜRSORGEHANDLUNGEN VON *DEPORAUS BETULAE* 88
A. *Warum die Rollen tagsüber angefertigt werden* 88
B. *Die Orientierung* 89
C. *Der Schnitt* 103
D. *Das Rollen* 131
1. Die Theorie der abwickelbaren Flächen (Heis, 1846) . . . 131
2. Die Evoluten-Evolventen-Theorie von Heis 134
3. Die Art und Weise des Weibchens das Blatt aufzurollen . . 135
a. Der Anfang der Rolle 135
b. Das Rollen längs des grossen Schnittbogens 137
c. Das Rollen des Blattsektors zwischen der letzten Tangente des grossen Schnittbogens und dem Hauptnerv 139
d. Das Aufrollen der zweiten Blatthälfte 142
4. Die Form der Einkerbung im Hauptnerv 146
5. Die Theorie der abwickelbaren Flächen und ihre praktische Verwirklichung 148
6. Die Evoluten-Evolventen-Theorie und ihre praktische Verwirklichung 149
E. *Die Perforation* 153
F. *Die Eitasche und das nach innen Rollen der Blattunterseite* . . . 154
G. *Das System, welches das Anfertigen des Schnittes, das Perforieren und das Rollen miteinander verbindet* 160
H. *Das Verschliessen der Rolle* 165
J. *Die Relation zwischen Zudrücken und Abschneiden der Rolle* . . . 165
K. *Die Anzahl Eier pro Rolle* 170
L. *Die Perzeption der Blattgrösse durch das Weibchen* 172

V. DIE LARVE UND DIE ROLLE 176
VI. DIE HANDLUNGEN DES WEIBCHENS VON *DEPORAUS BETULAE* IN VERBINDUNG MIT DEM FUTTERPAKET FÜR DIE LARVEN 182
VII. DIE RELATION ZWISCHEN DER BLATTROLLTECHNIK UND DER KÖRPERKRAFT DER VERSCHIEDENEN KÄFERARTEN 199
VIII. ZUSAMMENFASSUNG 209
IX. SUMMARY 212
X. LITERATUR 215

I

EINLEITUNG

Die erste Publikation über den Birkenblattroller, *Deporaus betulae* L., erschien 1846. Sie ist von dem Arzt DEBEY, der eine für diese Zeit ausgezeichnete Beschreibung des Käfers gegeben hat. Dieser Arbeit hat der Mathematiker HEIS eine mathematische Betrachtung über die Form des Schnittes, den der Käfer am Blatt anfertigt bevor er dieses aufrollt, hinzugefügt. Die darin entwickelte Theorie, dass sich der Schnitt zum Blattrand wie eine Evolute zu einer Evolvente zu verhalten scheint, hat in späteren Jahren lebhafte Diskussionen ausgelöst, obgleich HEIS auf Seite 23 bemerkt, dass der Käfer seinen kreisförmigen Schnitt nicht nach dem Blattrand anzulegen scheint, sondern instinktiv den Kreisbogen konstruiert.

WASMANN (1884) benutzt diese Theorie, um die Abstammungslehre DARWINS zu bestreiten. Seine Argumentation ist grösstenteils theologisch. Nur wenige neue biologische Ergebnisse werden mitgeteilt.

Vierzig Jahre später verwirft PRELL (1925) die Evoluten-Evolventen-Theorie mit seiner auf Seite 654 aufgestellten Behauptung: „Die schematische Abbildung beliebiger Blätter mit der Schnittkurve des Birkenblattrollers lässt ohne weiteres erkennen, dass der Blattrand auch nicht die geringsten Beziehungen zu der Evolvente aufweist, welche dem Kreisschnitt des Käfers als Evolute zugehören würde." In den Zeichnungen, die mit der Arbeit veröffentlicht sind und die seine These bekräftigen sollen, ist aus der unendlichen Zahl zu konstruierender Evolventen eine solche ausgewählt, die tatsächlich in keinem Verhältnis zum Blattrand steht. Es können aber günstigere Evolventen in den Zeichnungen konstruiert werden, sodass diese Beweisführung von PRELL nicht stichhaltig ist. Obwohl dieser Autor die Theorie von HEIS teilweise verwirft, gibt er zugleich eine Erweiterung derselben in der Art, dass er den Schnitteil der zweiten Blatthälfte mit einer Evolvente in Verbindung bringt (siehe S. 143).

Darauf folgt eine Veröffentlichung von ROSSKOTHEN (1945–1948), die ebenso die Evoluten-Evolventen-Theorie verwirft. Er veränderte den Blattrand, nachdem der Käfer den Schnitt angefertigt hatte, und stellte dann fest, dass „das Blatt sich trotzdem unverändert zur Tüte aufrollen lässt." Diese Beobachtung ist zwar richtig, gibt aber keinen Beweis gegen die Evoluten-Evolventen-Theorie, die mit dem konischen Aufrollen der Blätter nichts zu tun hat.

Wichtig ist dagegen, dass ROSSKOTHEN der erste gewesen ist, der die Orientierung des Käfers auf dem zu rollenden Blatt wahrgenommen hat. Daher erkennt der Autor gewisse Zusammenhänge zwischen der Orien-

tierung der Tiere und dem Anlegen des Blattschnittes. Er befasst sich hiermit aber recht oberflächlich.

OKSENOV (1946), dessen Veröffentlichung ich leider nicht einsehen konnte, ist der erste gewesen, der versucht hat, die Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* experimentell zu untersuchen. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind aber auch bei BUCK (1952) zu finden, der ebenso versuchte, durch Experimente die Probleme der Brutfürsorgemassnahmen aufzuhellen. Unverständlicherweise hat BUCK, dem die Arbeit von ROSSKOTHEN bekannt war, die von ROSSKOTHEN entdeckte Orientierung der Käfer auf dem Blatt nicht beobachtet. Er verneint diese Orientierung sogar, wodurch seine Experimente weniger richtig interpretiert werden. Desgleichen ist seine Argumentation für die von ihm angenommene Orientierung des Käfers während des Schneidens verworren.

In der bisher genannten Literatur wird ein grosser Teil der Aufmerksamkeit auf die mathematischen Theorien von HEIS gelenkt. Man bekommt dadurch den Eindruck, dass andere wichtige Tatsachen der Biologie des Käfers übersehen worden sind. So findet man nur wenige Bemerkungen über die Larven und noch weniger über die Ansprüche, welche die Larven an die Blattrollen stellen. Die Rolle wird zu sehr als Endzweck und zu wenig als Behausung und Futterreservoir für die Larven betrachtet. So ist nach verschiedenen Autoren eine Rolle schon richtig angefertigt, wenn sie nur eine konische Form hat. Dass die Larven aber ebenso gut in nicht konisch aufgerollten Blättern gedeihen, ist ihrer Aufmerksamkeit entgangen.

Es ist überdies merkwürdig, dass die ersten Autoren, DEBEY und HEIS, die eine Beziehung zwischen Schnitt und Blattrand wie zwischen Evolute und Evolvente feststellen, nicht angeben, wozu dieser Zusammenhang dient oder dienen könnte. Dies ist ebenso der Fall bei WASMANN. Auch die übrigen genannten Autoren – mit Ausnahme von PRELL, der hierüber nur eine kurze Bemerkung macht – verwenden die Frage nach dem biologischen Zweck der der Theorie zugrunde liegenden Gegebenheiten in keinem Falle als Argument gegen diese Theorie.

Die zweite Theorie von HEIS, die der abwickelbaren Flächen, wird mit Recht von keinem der Autoren bestritten.

Ich habe durch eigene Beobachtungen versucht, nicht nur die Blattrolltechnik, sondern auch andere Seiten des Verhaltens dieser Käferart zu studieren und ein mehr oder weniger vollständiges Bild deren Ethologie zu bekommen.

Meine Beobachtungen erstrecken sich über zehn Brutperioden, von 1946 bis 1956. Die Beobachtungen von 1946 und 1947 wurden erst in dem darauf folgenden Winter mit den Ergebnissen der bis dahin erschienenen Literatur verglichen. Die Unterschiede zwischen meinen und den in der Literatur beschriebenen Beobachtungen waren wichtig genug, meine Studien über *Deporaus betulae* fortzusetzen. Dies war ebenso noch der Fall nach der Publikation von BUCK (1952), die zur Zeit meiner Beobachtungen erschien.

Die Freilandbeobachtungen wurden in der Umgebung von Eindhoven und in einem Klostergarten hinter meinem Hause vorgenommen. Ferner beobachtete ich gekäfigte Tiere in meinem Garten und auf meinem Arbeitstisch. In den Käfigen führten die Käfer ihre Brutfürsorgemassnahmen ebenso gut durch wie im Freiland.

Die Beobachtungen wurden soviel wie möglich durch Experimente sowohl im Freiland als auch an gekäfigten Tieren ergänzt.

Nebst Beobachtungen und Experimenten, sind auch vergleichende Untersuchungen über die Ethologie und Blattrolltechnik von *Deporaus betulae*, *Deporaus tristis* F., *Byctiscus populi* L., *Byctiscus betulae* L., *Apoderus coryli* L. und *Attelabus nitens* Scop. ausgeführt worden.

Vier der fünf obengenannten Käferarten kommen in den Niederlanden vor. Von ihnen ist *Byctiscus betulae* in meinem Beobachtungsgebiet nicht so häufig, dass ich diese Käferart ausreichend hätte studieren können. Ein anderer Nachteil dieser Käfer ist der, dass sie sich in Käfigen in geringerem Masse fortpflanzen und daher die entsprechenden Beobachtungen erschweren.

Den am nächsten mit *Deporaus betulae* verwandten Blattroller, *Deporaus tristis*, der nicht in den Niederlanden vorkommt, von dem aber wichtige vergleichende Ergebnisse erwartet werden konnten, habe ich, nachdem ich alle Versuche, das Tier lebend zu sehen, aufgegeben hatte, zufällig in meinem Ferien Anfang Juli 1957 bei dem Dorf Auby sur Semois in den belgischen Ardennen wahrnehmen können. Die Kolonie, die aus etwa 12 Weibchen und wenigen Männchen bestand, war für eine ausführliche Studie in der beschränkten Zeit von 14 Tagen zu klein. Daher wurden ungefähr 20 Rollen nach Eindhoven mitgenommen. An den Käfern, die 1958 aus diesen Rollen hervorgingen, konnten die Beobachtungen soweit ergänzt werden, dass ein befriedigender Vergleich des Verhaltens von *Deporaus betulae* mit dem von *Deporaus tristis* möglich wurde.

Es ist schade, dass ich den naheverwandeten *Deporaus mannerheimi* Hummel, der bei Eindhoven selten vorkommt, nicht auffinden und in den Vergleich miteinbeziehen konnte. Zwei Coleopterologen, die Herren C. J. N. Berger und P. van der Wiel, sammelten diese Käfer während zwei Brutperioden an einer Stelle, an welcher ich sie später nicht mehr angetroffen habe. Übrigens ist nicht einmal bekannt, ob diese Deporausart, die die kleinste und schwächste von allen ist, überhaupt Blattrollen anfertigt.

Vielen Dank möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. G. P. Baerends der Universität Groningen sagen für seine Ratschläge. Auch danke ich herzlich, Herrn Walter Rossbach der Universität in Münster und Herrn Dr. H. J. Steinkamp in Amsterdam, die so freundlich waren, die Arbeit für mich ins Deutsche zu übersetzen.

Die Übersetzung des Manuskriptes ins Deutsche wurde zum grössten Teil von der Niederländischen Organisation für Reinwissenschaftliche Forschung (Z.W.O.) finanziell unterstützt.

LEBENSBESCHREIBUNG VON *DEPORAUS BETULAE*

A. Allgemeiner Teil

1. *Morphologische Eigenschaften des Käfers.*

a. Allgemeiner Körperbau.

Der ganz schwarze Käfer ist der kleinste der sechs beobachteten Blattroller. Die Länge, parallel zur Längsachse vom ausgestreckten Rüssel bis zum Hinterrand der Elytren gemessen, ist von 30 Weibchen im Mittel 4,46 mm. Das kleinste Weibchen mass 3,0 mm, das grösste 5,0 mm. Das auf dieselbe Art von ebenso vielen Männchen bestimmte Mass liegt im Mittel bei 4,49 mm bei einer Variationsbreite von 3,5 bis 5,1 mm. Die Länge, von der dorsalen Vorderseite des Prothorax bis zum Hinterrand der Elytren gemessen, beträgt für dieselben Weibchen im Mittel 3,30 mm und für die Männchen 3,37 mm. Der Käfer ist relativ schlank, wie aus dem Verhältnis von Elytrenbreite, in Höhe der Schulter, zur Länge des Käfers ersichtlich ist. Die Breite der beiden Elytren beträgt bei den Weibchen im Mittel 1,43 mm, bei den Männchen 1,52 mm.

Buck (1952) gibt an, dass die Vorderbeine der Weibchen etwas kürzer sind und einen kleineren Aktionsradius haben als die Mittelbeine, welche selbst wieder kürzer sind als die Hinterbeine. Er verglich diese relativen Beinlängen mit den entsprechenden von *Attelabus nitens*, die alle einen ähnlichen Aktionsradius haben sollen. Inwieweit Buck Recht hat, die Beinlängen von *Deporaus betulae* in Beziehung zu bringen mit der Blattrolltechnik wird auf S. 145 besprochen.

b. Die Tarsenklauen.

Deporaus betulae besitzt wie die anderen Rhynchitinen an jeder der zwei Tarsenklauen einen fest mit diesen verbundenen Zahn oder Lappen (Fig. 1). Die Spitzen dieser Zähnchen sind nach innen gebogen. Die Zähne schliessen mit dem Innenrand eng aneinander und ihre Flächen bilden ungefähr einen rechten Winkel. Der gebogene Aussenrand ist etwas verdickt und abgerundet. Die scharfen Klauen, die beim Fressen und bei den meisten Brutfürsorgehandlungen fest im Blatt verankert werden, können nur bis zum distalen Teil des Aussenrandes der eben genannten Zähne in das Blatt eindringen. Die Zähne dringen wegen ihrer Lage zu den Klauen und ihrer besonderen Form nicht in das Blatt ein und verhindern dadurch, dass sich die Klauen ganz in die Unterlage eindrücken. Bei völligem Eindringen der Klauen in das Blatt könnte der Käfer diese nur mit Mühe wieder herausziehen.

Fig. 1. Die zwei Tarsenklauen von *Deporaus betulae*. Bei beiden befindet sich ein Zahn an der Innenseite.

Die Attelabinen besitzen diese Zähne an den Tarsenklauen nicht. Sie haben dagegen an den Tibiaenden Haken, mit denen sie sich fest auf den Blättern verankern können (DAANJE, 1957).

c. Der Rüssel und die Mandibeln.

Der Rüssel ist vorne verbreitet und dorso-ventral abgeplattet und zugespitzt.

Die Mandibeln sind wie die von *Deporaus tristis* und den zwei Byctiscusarten – aber im Gegensatz zu den hohlen Kiefern der Attelabinen – dorso-ventral abgeplattete, am Aussenrand verdickte Chitinplatten. Die Innenseite ist scharf und mit zwei Zähnen versehen. Die Mandibeln gleiten aneinander vorbei wie die zwei Schneiden einer Schere. Im geschlossenen Zustand liegt der linke Kiefer immer dorsal vom rechten.

Eine Merkwürdigkeit, auf die auch schon BUCK (1952) hinweist, ist das Vorkommen eines grossen Zahnes auf der Aussenseite der Mandibeln. Dieser Aussenzahn liegt in der Ebene der Mandibel, ist dorso-ventral abgeplattet – ungefähr 0,01 mm dick – und kommt nur während der Überwinterung der Käfer im Boden vor. Wenn der Käfer im Frühjahr aus dem Boden gekrochen ist, sind die Zähne noch vorhanden. Eine

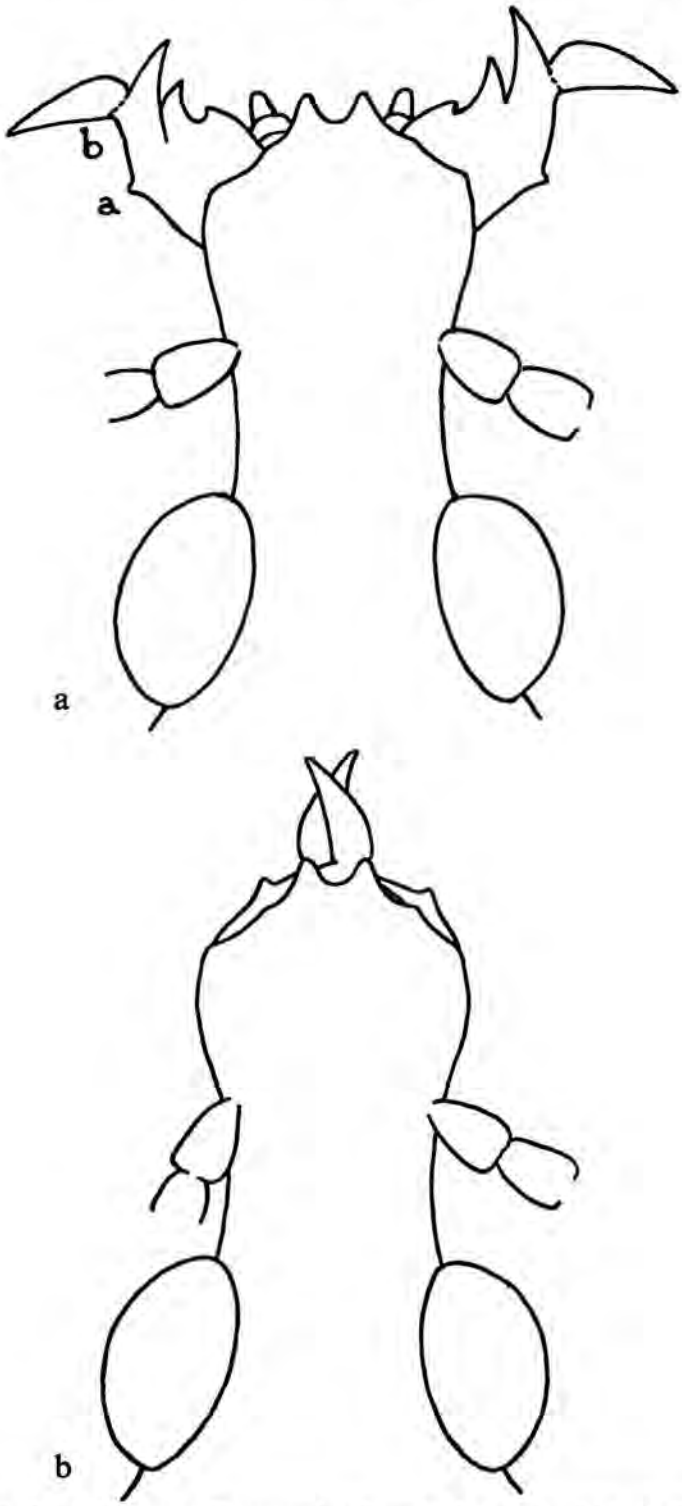


Fig. 2. Die Mandibeln von *Deporaus betulae* mit den noch nicht abgebrochenen Aussenzähnen: a in geöffnetem, b in geschlossenem Zustand.

halbe bis eine Stunde später fehlen sie aber schon. Sie sind nicht, wie von EVERTS (1903) und REITTER (1916) angenommen wurde, übriggebliebene larvale Organe, sondern gehören zu den Mandibeln, deren Bildung erst im Puppenstadium erfolgt.

Die abgebrochenen Aussenzähne hinterlassen auf dem Kiefer eine Narbe. Die Bruchfläche ist in Fig. 2a durch eine gestrichelte Linie angegeben. An der caudalen Seite der Narbe bleibt ein kleiner Dorn (b in Fig. 2a) übrig. Ein anderer, etwas grösserer Dorn (a in Fig. 2a) sitzt mehr basiswärts auf der Aussenseite der Kiefer.

Die Blattroller, *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi* und *Byctiscus betulae* besitzen diese Aussenzähne ebenfalls während der Zeit, da sie sich im Boden befinden. Die Aussenzähne kommen nicht vor bei *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens*, die sich im Gegensatz zu den genannten Rhynchitinen nicht im Boden sondern in den Blattrollen verpuppen.

Durch das Vorhandensein von übereinstimmenden Bruchflächen kommt BUCK (1952) – meines Erachtens mit Recht – zu der Annahme, dass die Aussenzähne auch bei anderen Rhynchitinen wie *Rh. nanus* Payk., *Rh. coeruleocephalus* Schall, *Rh. pauxillus* Germ, *Rh. coeruleus* Degeer und *Rh. cupreus* L. vorkommen.

d. Die Augen.

Die Augen von *Deporaus betulae* besitzen – wie bei den Insekten allgemein – ein schlechtes Auflösungsvermögen. Der Winkelwert eines Ommatidiums beträgt im Mittel fünf Grad und 90 Minuten in zentesimaler Einteilung.[1]) Das heisst, dass ein Weibchen mit einer Körperlänge von 4 mm, welches genau innerhalb des Winkels eines Ommatidiums eines Männchens und zwar quer zur Blickrichtung desselben sitzt, von diesem nur als formloser, dunkler Fleck wahrgenommen werden kann, wenn der Abstand zwischen beiden Tieren grösser ist als 43 mm. Ein paarungslustiges Männchen findet ein ruhendes Weibchen mit den Augen jedoch erst dann, wenn sich dieses innerhalb eines zwei Zentimeter Abstandes vom Männchen befindet. Ein sich in diesem Abstand bewegendes Weibchen wird schneller erkannt.

e. Geschlechtsdimorphismus.

Schon DEBEY (1846) nennt als äusserliches Merkmal der Männchen die stark verdickten Hinterschenkel (Fig. 3). Kleine Männchen haben relativ weniger dicke Hinterschenkel, sind aber bei einiger Erfahrung immer hieran von den Weibchen zu unterscheiden. DEBEY (1846) und BUCK (1952) scheinen hiermit einige Mühe gehabt zu haben. Für die Feld-

---

[1]) In dieser Arbeit wird an Stelle der veralterten sexagesimalen Einteilung die zentesimale angewandt, bei der ein rechter Winkel in 100 Grad, ein Grad in 100 Minuten und eine Minute in 100 Sekunden aufgeteilt sind.)

Fig. 3. Linkes Hinterbein des Weibchens und des Männchens von *Deporaus betulae*.

beobachtungen, bei denen die Tiere nicht in die Hand genommen werden dürfen, sind die Hinterschenkel das wichtigste Geschlechtsmerkmal.

Buck (1952) nennt ein zweites Kennzeichen, das darin besteht, dass die Augenbreite bei den Männchen grösser ist als ihre Schläfenbreite. Bei den Weibchen hingegen ist die Schläfenbreite etwas grösser als die Augenbreite oder gleich dieser. Dieses Merkmal wurde von mir überprüft und für richtig befunden.

Ein drittes Geschlechtsmerkmal finden wir in der Form der Unterseite des Abdomens. Bei den Männchen ist die Unterseite ein wenig konkav, bei den Weibchen konvex. Dieses Kennzeichen kommt bei mehreren Käferarten vor. Wenn es das einzige äusserliche Kennzeichen ist wie z.B. bei *Deporaus tristis* und dem auf den Rollen von *Attelabus nitens* parasitierenden *Rhynchites sericeus* Hrbst., ist es für die Feldbeobachtungen von grosser Bedeutung.

2. *Der Fortpflanzungszyklus.*

Im Frühjahr, von April bis Anfang Mai kommen die Käfer aus dem Boden. Sowohl die Männchen als auch die Weibchen besitzen zu dieser Zeit ein abgeplattetes Abdomen, das zudem so kurz und schmal ist, dass die Ränder der Elytren darüber hinausragen. Nach ungefähr einer Woche, in welcher die Käfer nur fressen und ruhen, ist das Abdomen bedeutend dicker geworden und so gedehnt, dass die zwei letzten Tergiten von den Elytren nicht mehr bedeckt werden.

Nach dieser Woche können die ersten Kopulationen beobachtet werden, und die Weibchen beginnen mit den Brutfürsorgemassnahmen. Das Anfertigen von Rollen wird von den Weibchen fortgesetzt bis zu ihrem Tod, der für die am längsten lebenden Weibchen in meinem Beobachtungsgebiet in den letzten Tagen des Juni eintritt. Der Höhepunkt der Brutfürsorgetätigkeit liegt gewöhnlich in der dritten Woche des Monats Mai. Vor dieser Zeit wird die Rollenproduktion durch niedrige Temperaturen oft gehemmt; nach dieser Zeit verenden mehr und mehr Weibchen.

In der Gefangenschaft sterben die Männchen im Mittel einige Tage früher als die Weibchen. Ich habe den Eindruck, dass dies im Freien auch der Fall ist.

Aus den in den Rollen untergebrachten Eiern schlüpfen die Larven nach ungefähr ein bis zwei Wochen. Die inneren Blattschichten der Rollen dienen den Larven als Futter. Die äusseren Blattschichten dürfen meiner Ansicht nach als Schutz gegen eine zu starke Austrocknung der Larven und gegen eventuelle Feinde angenommen werden. Die Entwicklung der Larven dauert einen Monat oder länger. Danach verlassen die Larven die an den Sträuchern hängenden oder auf dem Boden liegenden Rollen und kriechen in den Boden. In einer Tiefe von zwei bis drei Zentimetern fertigt die Larve sodann eine kugelförmige Höhlung im Sand an, in der einige Zeit später die Verpuppung stattfindet. Die Imago überwintert in der von der Larve angefertigten Höhle.

Über die Entwicklungszeiten der Eier, Larven und Puppen wurden von mir keine genauen Daten gesammelt. Diesbezüglich verweise ich auf Buck (1952).

3. *Vorkommen.*

Deporaus betulae kommt nach meinen Beobachtungen auf allen diluvialen Sandböden der Niederlande vor. Ich fand ihn nicht in Sumpfgebieten, auf Kleiboden und in den Küstendünen.

In den Sumpfgebieten können sich die Käfer nicht halten, da die Larven beim Eindringen in den Boden ertrinken. Dies ist wahrscheinlich auch für die Kleiböden anzunehmen. Überdies kann sich die Larve nicht in unbearbeitete und reine Lehmböden eingraben, ganz gleich ob diese nass oder trocken sind. Ausnahmsweise fand ich diese Tiere östlich von Den Haag an einer Wegböschung, deren Lehmboden mit Sand vermischt war. Warum die Käfer nicht in den Dünen längs der niederländischen Küsten vorkommen, kann ich nicht angeben. Möglicherweise spielen hier klimatologische Faktoren eine bedeutende Rolle.

Von den Blättern der Pflanzenarten, die den Käfern als Futter dienen, werden auch die Rollen angefertigt. Die Rollen kommen am häufigsten auf den Birken, *Betula pendula* Roth und *B. pubescens* Ehrh., der Schwarzerle, *Alnus glutinosa* (L.) Gaerdn., der Hagebuche, *Carpinus betulus* L., der Hasel, *Corylus avellana* L., und Varietäten der Amerikanischen Eiche, *Quercus borealis* Michx., vor. In meinem Beobachtungsgebiet fand ich nur wenige Rollen auf der Weisserle, *Alnus incana* (L.) Moench, und auf der Buche, *Fagus silvatica* L., sowie auf deren Varietät *atropunicea* Westen. Buck (1952) erwähnt überdies, dass die Käfer von den Blättern der *Betula humilis* fressen. Er gibt nicht an, dass die Amerikanische Eiche und *Alnus incana* als Futterpflanzen und für die Anfertigung der Blattrollen angenommen werden.

Von den genannten Pflanzen gehören die Gattungen *Betula*, *Alnus*, *Carpinus* und *Corylus* zu der Familie der Betulaceae, die Gattungen *Fagus* und *Quercus* zur Familie der Fagaceae. Beide Familien gehören zur Ordnung der Fagales. An der zur Familie der Fagaceae gehörenden Esskastanie, *Castanea sativa* Mill, und an den beiden europäischen Eichen,

Quercus robur L. und *Q. petraea* (Muttuschka) Lieblein, die ebenfalls zu den Fagaceae gehören, kommen, wie auch BUCK (1952) schon bemerkte, keine Rollen vor. Als Futterpflanzen werden diese Arten ebenfalls abgelehnt.

Die Larven sind in bezug auf ihr Futter weniger wählerisch als die Käfer, wie ein von mir durchgeführtes Experiment zeigt. In den von mir angefertigten Rollen aus Blättern der Esskastanie entwickelten sich die Larven sehr gut.

Für die Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* ist der Hinweis zu beachten, dass die Blätter aller Arten der Fagales federnervig sind. In Form und Grösse sind die Blätter sehr verschieden. Der Käfer kommt nur an Pflanzen vor, die genügend Tageslicht empfangen. In dem Wald des Klostergartens hinter meinem Haus wurden in jedem Jahr die Sträucher nur so lange von den Käfern besucht, bis die hochwüchsigen Bäume vollbeblättert waren und ein geschlossenes Dach bildeten. Die Beblätterung der Bäume setzt später ein als die der Sträucher. Die Tiere begaben sich dann innerhalb weniger Tage in eine Höhe von neun bis zehn Metern um hier von den Blättern der Amerikanischen Eiche, zuweilen auch von denen der Buche, ihre Rollen anzufertigen. Dass diese Umsiedlung durch die Verminderung des Lichtes verursacht wurde, konnte an einem Erlenstrauch – „Erle mit den grossen Blättern" von mir genannt – festgestellt werden. Dieser Strauch erhielt während der ganzen Brutperiode genügend Licht durch eine Öffnung im Blätterdach der Hochbäume. Auch verliessen die Tiere nicht die Sträucher, die am Rande des Waldes standen.

BUCK (1952) konstatiert ebenso, dass in einem Wald, in den kein direktes Sonnenlicht eindringt, diese Käfer nicht vorkommen.

4. *Wettereinflüsse.*

a. Temperatur.

Niedrige Temperaturen hemmen alle Handlungen der Tiere. Die niedrigste Temperatur, bei der noch mit der Anfertigung einer Rolle begonnen wird, ist ungefähr 9,5° C. Wenn das Weibchen erst einmal hiermit beschäftigt ist, kann die Temperatur noch ein wenig sinken, bevor das Weibchen seine Tätigkeit einstellt. Meistens aber werden die Tätigkeiten unterbrochen, bis die Temperatur wieder angestiegen ist.

Bei Temperaturen unter zehn Grad sitzen die meisten Tiere, vor Kälte erstarrt, an der Unterseite der Blätter. In der ersten Flugwoche verkriechen sich die Tiere häufig in die eingerollten Knospendeckblättchen.

b. Regen.

Bei Regen werden alle Tätigkeiten eingestellt. Sobald einige grosse Tropfen auf das Blatt fallen, begeben sich die Tiere hastig zur Blattunterseite. Hier sitzen sie trocken und können auch nicht vom Blatt heruntergeschlagen werden.

Ein Weibchen, das mit der Anfertigung einer Rolle beschäftigt ist, unterbricht seine Tätigkeiten meistens nicht so schnell. Die Gefahr abgespült zu werden, ist für die Weibchen nicht so gross, da sie bei allen Brutfürsorgehandlungen ihre Tarsenklauen fest im Blatt verankern. Erst nachdem das Blatt schon ziemlich nass geworden ist, stellen die Weibchen ihre Tätigkeiten ein. Hierfür sind verschiedene Ursachen nachweisbar: 1) die Oberflächenspannung der Tropfen verhindert das Eindringen der Tarsen in diese und dadurch auch das Eindringen der Klauen in das Blatt. Das Laufen auf einem völlig nassen Blatt ist daher ebenso unmöglich; 2) das Benetzen der Körperteile, das durch die Behaarung der Tiere möglich ist, wird anscheinend von den Käfern als unangenehm empfunden. Darüberhinaus dürfen wir annehmen, dass die Tiere hierdurch etwas abgekühlt werden und daher in ihren Bewegungen träger werden; 3) das zu verarbeitende Blatt nimmt Wasser auf und erhöht dadurch seine Turgeszens, die ihrerseits das Aufrollen des Blattes erschwert.

c. Wind.

Bei Windstärke 3 und mehr (nach Beaufort) fliegen die Käfer nicht mehr; bei Windstärke 5 wird die Anfertigung der Rollen stark vermindert. Der losgeschnittene Blatteil wird gegen die Blattbasis, gegen andere Blätter oder gegen Zweige geschlagen, wodurch der Käfer starke Stösse erleidet und seine Arbeit einstellen muss. Dazu wird das Aufrollen des Blattes oft deutlich erschwert.

5. *Erscheinungsdaten der Imagines.*

In den Jahren 1947 bis 1952 erschienen die ersten Käfer in meinem Beobachtungsgebiet bei Eindhoven im zweiten und dritten Drittel des Monats April. Als frühestes Datum wurde der 12. April des Jahres 1952 beobachtet. Zu dieser Zeit wurden aussergewöhnlich hohe Temperaturen registriert. Das späteste Erscheinungsdatum der ersten Käfer war der 26. April des Jahres 1951. Das Frühjahr setzte spät ein, und viel Regen, Hagel und zuweilen Schnee hielten die Bodentemperatur niedrig. Da die ersten Erscheinungsdaten allein nicht wichtig sind, wurde in den Jahren 1949 bis 1952 auch die Anzahl der Tiere – getrennt nach Geschlecht – notiert, die täglich aus dem Boden kamen. Dazu wurden die Rollen jeweils im Jahre zuvor in Blumentöpfe gelegt, die zum Teil mit Erde angefüllt waren und im Boden meines Gartens untergebracht wurden. Das letzte war erforderlich um der Erde in den Töpfen die gleiche Feuchtigkeit zukommen zu lassen wie der Boden meines Gartens hatte. Im Frühjahr wurden diese Töpfe mit Mulltüchern abgedeckt, um die Imagines einzufangen.

Die Blumentöpfe standen im Schatten. Wie sich später ergab, war dies eine gute Übereinstimmung mit den natürlichen Gegebenheiten. Dies ist aus der Tatsache zu ersehen, dass der Unterschied der Erscheinungsdaten der ersten Käfer aus dem Klostergarten und aus den Blumentöpfen

meines Gartens in den vier Beobachtungsjahren maximal einen Tag betrug.

Im Frühjahr 1949 und 1950 wurde jeden Tag das Temperaturmaximum der Luft gemessen; in den Jahren 1951 und 1952 wurde dazu noch das Temperaturmaximum des Bodens bestimmt. Das Thermometer wurde hierzu bis 2½ cm tief in die Erde des Blumentopfes gesteckt. Es blieb hier bis der letzte Käfer den Boden verlassen hatte. Wie zu erwarten, besteht zwischen der Lufttemperatur und dem Erscheinen der Käfer nur ein geringer Zusammenhang. Die im Boden sich aufhaltenden Käfer können nicht die Lufttemperatur wahrnehmen, wohl aber diejenige des Bodens. Die Temperatur des Bodens folgt den Temperaturschwankungen der Luft nur sehr langsam. Temperaturstürze des Bodens werden aber hervorgerufen durch Regen-, Schnee- oder Hagelschauer.

In Fig. 4 ist die Anzahl der täglich erschienenen Käfer (Ordinate) vom 8. IV. bis 10. V. (Abszisse) eingetragen. Dazu sind für die Jahre 1951 und 1952 die Temperaturmaxima unter der Abszisse angegeben.

Aus der graphischen Darstellung wird ersichtlich, dass die Käfer erst dann den Boden verlassen, wenn die Bodentemperatur 12° C oder mehr beträgt. Obwohl die entsprechenden Beobachtungen nur wenige sind, ist es doch wohl wahrscheinlich, dass die Käfer in den ersten Frühjahrstagen durch eine höhere Bodentemperatur angeregt werden den Boden zu verlassen, als an späteren Tagen. Abschwächend für diese Annahme ist der Umstand, dass mir nicht genau bekannt ist in welcher Tiefe sich die Käfer in diesen Jahren im Boden aufhielten. Dies ist aber wichtig, da die Temperatur mit der Bodentiefe zunächst etwas abnimmt, von mir aber nur bei einer Tiefe von 2½ cm bestimmt wurde. Buck (1952) und ich stellten fest, dass sich die Larven im lockeren Boden tiefer eingraben als im festen. Obwohl ich versucht habe, die Erde in den Blumentöpfen in beiden Jahren auf gleiche Weise anzudrücken, ist es doch nicht sicher, dass für die Larven kein Festigkeitsunterschied bestand. Die Wahrscheinlichkeit eines Unterschiedes ist aber nicht sehr gross, da Regenschauer den Boden bald gleichmässig zusammendrücken.

Wenn die für das Auskriechen der Käfer notwendige, minimale Bodentemperatur von 12° C erreicht ist, besitzen die Pflanzen, von denen *Deporaus betulae* lebt, schon ihre ersten Blätter. Eine diesbezügliche Ausnahme bilden die Buchenbäume und die Bäume der Amerikanischen Eiche, die zu dieser Zeit noch in Knospen stehen.

Wenn die Bäume neben früh beblätterten Sträuchern stehen, werden sie, sofern die Sträucher während der ganzen Brutperiode genügend Licht bekommen, von den Käfern nicht besucht. Die Tiere, die im Frühjahr aus dem strauchnahen Boden kommen, finden nur beblätterte Sträucher vor. Wenn sie sich hierauf einmal niedergelassen haben, verlassen sie diese ihre Umgebung meistens nicht mehr über grössere Entfernungen. Dafür spricht auch, dass die Käfer zu einem späteren Zeitpunkt der Brutperiode nicht mehr auf die nahen Bäume überwechseln. Wie wir auf

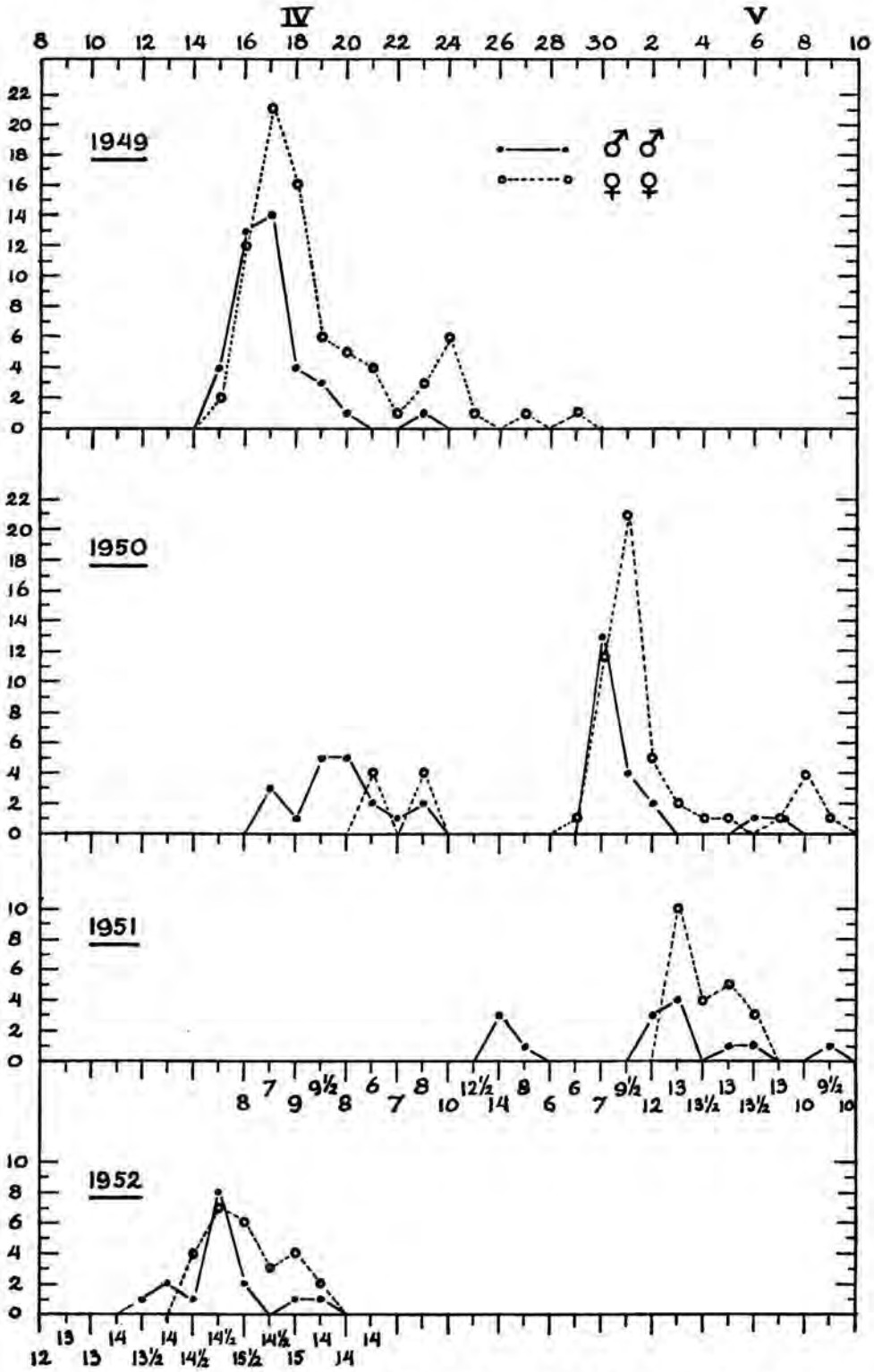


Fig. 4. Daten, an denen die Imagines von *Deporaus betulae* in den Jahren 1949 bis 1952 erschienen sind. Unter den Abszissen der Jahre 1951 und 1952 werden die Höchstbodentemperaturen pro Tag (24 Stunden) angegeben.

S. 14 gesehen haben, besuchen die Käfer inmitten des Waldes die Bäume dann, wenn sie durch Verminderung des Lichteinfalls gezwungen werden, die unter den Bäumen stehenden Sträucher zu verlassen.

Wie weiterhin aus der graphischen Darstellung hervorgeht, erscheinen die Männchen im Mittel etwas früher als die Weibchen. Die gemittelten Erscheinungsdaten sind für beide Geschlechter von 1949 bis 1952 in der untenstehenden Tabelle 1 wiedergegeben. Bei der Bestimmung dieser Daten galt die Anzahl der Männchen – oder Weibchen –, die an einem bestimmten Tag den Boden verliessen, als Gewicht für diesen Tag.

TABELLE 1

Mittlere Erscheinungsdaten der Männchen und Weibchen.

Jahr	Männchen		Weibchen		Die Differenz der mittleren Erscheinungsdaten von Männchen und Weibchen in Tagen
	Anzahl	mittleres Datum	Anzahl	mittleres Datum	
1949	40	16,9 IV	76	18,4 IV	1,5
1950	41	25,7 IV	57	1,0 V	5,3
1951	14	1,6 V	22	4,0 V	2,4
1952	16	15,1 IV	26	16,1 IV	1,0

6. *Geschlechterverhältnis.*

Die zuvor gegebene Tabelle zeigt auch, dass die Anzahl Männchen in jedem Jahr kleiner ist als die der Weibchen. Insgesamt entwickelten sich in diesen vier Jahren aus den in den Blumentöpfen untergebrachten Rollen 111 Männchen und 181 Weibchen. In Prozenten ausgedrückt ist das Verhältnis von Männchen zu Weibchen wie 38:62. Wie aus der folgenden Tabelle 2 hervorgeht, ist dieses Verhältnis in jedem Jahre nahezu gleich.

TABELLE 2

Verhältnis zwischen der Anzahl Männchen und Weibchen.

Jahr	Männchen		Weibchen		Gesamtzahl der Tiere
	Anzahl	in %	Anzahl	in %	
1949	40	34	76	66	116
1950	41	42	57	58	98
1951	14	39	22	61	36
1952	16	38	26	62	42
1949/52	111	38	181	62	292

BUCK (1952) fand im Gegensatz zu mir nicht, dass die Anzahl der Weibchen immer höher ist als die der Männchen. Dieser Autor fing die Käfer in einem bestimmten Gebiet nur 14 Tage lang, vom Erscheinen der ersten Käfer ab, ein. So fand er im Jahre 1949 37 Männchen (= 39 %) und 59 Weibchen (= 61 %). 1950 sammelte er 75 Männchen (= 61 %) und 47 Weibchen (= 39 %) ein. Das Verhältnis von Männchen zu Weibchen war 1950 also genau umgekehrt wie im Jahre zuvor.

Wenn ich diese Methode, nur in den ersten 14 Flugtagen die Käfer zu sammeln, auf die von mir in den Blumentöpfen gezogenen Tiere der Jahre 1949 und 1950 übertrage, bekomme ich die gleichen Ergebnisse wie BUCK, nämlich für 1949: 40 Männchen (= 35 %) und 75 Weibchen (= 65 %); für 1950: 32 Männchen (= 60 %) 21 Weibchen (= 40 %).

Die Untersuchungsmethode von BUCK ist aber nicht ganz richtig: die Weibchen verlassen den Boden später als die Männchen und die Schlüpfperiode erstreckte sich im Frühjahr 1950 – zumindest in Eindhoven, möglicherweise aber auch in Stuttgart – über mehr als 14 Tage.

Dass die Anzahl Männchen soviel kleiner ist als die der Weibchen könnte damit zusammenhängen dass arbeitende Weibchen von kämpfenden Männchen leicht gestört werden können. Die Kampfaktivität der Männchen würde, bei einer für die Befruchtung unnötig grossen Zahl der Männchen, wegen der gesteigerten Konkurrenz, zunehmen.

B. HANDLUNGEN DER IMAGINES, DIE NICHT AUF DAS GESCHLECHT BEZOGEN SIND.

1. *Das Fressen.*

Die Käfer nähren sich von dem Blattgewebe junger Blätter der auf S. 13 genannten Pflanzenarten. Daneben berichtet BUCK (1952) über die Aufnahme von Nektar aus den Drüsen an der Blattbasis von *Prunus avium*. Mit diesem Futter vermochte der Autor die Tiere länger als zwei Wochen lebend in der Gefangenschaft zu halten.

Da solche Nektardrüsen den normalen Futterpflanzen von *Deporaus betulae* fehlen, darf wohl mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass dieses Futter für die Tiere im Freien ohne Bedeutung ist. Dies ist nicht der Fall bei *Byctiscus populi*. Dieser Käfer frisst Blattgewebe von *Populus tremula* L. und fertigt auch von diesen Blättern seine Rollen an. Er nascht jedoch gerne von den Nektardrüsen an den Blattbasen dieser Pflanze.

Das Blattgewebe wird mit der Mandibelspitze in sehr schmalen Streifen vom Blatt geschabt. Die Epidermis der Blattunterseite wird meistens ganz geschont oder nur zum Teil angebissen. Beim Fressen bewegt das Tier den Rüssel seitwärts soweit hin und her wie der Rüssel selbst reicht. Die Beine werden hierbei nicht versetzt. Die Breite der Frasstellen ist daher ungefähr konstant. Am Ende der seitlichen Bewegungen wird der Rüssel ein wenig nach vorne geschoben um danach den nächsten Gewebe-

streifen abzuschaben. Nach Bedarf versetzt das Tier dabei seine Beine nach vorn. Die Länge der Frasstellen ist sehr verschieden und kann mehr als 1 cm betragen.

Um Blatt und Kiefer kräftig gegeneinanderdrücken zu können, werden die Tarsenklauen ins Blatt eingehakt.

Diese Beschreibung des Fressens stimmt überein mit der von BUCK (1952).

Das Fressen von *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi* und *B. betulae* geschieht in ähnlicher Weise. *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens*, die ganz andere Mandibeln haben (siehe DAANJE, 1957), beissen dagegen kleine Stücke aus dem Blatt.

In den meisten Fällen fressen die Käfer im Freien von der physiologischen Blattoberseite. So fand ich z.B. bei einer Anzahl Haselblätter 258 Frasstellen auf den Blattoberseiten, dagegen nur 3 auf den Unterseiten. Bei der Hagebuche ist dieses Verhältnis fast ebenso. Bei der Erle jedoch und vor allem aber bei der Birke können bis zu 30 % der Frasstellen auf den Blattunterseiten vorkommen.

In diesem Zusammenhang drängen sich die Fragen auf, weshalb beim Fressen die Blattoberseiten bevorzugt werden und wie es zu erklären ist, dass bei Erlen und Birken mehr Frasstellen an den Blattunterseiten beobachtet werden als bei der Hasel und der Hagebuche.

Beim Fressen auf der Oberseite wird praktisch das ganze Blattgewebe bis auf die untere Epidermis abgetragen. Dagegen bleibt beim Fressen auf der Blattunterseite ein Teil des Assimilationsgewebes an der oberen Epidermis zurück. Dieser Unterschied im Frassbild liegt daran, dass einerseits nur relativ wenige Zellen des Schwammparenchyms mit der unteren Epidermis fest verbunden sind, andererseits das Pallisadengewebe mit der oberen Epidermis in seiner ganzen Ausdehnung fest verbunden ist. Es ist daher einleuchtend, dass Schwammparenchym und Epidermis leichter voneinander zu trennen sind als Pallisadengewebe und Epidermis. Man vergleiche dazu auch S. 157.

Die Folgerung aus dem hier Gesagten ist, dass beim Fressen an der Unterseite weniger Blattgewebe pro Biss aufgenommen werden kann als beim Fressen auf der Oberseite. Im ersten Falle sind die Fressvorgänge weniger ökonomisch als im zweiten. Dies muss meiner Ansicht nach auch die Erklärung dafür sein, dass die Käfer vorzugsweise auf der Blattoberseite fressen.

Die Blattflächen der Hasel und der Hagebuche sind in der Natur nahezu wagerecht angeordnet. Dagegen hängen die Birkenblätter fast senkrecht. Die Erlenblätter sind häufig aus der Horizontalen herausgedreht und schräg nach oben gerichtet. Diese Abweichung von der Horizontalen scheint das häufige Vorkommen von Frasstellen an der Unterseite der Blätter zu fördern. Dies spricht dafür, dass die Tiere für das Fressen über mehrere Orientierungsarten verfügen müssen. Zu den möglichen Festpunkten einer Orientierung können die physiologischen Eigenschaften von

Blattober- und Blattunterseite, kann das Licht und kann die Schwerkraft gerechnet werden.

Dies wurde durch Experimente näher untersucht. Um einen eventuellen Einfluss der unterschiedlichen Blätter der bekannten Futterpflanzen auszuschliessen, experimentierte ich nur mit Erlenblättern. Die losen Blätter wurden mit Hilfe von drei Stäbchen horizontal angebracht. Die Käfer hatten also die Möglichkeit sowohl auf der Oberseite als auch an der Blattunterseite zu fressen. Die physiologische Oberseite wurde wechselnd nach oben und unten gelegt. Als Lichtquelle diente eine elektrische Glühbirne die abwechselnd über oder unter den Blättern angebracht werden konnte. Leider fehlten mir Geräte (wie z. B. eine Zentrifuge) mit deren Hilfe ich den Einfluss der Gravitation direkt hätte studieren können.

1. Die erste Versuchsserie wurde den natürlichen Gegebenheiten angepasst, und zwar so, dass die Lampe über den Blättern angebracht war und die Blätter mit ihren physiologischen Oberseiten nach oben gekehrt waren. Von den 368 Frasstellen befanden sich 98,9 % auf der physiologischen Blattoberseite (man vergleiche hierzu die Verteilung der Frasstellen von Haselblättern in der Natur).

2. Die zweite Versuchsserie wurde abwechselnd mit der ersten durchgeführt. Das Licht wurde von oben gegeben, die physiologische Blattoberseite nach unten gekehrt. Von den 269 Frasstellen waren 32,7 % an der physiologischen Blattoberseite.

3. In der dritten Versuchsreihe waren die Blätter wie bei der ersten angeordnet. Das Licht wurde jedoch von unten gegeben. 94,2 % der 291 Frasstellen wurden auf der physiologischen Blattoberseite beobachtet.

4. Bei der vierten Versuchsserie hatten die Blätter die gleiche Anordnung wie in der zweiten. Die Lampe war diesmal jedoch unter den Blättern angebracht. Auf der physiologischen Blattoberseite befanden sich 74,5 % von den insgesamt 184 Frasstellen.

Ein Vergleich der Ergebnisse der Versuchsreihen 1 und 2 zeigt, dass die Käfer die physiologische Blattoberseite von der Unterseite unterscheiden können und sich danach richten. Würde dies nicht der Fall sein, so müsste das Ergebnis von 2. ungefähr 0 % betragen.

Aus den Ergebnissen von 2 und 4 folgt, dass auch eine Lichtorientierung vorgenommen wird. In geringerem Masse geht dies aus den Ergebnissen von 1 und 3 hervor. Bei der Lichtorientierung wird die dem Licht zugewandte Seite bevorzugt. Wenn nur das Licht und die physiologische Blattoberseite für die Orientierung von Bedeutung wären, müsste das Ergebnis von 4 ungefähr 100 % betragen. Da dies nicht der Fall ist, folgt indirekt daraus, dass auch die Schwerkraft für die Orientierung eine Rolle spielt. Bei der Schwerkraftorientierung wird die der Erde abgewandten Blattseite gewählt.

Wenn alle Orientierungsmöglichkeiten auf hierfür optimal angeordneten Blättern ausgenutzt werden können, befinden sich ungefähr 100 % (98,9 %) der Frasstellen auf der Blattoberseite (Versuchsreihe 1).

Der Einfluss des Lichtes gegenüber dem zusammenwirkenden Einfluss von physiologischer Blattoberseite und Schwerkraft ist gering (Unterschied zwischen den Versuchsreihen 1 und 3 ist 4,7 %).

Die Orientierung in Bezug auf die physiologische Blattoberseite ist gegenüber der Koppelung von Gravitations- und Lichteinfluss schon bedeutend wichtiger als der soeben angegebene isolierte Einfluss des Lichtes. Dies geht aus dem Ergebnis der Versuchsserie 2 hervor. Die physiologische Blattoberseite weist hier immerhin 32,7 % der Frasstellen auf.

Die Schwerkraftorientierung kommt in ihrer Bedeutung nahe an die der physiologischen Blattoberseite heran. Dies geht aus Versuchsreihe 4 hervor, in welcher der Schwerkrafteinfluss den beiden anderen hier behandelten Orientierungsmöglichkeiten gegenübergestellt wurde. In 25,5 % der Fälle orientierten sich die Käfer allein nach der Schwerkraft.

Bei *Deporaus betulae* kommt den Orientierungsmöglichkeiten beim Fressen ihrer Bedeutung nach folgende Reihenfolge zu: 1) die physiologische Blattoberseite, 2) die Schwerkraft und 3) das Licht.

Jungkäfer besitzen schon gleich nachdem sie den Boden verlassen haben diese drei Orientierungsweisen. Ferner änderten sich die Versuchsergebnisse bei den gleichen Tieren innerhalb von acht Tagen nicht.

Für die Unterscheidung der Blattober- und Blattunterseite sind möglicherweise die Blattnerven von Bedeutung. Auf der Unterseite treten sie „en relief" hervor, oberseits sind sie meistens ein wenig eingesenkt (siehe auch S. 92). Bei Birkenblättern ist der Unterschied aber nicht sehr gross. Dies mag auch noch erklären, weshalb bei diesen Blättern mehr Frasstellen an der Blattunterseite zu beobachten sind als bei den anderen Pflanzen.

2. *Das Trinken.*

Wiederholt war zu beobachten, dass die Käfer ihren Rüssel in einen Regentropfen steckten. Nur bei kleinen Tropfen ist zu beobachten, dass tatsächlich von den Tieren Wasser aufgenommen wird. Buck (1952) hat dies auch einmal gesehen.

Das Trinken ist bei Tieren in der Gefangenschaft häufiger zu beobachten als in der Natur. Die Tiere besuchten ziemlich häufig die nassen Läppchen, mit denen ich die Gläser, in die die Pflanzen eingestellt wurden, abgedichtet hatte. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass die Tiere im Haus, wo die Luft trockener ist, mehr Wasser verlieren als im Freien. Daneben hatten die Blätter der abgeschnittenen Zweige, obwohl diese regelmässig durch frische ersetzt wurden, einen geringeren Turgor und weniger Wasser als die am natürlichen Standort. Beim Fressen von solchen Blättern nehmen die Tiere weniger Wasser zu sich als in der Natur. Dieses Wasserdefizit wird dann vermutlich durch häufigeres Trinken ausgeglichen.

Auch bei gefangenen Käfern von *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi*,

B. betulae und *Apoderus coryli* konnte ich das Trinken beobachten. Für *Attelabus nitens* fehlen mir hierüber Beobachtungen.

3. *Das Laufen.*

Deporaus betulae kann ausser in der normalen Richtung nach vorn auch seitwärts und rückwärts laufen. Das seitwärts Laufen können wir bei der Orientierung auf dem zu rollenden Blatt beobachten. Rückwärts Laufen kommt nur selten vor und wohl nur dann, wenn das Tier vor irgendeinem Objekt ausweichen muss. Kombinationen des vorwärts und seitwärts Laufens wie auch des rückwärts und seitwärts Laufens sind ebenfalls möglich.

In allen Fällen werden normalerweise drei Beine ungefähr gleichzeitig auf der Unterlage versetzt. Diese drei Beine sind immer das Mittelbein der einen und das Vorder- und Hinterbein der anderen Seite. Dadurch bleiben immer – wie bei den meisten Insekten – drei Beine fest mit der Unterlage verbunden, die in Form eines „Dreifusses" das Tier stützen.

Das Anheften auf der Unterlage geschieht hauptsächlich mit einem Sekret der Hafthaare an den Pulvillen. Die Tarsenklauen werden beim Laufen nicht in die Unterlage eingehakt. Sie greifen nur hinter Erhabenheiten wie Blattnerven, -haare etc.

Die Pulvillen haften nur schlecht an Blättern, die mit einem Wachsbelag überzogen sind. Dies ist wahrscheinlich eine der Ursachen, weshalb *Byctiscus populi* die alten Blätter von *Populus tremula* L. kaum besucht. Da die Pulvillen auch nicht auf einem „Puderbelag" haften, verlässt *Attelabus nitens* sehr schnell die Eichenblätter, die vom Meltau überzogen sind. Die Blätter, auf denen *Deporaus betulae* lebt, haben weder einen Wachsbelag noch andere „Schutzvorrichtungen", die den Tieren hinderlich sein könnten, noch werden diese Blätter vom Meltau angegriffen. *Deporaus betulae* wird beim Laufen in der Natur durch Regentropfen nur behindert, wenn sie das Blatt dicht überziehen (S. 15).

Beim Niedersetzen eines Beines wird zunächst der proximale Teil, dann der distale Teil der Pulvillen und zuletzt das Klauenpaar mit der Unterlage in Berührung gebracht. Zu gleicher Zeit wird das Bein zentripetal angezogen. Wenn das Bein von der Unterlage gelöst werden soll, wird zunächst die zentripetale Kraft aufgehoben und dann der Tarsus in umgekehrter Weise, wie zuvor beschrieben, abgehoben.

4. *Das Fliegen.*

Das Fliegen von *Deporaus betulae* geschieht in fast vertikaler Lage. Da ich diese Tiere aber nur langsam habe fliegen sehen, kann ich nicht sagen, ob die Flugstellung bei schnellem Flug, wie bei den Lamellicorniern (Stellwaag, 1914), möglicherweise eine horizontale ist.

In dieser vertikalen Flugstellung kann *Deporaus betulae* sich vorwärts, seitwärts, nach oben und unten und sogar nach rückwärts fortbewegen.

Am meisten wird an trockenen, warmen und windstillen Tagen geflogen.

Bevor der Käfer auffliegt, sorgt er dafür, dass die Tarsen durch Abheben der Klauen und Pulvillen möglichst lose an der Unterlage haften. Trotz dieser vorsorglichen Massnahmen geschieht es wiederholt, dass sich ein bis mehrere Beine beim Abflug nicht vom Blatt lösen und der Käfer zurückfällt. Im Gegensatz zu den Lamellicorniern werden vor dem Abflug keine besonderen Bewegungen mit dem Abdomen ausgeführt.

Zum Niederlassen auf ein Blatt fliegen die Käfer immer gegen den Wind.

5. *Reaktionen auf Gefahr.*

Wenn sich der Beobachter den Tieren unvorsichtig nähert, flüchten diese zur Unterseite des Blattes. Nähert man sich den Käfern sehr plötzlich oder berührt sie gar, dann lassen sie sich vom Blatt herunterfallen. Dies geschieht in der Weise, dass die Klauen und der distale Teil der Pulvillen abgehoben werden und alle sechs Beine angezogen und unter dem Körper eingeknickt werden. Daher rollt das Tier vom Blatt herunter. Bevor der Käfer auf dem Boden angekommen ist, hat er meistens schon die Flügel ausgebreitet, um wieder aufzufliegen.

Fängt man ein solches Tier in der Hand auf und schüttelt es hin und her, so verfällt es auf dem Rücken liegend in eine Akinese. In dieser Stellung wird bei *Deporaus betulae* der Kopf ventral gebogen, die Antennen

Fig. 5. „Hypnosestellung" von *Apoderus coryli.*

unter den Kopf gelegt und die Beine eingeknickt gegen den Körper gedrückt. Die Blattroller, *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi*, *B. betulae* und *Attelabus nitens* haben ähnliche „Hypnose"stellungen. *Apoderus coryli* dagegen streckt Kopf und Antennen nach vorn und spreizt die Beine (Fig. 5). Wenn man danach die Unterseite des Tieres berührt, dreht es den Kopf ventralwärts und zieht die Beine an.

Reaktionen auf Gefahr treten auch bei kämpfenden Männchen auf. Ein Männchen, das im Kampfe unterlegen ist, flüchtet zur Blattunterseite um kurz darauf aufs neue zu kämpfen. Sind die beiden Kampfpartner sehr ungleich, so lässt sich das schwächste Männchen bisweilen herunterfallen oder fliegt vom Blatt auf oder läuft über den Blattstiel fort.

Ein Weibchen, das z.B. auf der Blattoberseite mit der Perforation beschäftigt ist und dabei von kämpfenden Männchen mehr oder weniger stark behindert wird, unterbricht diese Handlungen zuweilen, um zur Blattunterseite zu flüchten (siehe S. 162).

Das Aufsuchen der Blattunterseite zum Schutze vor Regen wurde schon auf S. 14 beschrieben.

6. *Das „Schlafen"*.

„Schlafen" nenne ich den Ruhezustand, in dem die Antennen ventral vom Kopf liegen und nach hinten gerichtet sind, die Vorder- und Hinterbeine weit nach vorn bzw. nach hinten ausgestreckt sind und die Unterseite des Körpers wie auch die Rüsselspitze der Unterlage aufliegen.

Der Käfer schläft fast immer an der Blattunterseite, wo er anscheinend vor Feinden geschützt ist, sicherlich aber vor Regen. Die Tiere sitzen dann zwischen den Blattnerven mit dem Kopf zum Hauptnerv oder zur Blattbasis hin gerichtet (Fig. 6). Bisweilen kommt ein Schlafen auf der Blattoberseite vor. Hier sitzen die Käfer aber nicht zwischen sondern auf den Nerven und zwar so, dass der Kopf zum basalen Nervenende hinweist. Da das Blatt zwischen den Nerven gewöhnlich ein wenig nach oben gewölbt ist, schläft der Käfer also immer in einer kleinen Blattdelle. Wahrscheinlich liebt der Käfer noch mehr, ganz vom Blatte umschlossen zu werden, wie aus dem häufigen Schlafen in eingerollten Knospendeckblättchen hervorgeht. Da das Schlafen insbesondere bei niedrigen Temperaturen beobachtet wird, vermute ich, dass das ganz oder teilweise vom Blatt umschlossen sein einen Kälteschutz bietet.

Ob der oft stundenlange Aufenthalt eines Weibchens in dem unteren Teil einer noch zuzudrückenden Rolle auch Schlafen genannt werden kann, wage ich nicht mit Sicherheit zu sagen. Auch dies geschieht insbesondere bei niedrigen Temperaturen.

7. *Das Sich-Sonnen.*

Bei niedrigen Temperaturen befinden sich die Tiere gern auf den von der Sonne beschienenen Blatteilen. Sie sitzen dann ungefähr in Schlafstellung auf der Oberseite eines Nerven; jedoch sind dann nie die Antennen

ganz unter den Kopf gelegt. Wenn man ein solches Tier beschattet, sucht es nach ungefähr einer halben Minute eine andere von der Sonne beschienenen Stelle des Blattes auf. Gelegentlich reagieren Käfer hierauf nicht. Sie scheinen dann mehr zu schlafen als sich zu sonnen.

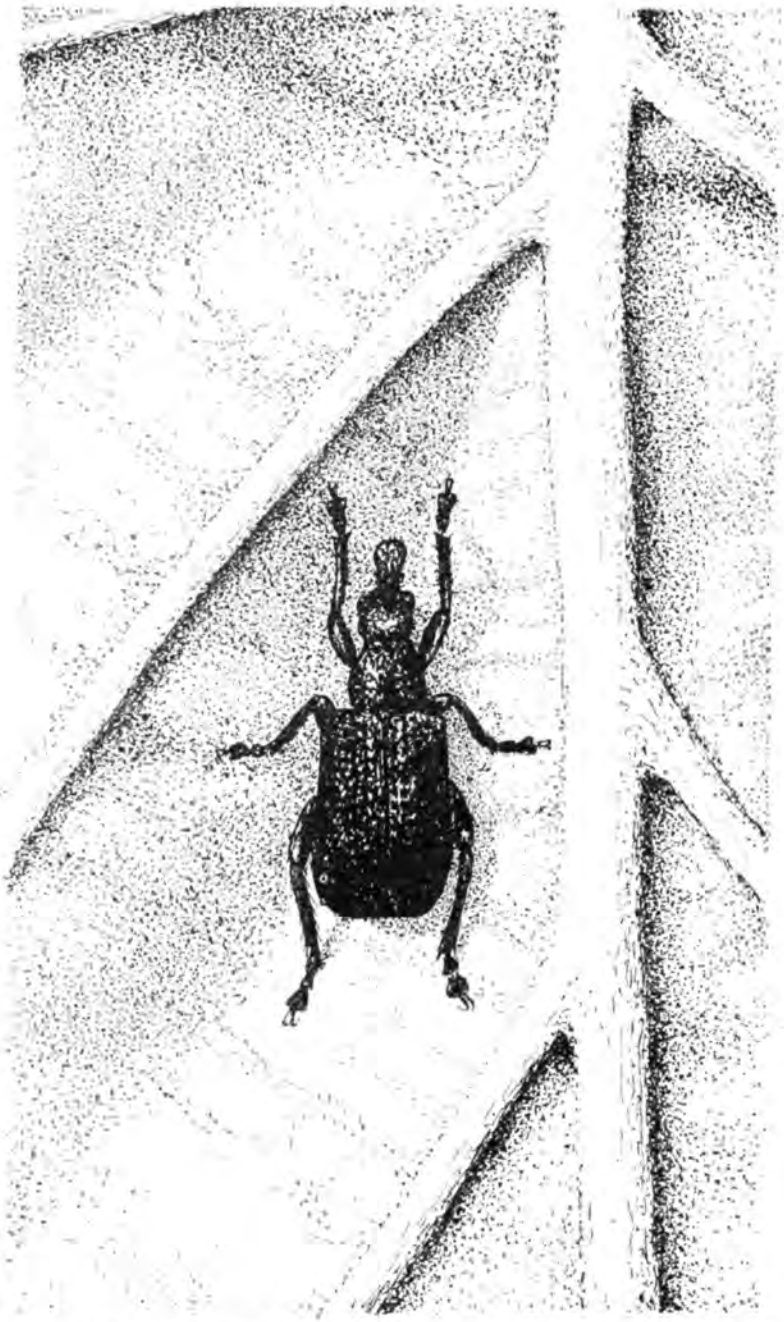


Fig. 6. „Schlafstellung" von *Deporaus betulae* auf der Unterseite eines Haselblattes.

Wie das Schlafen, so kommt auch das Sich-Sonnen hauptsächlich in der ersten Flugwoche vor.

8. *Die Putzbewegungen.*

Um die Beine zu reinigen, werden Vorder- und Mittelbein, Mittelbein und Hinterbein einer Seite und die Hinterbeine gegeneinander gerieben. Im ersten Falle hebt der Käfer seinen Körper vorn an der Seite der zu putzenden Beine hoch, im zweiten Falle hinten. Im letzten Falle neigt der Käfer seinen Kopf und hebt das Abdomen hoch. Das Aufrichten ist nötig, um die Putzbewegungen frei in bezug auf die Unterlage durchführen zu können. Niemals reinigt der Käfer die Vorderbeine, wie es die Art der Fliegen ist, durch Gegeneinanderreiben. *Apoderus coryli* ist die einzige der beobachteten Käferarten die ihre Vorderbeine nach Art der Fliegen putzt. Wie in Fig. 7 dargestellt ist, werden bei dieser Art die Vorderbeine vor dem ventral gebogenen Kopf geputzt.

Die Elytren und das Abdomenende werden mit den Hinterbeinen, gelegentlich auch mit den Mittelbeinen, gereinigt. Diese letztgenannten können weiter nach vorn bis in die Nähe des Elytrenvorderrandes reichen.

Auch die Flügel werden dann und wann von den Hinterbeinen geputzt. Dazu werden die Elytren etwas angehoben und die Flügel entfaltet. Werden die Elytren nur etwas angehoben, dann gleiten die Hinterbeine von der Elytrenoberseite über den distalen Teil der Flügel. Hebt der Käfer die Elytren aber mehr an, dann bringt er die Hinterbeine zwischen Elytren und Flügel und bewegt sie auf diesen nach hinten. Um die Unterseite der Flügel zu reinigen, wird das Abdomen etwas nach unten gebogen,

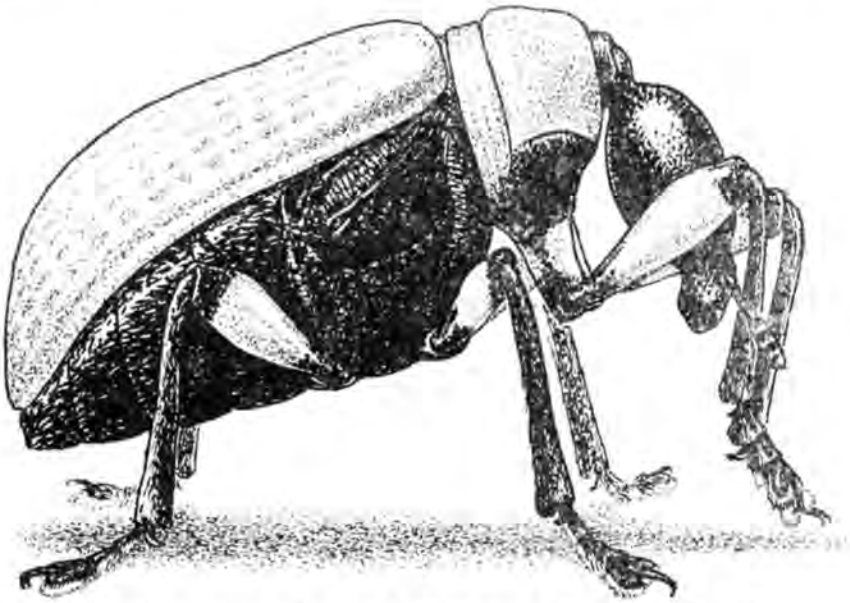


Fig. 7. Das Putzen der Vorderbeine von *Apoderus coryli.*

sodass die Hinterbeine zwischen Abdomen und die entfalteten Flügel gebracht werden können. Das Putzen eines Flügels geschieht mit einem einzigen Bein.

Die Abdomenflanken werden von den Mittel- und Hinterbeinen gereinigt.

Ober- und Unterseite des Kopfes und des Rüssels werden mit den Vorderbeinen geputzt, jedoch nicht mit beiden Beinen gleichzeitig. Wenn ein Vorderbein über Kopf und Rüssel wischt, werden die Antennen gleichzeitig mitgeputzt. Eine andere Möglichkeit, die Antennen zu putzen, besteht darin, dass das Tier eine Vordertarse auf die Antenne der gleichen Körperseite setzt und diese gegen die Unterlage drückt. Danach hebt der Käfer den Kopf und zieht dadurch die Antenne zwischen Tarse und Unterlage hindurch. Eine dritte Art, die Antennen zu reinigen, konnte ich nur selten beobachten. Sie besteht darin, dass mit Hilfe eines Vorderbeines die Antenne der gleichen Körperseite zwischen die geöffneten Mandibeln gebracht wird. Diese werden dann geschlossen, und die Antenne wird nunmehr durch den so entstandenen „Ring" in die Höhe gezogen. Dabei wird das Bein von vorn gegen die Kiefer gedrückt.

Einmal beobachtete ich, dass eine kleine Verunreinigung auf der Aussenseite des Mandibelgelenkes mit den Vordertarsenklauen beseitigt wurde.

Nach dem Reinigen des Kopfes werden Vorder- und Mittelbein gegeneinander geputzt. In ähnlicher Weise werden Mittel- und Hinterbein bzw. die Hinterbeine gegeneinander gerieben, nachdem die caudalen Körperteile gereinigt sind.

Während des Putzens bewegen sich die Antennen.

Die Männchen haben oft die Eigentümlichkeit, beim Putzen der Elytren, der Flügel und des Abdomens ihren Penis auszustülpen.

9. *Die Umkehrbewegung.*

Wenn wir *Deporaus betulae* auf den Rücken legen, dreht sich der Käfer fast ohne Ausnahme über die Flanken in die normale Lage zurück. Dies geschieht bei den zwei Byctiscusarten, bei *Attelabus nitens* und bei *Apoderus coryli* dagegen über das Abdomen oder gelegentlich über den Kopf. Die unterschiedlichen Umkehrmethoden stehen im Zusammenhang mit dem Körperbau der Tiere. *Deporaus betulae* ist ein relativ schlanker Käfer, der sich daher bequemer über die Flanken umdrehen kann. Die anderen Käfer sind mehr gedrungen. Darum ist für sie ein Umdrehen über das Abdomenende einfacher. Bezüglich der relativen Schlankheit der Tiere verweise ich auf Tabelle 9, S. 200.

10. *Die Grabbewegungen beim Verlassen des Bodens.*

Wie Buck (1952) schon vermutet, sind die Mandibelaussenzähne Graborgane, mit denen sich der Käfer im Frühjahr aus dem Boden arbeitet.

Um dies beobachten zu können, benutzte ich Glasgefässe, die Ende März oder Anfang April mit Sand aus meinem Garten gefüllt wurden.

An einem Ende dieser röhrenförmigen Gefässe wurde in dem Sand eine Höhle so angelegt, dass die Glaswand einen direkten Einblick gestattete. Danach wurde ein Käfer, der aus der Erde der Blumentöpfe herausgenommen wurde, in diese Höhle gesetzt, die dann mit Sand verschlossen wurde. Nun setzte ich das Gefäss ins Zimmer. Die gegenüber der Bodentemperatur höhere Zimmertemperatur bewirkte, dass sich die Käfer schon bald anschickten, die Höhle und den Sand zu verlassen.

Offenbar orientiert nach der Schwerkraft, stellt sich der Käfer senkrecht auf die Hinter- und Mittelbeine und drückt den nach oben gerichteten Rüssel gegen den Sand. Die Mandibeln sind dabei geschlossen, sodass die übereinandergreifenden Mandibelnaussenzähne in den Sand eingebohrt werden (Fig. 2b). Die Kiefer öffnen sich nun so weit wie in Fig. 2a angedeutet ist. Dabei ziehen die Aussenzähne eine Rinne im Sand. Zu gleicher Zeit werden der Kopf mit dem Rüssel ventralwärts und der ganze Körper etwas nach rückwärts bewegt. Durch diese kombinierten Bewegungen wird ein „grosser" Sandklumpen herausgebrochen und unter den Thorax des Käfers geschoben. Dann schliessen sich die Mandibeln wieder und gleichzeitig wird der Rüssel angehoben und der Körper nach vorne bewegt, sodass die Aussenzähne aufs neue in den Sand gedrückt werden.

Damit der Rüssel immer weiter in den Sand eindringen kann, müssen auch die Beine weiter vorwärts gesetzt werden. Die Vorderbeine, die zuerst mit den herausgebrochenen Sandklumpen in Berührung kommen, schieben diese weiter unter das Abdomen, wo sie von Mittel- und Hinterbeinen übernommen werden bis sie schliesslich hinter dem Tier abgelegt werden.

Während dieser Handlungen dreht sich das Tier langsam um seine Längsachse. Würde dies nicht geschehen, wäre der Gang wahrscheinlich nicht geradlinig sondern ein Kreisbogen. Der Mittelpunkt dieses Kreises würde sich an der ventralen Seite des Käfers befinden.

Die Rotation um die eigene Achse wird nicht von einer Schwerkraftorientierung beeinflusst. Neigen wir das Gefäss, so gräbt das Tier dennoch in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter. Die Orientierung nach der Schwerkraft zeigt sich nur zu Beginn des Grabens, wenn sich der Käfer noch in der Überwinterungshöhle befindet.

Für die Schwerkraftorientierung scheint eine freie Bewegung des Käfers in bezug auf die Gliedmassen notwendig. Die künstlich angefertigte Höhle darf also nicht zu klein sein, wenn der Käfer seinen Gang vertikal nach oben anlegen soll. Ähnliche Schwierigkeiten für den Käfer ergeben sich bei einer zu grossen künstlichen Höhle. Das auf den Hinter- und Mittelbeinen stehende Tier kann die Decke einer solchen Höhle nicht erreichen. Die Versuche hierzu werden vom Käfer schliesslich eingestellt und er gräbt einen mehr oder weniger horizontalen Gang.

In der Natur ist der Sandboden, durch den sich der Käfer graben muss, kompakt und ziemlich hart. Ohne Mandibelaussenzähne kann sich der Käfer nicht oder nur mit Mühe aus einem solchen Boden herausarbeiten.

Im lockeren Sand ist das Graben jedoch ohne Aussenzähne möglich.

Die Festigkeit des Bodens bedingt, dass der Sandklumpen unterhalb der von den „Zähnen" geschnittenen Rinne ganz herausbricht. Im Gegensatz hierzu wird im lockeren Material bei einer Grabbewegung weniger Sand unter den Thorax geschoben.

Der herausgelöste Sand wird mit den Tibiaenden, nicht mit den Tarsen, nach rückwärts gedrückt. Die Tarsen werden angehoben und berühren den Sand kaum.

Die Antennen sind beim Graben, vermutlich zum Schutz, parallel zueinander unter den Kopf gelegt wie etwa bei der Schlafstellung.

11. *Das Abbrechen der Mandibelaussenzähne.*

Nach dem Verlassen des Bodens bricht der Käfer die Mandibelaussenzähne innerhalb weniger Stunden ab.

Für den linken Aussenzahn geschieht dies folgendermassen: der rechte Kiefer wird ein wenig aus seiner normalen, horizontalen Bewegungsebene herausgedreht, sodass die Spitze dieser Mandibel etwas dorsalwärts angehoben wird. Gleichzeitig schliessen sich die Mandibeln, die linke mehr als die rechte. Wenn die Spitze des rechten Kiefers soweit als möglich angehoben ist, kann sie genau auf die Dorsalseite des linken Aussenzahnes geschoben werden (Fig. 8). Beim weiteren Schliessen der Kiefer bricht dieser Aussenzahn ab.

In ähnlicher Weise geschieht auch das Abbrechen des rechten Aussenzahnes, jedoch mit dem Unterschied, dass die linke Kieferspitze ventral vom rechten Aussenzahn geschoben wird.

Das Abbrechen der Zähne gelingt meistens erst nach mehreren Versuchen. Die Schwierigkeit ist offenbar, die Kieferspitzen genügend weit aus der normalen Bewegungsebene der Mandibeln herauszudrehen.

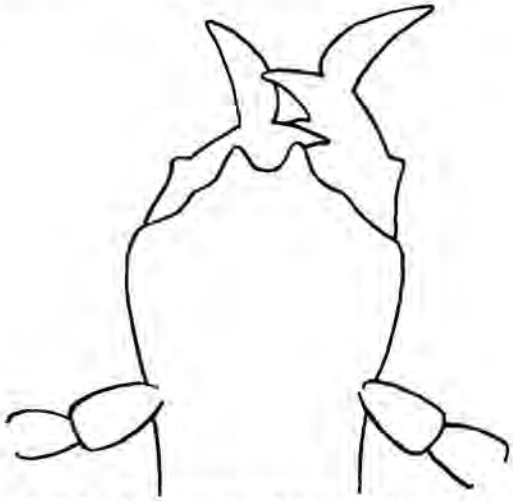


Fig. 8. Das Abbrechen des Aussenzahnes der linken Mandibel bei *Deporaus betulae*.

BUCK (1952) stellte fest, dass Käfer, die beide Mandibelaussenzähne noch besitzen, normal fressen können. Ich sah allerdings nur einige Male Käfer mit einem Aussenzahn fressen. Dabei wurde dieser Zahn, sobald er sich auf Grund der Kieferbewegung der unteren Blattepidermus näherte, in diese hineingedrückt. Die Konstruktion der Mandibelaussenzähne lässt, solange sie vorhanden sind, meiner Meinung nach ein normales Fressen nicht zu.

C. HANDLUNGEN DER MÄNNCHEN.

1. *Die Kopulation.*

Ungefähr sieben Tage nachdem die Männchen den Boden verlassen haben, beginnen sie mit den ersten Kopulationsbewegungen. Dabei besteigen sie Männchen und Weibchen ihrer Art. Zu Kopulationen kommt es meistens aber noch nicht. Einen Tag danach sind in der Regel die ersten Kopulationen zu beobachten. Bei anhaltender niedriger Temperatur werden die Kopulationen solang eingestellt, bis es wieder wärmer geworden ist.

Ein Männchen, welches ein Weibchen besteigt, klammert sich mit den Vorder- und Mittelbeinen am Weibchen fest. Die Hinterbeine stehen auf der Unterlage. Die Klauen der letztgenannten Beine berühren dabei das Blatt gewöhnlich nicht. Darauf krümmt das Männchen Kopf und Abdomen ventralwärts und sucht gleichzeitig mit seiner Abdomenspitze den Genitalspalt des Weibchens. Erst nachdem dies geschehen ist, stülpt das Männchen seinen Penis aus, um ihn in die Genitalöffnung des Weibchens zu bringen. Während dieser Handlungen bewegen sich die Antennen alternierend auf und ab. Bei der Kopulation werden sie aber still gehalten.

Die Kopulationshaltung, die in Fig. 9 wiedergegeben ist, möge man mit der in Fig. 10 gezeichneten von *Apoderus coryli* vergleichen. Bei

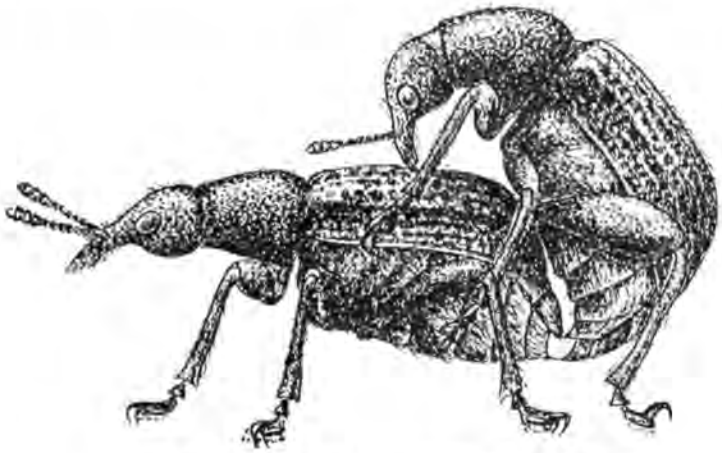


Fig. 9. Kopulation von *Deporaus betulae*.

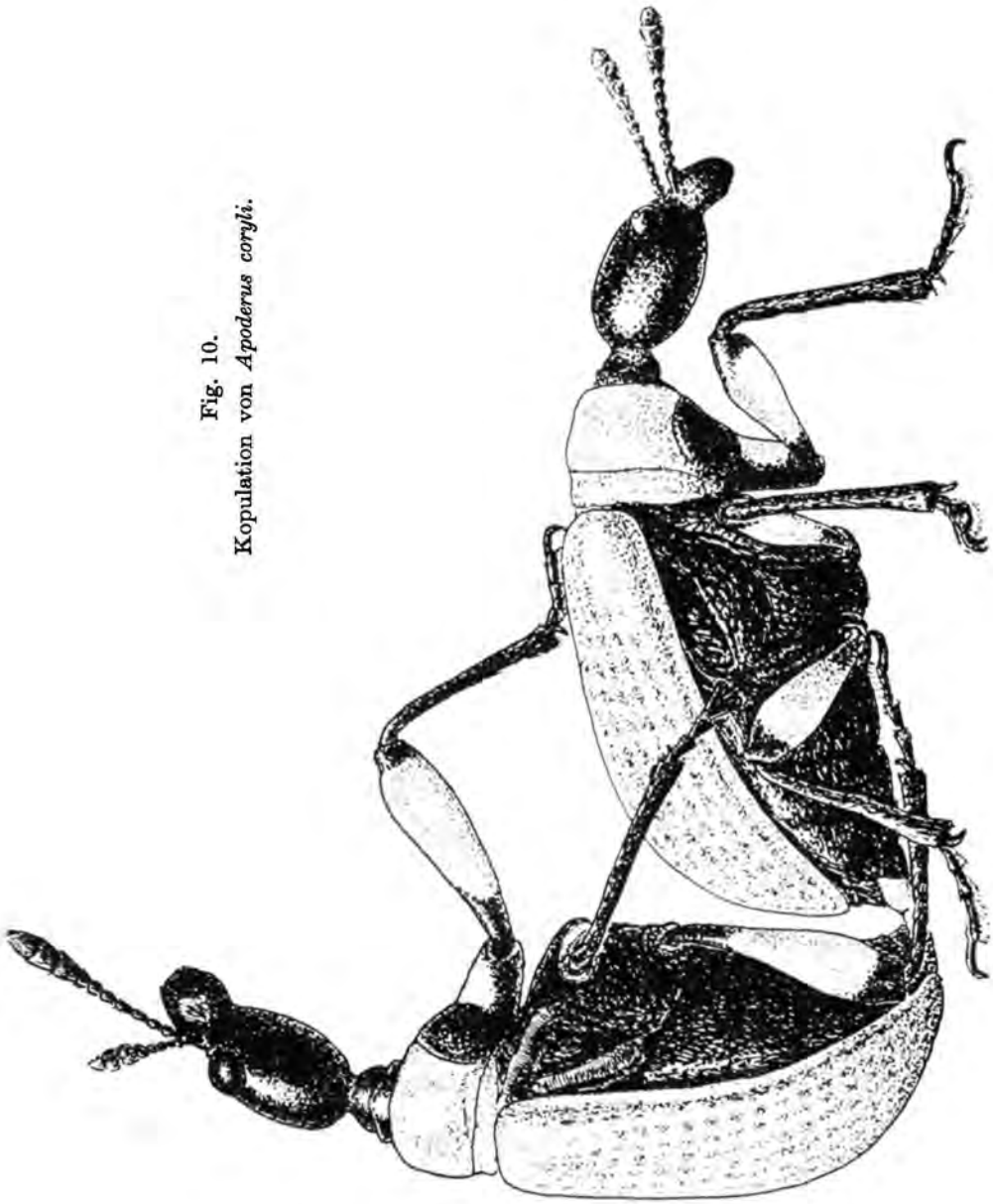


Fig. 10.
Kopulation von *Apoderus coryli*.

Apoderus coryli nimmt das Männchen eine vertikale Stellung ein und klammert sich auch noch mit den Hinterbeinen am Weibchen fest.

Nach der Kopulation, die 4 bis 15 Minuten dauern kann, bleibt das Männchen zuweilen noch einige Zeit auf dem Rücken des Weibchens sitzen. In anderen Fällen steigt das Männchen sofort nach der Kopulation vom Weibchen ab, läuft dann einige hastige Schritte auf dem Blatt, bleibt ruhig stehen, läuft wieder mit hastigen Schritten, bleibt stehen usw. Nach kürzerer oder längerer Zeit begibt sich das Männchen hinter das Weibchen und folgt diesem in allen seinen Bewegungen. Dieses Folgen kann durch Fressen und hastiges Laufen unterbrochen werden. Auch besteigt es das Weibchen ab und zu, ohne aber zu kopulieren.

Paarungslustige Männchen finden die Weibchen mittels ihrer Geruchsorgane. Dies fällt besonders auf, wenn ein Männchen fliegend ein arbeitendes Weibchen aufsucht. Es fliegt dann immer gegen den Wind gerichtet entlang der Sträucher. Besonders deutlich erscheint die Duftorientierung, wenn das Weibchen unsichtbar ist. Gelangt das Männchen in den Duftstrom eines rollenden Weibchens, dann fliegt es an dieser Stelle hin und her bzw. auf und ab, um schliesslich geradewegs gegen den Wind im Duftstrom zu fliegen und sich in der Nähe des Weibchens niederzulassen. Befindet sich das Weibchen auf einem anderen Blatt, dann fliegt das Männchen bald wieder auf, um sich aufs neue im Duftstrom zu orientieren. Wenn das Männchen auf einem Blatt im Duftstrom steht, richtet es sich hoch auf und streckt Rüssel und Antennen nach vorn (Fig. 11). Dann läuft das Männchen in beliebigen Richtungen auf dem Blatt hin und her bis es zufällig mit dem Weibchen zusammentrifft und es dann gleich besteigt. In anderen Fällen kann man beobachten, dass das Männchen sich dem Weibchen im Duftstrom auf einem Zick-Zack-Weg nähert bis das Weibchen mit den Augen wahrgenommen wird. Dann läuft das Männchen geraden

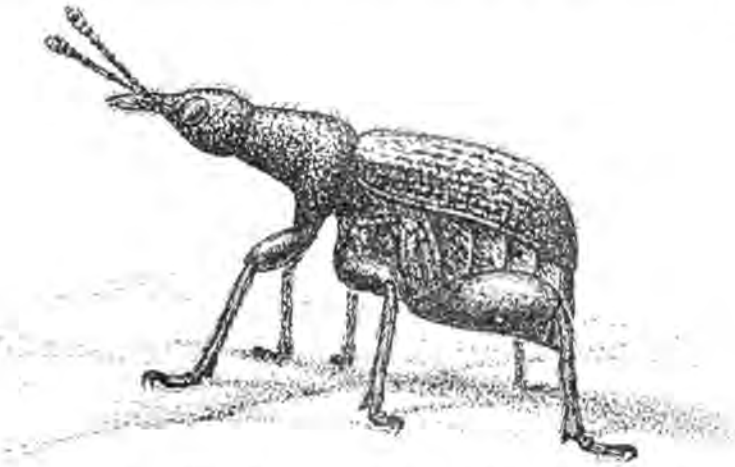


Fig. 11. Haltung eines Männchens von *Deporaus betulae*, das sich in dem Geruchstrom eines Weibchens befindet.

Wegs auf das Weibchen zu. Das letzte ist aber nur möglich, wenn der Abstand zwischen beiden Tieren 2 cm oder kleiner ist (siehe S. 11).

Man kann sich zwei Faktoren denken, die beim Auffinden der Weibchen eine Rolle spielen könnten, ein Blatt- und ein Weibchenduft.

Nachdem das Weibchen einen Schnitt im Blatt angefertigt hat, wird der vom Blatt ausgehende Duftstrom intensiver. Dieser Duft, der auch vom Menschen wahrgenommen werden kann, zieht paarungslustige Männchen an. Auf einfache Weise ist dies zu zeigen, wenn man ein Blatt zerschneidet oder zerquetscht. Es wird dann schon bald von einem oder mehreren Männchen aufgesucht, obwohl kein Weibchen vorhanden ist. Blattduft spielt also sicher eine Rolle.

Die Männchen finden aber die Weibchen auch in der ersten Flugwoche, wenn noch keine Rollen angefertigt werden. Da der Blattduft auch durch Frasstellen verstärkt wird – jedoch in geringerem Masse als beim Anfertigen der Rollen – können Männchen die Weibchen möglicherweise auch hierdurch finden.

Die Weibchen werden aber auch von den Männchen gefunden, wenn sie auf unbeschädigten Blättern sitzen. Dies weist darauf hin, dass die Weibchen selbst einen spezifischen Duftstof abgeben. Da die Männchen sich nach der Kopulation häufig mit ihrem Kopf dicht am Abdomenende des Weibchens aufhalten, bin ich von der Annahme ausgegangen, dass der Duft von den Genitalien oder ihrer Umgebung abgesondert wird. Zur näheren Untersuchung dieser Frage, tötete ich ein Weibchen durch Eindrücken des Thorax und Kopfes. Das Ende der herausgedrückten Genitalien schnitt ich ab und legte es auf ein Blatt; 20 cm hiervon entfernt lag der getötete Käfer auf einem anderen Blatt. In diesem Versuche wurden innerhalb einer Stunde die Genitalienteile von vier Männchen besucht. Dann, nachdem diese wohl eingetrocknet waren, fand kein Besuch mehr statt. Dagegen wurde der tote Käfer nicht einmal von einem Männchen besucht. In zwei anderen Versuchen wurde kein Männchen angezogen; es ist möglich, dass es damals zufällig keine in der Nähe dieser Blätter gab.

Ferner setzte ich Weibchen in einen Tüllbeutel und hing diesen an der Peripherie eines Strauches auf. Ich konnte jedoch nicht feststellen, dass auf diese Weise Männchen angelockt wurden.

Andere Beobachtungen gehen dahin, dass ein Blatt, auf welchem kurz zuvor ein Weibchen gesessen hat, von einem oder mehreren Männchen besucht wird. Ein solches Blatt kann sogar hartnäckig von einem Männchen gegen andere verteidigt werden. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass das Weibchen seinen spezifischen Duftstoff gelegentlich absondert und dass dieser dem Blatt dann eine Zeitlang anhaftet. Ich habe aber keine Methode gefunden, durch die ich diese Annahme stützen könnte.

Wenn ein paarungslustiges Männchen, angezogen vom Duft, sich auf einem Blatt niedergelassen hat, wird das Weibchen auf „gut Glück" von dem Männchen aufgesucht. Den ersten „dunklen Fleck", den das Männchen sieht, läuft es an, um ihn zu besteigen. Ein solcher „Fleck" kann, neben

einem Weibchen, ein Geschlechtsgenosse, eine andere Käferart oder eine viel grössere Fliege oder auch eine kleinere Schlupfwespe sein. Ein Geschlechtsgenosse wird erst dann erkannt, wenn er schon bestiegen wurde und zu kämpfen beginnt, eine andere Käferart nachdem sie bestiegen wurde. Die Fliegen und Schlupfwespen fliegen fort, bevor das *Deporaus betulae*-Männchen sie berührt hat. Form und Grösse der Weibchen sind diesen Beobachtungen zufolge wenig spezifisch. In bezug auf die Form geht dies auch daraus hervor, dass die Männchen bisweilen die Weibchen von vorn her besteigen und so zu kopulieren versuchen. Manchmal wird dieser Irrtum bemerkt, gelegentlich nicht. Auch die anderen Blattroller, insbesondere *Byctiscus populi* machen solche Fehler.

Wenn sich ein vom Männchen gesuchtes Weibchen in den Windungen einer noch nicht völlig fertiggestellten Rolle aufhält, ist die Tatsache auffallend, dass das Männchen ohne zu zögern in den spiralförmigen Trichter läuft, um das Weibchen hier aufzusuchen. Dies ist auch der Fall, wenn das Männchen vorher noch keine Rollen gesehen hat.

2. *Das Kämpfen.*

Das Kämpfen der Männchen wurde zuerst von SCOTT (1931) und später von BUCK (1952) ausführlicher beschrieben. Es geschieht hauptsächlich mit den Hinterbeinen, deren dicke Schenkel mit den stark verdickten Beugemuskeln (Flexor) – wie die anatomische Studie von BUCK (1952) zeigt – dazu besonders ausgerüstet sind.

Ein Männchen, welches ein Weibchen in Besitz genommen hat, verteidigt dies gegen andere Männchen. Es stürmt auf den Eindringling zu und dreht sich, diesem nahe gekommen, schnell um, hebt den Hinterkörper etwas hoch, schlägt die Hinterbeine seitwärts und dann wieder heftig zusammen. Inzwischen hat sich auch der Eindringling umgedreht und verteidigt sich in gleicher Weise. Wenn sich hierbei die Hinterbeine der Tiere nicht berühren, gehen beide soweit rückwärts, bis dies der Fall ist. Schliesslich stehen beide Tiere mit aneinanderliegenden, erhobenen Abdomenspitzen so wie in Fig. 12a wiedergegeben. In dieser Stellung „umarmen" sich die Tiere durch heftige Zangenbewegungen der Hinterbeine.

Neben diesen gleichgerichteten Bewegungen führen die Hinterbeine auch alternierende durch. In der eben beschriebenen Stellung werden beide Beine abwechselnd einige Male schnell angezogen, wodurch der Gegner hin- und hergerüttelt wird.

Der einen als auch der anderen Bewegung liegen Intentionsbewegungen zugrunde. Die Intentionsbewegung der Zangenbewegung ist in Fig. 12c wiedergegeben. Die Beine sind in der Figur maximal gespreizt. Bei einer geringeren Intention werden die Beine weniger extrem nach aussen gebracht und auch weniger in einer horizontalen als in einer vertikalen Ebene bewegt. Die Zangenintentionsbewegung wird gewöhnlich ausgeführt bevor die Tiere zusammentreffen.

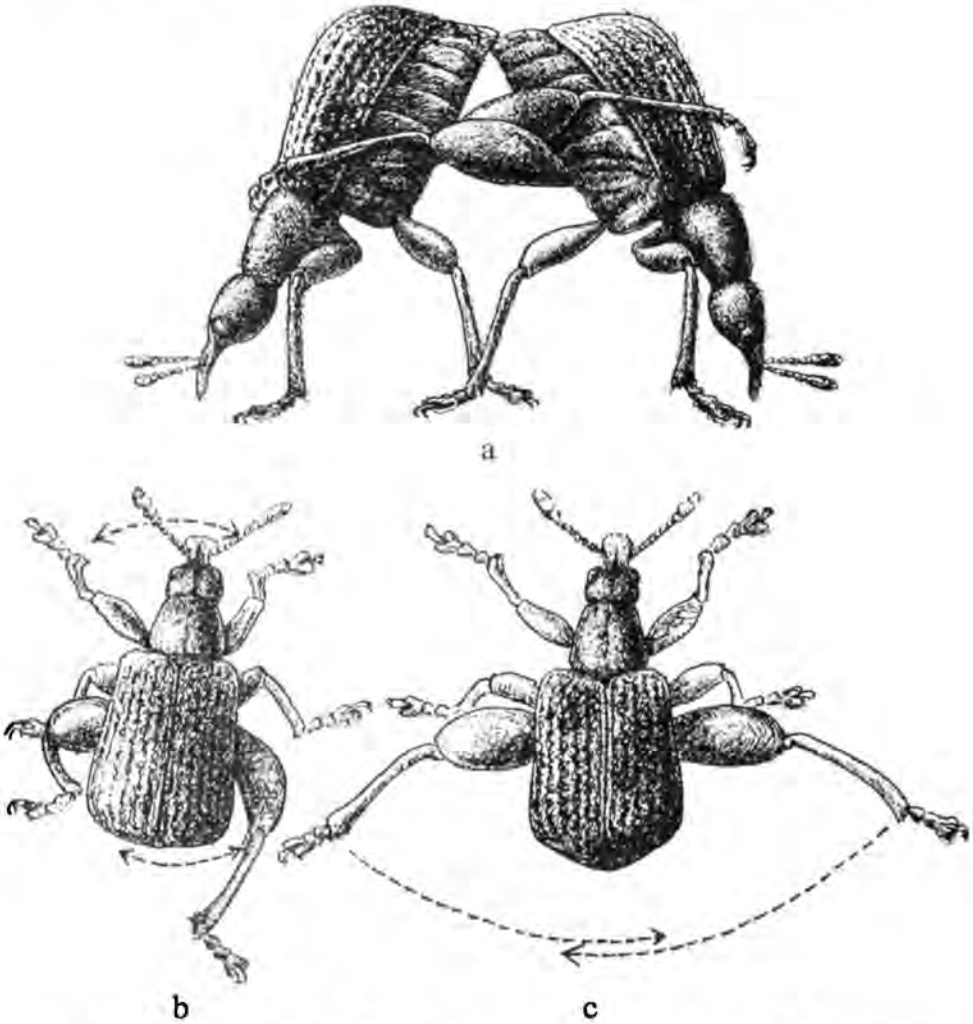


Fig. 12. Das Kämpfen der Männchen von *Deporaus betulae*. a. Die Umarmung mit den Hinterbeinen; b. Die Intentionsbewegung des Kämpfens mit alternierenden Hinterbeinbewegungen; c. Die Intentionsbewegung des Kämpfens mit synergistischen Hinterbeinbewegungen.

Die Intentionsbewegung der alternierenden Beinbewegung ist in Fig. 12b dargestellt. Bei dieser Bewegung wird die Längsachse des Tieres in einem Punkt gedreht, der so auf der Achse liegt, dass die Amplitude des Kopfes grösser ist als die des Abdomens. In der Figur ist diese Bewegung durch Pfeile angedeutet. Geht der Kopf nach rechts dan wird gleichzeitig das linke Hinterbein angezogen und das rechte Hinterbein ausgestreckt. Geht der Kopf nach links, dann sind die Beinbewegungen genau umgekehrt. In dieser Weise rückt der Käfer einige Male schnell hin und her, um danach zu pausieren. Diese Bewegung, die meistens bei einer neuerlichen Begegnung nach einem Kampf durchgeführt wird, ist ritualisiert und hat

Drohfunktion. Durch dieses Drohen kann ein Männchen ein anderes, ohne es zu berühren, bisweilen in die Flucht schlagen. Das Drohen zweier Tiere wechselt meistens miteinander ab. Die Käfer sind hierbei nur wenige Millimeter voneinander entfernt. BUCK (1952) kennt diese Bewegung wohl als Intentionsbewegung, hat sie aber nicht als echte Kampfbewegung angesehen.

Es gilt nun zu fragen, was genau beim Kämpfen geschieht und warum der eine Käfer vor dem anderen flüchtet. Bei der ersten Begegnung der Tiere sind die Abdomen nur wenig angehoben. Es können jetzt noch keine „Umarmungen" stattfinden. Wenn die Hinterbeine aber bei ihrer Zangenbewegung gegen die nunmehr fest auf dem Blatt verankerten Mittelbeine des Gegners schlagen, können die Klauen dieser Beine aus dem Blatt gedrückt werden und der Gegner erhält dadurch einen weniger festen Stand. Dies kann zur Folge haben, dass er das Feld räumt.

Hält der Kampf aber länger an, so haben die Tiere ihre Hinterkörper höher gehoben und sich einander genähert. Die mit Mittel- und Vorderbeinen fest am Blatt verankerten Gegner haben den Rüssel auf das Blatt gedrückt und stossen mit den Abdomenenden aneinander. Die Tibien der Hinterbeine werden nun fest auf den Rücken des Gegners – zwischen Abdomenende und seinem festgeklemmten Rüssel – gepresst und versuchen diesen ventralwärts einzubiegen. Dies geht nur mit Mühe, da sich der Gegner mit aller Kraft dagegen wehrt. Gelingt es aber den Rücken ein wenig einzubiegen, so führt dies gewöhnlich dazu, dass der betroffenen Käfer den Kampf beendet. Ich habe nie beobachtet, dass der Rücken des Gegners mittels der vorhin beschriebenen alternierenden Bewegungen eingedrückt wurde; der Gegner wird nur hin und hergerüttelt. Nach meinen Beobachtungen führte dies aber nie zur Beendigung des Kampfes.

Die Kämpfe können, mit Unterbrechungen, minutenlang fortgesetzt werden. Meistens, aber nicht immer, ist der Eindringling der Verlierer. Der Sieger kehrt schnell zu seinem Weibchen zurück; ist durch den Kampf die Kopulation unterbrochen worden, so wird sie nun fortgesetzt. War die Kopulation vor dem Kampf schon beendet, so besteigt der Sieger das Weibchen meistens ohne erneut zu kopulieren. Wenn der Eindringling der Sieger war, geht er sofort zum Weibchen um mit ihm zu kopulieren.

Bisweilen finden die Kämpfe über dem Rücken des Weibchens statt, das deswegen seine Tätigkeiten nicht fortsetzen kann; ist der Kampf sehr heftig, flüchtet das Weibchen zur Blattunterseite. Gelegentlich kommt es auch vor, dass sich Männchen im Gegner irren und das Weibchen angehen.

Auch die anderen untersuchten Blattroller kämpfen. Bei *Deporaus tristis*, *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* besteht der Kampf darin, dass sich die Käfer mit allen sechs Beinen bekratzen. Zuweilen sitzt dabei ein kratzendes Männchen auf dem Rücken des Gegners. Die mit *Deporaus* und *Byctiscus* nahe verwandten *Rhynchites sericeus*-Männchen kämpfen in der gleichen undifferenzierten Art wie die zuerst genannten drei Käferarten.

Die Männchen von *Byctiscus populi* und wahrscheinlich auch von *Byctiscus betulae* kämpfen aber in einer anderen Weise. Beide Gegner stellen sich auf die Mittel- und Hinterbeine, spreizen die Vorderbeine und richten ihren Rüssel nach oben (Fig. 13a). Dann schlägt einer der Käfer seine Vorderbeine mit einer kräftigen Zangenbewegung um den Gegner, wodurch dieser herangezogen wird und dessen Rüssel (rechtes Männchen in Fig. 13b) auf einen der zwei Thoraxdornen des Angreifers gedrückt wird. Gleichzeitig dreht der Angreifer seinen Kopf kräftig ventralwärts, wodurch das Rüsselende auf den Thorax des Gegners schlägt. Auch hier ist, wie beim Kampf von *Deporaus betulae* deutlich zu sehen, dass der Angreifer (linkes Tier in Fig. 13b) den Gegner, der einerseits mit seinem Abdomen und den im Blatt verankerten Mittel- und Hinterbeinen und andererseits mit dem aufgedrückten Rüssel in einer verklemmten Stellung ist, durchzubiegen versucht und zwar mit Vorderbeinen und Rüssel.

Glückt dies wirklich, so wird der Kampf beendet. Gewöhnlich ist dies aber nicht der Fall, da der Angegriffene augenblicklich reagiert und in

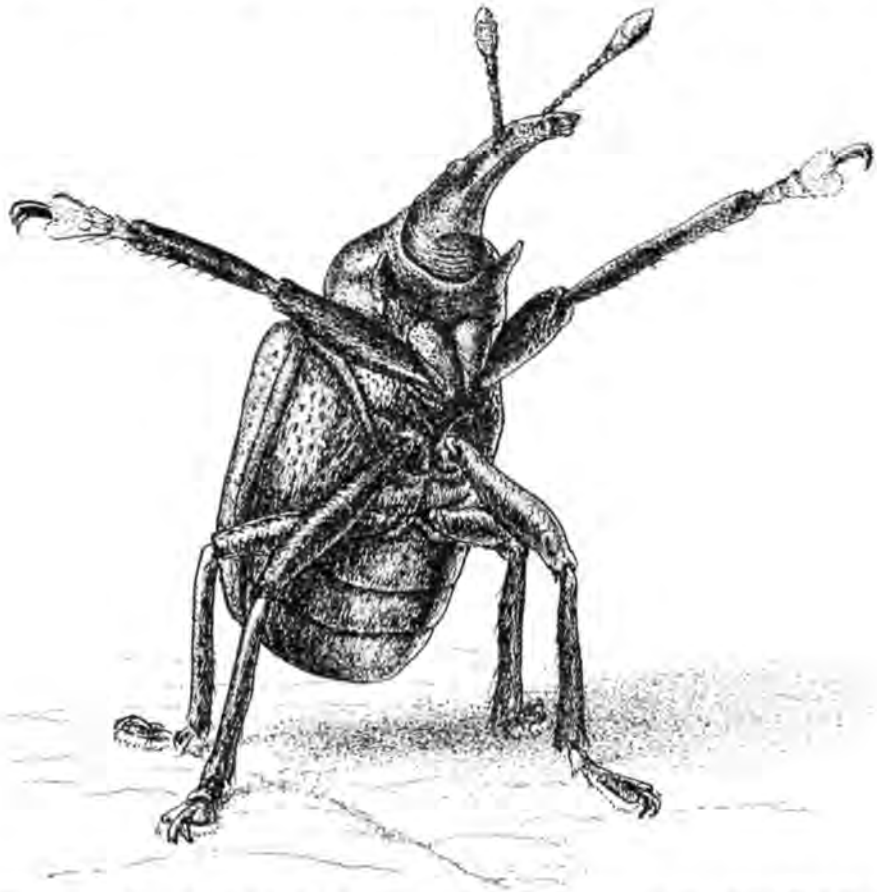


Fig. 13a. Das Kämpfen des Männchens von *Byctiscus populi*. Angriffsstellung.

gleicher Weise versucht den Rücken des anderen Tieres durchzubiegen.

Durch diese Kampfmethode wird auch die Bedeutung der Thoraxdornen, die ein Geschlechtsmerkmal der *Byctiscus*-Männchen sind, deutlich. Manchmal kann man auch bei *Attelabus nitens*-Männchen ähnliche Umarmungen sehen. Da diesen Tieren Thoraxdornen fehlen, wird der Rüssel des Gegners auf einen der Vorderschenkel geschlagen, der dadurch jedoch in seiner Zangenbewegung behindert ist.

Vermutlich hat sich aus dem ungeordneten Kratzen, wie es bei *Deporaus tristis* und *Rhynchites sericeus* noch zu beobachten ist, einerseits das Kämpfen mit den Hinterbeinen bei *Deporaus betulae*, andererseits das Kämpfen mit den Vorderbeinen bei den *Byctiscus*-Männchen entwickelt. Merkwürdig ist jedenfalls die Tatsache, dass bei den differenzierten Kampfmethoden dieser nahe verwandten Arten die gleiche Taktik angewandt wird um den Gegner zu überwinden.

D. Handlungen der Weibchen.

1. *Die Kopulation.*

Die Weibchen scheinen an der Kopulation nur passiv teilzunehmen, was den Eindruck erweckt, als ob sie von den Männchen überwältigt

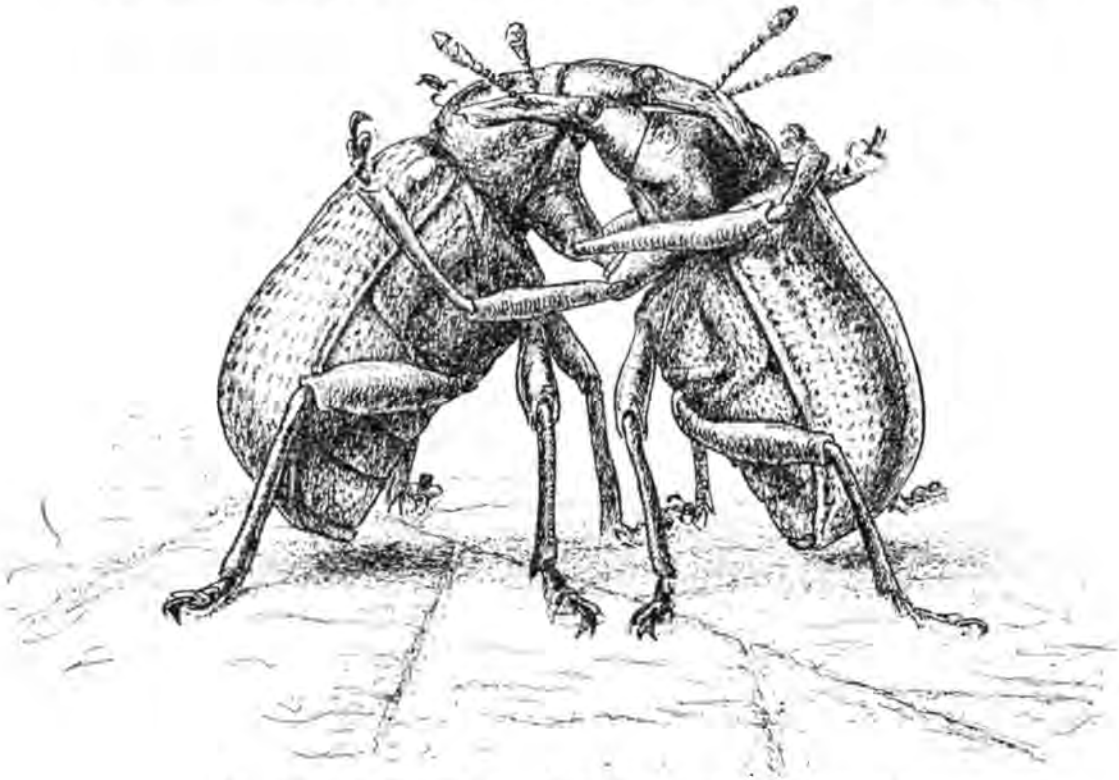


Fig. 13b. Das Kämpfen des Männchens von *Byctiscus populi*. Phase der Umarmung mit den Vorderbeinen.

würden. Offenbar ist das letzte aber nicht der Fall, da die Weibchen in verschiedenen Weisen eine Kopulation verhindern können.

In den ersten vier oder fünf Tagen, nachdem sie den Boden verlassen haben, können sie ihr noch wenig geschwollenes Abdomen soweit unter die Elytren ziehen, dass die Abdomenspitze für die Männchen unerreichbar ist. Später pressen die Weibchen das Abdomenende mit gleichem Erfolg auf das Blatt. Die Männchen trachten dann das Abdomenende der Weibchen anzuheben. Die dritte Methode besteht darin, dass die Weibchen mit ihren Hinterbeinen – etwa wie beim Putzen der Elytren – versuchen, die Männchen vom Rücken abzustreifen. Schliesslich kann das Weibchen, in der Art der Männchen, das kopulationswillige Männchen während des Besteigens mit den Hinterbeinen bekämpfen. Ein solcher Kampf kommt aber selten vor und ist weniger ausgesprochen und von kurzer Dauer.

Geschlechtsreife Weibchen verhindern eine Kopulation nur gelegentlich.

Weibchen, die ohne Männchen gehalten werden, besteigen einander einige Tage nach Eintritt der Geschlechtsreife, jedoch nur für wenige Augenblicke. Ich habe lange gezweifelt, ob diese Besteigungen mit dem Kopulationsverhalten etwas zu tun haben. Es muss aber wohl angenommen werden, da Weibchen, die zusammen mit Männchen gekäfigt sind, ein solches Verhalten nicht zeigen.

2. *Die Brutfürsorgemassnahmen.*

Die Weibchen von *Deporaus betulae* fertigen die Blattrollen an; sie werden dabei auf keinerlei Art von den Männchen geholfen. Hingegen ist dies der Fall bei *Byctiscus populi*. BUCK (1952) sieht in der Tatsache, dass Männchen von *Deporaus betulae* den Weibchen nach der Kopulation folgen (siehe S. 33) eine Andeutung dafür, dass auch den Männchen die Neigung Rollen anzufertigen eigen sein muss. Der Autor bemerkt aber, dass er niemals Rollen anfertigende Männchen gesehen hat.

Zur Brutversorgung sucht das Weibchen ein junges Blatt aus, auf dem es einen spezifischen Orientierungsgang vornimmt. Dann fertigt es einen Schnitt durch das Blatt an, beisst aber den Hauptnerven nur an. Der abgeschnittene, nur am Hauptnerven noch hängende Blatteil wird dann mit den Tarsenklauen perforiert. Hiernach wird das Blatt aufgerollt. *Deporaus tristis*, die beiden Byctiscusarten und die zwei Attelabinen wickeln die Blätter etappenweise, d.h. jede Windung wird, bevor der Käfer weiterrollt, so fest[1]) aufgerollt dass die Blattlagen derselben nicht mehr auseinanderfedern, wenn der Käfer die Rolle loslässt. *Deporaus betulae* dagegen rollt sein Blatt kontinuierlich auf. Denn auch rollt sich das Blatt einige Male teilweise wieder ab und muss vier- bis neunmal gerollt werden, bevor die Blattrolle die erforderliche Festigkeit [1]) erhält.

Zwischen den vorhin genannten Rollvorgängen werden die Eitaschen

---

[1]) Unter Festigkeit der Blattrolle verstehe ich, dass die einzelnen Blattlagen dicht aneinander liegen.

im Blatt angefertigt (siehe S. 65). Jede dieser Taschen wird mit nur einem Ei beschickt. Die Anzahl Eier pro Rolle variiert in der Natur von eins bis sechs.

Nach dem letzten Aufrollen verschliesst das Weibchen die Rolle, wodurch ein Entrollen nun weiter unmöglich wird. Danach begibt sich das Weibchen zum breiteren distalen Teil der kegelförmigen Rolle, um diesen zuzudrücken. Ist dies geschehen, klettert das Weibchen gelegentlich auf den basalen oder „festen" Blatteil um den Hauptnerv, der die Rolle noch hält, durchzuschneiden.

Nach beendigter Arbeit putzt sich das Weibchen gewöhnlich.

Ab und zu geschieht es, dass zwei Weibchen gleichzeitig ihre Rollen an dem selben Blatt anfertigen. Jedes Weibchen geht dabei, soweit es vom anderen nicht behindert wird, seinen eigenen Tätigkeiten nach. Von einem Zusammenarbeiten der Käfer kann nicht gesprochen werden. Andere Autoren teilen diese Meinung. Bei *Deporaus tristis* und *Byctiscus populi* kommt es ebenfalls vor, dass zwei Weibchen am selben Blatt arbeiten. Auch in diesem Falle besteht keine echte Zusammenarbeit.

Gelegentlich kommt es vor, dass ein Weibchen ein Blatt anfliegt, welches schon von einem anderen Weibchen teilweise aufgerollt ist. Das zweite Weibchen beginnt dann gewöhnlich nicht mit der Orientierung und dem Blattschnitt, sondern rollt sofort oder fertigt Eitaschen an.

E. Handlungen und Bewegungen der Larven.

1. *Die Fortbewegung.*

Die beinlose Larve von *Deporaus betulae* kann sich auf einer horizontalen Fläche kriechend fortbewegen. Dies können ebenso die Larven von *Deporaus tristis* und den zwei Byctiscusarten. Dagegen vermögen die Larven der Attelabinen in dieser Weise nicht zu kriechen. Sie können ihren ventral gebogenen Körper nicht vollends ausstrecken.

Die Fortbewegung auf einer horizontalen Fläche geschieht etwa wie folgt; die Larve, die mit der ventralen Körperseite auf der Unterlage liegt, zieht die letzten Abdominalsegmente zusammen, die sich dadurch etwas verdicken. Dann krümmt sich die Larve ein wenig ventralwärts, sodass nur Abdomenende und Kopf mit der Unterlage in Berührung bleiben. Meistens fällt die Larve zur Seite, sodass eine der beiden lateralen Bauchseiten ebenfalls die Unterlage berührt. Während des Krümmens wellt die Verdickung des Abdomenendes peristaltisch nach vorn. Wenn diese Bewegung beim Kopf angelangt ist, wird dieser ein wenig angehoben. Jetzt ruht allein das Abdomen auf der Unterlage. Die vorderen Segmente werden gestreckt, die Verdickung nimmt wieder ab, der Kopf wird aufgesetzt und aufs neue kann diese geringe Fortbewegung durchgeführt werden.

Das geringe Gewicht der Larve hat zur Folge, dass die auf dem Substrat ruhenden Körperteile nur wenig Reibungsfähigkeit erhalten. Auf einer

einigermassen glatten Unterlage finden daher die genannten Körperteile keinen Halt. Die Fortbewegung verläuft dann sehr mühsam und wird noch schwieriger bei jungen Larven, die viel leichter sind als ältere.

Auf einem rauhen Substrat kann die Larve auch auf den Rücken liegend ein wenig vorwärts kriechen. Dies geht aber nicht, wenn wir als Unterlage z.B. eine Glasscheibe nehmen.

Wenn sich die Larve zwischen zwei Blattlagen oder auch Glasscheiben befindet, geht die Bewegung schneller vor sich als in den eben genannten Fällen. Die Ursache hierfür liegt darin begründet, dass sich das Tier dann bei der ventralen Krümmung stetig feststemmen kann; Kopf und Abdomenende sind der einen Seite aufgelagert und die dorsale Seite der gekrümmten Larve findet an der anderen Blattlage Halt. Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, dass die Larve sich in einem für sie optimalen Zwischenraum allein durch die von hinten nach vorn laufende Segmentverdickung feststemmen kann. Ich konnte dies aber nicht genauer feststellen.

Ist der Zwischenraum so gering, dass die Larve zusammengedrückt wird, kann sie selbstverständlich nicht mehr kriechen. Wenn der Turgor des Tieres grösser ist als der Widerstand der Wandungen, so werden diese auseinandergedrückt und die Larve kann sich dann gut vorwärtsbewegen.

2. *Das Fressen.*

Das Ei von *Deporaus betulae* wird vom Käferweibchen in die Eitasche geschoben, die im Schwammparenchym – also unmittelbar über der unteren Epidermis – angelegt wurde.

Die geschlüpfte Larve ist somit von zwei Blattgewebeschichten eingeschlossen. Von hier aus beginnt die Larve zunächst zwischen den beiden epidermalen Gewebeschichten zu minieren. Diesem Minieren wird bald ein Ende gesetzt, vermutlich durch Veränderungen des Blattes, das, abgestorben, je nach den Witterungsverhältnissen trocken oder feucht ist. Aus der Tatsache, dass Junglarven, die zwischen frische Blätter gelegt werden, weiterminieren, geht hervor, dass das Einstellen des Minierens von der Blattbeschaffenheit abhängen muss.

Nach dem Minieren innerhalb einer Blattschicht frisst die Larve meistens in Längsrichtung der Rolle Gänge, die zwei bis drei Blattschichten ausmachen. Gänge in Querrichtung der Rollen und senkrecht zu den Blattschichten kommen nur selten vor.

Beim Fressen pendelt die Larve mit ihrem Kopf von einer Seite zur anderen. Dadurch wird beim Minieren in einer Blattschicht Raum frei, der breiter ist als die Larve selbst. Erst hierdurch ist es der Junglarve, insbesondere aber der etwas älteren Larve, überhaupt möglich im absolut dünneren Blatte zu minieren.

Wenn das Blatt einen bestimmten Trockenheitsgrad erreicht hat, frisst die Larve nicht mehr. Bei anhaltender Trockenheit verliert die Larve selbst auch mehr und mehr Wasser und geht schliesslich zugrunde.

So stellte auch BUCK (1952) fest, dass ältere Larven gegen Trockenheit resistenter sind als jüngere. Dies kann wahrscheinlich mit der Tatsache in Zusammenhang gebracht werden, dass das relativ zur Oberfläche kleinere Körpervolumen der Junglarven in der gleichen Zeitdauer relativ mehr Wasser verliert als das der Altlarven.

Im Gegensatz zu WASMANN (1884), der annimmt, dass die Larven sich nur von trockenen Blättern nähren können, zeigen die Beobachtungen von BUCK und mir eindeutig, dass dies nicht der Fall ist. Werden den Larven ständig frische Blätter geboten, so entwickeln sie sich ausgezeichnet.

Auch für die Larven der anderen beobachteten Blattroller ist anhaltende Trockenheit tödlich. Von diesen Käfern zeigen die Larven von *Attelabus nitens* die grösste Resistenz. Sie können monatelang, in wenigen Fällen länger als ein halbes Jahr, ohne spezielle Wasserzugabe im Zimmer leben. Nur langsam verlieren sie dabei an Wasser. Wahrscheinlich vermögen diese Larven den Wasserverlust auszugleichen durch Aufnahme von Wasser aus der Luft.

Die Larven von *Deporaus betulae* fressen nicht von verfaulten oder verschimmelten Blättern. Dies kann durch Versuche deutlich gemacht werden. Bringt man die Larven zwischen ein verfaultes und ein frisches Blatt bzw. ein wieder angefeuchtetes Trockenblatt, oder zwischen ein verschimmeltes und ein frisches Blatt bzw. ein wieder angefeuchtetes Trockenblatt, so können die Larven wählen. Im ersten Falle fressen sie immer vom frischen, im zweiten gelegentlich auch vom verschimmelten Blatt. Überdies ergaben weitere entsprechende Versuche, dass die Larven in verfaulten oder stark verschimmelten Rollen eingehen.

Im letzten Larvenstadium – von BUCK (1952) das Stadium der „Vorpuppe" genannt – frisst die Larve sogar von frischen Blättern nicht mehr. Sie ist jetzt gelblich gefärbt. Der bislang durch die Haut der noch fressenden Larve sichtbare dunkle Darminhalt ist jetzt nicht mehr wahrzunehmen. In diesem Stadium verlässt die Larve die Rolle, um sich in den Boden einzugraben.

3. *Die Grabbewegungen beim Eindringen in den Boden.*

Eine Larve, die sich in einer an einem Strauch hängenden Rolle befindet und sich eingraben will, verlässt diese Rolle zwischen den Blattschichten am unteren Teil. Niemals sah ich, dass sich eine Larve mit den Kiefern nach aussen biss, woraus hervorgeht, dass die Mandibeln nunmehr weder für das Fressen noch für das Verlassen der Rolle gebraucht werden. Ist die Larve auf den Boden gefallen, so versucht sie sich augenblicklich einzugraben.

Auf dem Boden liegende Rollen verlassen die Larven in ähnlicher Weise. Hier kann der Ausgang aber auch zwischen den Blattschichten des engeren, oberen Rollenteils sein. Nur wenn die Rolle ganz dem Boden

aufliegt und die Auflagestelle verfault ist, bohrt sich die Larve durch die faulen Blattschichten geradewegs in den Boden.

Dieses Eingraben geschieht wie folgt. Wenn die Larve die Rolle verlassen hat, kriecht sie auf dem Boden herum, bis sie auf eine Nische stösst, in welcher der Kopf oder wenigstens sein vorderer Teil eingeklemmt werden kann. Solche Nischen können durch kleine Steinchen, Unebenheiten des Bodens, kleine Zweige, Blätter und dergleichen gebildet werden.

Nachdem die Larve den Kopf in die Nische gesteckt hat, biegt sie den vorderen Körperteil ventralwärts, wodurch gleichzeitig die dorsale Seite des gekrümmten Körperabschnittes gegen die Decke der Nische gedrückt wird. Hiernach wird mit den geschlossenen Kiefern ein wenig Sand kaudalwärts unter den Bauch des Tieres geschoben (Fig. 14a-b). Bei diesen ersten

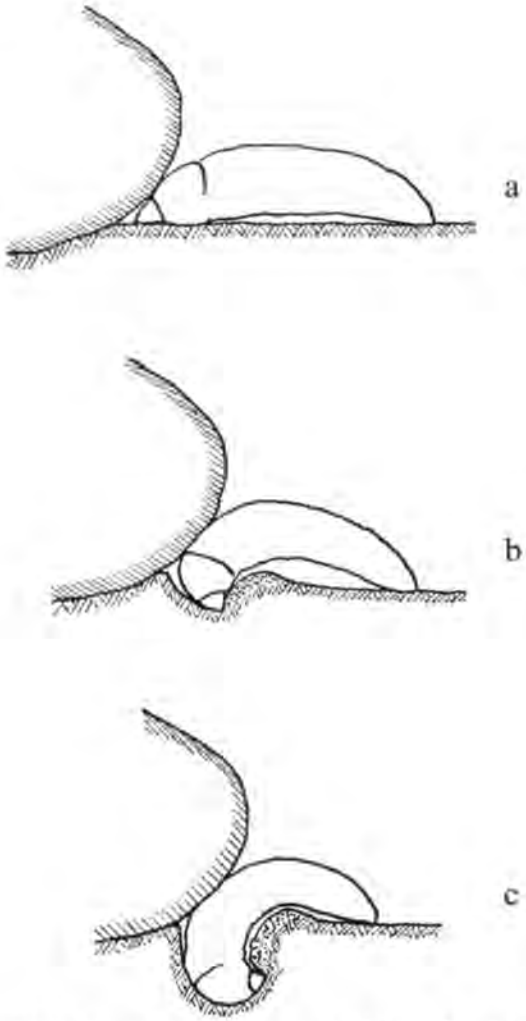


Fig. 14. Eine entwickelte Larve von *Deporaus betulae*, die sich in den Boden eingräbt. Drei aufeinander folgende Phasen.

Grabbewegungen ist die Nische als Widerlager für die Larve unbedingt notwendig. Wenn der Gang aber soweit voran getrieben ist, dass der vordere Körperteil darin Platz findet, dann wird die anfangs erforderliche Nische nicht mehr zum Stützen gebraucht sondern nun der Gang selbst.

Um die keilförmigen Kiefer in den Sand zu treiben, kriecht die Larve mit aller Kraft nach vorn. Dabei stemmt sie sich mit den schon vorher erwähnten peristaltischen Körperverdickungen in dem Gang fest.

Das rhythmische Ventralbiegen des Kopfes beim Graben bewirkt, dass der Gang vorne, d.i. unten, weiter wird als das Tier dick ist. Durch die Anhäufung der Sandbrocken an der Bauchseite des Tieres, ist der Gang hier enger und die Larve kann sich gut darin feststemmen. Bei der Retraction und Protraction des kaudalen Endes während der Fortbewegung wird der losgegrabene Sand hinter dem Abdomenende angehäuft. Hierdurch wird es nun weiter möglich, dass der Gang hinter der Larve wieder angefüllt wird.

Die Grabbewegungen sind gut zu verfolgen, wenn man der Larve in einem Glasgefäss an einer Wand eine Nische anbietet.

In den auf dem Boden liegenden Rollen finden die Larven wahrscheinlich sofort einen Stützpunkt. Vermutlich wird das verfaulende Material in ähnlicher Weise wie der Sand weggedrückt.

Aus Versuchen geht hervor, dass sich die Larven bei völlig ebenem Boden nicht eingraben können. Dies liegt wohl daran, dass das Gewicht der Larve in bezug zur Festigkeit des Bodens zu gering ist. Die zuvor genannte Anfangsnische des Ganges scheint also unbedingt notwendig zu sein.

Die Larven von *Deporaus tristis* und den zwei Byctiscusarten graben sich in gleicher Weise in den Boden ein. Auch die am Ende des Ganges anzutreffende kugelförmige Höhle – über die gleich berichtet werden soll – wird von diesen Tieren in der gleichen Art wie von *Deporaus betulae* angefertigt. Die Larven von *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* kriechen nicht in den Boden, sondern verpuppen sich in der Rolle. Diese Larven sind auch nicht imstande einen Gang zu graben, da sie ihren Körper nicht vollständig strecken können.

4. *Das Anfertigen einer Höhle im Boden.*

Wenn man die Larve sich in einem Glasgefäss eingraben lässt, kann man beobachten wie das Tier am Ende des Ganges eine kugelförmige Höhle anfertigt. Sie schabt dazu nach allen Richtungen Sand ab. Begreiflicherweise kann dieser Sand nur zum Teil in den hinter der Larve liegenden Gang geschoben werden. In diesem, besonders in der Breite, ausgedehnten Gangteil kann die Larve nicht mehr gestreckt liegen. Sie krümmt sich daher ventralwärts. Bei den nun folgenden Streckungsversuchen drückt die Larve die stumpf-keilförmigen Kiefer und das Abdomenende an die Wandungen der Höhle. Dadurch wird an diesen Stellen der Sand fest angedrückt. Wegen der geringeren Auflagefläche

wird von den Kiefern weniger Sand fester angedrückt als vom breiteren Abdomenende. Die Kiefer geben daher den Wandungen die feste Form. Es bleibt noch, darauf hinzuweisen, dass die Larve bei dieser Arbeit alle möglichen Richtungen einnimmt und dadurch der Höhle eine solche Festigkeit verleiht, dass diese, wenn der Käfer den Boden verlässt – etwa sieben Monate später – noch völlig in Ordnung ist. Selbst Sickerwasser vom Regen oder Schnee kann der Höhlenwandung nichts anhaben.

Die Larve führt die soeben beschriebene Arbeit solange durch, bis kein loser Sand mehr in der Höhle liegt, vielleicht aber auch bis die Kiefer nicht mehr in die Wandung eindringen können.

Wie auch Buck (1952) feststellte, wird bei der Anfertigung der Höhle kein Klebemittel, etwa Secret oder ähnliches, verwandt.

In lockerem Boden wird die Höhle in grösserer Tiefe (etwa 10 cm) als in festem natürlichen Boden (etwa 2–3 cm) angefertigt. Die langen Gänge im losen Boden entstehen meines Erachtens dadurch, dass die Larve, da sie einerseits keine geeignete Stelle für die Höhle findet, andererseits leichter graben kann, längere Zeit gräbt als in festem Boden. Ich möchte daher die langen Gänge als Suchgänge auffassen. Wenn schliesslich im lockeren Boden dennoch Höhlen angefertigt werden, so mag der Grund dafür sein, dass die Zeit zum Verpuppen drängt.

In lockerer Erde können die Höhlenwände nicht fest angedrückt werden, da sie keine Widerlage haben und die Larve schliesslich nicht mehr mit Kopf und Abdomenende gleichzeitig die Wände berühren kann. Dergleichen Höhlen werden vom Sickerwasser sehr leicht zugeschlemmt.

Einige Tage nach Fertigstellung der Höhle verpuppt sich die Larve. Das Puppenstadium dauert nach Buck (1952) ungefähr zwei Wochen.

III.

BESCHREIBUNG DER BRUTFÜRSORGEMASSNAHMEN.

Um einen Vergleich der Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* mit derjenigen der anderen Blattrollkäfer zu ermöglichen, bringe ich im Anschluss an die Beschreibung der Brutfürsorge von *Deporaus betulae* die von *Byctiscus populi* und *Deporaus tristis*. Die Beschreibung der Brutfürsorge von *Deporaus tristis* bringe ich entgegen seiner nahen Verwandtschaft zu *Deporaus betulae* erst nach derjenigen von *Byctiscus populi*, da *Deporaus tristis* in verschiedenen Tätigkeiten zwischen den zuvor genannten Käferarten vermittelt. Dadurch wird die Beschreibung vereinfacht.

Die Wickelmethode von *Byctiscus betulae* soll, da sie nicht ausreichend studiert wurde, nur ergänzend zur Brutfürsorge von *Byctiscus populi* behandelt werden.

Die Blattrolltechnik der zwei Attelabinen, *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens*, zeigt mit derjenigen der hier genannten Rhynchitinen nur wenig Übereinstimmung. Sie spielt für diese Studie eine untergeordnete Rolle. Ich verweise daher auf die diesbezügliche Veröffentlichung (DAANJE, 1957).

A. DIE BRUTFÜRSORGE VON *Deporaus betulae*.

1. *Das Auswählen eines Blattes.*

Deporaus betulae verwendet für die Rollen nur junge Blätter der auf S. 13 genannten Pflanzenarten. Das Weibchen muss darum imstande sein, junge und alte Blätter, aber auch adäquate und inadäquate Pflanzenarten, voneinander zu unterscheiden.

Dass dies der Fall ist, können wir beobachten bei einem Weibchen, welches sich bei sonnigem, windstillem Wetter fliegend von Blatt zu Blatt begibt, um ein geeignetes Blatt auszuwählen. Wenn sich der Käfer auf ein Blatt niedergelassen hat, beisst er sofort oberflächlich in dieses hinein. Ist das Blatt aber von einer inadäquaten Pflanzenart oder aber auch ein zu altes einer adäquaten Pflanzenart, dann verlässt das Weibchen dieses Blatt sofort nach dem Biss wieder. Dies weist darauf hin, dass der Käfer das Blatt prüft.

Da der Biss nur einmal und zwar schnell durchgeführt wird, ist er nur schwerlich zu beobachten. Ob der Biss an jedem Blatt aufs neue ausgeführt wird, ist darum nicht mit Sicherheit zu sagen. Fest steht dagegen, dass ein Weibchen, welches sich über Zweige laufend von Blatt zu Blatt bewegt, nicht in jedes Blatt, das besucht wird, hineinbeisst. Dies könnte darauf hindeuten, dass es dem Käfer in einem solchen Falle „bekannt" ist, auf einem adäquaten Strauch zu sein.

Ob das Weibchen auch auf Grund spezifischer Pflanzendüfte seine Auswahl treffen kann, konnte ich nicht feststellen. Unmöglich scheint mir dies nicht zu sein, da ja auch die Männchen, wie auf S. 34 ausgeführt wurde, offenbar eine diesbezügliche Orientierung vornehmen können. Eine derartige Orientierung könnte bei *Deporaus betulae* dem Blattbiss möglicherweise vorangehen.

Auch *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* beissen in Blätter, um sie auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen. Bei *Deporaus tristis* und den zwei Byctiscusarten habe ich hierauf nicht genügend geachtet.

2. *Die Orientierung auf dem Blatt.*

Ist in der zuvor beschriebenen Weise ein adäquates Blatt ausgesucht worden, können wir beobachten, wie der Käfer in stereotyper Weise Orientierungsgänge auf dem Blatt durchführt. Dazu begibt sich das Weibchen zum Ende des Hauptnerven und zur physiologischen Blattunterseite. Von hier läuft das Weibchen rittlings auf dem Hauptnerv ein Stück basiswärts. An einer bestimmten Stelle unterbricht das Weibchen seinen Lauf um nun seitwärts laufend etwa quer zur Hauptnervrichtung zu einem der Blatträndern zu gehen. Hier angekommen, klettert es auf die Blattoberseite. In einigen Fällen frisst das Weibchen hier, in anderen nicht. Es begibt sich aber schon bald wieder zur Blattunterseite, um nun längs des Blattrandes wieder dem Hauptnervenende zuzulaufen. Wiederum folgt das Weibchen rittlings dem Hauptnerv und zwar annähernd bis zur gleicher Stelle, wie bei dem ersten Orientierungsgang. Jetzt aber geht der Käfer in der zuvor beschriebenen Weise zu dem anderen Blattrande, erklettert hier wieder die Oberseite, um bald danach zur Unterseite zurückzukehren und längs des Blattrandes wiederum dem Hauptnervende zuzulaufen usw.

Bei regelmässigen, ungefähr symmetrisch geformten und nicht zu grossen Blättern wird das Seitwärts-Laufen im Prinzip abwechselnd nach den beiden Blatträndern hin durchgeführt. Als Beispiel hierfür sind elf aufeinanderfolgende Zeichnungen von Orientierungsgänge auf einem Haselblatt in Fig. 15 wiedergegeben. Punktierte Linien geben in diesen Zeichnungen die Läufe auf der Unterseite des Blattes wieder; ausgezogene Linien geben die Läufe auf der Oberseite an. Das Seitwärts-Laufen des Käfers ist durch Striche angedeutet.

In diesem Falle wurde elfmal ein Orientierungsgang auf dem Blatt durchgeführt. Die Anzahl Orientierungsgänge innerhalb einer Serie variiert sehr stark, nach meinen Beobachtungen zwischen einer und 22.

In Fig. 15 sehen wir ferner einige Abweichungen von den oben beschriebenen Orientierungsgängen. In Zeichnung II beginnt der Lauf über den Hauptnerv nicht an dessen Ende; in IV und X ist die Laufbahn in Richtung Blattbasis anfangs nicht am Hauptnerv; in XI läuft das Weibchen nicht längs des Blattrandes zur Blattspitze zurück und in II und IV wird der Blattrandlauf zum Teil auf der Blattober- zum Teil auf der Blatt-

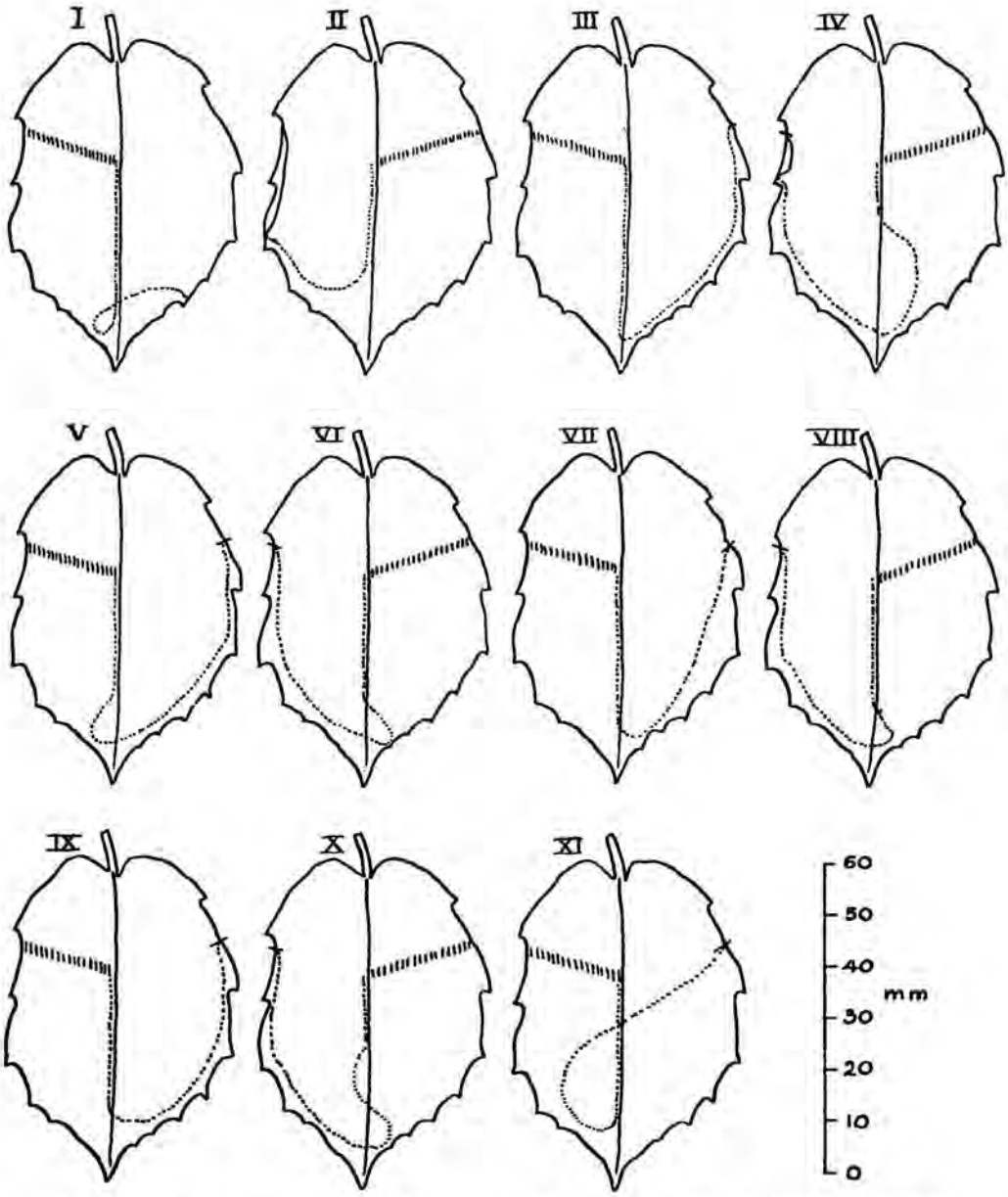


Fig. 15. Elf aufeinanderfolgende Orientierungskurven eines Weibchens von *Deporaus betulae* auf einem Haselblatt. Erklärungen s. Text.

unterseite durchgeführt. Andere Abweichungen, die nicht aus den Zeichnungen hervorgehen, sind, dass das Weibchen nicht immer am Ende des Seitwärts-Laufens zur Blattoberseite klettert und dass das Seitwärts-Laufen nicht immer bis zum Blattrande durchgeführt wird. Im letzten Falle geht der Käfer dann von der Seitwärts-Bewegung zur Vorwärts-

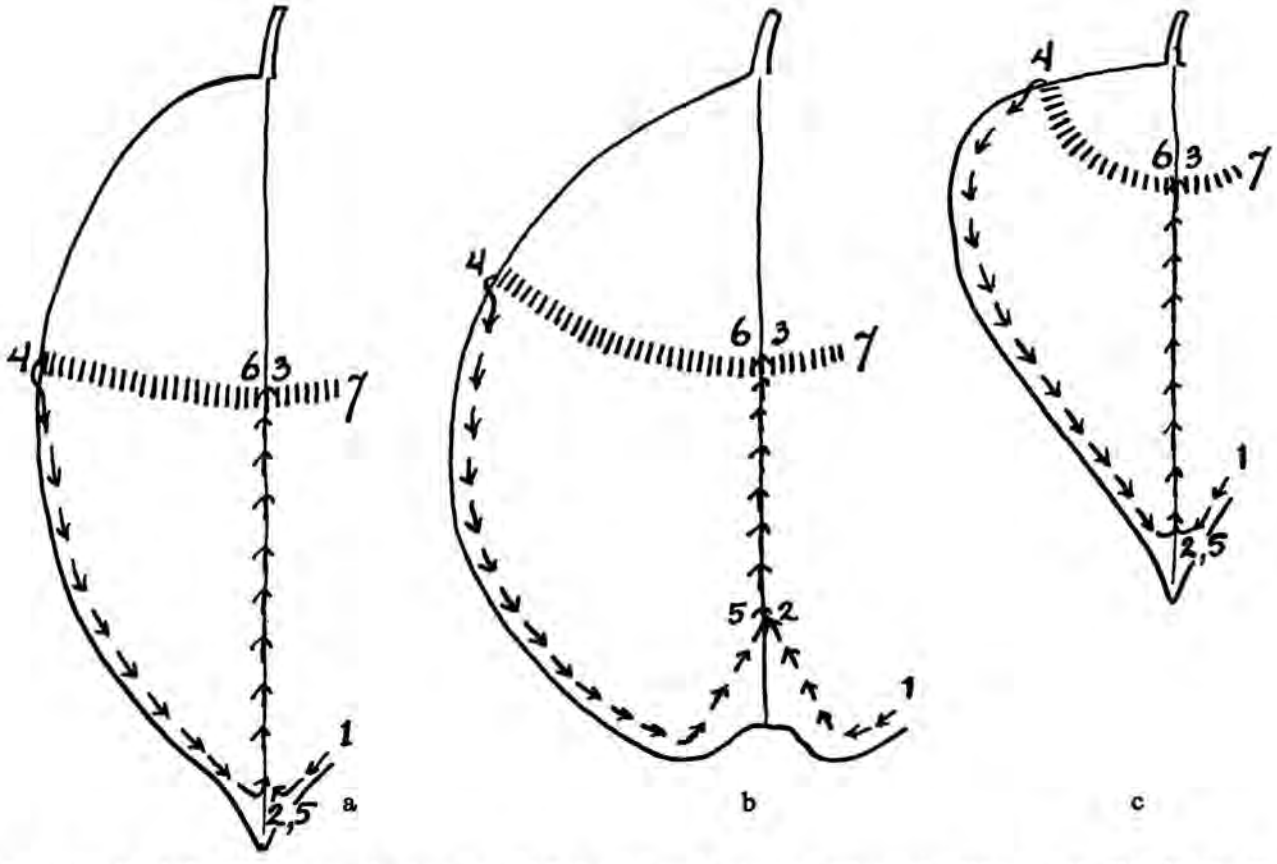


Fig. 16. Typische Orientierungskurven des Weibchens von *Deporaus betulae* auf Blättern der Hagebuche (a), Erle (b) und Birke (c). Die Zahlen geben die Reihenfolge an, in der das Weibchen die Kurven durchläuft.

Bewegung über, sodass, am Blattrande angekommen, die Längsachse des Tieres sich nahezu um 100 Grad gedreht hat.

In den Figuren 16a, b und c sind typische Orientierungsgänge auf dem Blatt einer Hagebuche, einer Erle und einer Birke wiedergegeben. Auf kleinen Birkenblättern führt der Hauptnervlauf oft bis zur Blattbasis, bei grossen jedoch meistens nicht. Bei letztgenannten Blättern beschreibt der Seitwärts-Lauf zum Blattrand meistens keine gerade, sondern eine konkav gebogene Linie in bezug auf die Blattbasis (siehe Fig. 16c). Bei der Hagebuche (Fig. 16a) kommt das Seitwärts-Laufen einer geraden Linie am nächsten. Auf den Blättern der Erle (Fig. 16b) und der Hasel ist die Form dieser Linie meistens intermediär von der grosser Birkenblätter und derjenigen der Hagebuche.

Auf sehr grossen Blättern können die Orientierungsgänge Abweichungen zeigen, die für den weiteren Verlauf der Brutfürsorgehandlungen von grosser Bedeutung sind. Diese sollen aber erst bei der Analyse der Orientierung einer Betrachtung unterzogen werden.

Wenn das Weibchen nach dem letzten Orientierungsgang die Blattoberseite erklettert hat, beginnt es mit dem Schneiden.

Rosskothen (1949) hat in weniger Details die Orientierung auf dem Blatt in ähnlicher Weise beschrieben wie oben. Ich selbst teilte meine Beobachtungen über das Orientierungsverhalten von *Deporaus betulae* zum ersten Male am 22 Juni 1947 in einem Vortrag vor dem Niederländischen Ethologen Klub mit. Rosskothen und ich entdeckten also völlig unabhängig voneinander das Orientierungsverhalten von *Deporaus betulae*. Dies ist von Bedeutung, da Buck (1952), der die Veröffentlichung von Rosskothen kannte, trotz eines solchen Hinweises die Orientierungsgänge nicht wahrgenommen hat. Er lehnt sie sogar ab. So kommt dieser Autor in vielen Fällen bei der Behandlung der Rollenanfertigung zu falschen Schlussfolgerungen. Orientierungsgänge werden immer vorgenommen. Ich habe sie – auch nach der Veröffentlichung von Buck – noch viele Male beobachten können.

Wir haben gesehen, dass ein Weibchen von Blatt zu Blatt laufen kann, um für die Rollenanfertigung ein Blatt auszuwählen, dabei aber nicht immer in das Blatt beisst. Dies beinhaltet, dass auf einem alten Blatt einer adäquaten Pflanzenart ein Orientierungsgang vorgenommen werden kann. Wenn das Weibchen nun bei der Orientierung auf die Blattoberseite klettert und jetzt von dem Blatt frisst, können wir bisweilen beobachten, dass es nach dem Fressen ein solches Blatt sofort verlässt.

Dies kommt nicht häufig vor, da das suchende Weibchen soweit als möglich zum distalen Zweigende läuft, wo sich selbstverständlich die jüngsten Blätter befinden. Allein, wenn der Käfer hier zu kleine, noch nicht ganz entfaltete Blätter – solche sind zum Anfertigen der Rolle ungeeignet – vorfindet, muss er notgedrungen ein Stückchen basiswärts dem Zweig folgen.

Hat der Käfer vor dem Orientierungsgang nicht in das Blatt gebissen

und auch nicht während dieser Handlung – was wohl vorkommt wenn weitere Orientierungsgänge ausbleiben – so kann das Ungeeignetsein des Blattes vom Käfer auch noch wahrgenommen werden, wenn er mit dem Schnitt beginnt. Dies kann ein Versuch zeigen. Schneidet ein Weibchen auf einem adäquaten Blatt und unterschiebt man dann ein inadäquates z.B. von *Prunus padus* L., so kann man beobachten, dass der Käfer, sobald er ein Stückchen in das inadäquate Blatt gebissen hat, prompt die Handlungen abbricht und das Blatt verlässt. Wird in derselben Weise ein geeignetes Blatt angeboten, so fährt der Käfer ungestört fort.

3. *Das Anfertigen des Schnittes.*

Die Art und Weise des Schneidens ist in Fig. 17 wiedergegeben. In dieser Zeichnung läuft der Schnitt von rechts bis zu den Kiefern. Die Schraffur des Blattquerschnittes links der Kiefer verdeutlicht, dass hier das Blatt noch zu schneiden ist.

Fig. 17. Das Schneiden eines Blattes durch das Weibchen von *Deporaus betulae.*

In diesem Falle greift die linke Mandibelspitze am Schnittende unter das Blatt, die rechte liegt auf dem noch nicht durchgeschnittenen Blatteil. Der Rüssel steht dabei schräg zum Blatt (siehe Fig. 17). Dann schliesst der Käfer die Mandibeln, die gleich einer Schere durch das Blatt schneiden. Gleichzeitig wird der Rüssel so gedreht – die Rüsselspitze ist der Drehpunkt – dass er nun senkrecht zum Blatt steht. Bei dieser Bewegung wird selbstverständlich der Körper des Tieres auf den fest verankerten Beinen mitbewegt. Diese Schneidebewegung ist zu vergleichen mit derjenigen, die wir mit der Hand ausführen, wenn wir hartes Material mit einer Schere durchschneiden. Um das Schneiden zu vereinfachen, drehen wir die Schere während des Schneidens aus einer anfangs horizontalen Lage hoch. Für den folgenden Schnitt öffnet das Weibchen wieder die Kiefer und dreht den Rüssel aus der Vertikalen heraus, um die linke Mandibelspitze aufs neue unter das Blatt zu bringen usw.

Während des Schneidens hat der Käfer die Tarsenklauen fest im Blatt verankert, wodurch es ihm möglich ist, den Schnitt mit relativ grosser Kraft durchzuführen. Die Klauen des Vorderbeines an der Schnittseite

greifen jedoch gewöhnlich um den Schnittrand herum (siehe Fig. 17).

Infolge der lateralen Mandibelbewegungen wird – verständlicherweise – der Schnitt senkrecht zur Körperachse angelegt. Dabei muss der Käfer seitwärts gehen.

Das Durchschneiden der Blattnerven geschieht in ähnlicher Weise. Bei sehr feinen Nerven wird eine Mandibelspitze wie oben beschrieben darunter gebracht und die andere darüber; bei dickeren Nerven ist dies wegen der Kleinheit der Kiefer nicht möglich. In diesem Falle führt das Weibchen anfänglich eine oberflächliche Einkerbung am Nerven durch. Dann wird die Blattspreite an der anderen Seite des Nerven durchgeschnitten und nun der Nerv abwechselnd von rechts und links schneidend durchgebissen.

Wenn der Käfer das Seitwärts-Laufen des Orientierungsganges bis zum Blattrande durchführt, dann klettert er auch seitwärts auf die Blattoberseite. Hier angekommen, weist der Kopf ungefähr wie beim Seitwärts-Lauf an der Blattunterseite zur Blattbasis hin. Geht das Seitwärts-Laufen bei der Orientierung in ein Vorwärts-Laufen über, dann dreht sich das Tier auf der Blattoberseite soweit, dass der Kopf auch jetzt ungefähr zur Blattbasis hinweist. Wie Versuche mit Birkenblättern, die in Fig. 39 wiedergegeben sind, ergaben, ist nicht die Blattbasis für den Käfer richtunggebend. Die Richtung des Tieres auf der Blattoberseite wird mitbestimmt durch die Richtung beim Seitwärts-Laufen auf der Blattunterseite, und diese wiederum ist bestimmt durch die Richtung des Hauptnerven. Diese Versuche wurden auch mit „geblendeten" Käfern durchgeführt und zeigten das gleiche Ergebnis.

Wenn der Käfer auf der Blattoberseite angekommen ist, schlägt er die Tarsenklauen der drei dem Blattrande zugewandten Beine um denselben. Die anderen drei Beine verankert er fest im Blatt. Danach beisst das Weibchen mit etwa senkrecht stehendem Rüssel zwischen den Vorderbeinen einen kleinen Schlitz ins Blatt. Von hier aus schneidet das Weibchen nun zunächst bis zum Blattrande und dann in entgegengesetzter Richtung weiter.

Meiner Ansicht nach ist der Biss in der Nähe des Blattrandes zweckmässig. Mir scheint das Schneiden vom Blattrande aus schwieriger für den Käfer. Nehmen wir z.B. an, dass in Fig. 17 die Klauen der linken Beine um den Blattrand gelegt sind. Wenn der Käfer nun vom Blattrande aus schneiden würde, müsste er den Rüssel in die Nähe des linken Vorderbeines am Blattrande aufsetzen, und dann noch, um mit der linken Mandibelspitze unter den Blattrand kommen zu können, Rüssel und Körper teilweise über den Blattrand hinausschieben. Obwohl das Tier eine solche Stellung einnehmen könnte, scheint mir dies schwieriger als das Schneiden zwischen den Vorderbeinen.

Verfolgen wir nun das Schneiden vom Beginn an (Fig. 18), so können wir beobachten, dass von den Beinen, die um den Blattrand gelegt sind, zuerst das Vorderbein, dann das Mittelbein und schliesslich das Hinterbein versetzt werden. Nachdem das Hinterbein versetzt ist, hat das Weibchen einen kleinen Schnitt in Form eines Bogens (1) angelegt. Die

konvexe Seite dieses Bogens ist der Blattbasis zugekehrt. Der Radius ist ungefähr 3,7 mm lang und der Mittelpunktswinkel des Bogens beträgt etwa 100 Grad. Man beachte hierzu auch S. 113.

Nach diesem Anfangsbogen schneidet der Käfer einen Bogen mit grösserem Radius (2). Dieser Bogen ist der Blattbasis aber mit der konkaven Seite zugewandt.

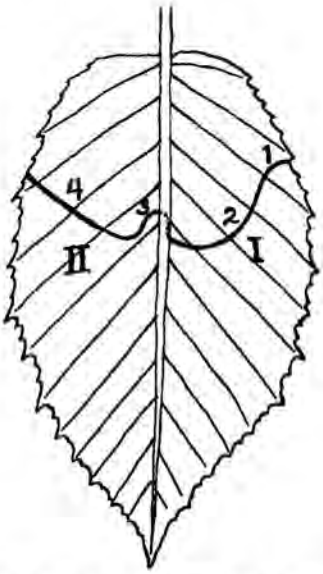


Fig. 18. Beispiel für einen durch das Weibchen von *Deporaus betulae* in einem Hagebuchenblatt angebrachten Schnitt. Der Schnittanfang liegt in diesem Fall auf dem rechten Blattrand.

Wenn der Schnittbogen auf den Hauptnerv trifft, stellt sich das Tier quer zum Hauptnerven und führt in Richtung der Blattbasis eine tiefe Einkerbung in diesem Nerven durch. Die Einkerbung, die zunächst einige Millimeter entlang einer Hauptnervseite angelegt wird, geht dann quer über den Hauptnerven und wird nun wieder zu einem Blattschnitt erweitert.

In diesem Schnitt wird der Bogen der Hauptnervkerbe noch ein Stückchen weitergeführt, verflacht sich dann, um nun einen umgekehrten Bogen (3) zu beschreiben, der schliesslich in einen schwach gebogenen (4) übergeht, und bis zum Blattrande durchgezogen wird. Dieser Bogen beginnt etwa in der Höhe des Blattes, in der auf der anderen Hauptnervseite die Hauptnervkerbe ansetzt. Er ist mit seiner konkaven Seite der Blattbasis zugekehrt.

Gelegentlich, aber bei weitem nicht jedesmal, ist der letzte Teil dieses Schnittes ein kleiner Bogen, der in bezug zur Blattbasis konvex gebogen ist. Dieser Bogen steht in Abhängigkeit zu dem Winkel, der vom Blattrand und dem leicht gekrümmten Schnittbogen auf der Blattspitzenseite gebildet wird. Da der Körper des Weibchens beim Schneiden ungefähr

rechtwinklig zum Schnitt steht, erreicht das der Blattrandseite zugekehrte Hinterbein den Blattrand eher als Mittel- und Vorderbein, und zwar in dem Masse früher, als der zuvor angegebene Winkel kleiner wird. Es ist verständlich, dass der Käfer, da er dieses Hinterbein nicht über den Blattrand hinaussetzen kann, mit diesem Bein am Blattrande bleibt, die Körperachse daher ein wenig drehen muss und dadurch nun den letzten Teil des Schnittes in einem anderen als zuvor gemachten Bogen ausführt.

Da der zuvor genannte Winkel zwischen Blattrand und Schnitt meistens mehr als 100 Grad beträgt, kommt der kleine Endbogen nicht häufig vor. Je kleiner allerdings dieser Blattrand-Schnitt-Winkel ist, desto grösser ist der Mittelpunktswinkel des Endbogens.

Wenn der Schnitt fertiggestellt ist, senkt sich der abgeschnittene Blattteil, da die nun durchgeschnittenen Seitennerven die Blattspreite nicht mehr stützen können. Zugleich klaffen die voneinander getrennten Blattteile auseinander. Bei grossem Blatturgor oder bei kleinen Blättern senkt sich der untere Blatteil zunächst kaum.

Das Weibchen läuft nun seitwärts entlang des Schnittes bis zur Hauptnervkerbe und steckt dabei den Rüssel nach unten in den Schnitt. Ist das Weibchen am Hauptnerv angelangt, so wird die Hauptnervkerbe vertieft. Diese Tätigkeit wird beendigt, wenn etwa alle Leitgefässe durchgeschnitten sind. Bei der ersten Einkerbung ist dies wohl schon einigermassen gründlich durchgeführt worden; es scheint aber eine gewisse Kontrolle erforderlich zu sein. Dies mag auch daraus hervorgehen, dass der Käfer, wenn er bei seinem Gang zurück zum Hauptnerven, mit seinem Rüssel auf einen nicht ganz durchtrennten Seitennerv trifft, diesen dann sogleich durchbeisst (siehe auch S. 147).

Mit Ausnahme kleiner Abweichungen verläuft diese Kontrollkerbung am Hauptnerven im Prinzip umgekehrt zum ersten Einkerben.

Nach der letzten Bearbeitung des Hauptnerven läuft das Weibchen noch ein kleines Stückchen, den Rüssel zwischen den Blatteilen führend, am Schnitt entlang. Dann biegt es vom Schnitt ab und beginnt zu perforieren.

Für die verschiedenen Teile des Schnittes und die verschiedenen Blattteile werden fortan folgende Bezeichnungen gebraucht. Der erste Schnitteil (Fig. 18, I) ist derjenige, der vom Beginn am Blattrand bis zum Hauptnerven führt; der zweite Schnitteil (Fig. 18, II) läuft vom Hauptnerven bis zum anderen Blattrand. In übereinstimmender Weise werden die beiden Blatthälften die erste und die zweite genannt. Der erste Schnitteil wird unterteilt in den Anfangsbogen (1) und den grossen Bogen (2). Der kleine S-förmige Schnitt in der zweiten Blatthälfte hinter dem Hauptnerven wird der zurücklaufende Schnitt genannt (3).

Der Blatteil basiswärts vom Schnitt heisst der feste Blatteil, der distal vom Schnitt gelegene wird der lose Blatteil genannt.

4. *Das Perforieren.*

Unmittelbar nach dem korrigierenden Kerben des Hauptnerven kommt das Perforieren des Blattes. Das Weibchen zieht nach dem Kerben den Rüssel noch einige Millimeter durch den zuerst geschnittenen Teil und verlässt den Schnitt. Die Fortbewegung seitwärts hört auf, das Weibchen läuft nun wieder vorwärts. Es läuft nun träge, hauptsächlich auf der ersten Blatthälfte und auf einem Streifen längs des Hauptnerven auf der zweiten Blatthälfte. Liegt der erste Schnitteil auf der rechten Blatthälfte, so dreht sich der Gang des Weibchens nach rechts; andernfalls nach links (s. Fig. 19a und b).

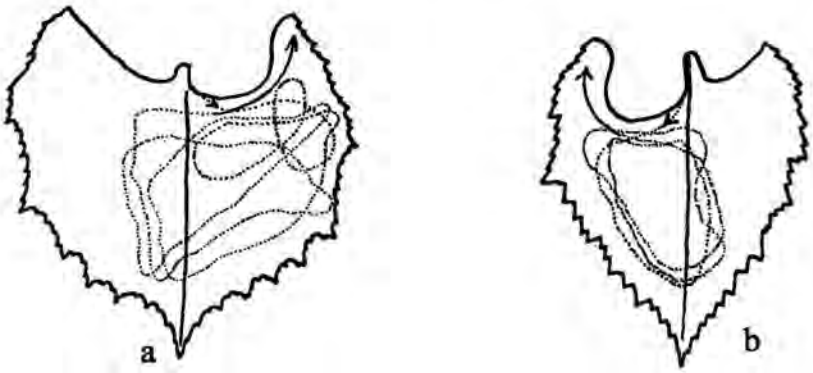


Fig. 19. Zwei Beispiele von Perforationskurven des Weibchens von *Deporaus betulae*; a rechtsdrehend auf einem Haselblatt, und b linksdrehend auf einem Birkenblatt.

Wie beim normalen Laufen versetzt das Weibchen fast gleichzeitig drei Beine. Von der normalen Fortbewegung weicht jedoch dieses Laufen dadurch ab, dass die Tarsenklauen ins Blatt geschlagen werden und dass nach dem neuen Einhaken der drei versetzten Beine die sechs Beine zentripetal angezogen werden. Erst danach werden die drei anderen Beine versetzt. Durch das Einhaken und das Anziehen der Beine ist die Vorwärtsbewegung des Tieres merklich langsamer als bei der normalen Fortbewegung.

Die Tarsenklauen machen in der oberen Epidermis des Blattes kleine Wunden, die jedoch nicht mit der Lupe oder mit dem Mikroskop zu beobachten sind, denn sie werden mit Saft aus den unterliegenden Blattzellen ausgefüllt. In der Natur kommen aber ab und zu trockene Blätter vor (z.B. von Amerikanischen Eichen), die nicht aufgerollt, aber wohl perforiert sind, wo die Perforierungslöcher als dunkelbraune kleine Wunden deutlich sichtbar sind. Diese Wunden befinden sich meistens paarweise nebeneinander im Abstand der zwei Tarsenklauen eines Beines. Auch sind in diesen trockenen Blättern die zwei dem Schnitte parallel laufenden Reihen Löcher, die die Klauen der Mittel- und Hinterbeine während des Schneidens anbrachten, deutlich sichtbar.

Auf Grund des schnelleren Wasserverlustes desperforierten Blatteiles in bezug auf den nicht perforierten Teil, lässt sich indirekt auch das Vorhandensein der Wunden anzeigen. Hierüber verweisen wir auf S. 153.

Während des Perforierens ist der Rüssel so weit nach unten gebogen, dass die Antennen sich sehr nahe bei dem Blatt befinden und der Rüssel ab und zu das Blatt berührt.

Das Perforieren ist die einzige Handlung von *Deporaus betulae*, die noch nie eher als solche durch andere Beobachter erkannt wurde.

Das Perforieren wird auch durch *Deporaus tristis* durchgeführt, sowie durch die zwei Byctiscusarten und durch *Attelabus nitens*. Im Gegensatz zu *Deporaus betulae* machen diese Tiere hierbei auch Gebrauch von ihrer Mandibel, womit sie kleine Wunden in das Blatt beissen. *Attelabus nitens* perforiert ausserdem nicht mit den Tarsenklauen, sondern mit den festen Tibiahaken. Ebenso wie *Deporaus betulae* perforiert *Attelabus nitens* nach einer spezifischen Kurve (s. VON LENGERKEN, 1939, DAANJE, 1957). *Apoderus coryli* perforiert jedoch das Blatt nicht (DAANJE, 1957).

5. *Das Rollen.*

Nach dem Perforieren, wenn der Käfer in die Nähe des ersten Schnittteiles gekommen ist, läuft er ohne zu perforieren nach dem Anfangsbogen des Schnittes, um von dort nach der anderen Seite (der physiologischen Unterseite) des Blattes zu klettern. Er stellt sich so auf, dass sein Kopf in Richtung des grossen Schnittbogens zeigt und schlägt die Tarsenklauen von den drei Beinen der einen Seite um den Rand des kleinen Schnittbogens, die Tarsenklauen der anderen drei Beine in das Blatt (Fig. 22a). Hierauf drückt er mit dem Rüssel das zwischen den Vorderbeinen gelegene Stück Blatt von sich ab und zieht die zwei Reihen Beine zusammen (Fig. 20a und b). Das Blatt wird auf diese Weise umgebogen.

Eins der um den Blattrand geschlagene Beine wird etwas weiter um den Rand gebogen und verankert sich so auf der oberen Seite des Blattes (Fig. 20c). Die zwei anderen Beine an dieser Seite folgen nacheinander; mittlerweile werden auch die drei Beine auf der anderen Seite abwechselnd versetzt und weiter weg vom Tier in das Blatt geschlagen.

Inzwischen wird der Rüssel gehoben und etwas seitwärts auf die kleine Anfangsrolle gesetzt (Fig. 20d und e). Hierbei wird das Abdomen auf die Rolle gedrückt um zu verhindern, dass sie zurückspringt. Der Rüssel drückt dann die Rolle wieder nach unten (Fig. 20e und f), die zwei Reihen Beine werden zusammengezogen und nacheinander, wenn sie sich beim Rollen zu nahe beim Körper des Tieres befinden, wieder versetzt, um weiter weg vom Käfer in das Blatt und die Rolle geschlagen zu werden. In dieser Weise wird der ganze lose Blatteil aufgerollt.

Deutsche Forscher (u.a. DEBEY, 1846 und VON LENGERKEN, 1939) bezeichnen die Rolle der ersten Blatthälfte als die „Innenrolle" und die der zweiten Blatthälfte als die „Aussenrolle". Wahrscheinlich ist dieses darauf zurückzuführen, dass das Rollen der ersten Blatthälfte scheinbar

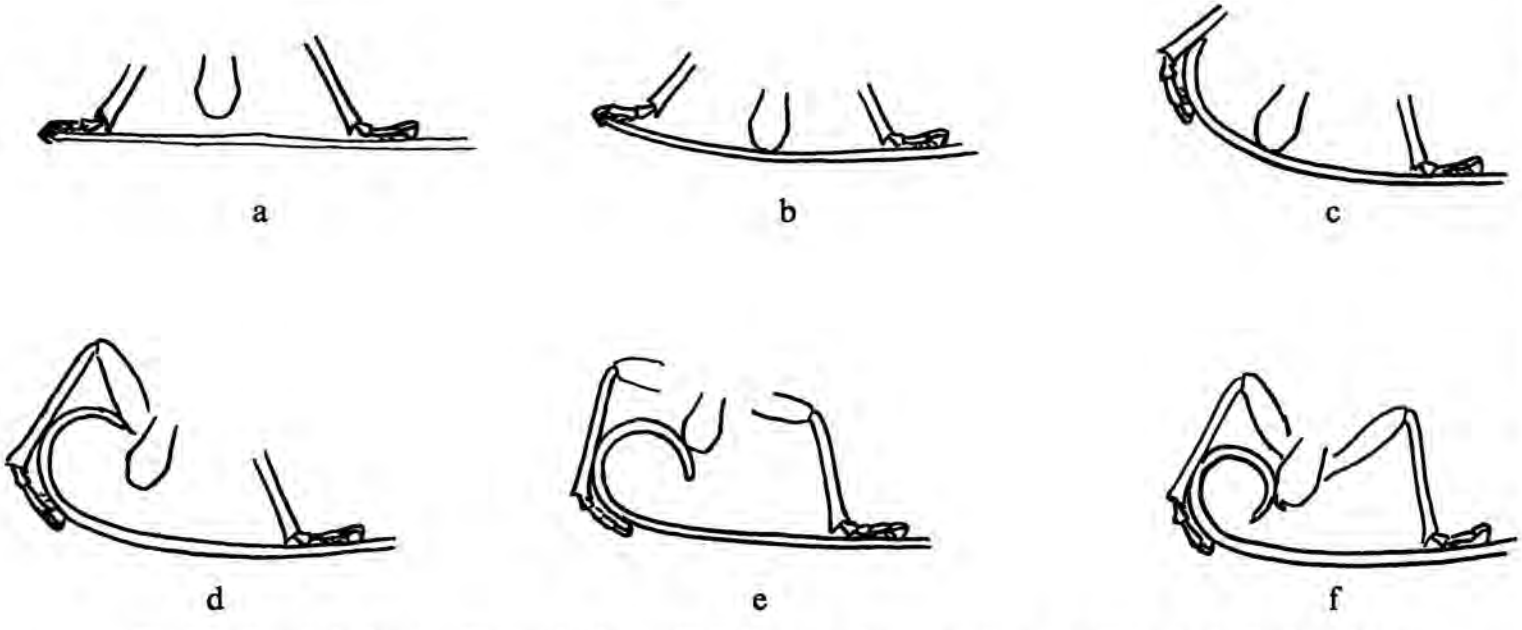


Fig. 20. Das Aufrollen des Blattes durch das Weibchen von *Deporaus betulae*. Der Käfer ist in Vorderansicht und das Blatt in Durchschnitt gezeichnet. Erklärung s. Text.

auf eine andere Weise geschieht als das der zweiten Blatthälfte. Gemäss diesen Beobachtern wird die erste Blatthälfte aufgerollt, während die zweite um die Rolle geschlagen wird. Dies erscheint dem Beobachter verschieden weil der lose Blatteil mittels des Hauptnerven am festen Blatteil festsitzt. Für den Käfer aber gibt es sowohl in bezug auf die erste

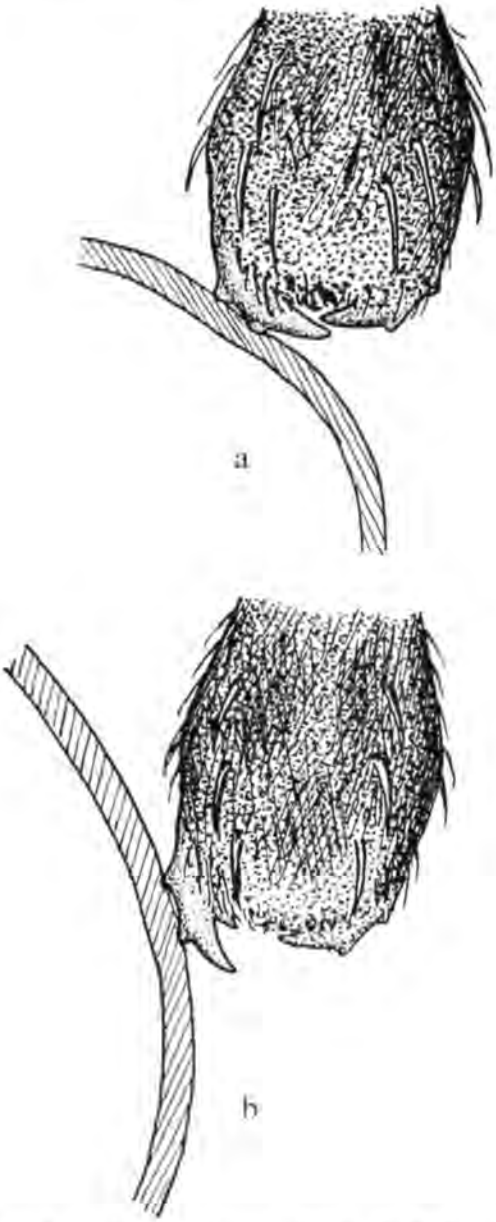


Fig. 21. Der Rüssel von *Deporaus betulae* drückt die Rolle während des Aufrollens nach unten: a. in der höheren Lage mit geschlossener Mandibel; b. in der tiefen Lage mit teilweise geöffneter Mandibel.

als auf die zweite Blatthälfte nur die Handlung, womit die Rolle und das Blatt aufeinander gezogen werden. Diese Handlung ist für beide Blatthälften gleich.

Das nach unten Drücken der Rolle durch den Rüssel (Fig. 20f) verhindert ein Zurückspringen der Rolle und ermöglicht sie eng aufzurollen. Hierbei ist es interessant zu sehen, dass das Tier diese Tätigkeit bis zu einem merkwürdig tiefen Stand des Rüssels aushalten kann, ohne dass der Rüssel längs der Rolle nach unten abrutscht. Bei einer genauen Beobachtung ergibt sich, dass hierfür die Mandibel benutzt wird, die nach der Seite der Rolle gewendet ist. Von dieser Mandibel werden die zwei auf dem Aussenrand vorhandenen Dörnchen in das Blatt gedrückt. Bei dem tiefen Stand des Rüssels (Fig. 21b) wird hierfür die Mandibel so weit geöffnet, dass diese Dörnchen weiterhin auf die Rolle gedrückt bleiben, wodurch verhindert wird, dass der Rüssel von der Rolle abgleitet. Die zwei Dörnchen auf dem Aussenrand des Kiefers haben also eine Funktion beim Rollen.

Auch andere Rhynchitini, die keine Blätter rollen, besitzen diese Dörnchen. Hieraus folgt, dass die Dörnchen an den Kiefern von *Deporaus betulae*, *Deporaus tristis* und den beiden Byctiscusarten phylogenetisch älter als ihre Funktion beim Rollen der Blätter sind.

Dieselbe Beweisführung gilt für die Innenlappen der Tarsenklauen in bezug auf ihre Funktion beim Rollen. Die Lappen verhindern, dass die Klauen, wenn sich die Beine bei fast allen Nestbaubewegungen von *Deporaus betulae*, besonders aber beim Rollen, zusammenziehen, so tief in das Blatt eindringen, dass der Käfer sie nicht mehr herausziehen kann. Sogar mit den Innenlappen gibt es hier ab und zu Schwierigkeiten.

Die Form, in der das Blatt aufgerollt wird, hängt u.a. von der Schnittform ab. Wenn die kleine Anfangsrolle, die zylindrisch ist, gebildet ist, stösst sie beim Weiterrollen gegen den Rand des grossen Schnittbogens (Fig. 22 bei a). Müsste in diesem Stand des Rollens auch weiterhin eine zylindrische Rolle gebildet werden, dann müsste der ganze zwischen a, b und c liegende Blatteil um die Linie a, b geschlagen werden. Dieses ist unmöglich, da der Käfer hierfür zu exzentrisch auf der Linie a, b sitzt, und da das Blatt über die Länge a, b und besonders der Hauptnerv und die quer zu dieser Linie liegenden Seitennerven des ersten Blatteiles hierfür zu hart sind. Die Folge hiervon ist, dass die Längsachse der Anfangsrolle sich um Punkt a drehen wird, wodurch automatisch eine konische Rollenform entsteht. Beim weiteren Rollen verschiebt sich die Spitze der kegelförmigen Rolle längs des Schnittes von a bis d (Fig. 23). Die Wicklungslinien, die als gerade Linien in der Rolle liegen, sind die Tangenten zu dem grossen Schnittbogen (Fig. 23). Bei d angekommen, stösst die Spitze der Rolle auf den kräftigen Hauptnerv. An diesem Punkt wird die Rolle kräftig gedreht wodurch eine leichte Verdrehung und/oder Dehnung in dem Blatt bei Punkt d entstehen kann. Wenn die Rolle am Hauptnerv vorbeigekommen ist, wird die zweite Blatthälfte „um die Rolle geschlagen"

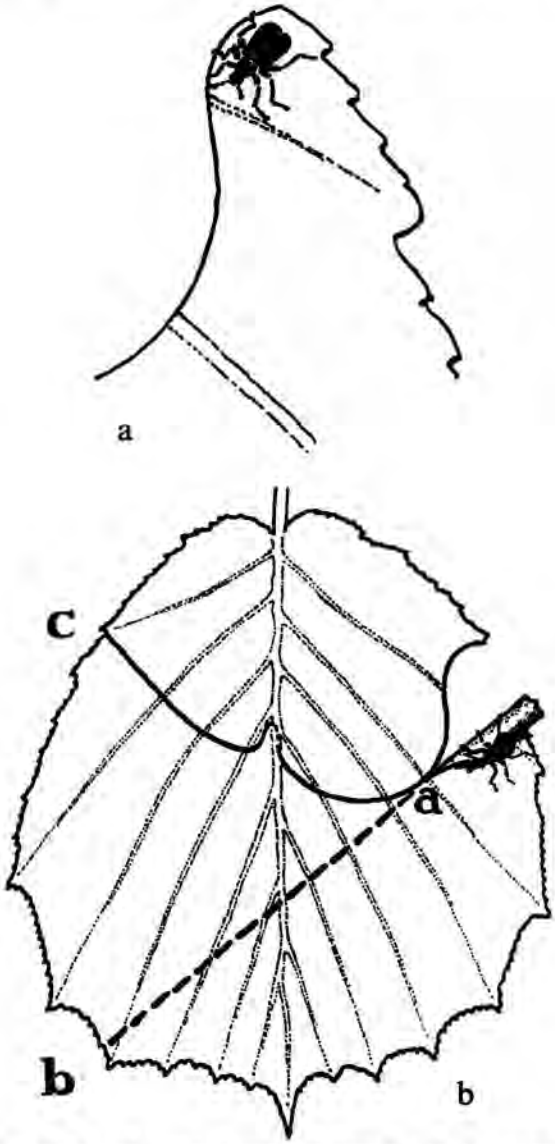


Fig. 22. Das Aufrollen des losen Blatteiles durch das Weibchen von *Deporaus betulae*: a. Die Lage des Weibchens in bezug auf den Anfangsbogen des Schnittes; b. Die Anfangsrolle stösst gegen den Schnittrand bei Punkt a. Erklärung s. Text.

und so weitergerollt. Am Ende schlägt der Käfer das Bein, das bei der seitlichen Fortbewegung zuerst über den Blattrand hinausgreift, um den Blattrand und hakt sich hiermit an der physiologischen Blattoberseite fest. Bald folgen auch die zwei anderen Beine dieser Seite, wodurch der Endlappen des Blattes (bei E in Fig. 23) dann unter dem Käfer liegt und mit dem Rüssel auf die Rolle gedrückt wird.

Meistens wird das Blatt direkt beim erstenmal ganz aufgerollt. Bei

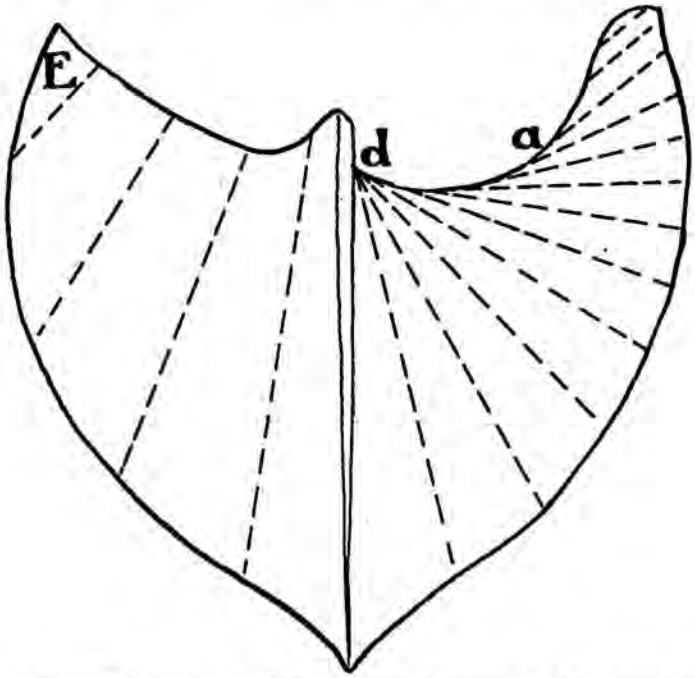


Fig. 23. Art und Weise, wie das Weibchen von *Deporaus betulae* den losen Blatteil aufrollt. Die durch gestrichelte Linien dargestellten Wicklungslinien bleiben Geraden in der Rolle.

zu grossen und zu harten Blättern kommt es aber vor, dass die Kraft des Tieres nicht ausreicht und dass das Rollen schon eher beendet werden muss. Dies geschieht gelegentlich beim Überschreiten des Hauptnerven durch die Rolle.

Während des Rollens ist der lose Blatteil, der sich vor dem Rollen noch in etwa demselben Stand befand als der feste Blatteil, und also wie bei den meisten Pflanzenarten ungefähr waagerecht stand, in die vertikale Lage gefallen. Der Hauptnerv biegt sich an der Stelle, wo der erste Schnitteil in ihn herein kommt. Weiter in Richtung der Basis könnte der Hauptnerv nur durchbiegen wenn er gemäss der Längskerbung vom festen Blatteil abreissen würde.

Das Durchbiegen wird dadurch verursacht, dass der Schwerpunkt des losen Blatteiles sich während des Rollens nach der Blattspitze verschiebt (Fig. 24), wodurch der Arm des Kraftmomentes (durch die Schwerkraft entstanden) grösser wird.

Wenn die Rolle ganz aufgerollt ist, lässt das Weibchen den Endlappen los, und hierauf springt das Blatt teilweise durch seinen Turgor wieder auf.

Oft geht nun das Weibchen zu der Rollenspitze in der Nähe des Hauptnerven des Blattes und frisst. Danach, oder direkt nach Beendigung des Rollens, läuft der Käfer auf der Aussenseite der Rolle, kriecht beim

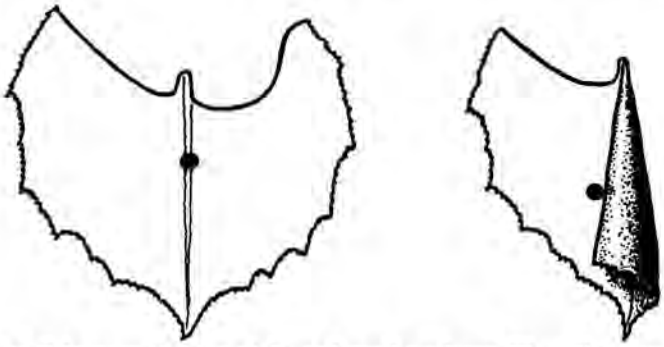


Fig. 24. Der Schwerpunkt des nicht aufgerollten losen Blatteiles verschiebt sich in den zur Hälfte aufgerollte Blatteil.

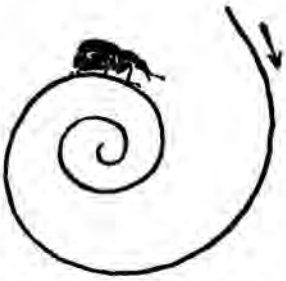
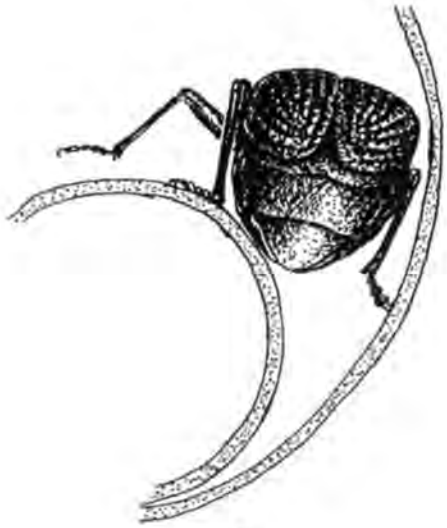


Fig. 25. Das Weibchen von *Deporaus betulae* kriecht über die konvexe Seite der Blattschichten in die Rolle. Die Rolle ist im Querschnitt gezeichnet.

Endlappen in die Rolle hinein und geht auf den spiralförmigen Windungen bis zum Anfangspunkt, immer auf der konvexen Seite der Blattschichten (Fig. 25).

Am Anfangspunkt stellt sich der Käfer so auf, dass seine Körperachse parallel zur Achse der Anfangsrolle steht und sein Kopf nach der Rollenspitze gerichtet ist. Dann beginnt er aufs neue zu rollen. Dieses Rollen unterscheidet sich nicht wesentlich von dem ersten Rollen, nur der Raum ist für das Weibchen beschränkter geworden. Der Käfer wendet dabei einen besonderen Kunstgriff an, um die Tarsenklauen in die konkave Seite der in bezug zu ihr aussen liegenden Blattschicht zu schlagen. Diese Schwierigkeit wird in Fig. 26a und b wiedergegeben. Auf der Skizze a (wo ebenfalls angegeben wird, wie das Abdomen beim Versetzen des Rüssels auf der Rolle diese Rolle drückt und festhält) ist das Hinterbein rechts ungefähr auf seinem äussersten Stand angekommen und muss nach einem dem Schnittendpunkt näher liegenden Punkt versetzt werden. Diese Stelle ist ungefähr auf Skizze b angegeben. Da die Tarse in bezug zu der Tibia nicht aktiv tordiert werden kann, könnten die Klauen durch eine nach unten gerichtete Bewegung der Tibia in das Blatt gehakt werden. Um rollen zu können muss das Tier danach die Tibia an seinen Körper heranziehen, aber dann kann mit den so eingehakten Klauen keine grosse

a



b

Fig. 26. Das Rollen eines Blattes, das schon ein oder mehrmal aufgerollt wurde.
a. Ein rechtes (Hinter-) Bein ist fast ausgestreckt und muss das Blatt loslassen;
b. Das Bein hakt sich wieder in das Blatt ein.

Kraft auf das Blatt übertragen werden, da die Klauen nicht weiter in das Blatt dringen, sondern wieder aus dem Blatte hervorkommen und ein Stück der Epidermis losreissen würden. Darum ist diese Verankerung nicht genügend. Die richtige Methode, z.B. für das Hinterbein, ist die folgende:

Während das Tarsenende gegen die Blattschicht gesetzt wird, bewegt sich das Ende der Tibia etwas nach hinten und dann allmählich nach unten, wodurch die vorderste Klaue in das Blatt gehakt wird. Durch die Bewegung des Tibiaendes nach unten und dann nach vorne wird die Tarse um die eingehakte Klaue tordiert. Dann wird das Ende der Tibia nach oben bewegt, und gleichzeitig kann die andere Klaue in das Blatt einhaken. Die Klauen sind jetzt mit ihren Spitzen nach oben gerichtet und werden beim weiter Anziehen des Beines zum Rollen fest in dem Blatt verankert. Diese Beinbewegung ist anscheinend ziemlich schwierig für das Tier denn sie gelingt oft nicht sofort.

Bevor das Vorderbein eingehakt wird, macht die Tibia dieses Beines nacheinander eine Bewegung nach vorne, nach unten, nach hinten und nach oben. Die Rundbewegung ist also für dieses Bein der des Hinterbeines entgegengesetzt; hierbei wird die hintere Klaue des Vorderbeines als erste in das Blatt gehakt. Bei den Mittelbeinen wird bald die Bewegung der Vorder- bald die der Hinterbeine benutzt.

Deporaus tristis tordiert die Tarsen auf dieselbe Weise; dieses geschieht meistens hastiger und dadurch hat das Tier oft weniger schnell Erfolg.

Wie aus dem Anfang dieses Kapitels hervorgeht, wird die physiologische Unterseite des Blattes immer nach innen gerollt. Die lehrreichen, aber für die Fortpflanzung ungeeigneten Ausnahmen dieser Regel werden auf S. 157 besprochen werden.

Die Art und Weise, wie *Deporaus betulae* rollt, stimmt mit der von *Deporaus tristis* und den zwei Byctiscusarten überein. Diese Käfer rollen jedoch das Blatt stückweise in einem einzigen Mal auf und verfügen ausserdem noch über eine besondere Handlung, um die Rolle so klein wie möglich zusammenzupressen. Ganz anders ist die Weise, wie *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* die Blätter aufrollen. Auch der Rollenaufbau weicht bei diesen Tieren ganz und gar ab von dem der zwei Deporaus- und der beiden Byctiscusarten (s. DAANJE, 1957). PRELL (1924) stellte diesen grossen Unterschied auch schon zwischen den Rhynchitini und den Attelabini fest.

6. *Das Anfertigen der Eitasche und das Legen des Eies.*

Wenn das Deporausweibchen auf die hiervor beschriebene Art und Weise das Blatt zwei oder dreimal hintereinander aufgerollt hat, federt das Blatt nicht mehr so weit auseinander als nach dem vorigen Mal, bzw. nach den vorigen Malen. Wenn der Käfer jetzt in der Rolle nach dem Anfangspunkt läuft, dann sehen wir dass er nicht so weit kommt und etwas davor mit dem Körper zwischen den Blattschichten eingeklemmt

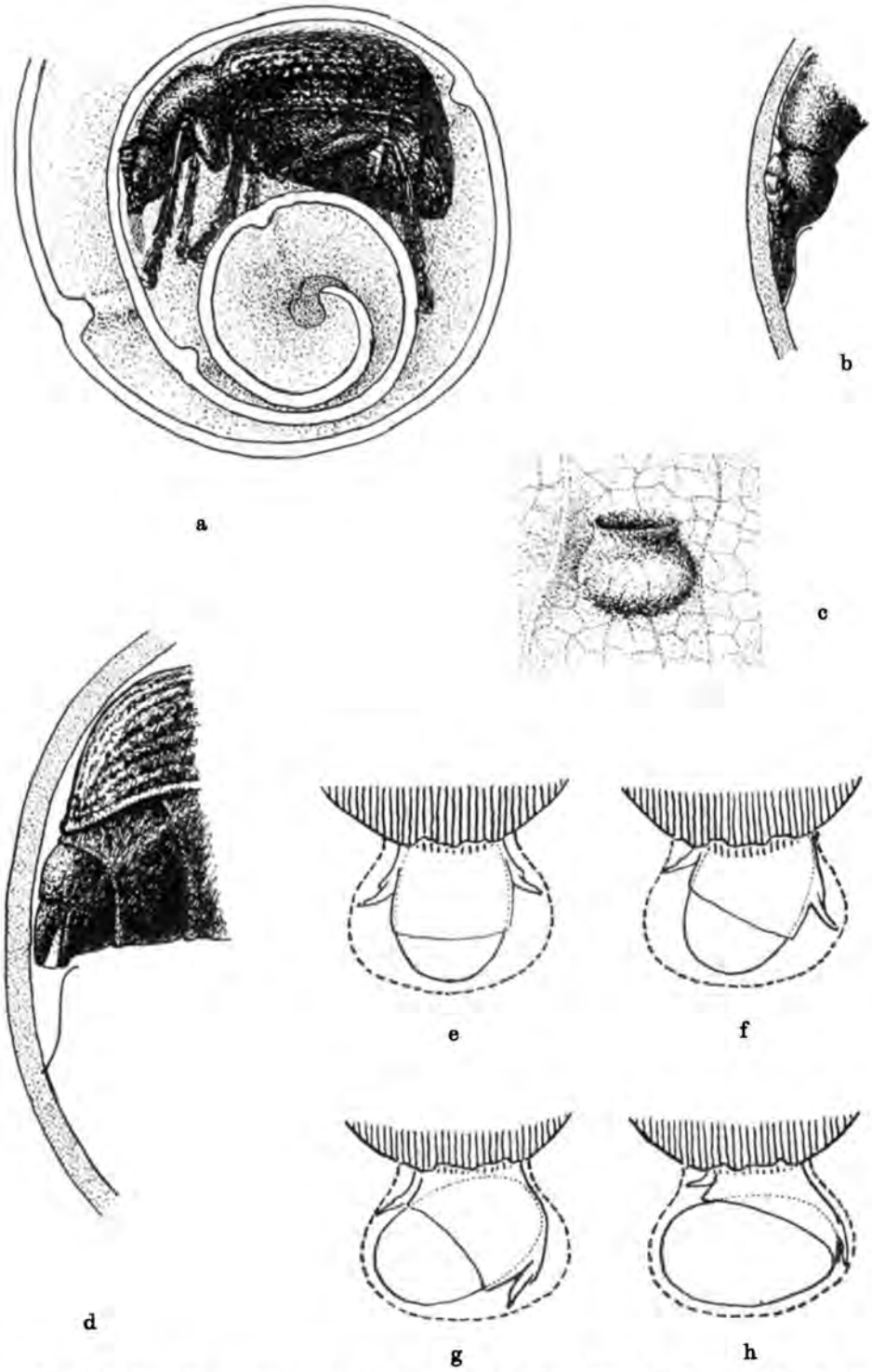


Fig. 27. Anfertigen einer Eitasche und Ablage eines Eies in die Eitasche durch das Weibchen von *Deporaus betulae*. Erklärung s. Text.

wird. Er macht dann halt. Er befindet sich, ebenso wie beim Hineinkriechen, quer zur Rolle und zeigt mit dem Rüssel in die Richtung des Anfangspunktes. Er streckt jetzt seine Beine etwas aus und hebt den Körper, wodurch die dorsal gelegene Blattschicht sich an die Oberseite seines Körpers, einschliesslich des Rüssels, anschmiegt. Wenn dieses Anschmiegen offenbar „eng genug" ist, dann hakt das Tier die zwei Vorderbeine, die auf der Rolle waren, in die konkave Seite der dorsal gelegenen Blattschicht und zieht diese Blattschicht an, so dass sie fest gegen den Rüssel gedrückt wird.

Das Weibchen beisst dann mit den Kiefern einen Schnitt, dessen Länge ungefähr dem maximalen Abstand zwischen den Spitzen der geöffneten Kiefer entspricht, in die Epidermis der dorsal gelegenen Blattschicht. Dieser Schnitt ist oft etwas faserig, was dadurch verursacht wird, dass die Ebene, in der sich die Kiefer bewegen, ungefähr parallel zu der der Innenseite der dorsal gelegenen Blattschicht verläuft (s. Fig. 27a und b).

Anschliessend wird der Rüssel in bezug auf die Vorderbeine nach unten gedrückt, während die Kiefer fortwährend geöffnet und geschlossen werden. Wenn man genau beobachtet, kann man sehen, dass die Epidermis durch das Öffnen der Mandibeln abgestreift wird. Der etwas dickere und runde Aussenrand der Kiefer ist hierfür wohl auch besonders geeignet. Durch ein Abbeissen während des Schliessens der Kiefer bestünde viel mehr die Gefahr, dass die Epidermis nicht abgetrennt würde, sondern dass die Kiefer in die Parenchymzellen eindringen und schräg durch das Blatt schneiden würden.

Der Rüssel wird seitwärts in dem Schnitt gedreht, so dass die durch die Epidermis gebildete Eitasche nach unten breiter wird. Der Rüssel kann nur über einen bestimmten Winkel gedreht werden, und hierdurch wird die Breite der Eitasche bestimmt. Die Tasche wird so tief gemacht, bis das Postmentum des Tieres gegen den etwas umgebogenen Schnittrand der Epidermis stösst und der Rüssel nicht tiefer gehen kann (Fig. 27b). Die Eitasche hat hierdurch die Form erhalten, die in Fig. 27c wiedergegeben wird.

Der Käfer zieht dann den Rüssel aus der Tasche, dreht sich um 200 Grad, verankert beide Hinterbeine in die dorsal gelegene Blattschicht und legt die Abdomenspitze auf die Öffnung der Tasche (Fig. 27d). Meistens gelingt dies ohne Schwierigkeiten. Gelegentlich kommt es vor, das die Umdrehung nicht genau genug vor sich geht, wodurch die Abdomenspitze seitwärts ausserhalb der Tasche bleibt; und manchmal geschieht es, dass die Hinterbeine zu hoch oder zu tief eingehakt sind, wodurch die Abdomenspitze zu hoch oder zu tief in bezug auf die Öffnung der Tasche bleibt. Durch auf und ab gehende mit seitlichen Verschiebungen der Abdomenspitze verbundene Bewegungen, stösst diese Spitze schliesslich gegen den umgebogenen Rand der Epidermis, und so wird der geeignete Stand erreicht. Bisweilen hat auch dieses Suchen nach der Öffnung der Tasche keinen Erfolg; dann muss das Tier eine neue Eitasche machen. Hierdurch

wird auch gleichzeitig erklärt, warum einige Taschen kein Ei enthalten.

Das ovale Ei kommt in Längsrichtung aus der Scheide, liegt aber in der Eitasche parallel zu dem Rand. Es muss also in der Tasche eine Drehung von ungefähr 100 Grad machen. Obwohl diese Drehung mit einiger Mühe durch die Epidermis wahrzunehmen ist, ist es schwer anzugeben wie sie genau vor sich geht. Ich vermute, dass sie wie folgt geschieht (s. Fig. 27e, f, g, h).

Zuerst wird die Scheide in die Eitasche ausgestülpt. Das Ei, das dann nur mit der Spitze ausserhalb der Scheide ragt, stösst nun gegen den Boden der Tasche (Fig. 27e). Wahrscheinlich wird dann die eine Seite der ausgestülpten Scheide (in Fig. 27 die linke Seite) zurückgezogen und gleichzeitig das Ei nach aussen gepresst (Fig. 27f). Die herausragende Eispitze gleitet mittels des darauf befindlichen Schleimes am Boden der Tasche entlang nach links, bis sie gegen den linken Rand der Tasche stösst (Fig. 27g). Während das Ei nun weiter nach aussen gepresst wird, zieht sich die rechte Seite der Scheide zurück (Fig. 27h). Durch ein vollständiges Einstülpen der Scheide wird die Tätigkeit des Eilegens beendet.

Die Tatsache, dass die Hinterbeine in die äussere Blattschicht eingehakt werden, ist ein Hinweis dafür, dass das Legen des Eies wahrscheinlich mit relativ grosser Presskraft ausgeführt wird.

Wie sich aus dem Vorgehenden folgern lässt, liegt die spaltförmige Öffnung der Eitasche in der Richtung der Tangenten am grossen Schnittbogen, nach denen die Rolle aufgerollt wurde. Ebenso lässt sich hieraus die Folgerung ziehen, dass die Öffnung der Eitasche immer vom Anfangspunkt des Schnittes abgewandt liegt (Fig. 28a).

Buck (1952) gibt in seiner Skizze, Fig. 22, ein merkwürdiges Bild der Eitasche, indem die Öffnung quer zu den Tangenten auf der Längsachse der Rolle liegt und nach der unteren Seite der Rolle gerichtet ist. Gemäss seiner Skizze sitzt ausserdem der Käfer zum Eilegen mit der Körperachse parallel zur Rollenachse und auf der konkaven Seite der äussersten der zwei Blattschichten, zwischen denen er sich befindet. Wie die Handlungen des Käfers auf diese Art und Weise ausgeführt werden müssten, gibt jedoch der Autor nicht in seinem Text an.

Das Ei liegt geklemmt in der Tasche und passt genau hinein. Dessenungeachtet behauptet Buck (1952), dass in Ausnahmefällen zwei Eier in die Tasche gelegt werden. Einen solchen Fall habe ich bei mehr als 3000 Eitaschen nicht feststellen können, doch müsste ein zweites Ei m.E. wohl zum grössten Teil ausserhalb der Tasche bleiben.

Ferner berichtet Buck (1952, S. 182): „Der erstaunlichste, von mir beobachtete Fall war jedoch jener, in dem ein Weibchen noch mit dem Ausnagen der Tasche beschäftigt war, während schon ein Ei aus dem Abdomen austrat. Nach Fertigstellen der Tasche drehte sich der Käfer wie gewöhnlich um 180°, brachte aber nun mit den Hintertarsen das abgelegte Ei vor den Schlitz der Tasche und schob es nachträglich in diese hinein". Leider beschreibt der Autor nicht genau, wie das Ei durch die zu schmale Spalte gedrückt wird. Geschieht dies mit den Hintertarsen und wie wird die Blattschicht gegen diesen Druck festgehalten? Oder wird das mit Schleim bedeckte Ei durch die Hintertarsen gegen die Blattwand bei der Spalte geklebt um anschliessend, nachdem zuerst die Hinterbeine in dem Blatt fest eingehakt sind, durch das Abdomen in die Spalte geschoben zu werden?

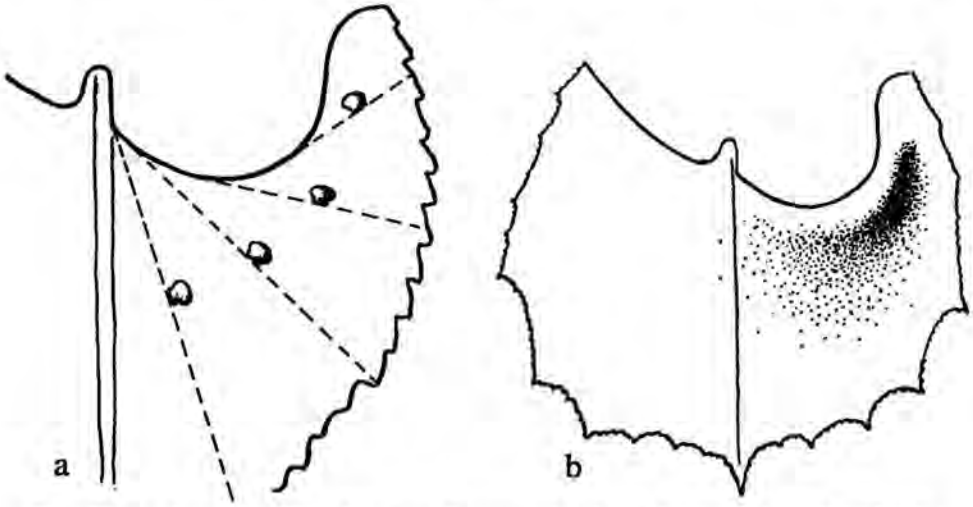


Fig. 28. a. Lage der Eitaschen von *Deporaus betulae* in bezug auf die Wicklungslinien; b. Lage der Eitaschen in der ersten Blatthälfte. Die Häufigkeit der Lage wird schematisch durch die Punktdichte angegeben.

Nach dem Legen des Eies kriecht der Käfer etwas tiefer in die Rolle und dreht sich zum Rollen um, wie auf S. 63 beschrieben wurde. Das ganze Blatt wird nun wieder aufgerollt. Wird mehr als ein Ei in die Rolle gelegt, dann kriecht das Weibchen wieder hinein, um eine weitere Eitasche zu schneiden. Da die Tüte bei jedem Rollen fester wird, klemmt sich das Weibchen beim Hineingehen eher fest als bei der vorhergehenden Eiablegung. Hierdurch kommt es, dass die nächsten Eitaschen jeweils immer etwas weiter weg von dem Anfangspunkt des Schnittes angebracht werden. Normalerweise liegen alle Eitaschen auf der ersten Blatthälfte, und zwar ungefähr auf dem in Fig. 28b punktierten Teil. Bisweilen liegt die letzte Tasche jenseits des Hauptnervs auf dem zweiten Blatteil. Die Eitaschen liegen hierdurch so zentral wie möglich in der Rolle.

7. *Das Verschliessen der Rolle.*

Nachdem das letzte Ei gelegt ist, wird die Rolle noch ein oder zweimal ganz aufgerollt. Wenn der Käfer, wie auf S. 61 beschrieben, beim letzten Rollen unter dem Endlappen herausgekrochen ist und ihn unter sich hat, bringt er — meistens mit einem einzigen Biss — einen kleinen Schnitt quer durch das Blatt dieses Lappens an. Manchmal dringt dieser Biss auch durch die darunter liegende Blattschicht.

Dann schabt der Käfer mit geschlossenen oder fast geschlossenen Mandibeln kleine Mengen Blattgewebe vom Rand der Wunde ab und drückt sie auf die darunter liegende Blattschicht. Hiernach drückt er während einiger Sekunden den Lappen fest auf die darunter liegende Schicht (Fig. 29). Nach etwa anderthalb Minuten klebt der Lappen auf der Unterlage, und die Rolle ist hiermit verschlossen. Während des

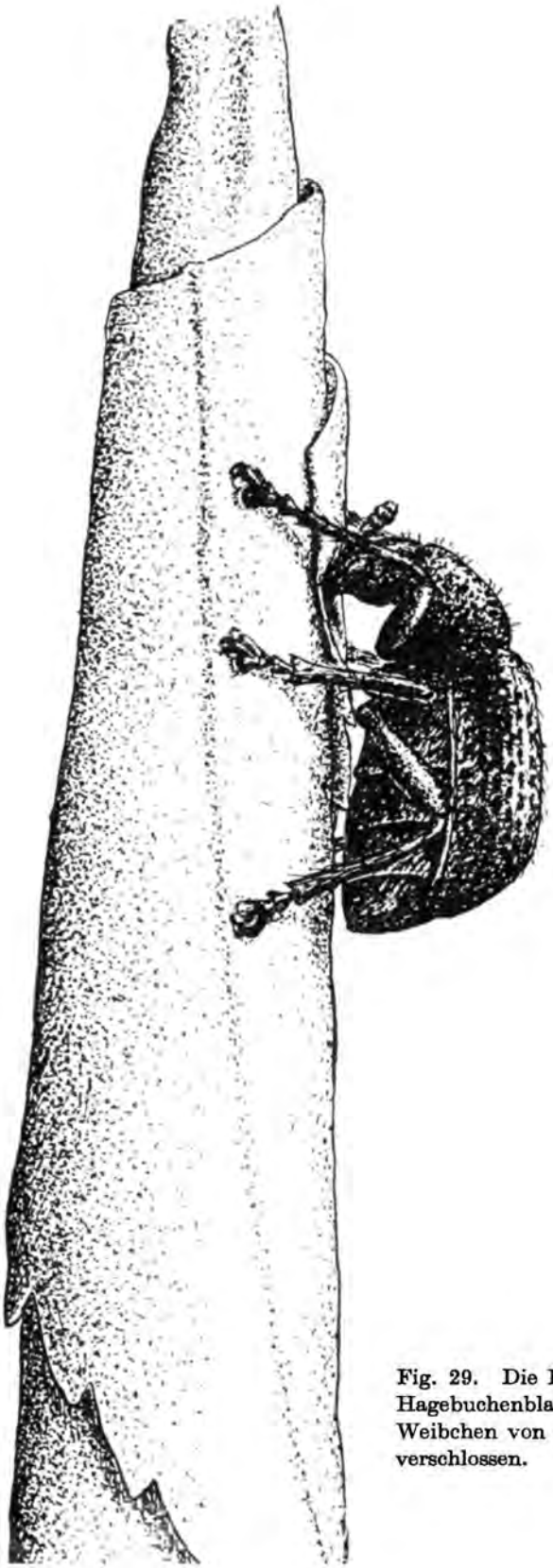


Fig. 29. Die Rolle eines Hagebuchenblattes wird durch das Weibchen von *Deporaus betulae* verschlossen.

Schliessens ziehen die Beine den Endlappen und die Rolle zusammen.

Jetzt läuft der Käfer in einer der Wicklungsrichtung entgegengesetzten Richtung um die Rolle und steckt den Rüssel an verschiedenen Stellen zwischen den Rand der äussersten Blattschicht und die Rolle. Auf diese Art und Weise kontrolliert er, ob die Verschliessung genügt. Dieses ist daraus zu ersehen, dass, wenn noch zufällig eine Lücke zwischen den genannten Blattschichten besteht, das Weibchen hier die Rolle noch einmal verschliesst und so die Lücke beseitigt. In seltenen Fällen wird die Rolle dreimal verschlossen, normalerweise genügt jedoch eine Verschliessung.

Buck (1952, S. 183) teilt als etwas Merkwürdiges mit, dass das Weibchen nach dem Verschliessen noch ein Ei in die Rolle legt. Er gibt jedoch nicht an, wie das Weibchen noch zwischen den eng aneinanderliegenden Blattschichten in die Rolle kommt und wie sie hier hinreichenden Raum findet, um die Eitasche zu machen und das Ei zu legen. Möglicherweise nimmt Buck an, dass der Käfer ein Ei legt, wenn er in den Hohlraum unten in der Rolle kriecht und hier während einer mehr oder weniger langen Zeit — manchmal länger als eine Stunde — still sitzt und nichts tut. Dieses kommt nämlich an kalten Frühlingstagen ziemlich oft vor (S. 25).

8. *Das Zudrücken des unteren Rollenteils.*

Nach dem Verschliessen kommt das Zudrücken des unteren Rollenteils. Zu diesem Zweck stellt sich der Käfer mit dem Kopf nach der Rollenspitze auf die Aussenwand des unteren Rollenendes. Er schlägt hier die Tarsenklauen in die Rolle und zieht die Beine kräftig an; gleichzeitig drückt er mit dem nach unten gebogenen Rüssel den zwischen den Beinen liegenden Blatteil in die Rolle hinein (Fig. 30). Die in dieser Weise gebildete Falte wird dann nach dem unteren Ende der Rolle verlängert, da das Tier während seiner Tätigkeit sich allmählich nach hinten bewegt.

Wenn die Falte so tief geworden ist, dass der Rüssel nicht mehr bis zu dem Mittelpunkt gedrückt werden kann, setzt das Weibchen den Rüssel auf einen der Ränder der Falte.

Der Käfer hält die Falte so einige Minuten fest. Das Blatt hat andererseits einen Teil seines Turgors verloren, so dass die Falte beim Loslassen nicht mehr, oder nur wenig, auseinanderspringt.

Durch das Anziehen der Beine entstehen mit der grossen Falte auch wohl einige kleinere Falten (Fig. 31a).

Die Handlung des Zudrückens ist der des Rollens sehr ähnlich. Die Übereinstimmung wird noch deutlicher wenn — wie es manchmal geschieht — das Tier einen Rand der Falte über den anderen zieht, und mit dem Rüssel darauf drückt.

Mittels einer Längsfalte, die nicht genau parallel der Rollenachse zu laufen braucht, können nur die Rollen zugedrückt werden, die unten einen verhältnismässig grossen Hohlraum aufweisen. Dies ist, wie später auf S. 198 erklärt werden soll, meistens bei den Rollen der Fall, die aus Blättern mit einer scharfen Spitze gemacht sind, wie die der Birken und

Fig. 30. Das Zudrücken des unteren Rollenendes durch das Weibchen von *Deporaus betulae*.

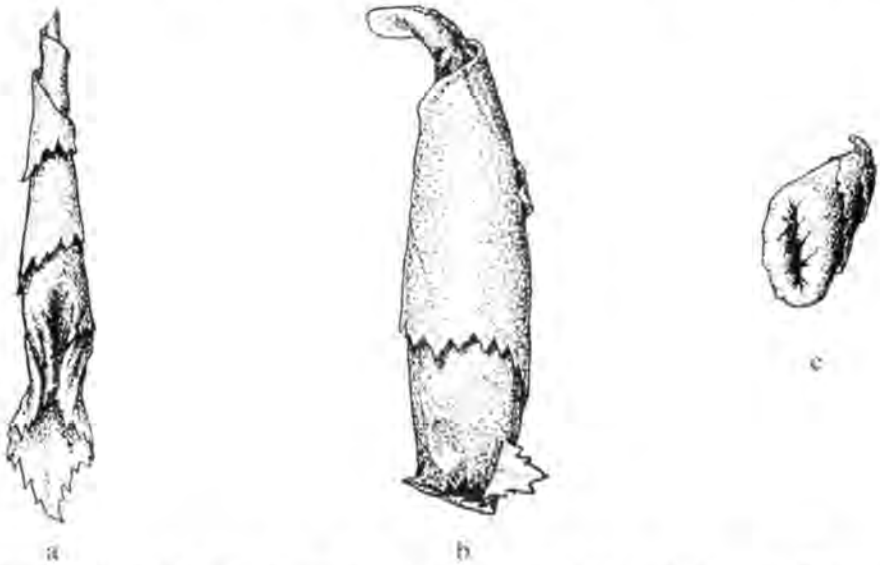


Fig. 31. Drei Beispiele für an der Unterseite zugedrückte Rollen von *Deporaus betulae*: a. eines Hagebuchenblattes; b. eines Haselblattes und c. eines Erlenblattes (Unteransicht).

der Hagebuchen. Hat das Blatt eine stumpfe Spitze, wie bei der Erle, dann sind die Rollen an der Unterseite meistens fast ganz angefüllt. Hier ist das Zudrücken mit einer Längsfalte nicht möglich. Anstatt dessen geht das Weibchen an das untere Rollenende und zieht und drückt die etwas überragenden Teile der Blattspitze nach innen. Die Untenansicht einer auf diese Weise zugedrückten Erlenrolle ist in Fig. 31c wiedergegeben.

Rollen, die aus Blättern mit einer mässigen Spitzenform angefertigt sind, wie die Haselblätter, werden auf die eine und/oder die andere Weise behandelt (Fig. 31b).

Die Bildung des Hohlraumes in der Unterseite der Rolle hängt nicht nur von der Blattform ab, sondern auch von der Lage des Schnittes im Blatt. Wenn z.B. der Schnitt in einem Erlenblatt zu sehr in der Nähe der Blattbasis liegt, weist auch diese Rolle einen tiefen Hohlraum auf, der mittels einer Längsfalte zugedrückt wird. Siehe auch hierzu S. 198.

In der Natur unterbleibt das Zudrücken gelegentlich; bei Tieren in Gefangenschaft kann man dies viel häufiger beobachten.

9. *Das Abschneiden der Rolle.*

Nach dem Zudrücken klettert der Käfer an der Aussenwand nach oben und geht auf den festen Blatteil. Hier dreht er sich um und beisst die Kerbe am Hauptnerv ganz durch. Die Rolle fällt hierdurch auf den Boden. Der Käfer bewegt danach noch einige Male den Rüssel über der Schnittstelle hin und her. Offenbar hat diese Bewegung die Bedeutung einer Kontrolle.

Das Abschneiden findet bei weitem nicht immer statt und wird bei Tieren in Gefangenschaft praktisch ganz und gar unterlassen. So ist es zu erklären, dass BUCK (1952), der seine Beobachtungen hauptsächlich im Laboratorium gemacht hat, das Abschneiden nicht beobachtet hat. OKSENOV (1946) ist gemäss den Mitteilungen BUCKS diese Handlung wohl bekannt.

Mit dem mehr oder weniger vollständigen Zudrücken und dem eventuellen Abschneiden ist die Rolle fertig.

B. DIE BRUTFÜRSORGE VON *Byctiscus populi* L.

Das Weibchen des *Byctiscus populi* benutzt für ihre Rollen ausschliesslich Pappelblätter. In meinem Beobachtungsgebiet waren es Zitterpappeln, *Populus tremula* L., Silberpappeln, *Populus alba* L. und Canadapappeln, *Populus canadensis* Moersch. Auf italienischen Pappeln, *Populus nigra* L. *var. italia* Muenchh., habe ich dieses Tier nicht gefunden. Die stark duftenden Blätter der *Populus candicans* Ait., die ich ihm in Gefangenschaft angeboten habe, wurden wohl als Futter angenommen, aber nicht für das Rollen.

Das Anfertigen der Rolle beginnt *Byctiscus populi* auf die Weise, dass er auf dem Blatt, auf dem er sich befindet und von dem er meistens bereits gefressen hat, über einen Seitennerv und den Hauptnerv oder über den Blattrand nach dem Blattstiel läuft. Auf dem Stiel in der Nähe des Blattes klemmt er sich mit den Beinen kräftig fest und bohrt darin mit den Mandibeln ein Loch, so dass der Stiel bis auf eine dünne Aussenschicht ausgehöhlt ist. Bei Stielen mit einem ungefähr runden Querschnitt befindet sich das Loch auf der oberen Seite; bei seitlich stark abgeflachten Stielen, wie bei *Populus canadensis*, an der Seite des Stieles. Dies kommt dadurch, dass der Stiel häufig zu schmal ist um den Rüssel von oben hineinzubohren. Bei diesen Tätigkeiten sitzt das Weibchen immer rittlings auf dem Stiel, den Kopf vom Blatt abgekehrt.

Nach dem Aushöhlen des Blattstieles geht das Weibchen auf eine der zwei Blatthälften und beginnt in der Nähe des Blattrandes zu perforieren. Es perforiert nicht wie *Deporaus betulae* nur mit den Tarsenklauen, sondern gewöhnlich auch mit den Mandibeln, die in die Oberfläche des Blattes beissen. Das Perforieren findet meistens auf der Unter- und Oberseite des Blattes statt, manchmal aber auf einer der zwei Blattseiten. Ausserdem perforiert das Weibchen mit den Kiefern häufig auch den dicksten Seitennerv dieser Blatthälfte, der bei Pappeln in der Blattbasis entspringt. Die Behandlung dieses Nerven wird meistens nur auf der Blattunter- oder Oberseite vorgenommen.

Das Perforieren umfasst ungefähr das Blattstück, das in Fig. 32a punktiert ist. Es wird nicht gemäss einer bestimmten Kurve vorgenommen, wie bei *Deporaus betulae*.

Das Weibchen läuft dann zum Blattrand, ungefähr an die Stelle, wo

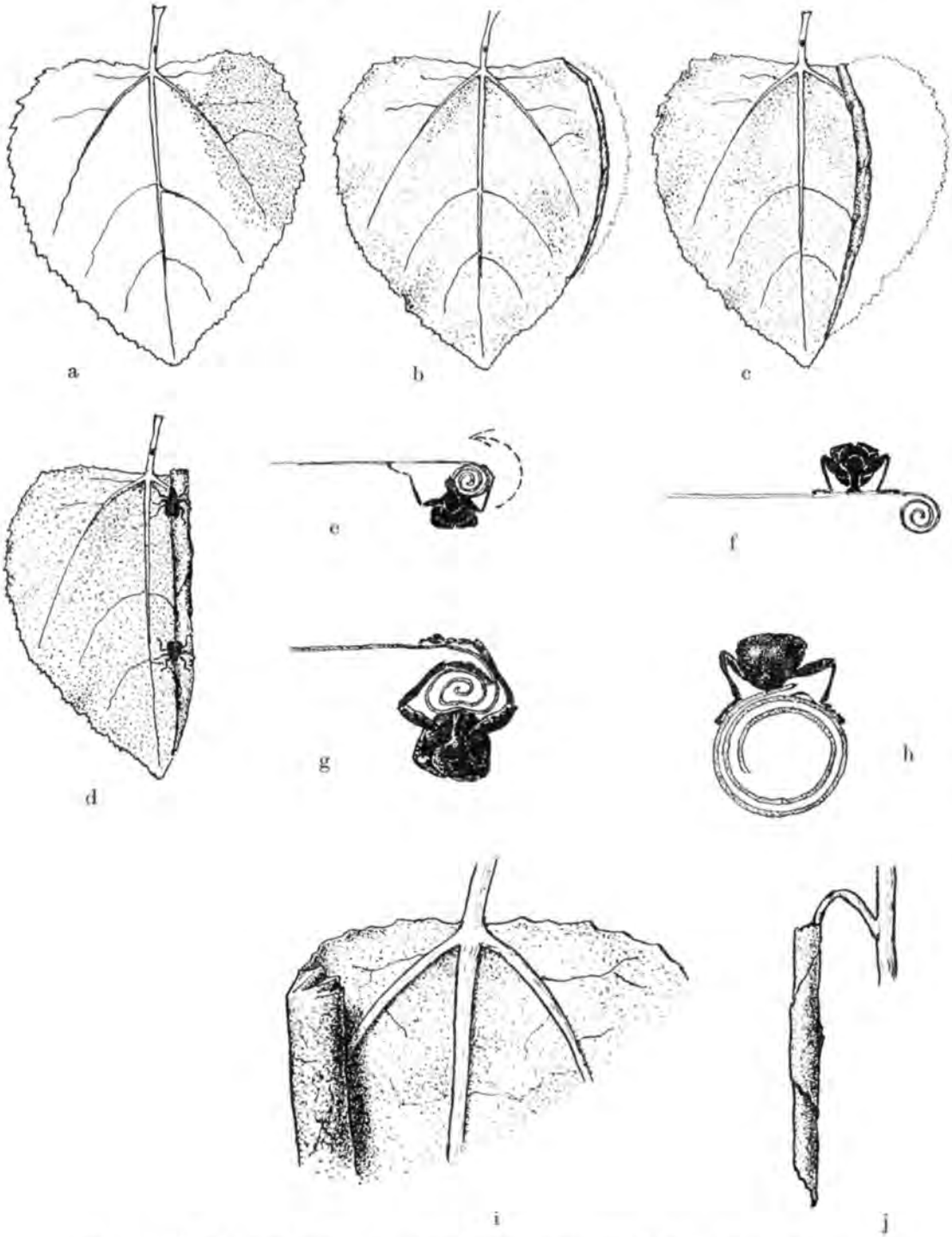


Fig. 32. Bearbeitung eines Zitterpappelblattes durch das Weibchen von *Byctiscus populi*. Erklärung s. Text.

der Rand parallel zum Hauptnerv verläuft. Hier fängt es mit dem Rollen auf genau dieselbe Art und Weise an wie in Fig. 20 für *Deporaus betulae* dargestellt wurde. Dieser Anfang stellt sich jedoch als nicht einfach heraus. Das Weibchen muss meistens das Rollen bald aufgeben. Es perforiert dann nochmals und/oder vergrössert die Aushöhlung im Blattstiel. Dann versucht es wieder zu rollen. Dieses kann sich verschiedene Male wiederholen, bis das Blatt schliesslich genügend nachgibt.

Wenn dann das Blatt längs eines kleinen Randstückes eng genug gerollt ist, läuft das Weibchen einige Schritte vorwärts, um den nächsten Randstreifen umzubiegen. Auch dreht es sich um, um die Rolle in entgegengesetzter Richtung zu verlängern. Meistens springt die Anfangsrolle wieder zurück, wenn der Käfer sie loslässt. Dann wird wieder perforiert, und dieser Blattstreifen aufs neue gerollt und fest mit dem Rüssel angedrückt.

Wenn die Rolle schliesslich eng genug ist und nicht mehr zurückspringt, sieht der Anfang der Rolle so aus als in Fig. 32b dargestellt. Der Form des Blattrandes entsprechend ist die Achse der Rolle nicht gerade sondern etwas gebogen. Dadurch weist die Rolle kleine Falten auf, die schräg oder quer zu ihrer Längsrichtung liegen.

Danach wird das Blatt in derselben Weise weitergerollt. Dies gelingt auch meistens nicht so leicht, so dass das Perforieren noch verschiedene Male wiederholt werden muss. Zu diesem Zweck verlässt der Käfer seinen Platz beim Rollen (Fig. 32e), läuft um die Rolle auf die andere Blattseite und bringt hier parallel zu und dicht bei der Rolle die kleine Perforierungswunden an (Fig. 32f). Danach läuft er in entgegengesetzter Richtung über die Rolle zurück, um weiterzurollen. Nachdem die Rolle einmal angefangen ist, wird auf diese Weise nur noch eine Blattseite perforiert. Welche Seite es ist, das hängt davon ab, ob die Unter- oder Oberseite beim Beginn der Rolle nach innen gewickelt wurde. *Byctiscus populi* und *Byctiscus betulae* haben im Gegensatz zu *Deporaus betulae* und *Deporaus tristis* keine besondere Neigung in dieser Hinsicht.

Auch bei diesem Weiterrollen geht das Weibchen regelmässig auf andere Stellen der Rolle, da sonst nicht zu verwirklichen ist, dass das Blatt überall gleich eng aufgerollt wird. Bei Teilen, die einen relativ grossen Widerstand bieten (z.B. bei der Blattbasis durch die dicken Seitennerven), wendet das Weibchen eine besondere Handlung an, die *Deporaus betulae* nicht hat. Diese besteht darin, dass es die eine Beinreihe zwischen die Rolle und den Blatteil, der noch gerollt werden muss, setzt; mit allen Beinen drückt es die Rolle kräftig gegen den Körper und gegen den senkrecht auf die Rolle gesetzten Rüssel (Fig. 32g). Die Rolle wird auf diese Weise eingedrückt, wodurch Falten entstehen, die der allgemeinen Biegungsrichtung der Rolle entgegengesetzt sind. Dieses Eindrücken wird so kräftig durchgeführt, dass der Widerstand im Blatt an Ort und Stelle grösstenteils oder ganz gebrochen wird.

Ist die Rolle so weit gekommen als in Fig. 32c dargestellt, dann wird

das Ei in die Rolle gebracht. Das Weibchen kriecht in die Rolle, stellt sich mit der Längsachse parallel zu der Rollenachse auf, beisst ein Loch in die unter ihm liegende Blattschicht und führt den Rüssel in das Loch hinein um einen Hohlraum zwischen den zwei Blattschichten zu machen. Dann dreht es sich um 200 Grad um, setzt die Scheide auf das Loch und drückt ein Ei durch das Loch unter die Blattschicht. Das Ei liegt nach dem Absetzen einige Millimeter neben dem Loch in der Richtung des Kopfes des Tieres. Die Lage des Eies lässt sich nicht durch direkte Beobachtungen feststellen, sondern erst nachdem die Rolle durch den Beobachter wieder aufgerollt ist.

Das Ei wird etwa auf halber Länge der Rolle abgesetzt. Unmittelbar nach dem Legen des Eies beginnt das Weibchen ungefähr an Ort und Stelle weiterzurollen.

Grosse Rollen enthalten oft zwei oder drei Eier. Für jedes Ei wird immer ein gesondertes Loch in die Rolle gebissen.

Nachdem die Rolle soweit als in Fig. 32d dargestellt fortgeschritten ist, macht ihr Umfang ein *Brechen* des Blattwiderstandes nicht mehr möglich. Das Weibchen geht dann auf einen Punkt, der annähernd auf halber Blattlänge oder etwas näher der Blattbasis liegt, und rollt nun das Blatt weiter auf, wenn möglich in einem Mal. Ebenso wie *Deporaus betulae* hat es seine Mühe, um den Blattstreifen auf beiden Seiten des Hauptnervs aufzurollen. Oft muss der Käfer die Rolle loslassen, ein Stück in die teilweise wieder aufspringende Rolle kriechen und diesen Teil aufs neue rollen. Wenn einmal dieser Blatteil, der schwer zu rollen ist, genügend fest gewickelt ist, setzt das Weibchen das Rollen ohne weitere Perforation in einem Zug bis zum zweiten Blattrand fort.

Hier greifen nacheinander die drei Beine, die sich an der Seite des Blattrandes befinden, um den Blattrand herum, der Käfer zieht die Beine an und drückt mit dem Rüssel und dem Abdomen den Blattrand fest auf die Rolle. Das Weibchen hebt das Abdomen etwas, wodurch der Blattrand an dieser Stelle etwas hochspringt. Die Abdomenspitze wird dann seitwärts über den Blattrand hinaus verschoben, und ein Sekrettropfen wird aus der Scheide auf die Rolle abgelegt. Dann wird das Abdomen sofort auf den Blattrandstreifen gesetzt. Hiermit wird er dann fest auf die Rolle gedrückt und mit einer Seitwärtsbewegung (in Fig. 32h nach rechts) auf den Sekrettropfen geschoben. Diese Bewegungen werden einige Male nacheinander wiederholt, bis der Blattrand genügenden Kontakt mit dem Tropfen hat. Das Abdomen drückt dann den Blattrand während etwa zwanzig Sekunden fest auf den Tropfen, der in dieser Zeit eintrocknet. Wenn der Tropfen ganz eingetrocknet ist, klebt der Blattrand fest auf der Rolle.

Der Käfer klebt hiernach noch drei oder vier andere Stellen des Blattrandes auf die Rolle fest, und hiermit ist die Rolle dann vollendet.

Weibchen, die an einem Blatt arbeiten, erhalten beim Rollen oft Hilfe von den Männchen, die mit ihnen kopuliert haben (zum erstenmal von

FABRE (1900) beobachtet). Der eine Käfer rollt meistens in der Nähe der Blattbasis, während der andere mehr in der Nähe der Blattspitze arbeitet (s. Fig. 32d). Wenn das Weibchen das Rollen unterbricht, weil es z.B. perforieren oder ein Ei in die Rolle setzen muss, stellt das Männchen auch seine Arbeit ein. Das Männchen sucht dann das Weibchen auf und besteigt es, ohne wieder – abgesehen von besonderen Fällen – zu einer wirklichen Kopulation überzugehen. Wenn das Weibchen das Rollen wieder aufnimmt, tut das Männchen meistens sofort dasselbe. So kann man hier von einer deutlichen Form von Zusammenarbeit sprechen, was nicht der Fall ist, wenn zwei Weibchen an einem und demselben Blatt arbeiten (siehe auch *Deporaus betulae*, S. 41). Über die Mitarbeit der Männchen wird in einer Sonderpublikation ausführlicher berichtet werden.

Beim Rollen kommt es ziemlich häufig vor, dass das Weibchen eine besondere Handlung unternimmt. wenn es in der Nähe der Blattbasis rollt. Sie versucht, das obere Ende der Rolle mit dem Rüssel zuzudrücken, in der Art wie wir Menschen eine Rolle Papier am Ende zudrücken (Fig. 32i). Dieses Zudrücken findet statt, kurz bevor die Rolle in die Nähe des Hauptnervs kommt.

Die Rolle, die anfänglich mehr oder weniger gebogen war, wird von selbst zylindrisch, wenn das Weibchen (bzw. das Männchen und das Weibchen) sich nicht mehr nach anderen Stellen der Rolle versetzt (versetzen).

Im Gegensatz zu *Deporaus betulae* und *D. tristis* kann der Kopf bei diesen Käfern während des Rollens sowohl der Blattbasis als auch der Blattspitze zugewandt sein. Das Rollen mit der Blattbasis zugewandtem Kopf kommt jedoch am meisten vor.

Nach dem Verschliessen wird die Rolle nicht an der Unterseite zugedrückt. Wohl wird die Rolle ziemlich oft abgeschnitten; zu diesem Zweck sitzt das Weibchen an der basalen Seite des selbstgemachten Loches und beisst den Stiel an der Lochstelle durch.

Durch die Aushöhlung im Blattstiel ist die Funktion des Blattes für die Pflanze bei nicht abgeschnittenen Rollen ganz verloren. Die Pflanze stösst das Blatt mit dem Stiel nach einigen Tagen ab, so dass die Rolle von *Byctiscus populi* auf den Boden fällt. Solange noch ein Teil des Blattes funktioniert, wie bei den Rollen der *Deporaus betulae*, *D. tristis*, *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens*, fällt das Blatt nicht oder viel später ab.

Wir werden nun anschliessend kurz angeben, worin die Rollmethoden des *Byctiscus populi* und des *Byctiscus betulae* übereinstimmen und wodurch sie sich unterscheiden.

Rollen von *Byctiscus betulae* habe ich auf Birken, *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., den Haseln, *Corylus avelana* L., den Ohrweiden, *Salix aurita* L., und den Canadischen Pappeln, *Populus canadensis* Moersch., gefunden. Andere Autoren geben noch weitere Pflanzenarten an. In südlicher gelegenen Ländern macht der Käfer auch vielfach Rollen aus den Blättern der Weinrebe (FABRE, 1900, und VON LENGERKEN, 1939), die

im Gegensatz zu den oben genannten federnervigen Blättern handnervig sind.

Das Weibchen des *Byctiscus betulae* beisst den Stiel soweit durch, dass er nur noch an einem dünnen Teil der Unterseite unverletzt bleibt. Auch hierdurch wird die Wasserzufuhr zum Blatt ganz unterbrochen. Offenbar bringt es auch wie *Byctiscus populi* wohl Löcher an.

Das Perforieren, das Rollen, das Unterbringen der Eier, das Eindrücken und das Verschliessen der Rolle finden auf dieselbe Art und Weise statt als bei *Byctiscus populi*. *Byctiscus betulae* rollt jedoch für die Rolle nicht ein einziges Blatt auf, sondern eine Anzahl Blätter. Wie er dies genau tut, habe ich nicht beobachten können. Die Blätter, die (wie bei *Byctiscus populi*) im Prinzip parallel zum Hauptnerv aufgerollt werden, werden aber auch wiederholt in willkürlichen Richtungen in bezug zu diesem Nerv gewickelt. Die Blätter werden ebenso wie bei *Byctiscus populi* entweder mit der unteren oder mit der oberen Seite nach innen gerollt.

Diese Rollen werden nicht abgeschnitten. Gewöhnlich hängen sie viel länger an den Sträuchern und Bäumen als die von *Byctiscus populi*. Möglicherweise rührt dies davon her, dass mehr Verbindungsstellen mit dem Strauch bestehen; manchmal kann dies einfach dadurch erklärt werden, dass ein Stück eines Zweiges mit in die Rolle gewickelt worden ist.

Während die Anzahl der Eier in der Rolle des *Byctiscus populi* eins bis drei beträgt, können in einer Rolle von *Byctiscus betulae* bis zu sechs Eier vorkommen. Dieser Unterschied steht zweifellos in Beziehung mit dem Nahrungsvorrat für die Larven, die in den dicken Rollen des *Byctiscus betulae* mehr Futter finden werden als in denen des *Byctiscus populi*.

C. Die Brutfürsorge von *Deporaus tristis* F.

Über die Brutfürsorgehandlungen des *Deporaus tristis* ist nur wenig bekannt, da die meisten Autoren, wie Scheidter (1923), Voss (1923), von Lengerken (1929), und Marcu (1933), ihre Daten grösstenteils den bereits vollendeten Rollen entnommen und den Aktivitäten des Käfers wenig Aufmerksamkeit gewidmet haben. Dies hat in verschiedener Hinsicht zu falschen Annahmen und Schlussfolgerungen geführt.

Wie wir bereits auf S. 47 berichtet haben, liegt die Blattrolltechnik des *Deporaus tristis* in mancher Hinsicht zwischen der von *Deporaus betulae* und *Byctiscus populi*. In der Literatur findet Voss (1923), dass die Rollen des *Deporaus tristis* mit denen des *Byctiscus populi* übereinstimmen, während Prell (1924) und von Lengerken (1929, 1939) mehr Übereinstimmung zwischen den Rollen des *Deporaus tristis* und denen des *Deporaus betulae* sehen.

Deporaus tristis macht die Rollen ausschliesslich aus Bergahornblättern, *Acer pseudoplatanus* L. Keiner der eben genannten Autoren hat Rollen dieser Käfer auf den verwandten Pflanzenarten *Acer platanoides* L. und *Acer campestre* L. gefunden. Die Tiere, die ich in Gefangenschaft hielt,

haben etwas von den Blättern des *Acer platanoides* gefressen; sie machten jedoch keine Rollen aus diesen Blättern. BUCK (1952), der den Tieren Blätter verschiedener Pflanzenarten angeboten hat, berichtet, dass *Deporaus tristis* nur von den Blättern des *Acer pseudoplatanus* frisst.

Weiterhin berichten dieselben Autoren, dass die Rollen an niedrigen Pflanzen oder an den untersten Zweigen hoher Bäume gemacht werden. Immer hat man die Rollen in einem schattenreichen Waldteil gefunden. Auch ich habe die Tiere mit ihren Rollen hauptsächlich im Schatten gefunden; einige Rollen habe ich jedoch im vollen Sonnenlicht entstehen sehen, und zwar bei einer Lufttemperatur von etwa 33° C. In letzterem Waldteil kamen *Deporaus tristis* und *D. betulae*, der den Schatten nicht liebt, nebeneinander vor.

Deporaus tristis ist der einzige der von mir beobachteten Blattrollkäfer, der handnervige Blätter für die Rollen benutzt. *Byctiscus betulae* nimmt in Frankreich auch manchmal die handnervigen Blätter der Weinrebe (VON LENGERKEN, 1939, u.a.).

Wir können am besten die Art und Weise, wie *Deporaus tristis* die Rollen anfertigt, an Hand der einigermassen schematischen Zeichnungen in Fig. 33 beschreiben. In dieser Figur stellen die Abbildungen a bis k die Unterseite, Abbildung l dagegen die Oberseite des Bergahornblattes dar.

Von einer Orientierung wie bei *Deporaus betulae* habe ich bei *Deporaus tristis* nichts gemerkt. Das einzige, was ich hiervon habe sehen können, ist, dass das Weibchen auf der Blattoberseite — bisweilen auf der Unterseite — von der Spitze von Nerv 1 ausgehend (s. Fig. 33a), über den Blattrand zur Blattbasis und von hier längs des Blattrandes wieder rückwärts zurück läuft; in einer bestimmten Entfernung von der Blattbasis fängt es dann zu schneiden an (Fig. 33b bei a).

Der Anfang des Schnittes wird ungefähr senkrecht zum Blattrand angebracht. Dieser erste Schnitteil wird meistens bis zum ersten Nerv durchgezogen (über Nummerierung der fünf Nerven siehe Fig. 33a). Beim Schneiden sitzt der Käfer auf der Blattoberseite. Nur wenn das Weibchen sich auf der Blattunterseite orientiert hat, fertigt es auch wohl an dieser Seite den Schnittanfang an. Diese Ausnahme können wir jedoch ausser Acht lassen.

Nach dem Anfertigen des Schnittes bis zum ersten Nerv geht das Weibchen rückwärts über den ersten Blattlappen ungefähr bis zur Spitze dieses Lappens. Hier fängt es zu perforieren an indem es vorwärts ungefähr parallel zum Blattrand läuft. Dieses Perforierungsschema wird in Fig. 33l für den zweiten Blattlappen wiedergegeben. Hier stellen die Schäfte der Pfeilchen die Körperachse, die Kreise den Kopf und die Pfeilspitzen die Bewegungsrichtung dar.

Deporaus tristis perforiert, wie *Byctiscus populi* und *B. betulae*, mit den Tarsenklauen und den Mandibeln.

Kurz bevor das Weibchen beim Perforieren an den Schnitt kommt,

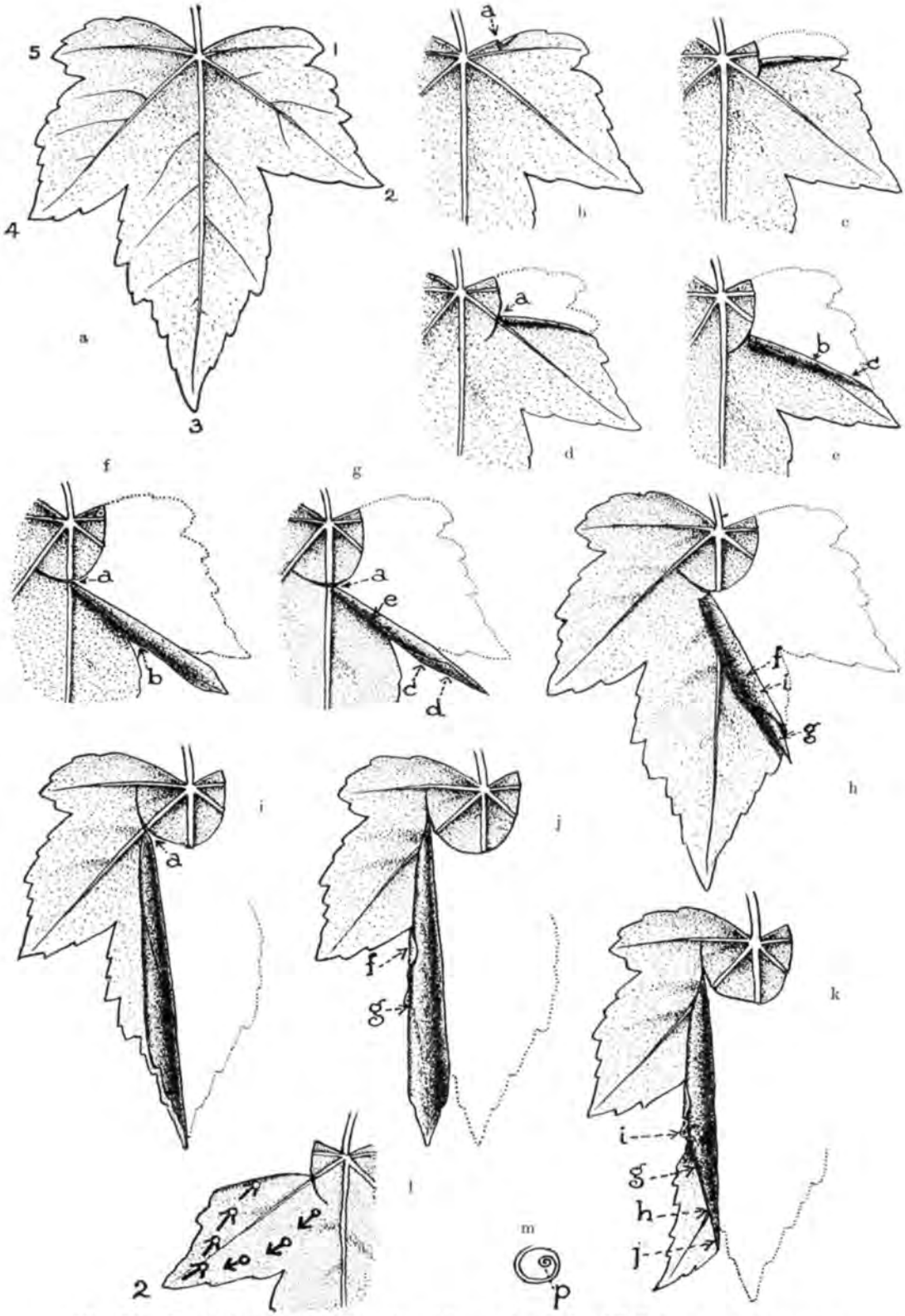


Fig. 33. Bearbeitung eines Bergahornblattes durch das Weibchen von *Deporaus tristis* (einigermassen schematisch dargestellt). Erklärung s. Text.

klettert es um den Blattrand herum auf die Blattunterseite und versucht, auf die Weise des *Deporaus betulae* und der zwei Byctiscusarten, das erste Stück aufzurollen. Die Körperachse verläuft ungefähr parallel zum Blattrand, der Rüssel ist in der Nähe des Schnittes. Die Stelle, wo es rollt, ist also eine andere wie bei *Deporaus betulae.*

Dieses Aufrollen des Blattstreifens am Blattrand gelingt aber nicht sofort. Das Weibchen klettert dann an Ort und Stelle um den Blattrand auf die Blattoberseite, wo es an das Schnittende geht und den Schnitt verlängert. Manchmal wird dann der erste Nerv durchgeschnitten; manchmal geschieht dies jedoch erst nach wiederholtem Schneiden. Anschliessend wird der erste Blattlappen wieder perforiert; danach geht das Weibchen wieder auf die Blattunterseite, um zu rollen. Nach einigen Versuchen entsteht so in der Nähe des Schnittes der Rollenanfang (Fig. 33b).

Beim weiteren Anfertigen der Rolle wird die Reihenfolge Schneiden, Perforieren, Rollen im Prinzip beibehalten. Kurz nach dem Anfang des Rollens (Fig. 33b) kommt jedoch noch hinzu, dass das Weibchen auch in grösserer Entfernung des Schnittes rollt, was mit der Weise des Aufrollens durch *Byctiscus populi* übereinstimmt. Die Rolle erhält hierdurch die in Fig. 33c dargestellte Form. Diese Rolle ist nicht trichterförmig wie die des *Deporaus betulae*, sondern weist eine grössere Übereinstimmung mit der des *Byctiscus populi* auf. Sie hat auch, ebenso wie letztere, einige kleine, schräg auf der Rolle liegende Falten, die auf eine Verdrehung hinweisen.

Solange die Blattschichten der Rolle nicht eng genug aneinander anschliessen, rollt das Weibchen diese Schichten aufs neue. Ebenso wie *Deporaus betulae* und *Byctiscus populi* kriecht es immer wieder so weit wie möglich in die Rolle. Wie es bei der Raumenge die Tarsenklauen in die konkave Blattschicht festhakt, wurde bereits auf S. 63 beschrieben.

In Fig. 33d ist der Schnitt schon über den zweiten Nerv hinaus weitergezogen und das obere Ende der Rolle ist in die Nähe des zweiten Nerven gekommen. Dieser Nerv hemmt mit seinem Widerstand die Rolle an dieser Stelle, so dass die Längsachse der Rolle beim weiteren Wickeln um den in der Figur angedeuteten Punkt a dreht. In Fig. 33e ist der Winkel zwischen Rollenachse und dem zweiten Nerv so klein geworden, dass der Widerstand des zweiten Nervs überwunden werden kann und der Nerv schräg in die Rolle gewickelt wird. Es wird klar sein dass, je mehr der Nerv in der Längsrichtung der Rolle liegt, er desto leichter in die Rolle gewickelt werden kann.

Mittlerweile hat der Käfer an verschiedenen Stellen der Rolle gewickelt, so dass auch der Blatteil in der Nähe des Blattrandes so eng wie möglich aufgerollt ist.

In Fig. 33f stösst die Rolle gegen den dritten Nerv. Sie wird also wieder um Punkt a in dieser Darstellung gedreht.

Da das Weibchen auf verschiedenen Abständen vom Schnitt rollt, merkt es, wenn es auf der Höhe von Punkt b steht, dass es auf den Blatt-

rand des zweiten Lappens hinauskommt. Hier kriecht es wieder zwischen die Blattschichten der Rolle. Dann rollt es noch ein oder zweimal in der Höhe von Punkt b, bis die gerollten Blattschichten genügend Widerstand verloren haben und die Rolle fest genug gewickelt ist. Nun kriecht das Weibchen noch einmal so tief wie möglich in die Rolle um wieder zu rollen, etwa wie bei Punkt b in Fig. 33e. Während des Rollens setzt der Käfer das Abdomenende ventralwärts zwischen die zwei Blattschichten und legt ein Ei, das gleichzeitig durch das Rollen zwischen den Blattschichten festgeklemmt wird. Wenn das Weibchen beim Weiterrollen bei Punkt b in Fig. 33f angekommen ist und das dortige Stück Blattrand unter den Körper gerollt hat, speit es einen Sekrettropfen aus dem Mund zwischen die Rolle und das Stück Blattrand b und drückt anschliessend mit dem Rüssel den Blattrand fest auf die Rolle. Zu diesem Zweck macht der Rüssel anfänglich eine auf und abgehende Bewegung, bis der Käfer merkt, dass der Blattrand nicht mehr oder langsamer nach oben zurückfedert und der Tropfen zu kleben beginnt. Dann drückt das Weibchen den Blattrand lange Zeit auf die Rolle. Wenn es dann den Rüssel wieder hebt, ist der Rand auf die Rolle festgeklebt. Dieses Festkleben dauert ungefähr zwei Minuten.

Da *Deporaus tristis* nicht, wie *Deporaus betulae*, eine Eitasche anfertigt, und nicht, wie *Byctiscus populi*, *B. betulae* und die Attelabini, das Ei durch ein in den Blattschichten angebrachtes Loch in die Rolle bringt, muss das Weibchen „Gewissheit" darüber haben, dass es nach dem Eilegen das Blatt so fest bis zum Blattrand des zweiten Lappens aufrollen kann, dass das Ei nicht herausfällt; auch muss es sicher „wissen", dass es beim Rollen auf diesen Blattrand herauskommt und es somit die Rolle festkleben kann. Diese Sicherheit hat es jedoch bereits beim letzten, der Eilegung vorangehenden Rollen bekommen.

Durch das Stossen der Rolle gegen den dritten Nerv ist sie trichterförmig geworden. Da der Spitzenteil des zweiten Lappens noch nicht gesondert aufgerollt ist, ist die Rolle unten offen. Das Weibchen kriecht nun in diese Öffnung und rollt, z.B. von Punkt c in Fig. 33e ausgehend, den Spitzenteil fest auf. Nach einigen Malen Rollen ist auch dieser Blatteil hinreichend fest gewickelt um auf Punkt c festgeklebt zu werden (Fig. 33g). Auch hier hat das Weibchen noch ein Ei legen können, und zwar bei Punkt c in Fig. 33e.

Die Teile des Blattrandes, die noch nicht gut an die Rolle anschliessen (z.B. bei Punkt d in Fig. 33g), klebt das Weibchen ebenfalls fest. In dieser Weise wird die Unterseite der Rolle gut verschlossen.

In der Nähe von Punkt e (Fig. 33g) fängt das Weibchen an, weiterzurollen. Die Rolle wird wieder so weit um Punkt a gedreht, bis der Winkel zwischen Rolle und Nerv klein genug wird, um auch den Widerstand des dritten Nervs — des dicksten und kräftigsten — zu überwinden. Dennoch hat der Widerstand dieses Nerven die Folge, dass die Rolle am oberen Ende beträchtlich dicker wird (Fig. 33h).

Beim Weiterwickeln stösst die Rolle noch einmal bei Punkt a auf den vierten Nerv (Fig. 33i) usw.

In Fig. 33j hat der Käfer die Rolle bei f festgeklebt, nachdem er in gleicher Weise wie in Fig. 33f die Rolle fest genug aufgerollt hatte. Er kriecht dann wieder unten in die Rolle und rollt den Spitzenteil des dritten Lappens auf. Um dies zu veranschaulichen wird in Fig. 33m der Rollenquerschnitt in der Höhe von Punkt g (Fig. 33j) dargestellt. Die Lage dieses Punktes wird auch durch g angegeben in Fig. 33h und k. Bei p (Fig. 33m) fängt nun das Weibchen zu rollen an und zieht die in einer weiten Spirale gewickelten Blattschichten fest auf die schon fest gewickelten und festgeklebten Blattschichten, die in Fig. 33g gebildet sind.

Da die Rolle bei Punkt i (Fig. 33h und k) ganz mit Blattschichten gefüllt ist, kann sie hier nicht noch fester gewickelt werden. Auf der Höhe von Punkt j (Fig. 33k) sind noch keine Blattschichten, die als Unterlage für die Fortsetzung des Rollens dienen können; darum kann sie dort ganz eng gewickelt werden. Infolgedessen wird die Spitze des Blattlappens in Kegelform gewickelt; die Kegelspitze liegt bei j und verlegt sich noch etwas weiter nach der Blattspitze hin.

Wenn das Weibchen bei g noch ein Stück weiterrollt, wie in Fig. 33k dargestellt, kann es den Blattrand bei Punkt g wieder auf die Rolle kleben. Danach rollt es den überragenden Teil des Lappens bei h auf die Rolle (Fig. 33k) und klebt ihn auf dieser Höhe fest.

In ähnlicher Weise wie vorstehend beschrieben kann das Tier den vierten Lappen in die Rolle wickeln. Da dieser Lappen kurz ist und das untere Ende der Rolle nicht überragt, ist es nicht nötig, dieses untere Ende der Rolle gesondert zuzurollen.

Wenn der Schnitt nicht weiter geht als bis zum fünften Nerv oder vor diesem Nerv endet, ist die Rolle mit dem Wickeln des vierten Lappens fertig. Die Rolle sieht dann wie in Fig. 34a dargestellt aus. Wird der Schnitt bis kurz von dem Blattrand durchgeführt, so wird auch der fünfte Blattlappen aufgerollt. Fig. 34b stellt eine solche Rolle dar.

So kann eine Rolle aus drei, vier oder fünf Blattlappen gebildet werden. Eine aus drei Lappen bestehende Rolle ist in Fig. 34c wiedergegeben.

Das Drehen der Längsachse der Rolle um die Punkte a bei den Nerven findet hauptsächlich bei grösseren Blättern statt. Bei kleinen Blättern, die dünnere und weniger widerstandsfähige Nerven haben, wird der Nerv ohne grosse Schwierigkeiten in die Rollenspitze aufgerollt. Beim Wickeln stösst die Rollenspitze dann auf den Schnitt, so dass sie wie bei *Deporaus betulae* trichterförmig wird.

Den vorstehend beschriebenen Handlungen müssen noch einige hinzugefügt werden.

Durch das Aufrollen des dicken, widerstandsfähigen dritten Nerven wird das obere Rollenende ziemlich weit (Fig. 33h). Falls es allzu weit werden sollte und selbst durch wiederholtes Rollen nicht fester werden

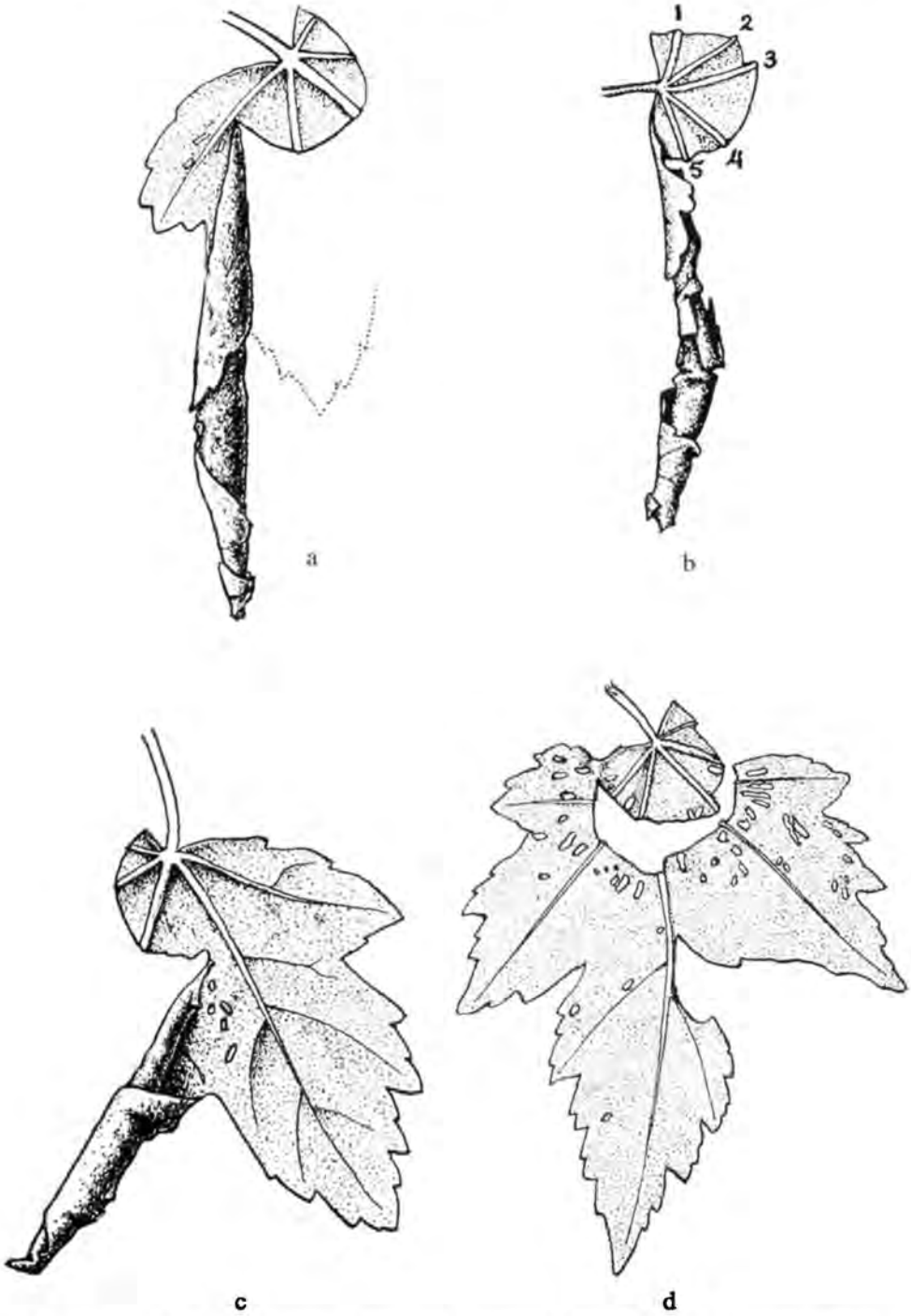


Fig. 34. Rollen von *Deporaus tristis*: a aus vier, b aus fünf und c aus drei Blattlappen; d eine wieder auseinandergenommene Rolle zeigt die Frasstellen, die das Weibchen während der Bearbeitung des Blattes hier angebracht hat.

kann, wendet der Käfer manchmal die Handlung an, mit der *Deporaus betulae* das untere Rollenende zudrückt (S. 71 und Fig. 30).

Im Vorgehenden folgt das Perforieren unmittelbar nach dem Beenden jedes Schnittstückes. Oft frisst jedoch das Weibchen zwischen diesen Handlungen. Dieses kann in den zwei folgenden Weisen geschehen. Die erste ist, dass das Weibchen einige Schritte rückwärts geht, als wollte es perforieren, und dann auf dem losen Blatteil frisst. Es frisst hier einen Blattstreifen weg, der nach dem Schnitt zugerichtet ist. Der andere weniger häufig vorkommende Fall ist, dass das Weibchen, ohne den Standort zu wechseln, vom Schneiden direkt zum Fressen übergeht. Die Frasstelle fängt dann beim Schnitt an und liegt auf dem festen Blatteil.

Um diese Frasstellen anzuzeigen ist die Rolle von Fig. 34b in Fig. 34d entrollt dargestellt. Auf dem losen Blatteil befinden sich etwa 42 Frasstellen, etwa 28 davon in der Nähe des Schnittes sind während des Anfertigens der Rolle entstanden. Die restlichen 14 Frasstellen sind bereits vor dem Rollen auf dem Blatt gefressen. Auf dem festen Blatteil sind 6 Frasstellen während des Anfertigens der Rolle entstanden.

Von Lengerken (1929, 1931) beschreibt die Frasstellen in dem losen Blatteil als Löcher, die der Käfer absichtlich auf dem Blatt anbringt, und zwar bei Rollen, die nach dem dritten oder vierten Blattlappen beendet werden. Nach diesem Autor liegen die Löcher zwischen dem dritten und dem vierten, bzw. zwischen dem vierten und dem fünften Lappen. Diese Löcher sollten den Zweck haben, die Rolle für die Larven austrocknen zu lassen. Dieser Gedanke ist nicht richtig, da die Larven nicht von trockenem, sondern im Gegenteil von frischem oder feuchtem Blatt gut gedeihen.

Was von Lengerken als Löcher ansieht, wird von Scheidter (1923) mit Recht als Frasstellen bezeichnet. Auf S. 154 werden wir die wahrscheinliche Bedeutung dieser Frasstellen behandeln.

Die Blätter, die für das Rollen gebraucht werden, sind immer jung und nicht sehr gross.

Die Rollen, in denen auch der fünfte Blattlappen gewickelt ist und die nur noch durch eine sehr schmale Verbindung am festen Blatteil hängen, fallen meistens schon nach einigen Tagen auf den Boden. Die anderen Rollen hängen länger an den Sträuchern.

Kurz zusammengefasst sind die Handlungen von *Deporaus tristis* beim Anfertigen der Rollen:

1) Ein wahrscheinlich sehr einfacher Orientierungsgang längs des Randes des ersten Blattlappens.

2) Das Schneiden geschieht stückweise, abwechselnd mit Perforieren und Rollen. Beim Schneiden sitzt das Weibchen auf der Blattoberseite. Ausserdem befindet es sich immer auf dem Blatteil, der losgeschnitten werden soll, so dass es mit dem Kopf in Richtung der Blattbasis steht. Da der Schnitt stückweise angefertigt wird, ist er nicht sehr gleichmässig (siehe z.B. Fig. 34b und c). Er beschreibt ungefähr einen Kreisbogen,

dessen Mittelpunkt dort liegt, wo die fünf Nerven zusammentreffen. Er beginnt ungefähr senkrecht zu dem Blattrand und weist den kleinen Anfangsbogen vom Schnitt des *Deporaus betulae* nicht auf.

3) Das Perforieren, das mit den Tarsenklauen und den Mandibeln geschieht, wird immer nach einem festen Fortbewegungsschema auf der Blattoberseite ausgeführt; hierbei steht der Käfer mit dem Kopf immer in Richtung der Blattbasis.

4) Das Rollen findet stets auf der Blattunterseite statt. Die Folge hiervon ist, dass diese Seite nach innen gewickelt wird. Auch beim Rollen weist der Kopf des Tieres in Richtung der Blattbasis. Der Käfer fängt das Rollen auf dem Blattrand in der Nähe des Schnittes an, und nicht, wie *Deporaus betulae*, auf dem Schnitt (dem Anfangsbogen) selbst. Die Stellen, auf denen *Deporaus tristis* weiter rollt, liegen in allen möglichen Entfernungen vom Schnitt.

5) Das Ei liegt lose zwischen den Blattschichten und wird einfach zwischen diese Lagen gelegt, während der Käfer rollt. Eine Rolle enthält ein bis vier Eier, was auch durch SCHEIDTER (1923) festgestellt wurde.

6) Das Verschliessen der Rolle wird auf jedem Blattlappen neu vorgenommen. Ein aus dem Mund kommendes Sekret dient hierbei als Klebemittel.

IV.

ANALYSE DER BRUTFÜRSORGEHANDLUNGEN VON *DEPORAUS BETULAE*.

In Anschluss an die vorwiegend beschreibenden Abschnitte II und III habe ich mir in den jetzt folgenden Abschnitte zwei verschiedenartige Fragen gestellt:

1. Durch welche Faktoren werden die verschiedenen Handlungen der Brutfürsorge und besonders die des Rollenbaus verursacht?

2. In welchen Hinsichten sind diese Handlungen zweckmässig, d.h. worauf könnte ihre Selektionswert beruhen?

Die Fragen habe ich durch, zum Teil qualitative, Beobachtungen, Experimente und theoretische Erörterungen zu lösen versucht.

A. Warum die Rollen tagsüber angefertigt werden.

In meinem Beobachtungsgebiet in der Nähe von Eindhoven fangen die Weibchen die Nestbauhandlungen gewöhnlich erst nach 9 Uhr (mitteleuropäische Zeit) an, wenn die Temperatur hinreichend hoch, der Wind nicht zu stark ist und die Tau- oder Regentropfen, die über Nacht auf das Blatt kamen, verdunstet sind.

Die Rollen werden vorzugsweise tagsüber gewickelt; wenn sie beim Einbruch der Nacht noch nicht fertig sind, werden sie entweder in der Nacht zu Ende gerollt oder am folgenden Tag nach einer Unterbrechung während der Nacht. In seltenen Fällen geschieht es, dass die Rolle auch am nächsten Tag durch schlechte Wetterverhältnisse nicht fertig, sondern erst am dritten Tag beendet wird. Das Rollen, Verschliessen und Zudrücken ist dann nur noch möglich, wenn das Blatt inzwischen nicht eingetrocknet und hart geworden ist. Eine beträchtliche Verzögerung der Nestbauhandlungen hat also zur Folge, dass die Rolle oft misslingt.

Wie auch Buck (1952) feststellt, können alle Nestbauhandlungen erfolgreich im Dunkeln vollzogen werden. Buck hat dieses untersucht; zu diesem Zweck hat er die Augen der Tiere mit schwarzem Lack oder mit in Leinölfirnis aufgelöstem Aluminiumpulver geblendet; ich setzte die Weibchen einfach in einen völlig dunklen Raum im Hause, nachdem sie während ein oder zwei Tagen am Rollen verhindert wurden. Der Nachteil meines Versuches besteht darin, dass der Beobachter die Handlungen nicht verfolgen kann. Darum habe ich auch später die Methode von Buck angewandt. Ich bin jedoch hiermit nicht sehr zufrieden, denn es ist nicht immer möglich, zu verhindern, dass der Käfer die zugestrichenen Augen zu putzen versucht; er wird hierdurch zu sehr beschmiert.

Auch wenn man an Hand dieser Versuche beweisen kann, dass die Nestbauhandlungen ohne das Sehvermögen des Käfers stattfinden können, so bedeutet dies andererseits nicht, dass die Augen bei Tageslicht nicht gebraucht werden. Ganz im Gegenteil, so glaube ich folgern zu müssen, denn z.B. die Orientierungsgänge werden durch die geblendeten Tiere vorsichtiger und träger ausgeführt als durch normale Käfer.

Wenn nun der Käfer auch bei völliger Dunkelheit arbeiten kann, warum tut er dies in der Natur nicht immer nachts? Abgesehen davon, dass es nachts dunkel ist, nimmt dann auch die Temperatur ab. Mit dieser Temperaturabnahme nimmt die relative Luftfeuchtigkeit zu, was schliesslich einen Niederschlag in Form von Tau entstehen lassen kann. Wie auf S. 14 bereits gesagt, werden durch niedrige Temperatur und durch feuchte Blätter alle Handlungen der Tiere verzögert und schliesslich verhindert. Der Tau hat ausserdem den Nachteil, dass der bereits abgeschnittene Blatteil nicht weiter verwelkt, sondern einen höheren Turgor erhält, so dass die Handlungen z.B. des Rollens und Zudrückens nicht nur erschwert, sondern für das kleine Tier sogar unmöglich gemacht werden. Die grosse Zunahme an Turgor kann an Hand von Blättern festgestellt werden, die abends schon einige Male aufgerollt waren und nach einer Nacht mit Tau ganz ausgestreckt sind und ihre ursprüngliche Form und Lage wieder angenommen haben.

Niemals habe ich feststellen können, dass in der Natur eine Rolle nachts angefangen wurde. Abgesehen von der oben erwähnten künstlichen Verhinderung des Nestbaues, ist dies auch in der nächtlichen Finsternis in den Käfigen im Hause, wo die Luft hinreichend trocken und die Temperatur nicht zu niedrig war, nicht beobachtet worden. Auch dies kann ein Hinweis dafür sein, dass das Sehvermögen nicht ganz unbedeutend für die ersten Handlungen ist, vor Allem was die Orientierungsgänge angeht.

Buck (1952) teilt mit, dass er beobachtet habe, wie der Anfang eines Schnittes noch eine Stunde und 20 Minuten nach Sonnenuntergang gemacht wurde. Der Autor erzählt hierbei nicht, ob dies in der Natur oder im Laboratorium festgestellt wurde. Im letzten Fall könnte der Drang zum Nestbauen etwas gehemmt sein.

B. Die Orientierung.

Die Orientierungsgänge können mit Hilfe der Seitennerven genau aufgezeichnet werden. So erstreckt sich z.B. in Fig. 35 der Querlauf von Punkt 8 nach Punkt 9 in der Zeichnung vom siebenten rechten Seitennerv (7 r) bis mitten zwischen die äusseren Enden des dritten und vierten rechten Seitennerven (3½ r). Unregelmässigkeiten wurden durch kurze Umschreibungen notiert oder in Feldskizzen nachgezeichnet. Nach dem Orientieren oder nach dem Anbringen des Schnittes wurde das Blatt von mir abgepflückt und sobald wie möglich kopiert. Auf der Zeichnung wurden dann mit Hilfe der Notizen die Orientierungsgänge eingetragen.

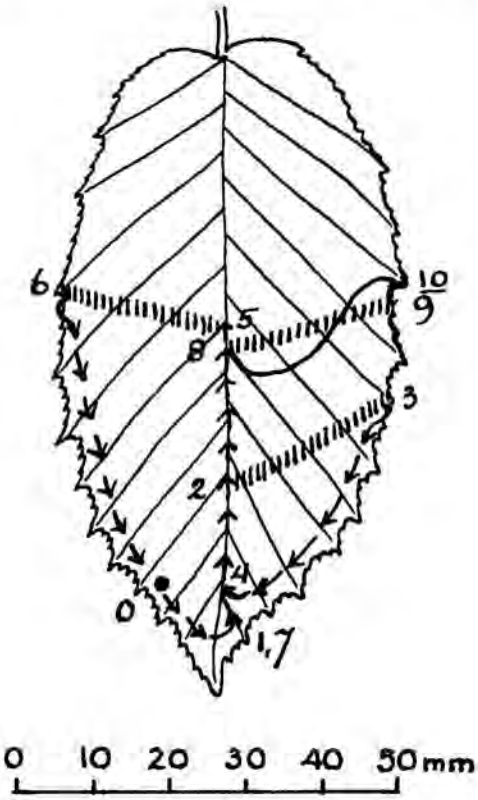


Fig. 35. Beispiel für das allmähliche Aufbauen der Orientierungskurven auf einem Hagebuchenblatt durch ein Weibchen von *Deporaus betulae*. S. auch Fig. 41 und 42.

Bei grossen Blättern und bei den Blättern von Amerikanischen Eichen, bei denen der Abstand zwischen den Nerven so gross ist, dass er genaue Notizen erschwert (z.B. in Fig. 36), wurden im voraus im Hause mit Tinte kleine Punkte auf das Blatt gezeichnet, die für die Beschreibung der Orientierungsgänge nützen konnten. Diese Methode lässt sich in der Natur nicht anwenden, da wir dann das Tier nicht genügend zwingen können, sich auf einem bestimmten Blatt zu orientieren. In diesen Fällen wurden die Abstände so gut wie möglich mit Bezug auf bestimmte Punkte auf dem Blatt geschätzt oder mit Hilfe von zufälligen Löchern oder Flecken auf dem Blatt bestimmt. Die Genauigkeit der Schätzungen wurde so nachgeprüft, dass z.B. nach der Arbeit des Käfers einige Abstände zwischen zwei Seitennerven geschätzt und nachher gemessen wurden.

Während der Orientierung wurden Teile des Blattes weggeschnitten, um auf diese Weise zu versuchen, den Einfluss von Blattgrösse und -form auf die Orientierungsgänge zu untersuchen. Dies war nahezu erfolglos, da das Tier in diesem Stadium des Nestbaues leicht gestört wird und das Blatt verlässt. In einigen Fällen konnte ich nach dem Verschneiden der Blätter nur noch einen oder höchstens zwei Orientierungsgänge beobachten.

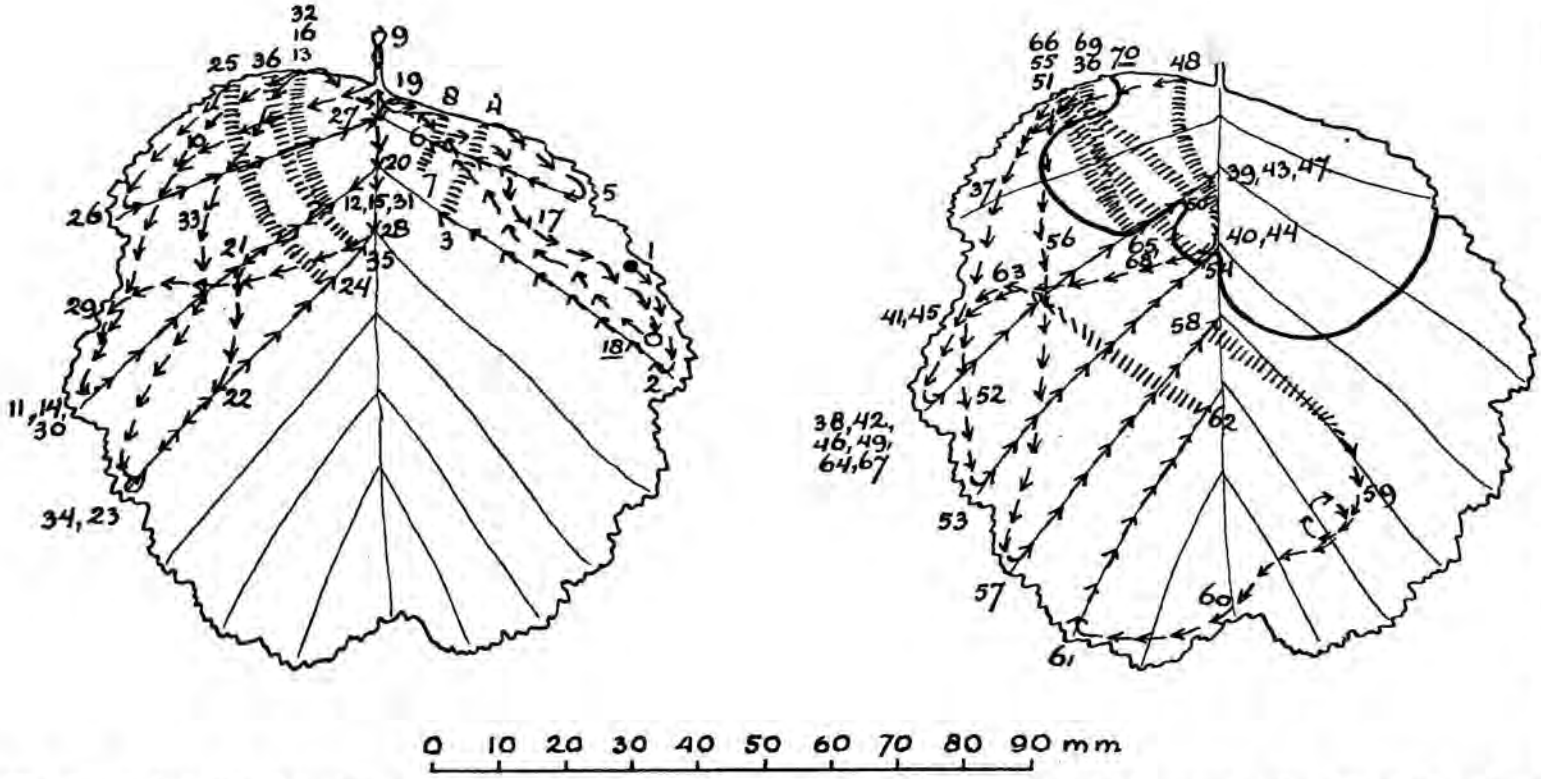


Fig. 36. Beispiel für Orientierungskurven auf einem grossen Erlenblatt durch ein Weibchen von *Deporaus betulae*. Links ist der erste Teil der Kurven gezeichnet, rechts der Rest und der daraus sich ergebende Schnitt.

Diese wurden dann fast genau in der Weise wie die vorher gemachten ausgeführt. Dies weist darauf hin, dass das Tier bei den aufeinander folgenden Orientierungsgängen Erfahrung aufbaut, welche neue äussere Reize aufwiegen kann.

Für das Studium der Orientierung sind wir deshalb auf die Variationen bei den normalen Blättern verschiedener Pflanzenarten angewiesen, oder auch auf Blätter, die schon im voraus in einer gewünschten Form geschnitten sind.

Schon an dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass die Probleme der Orientierung sehr komplex sind und dass es mir nicht gelungen ist, sie ganz nach Wunsch zu analysieren.

Im ganzen wurden ungefähr 120 vollständige Reihen von Orientierungsgängen beobachtet und aufgezeichnet.

Die Orientierungsgänge werden auf der Blattunterseite vorgenommen. Da die Nerven (insbesondere der Hauptnerv) „en relief" auf dieser Seite liegen, werden sie von den Käfern leichter wahrgenommen als auf der Oberseite. Diese Perzeption geschieht vermutlich mittels der Tastorgane der Beine und/oder der Körperunterseite und mittels der Augen. Dies ist daraus ersichtlich, dass auf Birkenblättern, besonders auf den kleinen, auf denen die Nerven sehr wenig Relief aufweisen, der Hauptnerv im Durchschnitt ungenauer verfolgt wird als auf Blättern anderer Pflanzenarten (s. Fig. 37). Noch auffallender wird dies bei geblendeten Weibchen, die auf Birkenblättern manchmal den Hauptnerv überhaupt nicht finden können (Fig. 38), obwohl sie auf Blättern der Erle, Hagebuche und Hasel, bei denen die Nerven sich sehr stark an der Unterseite abheben, hierzu sehr wohl imstande sind.

In seltenen Fällen orientiert sich das Weibchen anfänglich auf der

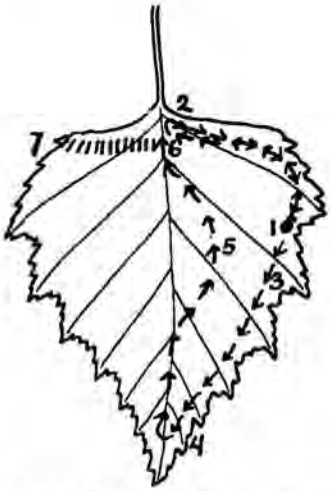


Fig. 37. Beispiel für die schwierige Perzeption des Hauptnerven in einem Birkenblatt durch das Weibchen von *Deporaus betulae*.

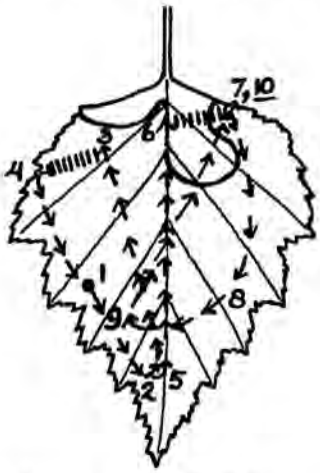


Fig. 38. Drei Orientierungskurven eines Weibchens von *Deporaus betulae* auf einem Birkenblatt. Bei zwei dieser Kurven (1, 2, 3, 4 und 9, 10) hat das Weibchen den Hauptnerv nicht gefunden.

Blattoberseite. Hier läuft es vorsichtiger und zögernder über den Hauptnerv als auf der Unterseite. Meistens bemerkt es seinen Irrtum bald, und führt die Orientierungsgänge danach auf der Blattunterseite weiter.

Die Erhabenheit des Nerven auf der Blattunterseite kann durch eine Falte nachgeahmt werden. Diese Falte wird so gelegt, dass die Blattflächen auf beiden Seiten einen Winkel von z.B. 100 bis 120 Grad bilden. Auf Birkenblättern werden dann die Orientierungsgänge durchschnittlich mehr nach der Falte als nach dem wirklichen Hauptnerv vorgenommen (s. Fig. 39a und c).

Der Gang über den Hauptnerv fängt gewöhnlich bei der Nervenspitze an. Hier unterscheidet sich der Hauptnerv als solcher nicht von den Seitennerven, jedoch wohl durch den gewöhnlich spitz auslaufenden Blattrand, worauf er mündet. Nur bei Erlenblättern ist dies nicht der Fall. Hier beginnt der Orientierungsgang längs des Hauptnerven fast ausnahmslos auf einem der an der Blattspitze liegenden Seitennerven, die in einem deutlichen Blattlappen aufhören (Fig. 16b). Bei grossen Erlenblättern wird der „Hauptnervgang" oft auf beliebig weit von der Blattspitze entfernten Seitennerven vorgenommen. So z.B. wurden in Fig. 40 drei Orientierungsgänge auf den punktierten Seitennerven ausgeführt. Nachdem das Blatt in der Weise mit einer Schere verschnitten war, dass der Hauptnerv in einer Spitze des Blattes lag, wurden noch zwei Orientierungsgänge vom Ende des Hauptnerven ausgeführt.

Umgekehrt wurde das Blatt auch einige Male so verschnitten, dass einer der Seitennerven auf eine auffallende Spitze des Blattes mündete. Die Orientierungsgänge, die anfänglich auf den Hauptnerv stattfanden, gingen dann vorzugsweise auf diesen Seitennerv über.

Ist der Seitennerv, nach dem der Orientierungsgang gemacht wird,

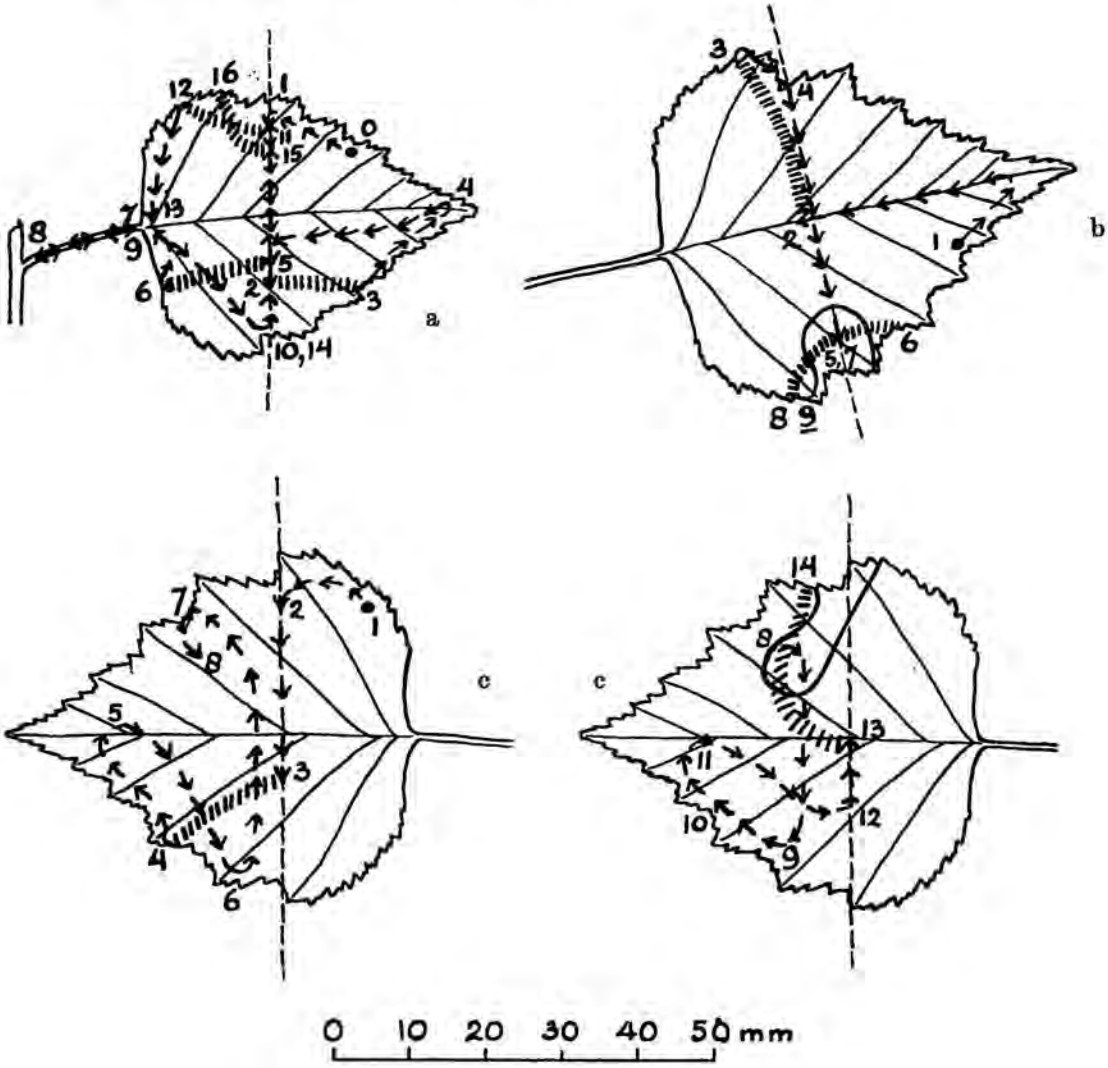


Fig. 39. Drei Beispiele für Orientierungskurven längs Falten, die in Birkenblättern angebracht wurden (die Falten sind hier durch gestrichelte Linien dargestellt). In b und c sind zugleich die Schnitte eingezeichnet. In c ist der erste Teil der Kurven auf dem linken Blatt, der Rest auf dem rechten Blatt gezeichnet.

nicht allzu lang (z.B. nicht länger als 3 cm), dann läuft das Tier den ganzen Seitennerv bis zur Basis entlang, danach den Hauptnerv, auch zur Basis, um dann senkrecht zu diesem Nerv dem Seitwärtsgang anzufangen. Auf langen Seitennerven (z.B. länger als 5 cm) erreicht der Käfer bei der Orientierung nach diesen Nerven den Hauptnerv nicht; er läuft dann senkrecht zu diesem Seitennerv den Querteil der Kurve (Fig. 36).

Die Seitennerven laufen bei allen untersuchten Blättern aber auch in einem Blattzahn oder einer -spitze aus. Diese Zähne sind aber viel kleiner

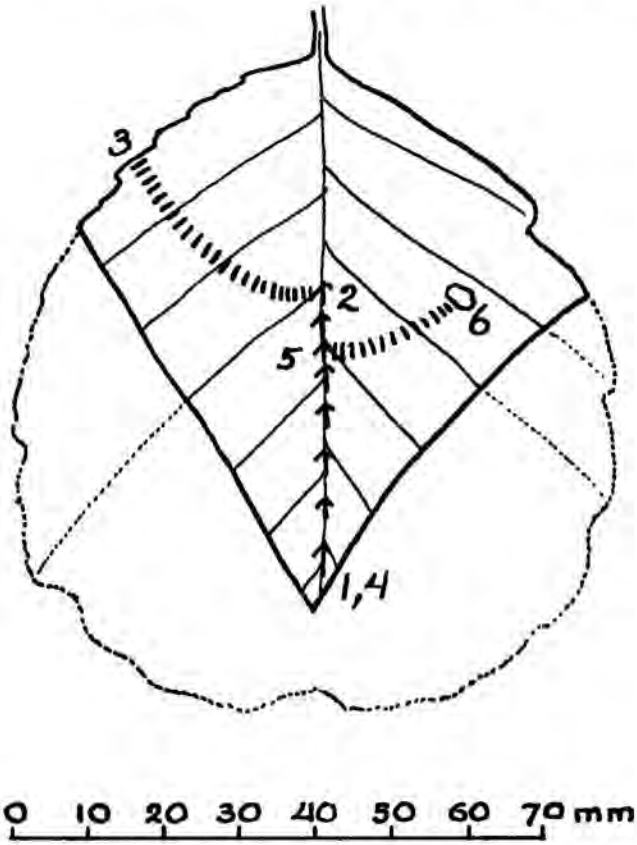


Fig. 40. Orientierungskurven auf einem künstlich veränderten Erlenblatt. Erklärung s. Text.

als die, in denen die Hauptnervspitze liegt. Bei grossen Blättern ist ein derartiger Blattzahn aber unbedingt grösser und auffallender als bei kleinen Blättern. Dies ist zweifelsohne eine der Ursachen, warum auf grossen Blättern verhältnismässig mehr nach den Seitennerven orientiert wird als auf kleinen (Fig. 36).

Eine andere Ursache ist wahrscheinlich, dass das Tier auf zu grossen Blättern nicht mehr imstande ist, eine gute Übersicht über die totale Grösse und Form des Blattes zu bekommen. Hierauf weist die Tatsache hin, dass auf grossen Blättern durchschnittlich viel mehr Orientierungsgänge ausgeführt werden als auf kleinen.

Das System, nach dem das Weibchen vom linken bzw. rechten Blattrand kommt, erst über den Hauptnerv und dann quer nach rechts bzw. links läuft, wird nicht immer befolgt. In ungefähr 21 % aller Fälle läuft der Käfer quer nach demselben Blattrand, an dem er auf dem Wege zur Hauptnervspitze entlanggelaufen ist, zurück. Bisweilen lässt sich diese Abweichung durch die Pause erklären, die das Tier zwischen die Orientierungsgänge eingefügt hat, um in der Nähe der Hauptnervenspitze z.B.

zu fressen. Wenn es dann wieder mit der Orientierung weitermacht, kann es „vergessen" haben, von welchem Blattrand es vor der Pause gekommen ist.

Eine wichtige Abweichung von dem System stellt sich bei der Orientierung nach den Seitennerven sehr grosser Blätter ein. Sehr häufig ist die deutliche Vorliebe für das Querlaufen nach dem nächsten Blattrand zu beobachten. Ein Beispiel hiervon wird in Fig. 36 gegeben. Da, wie in diesem Beispiel, selten oder nie nach dem in grösster Entfernung gelegenen Blattrand quergelaufen wird, müssen wir annehmen, dass die Abstandsbestimmung mit den Augen vorgenommen wird.

Wenn wir die Lage des Blattes so bestimmen, dass seine Ebene vertikal und sein Hauptnerv horizontal liegt, dann läuft das Weibchen vorzugsweise quer nach dem obenliegenden Blattrand. In den diesbezüglichen Versuchen liefen die Weibchen 50 mal nach dem Ober- und 9 mal nach dem Unterrand. Von ersteren 50 mal ging das Querlaufen 33 mal gegen das normale System (s. S. 48). Folglich liegt der Anfang des Schnittes in diesen Experimenten meistens auf dem oben liegenden Blattrand. Buck (1952) hat bei etwas anders ausgeführten Versuchen dasselbe gefunden.

Die Vorliebe für den oberen Rand der Blätter kommt in der Natur praktisch nicht vor, da der linke und der rechte Blattrand meistens auf gleicher Ebene liegen. Eine Ausnahme bilden die Erlenblätter, die bisweilen in ziemlich willkürlichen Richtungen wachsen oder gedreht sind.

Das Querlaufen nach dem oberen Blattrand geschieht in der normalen Weise, der Gang nach dem unteren Rand dagegen vorsichtig und langsamer. Man wird dabei wohl am Klettern auf einer Leiter erinnert, wobei

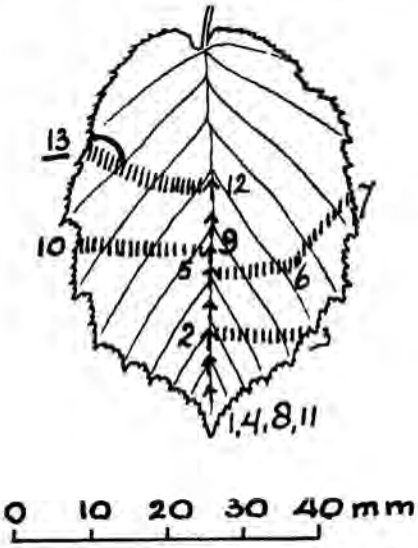


Fig. 41. Beispiel vom allmählichen Aufbauen der Orientierungskurven auf einem Haselblatt. S. auch Fig. 35 und 42.

ja der Mensch schneller und bequemer auf- als absteigt. Ich halte es daher für eine Erscheinung, die als solche für die Orientierung nicht wesentlich ist.

Das Querlaufen hört vorzugsweise an einer Stelle des Blattrandes auf, an der dieser Rand mit dem Hauptnerv basiswärts konvergiert. Dies lässt sich bei geblendeten Weibchen oder bei Weibchen, die sich einigermassen zögernd orientieren, beobachten. Der Weg eines solchen Weibchens ist in Fig. 41 dargestellt. Der Käfer läuft zuerst die Strecke 1, 2, 3, und kommt auf einen Teil des Blattrandes heraus, der mit dem Hauptnerv divergiert. Darauf wird bei dem zweiten Orientierungsgang der Abstand 4–5 längs des Hauptnerven vergrössert, und schliesslich nach dem Querlauf die Kurve in Punkt 7 beendet. Die Querlaufkurve aber weist einen Knick bei 6 auf. Diesen Knick, der in anderen Fällen auch wohl beobachtet wird, kann ich nur damit erklären, dass das Weibchen *sieht*, dass der Blattrand mit der Verlängerung der Linie 5–6 noch nicht konvergiert, darum nach Punkt 6 mehr basiswärts zu dem Blattrand läuft und tatsächlich bei 7 auf einen konvergierenden Randteil herauskommt. Bei der nächsten Kurve ist der Abstand 8–9 wieder länger als beim vorigen Mal.

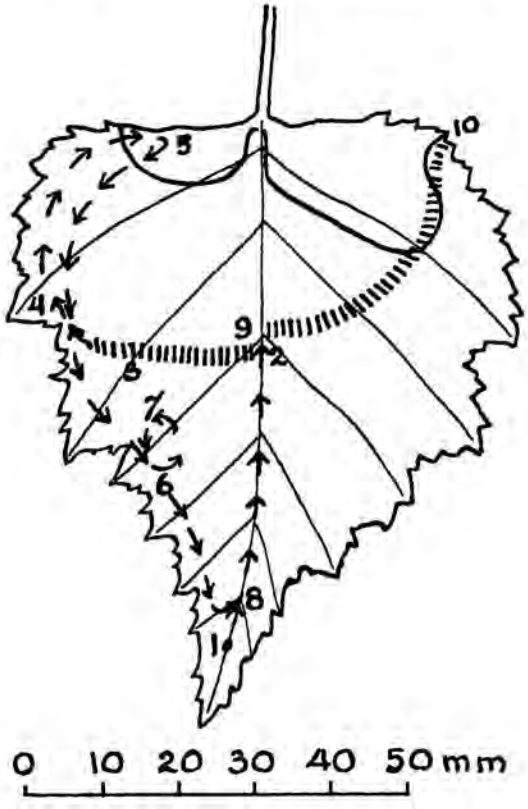


Fig. 42. Zwei Orientierungsgänge auf einem Birkenblatt durch das Weibchen von *Deporaus betulae*. Nach dem ersten Orientierungsgang, Untersuchung des linken basalen Blattrandes. Danach wird die zweite Orientierungskurve anders ausgeführt. Erklärung s. Text.

Der Blattrand konvergiert jedoch bei 10 nur sehr wenig; das Weibchen läuft also bei dem nächsten Orientierungsgang ein noch grösseres Stück über den Hauptnerv (11–12) und biegt beim Querlaufen etwas basiswärts ein. Es kommt nun tatsächlich auf einen passend konvergierenden Teil des Blattrandes heraus, wo es den Schnitt beginnt. Ein anderes weniger kompliziertes Beispiel ist auf Fig. 35 abgebildet.

Das allmähliche Aufbauen der Orientierungsgänge wird nicht oft beobachtet. In der Regel ist der erste Orientierungsgang schon ziemlich genau bestimmt, so dass die Korrektionen in den nächsten Orientierungsgängen gering und schwer festzustellen sind.

Wie wichtig das Konvergieren des Blattrandes und des Hauptnerven ist, kommt ebenfalls in Fig. 42 zum Ausdruck. Hier läuft der Käfer das erstemal seitwärts längs einer ungefähr geraden Linie, die senkrecht zum Hauptnerv liegt. Bei 3 zögert er eine Weile, läuft noch ein kleines Stück weiter seitwärts und geht dann basiswärts längs des Blattrandes bis Punkt 5, um danach am Blattrand entlang zur Spitze des Hauptnerven zurückzulaufen. Der nächste Orientierungsgang geht nun längs des Hauptnerven bis Punkt 9, und dann in einem Bogen nach 10 auf dem stark konvergierenden Blattrand, wo das Tier den Schnitt beginnt. Es kann m.E. nicht daran gezweifelt werden, dass die wichtige Veränderung im Querlaufen eine Folge davon ist, dass das Tier zwischen den Punkten 4

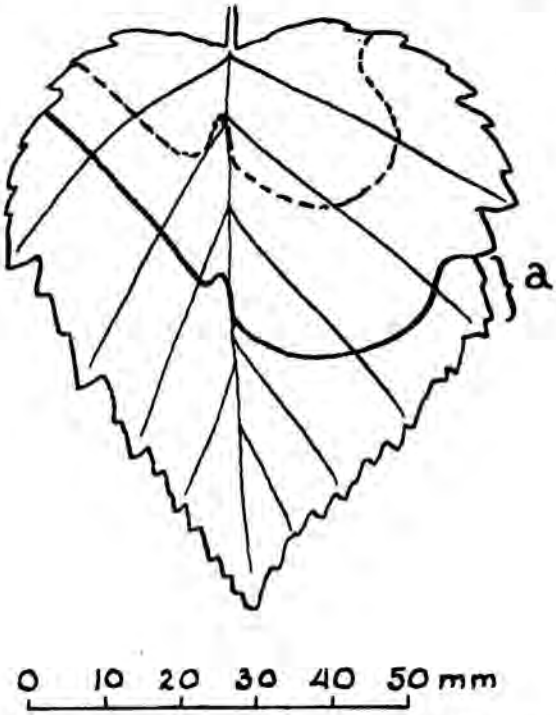


Fig. 43. Einfluss einer groben Blattzahnung auf den Orientierungsgang von *Deporaus betulae*. Erklärung s. Text.

und 5 und zurück das Blatt längs des Randes ausgekundschaftet hat.

Das in dieser Figur dargestellte Blatt ist ein grosses Birkenblatt. Da das beobachtete Auskundschaften nicht regelmässig geschieht, wird bei sehr grossen Birkenblättern der konvergierende Teil des Blattrandes nicht von den Tiere entdeckt, so dass das Querlaufen ungefähr wie bei der ersten Kurve in Fig. 42 bleibt. Der Schnitt fängt in diesen Fällen nicht selten an einer ganz anderen Stelle an als auf den kleineren Birkenblättern. Man vergleiche Fig. 43, wo zugleich der Schnitt eines kleinen Birkenblattes (allerdings proportional vergrössert) eingezeichnet ist.

Bei derartig grossen Birkenblättern sind die Zähne des Blattrandes relativ gross. So kommt es, dass das kleine Stück a vom Blattrand, auf das das Weibchen beim Querlaufen hinauskommt, mit dem Hauptnerv konvergiert, auch wenn der Blattrand an derselben Stelle, über ein grösseres

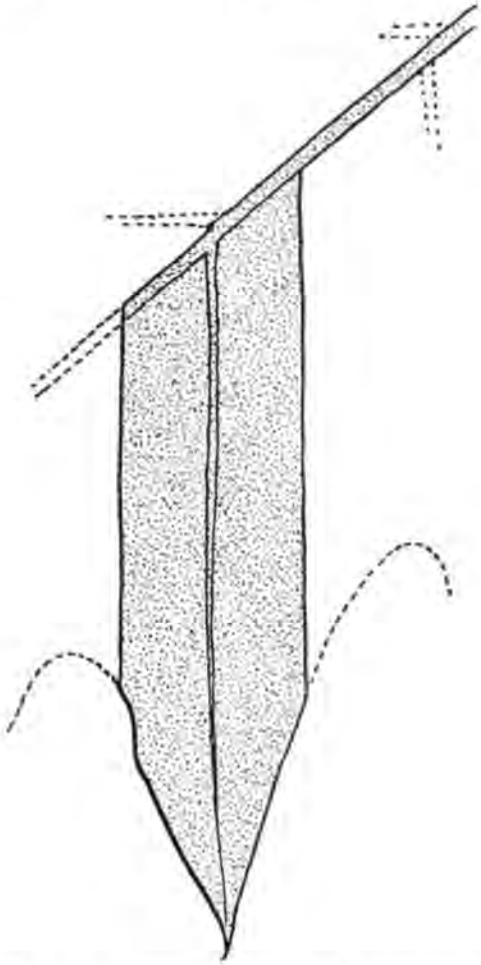


Fig. 44. Mit diesem Streifen eines Blattes der Amerikanischen Eiche wurden Versuche über die Orientierungsgänge von *Deporaus betulae* unternommen. Er hat nur einen Seitennerv, der bei der Orientierung als Hauptnerv benutzt wurde.

Stück genommen, divergiert (Fig. 43). Der Käfer hat hierdurch die Wahl zwischen einem kleinen und einem grossen Teil des Blattrandes. In verschiedenen Fällen ist er offenbar zufrieden mit dem kleinen konvergierenden Stück.

Wird nun der Blattrand über eine grosse Strecke parallel zum Hauptnerv, oder wie in Fig. 44 parallel zu dem Seitennerv eines Blattes der Amerikanischen Eiche geschnitten, dann geschieht es, dass das Weibchen, wie vorgehend beschrieben, sich während des Querlaufens vorwärts bewegt oder längs des Blattrandes ein Stück auf die Blattbasis zu läuft. Auch in diesen Fällen darf man annehmen, dass das Weibchen nach der Konvergenz des Blattrandes sucht. Auch kann das Weibchen den Gang über den Hauptnerv verlängern, so dass der Quergang mehr basiswärts verlegt wird. Dies hat wahrscheinlich ebenfalls den Zweck, die Aussicht, auf einen konvergierenden Blattrand herauszukommen, zu vergrössern. Der Gang über den Hauptnerv wird jedoch niemals länger als etwa 5 cm gemacht. Sogar, wenn der Quergang auf einen divergierenden Randteil hinauskommt, wird der Schnitt schliesslich begonnen. Das ist zu beobachten, wenn man einem sehr grossen Erlenblatt die Form eines Birkenblattes gibt und der konvergierende Teil des Randes in einer Entfernung von z.B. 10 cm von der Blattspitze beginnt.

Von allen für den Käfer annehmbaren Pflanzenarten ergeben sich die grössten Abweichungen in der Orientierungskurve auf Blättern von Amerikanischen Eichen. Dies ist nicht zu verwundern, denn Amerikanische Eichen sind nicht endemisch, so dass die Handlungen des Käfers sich nicht unbedingt vollständig an deren Blätter angepasst zu haben brauchen. Darum können sie sehr schön zum kausalen Verständnis der Blattrollhandlungen dienen. Wegen der tiefen Blattrandeinschnitte und der oft sehr grossen Blattoberfläche läuft die Kurve sehr oft über einen Seitennerv anstatt über den Hauptnerv. Ausserdem erschweren die tiefen Einschnitte das Folgen des Blattrandes (Fig. 45, Kurve 12–17). Wenn dieser die gute Richtung hat, wie von 3 bis 4, dann erfolgt der nächste Orientierungsgang fast automatisch über den Seitennerv, der bei 4 endet.

Die Entfernung zwischen Endpunkt des Ganges über den Hauptnerv und Blattspitze, sowie zwischen Endpunkt des Querlaufes und Blattspitze, schwankt je nach der Blattgrösse derselben Pflanzenart. Dies ist jedoch nicht absolut so, denn bei grösseren Blättern sind diese zwei Abstände verhältnismässig etwas kürzer als bei kleineren Blättern. Der erstgenannte Abstand wird schliesslich durch die hiervor genannte maximale Länge von etwa 5 cm begrenzt.

Das Verhältnis zwischen dem zweiten Abstand und der Blattgrösse konnte statistisch genau bestimmt werden, da das Ende des Querlaufens ungefähr mit dem Schnittanfang zusammenfällt. Auf den zu diesem Zweck gesammelten Blättern wurde ein rechtwinkliges Koordinatensystem so angebracht, dass der Hauptnerv auf die Ordinate und die Nervenspitze auf den Schnittpunkt der Achsen fiel. In diesem Koordinatensystem

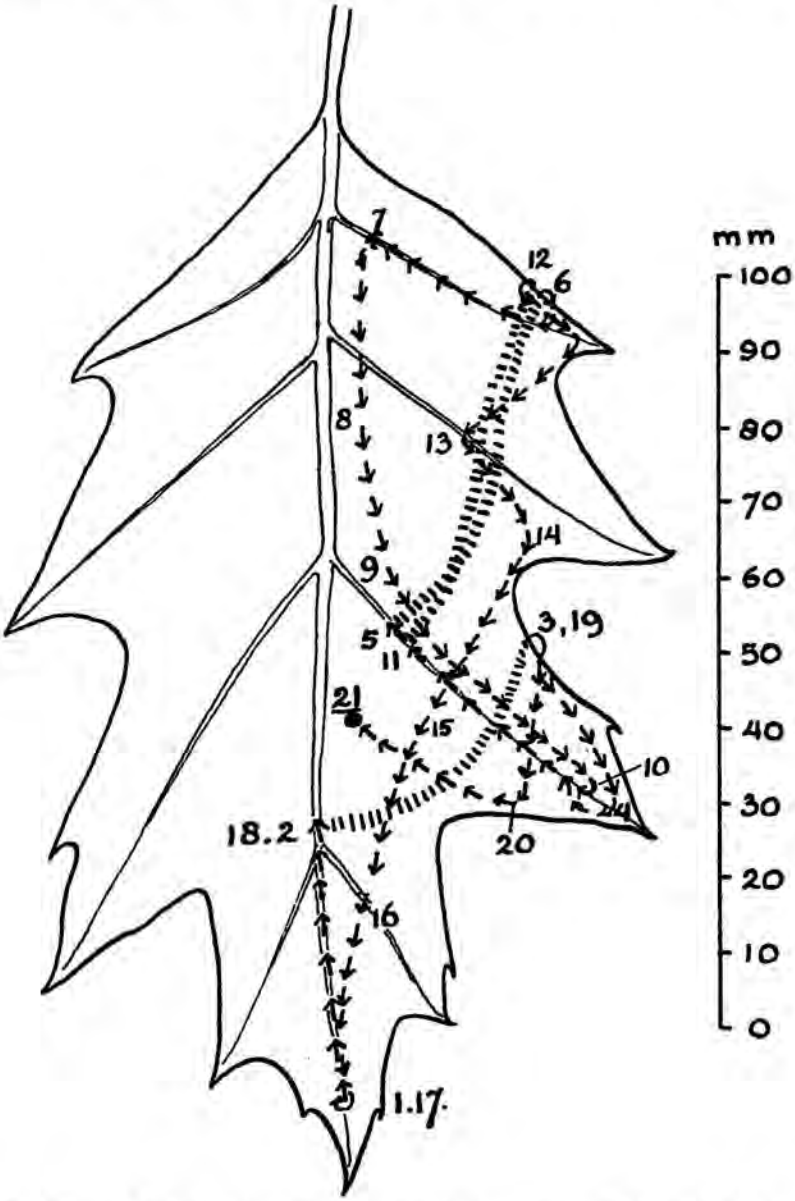


Fig. 45. Beispiel für Orientierungskurven auf einem grossen Blatt der Amerikanischen Eiche durch das Weibchen von *Deporaus betulae*.

wurden dann die Koordinaten vom Anfangspunkt der Schnitte und von der Basis der Hauptnerven in mm gemessen, und zwar für 135 Birken-, 146 Hagebuchen-, 168 Erlen- und 159 Haselblätter. Daraufhin wurden die Blätter nach ihrer Länge in Gruppen eingeteilt und die Mittelwerte der Koordinaten innerhalb dieser Gruppen errechnet. Das Ergebnis hiervon ist in Fig. 46 dargestellt.

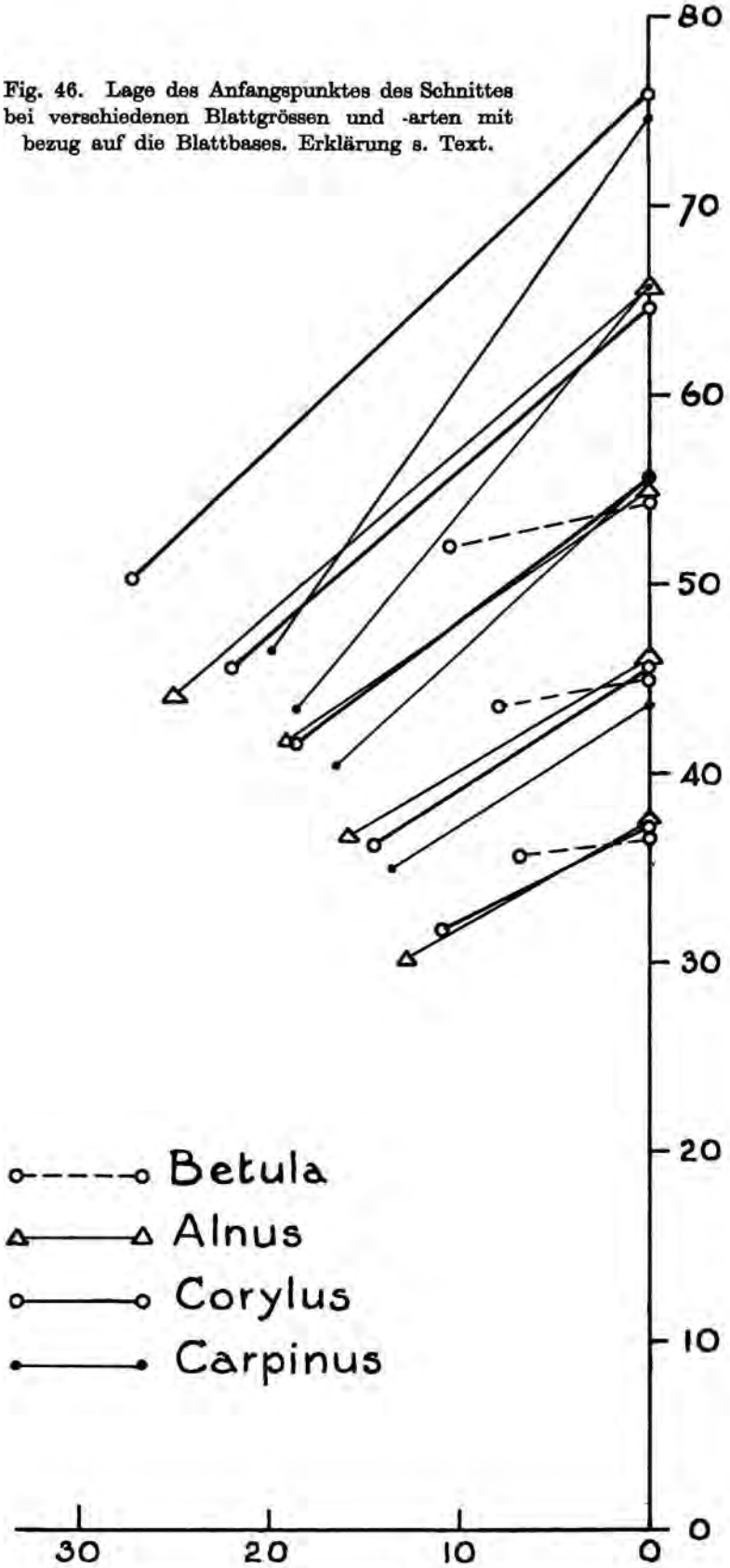


Fig. 46. Lage des Anfangspunktes des Schnittes bei verschiedenen Blattgrössen und -arten mit bezug auf die Blattbases. Erklärung s. Text.

Die Linien, die die Blattbasis mit dem Anfangspunkt des Schnittes verbinden, müssten für jede Pflanzenart zueinander parallel sein, falls die Entfernung von Schnittbeginn bis Blattspitze der Grösse der Blätter, von der die Länge gemessen wurde, genau proportional wäre. Dieses ist jedoch nicht der Fall; die Linien konvergieren nach dem Anfangspunkt des Schnittes.

Was die Birkenblätter betrifft, lässt sich dieses nicht aus der Figur ableiten, da die stark konvergierenden Blattränder, an denen der Schnitt beginnt, mehr oder weniger eine gerade Linie und für alle Blattgrössen ungefähr denselben Winkel mit dem Hauptnerv bilden. Dieses Verhältnis lässt sich für die Birke besser aus der Entfernung zwischen dem Schnittanfang und der Hauptnervbasis ablesen. Der relative Unterschied zwischen dem Schnittanfang in grösseren und kleineren Blättern dieser Pflanzenart ist aber so gering, dass er vernachlässigt werden kann.

Es ist selbstverständlich, dass für diese Statistik keine allzu grossen Blätter benutzt wurden, da dann die Möglichkeit zunähme, dass die Orientierungsgänge nach den Seitennerven ausgeführt würden. Der Schnittanfang kann dann freilich an jeder beliebigen Stelle des Blattrandes liegen.

Gemäss welcher Eigenschaften des Blattes der Käfer die Orientierungsgänge bestimmt, lässt sich nicht genau aus meinen Beobachtungen und Versuchen folgern.

Es ist wichtig, noch darauf hinzuweisen, dass der basale Teil des Blattes für die Orientierung keine Bedeutung hat, da dieser Teil auf den Hagebuchen-, Erlen- und Haselblättern nicht durch den Käfer besucht wird. Bei der Birke ist dieser basale Teil zu einem kleinen Stück des Blattes eingeschränkt, bei kleinen Blättern sogar zu Null herabgesetzt.

C. Der Schnitt.

Die Schnitte sind selbst auf gut übereinstimmenden Blättern nicht ganz gleich. Daher können wir nur schwer feststellen, welcher Schnitt nach Form und Grösse der ideale ist. Da dies aber von grossem Interesse ist, habe ich eine grosse Anzahl von Schnitten gemittelt. Zu diesem Zwecke habe ich eine Anzahl Schnittpunkte und einige Punkte des Blattes bestimmt und deren Werte in ein rechtwinkliges Koordinatensystem eingetragen (siehe auch S. 100). Mitteln wir nun die Werte der entsprechenden Punkte vieler Schnitte und Blätter, so erhalten wir die Werte des idealen Schnittes in einem idealen Blatt.

Anfangs wurden die Koordinatenpunkte in zehntel Millimeter bestimmt. Da dies aber sehr zeitraubend war, wurden die so bestimmten Punkte vergleichshalber noch einmal nach Millimetern bestimmt. Die durch diese verschiedenen Messmethoden bedingten Fehler waren im Mittel aber so gering, dass fernerhin die schnellere Messung in Millimeter unbedenklich vorgenommen werden konnte.

Von den folgenden, in Fig. 47 (auf der letzten Seite) entsprechend gekennzeichneten Punkten wurden die Koordinaten bestimmt:

1. ist der Anfangspunkt des Schnittes am Blattrand;
2. der Wendepunkt vom Anfangsbogen zum grossen Bogen;
6. der Punkt, in dem der Schnitt auf den Hauptnerven trifft; die Punkte 3, 4, und 5, teilen den grossen Bogen in vier gleiche Abschnitte. Da diese Abschnitte geschätzt wurden, sind ihre Mittelwerte einander nicht genau gleich. Hieraus ergibt sich, dass ich den Abstand von 2 nach 3 regelmässig ein wenig zu hoch geschätzt habe.
7. Dieser Punkt ist das Ende der Hauptnervkerbe, die hier in den zurücklaufenden Schnitt übergeht;
8. der Wendepunkt des zurücklaufenden Schnittes zum Endbogen;
9. die Mitte des Abstandes 8–10;
10. der Endpunkt des Schnittes am Blattrand;
11. der Blattbasispunkt, dessen Koordinatenwerte 0,0, sind;
12. die Blattspitze; da das Erlenblatt eine solche Spitze nicht hat, sind hier die Werte der Blattlappen beiderseits der Hauptnervspitze bestimmt worden.

Im Anschluss hieran wurden mehrere Winkel gemessen, die von verschiedenen Tangenten des Schnittes mit der Ordinate und von Tangenten des Blattes mit der Ordinate gebildet werden. Diese Winkel, die wir das Azimut der Tangenten nennen wollen, sind, wie in Fig. 47, mit römischen Ziffern angedeutet:

I, das Azimut der Blattangente im Anfangspunkt des Schnittes;
II, das Azimut der Tangente des Anfangsbogens im Anfangspunkt des Schnittes;
III, das Azimut der Tangente im Wendepunkt 2;
IV, das Azimut der Tangente des grossen Schnittbogens in Punkt 6;
V, das Azimut der Tangente des Endbogens in Punkt 9.

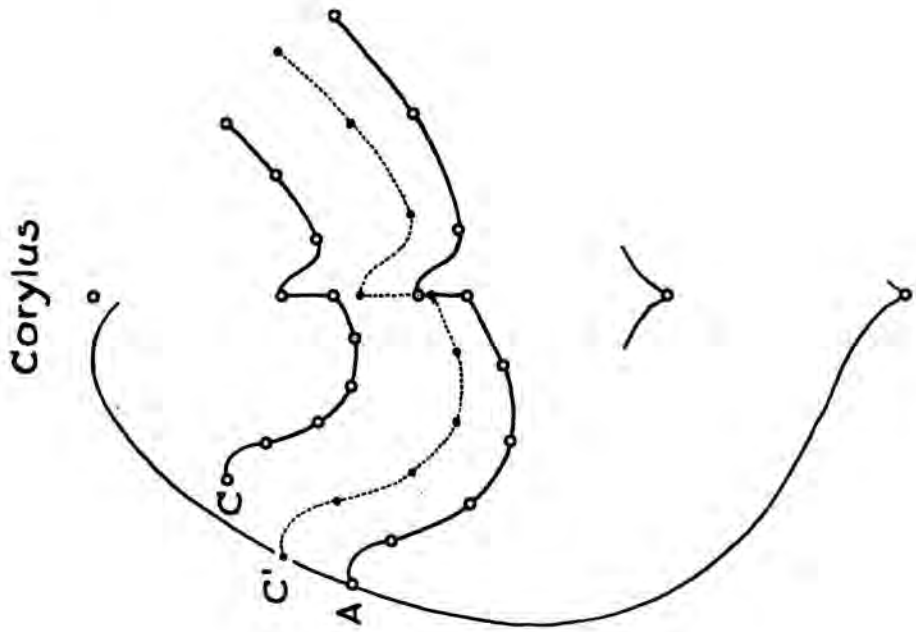
Für die Bestimmung der Koordinatenmittelwerte und der mittleren Azimutwerte wurden die Blätter je Pflanzenart ihrer Blattlänge nach in zwei Gruppen aufgeteilt. Um wenigstens für eine Blattart die Frage klären zu können, ob die Änderungen des Schnittes in bezug zur Blattgrösse (d.h. die Blattlänge) stetig sind, wurden die Blätter der Hagebuche in drei Grössengruppen aufgeteilt. Die Mittelwerte der grössten Blattgruppe ergeben den Schnitt A, die der mittelgrossen Blattgruppe den Schnitt B und die der kleinsten den Schnitt C.

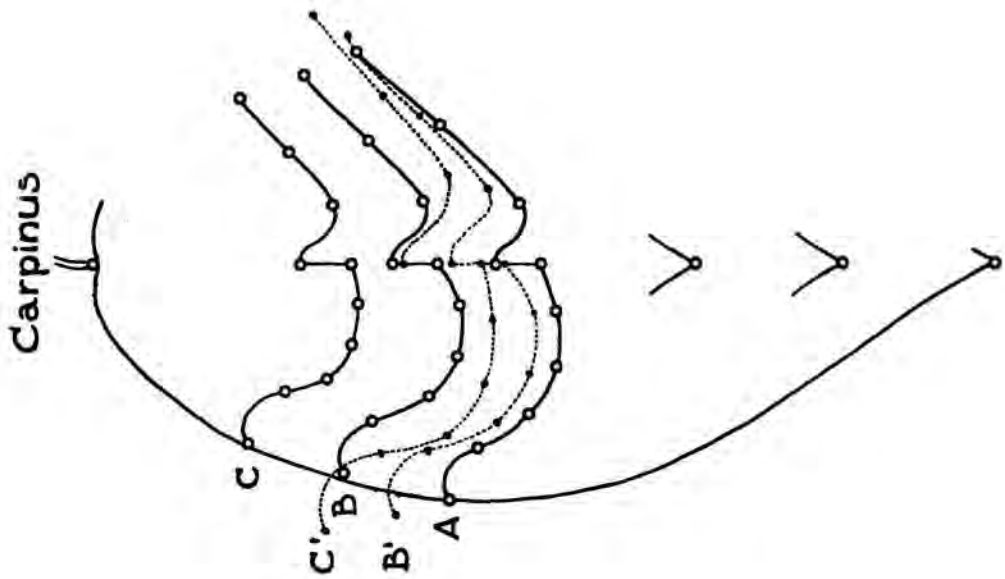
Die Ergebnisse dieser Berechnungen sind in den Tabellen 3 und 4 und in Fig. 48 wiedergegeben. In dieser Figur sind die mittleren Schnitte der Gruppen A, B und C ausgezogene Linien. Von der Gruppe A ist ausserdem

TABELLE 3

Mittlere Koordinaten in mm von Punkte des Schnittes und des Blattes (s. Fig. 47).

Pflanzenart	Nummer des Punktes	Gruppe A		Gruppe B		Gruppe C	
		X	Y	X	Y	X	Y
Betula	1	9,01	1,68			6,92	0,95
	2	8,87	6,28			6,81	5,02
	3	10,08	10,66			7,72	8,42
	4	8,20	14,23			6,65	11,23
	5	4,11	14,75			3,17	11,68
	6	—	13,23			—	10,42
	7	—	6,89			—	4,42
	8	4,44	10,54			4,24	7,94
	9	9,00	8,06			7,73	6,33
	10	13,62	4,03			11,43	3,44
	12	—	49,50			—	38,60
		N=71				N=65	
Carpinus	1	20,90	31,21	18,52	21,94	15,88	13,51
	2	16,17	33,81	13,94	24,50	11,42	16,84
	3	13,27	38,27	11,67	29,44	10,07	20,53
	4	9,10	40,77	8,11	32,02	7,10	22,60
	5	4,35	40,77	3,74	32,11	3,49	23,21
	6	—	39,33	—	30,37	—	22,74
	7	—	35,37	—	26,39	—	18,11
	8	5,33	37,54	5,48	28,98	5,16	21,00
	9	12,35	30,46	11,11	24,15	10,02	17,16
	10	18,83	23,15	16,72	18,63	14,60	12,86
	12	—	79,17	—	65,70	—	52,86
		N=48		N=54		N=43	
Alnus	1	20,07	14,62			14,63	8,57
	2	16,75	18,82			11,79	12,76
	3	15,49	24,73			11,38	17,55
	4	11,58	28,55			8,71	20,71
	5	5,64	29,12			4,42	21,44
	6	—	27,18			—	20,00
	7	—	22,97			—	16,64
	8	4,96	26,02			4,71	19,25
	9	12,90	22,40			10,25	16,44
	10	20,30	16,26			16,44	12,21
	12	—	56,45			—	42,61
		N=84				N=84	
Corylus	1	25,46	22,67			16,35	11,68
	2	21,63	26,34			13,03	15,22
	3	18,51	33,29			11,24	19,91
	4	12,88	36,82			8,06	22,81
	5	6,10	36,04			3,82	23,08
	6	—	33,02			—	21,16
	7	—	28,78			—	16,65
	8	5,90	32,34			5,03	19,70
	9	16,11	28,23			10,61	16,56
	10	24,78	21,39			15,36	11,68
	12	—	71,50			—	50,59
		N—80				N—88	


Corylus
C
C'
A


Carpinus
C
C'
B
B'
A

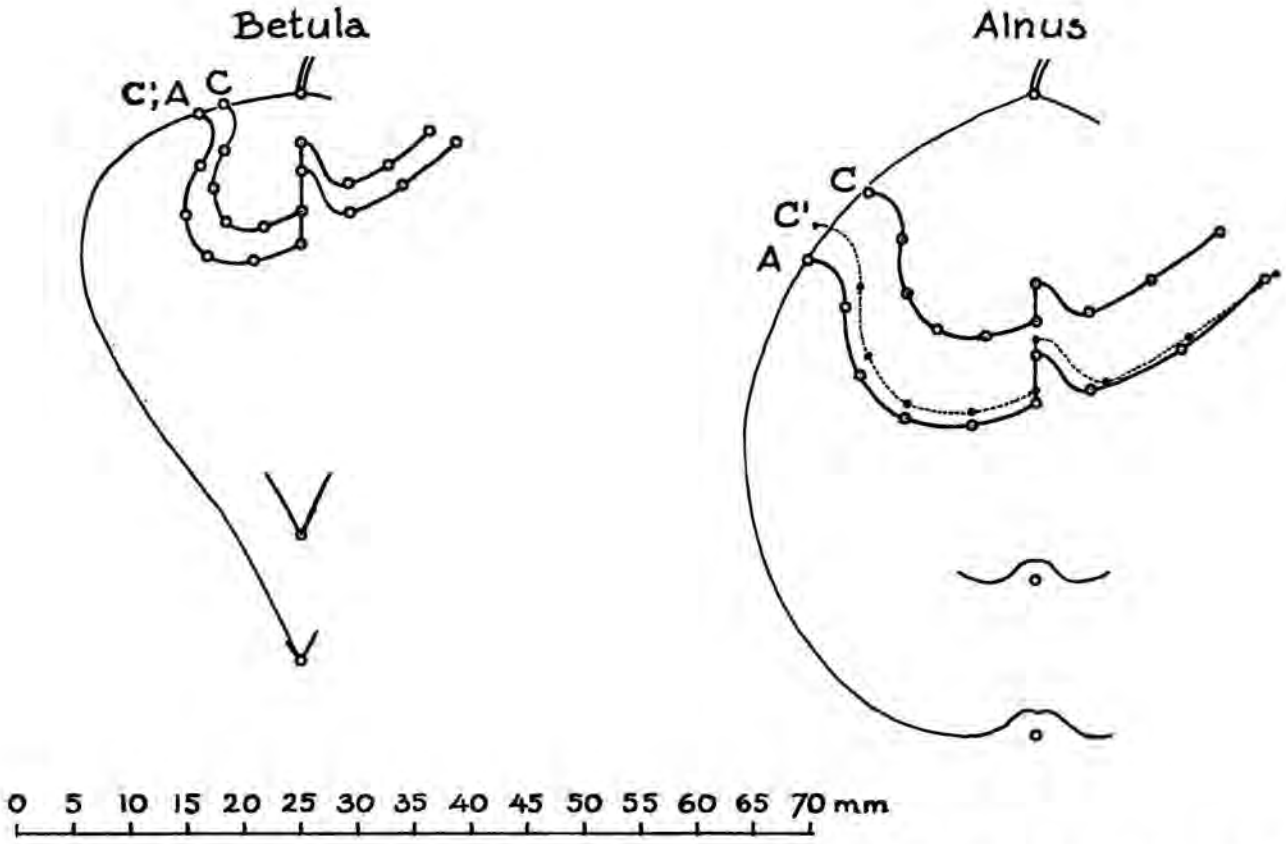


Fig. 48. Der mittlere Schnitt in drei Blattgruppen verschiedener Grössen von *Carpinus* sowie in je zwei Blattgruppen von *Corylus*, *Betula* und *Alnus*. Nur der mittlere linke Blattrand der grössten, zu Schnitt A gehörenden Blattgruppen, ist eingezeichnet. Die mit gestrichelten Linien angegebenen Schnitte B′ und C′ sind die zu den grössten Blattgruppen A zurückgeführten Schnitte der Blattgruppen B und C.

TABELLE 4

Mittlere Azimute und Winkel des Schnittes (s. Fig. 47). Weitere Erklärungen s. Text.

Pflanzenart	Nummer des Azimuts und Buchstabe des Winkels	Gruppe A	Gruppe B	Gruppe C
Betula	II	146,49		148,82
	III	236,61		237,28
	IV	71,21		71,69
	V	55,66		57,21
	γ	90.12		88,46
Carpinus . . .	II	74,40	79,38	88,24
	III	177,00	181,15	187,73
	IV	67,34	65,46	72,02
	V	46,43	48,93	48,07
	γ	102,60	101,77	99,49
Alnus	II	107,90		113,88
	III	202,81		205,86
	IV	71,00		74,78
	V	63,07		57,86
	γ	94,91		91,98
Corylus	II	93,99		100,03
	III	190,59		192,92
	IV	64,43		69,27
	V	64,65		55,09
	γ	96,60		92,89

die mittlere Blattform wiedergegeben. Die punktierten Linien, B′ und C′ in der Figur der Hagebuchen sind Vergrösserungskurven von B und C. Der Vergrösserungsfaktor von C ist der Quotient aus Blattlänge der Gruppe A und Blattlänge der Gruppe C, die Vergrösserung von B der Quotient aus Blattlänge A und Blattlänge B. Bei dieser Vergrösserung fällt selbstverständlich die Blattspitze von B bzw. die von C mit der Blattspitze von A zusammen. Für den ersten Schnitteil sind die Ergebnisse noch einmal in Fig. 49 wiedergegeben.

Die Eigenschaften dieser Schnitte, die aus allen zuvor genannten Daten hervorgehen, sind:

a. Aus den Vergrösserungen der Gruppen B und C geht hervor (Fig. 48), dass die Schnitte innerhalb der spezifischen Blattformen einander ähnlich und im Verhältnis zur Blattgrösse relativ etwa gleich weit von der Blattspitze entfernt sind. Letzteres gilt nicht ganz für die kleinsten Blätter von *Carpinus* und *Corylus*. Hier liegt der Schnitt relativ weiter von der Blattspitze entfernt als bei grösseren Blättern dieser Arten.

b. Der Winkel α (Fig. 47) — d.i. Azimut II minus Azimut I — ist konstant. Dieser Winkel wurde an dafür geeigneten Blättern bestimmt. Die Auswahl musste getroffen werden, da Azimut I bei vielen Blättern

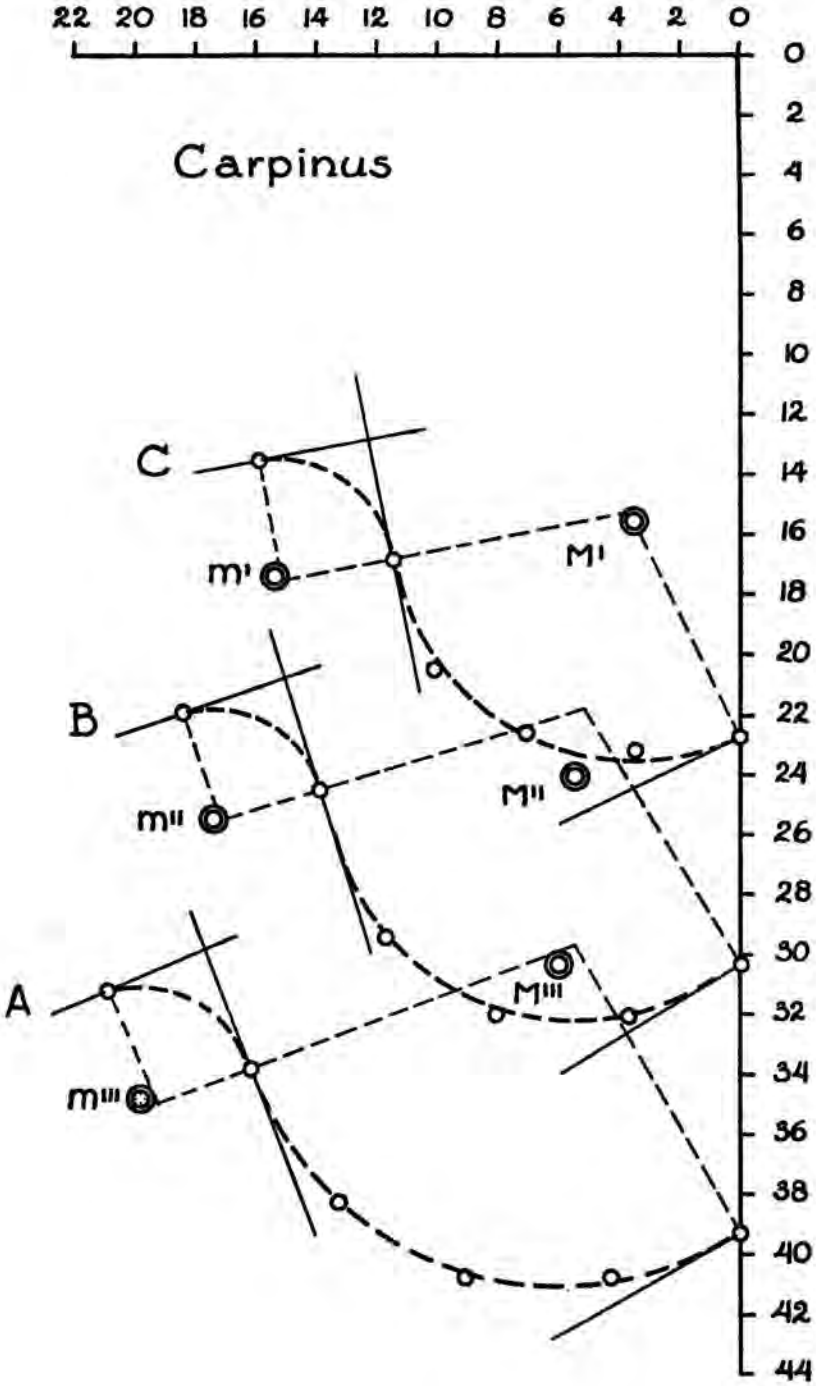


Fig. 49. Konstruktion der Mittelpunkte der Kreise in dem kleinen und dem grossen Bogen des ersten Schnitteiles in verschiedenen Blattgruppen von *Carpinus*, *Corylus*, *Betula* und *Alnus*. (s. S. 110 und 111) Erklärung s. Text.

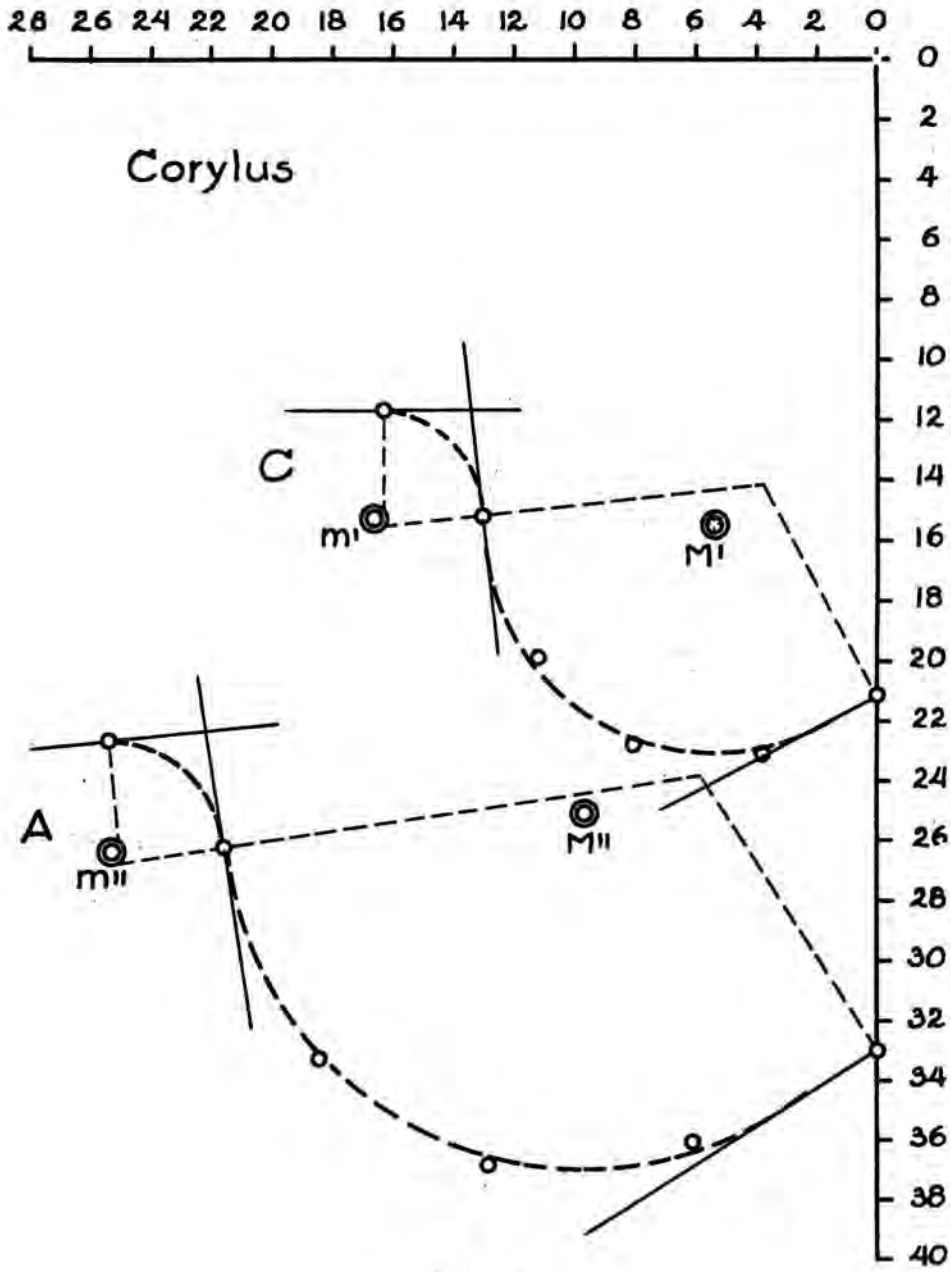
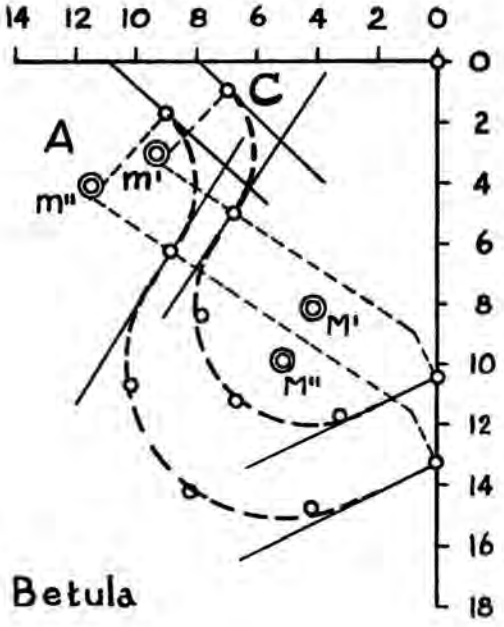

28 26 24 22 20 18 16 14 12 10 8 6 4 2 0
0 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 24 26 28 30 32 34 36 38 40
Corylus
C
m'
M'
A
m''
M''

Fig. 49


14 12 10 8 6 4 2 0
0 2 4 6 8 10 12 14 16 18
A
C
m'
m''
M'
M''
Betula

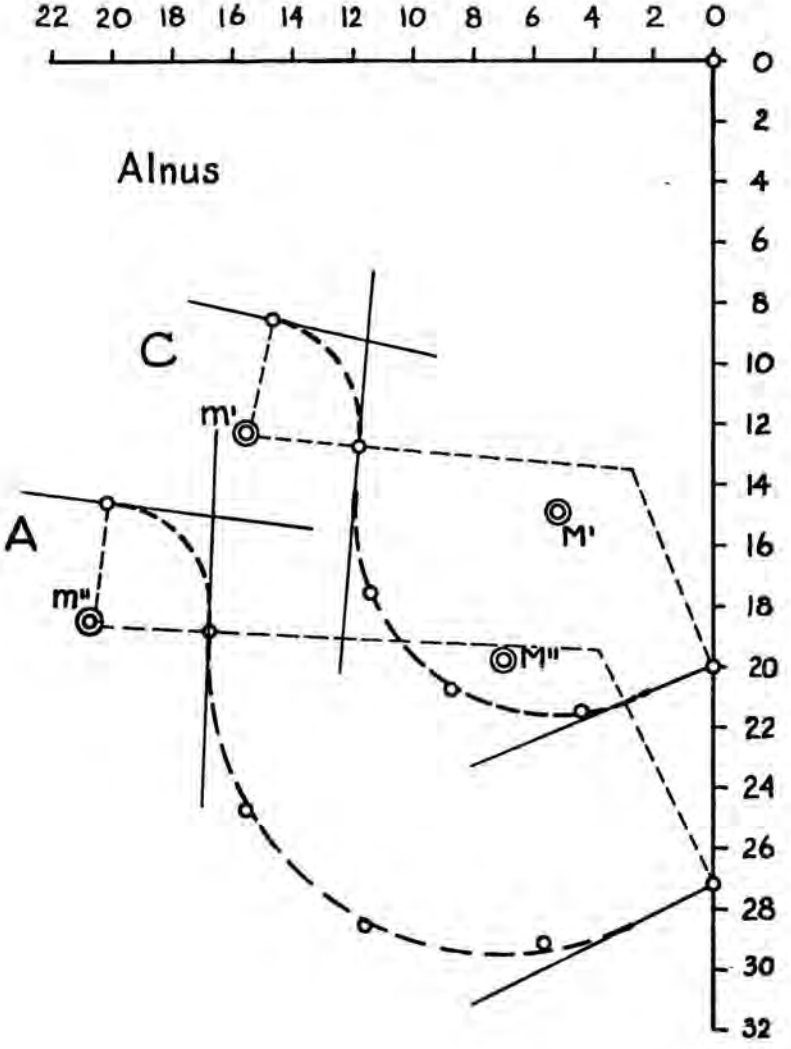

22 20 18 16 14 12 10 8 6 4 2 0
0 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 24 26 28 30 32
Alnus
C
A
m'
m''
M'
M''

Fig. 49.

wegen der Blattrandzähnchen nicht genau bestimmt werden konnte. Die ausgewählten Blätter hatten an der Anfangsstelle des Schnittes keine Blattzähnchen.

Der Winkel α ist an den Blättern der Amerikanischen Eiche im Mittel $68{,}97° \pm 6{,}53°$ und an den Blättern der Birke $69{,}58° \pm 5{,}60°$. Die Anzahl ausgemessener Blätter betrug 76 (Amerikan. Eiche) und 100 (Birke). Es besteht kein statistisch signifikanter Unterschied [1]) in diesen Winkelwerten der zwei Blattarten, weshalb ich diesen Winkel konstant nenne.

Der gefundene Mittelwert von α beträgt demnach $69{,}35° \pm 6{,}03°$.

c. Das Azimut IV können wir auch konstant nennen. Die Werte, die hierfür von den vier Pflanzenarten bestimmt wurden, sind in Tabelle 5 wiedergegeben. N gibt die Anzahl der vermessenen Blätter an. Die für die verschiedenen Blattarten bestimmten Mittelwerte zeigen keine statistisch signifikanten Unterschiede, selbst nicht die extremen Werte von *Alnus* und *Corylus*.

TABELLE 5

Die mittleren Werte von Azimut IV.

Pflanzenart	Azimut IV in zentesimale Grade	Mittlerer Fehler	N
Betula	71,45	± 17,25	135
Alnus	72,89	± 21,58	168
Corylus	67,05	± 17,25	159
Carpinus	68,00	± 19,44	146
Mittelwert aller Blätter	69,75	± 19,25	609

d. Der Radius des Anfangsbogens ist nahezu konstant. Dieser Radius wurde nicht direkt gemessen, sondern aus Fig. 49 abgeleitet, die im Verhältnis 5:1 vergrössert wurde. Auf den Tangenten am Anfangs- (1) und Wendepunkt (2) des Anfangsbogens wurden die Senkrechten errichtet. Der Schnittpunkt dieser Senkrechten ist aber nicht der Mittelpunkt des Kreises, der durch 1 und 2 geht. Es wurde nun versucht, so gut es eben möglich war, annäherungsweise den Mittelpunkt des Kreises zu finden, der durch 1 und 2 geht, aber auch die durch 1 und 2 gehenden Tangenten berührt. Der Radius dieses Kreisbogens ist für alle Blattgruppen in Tabelle 6 wiedergegeben. Er ist praktisch für alle Blätter gleich mit der Ausnahme, dass er bei den kleinsten Birkenblättern kleiner ist. Inwieweit dies letzte eine Zufälligkeit ist oder auch nicht, kann nach der hier angewandten Methode zur Bestimmung des Radius nicht gesagt werden.

Dass der Mittelpunkt m nicht mit dem Schnittpunkt der Senkrechten

[1]) Die Differenz zwischen zwei Grössen wird in diesem Artikel signifikant genannt, wenn die Chance, dass sie zufällig ist, kleiner als 5 % beträgt.

TABELLE 6

Mittlerer Radius des kleinen (r) und des grossen Bogens (R) des ersten Schnitteiles.

Pflanzenart	Gruppe	r in mm	R in mm	R relativiert zur Blattlänge der Gruppe A
Betula	A	3,44	5,16	5,16
	C	3,16	3,92	5,02
Carpinus . . .	A	3,74	10,80	10,80
	B	3,70	8,24	9,89
	C	3,96	8,00	12,00
Alnus	A	4,00	9,80	9,80
	C	3,80	7,80	10,30
Corylus	A	3,72	11,96	11,96
	C	3,60	7,56	10,58

in 1 und 2 zusammenfällt, wurde schon gesagt. Auffallend ist aber, dass m bei allen Blattgruppen und -arten in bezug auf den zuvor genannten Schnittpunkt in gleicher Weise verschoben ist. Hieraus geht einmal hervor, dass der Anfangsbogen kein absoluter Kreisbogen ist, zum anderen aber auch, dass sich die Krümmung dieses Bogens vom Anfangspunkt ausgehend allmählich bis zum Wendepunkt abschwächt, d.h. der anfangs kleine Radius wird allmählich zu einem etwas grösseren. Der idealisierte Radius ist mit r bezeichnet.

e. Der Mittelpunktswinkel γ des Anfangsbogens ist gleich dem Komplementwinkel von β. Der Winkel β ergibt sich aus der Differenz von Azimut III und II. Tabelle 4 zeigt, dass dieser Mittelpunktswinkel für die verschiedenen Blattarten variiert. Er ist am kleinsten bei den Birken- und am grössten bei den Hagebuchenblättern. Die Annahme ist offenkundig, dass dieser Mittelpunktswinkel abhängig ist von Azimut I oder was diesem Verhältnis entspricht von Azimut II. Die Differenz dieser beiden Azimute ergibt ja den konstanten Winkel α.

Von allen gemessenen Blättern ist in Fig. 50 der Winkel β (d.i. Azimuth III minus Azimut II) auf der Abszisse und Azimut II auf der Ordinate abgetragen. Die Blätter wurden nach Grösse des Azimut II in Gruppen von zehn zu zehn Grad zusammengefasst. Die Punkte geben die Mittelwerte dieser Gruppen an, die danebenstehende Zahl die Anzahl Blätter, die für den einzelnen Punkt ausgewertet wurden.

Aus Fig. 50 folgt: je grösser Azimut II – bzw. I – oder m.a.W. je grösser die basiswärts gerichtete Konvergenz des Blattrandes zum Hauptnerv am Schnittanfangspunkt ist, desto kleiner ist der Mittelpunktswinkel γ. Da γ ein Mass für die Länge des Anfangsbogens ist, ist es einsichtig, dass bei konstantem r diese Länge abnehmen muss, wenn Azimut I grösser wird.

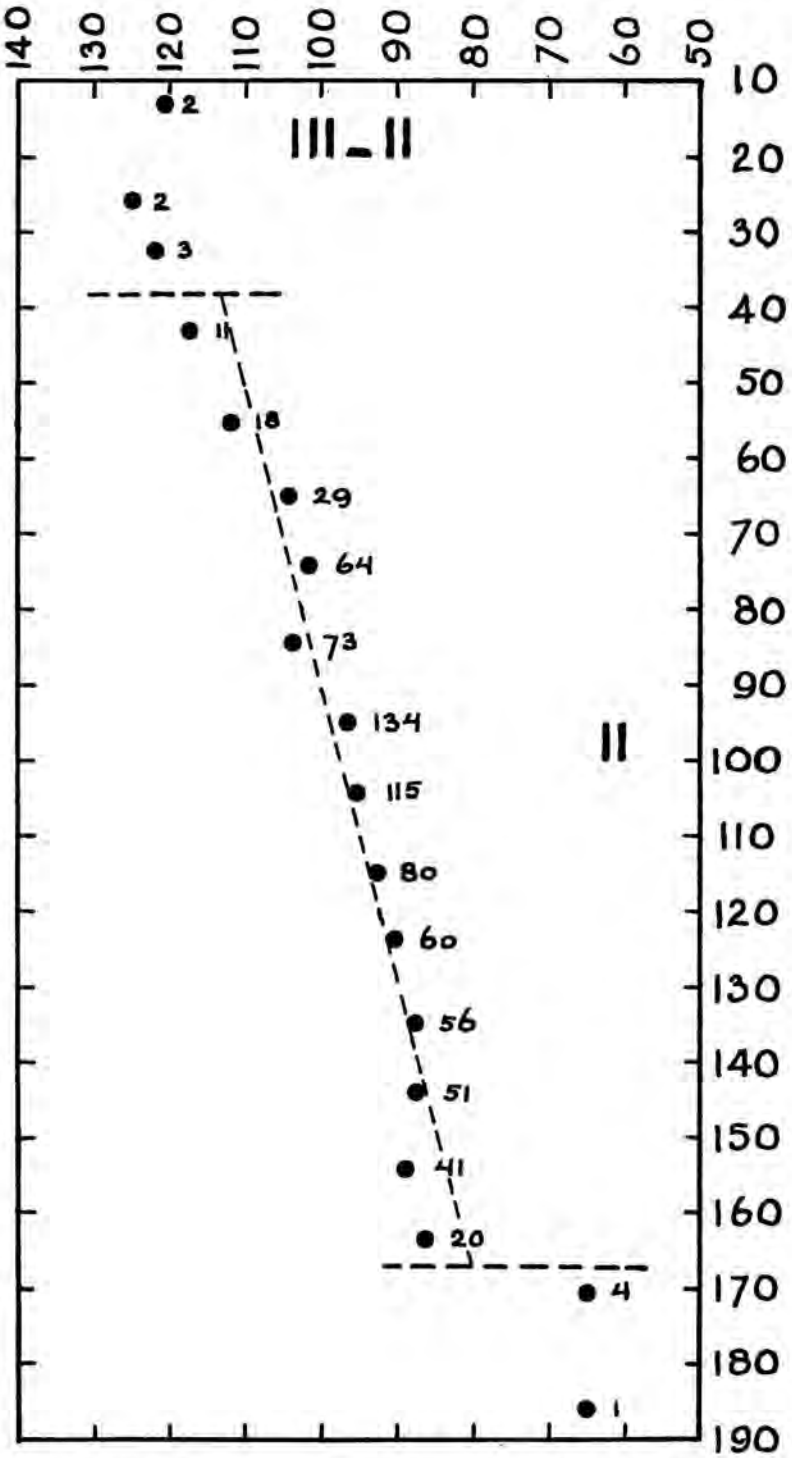


Fig. 50. Relation zwischen dem Mittelpunktswinkel γ (III–II) des kleinen Schnittbogens und Azimut II oder I. Erklärung s. Text.

f. Der Radius des grossen Bogens.

Konstruieren wir nun in analoger Weise zum Anfangsbogen einen Kreisbogen der, so gut es eben möglich ist, durch die Punkte 2, 3, 4, 5 und 6 der Fig. 47 geht und die durch 2 und 6 gehenden Tangenten berührt, so sehen wir, dass der Mittelpunkt M dieses Kreises innerhalb des von den Senkrechten in 2 und 6 gebildeten Mittelpunktswinkels liegt (Fig. 49). Hieraus geht hervor, dass der grosse Bogen – im Gegensatz zum Anfangsbogen – zu Anfang und am Ende die schwächste Krümmung hat und in der Mitte bei Punkt 4 die stärkste. Dies wird noch deutlicher durch die Lage von Punkt 4, in bezug zum idealen Kreisbogen. Punkt 4 liegt ausserhalb von diesem, wohingegen 3 und 5 nahezu regelmässig innerhalb dieses Kreisbogens liegen.

Der grosse Bogen ist daher nicht genau ein Kreisbogen, praktisch aber als solcher zu betrachten. Da Winkel α und Azimut IV konstant sind und Winkel γ nur innerhalb sehr enger Grenzen variiert, wird der Mittelpunktswinkel des grossen Bogens grösser, wenn das Azimut I grösser wird.

Der Radius R des grossen Bogens ist für jede Blattart ungefähr proportional zur Blattgrösse d.i. Blattlänge. Hierzu wurden die kleinen Blätter, wie auf S. 108 angegeben, vergrössert. Dadurch wurde ein direkter Vergleich des Radius R der kleinen Blätter mit R der grossen Blätter möglich.

Die mit dem Vergrösserungsfaktor umgerechneten Radien sind in Spalte 5 der Tabelle 6 wiedergegeben. Diese Werte sind nur Näherungswerte, da die Radien einmal nur auf indirekte Weise aus den Figuren ermittelt wurden, zum anderen die kleinen und grossen Blätter einer Pflanzenart nicht genau gleichförmig zu sein brauchen.

Vergleichen wir die Radien der grossen Bogen aller Blattarten miteinander, so wird in Fig. 49 deutlich, dass sie auch von der Blattform abhängig sind. So ist der Radius der Gruppe der grössten Birkenblätter (Blattlänge 49,50 mm) noch bedeutend kleiner als derjenige der Gruppe der kleinsten Erlenblätter (Blattlänge 42,61 mm).

Wenn wir die Lage von Punkt 1 am Blattrand kennen, können wir aus den zuvor aufgezeigten Regelmässigkeiten des Anfangsbogens Punkt 2 bestimmen und die durch diesen Punkt gehende Tangente des Anfangsbogens – die zugleich auch Tangente des grossen Bogens ist – konstruieren. Ferner wurde festgestellt, dass Azimut IV konstant ist und der grosse Bogen als Kreisbogen angesehen werden kann. Da nun Punkt 2, Azimut III, Azimut IV und die Lage des Hauptnerven gegeben sind, kann der Radius des grossen Bogens konstruiert werden. Hieraus wird ersichtlich, dass der Radius des grossen Bogens, ausser von der Blattgrösse, auch abhängig ist von der Lage des Punktes 1 am Blattrand. Dies ist auf einfache Weise zu verdeutlichen an sehr grossen Birkenblättern, auf denen der Anfangspunkt des Schnittes der Blattspitze bedeutend näher kommt als dies bei normalen kleineren Blättern dieser Pflanzenart der Fall ist (Fig. 51). Je weiter der Abstand zwischen Schnittanfang und Hauptnerv, desto grösser ist der Radius des grossen Bogens.

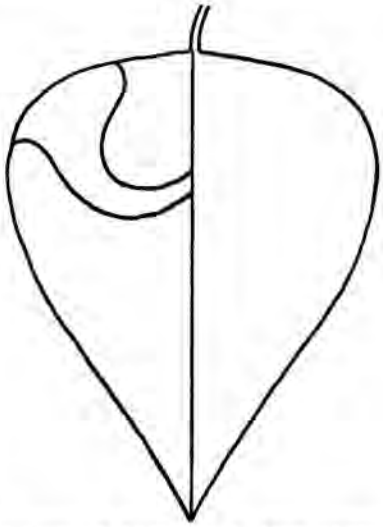


Fig. 51. Zwei Formen des ersten Schnitteiles in Birkenblättern. Der am nächsten bei der Blattbasis liegende Schnitt ist der normale Schnitt, der andere kommt nur in sehr grossen Birkenblättern vor.

g. Die Länge der Hauptnervkerbe ist die Ordinatendifferenz der Punkte 6 und 7. Sie ist für die verschiedenen Pflanzengruppen in Tabelle 7 wiedergegeben. Hieraus folgt, dass die Kerblänge nicht abhängig ist von der Blattlänge.

TABELLE 7

Mittlere Länge der Hauptnervkerbe

Pflanzenart	Gruppe	Kerbelänge
Betula	A	6,34
	C	6,00
Carpinus . . .	A	3,96
	B	3,98
	C	4,63
Alnus	A	4,21
	C	3,36
Corylus	A	4,24
	C	4,51

Da die Birkenblätter die längsten Kerben aufweisen und den dünnsten Hauptnerv innerhalb dieser Vergleichsgruppen haben, möchte man vielleicht hier einen Zusammenhang sehen. Die Beziehungen sind aber offenbar komplizierter; denn sonst müssten die Blätter der kleinsten Gruppe innerhalb einer Pflanzenart auch längere Kerben haben als die Blätter der grössten Gruppe. Dies trifft nur für Hagebuche und Hasel zu, nicht aber für Birke und Erle.

Die Variation der Kerblänge wurde nicht weiter untersucht.

h. Der zweite Schnitteil.

Wie aus der Fig. 48 hervorgeht läuft der Endbogen zwischen den Punkten 8 und 10 ein wenig gegenüber der Linie von 5 und 6 distalwärts versetzt in deren Richtung weiter. Der zurücklaufende Schnitt zwischen 7 und 8 ist daher ungefähr gleich lang wie die Hauptnervkerbe.

Die Azimute V in Punkt 9 sind für die verschiedenen Blattarten nur schwer miteinander zu vergleichen, da die Lage von Punkt 9 abhängig ist vom Abstand zwischen 8 und 10. Dieser Abstand bedingt wahrscheinlich auch den Grad der Krümmung des Endbogens.

Durch Unterschieben eines zweiten Blattes während der Anfertigung des Endbogens konnte gezeigt werden, dass das Weibchen diesen Schnitteil bedeutend verlängern kann. Die Krümmung der Verlängerung des Endbogens ist meistens noch geringer als die Krümmung dieses Schnittes am ersten Blatt (Fig. 52a und b).

Das Variieren des Schnittes in Abhängigkeit zur Blattgrösse und anderen Eigenschaften des Blattes finden wir auch bei anderen Blattrollkäfern.

So wird der „einfache" Schnitt von *Apoderus coryli* bei grossen Blättern weiter von der Blattbasis entfernt angelegt als bei kleineren Blättern. Ausserdem führt dieser Käfer bei dicken Blättern den „doppelten" Schnitt durch und bei dünnen nur den „einfachen". Der „doppelte" Schnitt ist stets sehr kurz (siehe DAANJE, 1957).

Attelabus nitens schneidet von kleinen Blättern ein relativ grösseres Blattstück ab als von grösseren. Bei den grössten Blättern ist die Länge des losen Blatteiles nicht über 13 cm (DAANJE, 1957).

Bei *Deporaus tristis* wurde die Relation von Schnitt und Blattgrösse in solcher Weise bestimmt dass die Rollen nicht entrollt zu werden brauchten. Dies geschah, um die kleine Kolonie bei Auby nicht unnötig zu dezimieren. Um einen Eindruck von der Blattgrösse zu bekommen, wurde die Länge des fünften Blattnerven gemessen (siehe Fig. 33a). Dieser Blattnerv ist der einzige, der an den gerollten Blättern immer messbar ist, selbst dann noch, wenn der fünfte Blattlobus um die Rolle gewunden wurde. Es wurde dann ferner der grösste Abstand zwischen Schnitt und Blattbasis bestimmt. Als Korrelationskoeffizienten für diese Grössen wurde der Wert $+0{,}70 \pm 0{,}05$ gefunden. Für diese Bestimmung wurden 103 Blätter vermessen. Die gemessenen Abstände vom Schnitt zur Blattbasis variierten von 2 mm bis 39 mm, die Länge des fünften Blattnerven von 9 mm bis 60 mm.

An Stelle des grössten Abstandes von Schnitt und Blattbasis hätte auch der Abstand vom Anfangspunkt des Schnittes bis zur Blattbasis gemessen werden können. Dies scheint zunächst auch empfehlenswerter zu sein, da der Käfer wahrscheinlich den Schnittabstand bei seiner Orientierung nach der Länge des ersten Blattlobus bestimmt. Diesem steht aber entgegen, dass mit ebenso grosser Wahrscheinlichkeit der Schnittabstand während des Schneidens korrigiert wird. Hat der Käfer beim

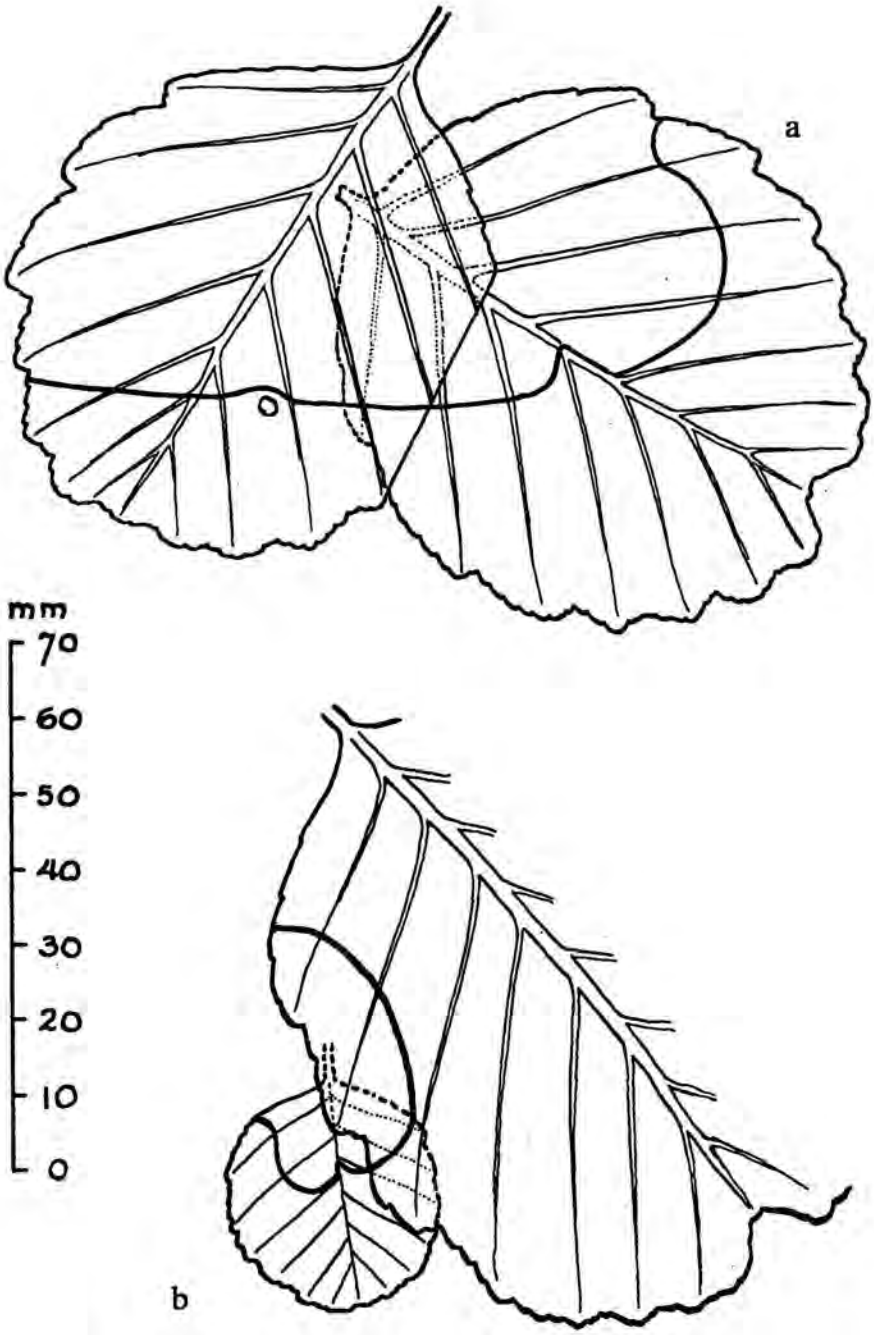


Fig. 52. Zwei Beispiele für die Fortsetzung des zweiten Schnitteiles in einem untergeschobenen Blatt.

Durchschneiden eines Nerven Schwierigkeiten, so wird er offensichtlich veranlasst, den folgenden Schnitt weiter distalwärts auszurichten. Dadurch nimmt die Krümmung des Schnittes ab, und der folgende Nerv wird weiter von der Blattbasis entfernt erreicht als der vorhergehende. Wenn nun dieser Nerv wiederum beim Schneiden Schwierigkeiten bereitet, kann der weitere Schnitt einmal in entsprechender Weise wie zuvor ausgerichtet werden, zum anderen kann der Käfer auch den Schnitt vor einem solchen Nerven ein Stückchen distalwärts versetzen (Fig. 34b und d), bis die Dicke des Nerven keine zu grossen Schwierigkeiten mehr bereitet.

Ferner besteht noch eine Relation von Länge des fünften Blattnerven und Gesamtlänge der Schnittkurve. Der Schnitt kann vor dem vierten oder vor dem fünften Blattnerv oder in der Nähe des Blattrandes enden oder auch nach dem dritten, dem vierten oder fünften Nerv. Der aus 97 Blättern gefundene Korrelationskoeffizient zwischen den beiden genannten Grössen beträgt $+0{,}38 \pm 0{,}09$. Da er klein ist, mag dies höchstens anzeigen, dass die Weibchen die „Neigung" haben von grösseren Blättern weniger Blattlappen für die Rolle zu verarbeiten als von kleinen Blättern.

An Hand der zuvor aufgezeigten Regelmässigkeiten des Schnittes soll nun versucht werden zu deuten, wie eine solche Schnittkurve bei *Deporaus betulae* zustande kommt.

Am Anfang des Schnittes nimmt der Käfer in bezug auf den Blattrand eine spezifische Stellung ein (siehe S. 57). Hieraus resultiert die Konstanz des Winkels α.

Der Radius des Anfangsbogens, der ebenso konstant genannt wurde, ist der kleinst mögliche Radius, der bestimmt wird von der Körpergrösse des Käfers und seinem Festhalten am Blattrand. Dies ist wie folgt zu erklären.

Die Ebene, in der die Kiefer schneiden, steht ungefähr senkrecht zur Körperachse; hieran kann der Käfer wenig ändern. Wenn der Schnitt nun weitergeführt wird, muss der Käfer seinen Körper drehen. Der Drehpunkt dieser Bewegung kann aber nur die Rüsselspitze sein d.h. die Mitte der Kieferschnittebene. Hieraus ergibt sich, dass der Käfer bei absolut konstanter Krümmung des Anfangsbogens gezwungen wäre, sein am Blattrand verankertes Hinterbein über diesen hinausragen zu lassen. Da der Käfer aber mit diesem Bein am Blattrand festhält, muss die Krümmung des Anfangsbogens zwangsläufig etwas schwächer werden, wie ja auch bei der Bestimmung des Radius r deutlich wurde. Aus dem hiergesagten geht deutlich hervor, dass r in Abhängigkeit steht zur Körpergrösse des Tieres und seiner Stellung am Blattrand. Für jeden Käfer ist also der Radius des Anfangsbogens nur ein einzig möglicher. Bögen mit kleineren Radien – wie z.B. der zurücklaufende Schnitt – können nur dann zustande kommen, wenn der Käfer seinen Körper unbehindert um die Rüsselspitze drehen kann, d.h. wenn er seine Beine auch seitwärts versetzen kann.

Der Mittelpunktswinkel γ und die damit übereinstimmende Länge des

Anfangsbogens wird kleiner oder grösser wenn Azimut I zunimmt oder abnimmt. Da Azimut IV konstant ist – allerdings kommen mittlere Fehler von ± 19,25 Grad vor –, dürfen wir annehmen, dass der Käfer sozusagen danach strebt, den Hauptnerven unter diesem konstanten Winkel zu schneiden. Das Ende des Anfangsbogens weist bei grossem Azimut I in entgegengesetzter Richtung gegenüber dem Ende des grossen Bogens vor dem Hauptnerven. Bei einem, dem Tier in dieser Schnittphase zuzusprechenden Streben zum Hauptnerven, muss daher begreiflicherweise der Anfangsbogen verkürzt werden, wenn Azimut I zunimmt. Diese Verkürzung kann aber nicht bis zur völligen Aufgabe des Anfangsbogens gehen, da derselbe – wie später noch ausgeführt wird – für das Aufrollen des Blattes von Bedeutung ist.

Umgekehrt ist auch von Bedeutung, dass der grosse Bogen nicht zu einer geraden Linie wird (S. 184). Dies kann aber bei den Blättern mit kleinem Azimut I dadurch ausgeglichen werden, dass der Anfangsbogen etwas weiter geführt wird und sich dadurch Azimut III vergrössert. Auf diese Weise wird das Weibchen den „Anforderungen" des Anfangsbogens und denen des grossen Bogens „gerecht".

Den grossen Bogen muss das Weibchen zwischen Punkt 2 und Hauptnerv und zwischen Azimut III und Azimut IV oder – mit Rücksicht auf den Anfangsbogen – zwischen Punkt 1 und Hauptnerv und zwischen den Azimuten I und IV einpassen. Es liegt auf der Hand anzunehmen, dass der Käfer die Gegebenheiten hierfür „in sich aufgenommen" hat bei dem Lauf über den Hauptnerven und dem daran anschliessenden Seitwärts-Lauf während der Orientierung. Hierfür sprechen folgende Argumente.

Der Schnitt wird in völliger Dunkelheit normal ausgeführt. Auch kann man ein Blatt, auf dem ein Käfer schneidet mit Blatteilen so abdecken, dass nur der im Augenblick vom Käfer behandelte Blattabschnitt sichtbar bleibt. Wenn man nun die Blatteile gleichmässig mit dem schneidenden Käfer verschiebt, so wird die Schnittkurve doch normal.

Orientiert sich ein Weibchen auf Seitennerven eines grossen Blattes und werden die letzten Orientierungsgänge mehrere Male hintereinander auf demselben Seitennerv durchgeführt, dann sehen wir, dass der erste Schnitteil in genau analoger Weise zur Orientierung auf einem Hauptnerven zwischen Blattrand und Seitennerv eingepasst wird (Fig. 36). Wurden die Orientierungsgänge aber auf immer anderen Seitennerven durchgeführt, dann ist der Käfer schlecht orientiert. In solchen Fällen ist die Chance eines normalen Schnittes gering. Solch anomaler Schnitt hat – mit Ausnahme des Anfangsbogens – ungefähr die Form eines gleichmässigen Kreisbogens, dessen Anfang und Ende auf dem Blattrande nahe beieinander liegen (Fig. 53). Auch auf kleinen Blättern können wir solche regelwidrigen Schnittkurven finden, wenn die Orientierungsgang nachlässig auf einem Seitennerv oder nur einmal ausgeführt wurde.

Nach der Orientierung auf einer künstlich angebrachten Blattfalte

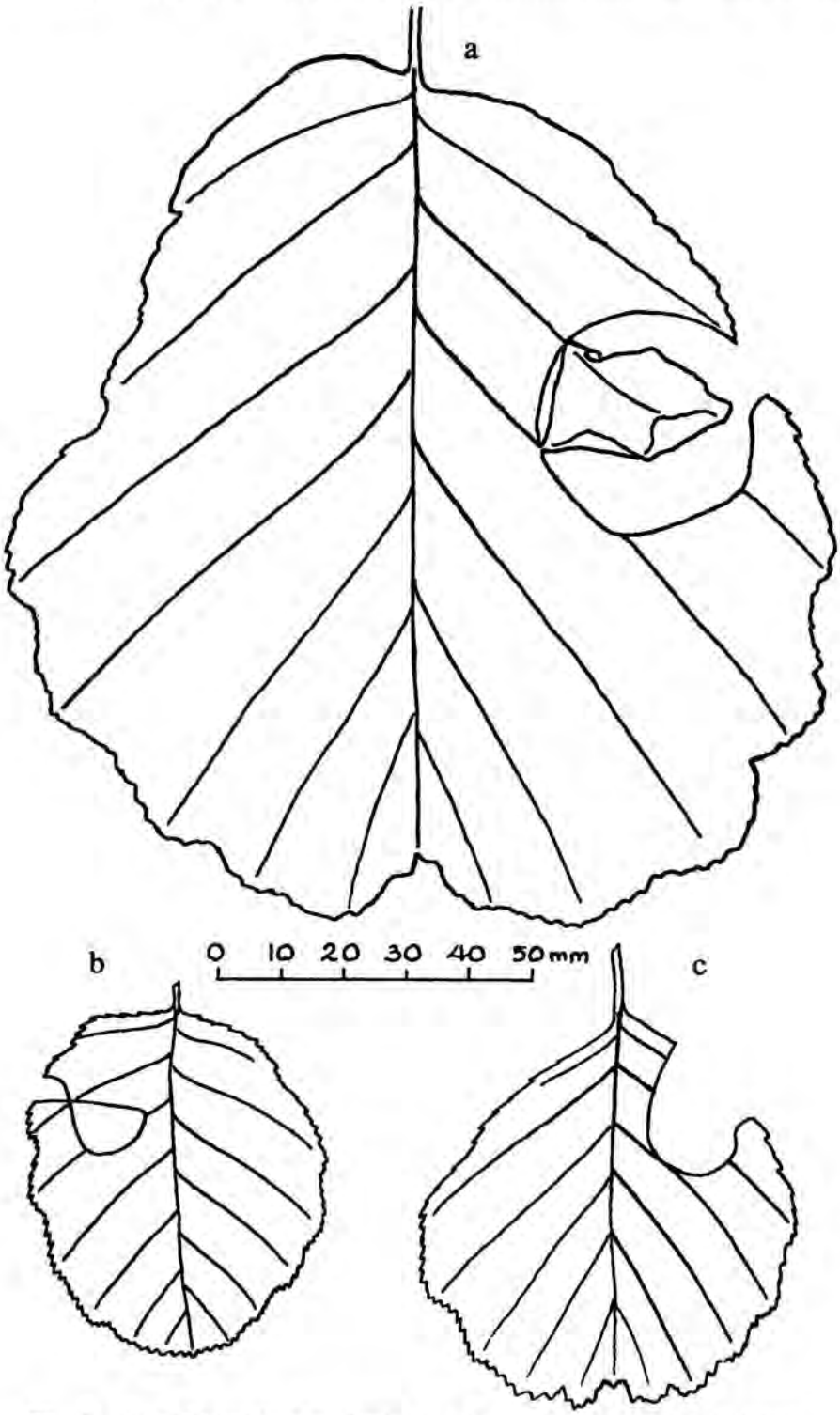


Fig. 53. Drei Beispiele von „kreis"-förmigen Schnitten in Erlenblättern.

(Fig. 39b und c) wurde der Schnitt zwischen Blattrand und künstlichem Hauptnerv eingepasst.

Während des Schneidens kann man ein zweites Blatt so überschieben, dass der Käfer gezwungen ist, auf diesem Blatte weiterzuschneiden (siehe auch S. 117). Das zweite Blatt wurde an den Rändern abgeschabt und dann fest auf das erste gedrückt. Die beiden Blätter verkleben dann so miteinander dass es dem Käfer nicht mehr möglich ist sich zwischen diesen beiden Blättern zu bewegen. Durch das Abschaben wird ferner ein allmählicher Übergang vom ersten zum zweiten Blatt erreicht und somit wird die Möglichkeit einer Schnittänderung durch die Übergangsstelle sehr gering. Das Ergebnis dieser Versuche ist, dass der Schnitt auf dem zweiten Blatte – abgesehen von der Hauptnervkerbe, die auf S. 125 besprochen wird – fortgesetzt wird, wie er auf dem ersten wäre fortgesetzt worden. Man vergleiche die Figuren 54a und b, wobei die Hauptnervkerbe zunächst ausser Betracht gelassen werden muss.

Oksenov (1946) der nach Buck (1952), entsprechende Versuche ausgeführt hat, bekam die gleichen Ergebnisse. Da dieser Autor die Orientierungsgänge kaum gesehen hat, konnte er seine Ergebnisse nicht in einem solchen Zusammenhang betrachten.

Schliesslich ist es wahrscheinlich, dass der Schnitt geradlinig wird, wenn kein Orientierungsgang vorgenommen wurde. Hierfür habe ich zwei Beispiele, von denen ich das eines seltsam handelndes Weibchens anführen

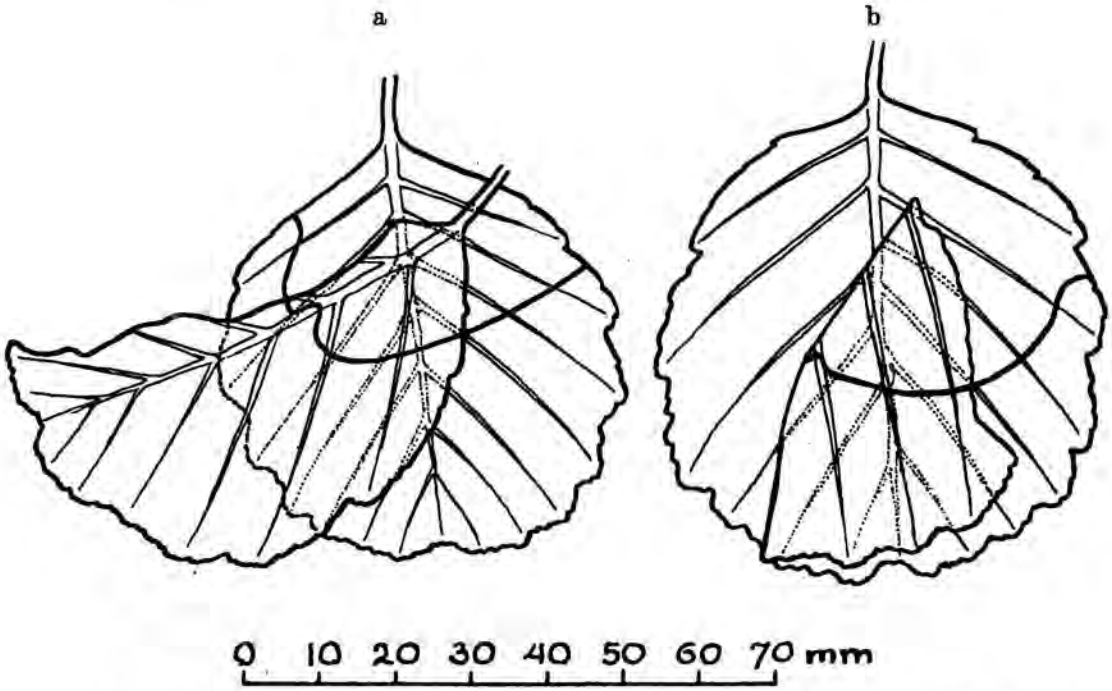


Fig. 54. Zwei Beispiele für die Verschiebung der Hauptnervkerbe mittels eines zweiten untergeschobenen Blattes. Erklärung s. Text.

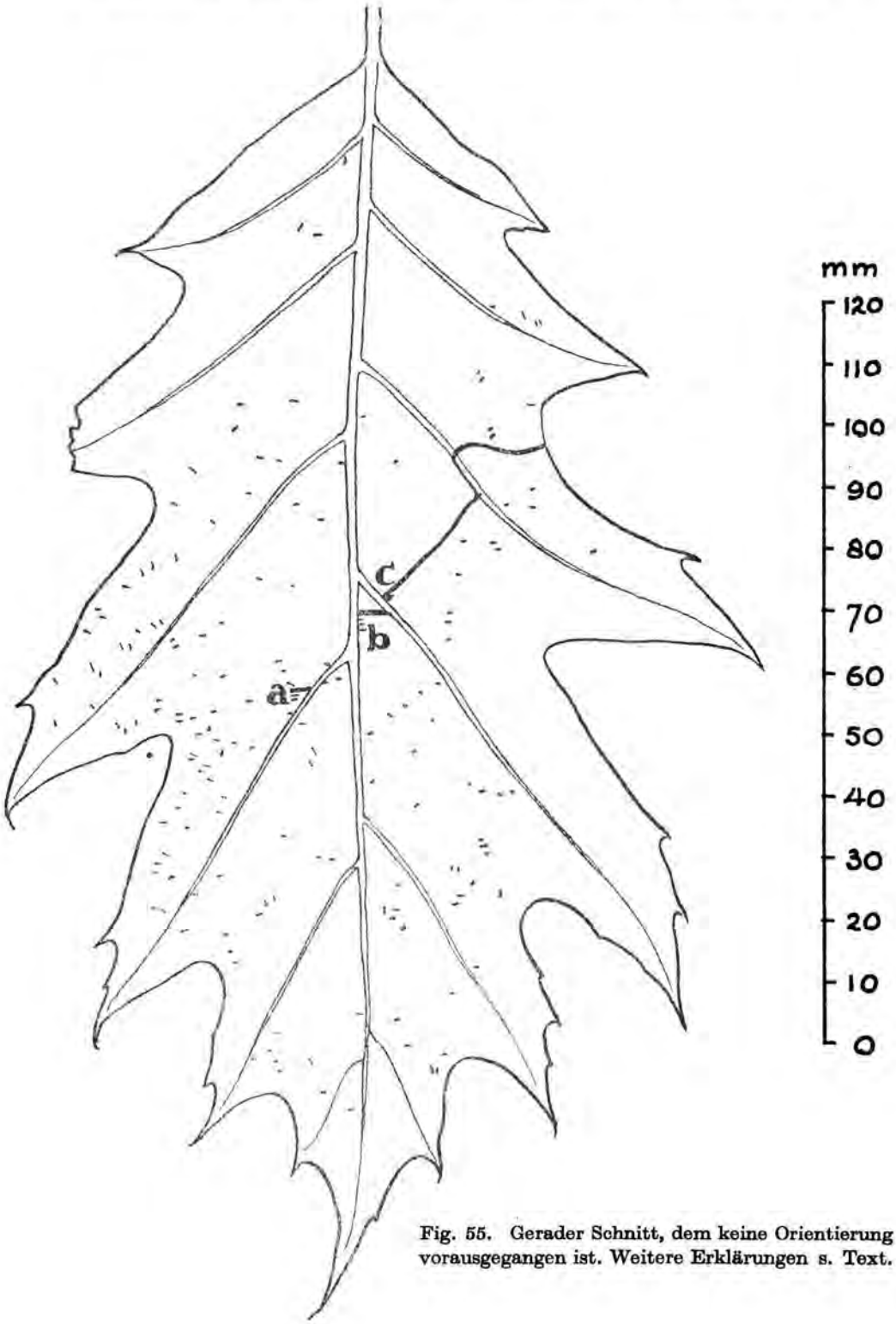
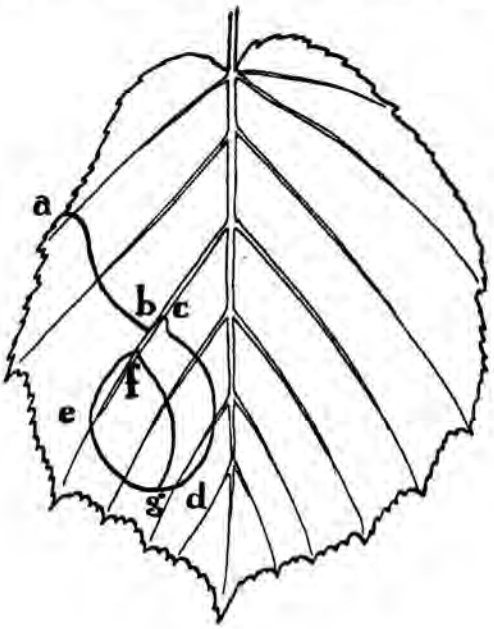


Fig. 55. Gerader Schnitt, dem keine Orientierung vorausgegangen ist. Weitere Erklärungen s. Text.

will. Dieses Weibchen biss an stets wechselnden Stellen in das Blatt einer Amerikanischen Eiche. Obwohl der Käfer etwa 150 kleine Schlitze in das Blatt biss, konnte ich nicht entscheiden, ob dies Fressversuche waren. Wie in Fig. 55 wiedergegeben, wurde dann von Punkt a aus ein kleiner, gerader Schnitt bis zu einem Seitennerven angelegt. Bei b geschah dann das gleiche und bei c wurde diese seltsame Handlung ein drittes Mal wiederholt. Im letzten Falle war der Schnitt 22 mm lang und wie die vorherigen geradlinig. Am Ende des Schnittes c wurde am Seitennerv eine Hauptnervkerbe angebracht. Danach wurde der zurücklaufende Bogen geschnitten und der Schnitt am Blattrand beendigt.

Die zuvor genannten Argumente rechtfertigen wohl den Schluss, dass bei dem Laufen über den Hauptnerv und dem daran anschliessenden Seitwärts-Lauf während der Orientierung das Weibchen „in sich aufnimmt", in welchem Masse Blattrand und Hauptnerv konvergieren und in welchem Abstand der Anfangspunkt des Schnittes vom Hauptnerven liegt. Ferner scheint mir hieraus deutlich zu werden, dass der Käfer diese Perzeptionen für relativ lange Zeit „festhalten" kann. Diese Masse kann ein Weibchen aber verlieren, wenn es während des Schneidens gestört wird. Infolge einer solchen Störung kann der Schnitt auf völlig abweichende



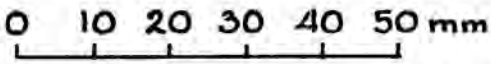


Fig. 56. Ein Weibchen von *Deporaus betulae* wurde dadurch in Verwirrung gebracht, dass das Blatt plötzlich vom Licht in die Finsternis gebracht wurde. Der Schnitteil a, b wurde bei Licht, der Rest in der Finsternis angebracht.

Art fortgeführt werden. Figur 56 gibt hierfür ein Beispiel. Nachdem der Schnitt a–b angefertigt war, wurde das Blatt mit dem Käfer abrupt in völlige Dunkelheit gebracht. Während des kurzen Transportes liess das Weibchen vom Schnitt ab, setzte ihn aber in der Finsternis fort, wie in Fig. 56 eingetragen von b über c, d, e, f nach g. Bei einer vorsichtigen Versetzung vom Licht zur Dunkelheit wurden die Schnitte aber auf normale Weise zu Ende geführt.

BUCK (1952) hat über das Anfertigen des grossen Bogens eine ganz andere Meinung, die darauf hinausführt, dass der grosse Bogen von der Stärke und der Zahl der Seitennerven, die durchgeschnitten werden, abhängt. Der Autor sagt, dass der grosse Bogen des Schnittes sich nicht gleichmässig biegt, sondern auf den Seitennerven einen Knick aufweist, der durch das schwierige Schneiden dieser Nerven verursacht wird. Obgleich der Schnitt in einem Teil der Blätter in der Tat einen Knick aufweist, ist dies nach meinen Beobachtungen nicht die Regel. Von diesen Knickstellen ausgehend folgert BUCK, dass der grosse Bogen sich wohl biegen *muss*, er erklärt aber nicht, warum der zweite Schnitteil, der doch auch durch ähnliche Seitennerven läuft, viel weniger oder fast nicht gebogen ist. Mit aus dem Grunde, dass BUCK die Orientierungsgänge nicht gesehen hat und sie sogar leugnet, muss er wohl zu dieser falschen Schlussfolgerung kommen.

Wenn man aus einem grossen Blatt der Amerikanischen Eiche die Form eines Birken- oder Hagebuchenblattes schneidet, so dass ein Seitennerv als Hauptnerv wirkt und keine weiteren Nerven vorkommen, ist der Schnitt des Weibchens derselbe als bei echten Birken- oder Hagebuchenblättern. Dies zeigt eindeutig an, dass die Anzahl und die Stärke der Seitennerven überhaupt keinen Einfluss auf die Krümmung des grossen Bogens ausüben. Der Knick auf den Seitennerven ist Nebensache, eher eine Ausnahme als die Regel.

Die Hauptnervkerbe.

Die Hauptnervkerbe wird auch auf Blättern normaler Dimensionen nicht immer, und nicht immer nur am Hauptnerv, ausgeführt. Dies ist merkwürdig, denn, wie auf S. 120 gesagt wurde, hat sich der Käfer bei der Orientierung die Entfernung zwischen Anfangspunkt des Schnittes und Hauptnerv „ins Gedächtnis geprägt". So könnte er „wissen", wann der Schnitt am Hauptnerv angekommen ist.

Manchmal hat diese „Erinnerung der Entfernung" etwas Einfluss auf die Stelle der Kerbe, dieser Einfluss ist jedoch normalerweise von sehr geringer Bedeutung. Ein Beispiel hierfür stellt der oben schon behandelte Fall in Fig. 36 dar. Diese Figur sagt jedoch nicht alles, da auch eine Kerbe in dem Hauptnerv angebracht ist. Ausgeprägter sind denn auch die Fälle, in denen die Kerbe an dem Seitennerv, auf den orientiert wurde, und nicht an dem markanten Hauptnerv angebracht ist (Fig. 57).

Die Stelle der Kerbe hängt nicht vom Verlauf des Schnittes ab, sondern wird von Reizen des Hauptnervs ausgelöst. Wenn man z.B. einen Hauptnerv eines zweiten Blattes unterschiebt, kann man erreichen, dass die Kerbe an einer willkürlichen Schnittstelle ausgeführt wird, manchmal

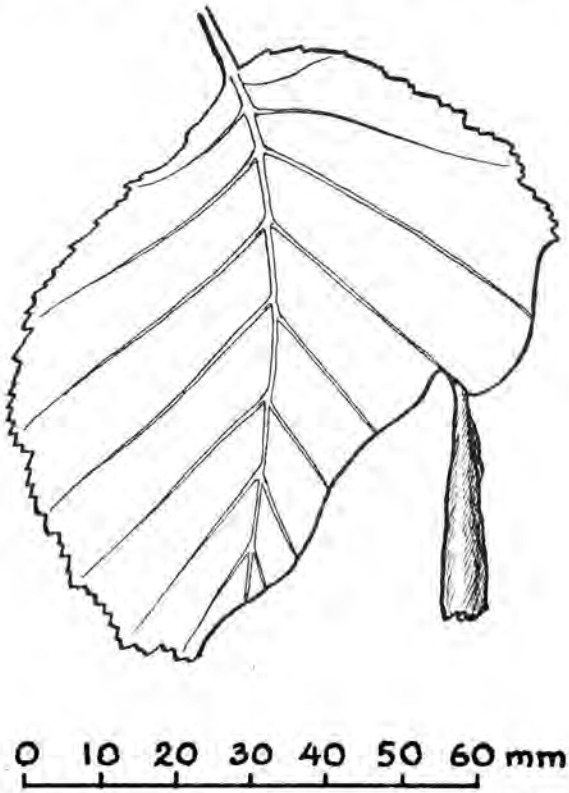


Fig. 57. Beispiel von einer auf einem Seitennerv angebrachten Hauptnervkerbe.

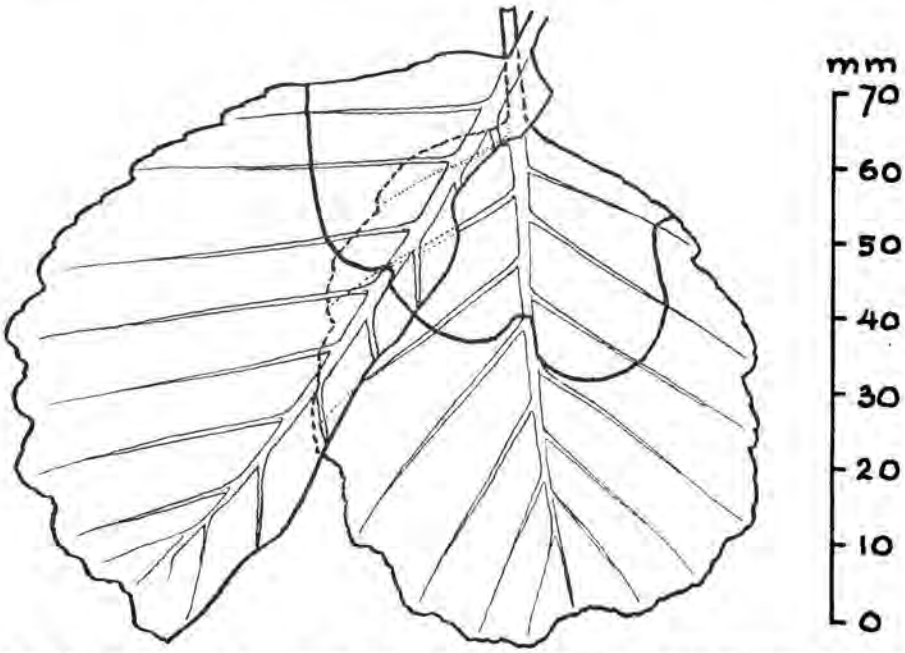


Fig. 58. Eine zweite Hauptnervkerbe ist in den Hauptnerv eines untergeschobenen Blattes geschnitten.

nur auf dem untergeschobenen Hauptnerv (Fig. 54a) manchmal auf dem Hauptnerv beider Blätter (Fig. 58). Welcher der Reiz ist, der vom Hauptnerv ausgeht, habe ich nicht mit absoluter Sicherheit feststellen, wohl aber mit einiger Wahrscheinlichkeit anzeigen können. Sofort nachdem der Käfer beim Schneiden gegen den Hauptnerv stösst, d.h. also, bevor er in den Hauptnerv gebissen hat, dreht er sich um, um die Kerbe zu schneiden. Hieraus folgt, dass die Holzgefässe des Hauptnerven, die mehr verholzt sind als die der Seitennerven, diesen Reiz nicht ausmachen können. Ebensowenig kann die Dicke des Hauptnervs hierfür verantwortlich gemacht werden. Einen Hinweis hierfür haben wir, wenn wir den Hauptnerv aus der Blattunterseite wegschneiden. Das Tier versucht dann doch eine Kerbe in die übrig gebliebene dünne Oberschicht des Nerven zu schneiden.

Weiterhin ist auch die eventuelle visuelle Wahrnehmung des Nerven bedeutungslos, denn auch wenn man diesen Nerv mit einem Blattstreifen bedeckt, wird doch die Kerbe an diesem Nerv angebracht.

Demzufolge bleibt kein anderer Reiz übrig als der des Geschmackes. Für den Menschen gibt es tatsächlich einen Geschmacksunterschied zwischen Hauptnerv und Seitennerv. Der erste ist weniger bitter und süsser als die Seitennerven. Auch sind die Nerven an der Basis weniger bitter und süsser als an der Spitze. In ähnlicher Weise gibt es einen Unterschied zwischen dem Blattgewebe nah bei dem Hauptnerv und nah bei den Seitennerven. Der Geschmacksunterschied ist jedoch nicht absolut, sondern relativ. So lässt sich erklären, dass die Kerben ausser an dem Hauptnerven auch gelegentlich an den Seitennerven angebracht werden.

Dass der Geschmack des Blattes von Einfluss ist, geht wahrscheinlich auch hieraus hervor, dass, wenn man ein viel bittereres Blatt von *Prunus padus* L. unterschiebt, das Weibchen seine Tätigkeit einstellt, sobald es einige Millimeter in dieses Blatt geschnitten hat.

Buck (1952) hat auf 46 Blättern der Buche die Nervenstärke an der Schnittstelle bestimmt und gleichzeitig jeweils den Winkel (an der Seite der Blattbasis) gemessen, unter dem der Schnitt die Nerven trifft. Diese Angaben Bucks sind in Fig. 59 wiedergegeben (Fig. 45 bei Buck). Er schliesst aus seinen Beobachtungen: „Von einer bestimmten Stärke des getroffenen Nerven an wächst mit der Grösse des Auftreffwinkels die Wahrscheinlichkeit, dass dieser Nerv vom Käfer nicht durchschnitten (d.h. gekerbt) wird".

Es wurde schon eher darauf hingewiesen, dass die Dicke des Nerven in oder vor dem Moment, in dem der Käfer die Kerbe anfängt, nicht durch das Tier wahrgenommen wird. Auch Buck erscheint es unwahrscheinlich, dass die Nervenstärke den Reiz für das Durchschneiden oder Kerben des Nerven ausmacht. Darum müsste in der graphischen Darstellung Bucks die Nervendicke durch den Geschmack des Nerven, und vermutlich des unmittelbar hieran grenzenden Blattgewebes, ersetzt werden. Aus der graphischen Darstellung Bucks und aus meinen Beobachtungen und

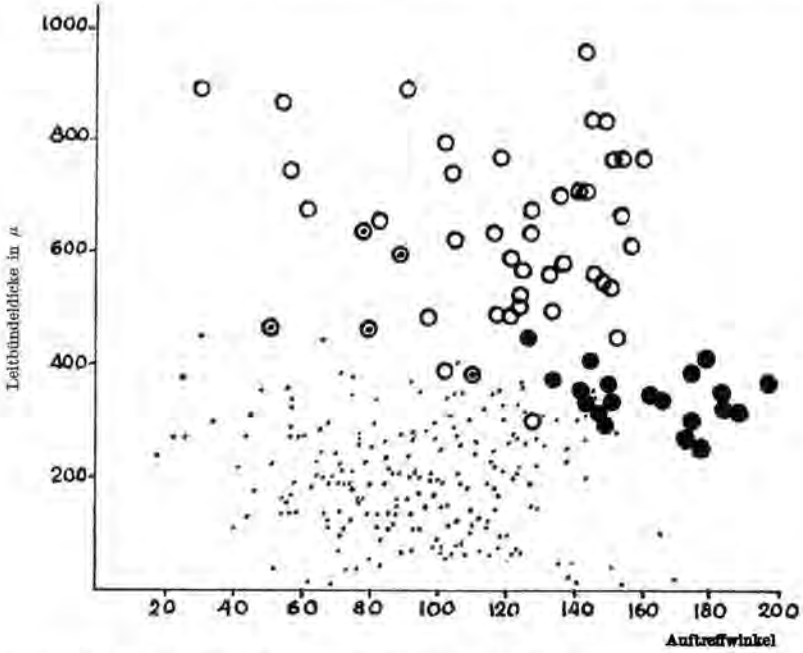


Fig. 59. Relation zwischen der „Hauptnervkerbe" und dem Winkel, unter dem der Schnitt einen Nerv trifft. Kleine Punkte stellen durchgeschnittene Seitennerven dar, offene Kreise Hauptnervkerbungen auf Hauptnerven, Kreise mit einem Punkt durchgeschnittene Hauptnerven und schwarze Kreise Hauptnervkerben in Seitennerven. Nach Buck, 1952 (Abb. 45). Weitere Erklärungen s. Text.

Versuchen lässt sich die Schlussfolgerung ziehen, dass die Kerbe wahrscheinlich hauptsächlich von der relativen Süsse des Nerven und in geringerem Masse von dem Winkel, unter dem der Schnitt den Nerv trifft, abhängt. Schliesslich ist für die Kerbe der Abstand zwischen dem Anfangspunkt des Schnittes und dem Hauptnerv von untergeordneter Bedeutung; diesen Abstand hat das Tier während der Orientierung „in sein Gedächtnis eingeprägt".

Die Kerbe (und mit ihr der dazu gehörende zurücklaufende Schnitteil) wird also gemäss dem Reiz bestimmt, den das Tier während des Schneidens des Blattes empfindet. Der Schnitt wird dagegen durch die Eindrücke bestimmt, die das Tier während der Orientierung bekommt. Die Kerbe ist somit ein Teil, der in selbständiger Weise in den eigentlichen Schnitt zwischengeschaltet wird.

Aus diesem Grunde unternimmt das Weibchen keinen einzigen Versuch, an der Stelle der Falte (Fig. 39b und c), die bei der Orientierung als Hauptnerv benutzt wurde, eine Kerbe anzubringen.

Auf sehr jungen, aber doch genügend grossen Blättern unterscheidet das Weibchen den Hauptnerv offenbar bisweilen nicht. Dieses ist daraus ersichtlich, dass auch auf diesen Blättern gelegentlich der Schnitt ohne Kerbe gemacht wird (Fig. 60). Das Tier fällt dann nach Beendigung des

Schnittes mit dem abgeschnittenen Blatteil auf den Boden. Aus dem Aufrollen des Blattes, wozu tatsächlich Versuche unternommen werden, wird dann nichts.

Der zurücklaufende Schnitteil ist ungefähr so lang wie die Kerbe. Dies ist an sich eine merkwürdige Leistung des Tieres, denn die Kerbe wird selbstverständlich viel langsamer gemacht als der zurücklaufende Schnittteil in dem Blattgewebe. Ausserdem ist es ganz und gar unmöglich, dass der Käfer während des Schneidens des zurücklaufenden Schnitteiles die Kerbe perzipiert, denn er steht mit dem Abdomen der Kerbe zugekehrt, und alle Sinnesorgane, die fürs Wahrnehmen in Betracht kommen könnten, befinden sich am Kopf. Das Schneiden des zurücklaufenden Schnitteiles (sowie übrigens das Schneiden der anderen Schnittteile) muss darum wohl auf ein gut entwickeltes kinaestetisches Gedächtnis begründet sein.

Für die Form der Einkerbung s. S. 146.

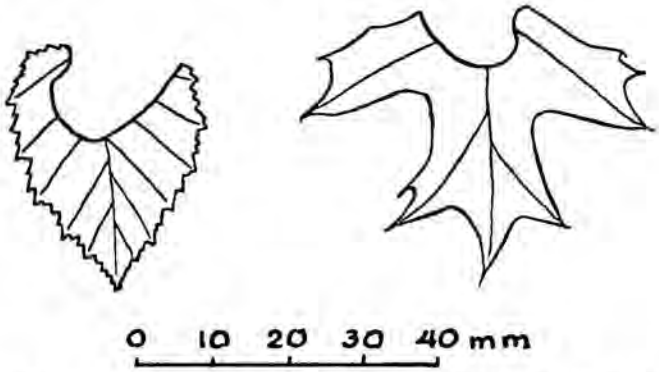


Fig. 60. Schnitte ohne Hauptnervkerbe in sehr jungen Blättern der Birke und der Amerikanischen Eiche.

Der zweite Schnitteil.

Dieses kinaestetische Gedächtnis macht ausserdem das Tier fähig, den zweiten Schnitteil auch bei völliger Finsternis als eine Fortsetzung des ersten Schnitteiles auszuführen.

Der zweite Schnitteil wird fortgesetzt bis er auf den Blattrand (oder auf ein nicht allzu kleines Loch im Blatt) stösst. Hierdurch ist es möglich, den zweiten Schnitteil beträchtlich zu verlängern (Fig. 52), wenn man ein anderes Blatt unterschiebt.

Wozu wird der Schnitt auf der physiologischen Blattoberseite gemacht?

Wir haben gesehen, dass der Hauptnerv bei der Orientierung am bequemsten auf der Blattunterseite gefunden wird und dass das Tier meiner Meinung nach aus diesem Grund die Orientierungsgänge auf dieser Blattseite ausführt. Zum Schneiden kriecht der Käfer auf die Blattoberseite, und zum Rollen wieder auf die Unterseite. Warum bleibt er für das Schneiden nicht auf der Unterseite? Dies scheint doch einfacher zu sein.

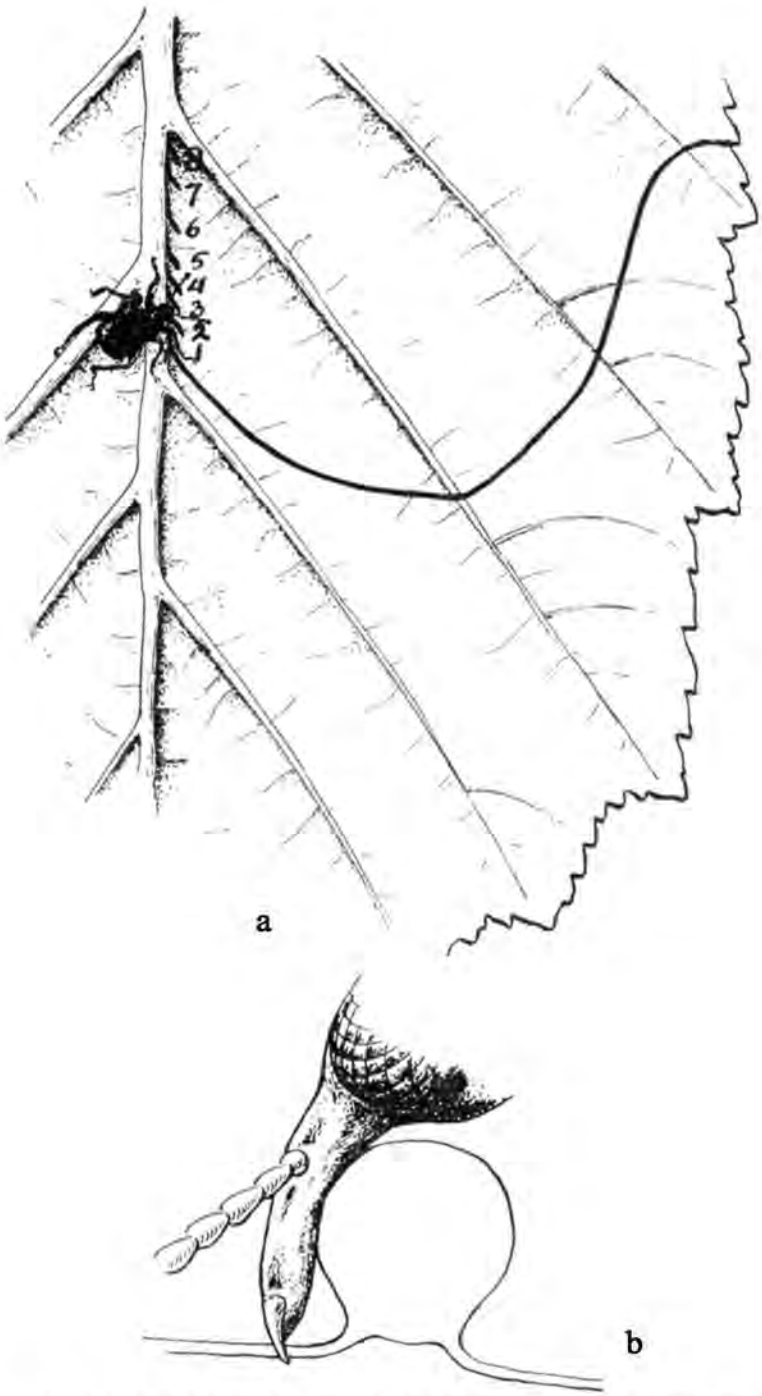


Fig. 61. Der Schnitt wird durch das Weibchen von *Deporaus betulae* an der Unterseite eines Haselblattes angebracht. Der Käfer ist nicht imstande, den Übergang des Schnittes in die Hauptnervkerbe zu machen. In diesem Fall hat das Weibchen den Übergang achtmal versucht. In Fig. a ist das Tier in dem Moment dargestellt, in dem es einen zweiten Versuch unternimmt. Fig. b zeigt die Lage des Rüssels mit bezug auf den Hauptnerv in dem Moment, in dem die Kiefer in den Hauptnerv eindringen müssten. Der Hauptnerv ist im Querschnitt gezeichnet.

Diese Frage hat mich jahrelang beschäftigt, bis der Zufall mir zu Hilfe kam. Zweimal beobachtete ich, dass ein Weibchen den Schnitt auf der Blattunterseite machte. Dies ging gut, bis die Hauptnervkerbe gemacht werden musste, was nach wiederholten Versuchen nicht gelang. Wie in Fig. 61a angegeben versuchte das Weibchen achtmal aufs neue, vom Blattgewebe in den Hauptnerv zu kommen (s. die acht Schnittstücke und den Schnitt selbst). Dies gelang aber nicht, da das Tier mit der Unterseite des Rüssels gegen den Nerv stiess, so dass die Kiefer nicht in den Nerv eindringen konnten. (Fig. 61b). Die Kerbe könnte wohl angebracht werden, wenn die Kiefer das Blatt losliessen, in die Höhe gehoben würden und so weiter in den Nerv schneiden könnten. Das liegt offenbar nicht in der Fähigkeit des Tieres, obwohl es dies wohl tut, wenn es die Seitennerven auf der Blattunterseite durchschneidet.

Das Schneiden auf der Oberseite stimmt also mit der Unfähigkeit des Tieres überein, eine Hauptnervkerbe auf der Blattunterseite zu machen. Nun sitzen aber auch *Deporaus tristis*, *Apoderus coryli* and *Attelabus nitens* immer auf der Blattoberseite um den Schnitt zu machen; diese Tiere bringen jedoch keine Hauptnervkerbe nach der Art des *Deporaus betulae* an.

Wenn *Apoderus coryli* den Hauptnerv durchschneidet oder tief einkerbt (dieses Tier kennt zwei Schnittformen, s. DAANJE, 1957), sieht man, dass das Blatt durch sein eigenes Gewicht an dieser Stelle heruntersinkt, nachdem der Schnitt tief in den Nerv gedrungen ist. Der Käfer erhält hierdurch Raum, noch tiefer in den Nerv zu beissen. Würde er auf der Blattunterseite sitzen, dann würde der Schnitt durch das Sinken des Blattes zugedrückt und hierdurch das Tieferschneiden äusserst erschwert. *Byctiscus betulae*, der den Blattstiel tief einkerbt, sitzt aus demselben Grund auf der Oberseite des Stieles.

Obwohl ich keine Notizen hierüber aufgenommen habe, glaube ich, dass der Blatteil, der losgeschnitten werden muss, bei *Deporaus tristis* auch etwas heruntersinkt, nachdem ein tiefer Nervenschnitt angebracht worden ist.

Wenn *Attelabus nitens* auf der Blattoberseite eine Aushöhlung in den Hauptnerv beisst, sinkt das Blatt nicht herunter. Wohl biegt es sich hier etwas später, wenn die Höhle fertig ist und der lose Blatteil zu verwelken anfängt. Für dieses Tier ist also keine Ursache anzugeben, warum es vorteilhaft ist zum Einschneiden oder Aushöhlen des Hauptnervs auf der Blattoberseite zu sitzen. Ebensowenig ist dies der Fall bei *Byctiscus populi*, der, wie auf S. 74 mitgeteilt wurde, eine Aushöhlung an der Oberseite und in besonderen Fällen an dem seitlichen Teil des Blattstieles anbringt.

D. DAS ROLLEN.

1. *Die Theorie der abwickelbaren Flächen* (HEIS, 1846).

An das Aufrollen des Blattes hat HEIS (1846) die folgende mathematische Betrachtung geknüpft.

Wenn wir eine Rolle von *Deporaus betulae* seitlich zusammendrücken und sie danach aufmachen, sehen wir, dass die beim Zusammendrücken gebildeten Falten der Beschreibung auf S. 60 entsprechend den grossen Schnittbogen tangieren. HEIS nimmt — wie wir nun wissen nicht zu unrecht — an, dass der grosse Schnittbogen einen kreisförmigen Bogen darstellt, der den Hauptnerv tangiert; von diesen Daten ausgehend folgert er, dass *Deporaus betulae* seine Rollen nach der Form von Kegelmänteln bildet, die in der Mathematik zu den sogenannten abwickelbaren Flächen gehören.

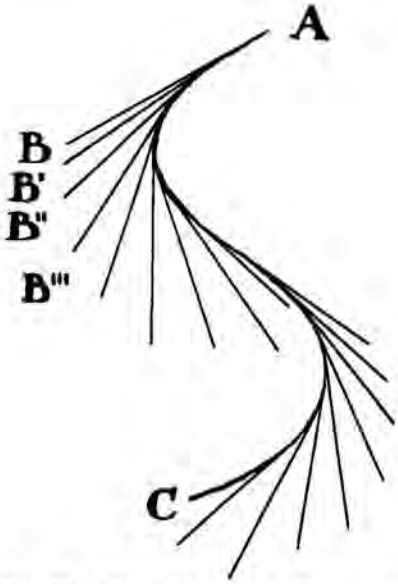


Fig. 62. Raumkurve mit Tangenten.

Bei einer abwickelbaren Fläche ist die Linie AB die Tangente an der Raumkurve AC (Fig. 62). Diese Tangente AB bewegt sich in der sogenannten Oszillationsfläche der Raumkurve. Diese Raumkurve kann alle möglichen Formen haben, wodurch auch die Oszillationsfläche alle möglichen Formen erhalten kann.

Die Raumkurve eines Kreises auf der ebenen Fläche, die senkrecht auf diese Fläche gezogen wird (wie in Fig. 62), ist schraubenförmig. Die Oszillationsfläche dieser Schraubenlinie ist kegelförmig.

Wenn der Kreisbogen gleichmässig ausgezogen ist, dann ist die Schraubenlinie auch regelmässig. Dann ist auch die kegelförmige Oszillationsfläche regelmässig, was bedeutet, dass alle Kegelmäntel denselben Spitzenwinkel haben und überall auf gleichen Abständen einander parallel liegen.

Dieser abwickelbaren Fläche können wir die folgenden Eigenschaften entnehmen:

1) Wenn die Oszillationsflächen in gleichen Entfernungen und einander parallel aufgestellt werden, ist der Spitzenwinkel der Kegelmäntel

bei Kreisen mit grösserem Radius kleiner als bei denen mit einem kleineren Radius.

2) Bei gleichem Spitzenwinkel ist die Entfernung zwischen den Oszillationsflächen kleiner bei Kreisen mit einem kleineren als bei denen mit einem grösseren Radius.

Wenn wir der mathematischen Fläche eine gleichmässige Dicke geben, so können die Kegelmäntel vollkommen aneinander schliessen. Da aber das Blatt, das der Käfer aufrollen muss, durch Unebenheiten und durch die Nerven keine homogene Fläche mit gleichmässiger Dicke ist, können die Kegelmäntel des Blattes nicht vollkommen anschliessend gerollt werden. Bei behaarten Blättern – wie beim Haselstrauch – lässt sich dies noch weniger verwirklichen.

Dadurch, dass das Blatt eine Dicke hat, leistet es auch Widerstand gegen das Umbiegen in Kegelmäntel. Je enger das Blatt aufgerollt werden muss, desto grösser ist dieser Widerstand. Den grössten Widerstand leistet das Blatt also beim grossen Schnittbogen. Wenn der Widerstand in bezug auf die Kraft des Käfers, der das Blatt biegt, gross ist, ist der Abstand zwischen den Blattschichten auch grösser als bei einem relativ kleinen Biegungswiderstand.

Der Biegungswiderstand ist bei gleichem Biegungsgrad nicht an jedem Punkt des Blattes derselbe. Die Nerven bieten einen grösseren Widerstand als das dazwischen liegende Blattgewebe. Ausserdem nimmt dieser Widerstand der Nerven direkt proportional der dritten Potenz der Nervendicke zu. Wenn also ein ziemlich dicker Seitennerv in den Kegelmantel umgebogen werden muss, werden bei einer beschränkten Kraft des Käfers die Kegelmäntel an der Stelle dieses Nerven weniger gut aneinander anschliessen als beim Aufrollen dünner Seitennerven oder des Blattgewebes.

Wie Heis (1846) bemerkt, gehören zu den abwickelbaren Flächen auch die zylindrischen Wicklungen und die Kegelmäntel, von denen die Spitzen in einem Punkt zusammenkommen. In letzterem Fall ist der Radius des Kreises zu einem Punkt reduziert. Heis betrachtet diese Kegelmäntel wieder mathematisch, wobei die Fläche keine Dicke hat. Geben wir der Fläche wohl eine gewisse Dicke, so wie es bei den Blättern der Fall ist, dann ist das Wickeln von Kegelmänteln in einem Punkt nicht gut möglich. Entweder muss sich das Blatt dann bei diesem Punkt ausrecken oder tordieren, oder die Kegelmäntel müssen beim Weiterwickeln einen immer grösseren Spitzenwinkel bilden, wodurch die Blattschichten in der Rolle nicht oder nur schlecht aneinander anschliessen. Da es für den Käfer wichtig ist den Raum zwischen den Blattschichten so klein wie möglich zu machen, muss er das Blatt, wenn es an einem Punkt gewickelt wird, an diesem Punkt also einigermassen ausrecken und verdrehen. In absolutem Sinn kann dann auch nicht mehr die Rede von einer mathematisch abwickelbaren Fläche sein.

Die Wicklung in einem Punkt findet dort statt, wo der grosse Schnitt-

bogen auf den Hauptnerv hinauskommt. DEBEY und HEIS (1846) haben angenommen, dass der grosse Schnittbogen den Hauptnerv tangiert. Die Wicklung von Kegelmänteln in einem Punkt ist von ihnen darum nur kurz als ein theoretischer Fall behandelt.

Es ist auch nur Theorie, dass die Raumkurve (und folglich auch der Schnitt) alle möglichen Formen haben kann. Der Mathematiker lässt die dazu gehörende Oszillationsfläche ohne Schwierigkeit sich selbst schneiden. Materielle Flächen mit Dicke können wir sich jedoch nicht willkürlich, sondern nur ausserhalb der Begrenzung der Flächen schneiden lassen. Dies bedeutet, dass wenn der Käfer die Fläche wirklich längs eines willkürlichen Schnittes aufrollen sollte, die Flächen nicht einander parallel und aufeinander gewickelt werden könnten und sich demnach Höhlen dazwischen bilden würden. Es ist auch möglich, dass die Blattschichten doch in Kegelmänteln einander parallel gewickelt werden können. Dann sind jedoch die Wicklungslinien keine Tangenten an der Raumkurve des willkürlich gebildeten Schnittes, sondern die Tangenten der Raumkurve eines imaginären Kreises (siehe hierzu auch S. 184).

2. *Die Evoluten-Evolventen-Theorie von* HEIS (1846).

Wenn wir uns um den Kreis mit Mittelpunkt M (Fig. 63) einen Faden ohne Dicke gewickelt denken und diesen Faden abwickeln, dann beschreibt der Endpunkt A dieses Fadens eine Kurve ABCDE usw. Die Tangenten zum Kreis stehen immer senkrecht zu der Kurve, während die Länge

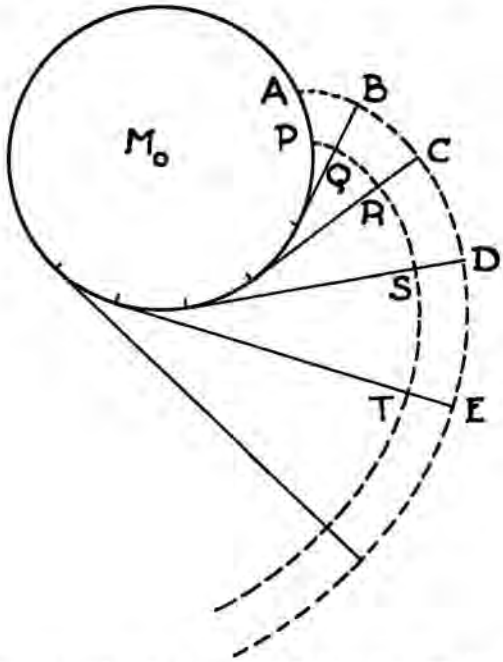


Fig. 63. Konstruktion zweier Evolventen ABCDE und PQRST der kreisförmigen Evolute mit Mittelpunkt M und Radius MA.

der Tangente zwischen dem Berührungspunkt am Kreis und dem Schnittpunkt der Kurve ABCDE usw. immer ebenso lang ist wie der Kreisbogen zwischen dem Berührungspunkt der Tangente und Punkt A. Die Kurve ABCDE wird Evolvente und der dazu gehörende Kreis Evolute genannt. Die mathematische Beziehung zwischen Evolute und Evolvente wird von HEIS in einer Formel gegeben; ich lasse sie jedoch weg, denn für unseren Zweck hat sie keine Bedeutung.

Dem oben Gesagten können wir hinzufügen, dass der Punkt P beim Abwickeln des Fadens die Evolvente PQRST usw. beschreibt, die parallel der Evolvente ABCDE läuft und (mit einer Drehung um Punkt M) hiermit kongruent ist. Von der Evolute können wir also – je nach dem Anfangspunkt auf der Evolute – eine unendliche Anzahl von Evolventen aufzeichnen.

HEIS nimmt mit Recht an, dass der grosse Schnittbogen als ein Kreisbogen betrachtet werden kann. Er meint weiter, dass jedenfalls ein grosser Teil des Blattrandes der ersten Blatthälfte mit der – besser gesagt einer – Evolvente dieses grossen Schnittbogens übereinstimmt. Er schliesst dann hiermit, dass „der Käfer praktisch die mathematische Aufgabe ausführt, aus der Evolvente die Evolute zu construieren".

Gegen diese Theorie wurden später viele Einwände gemacht. So sagt WASMANN (1884, S. 12), dessen Worte von PRELL (1925) wiederholt werden: „. . . so gelangt man zu dem Schluss, dass der Käfer eine ganz erstaunliche Leistung hervorbringe, denn es ist nicht zu vergessen dass es zwar leicht ist, aus der Kreisevolute die entsprechende Evolvente zu konstruieren, keineswegs aber umgekehrt". Hier kann sofort hinzugefügt werden, dass die genannte leichte Konstruktion der Evolvente aus der Evolute für einen Käfer, der kein Mathematiker ist und auch nicht über einen Entwicklungsfaden verfügt, unüberwindliche Schwierigkeiten bietet.

3. *Die Art und Weise des Weibchens das Blatt aufzurollen.*

a. Der Anfang der Rolle.

Auf S. 60 haben wir gesehen, dass der Anfang der Rolle ungefähr zylindrisch ist, bis das obere Ende der Rolle auf den grossen Schnittbogen stösst und die Rolle automatisch kegelförmig wird.

Um die Rolle so fest wie möglich zu machen (was für den Futtervorrat für die Larven von Bedeutung ist, S. 183), rollt der Käfer den Anfang sehr eng auf. Dadurch muss er einen verhältnismässig grossen Widerstand des Blattes überwinden. Demgegenüber ist die Länge der Wicklungslinien am Anfang gering, wodurch der Biegungswiderstand über die Länge dieser Linien klein ist. Wird dem Tier eine relativ lange Wicklungslinie angeboten, dann ist es nicht imstande den Anfang der Rolle zu machen. Eine lange Wicklungslinie kann man dem Tier dadurch anbieten, indem man während des Perforierens ein Blatt ohne Schnitt unterschiebt. Das Perforieren wird dann auf diesem Blatt fortgesetzt, und danach versucht

der Käfer, das Blatt am Blattrand aufzurollen, was jedoch nicht gelingt. Das untergeschobene Blatt wurde von mir ungefähr in dem Augenblick abgepflückt, als der Käfer mit dem Anfertigen der Hauptnervkerbe angefangen hatte. So wird das Blatt schätzungsweise etwa ebensoviel Wasserdampf – und folglich Turgor – verloren haben als das ursprüngliche Blatt, wenn das Rollen beginnt. Was den Biegungswiderstand betrifft, ist das zweite Blatt mit dem ersten vergleichbar.

Nur wenn das zweite Blatt sehr verwelkt ist, gelingt das Rollen auf dem Blattrand wohl. Da es keinen Schnitt gibt, gegen den die Rolle stösst, bekommen wir nahezu eine zylindrische Rolle, wie sie durch die Wicklungslinien in Fig. 64b und c wiedergegeben ist. Auch der Hauptnerv des Blattes in dieser Figur ist bereits so weich geworden, dass er in die Rolle gebogen werden konnte. Derartig stark verwelkte Blätter stellen jedoch nicht den Zustand dar, in dem die Blätter normalerweise gerollt werden.

Die kurzen Wicklungslinien des Rollenanfangs werden durch den kleinen Anfangsbogen des Schnittes und durch die Stelle, die der Käfer beim Anfangen des Rollens auf diesem Bogen einnimmt, bestimmt (Fig. 22).

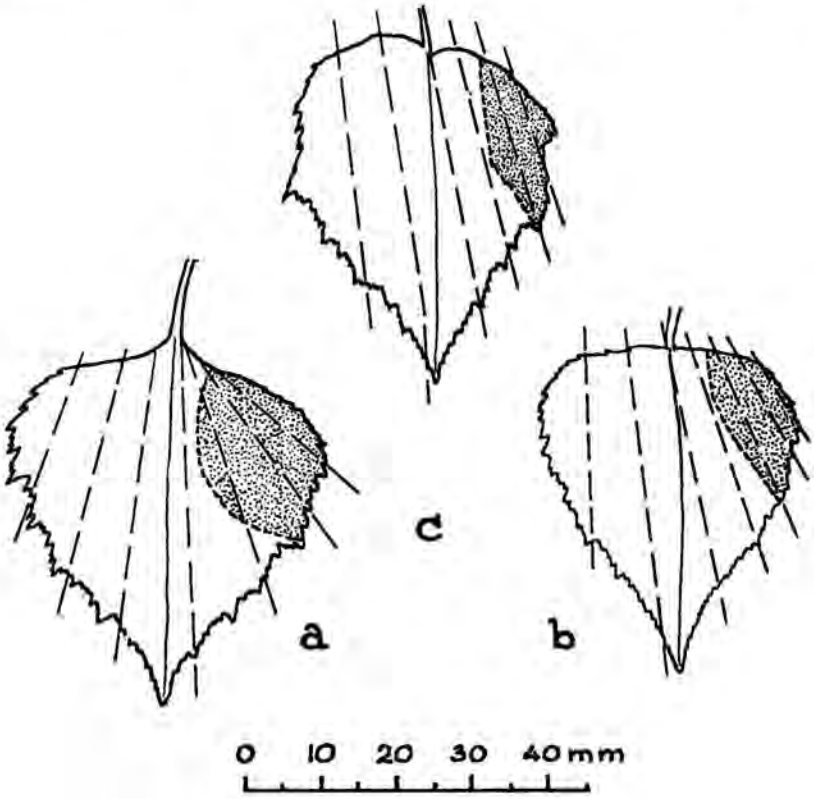


Fig. 64. Drei Birkenblätter, die das Weibchen von *Deporaus betulae* aufgerollt hat, ohne einen Schnitt darin angebracht zu haben. Die halben Windungen werden durch die gestrichelten Linien begrenzt. Der punktierte Teil der Blätter dient als Futterpaket für die Larven.

Wäre dieser Anfangsbogen kurz, dann würde sofort über viel längere Wicklungslinien gerollt werden müssen. Man vergleiche hierzu in Fig. 65 die Länge der Wicklungslinien ab und cd mit ce und fg. Bei einer ziemlich starken Verlängerung dieser Linien würde das enge Aufrollen des Anfanges durch den Käfer – ebenso wie bei den hiervor genannten Versuchen – bald sehr schwierig. Der kleine Anfangsbogen des Schnittes dient dazu – sowie auch HEIS (1846, S. 23) bereits annimmt – den Rollenanfang möglich zu machen.

BUCK (1952) meint dass der Anfangsbogen keine Funktion hat und dass er, ebenso wie der kleine, manchmal vorkommende Endbogen des Schnittes am zweiten Blattrand, notwendigerweise gemacht werden muss, um vom Blattrand in den grossen Schnittbogen zu kommen. Dies erklärt jedoch nicht, warum der Anfangsbogen um so viel weiter durchgezogen wird als der Endbogen.

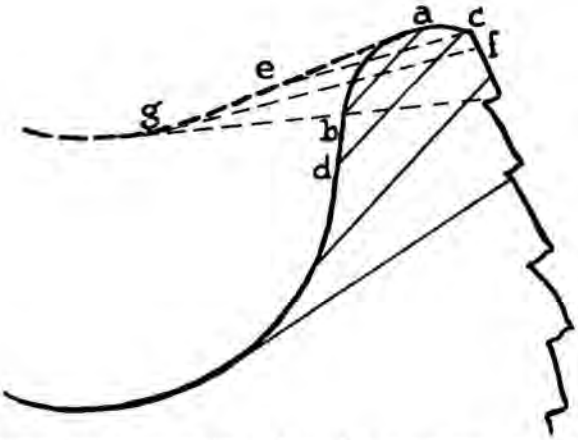


Fig. 65. Die ersten Wicklungslinien a b und c d würden ohne die Anwesenheit des Anfangsbogens die längeren Linien c e und f g werden. Weitere Erklärung s. Text.

b. Das Rollen längs des grossen Schnittbogens.

Die Wicklungslinien, die auf den grossen Bogen hinauskommen, werden durch die Tangenten dieses Bogens gebildet. Nun nehmen aber die Tangenten bei allen Blättern vom Anfang der Rolle an zum Hauptnerv hin an Länge zu (Fig. 23). Was ermöglicht dem Tier, das Blatt jetzt über viel längere Wicklungslinien umzubiegen, wo doch die Spitzen der Kegelmäntel auch sehr eng gerollt werden, wozu ein relativ grosser Widerstand überwunden werden muss?

Sollte das Tier beim Rollen die Beine nur seitwärts versetzen, dann würde es sich auf dem Blatt rollend fortbewegen gemäss der Evolvente, die über die Stelle läuft, an der sich der Käfer auf der zylindrischen Anfangsrolle befand. In dem Falle würde es die Blattschichten zur Stelle dieser Evolvente gut aufeinander legen können. Der Widerstand im Blatt würde es dem Käfer aber nicht ermöglichen, von dem Platz auf der Evolvente aus das Blatt beim Schnitt so aufzurollen, dass die Schichten auch

an dieser Stelle dicht aneinander anschliessen und dass die Wicklungslinien am Schnitt tangieren. Durch den Widerstand des Blattes würden die Schichten beim Schnitt aufspringen und auseinandergehen, was gleichzeitig eine Drehung der Wicklungslinien und eine Verschiebung der Blattschichten untereinander in Richtung der Rollenachse verursachen würde.

Der Käfer versetzt aber die Beine nicht nur seit-, sondern auch vorwärts, so dass er sich schätzungsweise in einer Entfernung von etwa 1/3 der Tangentenlänge von der Kegelspitze befindet. Nehmen wir vorläufig an, dass diese Stelle immer auf 1/3 der Tangentenlänge liegt. Das bedeutet dann, dass die Rolle am Standort des Käfers beim Weiterrollen immer dicker wird. Dieses wird in Fig. 66a deutlich. Da die Wicklungslinien an Länge zunehmen und da die Spitzenwinkel der Kegelmäntel einander gleich sind, wird die Länge der Linien zwischen zwei aufeinanderfolgenden Tangenten und folglich auch der Durchmesser der Rolle an der Stelle des Käfers beim Weiterwickeln immer grösser. Dabei wird aber auch der

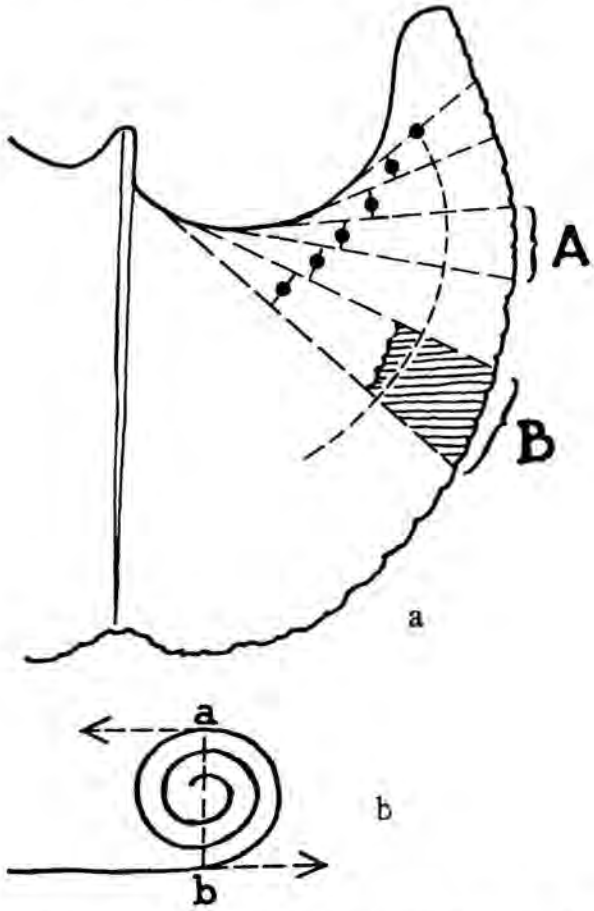


Fig. 66. Schematische Darstellung der Lage des Käfers und der Zunahme des Armes des Kraftmomentes beim Rollen des Blattes. Weitere Erklärungen s. Text.

Arm a b (Fig. 66b) des Kraftmomentes immer grösser. Die Kraft – in Fig. 66b durch einen kleinen Pfeil in a dargestellt –, die nötig ist, um das Blatt über eine lange Tangente zu biegen, nimmt also durch den gleichzeitig grösser werdenden Arm des Kraftmomentes nicht in demselben Masse zu wie die Länge der Tangenten.

Dies wird noch durch einen günstigen Umstand betont. Zur Darstellung hiervon projektieren wir z.B. Sektor A (Fig. 66a) so auf Sektor B, dass die Spitzen und die Schenkeln beider Sektoren aufeinander liegen. Die Kraft, die nötig ist um das nicht schraffierte Stück von Sektor B aufzurollen, ist dann dieselbe wie für den ganzen Sektor A. In Vergleich zu Sektor A ist also für Sektor B eine zusätzliche Kraft nötig um das schraffierte Stück in Sektor B aufzurollen. Diese Kraft ist aber klein, da es sich um das Stück des Sektors handelt, das am weitesten aufgerollt wird.

Dies und der Platz des Käfers auf der Rolle verursachen, dass die Kraft beim Weiterrollen des Blattes längs des Schnittes nur verhältnismässig wenig zunehmen muss.

Die nächste Frage ist, wovon die Bewegungspatrone, in der sich der Käfer während des Rollens vorwärtsbewegt, abhängt. Wir könnten annehmen, dass sie von der Rollendicke bestimmt wird. Dies ist jedoch nicht wahrscheinlich. Vielmehr müssen wir annehmen, dass die Stelle, an der der Käfer sitzt, so gewählt ist, dass das Blatt beim Schnitt eng aufgerollt und die Tangente so verteilt wird, dass der Biegungswiderstand des Blattes in beiden Teilen der Tangente ungefähr gleich ist. Wird der Widerstand bei der Kegelspitze grösser, z.B. dadurch dass ein Seitennerv in die Rolle an der oberen Seite eingerollt werden muss, dann bewegt sich das Tier sofort mehr als in anderen Fällen nach der Rollenspitze hin.

Bewegt sich der Käfer nun so weit zipfelwärts, dass der totale Biegungswiderstand des Blattes, das hinter ihm liegt, grösser wird als der des Blattteiles vor ihm, dann springt der hinter ihm liegende Teil etwas auseinander. Wenn der Käfer die Rolle kräftig festhält, so dass sie nicht auseinanderrollen kann, dann verursacht das Auseinanderweichen des hinter ihm gelegenen Blatteiles, dass das vor ihm gelegene Stück enger aufgerollt wird.

Durch die wechselnden Widerstände im Blatt teilt der Käfer die Tangenten nicht immer nach demselben Verhältnis ein.

c. Das Rollen des Blattsektors zwischen der letzten Tangente des grossen Schnittbogens und dem Hauptnerv.

Der Berührungspunkt der letzten Tangente an dem grossen Schnittbogen liegt dort, wo der grosse Bogen auf den Hauptnerv stösst. Der zwischen der Tangente und dem Hauptnerv liegende Blattsektor, der einen mittleren Winkelwert von ungefähr 70 Grad (S. 112) hat, muss in einem Punkt gerollt werden, da der Hauptnerv zu dick und kräftig zum Biegen ist. Auf S. 133 haben wir gesehen, dass der Käfer die Blattschichten dieses Blattsektors so eng wie möglich aufeinander legt und dass die

Spitzen der Kegelmäntel dadurch etwas auseinandergezogen oder verdreht werden. Auch ist es möglich, dass die Spitzen der Kegelmäntel, die jeweils zuvor gebildet sind, ineinander gedrückt werden.

Je mehr sich nun die Rolle dem Hauptnerv nähert, desto grösser wird der Widerstand des Blattes. Nun müssen alle Seitennerven umgebogen werden, die vom Hauptnerv zwischen dem Wicklungspunkt und der Hauptnervspitze ausgehen, und gerade deren dickste basale Teile. Die Seitennerven, die nahe bei der Blattspitze liegen und auch die dünnsten sind, werden in einem verhältnismässig weiten Bogen gewickelt und bieten dadurch den geringsten Widerstand. Je näher die Seitennerven dagegen beim Wicklungspunkt C liegen (Fig. 67), desto dicker sind sie und desto enger müssen sie gerollt werden. Wie sehr gut aus direkten Beobachtungen hervorgeht, erfordert dies eine grosse Kraftanstrengung des Käfers, die jedoch nicht so gross ist, wie wir anfänglich vielleicht erwarten könnten.

Nachdem der Käfer die Rolle über die letzte Tangente des grossen Schnittbogens hin gerollt hat, bewegt er sich nicht mehr vorwärts, oder wenigstens in geringerem Masse als zuvor. Dadurch nimmt die Rolle an

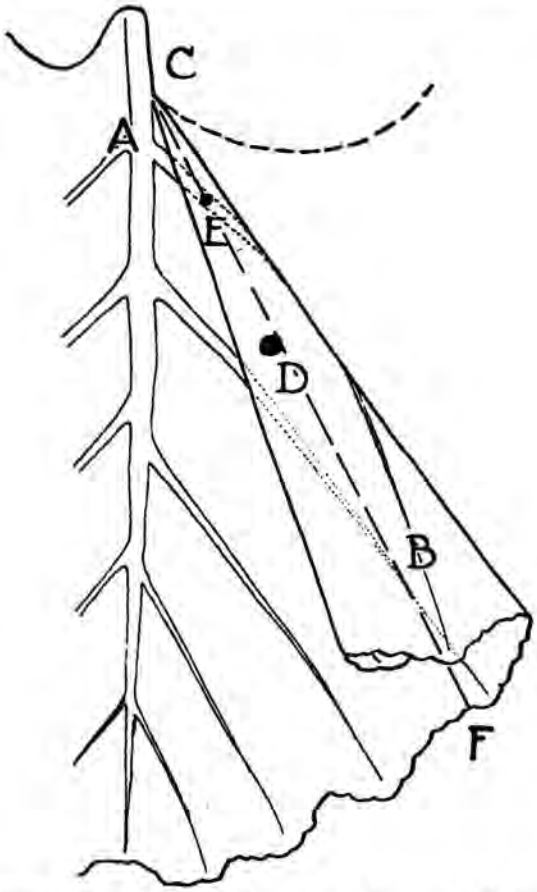


Fig. 67. Die Hebelwirkung bei dem Biegen des Nerven AB. Erklärung s. Text.

der Stelle des Käfers noch etwas schneller an Dicke zu als vorher. Zum Vorteil des Käfers wächst hiermit der Arm des Kraftmomentes.

Der Wicklungspunkt C ist unerschütterlich, da der Widerstand des dicken Hauptnervs bei C grösser als der Widerstand des ganzen Blattes längs der Wicklungslinie CF in Fig. 67 ist. Wir nehmen jetzt an, dass der Käfer in der Höhe von Punkt D sitzt. In der Figur muss der dickste Teil des dicksten Seitennerven AB bei Punkt E gebogen werden. E liegt aber näher bei C als D. Durch den Entfernungsunterschied und dadurch, dass Punkt C unerschütterlich ist, wird der Seitennerv wie durch einen Hebel umgebogen. Je näher Punkt E bei C und je weiter Punkt D von C liegt, desto bequemer kann der Käfer den Nerv mit dieser Hebelwirkung umbiegen. Während des Rollens bewegt sich der Käfer nie rückwärts auf der Rolle, so dass Punkt D praktisch unbeweglich ist. So trifft die Hebelwirkung nur für diejenigen Teile der Seitennerven zu, die zwischen Punkt D und C liegen. Es sind aber auch dies die dicksten Seitennerven, die am engsten aufgerollt werden müssen.

Damit der Käfer mit seiner beschränkten körperlichen Kraft das Blatt so eng wie möglich aufrollt, ist es also von Bedeutung, dass der grosse Schnittbogen und der Hauptnerv einander schneiden und nicht, wie DEBEY und HEIS (1846) annehmen, einander berühren.

Ein Wickeln in einem Punkt findet oft beim erstenmal Rollen längs des grossen Schnittbogens auch statt, wenn die Kegelmantelspitze auf einen Seitennerv stösst (siehe auch *Deporaus tristis*, S. 82). Dies geschieht, wenn wie in Fig. 68 der Widerstand des ziemlich dicken Seitennerven a b

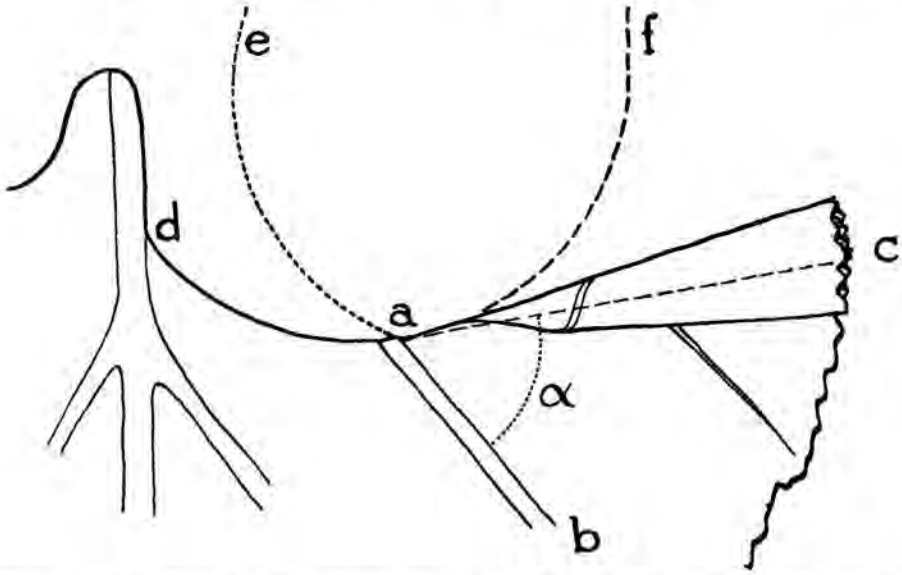


Fig. 68. Drehung der Rolle, wenn sie auf einen Nerv stösst, der sich nicht oder nur schwer biegen lässt. So werden die Wicklungslinien, die anfänglich den grossen Schnittbogen tangieren, Tangenten an dem imaginären Kreisbogen a e.

bei Punkt a grösser als der des Blattes über der Tangente a c ist. Nun wird jedoch meistens nicht wie beim Hauptnerv solange in Punkt a gewickelt, bis die Wicklungslinie mit dem Nerv a b zusammenfällt. Schon bevor dies erreicht ist, biegt sich der Nerv um. Dies kommt erstens dadurch, dass je kleiner der Winkel α zwischen Wicklungslinie und Nerv wird, desto mehr der Nerv in Längsrichtung über die Rolle liegt, und desto weniger stark er umgebogen werden muss. Beim Kleinerwerden von Winkel α nimmt also der Widerstand des Nerven ab. Wenn dieser Widerstand kleiner geworden ist als der Widerstand vom restlichen Blatt längs der Wicklungslinie, dann wird der Nerv mit in den Kegelmantel umgebogen.

Zweitens nimmt das Weibchen durch den Widerstand des Seitennerven einen näher bei der Kegelmantelspitze liegenden Platz ein und übt dort eine grössere Kraft aus, weshalb der Nerv sich schon biegt, bevor Wicklungslinie und Nerv zusammenfallen.

Dadurch, dass die Rolle trotzdem ein Stück weiter um den Wicklungspunkt a aufgerollt ist, tangieren die nächsten Wicklungslinien nicht mehr am Schnittbogen zwischen a und d, sondern schneiden ihn.

Wenn man diese Wicklungslinien spitzenwärts verlängert, findet man einen imaginären Kreisbogen, längs dem gerollt wird. Dieser hat, unter Aufrechterhaltung derselben Rollenfestigkeit, theoretisch denselben Radius als der grosse Schnittbogen, ist aber in bezug auf diesen Bogen bei Punkt a nach innen geknickt. Dieser Bogen (in Fig. 68 zwischen den Punkten a und e) braucht den Hauptnerv nicht zu schneiden und nicht einmal zu tangieren. Dann besteht beim Hauptnerv kein fester Wicklungspunkt, wodurch die Hebelwirkung mit Erfolg angewandt werden kann. Die Kegelmäntel beim Hauptnerv können sich slecht aneinander anschmiegen. Dieser Zustand stellt sich häufig ein, wenn das Blatt zum ersten Mal aufgerollt wird. Durch das Rollen wird der Widerstand im Blatt teilweise gebrochen, sodass die Kegelmäntel bei den nächsten Rollversuchen gemäss den Tangenten am grossen Schnittbogen besser gewickelt werden.

d. Das Aufrollen der zweiten Blatthälfte.

Da die zweite Blatthälfte vom Hauptnerv zum Blattrand aufgerollt wird, hat sie keinen festen Punkt, in dem die Spitzen der Kegelmäntel gewickelt werden könnten. Die Hebelwirkung fällt also aus, und darum ist es dem Käfer schwer, den ersten Kegelmantel der zweiten Blatthälfte mit den verschiedenen darin liegenden Seitennervbasen genügend auf den vorhergehenden Kegelmantel anschliessen zu lassen.

Später wird dieses Anschliessen der Kegelmäntel jedoch immer leichter und besser durchführbar, da der Widerstand im Blatt in Richtung auf den Schnittendpunkt schnell abnimmt. Die Nerven, die gebogen werden müssen und ausserdem unter einem kleinen Winkel durch die Wicklungslinien geschnitten werden, nehmen ja an Stärke in Richtung auf den Blattrand ab. Ausserdem werden die Wicklungslinien immer kürzer.

Auch auf der zweiten Blatthälfte bewegt sich das Weibchen beim

Rollen noch etwas vorwärts, da auch hier der grösste Blattwiderstand immer noch an der Seite des Schnittes liegt. Der Erfolg hiervon ist gleichzeitig, dass der Käfer normalerweise ziemlich nahe beim Endpunkt des Schnittes auf den Blattrand herauskommt.

Durch das wiederholte Aufrollen wird auch der Widerstand in der zweiten Blatthälfte immer mehr gebrochen, so dass der erste Kegelmantel nach dem Hauptnerv immer besser anschliesst. Jedoch bleibt dieser Kegelmantel normalerweise der am schlechtesten anschliessende.

Auf dieselbe Weise wie in Fig. 68 dargestellt wird, liegt der imaginäre Bogen, den die Verlängerungen der Wicklungslinien auf der zweiten Blatthälfte berühren, in bezug auf den grossen Schnittbogen geknickt. Sollten die Kegelmäntel der zweiten Blatthälfte überall so gut auf den vorhergehenden anschliessen wie die der ersten Blatthälfte, wäre der imaginäre Bogen ein Kreisbogen, dessen Radius gleich dem des grossen Schnittbogens ist. Da aber der erste Kegelmantel sich schwieriger als die weiteren anschliesst, ist der Radius des imaginären Bogens für die erste Wicklung grösser als der des grossen Schnittbogens, während er sich diesem bei den nächsten Wicklungen allmählich nähert. Der imaginäre Bogen wird in bezug auf den grossen Schnittbogen soweit *geknickt*, dass der Hauptnerv, ihn an der Seite der zweiten Blatthälfte tangiert, und zwar in Punkt a (Fig. 69), in der Höhe des Schnittpunktes von grossem Schnittbogen und Hauptnerv.

PRELL (1925) hat für die zweite Blatthälfte eine wichtige Erweiterung für die Evoluten-Evolventen-Theorie gegeben. HEIS (1846) hat diese Möglichkeit offenbar auch erkannt, hat sie aber nicht weiter ausgearbeitet.

PRELL konstruiert auf dem imaginären Bogen a b in Fig. 69 eine Evolvente, die in Punkt a beginnt. Mit Recht sagt der Autor, dass der zweite Schnitteil in bezug auf diese Evolvente an der Seite der Blattspitze liegen muss, um dass Aufrollen der zweiten Blatthälfte zu ermöglichen. Nachdem das Blatt ganz aufgerollt ist, liegen alle Punkte der imaginären Evolvente a c ja in der Höhe von Punkt a. Liegt nun der Schnitt weiter nach der Blattbasis hin als die Evolvente, dann muss der Schnittrand mehr basiswärts von a um den Hauptnerv geschlagen werden. Dies ist nicht möglich, da dort nicht nur der Hauptnerv, sondern der ganze feste Blatteil liegt.

In Wirklichkeit liegt der Schnitt so, dass diese unüberwindliche Schwierigkeit nicht oft vorkommt. In den fertigen Rollen sehen wir den zweiten Schnitteil in einer Turbospirale liegen, die an der Rollenspitze beginnt und in der Richtung der Rollenunterseite ausgezogen ist. Durchschnittlich liegt aber auch der Endpunkt des Schnittes noch in geringer Entfernung der Rollenspitze; dieses bedeutet, dass der zweite Schnitteil ziemlich nahe bei der Evolvente von PRELL liegt.

In dieser Theorie von PRELL scheint jedoch der zurücklaufende Schnittteil eine Ausnahme zu bilden. Durch die Dicke des Hauptnerven hat die Spitze des letzten Kegelmantels der ersten Blatthälfte eine gewisse Dicke erhalten. Der erste Kegelmantel der zweiten Blatthälfte wird also an der

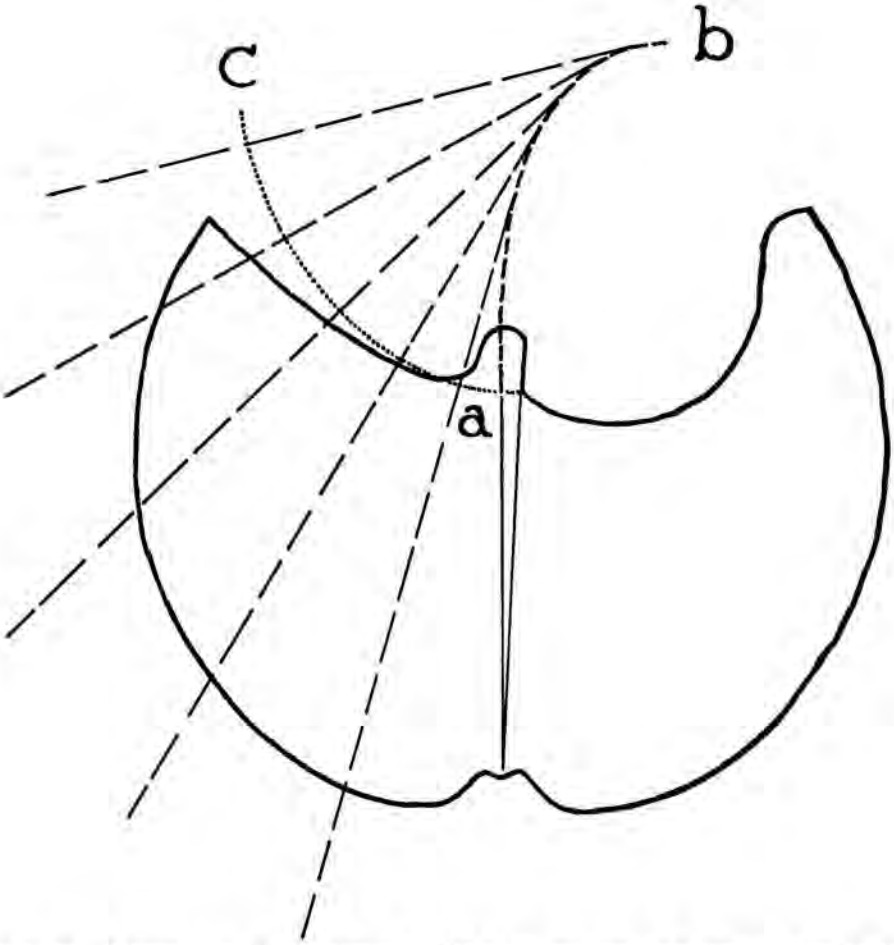


Fig. 69. Schematische Darstellung der Relation zwischen der PRELL'schen Evolvente und dem zweiten Schnitteil. Erklärung s. Text.

Spitze um den dicken Hauptnerv gewunden. Das Blattstück zwischen dem zurücklaufenden Schnitteil und der Hauptnervseite ist nun oft so schmal, dass es beim Drehen um den Hauptnerv ganz verbraucht wird, bevor der zweite Schnitteil an dem Anfangspunkt der Hauptnervkerbe um die Rolle gerollt wird.

Ist der Blattstreifen etwas zu breit – was ziemlich oft vorkommt – dann kann der erste Kegelmantel der zweiten Blatthälfte auch darum nicht gut auf den vorhergehenden Kegelmantel anschliessen. Manchmal kommt das Ende des zurücklaufenden Schnittteiles in die Hauptnervkerbe und reisst diese ein Stück ein.

Die Kegelform der Rolle wird von dem Platz des Käfers auf der Rolle (S. 137) bestimmt. Die Form des grossen Kreisbogens ist hierfür nicht verantwortlich, da der Käfer auch eine kegelförmige Rolle aus einem

losen Blatteil mit einem geraden Schnitt macht; hierbei wickelt er längs eines imaginären Kreisbogens (s. S. 185 und Fig. 185). Ein ähnlicher imaginärer Kreisbogen würde auch bei einem normalen Schnittbogen gebildet werden, wenn der Käfer zu dicht beim Schnitt rollen würde und das hinter ihm gelegene Blattstück zu weit auseinander ginge. Der imaginäre Kreis könnte dann wohl einmal so klein werden, dass er den Hauptnerv nicht schneidet oder berührt; hierdurch fällt die Hebelwirkung aus und der Hauptnerv müsste gebogen werden, oder eine Spalte würde an der Rollenspitze zwischen den Blattschichten entstehen. In dem letzten Fall würde Licht zwischen den Blattschichten nach innen dringen können, so dass ein Teil des Futtervorrates für die Larven verloren ginge (S. 178). Diese Nachteile stellen sich normalerweise nicht ein, da der Käfer dafür sorgt, dass die Wicklungslinien so gut wie möglich den grossen Schnittbogen berühren. Der grosse Schnittbogen ist dadurch eine Leitlinie mit deren Hilfe die Rolle zu einem guten Ende gebracht wird.

Je mehr der grosse Schnittbogen die Form eines Kreisbogens annimmt, desto gleichmässiger und dadurch leichter können die Schichten aufeinander gewickelt werden.

Das Berühren der Wicklungslinien am grossen Schnittbogen kann das Weibchen einigermassen durch seine Stelle auf der Rolle regeln. Wenn die Wicklungslinien etwas von den Tangenten abweichen, dann muss sich das Weibchen beim Weiterrollen nicht oder nicht zu weit vorwärts versetzen. In der auf S. 139 dargestellten Weise wird die Rolle beim Schnitt etwas weniger eng gerollt, so dass die Wicklungslinien bald wieder den grossen Schnittbogen berühren.

Buck (1952) stellte fest, dass die Hinterbeine des Weibchens etwas länger als die Mittelbeine sind und einen grösseren Aktionsradius haben; und dass diese letzten wiederum einen grösseren Aktionsradius als die Vorderbeine haben. Auf S. 232 schliesst er hieraus: „Während der Rollung ziehen die vorderen, kürzeren Extremitäten mit jedem Schritt einen geringeren Teil der Blattlamelle an den Körper heran als die hinteren. Dadurch muss zwangsläufig eine konische Form der Rolle resultieren".

Wie sich aus dem Vorhergehenden mit bezug auf die Stelle des rollenden Käfers auf der Rolle herausstellt, kann man sofort dagegen einwenden, dass die Länge des Käfers im Verhältnis zu der der Wicklungslinien hierfür viel zu klein ist. Dies könnte allenfals beim schmalen Blattstreifen am Anfangsbogen des Schnittes zutreffen, aber hier ist die Rolle dagegen – allerdings anfänglich – zylindrisch.

Buck versucht seine Annahme zu unterstützen und vergleicht zu diesem Zweck mit *Attelabus nitens*, der nach ihm Beine mit gleichem Aktionsradius hat und, wie bekannt, zylindrische Rollen macht (S. 234 von Buck). Der Vergleich trifft m.E. nicht zu, denn *Attelabus* rollt auf einer ganz verschiedenen Weise als *Deporaus betulae*. Er sitzt nämlich hierzu an dem oberen Rollenende (s. Daanje, 1957).

Weiterhin spricht gegen die Theorie Bucks, dass entsprechende Unter-

yhiede in Beinlängen auch bei *Byctiscus populi* vorkommen, der ungefähr clindrische Rollen macht, und bei *Deporaus tristis*, der den unteren Teil der Rollen mit konischen Wicklungen schliesst, aber beim Rollen davon mit dem Kopf nach dem unteren Ende und nicht nach der Spitze des Kegels hin gerichtet steht.

4. *Die Form der Einkerbung im Hauptnerv.*

In seltenen Fällen kommt es vor, dass der Hauptnerv nicht in der Länge (Fig. 70a), sondern in der Verlängerung des ersten Schnitteiles einfach quer eingekerbt wird (Fig. 70b). Bei einem solchen Schnitt hängt der lose Blatteil sofort nach Anfertigen des Schnittes senkrecht nach unten, wie in Fig. 70c dargestellt. Der feste Blatteil liegt jedoch gewöhnlich auf der horizontalen Ebene (in Fig. 70c durch die Linie bcd dargestellt).

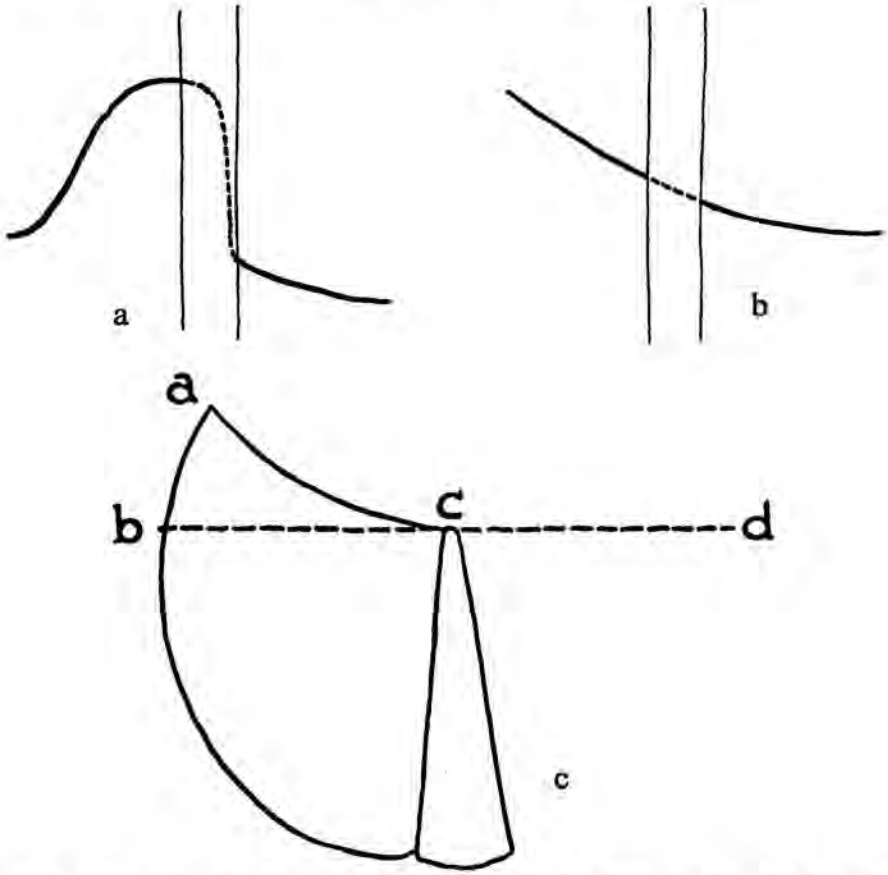


Fig. 70. a. Die normale Hauptnervkerbe, bei der der lose Blatteil über eine relativ grosse Länge mit dem festen Blatteil verbunden bleibt; b. Die anomale überquerende Kerbung des Hauptnerven, bei der der lose Blatteil über einen kurzen Abstand mit dem festen Blatteil verbunden bleibt; c. Schematische Darstellung des Abreissens des losen Blatteiles mit einer quer liegenden Hauptnervkerbe während des Rollens. Erklärungen s. Text.

Wenn nun die Rolle bis zum Hauptnerv gerollt ist, muss der zweite Blatteil um die Rolle geschlagen werden (S. 59). Hierzu muss das Stück abc umgebogen werden, damit es unter dem festen Blatteil (Linie bcd) durchgezogen werden kann. Wenn der zweite Blatteil inzwischen so verwelkt ist, dass das Stück abc durch die Schwerkraft nach unten gebogen ist, dann kann das Umschlagen der zweiten Blatthälfte ohne Schwierigkeiten geschehen. Ist jedoch der Turgor des losen Blattstückes noch so gross, dass das Stück abc über die Linie bc herausragt, dann geschieht das folgende. Die Verbindung auf der Kerbe zwischen dem losen und dem festen Blatteil scheint schwächer als der Widerstand zu sein, den der zweite Blatteil gegen das Biegen unter der Linie bc bietet; die Folge hiervon ist, dass sich die Rolle auf der Einkerbung wälzt und nach einigem Runddrehen mit einem Stück Epidermis des Hauptnerven vom festen Blatteil abreisst und auf den Boden fällt. Hier können alle möglichen Dinge zwischen die Blattschichten kommen, so dass die Rolle nicht gut gemacht werden kann und das Tier seine Tätigkeiten bald aufgibt.

Das Abreissen des losen Blatteiles kommt bei der normal gebildeten Einkerbung am Hauptnerv niemals vor, da die Verbindung zwischen dem festen und dem losen Blatteil hier viel länger und folglich viel fester ist.

Die Einkerbung am Hauptnerv dient erstens für die Unterbrechung der Wasserzufuhr nach dem losen Blatteil, so dass dieser Blatteil seinen Turgor verliert und leichter zu rollen ist. Zweitens bleibt der lose Blatteil durch die Kerbe am festen Blatteil verbunden, so dass er nicht auf den Boden fällt und ebenfalls leichter zu rollen ist. Und drittens ist die Einkerbung am Hauptnerv so verlängert, dass der lose Blatteil beim Aufrollen nicht vom festen Blatteil abreissen kann.

Wenn der Käfer auch an einem oder mehr Seitennerven eine normal gebildete Hauptnervkerbe angebracht hat, kann offensichtlich das Blatt nicht aufgerollt werden. Der Käfer versucht dies wohl, muss aber schliesslich seine Versuche aufgeben. Gelegentlich läuft er zum Schnitt, um die Einkerbung im Seitennerv zu vertiefen. Nach diesem Zurückgreifen auf eine vorige Handlung – was ein bekanntes ethologisches Phänomen beim Misslingen der Tätigkeiten ist –, geht das Weibchen wieder ans Rollen, jedoch ohne Erfolg, da durch die Einkerbung keine Besserung eingetreten ist.

Wenn die Rolle auf einen Seitennerv stösst, der einfach querüber eingekerbt ist, beisst der Käfer den Seitennerv meistens ganz durch. Sollten noch weitere Seitennerven eine derartige Verbindung zwischen dem losen und dem festen Blatteil bilden, dann kann das Weibchen auch diese Nerven durchbeissen. Hiermit berichtigt der Käfer ganz bestimmt die Fehler, die beim Anfertigen des Schnittes gemacht wurden. Wenn nun der Hauptnerv noch die einzige Verbindung zwischen dem losen und dem festen Blatteil bildet, kann das Blatt aufgerollt werden.

5. *Die Theorie der abwickelbaren Flächen und ihre praktische Verwirklichung.*

Wie wir aus dem Vorhergehenden gesehen haben, rollt *Deporaus betulae* das Blatt in der Weise der mathematisch abwickelbaren Flächen auf, wobei die Wicklungslinien Geraden sind. Beim Anfangsbogen des Schnittes ist die Wicklung ungefähr zylindrisch. Danach folgen konische Wicklungen nach den Tangenten am grossen Schnittbogen, und anschliessend nach den Wicklungslinien, die durch den Schnittpunkt des grossen Schnittbogens mit dem Hauptnerv gehen. Die Wicklungslinien des zweiten Blattteiles sind annähernd die Tangenten eines imaginären Bogens. Der einzige Teil, der nicht ganz auf mathematische Weise aufgerollt wird, ist der Sektor zwischen der letzten Tangente am grossen Schnittbogen und dem Hauptnerv. Durch die Blattdicke muss an der Rollenspitze etwas Ausdehnung und/oder Verdrehung entstehen.

Byctiscus populi rollt den Anfang der Rolle nicht in der Weise der abwickelbaren Flächen auf. Die Wicklungslinien zeigen Knicke auf; die Anfangsrolle ist in ihrem Ganzen weder konisch noch zylindrisch und enthält dadurch an verschiedenen Stellen schräg laufende kleine Querfalten. Vor dem Aufrollen des Anfangsstückes der Rolle befindet sich das Weibchen an verschiedenen Stellen zwischen dem Blattrand bei der Blattbasis und bei der Blattspitze. Das Blattstück für die Anfangsrolle wird so oft perforiert und danach so eng gerollt, dass der Widerstand ganz gebrochen wird und die Rolle nicht mehr aufspringt. Da für das Mittelstück der Anfangsrolle ein breiterer Blattstreifen benutzt wird als für die zwei Aussenenden, ist das Mittelstück dicker als das untere und obere Ende.

Das Rollen wird auf diese Weise fortgesetzt bis auf einen gewissen Abstand vor dem Hauptnerv (s. Fig. 32c). Dann setzt sich das Weibchen ungefähr mitten auf die Rolle und rollt den Blattrest in einem oder zwei Mal ganz auf, ohne die Stelle zu wechseln.

Da die Anfangsrolle nach der Seite des Hauptnerven oft etwas konkav gebogen ist, wird beim Weiterwickeln für die zwei dünneren Aussenenden der Rolle ein schmalerer Blattstreifen als für das dickere Mittelstück verbraucht. Hierdurch gehen die anfänglich geknickten bald in gerade Wicklungslinien über. Im weiteren Teil wird die Rolle dann zylindrisch, und erst jetzt kann von Wicklungen nach der Weise einer mathematisch abwickelbaren Fläche die Rede sein.

Die Art und Weise wie *Deporaus tristis* den Anfang seiner Rolle bildet, weist eine grosse Ähnlichkeit auf mit der Weise, wie *Byctiscus populi* es tut. Auch dieser nimmt beim Rollen verschiedene Stellen ein und perforiert und rollt das Blatt so lange, bis die Rolle nicht mehr aufspringt. Die manchmal gerade, manchmal gebogene Rolle ist anfänglich am unteren Ende dünner als anderswo, da hier ein weniger breiter Blattstreifen zu wickeln ist (s. z.B. Fig. 33d). Wenn nun beim Weiterrollen die Rolle gegen einen Nerv oder gegen den Schnitt stösst, wird am unteren Rollenende

ein grösseres Stück Blatt aufgerollt als am oberen Ende. Dadurch wird die Rolle nach oben konisch konvergent. Dies kann jedoch nur dann geschehen, wenn das Blatt verdreht wird, was an den schrägen Querfalten sichtbar wird. Das untere Ende wird anschliessend extra aufgerollt, so dass es auch konisch wird, aber jetzt nach unten konvergierend. Dies bedeutet, dass die Wicklungslinien sich etwa in der Rollenmitte knicken oder biegen. So kann auch keine Rede sein von einer Wicklung nach einer mathematisch abwickelbaren Fläche. Dies gilt für nahezu die ganze Rolle von *Deporaus tristis*. Eine Ausnahme hiervon ist das Aufrollen des fünften, und in vielen Fällen auch des vierten Blattlappens. Dies lässt sich leicht veranschaulichen, wenn man die Rolle in Fig. 33k in Gedanken weiterrollt. Um einen Eindruck von den unvermeidlichen schrägen Querfalten zu bekommen wird nach Fig. 71 verwiesen.

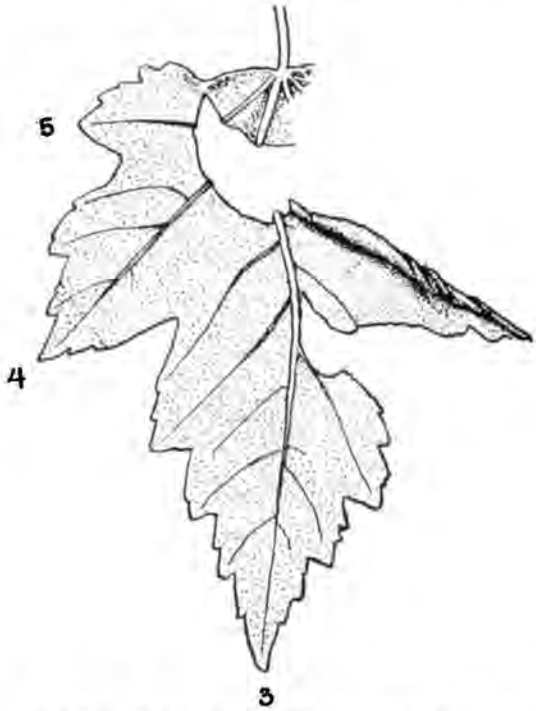


Fig. 71. Schräge Falten in den Rollen von *Deporaus tristis*.

6. *Die Evoluten-Evolventen-Theorie und ihre praktische Verwirklichung.*

Wir werden jetzt mit einigen mittleren Schnitten (aus Fig. 48 und 49) und Blattformen prüfen, inwiefern der Blattrand eine Evolvente des grossen Schnittbogens bildet.

Für die mittlere Blattform wurden Punkte der Ränder einer Anzahl Blätter in Polkoordinaten bestimmt. Der Pol oder Ursprung wurde auf die Mitte der Länge des Hauptnerven gelegt, während der 200 Grad grosse

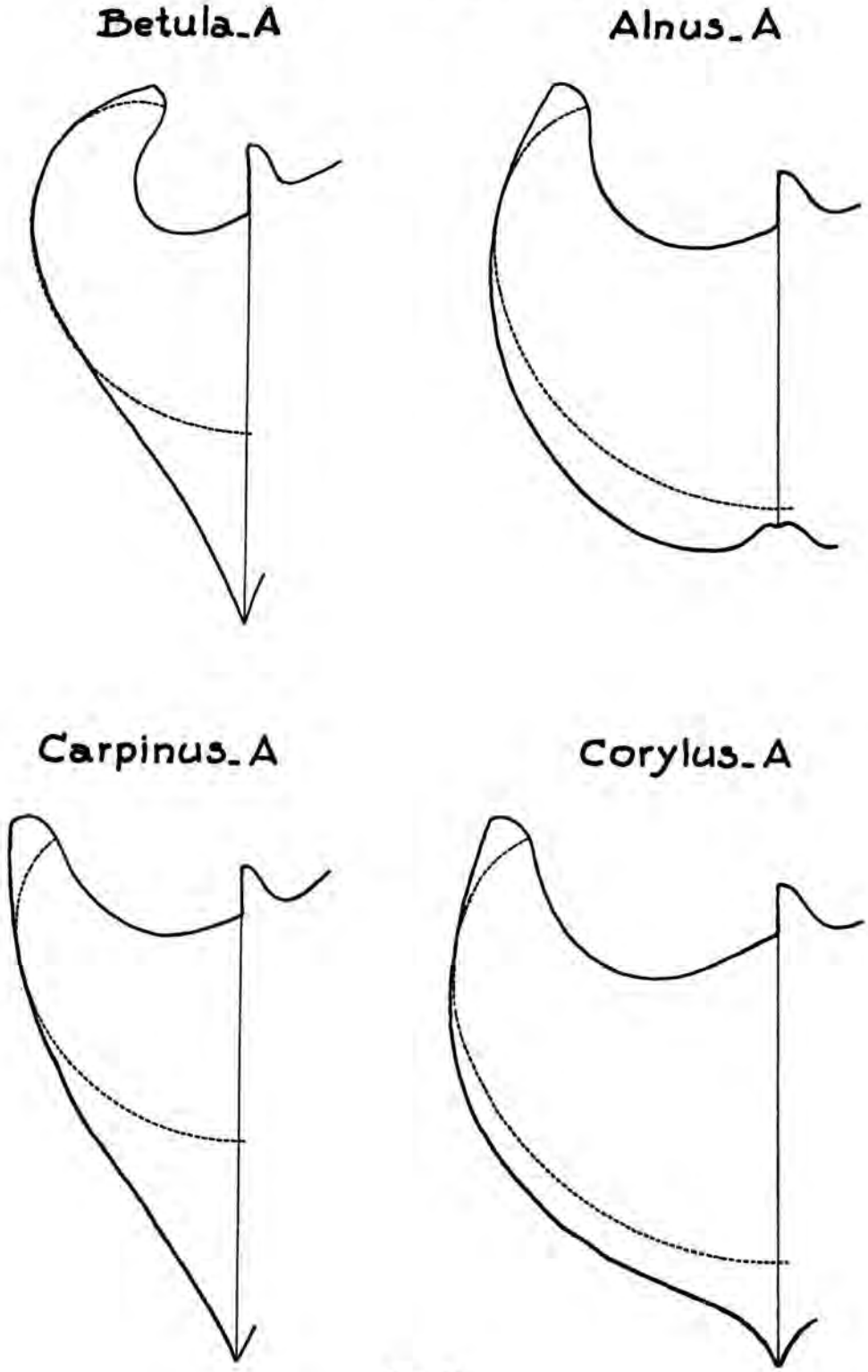


Fig. 72.

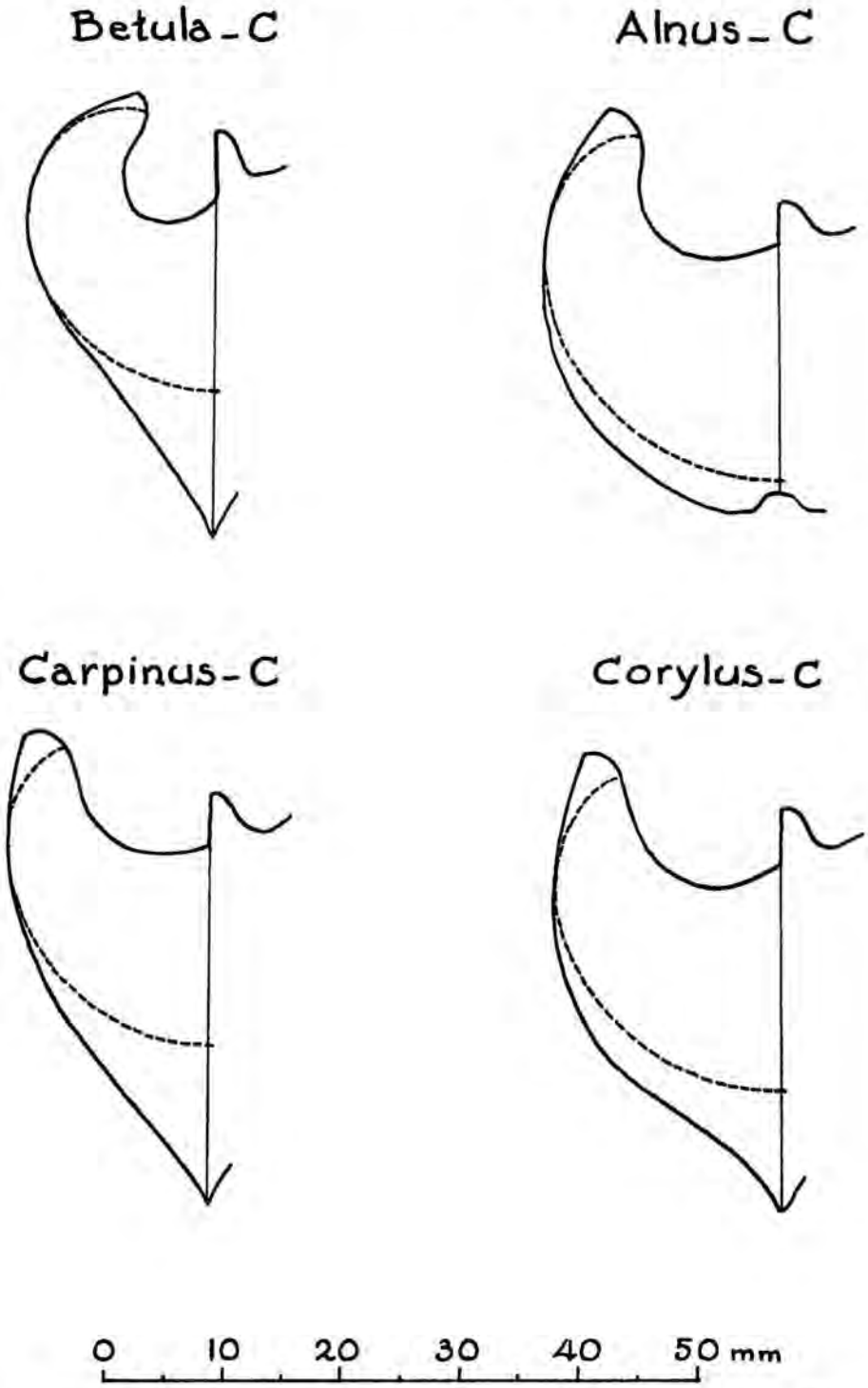


Fig. 72. Der mittlere lose Blatteil der Blattgruppen A und C von *Betula*, *Alnus*, *Carpinus* und *Corylus* mit der darin konstruierten Evolvente, die innerhalb des Blattrandes diesen Rand tangiert. Weitere Erklärung s. Text.

Winkel zwischen Spitze und Basis des Hauptnerven in 6 gleiche Teile geteilt wurde. Längs der Schenkel dieser Sektoren von je $33^1/_3$ Grad wurden die Entfernungen von Pol bis Blattrand gemessen.

Auch wenn die Blätter mit der Absicht ausgesucht wurden, ihre mittlere Länge soweit wie möglich mit der mittleren Länge von Fig. 48 in Übereinstimmung zu bringen, konnten diese natürlich einander nicht genau gleich sein. Mittels einer kleinen Vergrösserung oder Verkleinerung wurde dieser Unterschied aufgehoben.

Die Koordinaten der Blatträndер können nicht genau bestimmt werden, da diese Ränder bei allen untersuchten Blättern Zähnungen und Einschnitte aufweisen. Darum wurde als Blattrand die Mitte zwischen Spitze und Tal der Zähnungen genommen.

Die Ergebnisse werden in Fig. 72 dargestellt. Hinter dem Pflanzennamen stehen die Buchstaben A und C, mit denen die Blattgruppen in Fig. 48 und 49 gemeint sind. In diesen Figuren ist die Evolvente, die innerhalb des Blattrandes liegt und diesen Rand berührt, eingezeichnet. Alle andere Evolventen verlaufen, gemäss der Erklärung auf S. 135, parallel der in der Figur konstruierten.

In der Rolle liegt die Evolvente des Schnittes auf einer Ebene, die senkrecht zur Rollenachse steht. So können wir auch bei jeder Rolle leicht feststellen, inwiefern der Blattrand eine Evolvente des Schnittes ist. Zu diesem Zweck schneiden wir die Rolle etwas unterhalb der Stelle durch, an der wir beim Zusammendrücken die grösste Dicke zwischen den Fingern fühlen. Wenn wir dann das abgeschnittene untere Stück der Rolle öffnen, können wir feststellen, inwiefern der Scherenschnitt – der eine der Evolventen des vom Käfer gemachten Schnittes ist – dem Blattrand parallel verläuft. Die Ergebnisse hiervon stimmen durchschnittlich gut mit denen überein, die in Fig. 72 konstruiert sind.

Aus den Zeichnungen in Fig. 72 folgt, dass, wenn, auch die Evoluten-Evolventen-Theorie bei der Birke anwendbar scheint, sie doch wegen der Abweichungen bei den anderen Blattformen nicht zu verteidigen ist. Die grössten Abweichungen geben die Rollen der Hagebuchenblätter und der hier nicht gezeichneten Amerikanischen Eichen mit den tiefen Randeinschnitten (s. z.B. das zweite Blatt in Fig. 60).

Wenn der Schnitt in den kleinen Erlenblättern (Gruppe C) etwas mehr nach der Blattspitze hin versetzt würde, könnte der Blattrand praktisch eine Evolvente des Schnittes sein. Von den Hunderten Erlenröllchen, die ich untersucht habe, habe ich jedoch nur ein einziges Mal so einen Fall gesehen. Dieses müsste viel öfter vorkommen, wenn das Verhalten des Käfers darauf gerichtet wäre den Schnitt als die Evolute des Blattrandes zu schneiden. Die untere Seite solcher Rollen kann nicht zugedrückt werden, da die mehr nach aussen liegenden Blattschichten nicht an den innen liegenden Schichten vorbeikommen. Auf S. 179 werden wir sehen, dass dies ein Nachteil für das Futterpaket für die Larven ist.

E. Die Perforation.

Die Perforation wird meistens auf beinahe der ganzen ersten Blatthälfte und auf einem Streifen der zweiten Blatthälfte längs des Hauptnerven ausgeführt. Hierbei springt ins Auge, dass gerade der Teil der zweiten Blatthälfte, der am weitesten aufgerollt werden muss und der den geringsten Biegungswiderstand bietet, nicht perforiert wird. Dies trifft ebenfalls bei den Rollen von *Deporaus tristis* und *Byctiscus populi* zu. Darum ist es sehr wahrscheinlich, dass das Perforieren den Zweck hat, das Blatt verwelken zu lassen und weicher zu machen.

Die Tatsache, dass das Blatt an den Stellen, die perforiert sind, schneller Wasserdampf verliert als an den nicht behandelten Teilen, lässt sich mit einem Kobaltpapier beweisen. Es wird auf das Blatt zwischen zwei Glasplatten gelegt; das Stück, das auf dem perforierten Teil liegt, färbt sich viel früher rot als der Rest.

Die Verdampfung im perforierten Blatteil können wir auch dadurch feststellen, dass der Glanz dieser Blatteile matter wird.

Deporaus betulae perforiert einen schmalen Blattstreifen längs des Schnittes fast nicht; hier sind viele Löcher, durch die Tarsenklauen der Mittel- und Hinterbeine während des Schneidens verursacht. Wenn das Weibchen beim Perforieren in die Nähe dieses Blattstreifens kommt, biegt es meistens wieder ab. Dies weist darauf hin, dass das Weibchen merkt, dass dieser Teil des Blattes bereits perforiert ist. Dies können wir noch deutlicher sehen, wenn zwei Weibchen, die zufällig dasselbe Blatt für eine Rolle ausgewählt haben, kurz nacheinander zu perforieren anfangen. Das Weibchen, das zuletzt angefangen hat, perforiert nur an den Stellen, wo das erste Weibchen nicht gewesen ist, oder es perforiert nicht so lange.

Ein absichtlich mit einer Pinzette gequetschtes Stück der ersten Blatthälfte wird auch nicht vom Käfer perforiert. Meistens biegt er seine Perforationskurve um die gequetschte Stelle hin; manchmal läuft er darüber hinweg, um sofort nach dieser Stelle weiterzuperforieren. Dasselbe findet statt, wenn wir ein Blattstück mit einer Schicht feingeriebenen Blattgewebes eines anderen Blattes bestreichen. Wenn wir das ganze Blatt auf einer dieser beiden Weisen behandeln, perforiert das Weibchen überhaupt nicht.

Perforieren der Oberseite ist ökonomischer als Perforieren der Unterseite des Blattes. Auf der Oberseite dringen die Klauen direkt nach Durchbohrung der Epidermis in die Zellen des Palissadenparenchyms ein, so dass diese Zellen ihre Feuchtigkeit direkt der Luft abgeben können. Auf der unteren Seite würde ungefähr die Hälfte der Löcher in die Höhlen zwischen den Zellen des Schwammparenchyms münden. Sollte das Tier hier nicht etwa zweimal so lang perforieren, dann würde eine geringere Verdampfung des Wassers erreicht. Um also schnell einen bestimmten Grad von Verwelkung zu erreichen muss das Tier die obere Blattseite perforieren.

Deporaus tristis perforiert auch immer auf der Blattoberseite; die zwei Byctiscusarten perforieren auf der Ober- oder Unterseite (oder anfangs auf beiden Seiten) und zwar davon abhängig, ob die Unter- oder Oberseite des Blattes nach innen aufgerollt wird.

Der Mensch kann perforierte Blätter durch den starken Geruch von den nicht behandelten unterscheiden. *Deporaus betulae* hält seine Antennen während des Perforierens dicht auf dem Blatt; dies macht es wahrscheinlich, dass auch der Käfer die perforierten und nicht perforierten Blatteile durch den Geruch voneinander unterscheidet.

Byctiscus populi und *Deporaus tristis* perforieren ausführlicher als *Deporaus betulae*.

Abgesehen vom Perforieren, nimmt der Turgor des losen Blatteiles örtlich durch das Fressen ab, das zwischen die Rolltätigkeiten eingeschaltet wird. Merkwürdig ist hierbei, dass es immer in der Nähe der Hauptnervkerbe geschieht, wo der lose Blatteil mit den relativ dicken Nerven und Nerventeilen den grössten Widerstand bietet und ausserdem eng aufgerollt werden muss.

Lange Zeit habe ich gezögert, dem Fressen diese sekundäre Funktion zuzuschreiben. Da jedoch *Deporaus tristis* auch manchmal die Rolltätigkeiten unterbricht und von den Blatteilen frisst, die den grössten Widerstand bieten und die am engsten aufgerollt werden müssen, glaube ich, dass an dieser Funktion nicht mehr gezweifelt werden darf.

Da *Deporaus betulae* manchmal und *Deporaus tristis* sogar mehrfach vom festen Blatteil frisst, ist es möglich, dass diese Funktion des Fressens noch nicht voll und ganz entwickelt ist. Es kann jedoch auch bedeuten, dass das Fressen nicht ausschliesslich auf dem losen Blatteil stattfinden darf, da sonst den Larven zu viel Blatt entzogen würde.

F. Die Eitasche und das nach innen Rollen der Blattunterseite.

Apoderus coryli und *Attelabus nitens* bilden die Anfangsrolle aus einigen Wicklungen und drücken sie an der unteren Seite zu; danach beissen sie von aussen her ein Loch in die Rolle, durch das das Ei zwischen die Blattschichten in der Rolle gebracht wird. Das Loch ist klein und überdies spaltförmig, wodurch das Ei nicht zurückfallen kann. Das verschlossene Ende verhindert ein unten Herausfallen, falls die Blattschichten nicht so eng aufeinandergewickelt sind, dass das Ei festgeklemmt wird.

Byctiscus populi kriecht ein Stück – etwa eine halbe Wicklung – zwischen die Schichten der Rolle, beisst ebenfalls ein Loch in die Rolle und legt das Ei durch dieses Loch zwischen die Blattschichten. Dieses Ei liegt etwas neben dem Loch. Das *Byctiscus*-Ei kann wahrscheinlich nicht durch das Loch nach aussen oder nach unten fallen, weil das untere Ende zu eng hierfür aufgerollt ist.

Byctiscus betulae setzt die Eier auf ähnliche Weise in der Rolle ab.

Deporaus tristis beisst kein Loch in die Rolle, sondern legt während des

Rollens das Ei einfach zwischen die zwei sich aufeinander anschmiegende Blattschichten, so dass das Ei festgeklemmt wird. Das Weibchen rollt ohne Unterbrechung weiter bis zum Rand des Blattlappens, wo es die Rolle festklebt. Falls dieses Festkleben nicht stattfinden sollte, so würden die Blattschichten durch den ihnen noch verbleibenden Widerstand etwas aufspringen und das Ei könnte unten herausfallen. Das Weibchen hat aber (durch „trial and error", s. S. 82) eine solche Stelle gefunden, dass es bis zum Rand des Blattlappens rollen kann und dass es beim Rollen auf diesen Rand hinauskommt, um die Rolle festkleben zu können. *Deporaus tristis* legt auch wohl Eier in den Rollenteil, der aus dem ersten Blattlappen entsteht, ohne dass diese Rolle auf dem Rand dieses Lappens festgeklebt wird. Diese ersten Wicklungen sind so eng gerollt und so gründlich perforiert, dass sie praktisch jeden Widerstand verloren haben. Wenn nun das Weibchen zwischen den Blattschichten in die Rolle kriecht, das Ei auf normale Weise zwischen die Schichten legt und festklemmt und die bereits gebildete Rolle zu Ende rollt, schliessen die Blattschichten eng aufeinander an und das Ei bleibt festgeklemmt. Bei Blattschichten, die weiter vom Anfangspunkt entfernt liegen, ist diese Methode des Eilegens nicht möglich. Die Ursache hiervon ist, dass, je weiter die Wicklungen vom Anfangspunkt entfernt liegen, desto grösser ihr Diameter wird und desto schwieriger der Blattwiderstand zu brechen ist. Nach dem Rollen würden die Windungen, die in einer gewissen Entfernung vom Anfangspunkt liegen, wieder auseinander weichen. Es ist darum für das Festklammern des Eies notwendig, dass die Windungen des zweiten und dritten Blattlappens festgeklebt werden.

Der auf den Rollen des *Attelabus nitens* parasitierende *Rhynchites sericeus* legt ebenso wie *Deporaus tristis* das Ei zwischen die Blattschichten, und zwar in dem Augenblick, wo sie durch den Wirtskäfer, der auf der oberen Seite der Rolle sitzt, aufeinander gerollt werden. Es ist hierbei von Bedeutung, dass die Konstruktion der Rolle von *Attelabus* derartig ist, dass die gut gebildete Rolle in keinem Stadium mehr aufspringen kann (s. DAANJE, 1957). *Rhynchites sericeus* verfügt überdies über die Methode, in die fertige *Attelabus*-Rolle ein Loch zu beissen und das Ei da hineinzudrücken. Die etwas empor gebogenen Ränder des Loches drückt es danach mit dem Rüssel in das Loch, um es so gut wie möglich zuzudrücken.

Byctiscus betulae legt auf diese Weise auch manchmal ein Ei in die ganz fertige Rolle. Einmal habe ich beobachtet, dass dieser Käfer ein Loch in eine durch *Deporaus betulae* vollständig gemachte Rolle gebissen hat. Er wurde aber durch mein Erscheinen gestört und legte dann das Ei nicht mehr.

Es ist merkwürdig, dass *Byctiscus populi*, der doch auch die Eier in den Rollenteil legt, wo die Blattschichten nicht oder praktisch nicht mehr aufspringen, die einfache Methode des Eilegens von *Deporaus tristis* und *Rhynchites sericeus* nicht anwendet. Dies hängt vielleicht damit zusammen, dass dieser Käfer weniger schlank als die anderen zwei Käfer-

arten ist, so dass er die Abdomenspitze nicht tief genug zwischen die Blattschichten einführen kann. Für das Schlankheitsmass von *Byctiscus populi* und *Deporaus tristis* wird auf Tabelle 9 auf S. 200 verwiesen. Die Schlankheit von *Rhynchites sericeus* wird durch die Zahl 0,50 ausgedrückt.

Deporaus betulae macht nur am Anfang und längs des grossen Schnittbogens Wicklungen mit einem sehr kleinen Diameter. Je weiter ein Blattstück hiervon entfernt liegt, desto weiter wird es aufgerollt und desto schwieriger wird der Widerstand darin gebrochen. Das bedeutet, dass die Kegelmäntel der ersten Blatthälfte, in die *Deporaus betulae* die Eier legt, an der unteren Seite immer weiter aufspringen als an der Spitze. Wenn nun das Weibchen das Ei durch ein Loch in die Rolle bringen würde, dann würde das Ei wahrscheinlich unten herausfallen.

Deporaus betulae könnte das Ei in der Weise von *Deporaus tristis* zwischen die praktisch nicht aufspringenden Schichten des kleinen Anfangslappens legen. Seine Schlankheit, noch etwas günstiger als die von *Deporaus tristis*, würde ihm dies ermöglichen. Der Anfangslappen ist jedoch so klein, dass man annehmen kann, dass bei der Unterbringung eines zweiten Eies das erste herausfallen würde. Das zweite Ei könnte auf die Weise von *Deporaus tristis* zwischen die Blattschichten mit einer weiteren Wicklung gelegt werden. Dann ist jedoch erforderlich, dass das Blatt ganz aufgerollt und verschlossen wird. Durch dieses Verschliessen kann dann kein weiteres Ei in die Rolle eingeführt werden. Schliesslich können wir noch annehmen, dass *Deporaus betulae* das untere Rollenende auf die Weise von *Deporaus tristis* zurollt. In dieses untere Ende könnte dann noch ein drittes Ei abgelegt werden. Ausser dass man bezweifeln kann, ob die Kraft von *Deporaus betulae* hinreichend ist, um das untere Rollenende aufzurollen (s. S. 200), könnten auf diese Weise höchstens drei Eier in die Rolle eingeführt werden. Dadurch aber, dass das Tier Eitaschen anfertigt, ist es ihm möglich, bis zu sechs Eier in einer einzigen Rolle unterzubringen.

Die Scheide von *Deporaus betulae* liegt in derselben Richtung wie die dorsale Seite der Abdomenspitze, wenn sie zum Eilegen ausgestülpt wird; sie steht also etwa senkrecht zur ventralen Seite des Abdomens. Hiermit steht die Tatsache im Einklang, dass die Eitasche nicht in der Unterschicht, auf der der Käfer sitzt, angebracht wird, sondern in der dorsal liegenden Blattschicht. Die Eitasche in der dorsalen Blattschicht gestattet es dem Käfer, die Scheide genau auf die Taschenöffnung zu setzen; so liegen auch die Taschenhöhlung und die ausgestülpte Scheide in derselben Richtung (Fig. 27d). Würde die Eitasche in der unter dem Käfer liegenden Blattschicht angebracht, dann könnte die Abdomenspitze nicht gut auf die Taschenöffnung gesetzt werden und die ausgestülpte Scheide müsste ausserdem eingeknickt werden, um so in die Tasche dringen zu können. Das Ei könnte dann schwer abgelegt werden.

Wegen der Eigenschaften der Tasche und wegen des Körpers des Käfers muss die Tasche also in der dorsal liegenden Blattschicht angebracht werden.

Da die physiologische Blattunterseite nach innen gerollt wird, liegt die Eitasche an dieser Unterseite. Nun kommt es in seltenen Fällen vor, dass der Käfer die Blattoberseite nach innen rollt, was zur Folge hat, dass der Käfer nicht imstande ist, eine Eitasche zu machen. Anstatt die Epidermis abzustreifen, dringen die Kiefer schräg durch das Blatt. Der Käfer versucht dann aufs neue, eine Tasche zu machen, doch immer mit demselben Erfolg. In den 13 von mir gesammelten und auf falsche Weise gewickelten Rollen haben die Weibchen durchschnittlich 25 Mal(!) versucht eine Tasche zu machen. Die grösste Zahl Durchbohrungen in einer Rolle betrug 65 und die kleinste 2. Nach diesen misslungenen Versuchen lässt das Weibchen die Rolle im Stich.

Die Tatsache, dass die Kiefer durch das Blatt dringen, erklärt sich so, dass die Epidermis der Blattoberseite ganz und gar auf dem Palissadenparenchym festsitzt; darum lässt sie sich viel schwerer losstreifen als die Epidermis der Blattunterseite, die nur auf den zerstreuten Zellen des Schwammparenchyms festsitzt. Der Unterschied in Abstreifbarkeit der Epidermis ist bei den Botanikern bereits seit langem bekannt. Sogar DEBEY (1846) nimmt schon an – auch wenn er keine Hinweise hierfür hat und keine eingehendere Erklärung gibt – dass die Blattunterseite nach innen gerollt wird, da die Eitasche „besser" auf dieser Seite angebracht werden kann.

Das Anfertigen der Eitasche misslingt bisweilen auch an der Blattunterseite. Dies kann der Fall sein, wenn die dorsal liegende Blattschicht hier derartig viele Beulen und Vertiefungen aufweist, dass sie beim Hochdrücken des Käfers ungefähr als Ganzes, aber nicht an jedem Fleck an die dorsale Seite des Käfers und besonders an den Rüssel anschliesst. Obwohl es sehr wahrscheinlich ist, dass der Käfer durch das Hochdrücken der dorsal liegenden Blattschicht untersucht, inwiefern sich die Schicht an seinen Rücken anschmiegt, so nimmt er offenbar nicht alle Einzelheiten wahr. Wenn er mit dem Anfertigen der Tasche beginnt, besteht die Möglichkeit, dass der Rüssel einen Winkel mit der Blattschicht bildet, was zur Folge hat, dass die Kiefer durch das Blatt dringen. Das Misslingen der Anfertigung dieser Eitaschen merkt das Weibchen erst, nachdem die Kiefer durch die Blattschicht zur anderen Seite durchgedrungen sind. Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass das nach innen Rollen der Blattunterseite den Vorteil hat, dass das Weibchen die Eitasche machen kann. Doch kann dies nicht der einzige Grund sein, denn auch *Deporaus tristis* wickelt immer die Unterseite des Blattes nach innen, macht aber keine Eitaschen. Dies lässt sich wie folgt erklären.

Viele Blätter können wir praktisch als ebene Flächen betrachten. Es gibt jedoch auch viele Blätter derselben Pflanzenarten, die über die ganze Oberfläche eine konvex gebildete Oberseite besitzen. Solche Blätter können schwerlich mit der Oberseite nach innen aufgerollt werden, was in schöner Weise von *Apoderus coryli* und in geringerem Masse von *Attelabus nitens* gezeigt wird. Diese Käfer, die die Blattoberseite nach

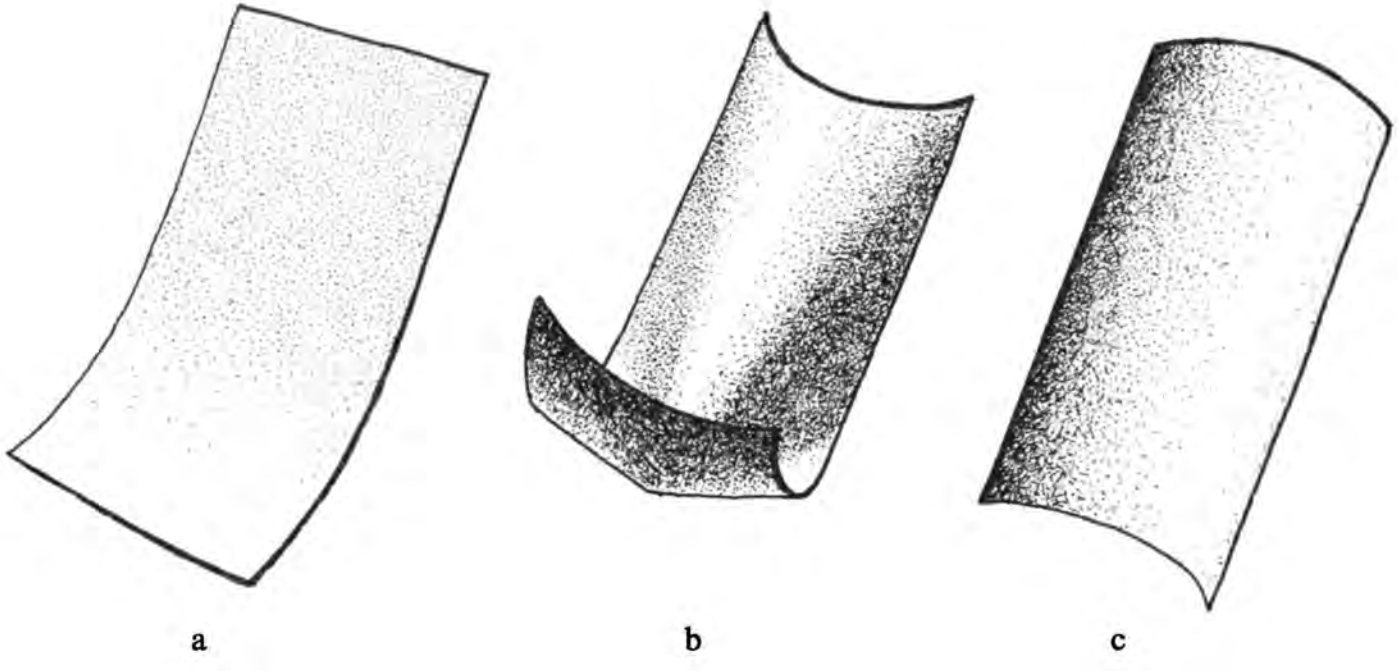


Fig. 73. Ursache des Umknickens oder Nicht-Umknickens eines gebogenen Blatteiles durch das Rollen. Erklärungen s. Text.

innen aufrollen, sorgen im voraus dafür, dass die konvexe Oberseite in eine konkave verwandelt wird. Tun sie dies nicht allzu gut, dann besteht die Möglichkeit, dass die Rolle festläuft. In solchem Falle gelingt es dem Käfer manchmal, seinen Fehler zu berichtigen, oft muss er jedoch die unfertige Rolle im Stiche lassen (s. DAANJE, 1957).

Diese Schwierigkeit lässt sich mit Hilfe eines Stückes Papier erklären. Wenn wir den Streifen beim Rand umbiegen (Fig. 73a) und etwa senkrecht zu diesem Rand aufrollen oder biegen, so können wir das Papier nach derselben Seite wickeln, nach der der Streifen gebogen ist; der Streifen streckt sich dann, so dass das Rollen reibungslos stattfinden kann (Fig. 73c). Wickeln wir das Papier nach der entgegengesetzten Seite, dann sehen wir, dass der Streifen sich beim Rand noch stärker biegt und schliesslich knickt (Fig. 73b), was das Rollen äusserst schwierig macht.

Dies trifft jedoch nur zu, wenn wir das Stück Papier in seiner vollen Länge – d.h. nach den langen Wicklungslinien – aufrollen. Wenn wir nicht über die ganze Länge wickeln, sondern die Wicklungen nach und nach verlängern, dann kann diese Schwierigkeit umgangen werden.

Das Aufrollen gemäss langen Wicklungslinien wird ausser von *Apoderus coryli* auch von *Deporaus betulae* angewendet. Sollte dieses Tier eine konvexe Blattseite nach innen rollen, so könnte der Blattspitzenteil zusammenknicken und grosse Schwierigkeiten verursachen.

Dasselbe gilt für das Wickeln des dritten, vierten und fünften Blattlappens von *Deporaus tristis*. Wenn eine konvexe Blattseite nach innen gewickelt wird, könnten auch die Spitzenteile dieser Lappen umknicken. *Deporaus tristis* rollt den ersten und den zweiten Blattlappen gemäss geknickten Wicklungslinien, so dass die oben erwähnte Schwierigkeit sich nicht bei diesen Lappen einstellt.

Byctiscus populi wendet ähnliche geknickte Wicklungslinien für den ersten Teil der ersten Blatthälfte an. Bei der Blattbasis und der -spitze verlaufen diese Wicklungslinien fast bis an den Hauptnerv (s. Fig. 32c). Wenn *Byctiscus populi* den Rest des Blattes gemäss langen Wicklungslinien weiterwickelt und die konvexe Blattseite nach innen rollt, dann kann nur das kleine Stück Blatt zwischen Blattspitze und dem Unterende der eng aufgerollten Rolle umknicken. Da dieses Blattstück so klein ist und nur den dünnsten Teil des Hauptnerven enthält, bietet das Umknicken keine zu grosse Schwierigkeiten. Dieses Umknicken kommt auch tatsächlich ab und zu vor; nur in sehr seltenen Fällen läuft die Rolle dadurch fest. Hieraus lässt sich verstehen, warum Byctiscus populi beim Nach-innen-rollen keinen Vorzug für die Blattober- oder -unterseite zeigt.

In den Rollen von *Byctiscus betulae* kommen ernstliche Knickungen der Blattschichten vor. Dieser Käfer ist aber so stark, dass er die hieraus hervorgehenden Schwierigkeiten mit Gewalt überwinden kann.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich also, dass das nach innen Rollen der Blattunterseite von *Deporaus betulae* und *D. tristis* mit der eventuellen konvexen Form der Blattoberseite und mit dem Rollen gemäss langen

Wicklungslinien zusammenhängen mag. Da *Byctiscus populi* die geknickte Wicklungslinien fast bis an die Hauptnervspitze fortsetzt, ist es für seine Arbeit gleichgültig, ob eine konkave oder konvexe Blattseite nach innen gerollt wird. Dazu stimmt, dass er keine Wahl zwischen Blattober- oder -unterseite macht. *Byctiscus betulae* ist kräftig genug die knickenden Blatteile in doppeltgeschlagenem Zustand um die Rollen zu wickeln.

G. Das System, welches das Anfertigen des Schnittes, das Perforieren und das Rollen miteinander verbindet.

Wie wir bei der Beschreibung der Handlungen gesehen haben, läuft der Käfer nach Beendigung des Schnittes längs des zweiten Schnitteiles zurück zum Hauptnerv; er kann hierbei den Rüssel um den Schnittrand legen. Er schneidet noch etwas in die Einkerbung des Hauptnerven, läuft noch höchstens einige Millimeter am ersten Schnitteil entlang, geht dann hiervon ab, kreiselt perforierend über das Blatt, kommt wieder in die Nähe des ersten Schnitteiles und folgt ihm bis zum Anfangspunkt; er klettert nun um den Blattrand und fängt an zu rollen. Die Perforationskurve ist dabei immer rechts-, bzw. linksgerichtet, wenn der Käfer vom Ende des Schnittes bis zum Hauptnerv nach rechts, bzw. nach links gelaufen ist.

Das Zurücklaufen vom Endpunkt des Schnittes zum Hauptnerv macht einerseits den Eindruck eine Kontrolle dieses Schnittes zu sein; denn der Käfer beisst jetzt eventuell nicht ganz durchgeschnittene Seitennerven ganz durch. Andererseits aber geschieht dies nicht immer und ausserdem wird der erste Schnitteil nie kontrolliert.

Vielmehr müssen wir annehmen, dass das Weibchen, indem es längs des zweiten Schnitteiles zurückläuft, die Hauptnervkerbe leichter findet. Dies können wir auf folgende Weise bestätigen. Wird das Weibchen z.B. von kämpfenden Männchen oder vom Beobachter während des Zurücklaufens gestört, so dass es schnell wegläuft, aber doch auf der Blattoberseite bleibt, dann kommt es nach einer mehr oder weniger langen Zeit direkt oder indirekt zum Schnitt zurück. Kommt das Tier dann zufällig beim ersten Schnitteil an, so steckt es den Rüssel über den Schnittrand, läuft in derselben Richtung, in der es anfänglich längs des zweiten Schnitteiles gelaufen ist und kommt so zum Anfangspunkt. Es kehrt hier sofort zurück, kommt zur Hauptnervkerbe, schneidet hier noch etwas, geht aber dann weiter längs des zweiten Schnitteiles. Am Ende kehrt es wieder um, kommt dann wieder zur Hauptnervkerbe, die es nochmals verfolgt und kerbt, und fängt dann endlich zu perforieren an. Ein Beispiel hierfür wird in Fig. 74 dargestellt. Hier wird das Laufen durch eine ausgezogene Linie und das Perforieren durch eine punktierte Linie angedeutet; die Reihenfolge der Bewegungen wird durch Zahlen angegeben.

Bei diesen Beispielen fällt auf, dass der Käfer erst nach dem zweitenmal Kerben mit dem Perforieren anfängt; das erste Mal läuft er dagegen bis

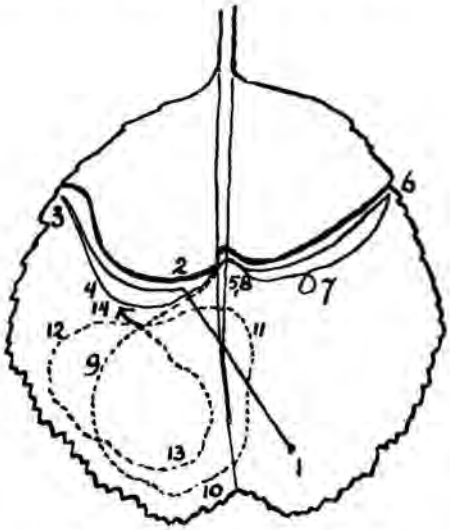


Fig. 74. Beispiel von der Art und Weise, wie das Weibchen von *Deporaus betulae* die Hauptnervkerbe zurückfindet und von dieser Kerbe ausgehend die Perforationskurven bestimmt. Der Gang des Weibchens wird durch ausgezogene Linien, die Perforationskurve durch gestrichelte Linien dargestellt. Weitere Erklärungen s. Text.

zum Schnittendpunkt. Hieraus ergibt sich offenbar, dass die Lage der Einkerbung im Hauptnerv dem Käfer vermittelt, ob er von der richtigen Seite längs des Schnittes zum Hauptnerv gelaufen ist oder nicht.

Wenn das Weibchen durch die Störung auf das feste Blattstück geflüchtet und über den Schnitt zur Hauptnervkerbe gekommen ist, merkt es ebenfalls an der Lage der Einkerbung im Nerven, dass etwas nicht stimmt. Manchmal kehrt es sofort nach dem losen Blatteil zurück, manchmal jedoch erst nach einigem Suchen; hier sucht es aufs neue die Einkerbung auf dem Wege über den Schnitt.

Wenn es keine Hauptnervkerbe gibt, wie z.B. bei vielen kreisförmigen Schnitten (S. 120, Fig. 53), sehen wir, dass das Weibchen lange Zeit längs des Schnittes hin und herläuft. Das Weibchen perforiert dann nicht und lässt das Blatt schliesslich im Stich. Die Einkerbung im Hauptnerv bietet also offenbar den Reiz zum Perforieren.

Hat ein *Seiten*nerv im zweiten Blatteil die typische Hauptnervkerbe, dann wird von dieser Einkerbung aus perforiert. Die Perforation wird dann mehr nach dem zweiten Blatteil verschoben und liegt bisweilen ganz hierauf. Dadurch, dass wir während des Schneidens ein Blatt unterschieben, können wir das Perforieren sogar auf willkürlichen Teilen des zweiten Blattes ausführen lassen.

Manchmal kommt es vor, dass das Weibchen einen Schnitt, wie in Fig. 75 angegeben, macht. Die Hauptnervkerbe wird bei d am ersten Blattrand beendet und geht nicht zur anderen Seite des Hauptnerven weiter. Der Rüssel des Käfers beschreibt anschliessend einen Bogen ausser-

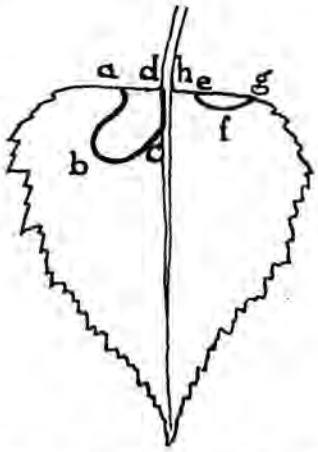


Fig. 75. Birkenblatt mit einem Schnitt, in dem der Teil d e fehlt. Die Folge hiervon kann sein, dass auf dem festen Blatteil abcd perforiert wird. Erklärung s. Text.

halb des Blattes durch die Luft und trifft bei e wieder auf den Blattrand. Dann schneidet er den zweiten Teil von e bis g. Beim Zurücklaufen geht das Weibchen nach e am Blattrand entlang bis zum Hauptnerv, der hier keine Kerbe besitzt. Es kommt dann vor, dass das Weibchen diesen Nerv noch oberflächlich quer kerbt, hierbei jedoch nicht bei der wirklichen Einkerbung herauskommt. Der Käfer verlässt dann die oberflächliche Kerbe, um von hier aus zu perforieren. So bearbeitet er aber automatisch den festen Blatteil zwischen abc und d.

Mit Hilfe der Hauptnervkerbe bestimmt also das Weibchen offenbar auch, welcher Teil des Blattes perforiert wird.

Das Weibchen beendet das Perforieren normalerweise in der Nähe des Schnittes. Wie sich wiederum mit Hilfe eines untergeschobenen Blattes, auf dem der Käfer perforiert, zeigen lässt, wird das Ende der Perforierung offenbar nicht von einer direkten Beobachtung des Schnittes bestimmt. Es kann z.B. irgendwo mitten auf dem untergeschobenen Blatt liegen, aber die Richtung, in der das Tier weiterläuft, stimmt wohl immer ungefähr mit der Richtung überein, in der der Käfer den Anfangspunkt des Schnittes finden müsste. Es erscheint darum wahrscheinlich, dass der Käfer diese Richtung mit Hilfe seines kinaestetischen Gedächtnisses ebenso aus der Hauptnervkerbe bestimmt.

Wenn, wie normaliter, ein Schnitt anwesend ist, dann lässt sich das Weibchen meistens durch diesen Schnitt nach dessen Anfangspunkt leiten. Dies ergibt sich aus den folgenden merkwürdigen Fällen.

Wird das Weibchen während des Perforierens sehr durch kämpfende Männchen gehindert, dann flüchtet es manchmal nach der Blattunterseite, wo es eine Weile still sitzen bleibt. Wenn das Tier sich vom Schreck erholt hat, läuft es zum Schnitt und folgt diesem nach links, bzw. rechts, so wie es auch auf der Blattoberseite dem Schnitt nach links oder rechts gefolgt

wäre, um zum Anfangspunkt zu kommen. Da sich der Käfer jedoch auf der Blattunterseite befindet, kommt er beim Endpunkt des Schnittes heraus. Er dreht um den Blattrand und beginnt zu rollen. Jetzt aber rollt er die Blattoberseite nach innen. Die auf S. 157 genannten 13 Rollen, die mit der Blattoberseite nach innen gerollt sind und die keine Eitaschen enthielten, sind alle mit den Endpunkt des Schnittes im Innern der Rolle gewickelt.

Wennschon ich nur zweimal diese Fälle von Anfang bis Ende habe beobachten können, halte ich es für wahrscheinlich, dass dieser Fehler immer durch das Kämpfen der Männchen verursacht wird. Anfänglich hatte ich gedacht, dass der Wind hieran schuld hätte, der das lose Blattstück nach der Blattunterseite zusammenklappte, so dass der Anfangslappen auf den Endlappen geraten könnte. Wenn dann der Endpunkt weiter als der Anfangspunkt hervorragte, würde das Weibchen nach dem Perforieren unbemerkt an den Endpunkt kommen. In dem Versuch können wir das Weibchen auch tatsächlich dazu veranlassen; durch den Wind schliessen Anfangs- und Endlappen niemals genügend aneinander an, und ausserdem bewegen sich diese zwei Blatteile in bezug zueinander; das Weibchen schreitet deshalb nicht auf den Endlappen über.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass das Weibchen sich die Richtung, in der es dem Schnitt folgen muss, genau behalten, dass es aber vergessen hat, dass es nach der Blattunterseite geflüchtet ist. Dem ist aber lange nicht immer so. Das Weibchen kriecht oft wieder auf die Blattoberseite, um die Tätigkeiten auf normale Weise wieder aufzunehmen und fortzuführen.

Wenn der Käfer beim Anfangspunkt angekommen ist, muss er sich, entweder bevor er um den Blattrand klettert, oder auch während dieser Handlung, drehen, um fürs Rollen mit drei Beinen um den Schnittrand greifen zu können. Theoretisch kann er sich links oder rechts drehen; er dreht sich aber immer nach links – bzw. nach rechts – wenn er sich längs des ersten Schnitteiles nach rechts – bzw. nach links – hat bewegen müssen.

Hiermit wird nicht behauptet, dass der Käfer die Drehrichtung aus der Laufrichtung längs des ersten Schnitteiles bestimmt. Dies könnte er auch aus der Richtung tun, in der er beim Perforieren kreiselt. Auch ist es möglich, dass er dafür sorgt, dass beim Rollen dieselben drei Beine um den Schnittrand schlagen, die bei der Beendung des Schnittes auf den Blattrand herausgekommen sind. Dies habe ich jedoch nicht untersucht und muss ich darum unbeantwortet lassen.

Es scheint wohl wahrscheinlich, dass das Drehen des Käfers sich nicht direkt aus Merkmalen des Schnittes ergibt. Dies möge aus Fig. 76 hervorgehen, ein Beispiel eines Falles, der wiederholt beobachtet wurde. In dieser Figur ist der Käfer durch Pfeile dargestellt; die Pfeilspitze entspricht dem Kopf des Tieres. Der Pfeil bei a gibt die normale Anfangsstelle des Rollens an. Die Stellen b bis f sind anomale Anfangsstellen. Dem Rollen bei b

ging Perforieren über den Schnitt hin auf dem festen Blatteil voraus, wobei der Schnitt offenbar nicht vom Käfer bemerkt wurde. Da das Rollen bei b nicht gelang, lief das Weibchen über den basalen Blattrand nach c hinüber und von hier nach d. Auch an diesen Stellen fehlten Rollversuche. Als ich das Dreieck 1–2–3 aus dem ersten Blatteil schnitt, ging der Käfer nach dem Perforieren zur Stelle e des Blattrandes, wo er manchmal ohne Erfolg zu rollen versuchte. Träge arbeitende Weibchen versuchten bisweilen bei f zu rollen; den Grund hierfür kann ich jedoch nicht angeben.

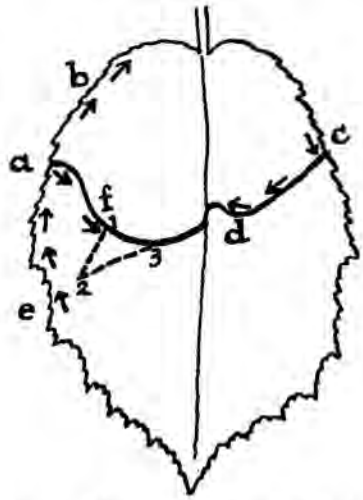


Fig. 76. Stellen (durch kleine Pfeile angegeben), an denen das Weibchen von *Deporaus betulae* umständehalber das Rollen anfangen kann. Die Pfeilspitze gibt die Kopfrichtung des Weibchens an.

Der Käfer versucht nur sehr kurz, bei den Stellen b und e zu rollen. Offenbar merkt er an der Form des Blatteiles, den er rollen will, dass hieran etwas hapert. Bei d, und in geringerem Masse bei c, bemüht sich der Käfer gewöhnlich sehr zum Rollen. Ich glaube, dass dies dadurch kommt, dass die Form dieser Blatteile viel übereinstimmung mit der des normalen Anfangslappens aufweist. Dies ist auch der Fall, wenn der Schnitt bei f ein hervorragendes Blattstück hat, wie es unter besonderen Umständen geschehen kann, worauf wir jedoch hier nicht näher eingehen werden.

Bei Blättern, deren *Ober*seite nach innen gerollt wird, wird der Endlappen, der einigermassen dem Anfangslappen gleicht, aufgerollt. Dies bedeutet jedoch nicht, dass das Weibchen diesen Endpunkt immer annimmt und das Blatt ganz gemäss dieser falschen Methode aufrollt. Am Unterschied im Habitus der Blattunter- und -oberseite merkt das Weibchen offenbar [1]), dass etwas fehlerhaft ist. Wenn wir nämlich den Anfangslappen

[1]) Die Versuche über die Frasstellen auf S. 21 beweisen, dass das Weibchen dazu imstande ist.

abschneiden und an seiner Stelle einen selbst angefertigten Anfangslappen festsetzen, dessen Blattseiten umgekehrt werden, so kommt es vor, dass der Käfer, wenn er nach dem Perforieren hier ankommt, zwanzigmal und mehr von der einen nach der anderen Blattseite geht, aber nicht rollt und das Blatt schliesslich im Stiche lässt.

H. Das Verschliessen der Rolle.

Die Weise des Verschliessens kann ganz und gar vom Beobachter nachgemacht werden. Indirekt ergibt sich hieraus, dass der Käfer kein anderes Klebemittel benutzt als die Zellenflüssigkeit des Blattes.

J. Die Relation zwischen Zudrücken und Abschneiden der Rolle.

Das Abschneiden der Rolle geschieht bei der Hagebuche viel öfter als bei anderen Pflanzenarten. Dies wird in Tabelle 8 in Prozenten der insgesamt gesammelten Rollen wiedergegeben.

TABELLE 8

Pflanzenart	Rollenzahl gesamt	Zahl der abgeschnittenen Rollen in Prozent
Carpinus betulus	336	87 %
Betula pendula	78	5 %
Alnus glutinosa	81	6 %
Corylus avellana	311	12 %
Quercus borealis	149	2 %

Den Grund für den grossen Unterschied im Abschneiden der Rollen der Hagebuche und der übrigen Pflanzenarten müssen wir in den Eigenschaften der Blätter und nicht in den Wetterbedingungen suchen, denn diese letzten sind durchschnittlich für alle Pflanzenarten dieselben.

Wenn wir Blätter abschneiden und in die Sonne und in den Wind zum Trocknen hängen, stellt sich heraus, dass die Blätter der Hagebuche bei weitem am längsten die Federkraft behalten. Zur Bestimmung dieser Federkraft wurden einige Blätter jeder Pflanzenart z.B. nach einer bestimmten Zeit vorsichtig in der Mitte gebogen und anschliessend während einer bestimmten Anzahl Sekunden mit gleichen Münzstücken beschwert. Die Blätter, die nach dem Wegnehmen des Münzstückes flach liegen bleiben, haben ihre Federkraft verloren; diejenigen, die dagegen ganz oder teilweise wieder aufspringen, haben sie noch grösstenteils bzw. zum Teil behalten.

Dieses relativ lange Beibehalten der Federkraft der Hagebuchenblätter entspricht nicht einem grösseren oder geringeren Wasserverlust oder dem

Eintrocknen. So trocknen diese Blätter etwas langsamer ein als die der Erle, der Amerikanischen Eiche und des Haselstrauches, aber etwas schneller als die der Birke und der Buche. Die Hagebuchenblätter behalten also ihre Federkraft nicht an erster Stelle durch den Turgor, sondern durch die spezifische Festigkeit der Nerven.

Die länger dauernde Federkraft der Hagebuchenblätter lässt sich auch feststellen an dem Aufspringen der Rollenunterseite nach dem Zudrücken. Bevor wir dies untersuchen, muss erst gesagt werden, dass die Weibchen, die in kalten Tagen träge und bei warmem Wetter schnell arbeiten, das Zudrücken gelegentlich weglassen. Von 152 Rollen der Hagebuche, des Haselstrauches und der Erle wurde mittels direkter Beobachtungen der Handlungen in der Natur festgestellt, dass in 37 Fällen (d.h. also in 24 % der Fälle) das Zudrücken unterbleibt.

Um zu untersuchen, inwieweit die Rollenunterseite wieder aufspringt, wurden 376 Rollen der Hagebuche und 168 der Birke untersucht. Von den Hagebuchenblättern waren 126 noch sehr gut an der Unterseite zugedrückt, während der Rest (250 Stück) ganz oder in bedeutendem Mass offen standen. Von den Birkenrollen waren 122 noch gut zugedrückt und 46 nicht. Um zu wissen, welcher Teil der zugedrückten Unterseiten wieder aufgesprungen ist, müssen wir ungefähr 24 % (siehe oben) der Gesamtzahl der gesammelten Blätter von den Rollen mit offenstehenden Unterenden abziehen. Für die Hagebuche bleiben dann 126 gut zugedrückte und 160 aufgesprungene Rollen übrig, und von der Birke je 126 und 6. Das bedeutet, dass von den zugedrückten Hagebuchenrollen 56 % und von den Birkenrollen 5 % ganz oder teilweise wieder aufspringen.

Wenn auch ich zu diesem Zweck keine besondere Rollen der Amerikanischen Eiche, des Haselstrauches und der Erle gesammelt habe, weiss ich aus Erfahrung, dass die Rollen dieser Pflanzen niemals an der Unterseite aufspringen.

Es besteht folglich eine deutliche Korrelation zwischen dem Abschneiden und dem Wiederaufspringen der Rollenunterseite. Das Weibchen muss also die mit dem Abschneiden korrelierende Federkraft des Blattes wahrnehmen können. Es kann dies beim Rollen, dem Verschliessen und dem Zudrücken tun.

Zugunsten der Wahrnehmung während des Rollens spricht, dass die Weibchen, die das Zudrücken übergehen, die Hagebuchenblätter meistens doch abschneiden. Die Wahrnehmung beim Verschliessen können wir hierbei wohl ausschliessen, denn, wie wir gleich sehen werden, ist der Widerstand bei einem normalen Ende der Rollen immer gering.

Die Wahrnehmung der Federkraft beim Zudrücken tritt hervor, wenn der Beobachter einem Weibchen mit dem fest Aufrollen eines Hagebuchenblattes zuvorkommt. Das Weibchen schneidet die Rolle dennoch ab.

Schliesslich geht aus den folgenden Experimenten hervor, dass das Tier in besonderen Fällen den Widerstand auch während des Verschliessens wahrnehmen kann und danach das Abschneiden bestimmt. Um die Wahr-

nehmung der Grösse der Blattflächen durch das Tier zu untersuchen (S. 172) wurde ein Teil der Erlenblätter durch den Beobachter weggeschnitten (gestrichelter Teil in Fig. 77). Die Rolle, die der Käfer vom Blatteil abc macht, endet dann in einer langen Wicklungslinie, wodurch gegen das Verschliessen ein grösserer Widerstand geboten wird als, wie in normalen Fällen, auf einer kurzen oder sehr kurzen Wicklungslinie bei Punkt d. Dieser Widerstand nimmt noch zu, wenn dazu noch ein Seitennerv in der Nähe von a b etwas schräg in die Rolle gewickelt wird. Von 24 Rollen, bei denen ein eventuelles Abschneiden notiert wurde, wurden 17 abgeschnitten. Dies ist 71 %, während der Prozentsatz abgeschnittener Rollen von Erlenblättern normalerweise nur 6 % beträgt (Tabelle 8).

Unter diesen Rollen befinden sich auch diejenigen, die der Beobachter selbst aufgerollt hat (S. 173). Auch diese Rollen wurden prozentweise ungefähr eben so oft abgeschnitten wie die übrigen. Dies lässt sich so erklären, dass der Beobachter bei einmaligem Rollen den Anfang wohl fest und eng aufrollen kann, dass er aber den Widerstand bei a b nur zu einem geringen Teil brechen kann.

Die Frage, warum *Deporaus betulae* die Unterseite der Rolle zudrückt und warum er die schlecht zuzudrückenden Rollen abschneidet, werden wir nun zu beantworten versuchen.

Hierzu werden wir erst untersuchen, ob die anderen von mir untersuchten Blattrollkäfer auf ähnliche Weise handeln. Hierbei werden wir auch die obere Seite der Rollen betrachten.

Durch eine sehr merkwürdige Konstruktion werden die Rollen von *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* beim Wickeln automatisch an der oberen Seite geschlossen. Die Rollenunterseite wird durch eine besondere Handlung der Tiere immer gut zugedrückt. *Apoderus coryli* lässt die Rollen mit dem „einfachen" Schnitt am Strauch hängen. Diese Rollen erhalten weiterhin über den Blattstreifen, durch den sie mit dem festen Blatteil verbunden sind, einige Wasserzufuhr aus der Pflanze, so dass sie lange Zeit grün bleiben. Die Larven fressen zum grossen Teil vom lebenden Blatt. Die Rollen mit dem „doppelten" Schnitt, in denen jede Wasserzufuhr aus der Pflanze unterbrochen ist, werden durch den Käfer abgeschnitten. Die für die Larven notwendige Feuchtigkeit wird vom Regen und in trockenen Zeiten von dem feuchten Boden geliefert (DAANJE, 1957).

Attelabus nitens beisst einige Rollen wohl und andere nicht ab. Womit dies zusammenhängt, habe ich nicht entdecken können. Die nicht abgeschnittenen Rollen bleiben gewöhnlich sehr lange (schätzungsweise ein paar Monate) an den Sträuchern hängen.

Byctiscus populi rollt das Blatt bis nahe bei der Basis und der Hauptnervspitze gemäss geknickten Wicklungslinien, so dass die Rolle an der Unter- und Oberseite gut verschlossen ist. Wenn die Oberseite nicht gut verschlossen ist, drückt das Weibchen den Blattrand manchmal nach innen (s. S. 78). Beim Weiterrollen gemäss langen Wicklungslinien entsteht an der Unterseite, und in etwas geringerem Masse an der Oberseite, eine

Höhle in der Rolle, die nicht zugedrückt wird. Auch schneidet der Käfer die Rolle vielfach nicht ab. Die nicht abgeschnittenen Rollen hängen jedoch nur kurze Zeit (schätzungsweise etwa eine bis zwei Wochen) an den Sträuchern; danach stösst die Pflanze die Rolle mit dem Blattstiel ab.

Die Rolle von *Byctiscus betulae* wird an der Unterseite gut zugerollt und festgeklebt. Am oberen Ende kann sie viel weniger gut verschlossen werden, da die Stiele der verschiedenen in die Rolle gewickelten Blätter dies verhindern. *Byctiscus betulae* schneidet die Rolle nicht ab. Die Rollen können ungefähr einige Wochen an den Sträuchern hangen bleiben.

Deporaus tristis rollt das Blatt so auf, dass die Unter- und die Oberseite der Rolle gut verschlossen sind. Nur bei grossen Blättern ist die Oberseite nicht immer gut zugerollt, da der Käfer die dicken Nerven nicht stark genug hat biegen können. Der Käfer schneidet die Rollen nicht ab. Wenn die Rolle aus allen fünf Blattlappen gebildet ist, bleibt eine so schmale Verbindung mit dem festen Blatteil, dass die Rolle in etwa einer Woche abfällt. Die Rolle, die aus einer geringeren Anzahl Lappen besteht, bleibt etwas länger, aber wahrscheinlich kürzer als einen Monat am Strauch hängen. Wenn wir die Rollen mit dem „einfachen" Schnitt von *Apoderus coryli* hiermit vergleichen, müssten wir erwarten, dass diese Rollen von *Deporaus tristis* Wasser aus der Pflanze bekommen und grün bleiben. Dies ist jedoch nicht der Fall, was zum Teil durch die Frasstellen erklärt werden kann, die der Käfer an dem losen Blatteil anbringt. Es ist nicht unmöglich, das zum Teil auch die Konstitution des Ahornblattes die Ursache hiervon ist.

Von den Daten über *Apoderus coryli* ausgehend, können wir annehmen, dass die an der Unterseite schlecht zugedrückten Rollen von *Deporaus betulae* schneller eintrocknen als die gut zugedrückten, und darum abgeschnitten werden. Um dies zu beweisen wurden 55 Birkenrollen mit gut zugedrückten Unterseiten und 55 Birkenrollen mit schlecht oder nicht zugedrückten Unterseiten miteinander verglichen. Die Rollen wurden so ausgewählt, dass sie ungefähr dieselbe Grösse hatten. Dies wurde getan, da es sich herausstellte, dass grössere Rollen längere Zeit die Feuchtigkeit behalten als die kleineren. Die 55 Rollen jeder Serie wurden an einem Faden in den Regen gehängt. Nach dem Regen wurden beide Serien Rollen regelmässig und genau gewogen, bis das Gewicht nicht mehr abnahm. Der Erfolg dieses Versuches, der einige Male wiederholt wurde, war, dass wahrscheinlich wohl ein Unterschied in der Geschwindigkeit des Austrocknens besteht, dass aber dieser Unterschied so klein ist, dass er nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden kann. Dies mag darauf hindeuten, dass Wasserverlust keine Rolle für das Abschneiden der Rollen spielt.

Da die nicht abgeschnittenen Rollen der Hagebuche sehr lange (bis zu zwei Monaten) an den Sträuchern hängen bleiben können und die des Haselstrauches bald (in etwa ein oder zwei Wochen) abfallen, können wir auch noch annehmen, dass die Hagebuchenrollen abgeschnitten werden,

damit sie auf den feuchten Boden fallen, und dass die Haselstrauchblätter nicht abgeschnitten werden, da sie von selbst abfallen. Dies trifft aber nicht zu, denn die Birken- und Erlenblattrollen bleiben ebenso lange hängen wie die der Hagebuche und dennoch werden sie nur ausnahmsweise abgeschnitten. Auch darum muss Wasserverlust als mit dem Abschneiden zusammenhängender Faktor abgelehnt werden.

Auf S. 179 werden wir sehen, dass eine an der Unterseite zugedrückte Rolle von *Deporaus betulae* eine grössere Menge Futter für die Larven als die nicht zugedrückte Rolle enthält. Diesen Vorteil bekommen die auf dem Boden liegenden Rollen automatisch nach einigen Tagen, da sie so viel Feuchtigkeit von dem Boden empfangen, dass ihr offenes Unterende schlaff wird wodurch sich die Rolle passiv schliesst. Dies wird besonders durch den Regen gefördert.

Wir können uns nun fragen, warum die Tiere dann nicht das Zudrücken der Rollen hinterlassen und sie einfachhin alle abschneiden. Ich glaube, dass die Antwort hierauf ist, dass von den Rollen, die auf dem Boden liegen, eine grössere Anzahl durch Fäulnis und Schimmel für die Larven verloren geht als von den an den Sträuchern hängenden Rollen. Es scheint darum wahrscheinlich, dass das Zudrücken der Rollen stattfindet, um den Futtervorrat für die Larven so gross wie möglich zu machen, und dass die Rollen, die nicht gut zugedrückt werden können, abgeschnitten werden, um auf diese Weise ein maximales Futterpaket zu erhalten, jedoch mit dem Risiko, dass ein Teil der Rollen durch Fäulnis und Schimmel verloren geht.

Die Rollen von *Deporaus tristis* und *Byctiscus populi*, die nach der Anfertigung bald abfallen, werden dadurch, dass sie am Boden liegen, wahrscheinlich am oberen Ende, bzw. am unteren und/oder oberen Ende ebenfalls besser verschlossen. Einerseits wird hierdurch der Futtervorrat für die Larven etwas vergrössert werden, andererseits haben Schimmel und Fäulnis einen nachteiligen Einfluss. Da die Rollen bald abfallen brauchen sie nicht abgeschnitten zu werden. *Byctiscus populi* tut es dennoch oft, der Grund ist nicht deutlich.

Schliesslich möchte ich noch mitteilen, dass das Zudrücken der Rollen von *Deporaus betulae* nicht den Vorteil hat, zu verhindern, dass die auf den Eiern parasitierenden Trichogrammatiden, *Chaetostricha signata* (Ratzeburg) in die Rollen schlüpfen. Erstens sind die Öffnungen zwischen den Blattschichten des zugedrückten unteren Endes nicht enger als die zwischen den Blattschichten der Rolle, so dass die Schlupfwespe nicht durch das Zudrücken des unteren Endes zurückgehalten wird, wenn sie zwischen den letztgenannten Blattschichten hineindringen kann. Zweitens habe ich nie eine Wespe in eine bereits fertiggestellte Rolle eindringen gesehen, und drittens ist es wahrscheinlich, dass dieses Tier den Platz des Käfereies nur in der Zeit finden kann, in der der Käfer die Eitasche anfertigt. Die Wespe, die sich auf die physiologische Blattoberseite setzt und zwar ungefähr an die Stelle wo der Käfer auf der anderen Seite der

Blattschicht die Eitasche anbringt, steckt den Legebohrer so oft durch die Blattschicht, bis sie schliesslich das Käferei trifft und ihr Ei darin ablegt. Dies muss schnell geschehen, denn der Käfer kommt beim Weiterrollen an die Stelle der Wespe, die dadurch vertrieben wird. In manchen Jahren treten die Wespen in grosser Anzahl auf und können bis zu 45 % der Käfereier vernichten.

K. Die Anzahl Eier pro Rolle.

Nach meinen Beobachtungen schwankt die Anzahl Eier, die ein Weibchen in eine Rolle legt, von 1 bis 6. Nur einmal habe ich 7 Eier in einer Rolle gefunden, diese waren aber durch ein Weibchen in Gefangenschaft gelegt worden, bei dem ich während einiger Zeit die Möglichkeit zum Rollen ausgeschaltet hatte.

Obwohl die Annahme auf der Hand liegt, dass die Anzahl Eier von der für die Rolle gebrauchte Blattgrösse abhängen könnte, – ein grosses Stück Blatt liefert für mehr Larven Futter wie ein kleines – so ist dieser Punkt bis heute noch nicht untersucht worden. Nur Wasmann (1884, S. 78) berichtet, dass bei den von ihm untersuchten Rollen 1 bis 2 Eier die gewöhnliche Anzahl bilden und dass 3 bis 4 Eier seltener sind und nur in grösseren Rollen gefunden werden. Buck (1952, S. 183) sagt dagegen, dass die Grösse des zu verarbeitenden Blattes keinen Einfluss auf die Eierzahl hat.

Mit dem Zweck, dies zu untersuchen, wurden in einer Brutperiode alle Rollen von der bereits öfter genannten „Erle mit den grossen Blättern" im Klostergarten und von drei zusammenstehenden Birken ausserhalb Eindhoven gesammelt. Sowohl die Erle als auch die Birkengruppe befanden sich ausschliesslich unter Pflanzen, auf denen *Deporaus betulae* keine Rollen anfertigt. So wurden sie wahrscheinlich immer von denselben Weibchen besucht. Die Rollen wurden mindestens einmal pro Woche gesammelt, so dass das Blatt noch nicht von den Larven zerfressen war und nur die Eier gezählt werden mussten. Da die Dicke der Birkenblätter praktisch nicht schwankt, ebensowenig als die der Blätter eines und desselben Erlenstrauches [1]), wurden anstatt des Rauminhaltes – der für die Larven von Bedeutung ist – der Flächeninhalt des losen Blatteiles mit einem Planimeter in qmm gemessen. Von diesen Daten ausgehend wurde der Korrelationskoeffizient zwischen dem Blattflächeninhalt und der Eierzahl für 128 Erlenrollen auf $+0{,}71 \pm 0{,}044$ berechnet, und für 79 Birkenrollen auf $+0{,}72 \pm 0{,}054$. Es besteht also ganz eindeutig eine Beziehung zwischen den zwei untersuchten Grössen.

Obwohl die Erle und die Birke in bezug auf diese Relation praktisch einander gleich sind und die betreffenden Bäume ausserdem durchschnitt-

---

[1]) Die Blattdicke verschiedener Erlensträucher kann dagegen sehr stark schwanken. Siehe Daanje, 1957.

lich etwa dieselbe Blattdicke aufwiesen, unterscheiden sie sich dagegen sehr in anderer Hinsicht. So ist die durchschnittliche Blattgrösse der Erlentüten 1514 qmm und die der Birken 830 qmm. Die dazu gehörenden Standardabweichungen betragen ± 600 bzw. ± 242 qmm; dies bedeutet, dass die Schwankungen der Blattgrösse bei der Erle bedeutend grösser als bei der Birke sind. Weiterhin ist die Eierzahl, die in 10.000 qmm Blattflächeninhalt der Erle gelegt worden ist, durchschnittlich 16,9, bei der Birke ist sie 28,1. Hieraus und aus dem vorher genannten Korrelationskoeffizienten können wir schliessen, dass die Eierzahl auf jeden Fall nicht mit dem *absoluten* Blattflächeninhalt zusammenhängt. Dies ist merkwürdig, denn für die Entwicklung der Larven muss wohl in durchschnittlich grossen oder kleinen Blättern eine gleich grosse Menge Futter verbraucht werden.

Von den Daten ausgehend lässt sich noch errechnen, dass die Anzahl Eier, die durchschnittlich pro Rolle in die Tüten der Erle gelegt wird, 2,55 ± 1,00, und in die der Birken 2,33 ± 0,85 ist. Dieser Unterschied ist nicht signifikant. Folglich müssen die Eierproduktion und die Anzahl Rollen sehr voneinander abhängen.

Wenn ein Weibchen immer relativ kleine Blätter zu verarbeiten bekommt, dann muss es – um die Eier abzulegen – relativ mehr Eier pro Blattflächeninhalt in den Rollen unterbringen als in durchschnittlich grösseren Blättern. Die Eierzahl pro Rolle hängt also nicht nur von dem Blattflächeninhalt der Rolle, sondern auch von dem verfügbaren durchschnittlichen Blattflächeninhalt ab.

Die Käfer bewegen sich normalerweise nur über kurze Entfernungen. Dadurch kommt es, dass geeignete Pflanzen fast oder ganz unangegriffen bleiben, auch wenn sie in einer Entfernung von z.B. 10 m von Pflanzen stehen, an denen viele Rollen gemacht werden. Deshalb wurden für die Bestimmung der Korrelation zwischen Eierzahl und gebrauchtem Blattflächeninhalt zwei für die Tiere gut isolierte und kleine Pflanzengruppen benutzt. Nehmen wir dagegen ein grosses Gebiet mit Sträuchern, die je nach Pflanze unterschiedliche Blattgrössen aufweisen und in welchem Gebiet pro Käfer also viele Wohngebiete nebeneinander vorkommen, so wird der hiervor berechnete Korrelationskoeffizient erheblich kleiner. Dies lässt sich schon dadurch beweisen, dass man den Koeffizienten aus allen Blättern der Erle und der Gruppe Birken zusammen berechnet. Er kommt dann auf +0,62 ± 0,043.

Auch für *Byctiscus populi* gilt dass die Eierzahl pro Rolle mit der Blattgrösse zusammenhängt. Wenn auch dies nicht genau untersucht worden ist, besteht die Wahrscheinlichkeit, dass auch die anderen beobachteten Blattrollkäfer die Anzahl Eier pro Rolle nach der Blattgrösse, oder besser gesagt nach der Rollengrösse, regeln.

L. Die Perzeption der Blattgrösse durch das Weibchen.

Das Weibchen muss selbstverständlich die Grösse des losen Blatteiles während der Handlungen in sich aufnehmen, die dem Eierlegen vorangehen. Hierzu gehören die Orientierung, das Schneiden, das Perforieren und das Rollen.

Ob das Weibchen während des Rollens Information über die Blattgrösse bekommt, kann dadurch festgestellt werden, dass man ein bedeutendes Stück des Blattes genau in dem Moment abschneidet, indem das Weibchen mit dem Rollen anfängt. Das Tier wird dann die Eierzahl nach der restlichen Blattoberfläche bestimmen. Dies wurde an derselben „Erle mit den grossen Blättern" ausgeführt. Zudem wurden diese Versuche in derselben Brutperiode angestellt, in der der oben genannte Korrelationskoeffizient von Eierzahl und benutztem Blattflächeninhalt normaler Rollen an diesem Strauch bestimmt wurde. Für einen unmittelbaren Vergleich der Eierzahl in den verkleinerten und in den normalen Rollen ist dies notwendig, denn beschnittene Sträucher haben im ersten Jahr nach dem Beschneiden im Durchschnitt die grössten Blätter und in den nächsten 2 bis 3 Jahren immer kleinere Blätter.

Der von mir abgeschnittene Blatteil wird in Fig. 77 durch Schraffierung angegeben.

Betrachten wir nun Fig. 78. Auf dem linken Teil dieser graphischen Darstellung ist die Eierzahl (1 bis 6), die in den normalen Rollen vorkommt, auf der Abszisse aufgetragen und die für die Rollen gebrauchte Blatt-

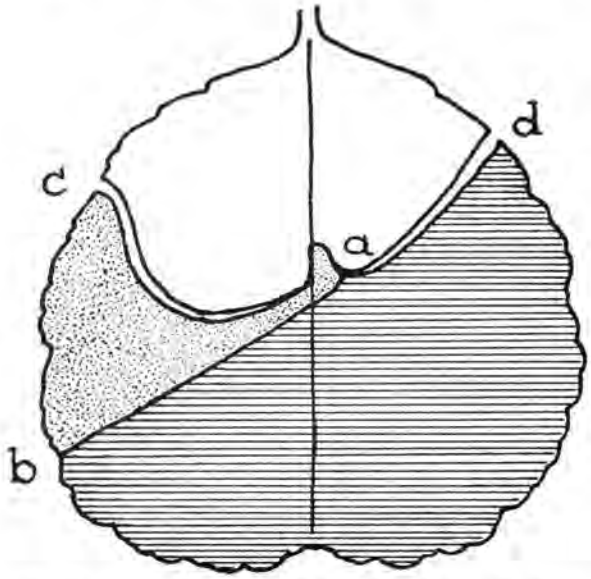


Fig. 77. Versuche über die Relation zwischen der Grösse des losen Blatteiles und der Eierzahl. In den Versuchen wurde der schraffierte Teil des losen Blatteiles abgeschnitten. Erklärung s. Text.

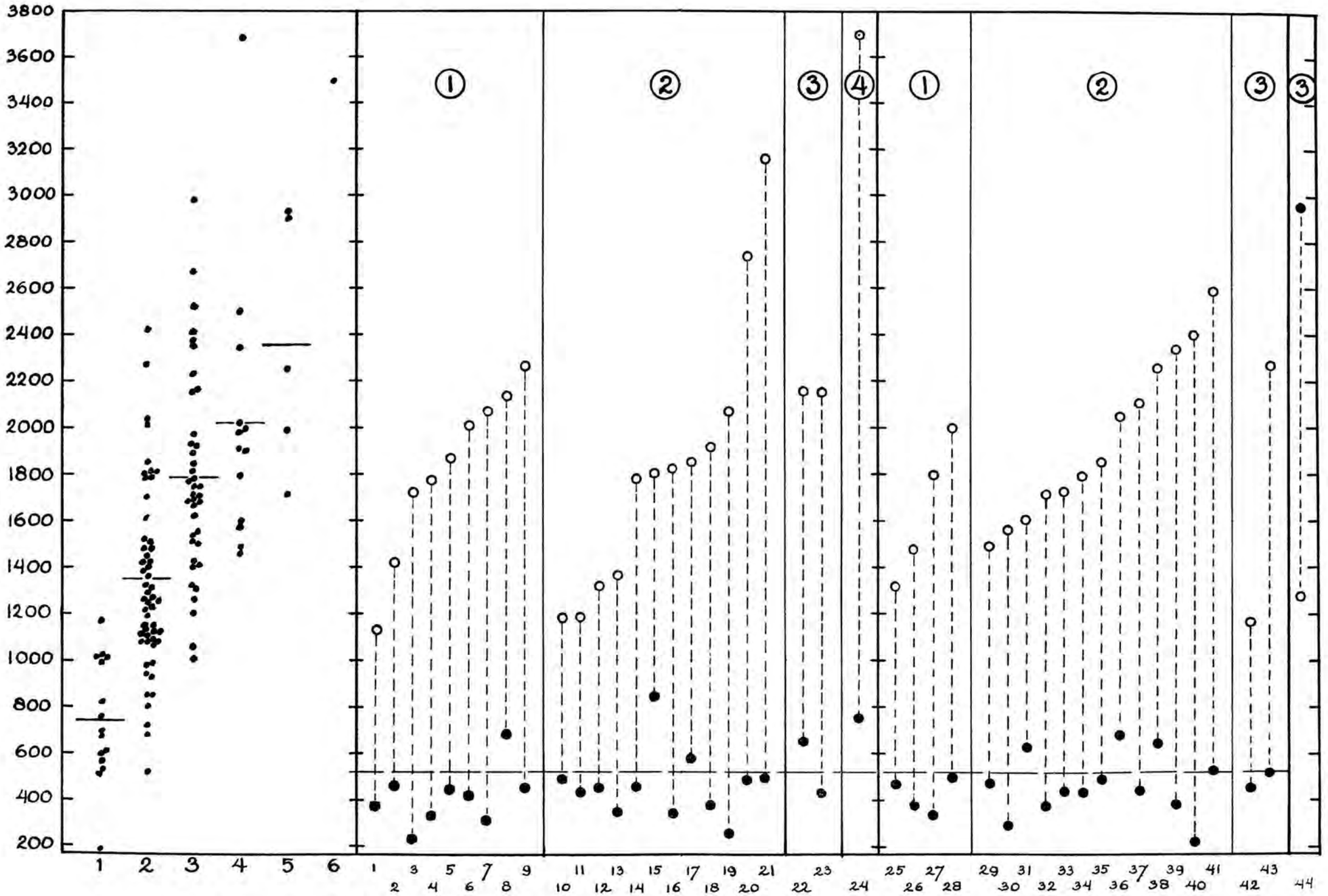


Fig. 78. Ergebnisse der Versuche über Relation zwischen der Grösse des losen Blatteiles und der Eierzahl pro Rolle. Erklärung s. Text.

oberfläche in qmm auf der Ordinate. Die durchschnittliche Blattoberfläche, die mit derselben Eierzahl belegt ist, wird hier durch einen horizontalen Strich dargestellt.

In den vier nächsten Spalten der graphischen Darstellung sind die Versuche aufgezeichnet (von 1 bis 24 auf der Abszisse nummeriert), die für die Bestimmung des Einflusses des Rollens auf die Eierzahl angestellt wurden. Die nicht ausgefüllten Kreise an dem oberen Ende der senkrechten gestrichelten Linien geben den Flächeninhalt vom Blatteil an, so wie er vom Käfer abgeschnitten worden ist. Die ausgefüllten Kreise an dem unteren Ende der senkrechten Linien stellen die verkleinerte Blattoberfläche dar. Oben in jeder Spalte steht die Eierzahl pro Rolle in einem Kreis notiert. Schliesslich ist teilweise zwischen den ausgefüllten Kreisen hindurch eine waagerechte Linie gezogen worden die die kleinste Blattoberfläche (516 qmm) angibt, in die gemäss den Daten der normalen Rollen im äussersten Fall noch 2 Eier gelegt werden können. Alle verkleinerten Blätter unter dieser Linie dürften also nur ein einziges Ei enthalten, wenn die Eierzahl während des Rollens bestimmt wird. Dies ist der Fall bei den Versuchen 1 bis 7 und 9. Sogar Blätter, die gemäss ihrer ursprünglichen Grösse durchschnittlich 3 bis 5 Eier enthalten müssten (Nummer 3 bis 9), enthalten nach der Verkleinerung nur ein einziges Ei. Hieraus folgt, dass das Tier während des Rollens tatsächlich einen Eindruck von der Blattgrösse erhält.

Etwas anderes ersehen wir aus den Versuchen, deren Ergebnis 2 Eier ist. Nummer 10 bis 13, die ursprünglich 2 Eier im Durchschnitt enthalten müssten, enthalten auch tatsächlich diese Anzahl Eier. Mit Ausnahme von Nummer 15 und 17 enthalten jedoch die übrigen Rollen, die ursprünglich mehr als 2 Eier aufweisen müssten und nach der Verkleinerung nicht mehr als ein Ei haben dürften, 2 Eier. Der während des Rollens festgestellte Blattflächeninhalt war also in den meisten Versuchen der am stärksten wirkende Faktor. Aus den Versuchen 22 bis 24 folgt aber, dass noch andere und früher wirkende Faktoren eine Rolle mitspielen müssen.

Es könnte der Fall sein, dass das Blatt von mir auf eine so unglückliche Weise verkleinert wurde, dass, wie bei den Versuchen 1 bis 9, kein Raum ist, mehr als ein Ei unterzubringen. Diese Annahme ist jedoch nicht haltbar, denn die Blätter mit 2 bis 4 Eiern sind auf dieselbe Weise verkleinert und enthalten doch mehr als ein Ei.

Wenn wir normal vom Käfer abgeschnittene Blatteile zum Vergleich nehmen, dann ist es bei den Versuchen so, dass die verkleinerten Blatteile über eine viel kürzere Entfernung aufgerollt werden müssen. Es könnte darum sein, dass das Weibchen die Blattgrösse mehr oder weniger durch die Entfernung, über die gerollt wird, wahrnehmen kann.

Die Versuche 25 bis 43 sind mit der Absicht angestellt, dies zu prüfen. Zu diesem Zweck wurde das Blatt in dem Moment verkleinert, in dem das Weibchen gerade den Hauptnerv nach der „Kontrolle" des zweiten Schnitteiles tiefer einschnitt. Unmittelbar danach, während das Weibchen

noch schnitt, rollte ich das verkleinerte Blattstück auf einer Präpariernadel auf, was sich gut bewährte. Der Vorteil hiervon war, dass das Blatt sehr eng und fest gerollt werden konnte und nach dem Herausziehen der Nadel nicht zu weit aufsprang. Das Blatt sah dann aus, als hätte das Weibchen bereits ein oder zweimal gerollt. Hierdurch konnte jedoch nicht verhindert werden, dass das Weibchen in die Rolle kroch und selbst noch rollte, nachdem das erste Ei gelegt worden war. Oft rollte das Tier auch noch, bevor dieses Ei in die Rolle gelegt wurde. Mit diesem Versuch kann man also die gestellte Frage nicht beantworten.

Aus der Grafik ist aber noch zu ersehen, dass sich die Ergebnisse dieser zweiten Versuchsreihe (25 bis 43) nicht wesentlich von denen der ersten Gruppe (1 bis 24) unterscheiden. Die Frage, ob eine Perzeption der Blattgrösse während des Perforierens stattfinden könnte, muss offenbar verneint werden, da die Perforation in Gruppe 1 bis 24 auf der ursprünglichen Blattgrösse ausgeführt wurde, während sie in der Gruppe 25 bis 43 auf dem schon aufgerollten Blatt sehr gering war. Die Ergebnisse beider Versuchsreihen aber waren dieselben.

Als letzter Versuch (Nummer 44) wurde das Umgekehrte von oben durchgeführt. Nachdem der Käfer den Schnitt an einem kleinen Blatt angefertigt hatte, liess ich ihn beim Perforieren zu einem viel grösseres Blatt hinüberlaufen, in dem ich selbst einen „*Deporaus*-Schnitt" angebracht hatte. Der Erfolg dieses Versuches ist zwar nicht überzeugend, er weist jedoch wohl in die Richtung, dass auch hier die Wahrnehmung des Blattflächeninhalts vom Tier während des Rollens korrigiert wird.

Ich habe noch zwei Versuche gleicher Art angefangen, das Ergebnis war aber, dass das Weibchen die Rolle bald im Stich liess. Diese Versuche lassen sich nicht so leicht durchführen, schon weil die Zahl sehr kleiner von den Tieren benutzten Blätter sehr niedrig ist. Wie aus der graphischen Darstellung hervorgeht, kam ein Flächeninhalt unterhalb 600 qmm in der ganzen Brutperiode nur 6 Mal vor. Beim Anstellen dieser Versuche ist man also sehr vom Zufall abhängig.

Über die Versuche 1 bis 43 sei noch berichtet, dass die horizontale gestrichelte Linie für das kleinste Blatt mit 2 Eiern nur sehr wenig niedriger gesetzt werden müsste, wenn sie für die Birkengruppe gelten müsste. Ihr Wert betrüge dann 480 qmm. Dies ist von Bedeutung, denn es ist denkbar, dass ein Weibchen, das vor dem Versuch schon ein oder mehrere Male ein kleines Blatt gebraucht hat, durch das kleine Blatt des Versuches schliesslich die durchschnittliche Blattgrösse geringer schätzt als sie für die Erle in Wirklichkeit ist. Würde man die gestrichelte Linie auf 480 qmm anbringen, so bleibt die hiervor gegebene Argumentation, abgesehen von einigen kleinen Unterschieden, unverändert.

Als vorläufiges Ergebnis resultiert, dass die Blattgrösse während des Orientierens oder während des Schneidens wahrgenommen wird, und dass diese Wahrnehmung während des Rollens ganz oder teilweise korrigiert werden kann. Eine Wahrnehmung der Blattgrösse während des Schneidens

scheint aber nicht sehr wahrscheinlich. Was das Tier wahrnehmen könnte, ist die Schnittlänge. In der Tat besteht eine Beziehung zwischen Schnittlänge und Eierzahl. Das war auch von vornherein zu erwarten, denn die Schnittlänge hängt teilweise von der Blattgrösse ab. Die Korrelationskoeffizienten von Eierzahl und Schnittlänge sind für die Erlenrollen $+0{,}55 \pm 0{,}061$ und für die der Birken $+0{,}60 \pm 0{,}072$. Sie sind jedoch viel geringer als die entsprechenden Koeffizienten der abgeschnittenen Blattgrösse und der Eierzahl, während die Unterschiede statistisch signifikant sind. Deshalb ist es wahrscheinlich, dass das Tier die Eierzahl nicht nach der Schnittlänge, sondern nach der Blattgrösse während des Orientierens bestimmt.

Ich habe weiter nachgeprüft, ob die Blattgrösse, die das Tier durch den Orientierungsgang, nämlich das Laufen über den Hauptnerv, das Querlaufen und das Laufen längs des Blattrandes, umfasst, einen noch höheren Korrelationskoeffizient mit der Eierzahl als die abgeschnittene Blattgrösse ergibt. Da wir den Quergang nicht genau kennen, aber wohl aus dem Anfangspunkt des Schnittes schätzen und konstruieren können, wurde dies nur bei den Birkentüten untersucht, weil bei denen die Entfernung von Hauptnerv bis Schnittanfang, verglichen mit der Entfernung auf den Erlenblättern, am kleinsten ist; so wurde der Fehler in der Schätzung der Linie, längs welcher quer gelaufen wird, so weit wie möglich beschränkt. Der Korrelationskoeffizient von „Orientierungsflächeninhalt" und Eierzahl stellt sich tatsächlich als bedeutend höher heraus als der von abgeschnittenem Blattflächeninhalt und Eierzahl, der für die Birke (S. 179) $+0{,}72 \pm 0{,}054$ betrug. Er ist $+0{,}78 \pm 0{,}044$. Der Unterschied zwischen den zwei Werten ist ebenfalls signifikant.

Hiermit glaube ich mit hinreichender Sicherheit nachgewiesen zu haben, dass *Deporaus betulae* die Blattgrösse, nach der die Eierzahl bestimmt wird, während der Orientierung wahrnimmt, und dass diese Wahrnehmung noch während des Rollens korrigiert werden kann.

Eine andere Frage ist, ob das Tier, das immer wieder nach einem oder mehreren Orientierungsgängen auf ein anderes Blatt übergeht, ein Blatt mit einem bestimmten „Orientierungsflächeninhalt" auswählt, der dem Legedrang entspricht, oder ob es jedes beliebige Blatt annimmt, um danach die Eierzahl zu bestimmen. Das letzte wird wohl wahrscheinlicher als das erste sein, da die Eierzahl nach einer künstlichen Verkleinerung des Blattes geändert werden kann. Die eine Möglichkeit schliesst jedoch die andere nicht aus. Obwohl ich dies nicht mit genügender Sicherheit beweisen kann, deuten meine Beobachtungen darauf hin, dass Weibchen, die einige Tage in Gefangenschaft keine Gelegenheit zum Rollen erhielten, vorzugsweise Rollen aus den grössten Blättern anfertigten.

V.

DIE LARVE UND DIE ROLLE.

Beim Aushöhlen der Rolle frisst die Larve nie durch die äussere Blattschicht hin. Dies gibt Veranlassung zur Frage, wie die Larve feststellt, dass sie sich beim Fressen der äusseren oder zweitäusseren Blattschicht genähert hat.

Wir wissen, dass die Larve nicht von trockenem, sondern von einigermassen feuchtem Blatt frisst. Wenn die Feuchtigkeit in der Rolle immer von innen nach aussen abnehmen würde, könnte die Larve aufgrund der geringeren Feuchtigkeit der äusseren Schichten das Fressen einstellen. Die Feuchtigkeit nimmt aber nur von innen nach aussen hin ab in der Periode, in der die Rolle eintrocknet. Wenn sie jedoch nass wird, d.h. wenn es regnet, nimmt die Feuchtigkeit von innen nach aussen zu, bis schliesslich die ganze Rolle durchweicht ist und die Feuchtigkeit überall gleich gross genannt werden kann. Der Feuchtigkeitsgrad kann darum für das nicht Fressen der äusseren Schichten kein Kriterium sein.

Die einzige Ursache, die m.E. übrig bleibt, ist das Licht, das von aussen nach innen innerhalb der Rolle abnimmt.

Die ersten hierüber angestellten Versuche sind Wahlversuche. Larven wurden zwischen vier Blattschichten eingeschlossen, so dass sich auf beiden Seiten der Larve zwei Blattschichten befanden. Die vier Blätter wurden zwischen zwei Ringe geklemmt, von denen der erste mit einem Deckel aus undurchsichtigem Material bedeckt war, der andere mit einem Deckel aus durchsichtigem Material (Glas). Um eventuellen Einfluss der Schwerkraft auszuschalten, wurden die Blätter senkrecht aufgehängt.

Für ihr Futter wählten die Larven vorwiegend die Blätter an der Seite des undurchsichtigen Deckels. Der Unterschied war aber nicht derartig, dass nur von den Blattschichten im Dunkeln und überhaupt nicht von der Lichtseite gefressen wurde. Zur Kontrolle wurde deshalb dieselbe Versuchsaufstellung in völliger Finsternis angewandt. Dann wurde so viel von den Blättern an der Seite des durchsichtigen Deckels gefressen, dass von einem Unterschied mit den Frasstellen in den Blättern an der Seite des undurchsichtigen Deckels keine Rede mehr sein konnte.

Eine zweite Versuchsreihe gab etwas bessere Resultate. Zwischen zwei Ringe d und d′ in Fig. 79A wurden Blätter und dünne durchsichtige Zellophanpapierstücke geklemmt. (Die Blätter werden in der Figur mit gestrichelten Linien, die Zellophanpapierstücke mit ausgezogenen Linien dargestellt.) Zwischen die zwei Blätter a wurde die Larve gelegt. Die Schichten b und c bestanden jeweils aus Blattstücken verschiedener Formen (z.B. Streifen, Kreissegment oder -sektor). Diese Blattstücke waren in jedem Versuch bei b wie c auf dieselbe Art angeordnet. Sie

wurden genau übereinander gelegt, während weiterhin dafür gesorgt wurde, dass die Larve ausser von Blatt a von diesen Blattstreifen bedeckt wurde.

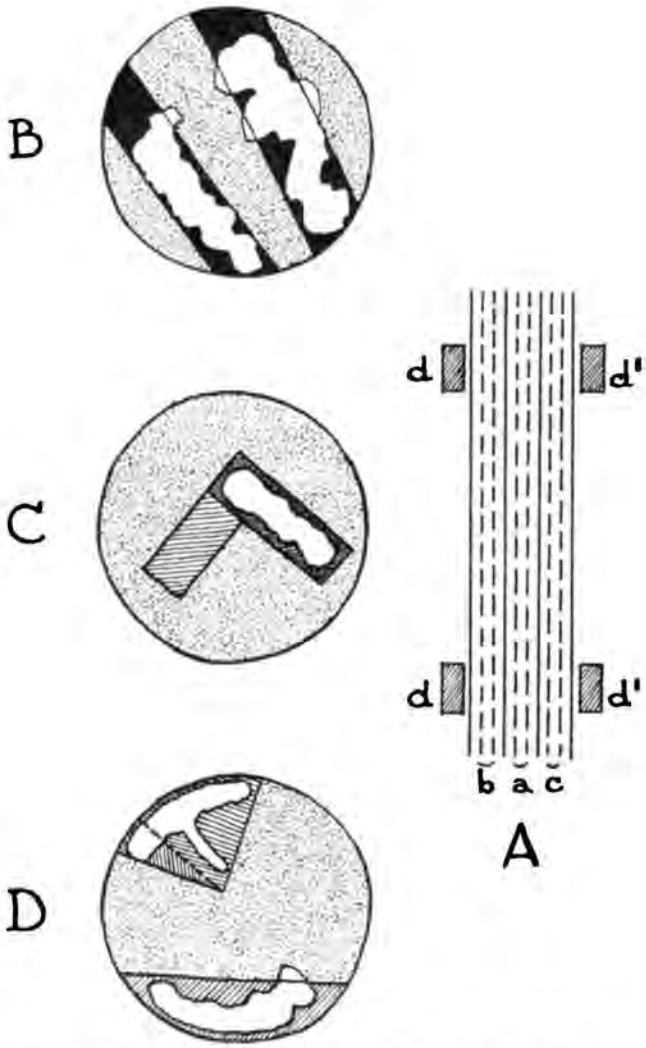


Fig. 79. Einige Ergebnisse der Versuche über die Frasstellen der Larven von *Deporaus betulae*. Erklärung s. Text.

Wenn die Larve einen Frassgang in den Blättern a macht, wird sie bald den Rand der Blattstreifen b und c erreicht haben. Sie erhält dann plötzlich mehr Licht, zieht sich zurück und wird in einer anderen Richtung fressen. Dies geschieht tatsächlich in den Versuchen, von denen drei in Fig. 79 dargestellt sind. In Fig. 79 D ist eine Larve durch ein Kreissegment und die andere durch einen Kreissektor bedeckt. Bei dem Segment hat die Larve ein kleines Stück ausserhalb der Begrenzung gefressen, aber als ich kontrollierte, sass sie etwa halbwegs im Frassgang. Der Sektor in b erwies sich nachträglich als nicht dem in c kongruent, so dass der grössere gemäss dem kleinen Dreieck über dem kleinen herausragte. Das merkwürdige war

nun, dass der Frassgang, insofern er zwischen den beiden Sektoren lag, bei beiden Blättern in a gemacht worden war, während er im kleinen Dreieck nur in jenes Blatt gemacht war, das an der Seite des grösseren Sektors lag, und zwar durch Minierung in der Blattschicht.

Bei dem Versuch in C bestand das deckende Blattstück aus einem rechtwinklig geknickten Streifen. Ein zweites Blattstück, durch die doppelte Schraffierung dargestellt, bedeckte wiederum einen Schenkel des erstgenannten Blattstückes. Die Larve wurde unter das viereckige Stück gelegt, in dem beide Schenkel des geknickten Blattstreifens zusammenkommen. Beiderseits der Larve befanden sich also zwei Schichten der Blattstreifen und in a lag sie zwischen noch einer Schicht der zwei Blätter. Sie grub ihren Gang in den Blättern a genau unter dem dunkelsten Teil der Blattstreifen. Dieser Versuch wurde mehrere Male wiederholt. Die Ergebnisse waren dieselben, davon abgesehen, dass in einigen Fällen der Frassgang unter dem anderen, also weniger lichtabwehrenden Schenkel des geknickten Blattstreifens gemacht wurde. Diese Abweichung kann dadurch entstanden sein, dass die Larve unglücklicherweise nicht voll und ganz unter den dunkelsten Teil der Ecke gelegt wurde.

Bei Versuch B wurden die Blattstreifen durch doppelseitiges Kohlepapier ersetzt, das praktisch kein Licht durchlässt und das dünner als das Blatt ist. Die Ergebnisse kann man in der Figur sehen. Bei diesem letzten Versuch, sowie auch bei dem mit dem Segment in Versuch D, fällt es auf, dass die Larve an einigen Punkten ausserhalb der Begrenzung der bedeckenden Streifen gefressen hat. Insbesondere bei Versuch B konnte festgestellt werden, dass diese Abweichungen nachts entstanden waren, dass aber das Fressen ausserhalb der Blattstreifen sehr bald beendet wurde, wenn die Aufstellung ins Licht gebracht wurde. Auf diese Weise lässt sich auch erklären, warum bei der ersten Versuchsreihe ab und zu einige Frasstellen in den Blättern auf der Seite der lichtdurchlässigen Deckel vorgekommen sind.

Ich möchte aus diesen Erfolgen schliessen, dass tatsächlich das Licht die Larve davon zurückhält, die äussere Blattschicht zu fressen.

Durch die Lage der Eitaschen sitzen die Larven bei der Geburt fast zentral in der Rolle. Dadurch sitzen sie in vollkommener Finsternis. Durch die zentrale Lage werden sie meistens von innen nach aussen in der Blattschicht ihren Gang anbringen. Die Anfertigung von Gängen ausserhalb der ersten Blattschicht geschieht ebenfalls von innen nach aussen. Wenn nun über Nacht etwas zu viel nach aussen hin weggefressen wird, dann mag die Larve dies tagsüber wahrnehmen. Sie mag sich dann, wie bei den Versuchen, von dieser Stelle zurückziehen und die Rolle anderswo weiter aushöhlen.

Diese Lichtversuche gestatten uns auch, zu verstehen, warum die Larve Augen, und zwar 6 Paar Punktaugen, hat.

Nun werden wir untersuchen, welchen Teil der Rolle die Larven wegfressen. Auf S. 170 bis 171 haben wir festgestellt, dass die Eierzahl pro Rolle nicht mit der absoluten, sondern mit der relativen Grösse der Blätter korrespondiert. Aus diesem Grunde fressen die Larven von den Rollen aus Pflanzen, die durchschnittlich grosse Blätter haben, einen verhältnismässig kleinen Teil weg. Wenn man erfahren will, wieviel die Larven als Höchstmass von einer Rolle auffressen, muss man Rollen aus Pflanzen mit durchschnittlich nicht zu grossen Blättern nehmen. Da grosse Blätter

meistens an Sträuchern entstehen, die vom Mensch beschnitten wurden, haben wir bei kleineren Blättern ausserdem den Vorteil, dass sie natürlicher sind.

Um die maximale Aushöhlung der Rollen durch die Larven zu untersuchen, wurde Anfang September – die Zeit, in der alle Larven erwachsen sein können und schon in den Boden gekrochen sind – eine Anzahl Rollen der Hagebuche, Birke und Erle gesammelt. Hierzu wurden Rollen genommen, die noch an den Sträuchern hingen. Die auf dem Boden liegenden Rollen sind für diese Untersuchung nicht brauchbar, da der Rollenteil, der mit dem Boden in Berührung steht, meistens schon weggefault ist.

Anfangs bestand die Untersuchungsmethode darin, dass die nassen oder nass gemachten Rollen vorsichtig auseinander gerollt wurden. Für die stark ausgehöhlten Rollen – um die es sich gerade handelte – erwies sich diese Methode als untauglich. Darum wurde die folgende versucht. Die trockenen und harten Rollen wurden mittendurch in zwei Teile gebrochen, so dass man innen in die Rolle schauen konnte, um einen allgemeinen Eindruck der Aushöhlung zu bekommen. Anschliessend wurden durch vorsichtiges Abbrechen kleiner Blattstücke untersucht, inwieweit die Blattschichten weggefressen waren.

In dieser Weise wurden 75 Rollen untersucht. Von ihnen waren 31 sehr wenig von den Larven angefressen, so dass man annehmen muss, dass diese Larven nur teilweise oder gar nicht zur vollständigen Entwicklung kamen. Von 42 Rollen war der innerste Teil fast ganz oder grösstenteils weggefressen, und zwar derart, dass die zwei äussersten Blattschichten unversehrt geblieben waren. In 9 dieser 42 Rollen waren nur kleine Stücke der zweitäussersten Blattschicht weggefressen. Diese kleinen Frasstellen, die vernachlässigt werden können, sind möglicherweise nachts entstanden (s. S. 178). Von den zwei restlichen Rollen war ein nicht zu vernachlässigender Teil der zweitäussersten Schicht weggefressen. Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass die zwei äussersten Blattschichten normalerweise nicht von den Larven angefressen werden.

Diese Untersuchung ergab noch etwas anderes, nämlich dass von den Rollen, deren unteres Ende nicht zugedrückt war und die also Licht hereinliessen, der „Boden" nicht weggefressen war. Dieser „Boden" besteht aus einem Streifen von durchschnittlich $2\frac{1}{2}$ mm Breite längs des Randes der ersten Blatthälfte, soweit dieser Rand in der zugedrückten Rolle zum Futterpaket gehören würde. Dies bedeutet also, dass der Futtervorrat der nicht zugedrückten Rollen kleiner als der Vorrat der zugedrückten ist.

Wenn wir von der Tatsache ausgehen, dass die Larven die zwei äussersten Blattschichten unberührt lassen, können wir das für die Larven verfügbare Futterpaket in den in Fig. 48 dargestellten Blättern konstruieren. Für diese Konstruktion, die in Fig. 80 a für das mittlere Birkenblatt der Gruppe A dargestellt wird, müssen wir den Spitzenwinkel der halben Kegelwindungen kennen. Dieser Winkel wurde aus einer Anzahl Birken-

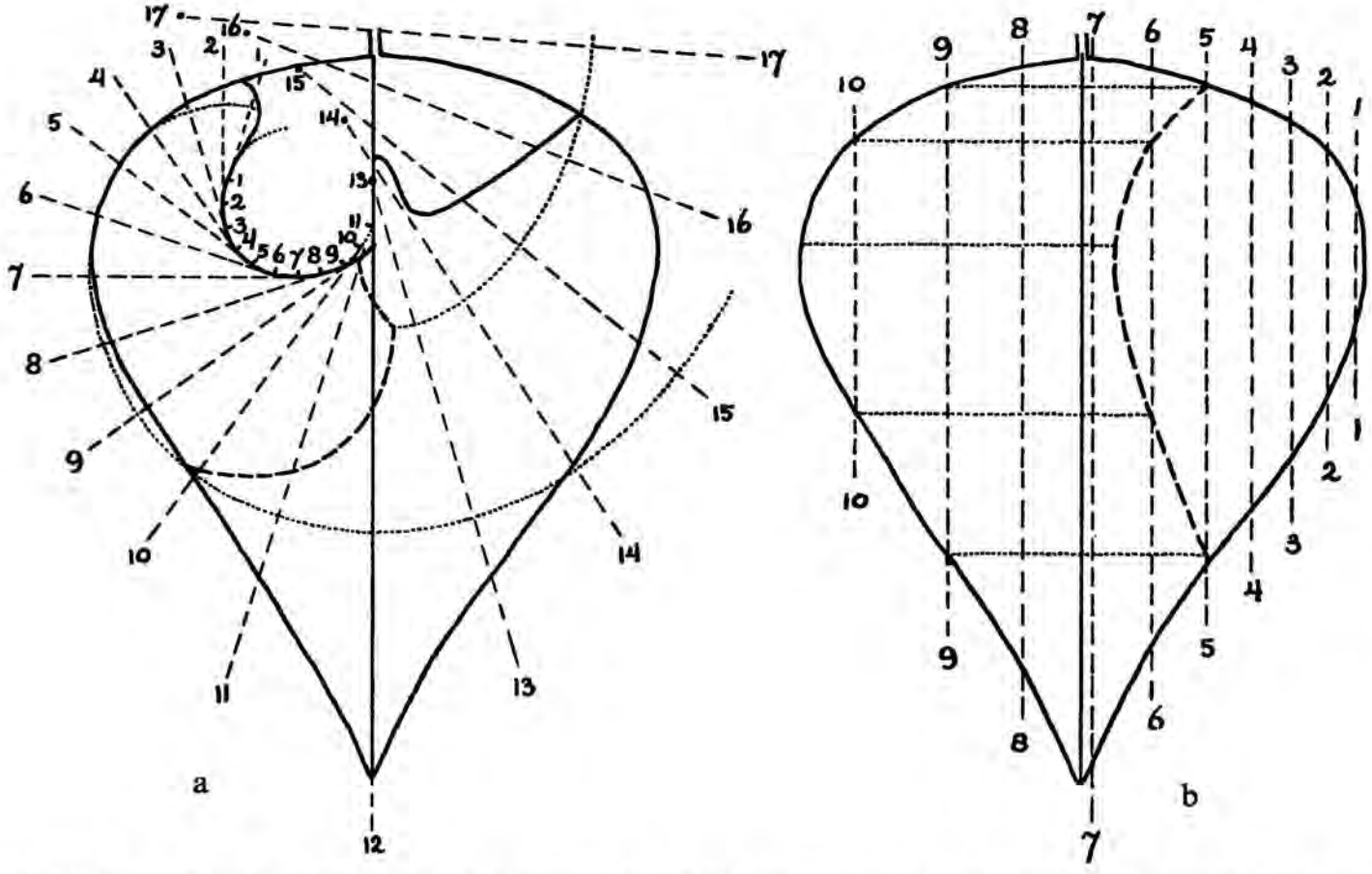


Fig. 80. Konstruktion des für die Larven verfügbaren Futterpaketes; seine Begrenzung wird durch eine gestrichelte Linie angegeben. a. in einem normalen von *Deporaus betulae* behandelten Birkenblatt (Gruppe A); b. in demselben Birkenblatt, das mit gleicher Festigkeit zylindrisch aufgerollt wäre.

rollen auf ungefähr 20 Grade bestimmt. Ein anderes notwendiges Datum, viel schwieriger zu bestimmen, ist die Evolute der zweiten Blatthälfte, deren Streifen längs des Hauptnerven vom Käfer nicht so fest wie die erste Blatthälfte gewickelt werden kann (s. S. 142). Anstatt eines allmählich abnehmenden Radius dieser Evolute wird einfachshalber die Evolute als Kreisbogen betrachtet. Der Radius dieses Bogens wurde grob gemessen und teilweise auf etwa 14 mm geschätzt.

Wenn man mit Hilfe einiger Evolventen des grossen Schnittbogens und der Evolute der zweiten Blatthälfte den zweiten Schnitteil und den Rand der zweiten Blatthälfte vier halbe Windungen auf die Evolventen zurückprojiziert, findet man die – durch eine gestrichelte Linie angegebene – Grenze des Futterpaketes, das fast ganz in der ersten Blatthälfte liegt.

Wir können von der Annahme ausgehen, dass das Blatt überall gleich dick ist und so die Grösse des Futterpaketes durch einen Flächeninhalt ausdrücken. Für das hier dargestellte durchschittliche Blatt von Gruppe A der Birke ist diese Zahl 322 qmm oder 34,0 % des losen, aufgerollten Blatteiles. Da der Schnitt in den Blättern von Gruppe C der Birke etwa die gleiche Form hat wie der von Gruppe A, und der Radius der Evolute der zweiten Blatthälfte auch entsprechend kleiner ist, beträgt das Futterpaket kleiner Birkenrollen ebenfalls etwa 34,0 % des losen Blatteiles.

Wenn wir das so konstruierte Futterpaket mit dem der untersuchten Rollen vergleichen, dann stellt sich heraus, dass es etwas zu klein ist. Dies kommt daher, dass wir den Radius der Evolute der zweiten Blatthälfte etwas zu gross genommen haben. Für die weiteren Folgerungen ist dies jedoch nicht von wesentlicher Bedeutung.

VI.

DIE HANDLUNGEN DES WEIBCHENS VON *DEPORAUS BETULAE* IN VERBINDUNG MIT DEM FUTTERPAKET FÜR DIE LARVEN.

Wir werden jetzt die Art und Weise untersuchen, wie das Weibchen von *Deporaus betulae* auf die Grösse der Futterpakete der Larven Einfluss ausübt. Wir gehen hierbei von dem soeben bestimmten Futterpaket aus, das für Birkenblätter etwa 34 % des losen Blatteiles beträgt.

Wenn Birkenzweige einige Zeit in einer Vase gestanden haben, verwelken die Blätter, auch wenn genügend Wasser in der Vase ist. Es mag dann geschehen, dass Weibchen von *Deporaus betulae*, die offenbar durch den starken Duft der verwelkenden Blätter dazu gereizt werden, ein Blatt rollen, ohne dass sie hierin einen Schnitt anfertigen. Je nach der Stelle, an der das Weibchen am Blattrand zu rollen anfängt, werden die Blätter zylindrisch oder kegelförmig aufgerollt. Wenn das Tier auf dem Teil des Blattrandes anfängt, der parallel zum Hauptnerv läuft, wird die Rolle ungefähr zylindrisch (Fig. 64c); fängt es näher bei der Blattbasis an, dann wird die Rolle, die man anfänglich zylindrisch nennen könnte, kegelförmig, sobald sie gegen die Basis des Hauptnerven stösst (Fig. 64a). Das Blatt kann auch so schlaff geworden sein, dass der Hauptnerv die Rolle nicht hemmt und selbst in die Rolle gebogen wird (Fig. 64b und c).

Von den fünf in dieser Weise erhaltenen Rollen von Birkenblättern habe ich drei (in Fig. 64 dargestellt) auf das verfügbare Futterpaket hin untersucht. Zu diesem Zweck wurden die Rollen flachgedrückt, so dass die Wicklungslinien, die die halben Windungen begrenzen, sichtbar gemacht wurden. Diese Wicklungslinien werden in der Figur durch gestrichelte Linien angegeben. Mit Hilfe dieser Linien und einiger Evolventen – die senkrecht zu den Wicklungslinien stehen – wurde das Futterpaket konstruiert. Von den Blättern a, b und c in Fig. 64 beträgt das Futterpaket je 22,3, 14,7 und 12,3 % des aufgerollten Flächeninhalts, in diesem Fall des ganzen Blattes. Dies ist bedeutend weniger als das Futterpaket des mit einem Schnitt angefertigten Blattes, das 34 % des aufgerollten Blatteiles beträgt. Diese Differenz wird auf zweierlei Weise verursacht.

In Fig. 80 haben wir allen Spitzenwinkeln der halben Wicklungen 20 Grade zugeschrieben. Aus der Ähnlichkeit der Sektoren der ersten Blatthälfte, die durch die Wicklungslinien und die gezeichnete Evolvente begrenzt werden, ergibt sich, dass die Blattbreite auf dieser Evolvente bei jeder folgenden Wicklung mit einem konstanten Mass zunimmt. Die Grösse dieser Konstante hängt von der Wickelfestigkeit ab. Die längs der Evolvente gemessenen Breiten der 12 halben Wicklungen der ersten

Blatthälfte übertragen wir nun auf die rechteckigen Blattstreifen ABCD von Fig. 81. Dieser um die letzten vier halben Windungen verringerte Streifen gibt das theoretische Futterpaket an. Dies kommt auf 50 % des ganzen Blattstreifens. Nehmen wir als den Blattstreifen, der aufgerollt werden muss, AEFD, dann ergibt sich, dass das Futterpaket hiervon nur noch 35 % ausmacht. Benutzen wir den noch kürzeren Blattstreifen AGHD, dann bleibt überhaupt kein Futterpaket mehr übrig.

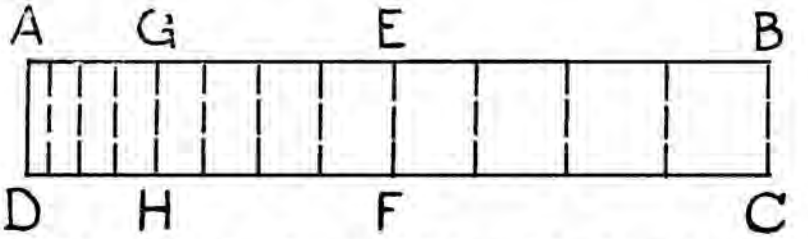


Fig. 81. Schematische Darstellung der Relation zwischen Länge des aufgerollten Blattstreifens und prozentueller Grösse des Futterpaketes der Larven. Erklärung s. Text.

Hieraus folgt, dass bei einer konstanten Wicklungsfestigkeit das Futterpaket (in Prozent des zu rollenden Blatteiles ausgedrückt) mit der Länge der Evolvente zunimmt. Die nicht lineare Beziehung zwischen Eierzahl und durchschnittlichem Flächeninhalt der losen Blatteile auf dem linken Teil der graphischen Darstellung 79 stimmt hiermit überein.

Hieraus geht auch hervor, dass je fester die Windungen aufeinander gelegt werden, desto grösser das Futterpaket ist. Darum enthalten die Rollen, die nicht zugeklebt sind, oder die nicht gut genug geklebt sind und darum wieder etwas aufspringen, ein kleineres Futterpaket als die gut verschlossenen Rollen. Das Festkleben ist also von Bedeutung für das Futterpaket. Alte Rollen, in denen die Klebestelle in irgendeiner Weise loslässt, springen nicht wieder auf, da sie in trockenem Zustand hart und in feuchtem Zustand schlaff und weich sind.

Nun übertragen wir die Wicklungsfestigkeit des Birkenblattes in Fig. 80a auf dasselbe Blatt ohne Schnitt in Fig. 80b. Aus der Konstruktion ergibt sich dann, dass das Futterpaket in der letzten Figur 31,3 % des ganzen Blattes ausmacht, was keinen nennenswerten Unterschied mit der prozentuellen Grösse des Futterpaketes von Fig. 80a (34,0 %) ergibt. Dieser Vergleich muss aber korrigiert werden. Die Wicklungsbreite in Fig. 80b haben wir nach einem konstanten Mass zunehmen lassen. Dieselbe Konstante haben wir für die erste, aber nicht für die zweite Blatthälfte in Fig. 80a benutzt. Um den Vergleich annehmbar zu machen, müssen wir auch die Wicklungen dieser zweiten Blatthälfte genauso fest aufeinander legen wie die der ersten Blatthälfte und die Wicklungslinien an dem weitergezogenen Kreis des grossen Schnittbogens tangieren lassen. In diesem Fall wird das Futterpaket des Blattes in Fig. 80a 40,2 % des

aufgerollten Blatteiles. Der Unterschied in den zwei Wicklungsmethoden wird dann bedeutend.

Dies erklärt sich so, dass für die konischen Wicklungen ein längerer Blattstreifen benutzt wird, der mehr Windungen als für zylindrische Wicklungen enthalten kann. In Fig. 80a ist die Zahl der halben Windungen 16½ – nach der oben genannten Korrektion 18 – und in Fig. 80b nur 10½. So ist die konische Rollenform entschieden vorteilhafter als die zylindrische.

Das in Fig. 80b konstruierte Futterpaket ist aber bedeutend grösser als das der Rollen, die der Käfer in Wirklichkeit von den Blättern ohne Schnitt macht (Fig. 64). Der Unterschied besteht darin, dass die Blätter von Fig. 64 weniger fest gewickelt sind und dadurch breitere halbe Wicklungen als das Blatt in Fig. 80b besitzen; für diese Konstruktion haben wir dieselbe Wickelfestigkeit angenommen, die auch die wirklich vom Käfer ausgeführten Wicklungen des normalen Blattes mit Schnitt in Fig. 80a aufweisen.

Der Käfer kann die Blätter in Fig. 64 und 80b nicht so fest aufrollen. Dies kommt dadurch, dass die Wicklungslinien dieser Blätter bedeutend länger sind als die des Blattes mit dem Schnitt (Fig. 80a). Die in Fig. 80b gezeichneten Wicklungslinien haben eine durchschnittliche Länge von 28,9 mm, die des losen Blatteiles in Fig. 80a dagegen nur 15,6 mm. Die verhältnismässig geringeren Längen der Wicklungslinien des Blattes mit dem Schnitt sind eine Folge der Form und der Lage des Schnittes im Blatt.

Wenn wir das Futterpaket des Birkenblattes in Fig. 80a in Prozent des ganzen Blattes ausdrücken, d.h. also einschliesslich des festen Blattteiles, so ist es nur 27,4 %, was dennoch grösser bzw. bedeutend grösser ist als irgendein Futterpaket der Rollen in Fig. 64. Der Unterschied ist in Wirklichkeit noch etwas grösser, denn der Käfer legt die Wicklungen der zweiten Blatthälfte etwas fester aufeinander als in Fig. 80a angenommen wurde (S. 181).

Buck (1952) lässt *Deporaus betulae* Rollen aus Blättern anfertigen, in denen er im voraus einen geraden Schnitt angebracht hatte. Er stellt fest, dass die so gebildeten losen Blatteile auf die normale Weise zu trichterförmigen Rollen gewickelt werden und dass die Rollen, abgesehen vom festen Blatteil, nicht von normalen Rollen unterschieden werden können. Anstatt Bucks Methode anzuwenden, habe ich den eben zuvor von dem Käfer angefertigten ersten Schnitteil gerade geschnitten, und zwar dadurch, dass ich einige Stücke des Blattes wegschnitt.

Dann rollt der Käfer den losen Blatteil (Fig. 82) wie folgt auf. Er stellt sich ziemlich nahe am Blattrand (z.B. bei Punkt a) neben dem Schnitt auf und fängt zu rollen an. Mit dem Rüssel drückt er das Blatt so fest wie möglich zusammen, während das hinter ihm liegende Blattstück etwas weiter gewickelt wird und folglich ein kleiner Kegel entsteht. Die erste Wicklungslinie b.l′ muss dabei als Tangente am Schnitt betrachtet werden; die Linie l.l′ bildet jedoch bereits notwendigerweise einen Winkel mit

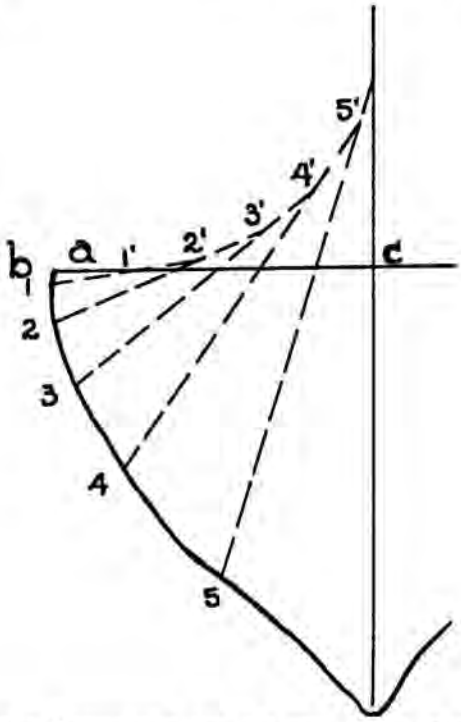


Fig. 82. Schematische Darstellung der Art und Weise, wie das Weibchen von *Deporaus betulae* das Blatt aufrollt, wenn der erste Schnitteil gerade ist. Erklärung s. Text.

dem Schnitt. Bei den nächsten Wicklungslinien werden die Winkel immer grösser, so dass das erste Blattstück tatsächlich längs des imaginären Kreisbogens 1'. 2'. 3'. 4'. 5' anstatt des geraden Schnittes aufgerollt wird. Bei den weiteren Rollversuchen gelingt es dem Käfer wohl, den Kreisbogen mehr nach dem Schnitt zu biegen, jedoch nicht in dem Masse, dass er hiermit zusammenfällt.

In Fig. 83 haben wir uns den geraden Schnitt so gedacht, dass der Flächeninhalt des losen Blatteiles derselbe als der des Blatteiles mit dem natürlichen Schnitt ist. Wir lassen den geraden Schnitt in Punkt d enden, wo auch der natürliche Schnitt in den Hauptnerv kommt. Dies hat den Zweck, das relativ schwierige Aufrollen der Blatteile beiderseits des Hauptnerven für das Blatt mit dem geraden Schnitt und das mit dem natürlichen Schnitt gleich zu machen und so den Vergleich zu erleichtern.

Die Wicklungsfestigkeit von Fig. 80a übertragen wir mittels einer Evolvente auf das Blatt in Fig. 83. Um den Vergleich annehmbar zu machen, wählen wir die Evolvente in Fig. 83 so, dass der Anfangspunkt in bezug auf die Stelle, an der der Käfer das Rollen anfängt, derselbe als in Fig. 80a ist. Für die Evolute der ersten Blatthälfte haben wir einen Radius angenommen, der grösser als der von Fig. 80a ist, da der Käfer versucht, dem geraden Schnitt als Evolute nahezukommen. Um den

Vergleich nicht zu übertreiben, wurde überdies angenommen, dass die zweite Blatthälfte genauso fest gewickelt wird als die erste Blatthälfte, und dass die Radien der Evoluten beider Blatthälften einander also gleich sind.

Die Wicklungslinien 1 bis 4 tangieren die Evolute der ersten Blatthälfte. Die nächsten Wicklungslinien der ersten Blatthälfte lassen wir in Punkt 4′ konvergieren, das ist der Schnittpunkt der Evolute mit dem Hauptnerv. Dies ist anscheinend nicht richtig, da noch einige halbe Wicklungen gewunden werden müssen, bevor die Rolle in Punkt d gegen den Hauptnerv stösst. Ich nehme aber an, dass sobald das geschieht, die vorhergehenden Wicklungen bei dem Schnitt so sehr ineinander gedrückt werden, dass ihre Wicklungslinien bei Punkt 4′ herauskommen.

Da Kreisbogen und Punkt 4′ ausserhalb des losen Blatteiles liegen, sind die Kegelmäntel abgestumpft und die Wicklungen beim Schnitt breiter als bei dem natürlichen Schnitt. Eine andere Folge hiervon ist,

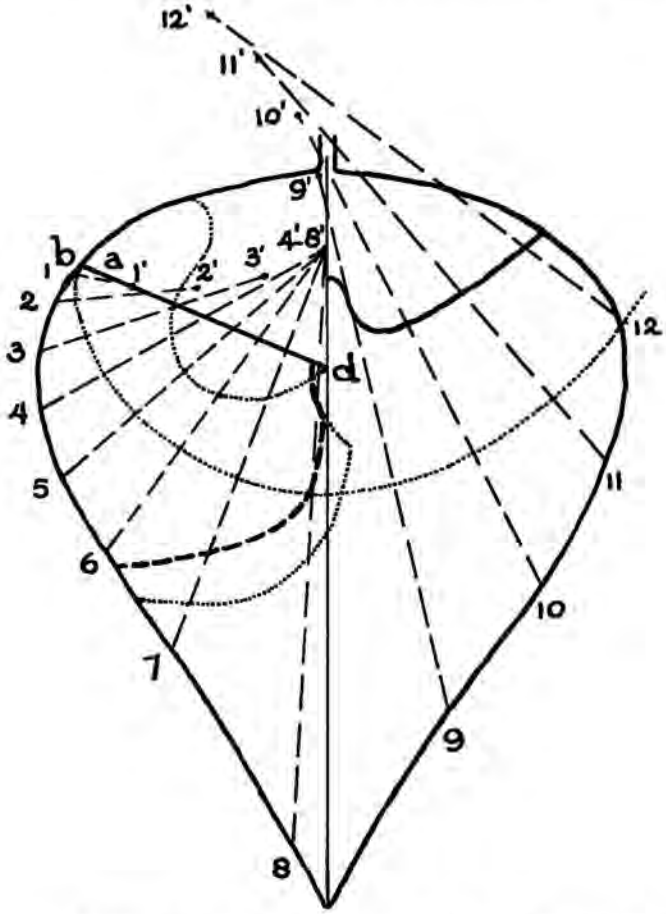


Fig. 83. Konstruktion des für die Larven verfügbaren Futterpaketes in einem Birkenblatt, in dem der erste Schnitteil gerade wäre (bd). Weitere Erklärungen s. Text.

dass die Wicklungen der zweiten Blatthälfte noch breiter als diejenigen werden, die in Fig. 80a angenommen wurden. So wird das Futterpaket aus dem Blatt mit dem geraden Schnitt kleiner als das aus dem Blatt mit dem natürlichen Schnitt. In Fig. 83 wird die Begrenzung des Futterpaketes des Blattes mit dem geraden Schnitt durch eine gestrichelte Linie dargestellt; die des Futterpaketes aus Fig. 80a ist ausserdem mit einer punktierten Linie eingezeichnet. So hat ein gerader Schnitt in der ersten Blatthälfte einen nachteiligen Einfluss auf das Futterpaket. Je weniger aber die Evolute der ersten Blatthälfte von dem geraden Schnitt abweicht, desto geringer wird dieser Nachteil. Da es dem Käfer bei mehreren Rollversuchen immer besser gelingt, die Evolute dem Schnitt nahe zu bringen, braucht dieser Nachteil nicht bedeutend zu sein. Dagegen nehmen aber die Wicklungslinien am Anfang so viel an Länge zu, dass es dem Käfer schwer wird, das Blatt aufzurollen (s. auch S. 135 und 137). Dies geht aus direkten Beobachtungen und auch daraus hervor, dass der Käfer nach dem Rollen öfter als gewöhnlich auf Handlungen zurückgreift, die dem Rollen vorangehen, wie das Kontrollieren des Schnittes, das tiefer Kerben im Hauptnerv und das Perforieren.

Ein ähnlicher Verlust für das Futterpaket tritt auf, wenn der Käfer die Wicklungslinien nicht den grossen Schnittbogen, sondern einen Kreisbogen, dessen Radius kleiner als der des Schnittes ist, tangieren lässt. Hierdurch wird uns klar, weshalb es für den Käfer vorteilhaft ist, bei Abweichungen, z.B. bei Seitennerven (S. 139), die Wicklungslinien wieder den grossen Schnittbogen tangieren zu lassen.

Wenn die Kegelmäntel überall gleich fest aufeinander gewickelt werden, liegen die Mantelspitzen auf einem Kreisbogen. Die höchste Festigkeit hängt von der Kraft des Käfers und von den Unebenheiten, der Behaarung u.d. des Blattes ab. Würde der Käfer gezwungen werden, die Kegelmäntel längs einer anderen Linie als der des Kreisbogens zu wickeln, dann könnte er an bestimmten Stellen die höchste Festigkeit erreichen; an anderen Stellen würde er jedoch weniger fest wickeln können, was nachteilig für das Futterpaket wäre. Umgekehrt geht hieraus hervor, dass man das grösste Futterpaket erhält, wenn der grosse Schnittbogen ein Kreisbogen ist.

Auf S. 183 haben wir festgestellt, dass je mehr Blattschichten die Rolle enthält, desto grösser das Futterpaket wird. In einer Rolle nimmt die Schichtenzahl mit der Grösse des Mittelpunktswinkels des grossen Schnittbogens zu. Darum wäre es für das Futterpaket vorteilhaft, wenn der Käfer einen Schnitt anfertigte, dessen Mittelpunktswinkel so gross wie möglich ist. Diese Vergrösserung lässt sich aber nicht nach Belieben durchführen. Was dies bedeutet lässt sich am besten am Erlenblatt in Fig. 84 demonstrieren. In dieser Figur ist der normale Schnitt – d.h. der durchschnittliche Schnitt aus Fig. 48, Gruppe A – am Anfangspunkt mit dem Buchstaben A bezeichnet. Durch Vergrösserung des Mittelpunktswinkels erhalten wir z.B. den Schnitt, dessen Anfangspunkt mit C bezeichnet wird. Wenn das Blatt mit dem Schnitt C aufgerollt wird, ragt,

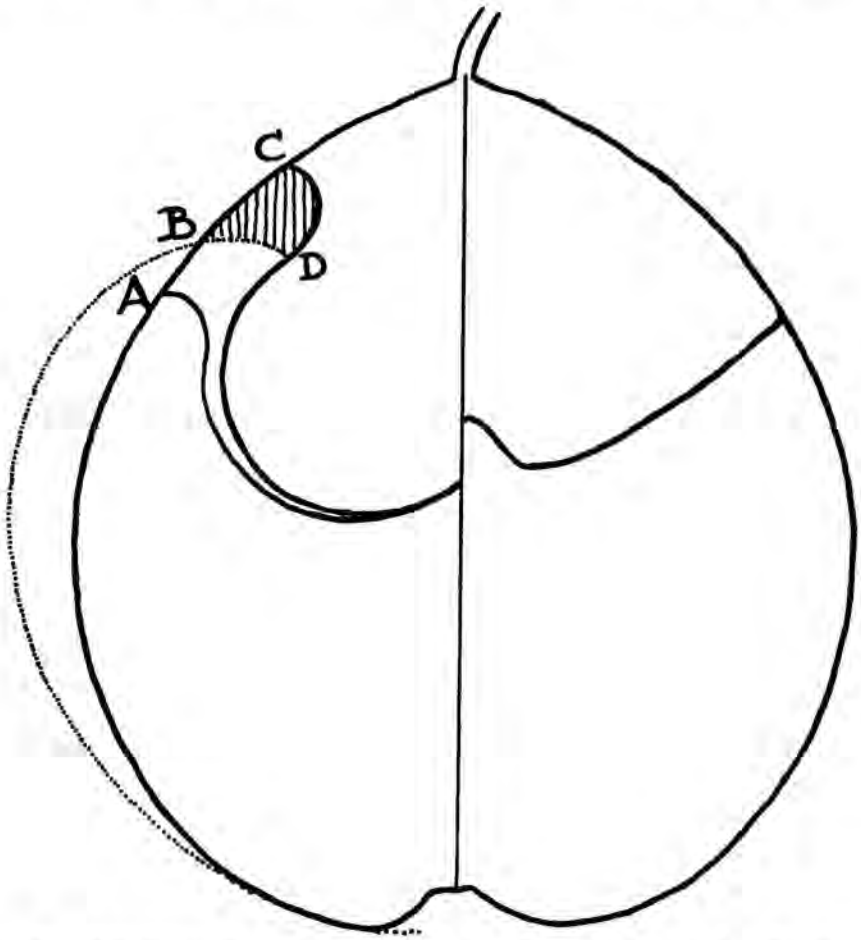


Fig. 84. Erlenblatt (Gruppe A) mit normalem Schnitt, (der bei A anfängt) und mit einem imaginären Schnitt (Anfangspunkt bei C), dessen grosser Schnittbogen einen anomal grossen Mittelpunktswinkel besitzt. Im letzten Fall ragt der schraffierte Teil BCD aus der Unterseite der Rolle heraus.

wie sich mit Hilfe der in der Figur konstruierten Evolvente ergibt, der schraffierte Teil BCD aus der Unterseite der Rolle heraus. Hierdurch wird dieser Teil für die Larven wertlos. Ausserdem lässt sich eine Rolle mit einem solchen hervorquellenden zentralen Teil nicht oder nicht gut zudrücken, so dass wiederum ein Teil des Futterpaketes verloren geht (s. S. 179 und 191).

Es gibt aber noch eine Schwierigkeit, die für alle Blattarten zutrifft. In Fig. 84 haben wir den Radius des Anfangsbogens der Schnitte A und C als gleich angenommen, da sonst beim Anfang des Rollens Schwierigkeiten entstehen könnten (S. 137). Auch wird der Schnittwinkel von dem grossen Bogen mit dem Hauptnerv für beide Schnitte A und C als gleich angenommen, da wir auf S. 112 gefunden haben, dass dieser Winkel für alle

Schnittformen konstant ist. Warum wir überdies den Schnittpunkt des grossen Bogens mit dem Hauptnerv an seiner Stelle gelassen haben, wird deutlich werden, wenn wir die Lage des Schnittes in dem Blatt besprochen haben (S. 191). Wenn der Schnitt C mit diesen Daten konstruiert wird, entsteht zwischen den Punkten A und C ein schmaler Blattstreifen, der Schwierigkeiten beim Rollen bietet. Dies wird wie folgt erklärt. In Fig. 85

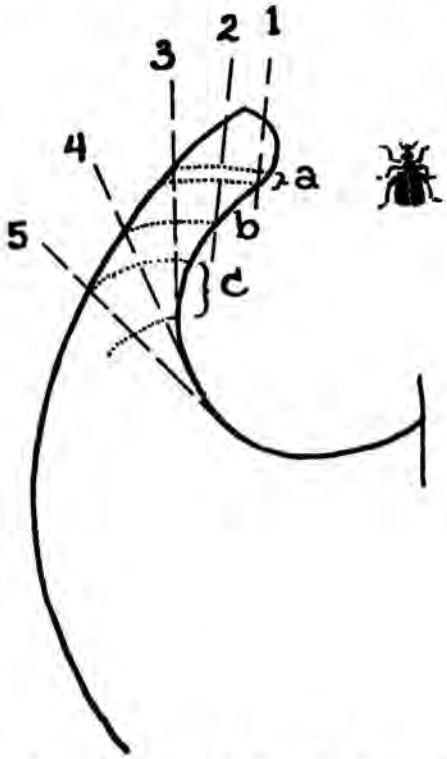


Fig. 85. Schema für das schwierige Aufrollen des Anfangslappens im Falle, wo der grosse Schnittbogen einen zu grossen Mittelpunktswinkel hat.

sind die Wicklungslinien 1 bis 5 der halben Windungen gezeichnet. Durch die Punkte, in denen die Wicklungslinien den Schnitt und den Blattrand schneiden, sind verschiedene Evolventen konstruiert, die durch punktierte Linien angezeigt werden.

Um rollen zu können, muss der Käfer die Beine an der einen Seite in die Rolle und an der anderen in den noch zu rollenden Blatteil einhaken und den Rüssel auf die Rolle drücken können. Wenn die Wicklungslinie 3 auf Linie 1 gebracht werden muss, verfügt der Käfer zum Wickeln nur über die Breite des Streifens a. Dieser Streifen ist im Verhältnis zur Länge des Käfers – der in der Figur in demselben Masstab gezeichnet ist – so schmal, dass das Tier nur mit Hilfe seiner Vorderbeine und seines Rüssels rollen kann. Im nächsten Fall, wo Linie 4 auf 2 gelegt werden muss, ist die Streifenbreite sogar auf null (b) reduziert. Das Rollen in normaler

Weise ist nun nicht möglich. Statt dessen biegt der Käfer das Blatt an dieser Stelle weiter um, und zwar so, dass er, wie beim Anfang, den Rüssel auf den noch nicht aufgerollten Blatteil drückt. Inzwischen springt der schon aufgerollte Blatteil hinter dem Tier grösstenteils wieder auf, da die nächsten Blattschichten oder der Käfer ihn nicht mehr halten. Wenn Linie 5 auf Linie 3 gewickelt wird, hat Streifen c wieder eine genügende Breite für den rollenden Käfer. Diese Schwierigkeiten habe ich einige Male bei anomalen Schnitten beobachtet.

Vorstehendes macht es wahrscheinlich, dass das Verhalten des Weibchens von *Deporaus betulae* dazu führt, dass der Mittelpunktswinkel des grossen Schnittbogens so gross wird als für das Rollen zulässig ist. Dass es dies tut, geht auch hieraus hervor, dass dieser Mittelpunktswinkel bei Birkenblättern (durchschnittlich etwa 218 gr [1]) viel grösser ist als bei Erlenblättern (164 gr [1]) und Haselblättern (151 gr [1]), und der Winkel bei letztgenannten Arten wiederum grösser als der der Hagebuchenblätter (126 gr[1]). Wenn das Weibchen den Anfangspunkt des Schnittes an eine andere Stelle des Blattrandes verlegen würde, könnte es für das Birkenblatt auch die Mittelpunktswinkel des Schnittes der drei anderen Blattarten und für die Blätter der Erle und des Haselstrauches den Mittelpunktswinkel des Hagebuchenblattes benutzen.

Umgekehrt geht hieraus hervor, dass das Birkenblatt, in dem der grosse Schnittbogen den grössten Mittelpunktswinkel hat, die günstigste Form für das Futterpaket besitzt. Der Käfer führt seinen Artnamen „*betulae*" dadurch — zufälligerweise — nicht zu Unrecht.

Für das Anfertigen eines Schnittes mit einem Mittelpunktswinkel, der so gross wie möglich ist, spricht auch noch folgendes. Wenn wir Azimut I (Fig. 47) konstant lassen und den Mittelpunktswinkel des Anfangsbogens vergrössern, dann wird auch der Mittelpunktswinkel des grossen Schnittbogens grösser. Bei Hagebuchenblättern, die ein kleines Azimut I und im Zusammenhang hiermit einen kleinen Mittelpunktswinkel des grossen Schnittbogens haben, macht das Weibchen den Mittelpunktswinkel des Anfangsbogens grösser als bei Birkenblättern (s. S. 113 und Fig. 50). Hierdurch wird auch der verhältnismässig kleine Mittelpunktswinkel des grossen Schnittbogens im Hagebuchenblatt etwas grösser und liefert das Rollen nicht viel mehr Schwierigkeiten wie beim Birkenblatt. Mit anderen Worten: der für das Futterpaket ungünstigen Form des Hagebuchenblattes kommt eine äusserste Vergrösserung des Mittelpunktswinkels entgegen. Für das Birkenblatt, das bereits eine sehr günstige Form für das Futterpaket hat, braucht die Annäherung an die äusserste Grenze nicht so streng durchgeführt zu werden. Die Vergrösserung der Mittelpunktswinkel bei den mittelmässig günstigen Blattformen der Erle und des Haselstrauches nehmen ungefähr die Mitte zwischen denen der Hagebuchen- und Birkenblätter ein (siehe auch S. 120).

---

[1]) Diese Winkel sind aus Fig. 49 abgeleitet.

Das grösste Futterpaket wird gebildet, wenn der zweite Schnitteil mit der PRELL'schen Evolvente zusammenfällt (S. 143). Je mehr er hiervon abweicht, desto kleiner wird das Paket. Dies lässt sich in einfacher Weise verdeutlichen, wenn man das Futterpaket eines Blattes, mit einem normalen Schnitt (Fig. 86a) mit dem eines gleichförmigen Blattes vergleicht, das einen anomal gebildeten zweiten Schnitteil hat (Fig. 86b). Derartige Abweichungen im zweiten Schnitteil kommen ab und zu vor.

Auf S. 179 haben wir bereits erwähnt, dass die nicht zugedrückten Rollen ein kleineres Futterpaket als die wohl zugedrückten enthalten. In Fig. 87 wurde der auf S. 179 genannte Blattstreifen von 2½ mm Breite von dem Futterpaket substrahiert. Das restliche Futterpaket, in der Figur schraffiert dargestellt, beträgt dann nur noch 25,5 % des losen Blatteiles.

In diesem Kapitel bleibt uns noch zu besprechen übrig, in welcher Entfernung von der Blattspitze der Schnitt angebracht wird und welchen Einfluss diese Entfernung auf das Futterpaket hat.

In Fig. 88 sind vom Hauptnerv aus in regelmässigen Abständen einige Schnitte in Blättern von *Betula*, *Carpinus*, *Corylus* und *Alnus* gezeichnet. Die Futterpakete, die zu den Schnitten gehören und durch dieselben Linienstriche angegeben sind, wurden in derselben Weise wie in Fig. 80a konstruiert. Der Spitzenwinkel der halben Windungen, die wir für die Konstruktion benötigen, wurden aus einer Anzahl Rollen bestimmt. Für *Carpinus* ist dieser Winkel auf 18 gr und für die anderen drei Blattarten auf 20 gr bestimmt. Ferner ist für alle Schnitte jeder Blattgruppe getrennt ein konstanter Radius der Evolute der zweiten Blatthälfte angenommen. Die Länge dieses Radius ist so gewählt, dass der zweite Schnitteil sich der PRELL'schen Evolvente ungefähr wie in der Wirklichkeit nähert. Der

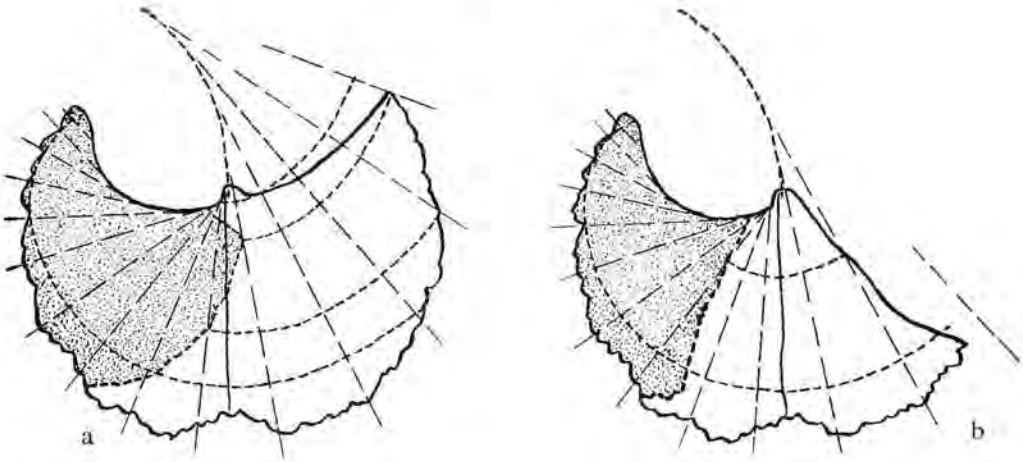


Fig. 86. Beispiel für den Einfluss des zweiten Schnitteiles auf das Futterpaket für die Larven. a. Erlenblatt, in dem der zweite Schnitteil der PRELL'schen Evolvente nahe kommt wodurch das Futterpaket den grössten Inhalt hat. b. Dasselbe Erlenblatt mit einem anomal zweiten Schnitteil und mit einem kleineren Futterpaket.

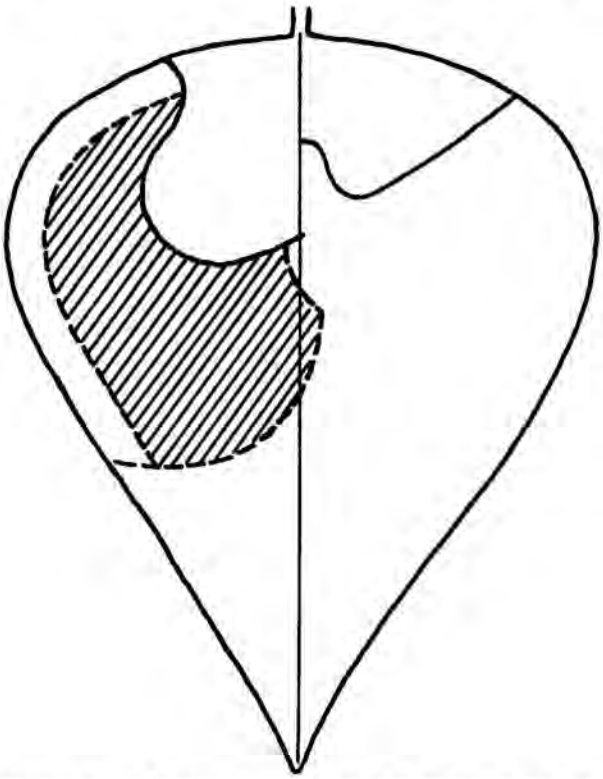


Fig. 87. Verringerung des Futterpaketes um den Blattstreifen längs des ersten Blattrandes, bei Rollen, die nicht zugedrückt sind.

absolute Wert ist für unsere weitere Beweisführung nicht von Bedeutung. Wohl sei erwähnt, dass die Radien ebenso wie die von Fig. 80a im Vergleich zu den vom Käfer benutzten Radien etwas zu gross genommen sind, oder mit anderen Worten, dass die Blattschichten der zweiten Blatthälfte in Wirklichkeit etwas fester aufeinander liegen.

Auf dem linken Rand der Blätter ist ausser der Nummerierung der gezeichneten Schnitte auch der Anfangspunkt des Schnittes jeder der Blattgruppen A, B und C (S. 104) angegeben.

Von den Futterpaketen, die zu den Schnitten 1 und 2 von Alnus und zu den Schnitten 1, 2 und 3 von *Corylus* gehören, ist der Blattstreifen längs des ersten Blattrandes, der nach dem Aufrollen ausserhalb der Rollenunterseite herausragt, abstrahiert. Da diese Rollen nicht zugedrückt werden können (S. 188) hätten wir noch einen Streifen in der Breite von 2½ mm der Futterpakete abstrahieren müssen. Dies wird jedoch vernachlässigt.

In dem rechten Teil der Figuren ist oben der lineare Masstab der Blattgruppen A und C eingezeichnet. Der Masstab der Gruppe B von *Carpinus* wurde in der Zeichnung weggelassen. In der darunter stehenden graphischen Darstellung ist als Abszisse die Entfernung von Blattspitze bis zur

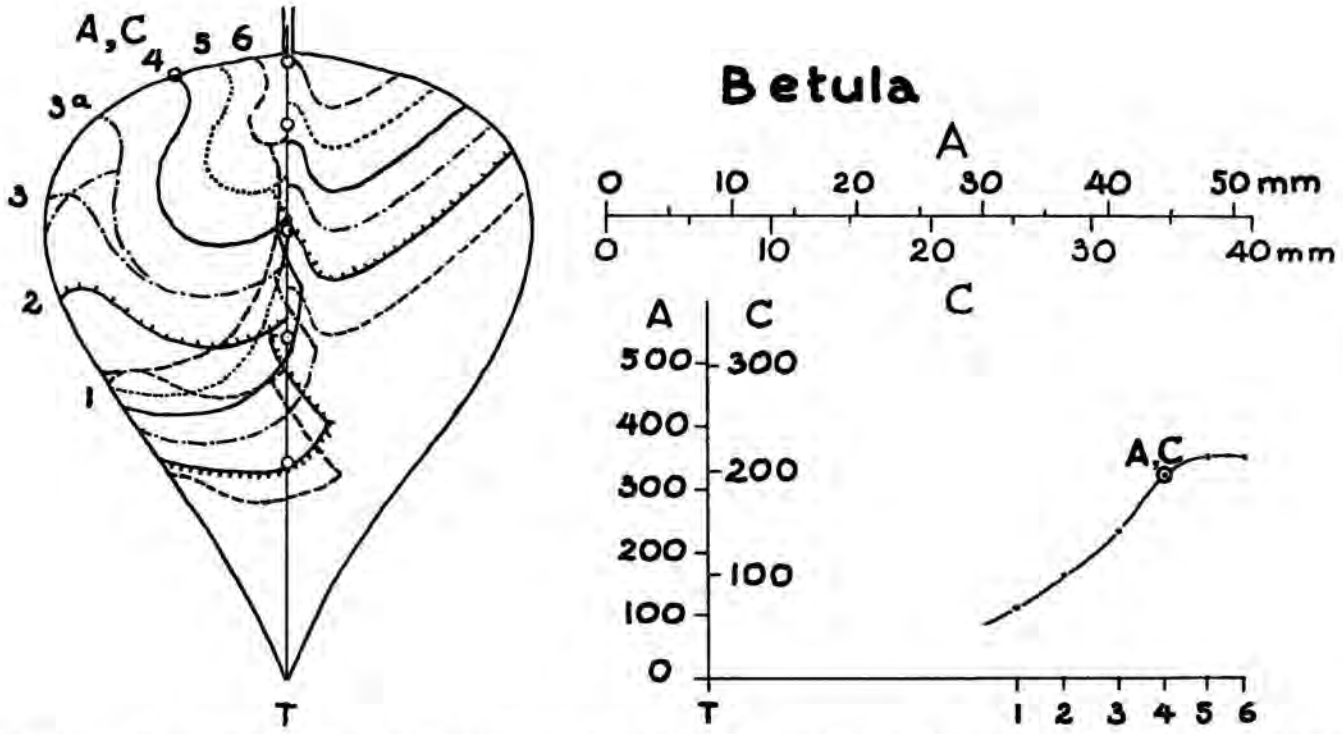


Fig. 88a. Untersuchung der Relation zwischen der Schnittstelle mit bezug auf die Blattspitze und das Futterpaket für die Larven, für alle Blattgruppen von *Betula*, *Alnus*, *Corylus* und *Carpinus*. Erklärung s. Text.

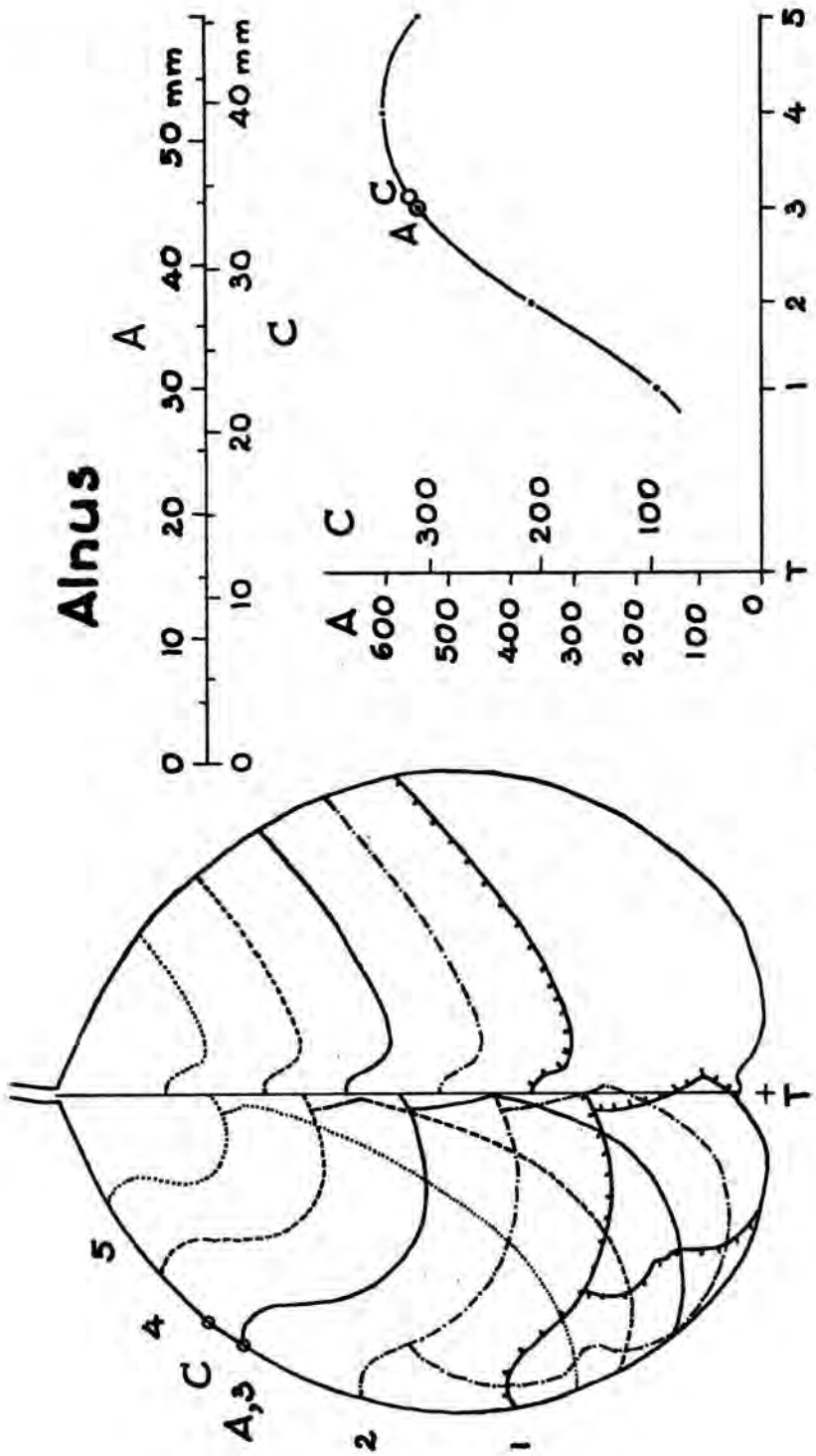

Alnus
A
C
0
10
20
30
40
50 mm
0
10
20
30
40 mm
600
500
400
300
200
100
0
300
200
100
T
1
2
3
4
5
A,3
C
+T

Fig. 88b.

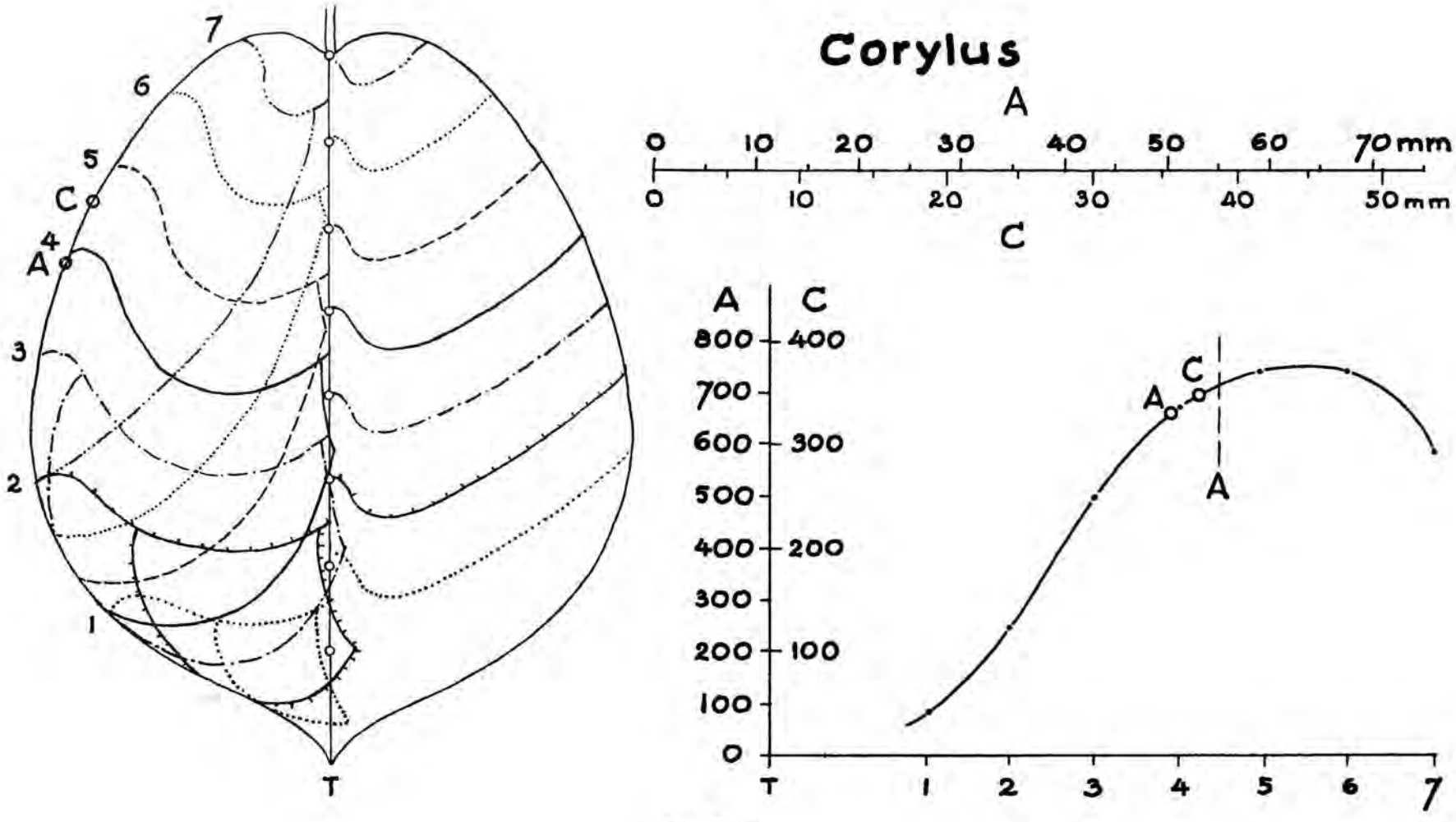
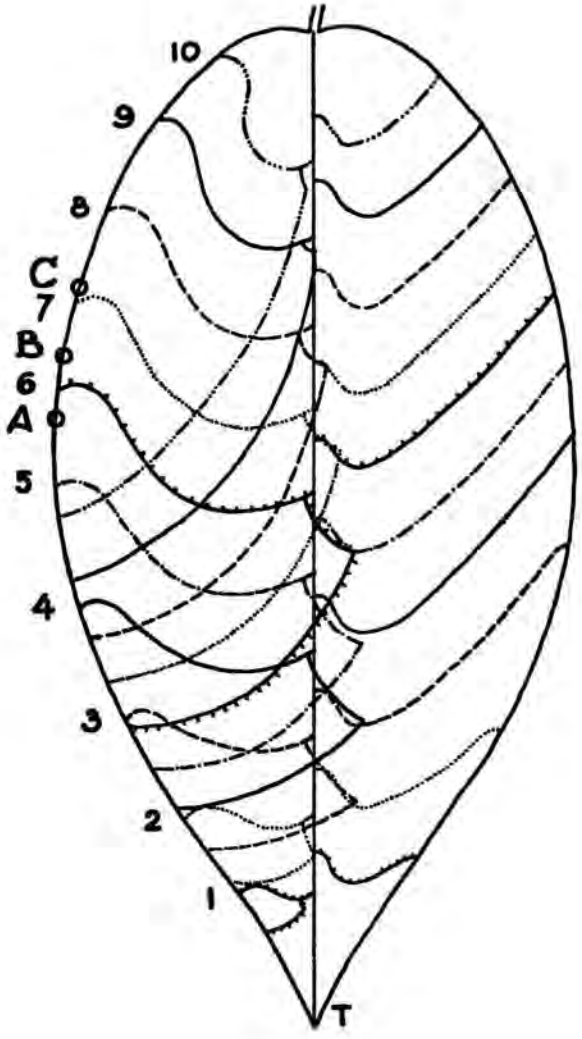

Corylus
A
0 10 20 30 40 50 60 70mm
0 10 20 30 40 50mm
C
A C
800 400
700
600 300
500
400 200
300
200 100
100
0
T 1 2 3 4 5 6 7
A
C
A
7
6
5
C
4
A
3
2
1
T

Fig. 88c.


10
9
8
C
7
B
6
A
5
4
3
2
1
T

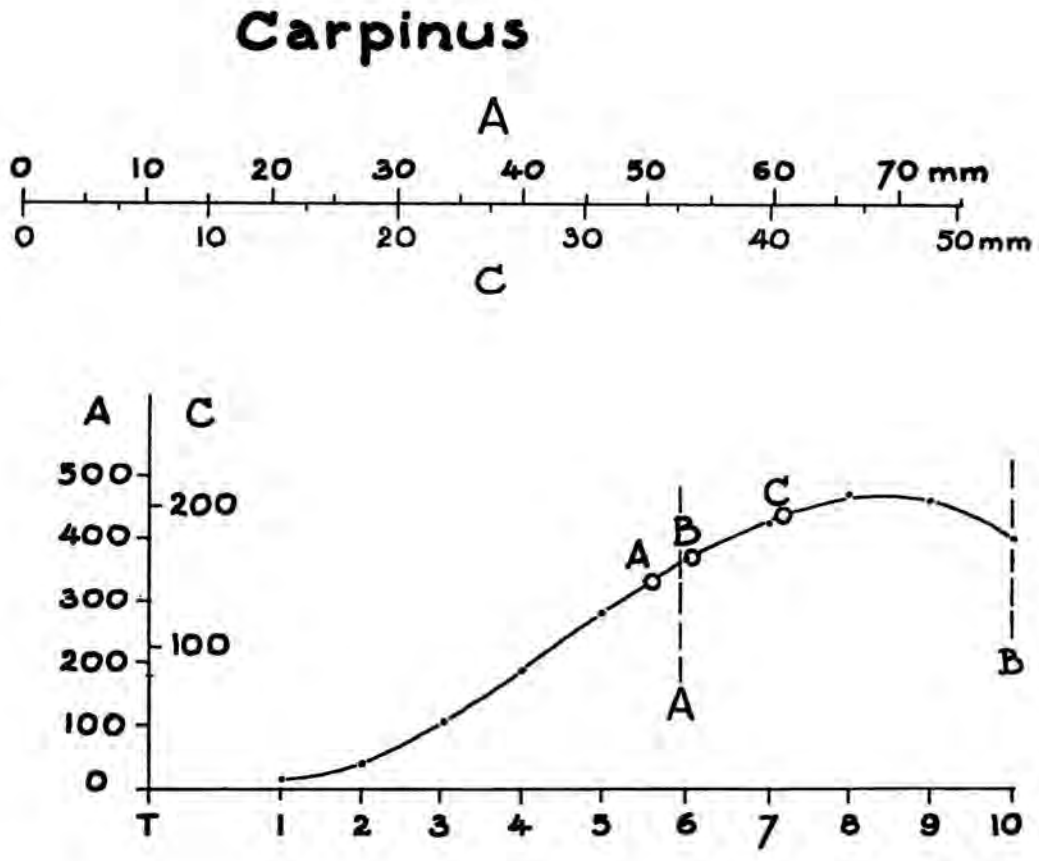

Carpinus
A
0 10 20 30 40 50 60 70 mm
0 10 20 30 40 50 mm
C
A C
500 400 300 200 100 0
200 100
A B C
A B
T 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Fig. 88d.

Stelle, an der der erste Schnitteil den Hauptnerv schneidet, angegeben. Bei dieser Entfernung steht die Nummer des Schnittes aufgezeichnet. Auf der Ordinate sind für die Blattgruppen A und C der Flächeninhalt der Futterpakete in qmm eingetragen. Weiterhin sind in der graphischen Darstellung die Stellen der Blattgruppen A, B und C auf der Kurve eingetragen. Die Abszisse dieser Stelle ist aus Fig. 48 übernommen worden.

Die senkrechten gestrichelten Linien, die quer zu der Kurve von *Corylus* und *Carpinus* stehen, weisen die Stellen an, in denen der Schnitt den Hauptnerv schneiden würde, wenn der Käfer bei der Orientierung die Höchstentfernung von etwa 5 cm längs des Hauptnerven zurückgelegt hätte (s. S. 100). Für die zwei Blattgruppen von *Alnus* und *Betula*, deren Blätter kürzer sind, fällt dieser Strich der 5 cm Orientierungsgrenze für alle Blattgruppen ausserhalb der Kurve. Darum sind sie nicht in der Figur eingezeichnet worden. Aus demselben Grund wurde dies für Blattgruppe C von *Corylus* und *Carpinus* unterlassen.

Die vier Kurven haben alle denselben Verlauf. Anfänglich laufen sie steiler, je grösser die Entfernung von Schnitt bis Blattspitze wird. Dann kommt ein Punkt, nach dem die Kurve immer weniger steil verläuft, und anschliessend nach dem Höchstpunkt wieder progressiv fällt.

Aus den Kurven geht hervor, dass *Deporaus betulae* zwar nicht ein maximales Futterpaket für die Larven vom Blatt abschneidet, aber dem ziemlich nahe kommt.

Hier muss bemerkt werden, dass je weiter entfernt der Schnitt von der Blattspitze angebracht wird, desto länger die Wicklungslinien beiderseits des Hauptnerven werden und desto mehr Kraft das Tier anwenden muss, das Blattstück bei dem Hauptnerv aufzurollen. Zum Beseitigen des geringen Grössenunterschiedes zwischen dem wirklichen und dem maximalen Futterpaket, müsste der Schnitt über eine verhältnismässig grosse Entfernung näher zur Blattbasis hin verschoben werden und wäre eine relativ grosse Zunahme der Kraft für das Aufrollen des Blattes erforderlich. Dies lässt sich wie folgt aus den Kurven ableiten. Bei kleineren, d.h. kürzeren Blättern, wie die von *Betula* und *Alnus*, kommt man mit dem mittleren Schnitt dem maximalen Futterpaket näher als bei den grösseren, längeren Blättern von *Corylus* und besonders von *Carpinus*. Denselben Unterschied finden wir zwischen den kleineren Blättern von Blattgruppe C und den grösseren von Blattgruppe A für jede einzelne Pflanzenart, mit Ausnahme von *Betula*. Für *Carpinus* liegt Gruppe B wieder dazwischen.

Dazu kommt noch das Folgende. Die 5 cm-Grenze bei der Orientierung bildet höchstwahrscheinlich die Grenze der Entfernung vom Schnitt bis zur Blattspitze, über die hinaus die Kraft des Käfers unzureichend sein wird das Blatt aufzurollen. Dies konnten wir mehr oder weniger an grossen Blättern, z.B. von Amerikanischen Eichen, feststellen, auf denen der Orientierungsgang auf einem Seitennerv vorgenommen wurde, so dass der Schnitt zu weit entfernt von der Blattspitze angelegt wurde. Der Käfer war dann nicht imstande, das abgeschnittene Blattstück aufzurollen oder

gut aufzurollen. In entsprechender Weise kann auch *Attelabus nitens* das Blatt nicht ganz aufrollen wenn er — wie es in seltenen Fällen geschieht — den Schnitt in einer grösseren Entfernung als 13 cm von der Blattspitze angebracht hat. Für diese 13 cm-Grenze wird auf die graphische Darstellung von DAANJE (1957) verwiesen.

Wenn wir nun die Kraftgrenze des Käfers als Äquivalent der Orientierungsgrenze betrachten, dann bedeutet dies für die Graphik von *Carpinus* und *Corylus*, dass der Käfer das maximale Futterpaket in den Blättern der Blattgruppe A nicht erreichen kann, da seine Kraft hierfür nicht ausreicht.

Wenn man auf die verschiedenen Masstäbe der Blattgruppen Rücksicht nimmt, liegt Punkt A auf der Kurve von *Carpinus* viel näher bei der Kraftgrenze als Punkt C. Das bedeutet, dass je mehr das Futterpaket von dem maximalen abweicht, desto mehr Kraft der Käfer verhältnismässig zum Rollen braucht.

Zusammenfassend dürfen wir wahrscheinlich sagen, dass das Futterpaket, das das Tier anfertigt, ein Kompromiss ist zwischen dem maximal erreichbaren Paket und der Grösse der Kraftanstrengung des Käfers.

Je kleiner die Entfernung von Schnitt bis Blattbasis ist, desto grösser der Hohlraum im unteren Rollenende wird.

In normalen Fällen wird dieser Hohlraum ungefähr von dem Blattstreifen spitzenwärts der Blättern und ausserhalb der Evolventen in Fig. 72 gebildet. Die maximale Breite dieses Streifens stimmt überein mit der Tiefe des Raumes. Daraus folgt, dass der Hohlraum am grössten bei den spitzen Blättern der Birke uud der Hagebuche und am kleinsten bei den fast runden Blättern der Erle ist. Der Hasel ist in dieser Hinsicht intermediär.

VII.

DIE RELATION ZWISCHEN BLATTROLLTECHNIK UND DER KÖRPERKRAFT DER VERSCHIEDENEN KÄFERARTEN

Wenn man die kleinen Weibchen von *Deporaus betulae* die verhältnismässig so grossen Blätter aufrollen sieht, fragt man sich unwillkürlich, in wie weit die für den Käfer so spezifische Blattrollmethode mit dem kleinen Körper und der geringen Kraft des Tieres zusammenhängen mag. Diese Frage drängt sich noch mehr auf, wenn wir sehen, dass z.B. dem grösseren und stärkeren Weibchen von *Byctiscus populi* manchmal das Aufrollen von Blättern, die bei *Deporaus betulae* keine Schwierigkeiten bieten würden, mehr Mühe macht. Die Blattrolltechnik von *Byctiscus populi* unterscheidet sich dadurch von der des *Deporaus betulae*, dass sie viel weniger differenziert ist. Körperkraft und Blattrolltechnik könnten also miteinander übereinstimmen. Wir werden jetzt untersuchen, ob wir zu dieser Annahme berechtigt sind und ob sie für alle beobachtete Käferarten zutrifft.

Es ist mir nicht gelungen, eine Methode zu finden, die es gestattet, die Körperkraft des Käfers direkt zu messen. Darum wurde diese Kraft im Verhältnis zur Körpergrösse der Tiere gemessen, und zwar unter der Voraussetzung, dass die Körperteile der Käferarten einander ähnlich sind und die Muskelkraft von dem Durchschnitt der Muskeln abhängt. Wenn wir annehmen, dass der Muskeldurchschnitt wieder in dem Durchschnitt von z.B. den Schenkeln ausgedrückt wird, dann können wir durch die Ähnlichkeit der Körperteile auch einen Eindruck der relativen Körperkraft bekommen, und zwar dadurch, dass die Breite oder Länge des Käferkörpers quadriert oder die Breite und die Höhe (oder die Breite und die Länge) des Käfers miteinander multipliziert werden.

Wir haben hier Länge mal Breite des Käfers genommen. Die Länge ist die Körperlänge ohne den Kopf, da der Kopf wegen der je nach Käferart ziemlich verschiedenen Rüssellänge ein weniger geeigneter Körperteil ist. Die Breite wurde in Schulterhöhe bestimmt.

In Tabelle 9 werden diese durchschnittlichen Körpermasse für eine Anzahl Käferweibchen angegeben. Das Produkt dieser Masse in Spalte 5 mag also ungefähr das Kraftverhältnis der Tiere angeben. Durch Vereinfachung dieser Zahlen wird diese relative Kraft in übersichtlicher Weise in Spalte 6 wiedergegeben.

Da die Käferarten einander nicht ganz ähnlich sind (dies ergibt sich aus der Schlankheitsmass in Spalte 7, der Quotient der Zahlen in Spalte 3 und 4) würden andere Kraftverhältnisse herauskommen, wenn wir z.B. die Körperbreite oder -länge quadriert hätten. Im ersten Fall wäre *Deporaus betulae* verhältnismässig noch etwas schwächer als in Spalte 6 angegeben

TABELLE 9

Käferart	Anzahl Weibchen	Körperlänge in mm	Körperbreite in mm	Produkt 3 × 4	Kräfteverhältnis	Schlankheit des Tieres 4:3
1	2	3	4	5	6	7
Dep. betulae	30	3,30	1,43	4,72	1	0,43
Dep. tristis	17	3,83	1,89	7,24	1½	0,49
Byct. populi	30	4,06	2,32	9,42	2	0,57
Byct. betulae	8	5,00	2,77	13,85	3	0,55
Att. nitens	23	4,63	3,09	14,31	3	0,67
Apod. coryli	26	5,90	3,20	18,88	4	0,54

wird; im zweiten Fall wäre er etwas weniger schwach. Das Kräfteverhältnis in Spalte 6 gibt uns darum keinen genauen, jedoch wohl einen annehmbaren Eindruck der geringen Kraft von *Deporaus betulae*.

Damit der Käfer das Blatt rollen kann, muss die Kraft des Tieres grösser sein als der Biegungswiderstand des Blattes oder Blatteiles. Direkte Werte für den Biegungswiderstand wurden nicht bestimmt; wir haben auf S. 133 festgestellt, wovon dieser Widerstand abhängt.

a) Der Biegungswiderstand ist am grössten in den Nerven und nimmt proportional mit der dritten Potenz der Nervendicke zu. Das bedeutet unter anderem, dass bei federnervigen Blättern der Hauptnerv, der an der Stelle, wo ein Seitennerv entspringt, meistens etwas mehr als zweimal so dick ist als die Basis dieses Seitennerven, einen mehr als achtmal so grossen Widerstand gegen das Biegen bietet als dieser Seitennerv. So können nicht zu schmale federnervige Blätter leichter parallel dem Hauptnerv als quer dazu gerollt werden. Dies wird noch durch Folgendes bekräftigt. Beim Vergleich zwischen den Widerständen in dem Hauptnerv und in den Seitennerven sind wir von der Annahme ausgegangen, dass das Blatt rechtwinklig zu beiden Nervensorten aufgerollt wird. Da die Seitennerven – ungefähr genommen – einen Winkel von 50 Grad mit dem Hauptnerv bilden, werden sie unter einem Winkel von 50 Grad in die Rolle gewickelt, wenn das Blatt dem Hauptnerv parallel gewickelt wird; dies erfordert eine kleinere Kraft als angenommen worden ist. Andererseits ist beim Aufrollen des Blattes quer zum Hauptnerv die erforderte Kraft etwas grösser als angenommen wurde, da ausser dem Hauptnerv auch ein oder mehr Seitennerven unter einem Winkel von 50 Grad in die Rolle gewickelt werden müssen.

b) Beim Biegen eines Blattes muss ausser dem Widerstand der Nerven auch der der Blattspreite überwunden werden. Der Biegungswiderstand wird grösser, je mehr die Wicklungslinien an Länge zunehmen.

c) Je enger das Blatt gebogen wird, desto grösser ist der Widerstand im Blatt.

d) Das Aufrollen eines Blattes erfordert die geringste Kraft, wenn dies nach der Methode der mathematisch abwickelbaren Flächen geschieht,

d.h. nach den Wicklungslinien, die über die ganze Breite des zu rollenden Blattstreifens gerade sind. Jede andere Wicklung fordert eine grössere bis bedeutend grössere Kraft, da Verdrehungen und Knicke auftreten.

Das wichtigste Kennzeichen der Blattrolltechnik von *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* besteht darin, dass das von vornherein längs des Hauptnerven doppeltgefaltete Blatt quer zum Hauptnerv aufgerollt wird. Diese Käfer müssen also den grössten Widerstand, der von dem Hauptnerv geleistet wird, überwinden. *Apoderus coryli*, der stärkste Käfer, schwächt zwar diesen Widerstand durch Einkerbungen in dem Nerv ab, rollt aber das ganze Blatt (auch das grösste) praktisch bis zur Basis auf. Der etwas schwächere *Attelabus nitens* trifft mehr Vorsorgen, um das Blatt quer zum Hauptnerv rollen zu können. Er perforiert die ganze Blattoberfläche, insbesondere den Hauptnerv, und lässt das Blatt etwa eine halbe Stunde lang verwelken, bevor er zu rollen anfängt. Ausserdem bringt er den Schnitt in dem Blatt auf die Art und Weise an, dass die Länge des losen Blatteiles im Verhältnis zu der ganzen Blattlänge bei grossen Blättern kleiner als bei kleinen Blättern ist. Der Länge des losen Blatteiles legt er weiterhin eine Grenze von etwa 13 cm auf. Wird der Schnitt in einer noch grösseren Entfernung von der Blattspitze angebracht, was in seltenen Fällen vorkommt, dann ist der Käfer nicht imstande, den losen Blatteil ganz aufzurollen.

Das Wickeln dieser zwei Käferarten wird nicht nach der Methode der mathematisch abwickelbaren Flächen vorgenommen.

Aus diesen Daten geht hervor, dass beide Käferarten über eine grosse Kraft verfügen müssen und dass *Apoderus coryli* stärker als *Attelabus nitens* sein muss.

Byctiscus populi und *B. betulae* rollen das Blatt, bzw. die Blätter, im Prinzip parallel zu dem Hauptnerv auf, so dass dieser Nerv ungebogen in der Rolle liegt. Unter Umständen ist jedoch *Byctiscus betulae* nach dem Aufrollen des ersten Blattes oft gezwungen, hiervon mehr oder weniger abzuweichen. Die Blätter der Pappelarten, die *Byctiscus populi* für die Rollen benutzt, enthalten 3 bis 5 Seitennerven; *Byctiscus betulae* nimmt Blätter, die meistens mehr Seitennerven enthalten (s. z.B. der Haselstrauch in Tabelle 10 mit durchschnittlich 7,1 Seitennerven). *Byctiscus populi* rollt einen grossen Teil der ersten Blatthälfte nach geknickten Wicklungslinien auf; den Rest des Blattes wickelt er nach der Methode der mathematisch abwickelbaren Flächen. *Byctiscus betulae* bildet nahezu die ganze Rolle nach geknickten Wicklungslinien. *Byctiscus populi* hat mit dem Anfangen des Rollens meistens viel Mühe, da die geknickten Wicklungslinien ziemlich lang sind. Dem tritt der Käfer durch ein gründliches Perforieren entgegen. Wie *Byctiscus betulae* den Rollenanfang macht, ist mir nicht bekannt.

Aus diesen Vergleich der Blattrolltechnik geht hervor, dass *Byctiscus betulae* etwas stärker als *B. populi* sein muss. Da *B. betulae* den Hauptnerv mancher Blätter schräg in die Rolle wickeln muss, können wir hieraus

schliessen, dass er ungefähr über dieselbe Kraft wie *Attelabus nitens* verfügen muss.

Deporaus betulae kann ein Blatt nach der Art von *Byctiscus populi* nur dann aufrollen, wenn es stark verwelkt ist. Nach der Festigkeit zu urteilen tut er das überdies noch schlecht. *Deporaus betulae* benutzt für seine Rollen nur den Spitzenteil des Blattes, der durch einen Schnitt von dem Basisteil getrennt wird. Das Biegen der dicksten Nerven, die in dem basalen Blatteil liegen, wird hierdurch vermieden, während die Anzahl Nerven, die gleichzeitig gebogen werden müssen, abnimmt. Dies wird in Tabelle 10 veranschaulicht; hier ist die mittlere Anzahl Seitennerven des ganzen Blattes und die der nicht durchgeschnittenen Seitennerven im losen Blatteil je nach Pflanzenart angegeben.

TABELLE 10

Pflanzenart	*Betula*	*Alnus*	*Corylus*	*Carpinus*
Mittlere Anzahl Seitennerven des ganzen Blattes . . .	5,6	6,4	7,1	11,8
Mittlere Anzahl nicht durchgeschnittener Seitennerven des losen Blatteiles . . .	3,8	3,3	3,9	7,0

Da es einen besonderen Anfangsbogen des Schnittes gibt, sind die Wicklungslinien beim Anfangen des Rollens kurz. Das feste Rollen an dieser Stelle wird dadurch bedeutend erleichtert. Der bei dem Aufrollen des Anfangslappens empfundene Nachteil besteht darin, dass die Wicklungslinien quer zu den dort vorkommenden Nerven stehen. Dieser Nachteil ist jedoch sehr klein, da es sich hier nur um die dünnen Spitzenteile der Nerven handelt (Fig. 89). Beim Weiterwickeln längs des grossen Schnittbogens wird der Schnittwinkel der Wicklungslinien mit den Seitennerven immer günstiger. Darauf folgt beiderseits des Hauptnerven der Blattstreifen, der den grössten Widerstand gegen das Aufrollen leistet. Hier müssen die basalen Teile sämtlicher Seitennerven unter einem Winkel von etwa 50 Grad in die Rolle gebogen werden. Die diesbezüglichen Nerven sind die dünneren, da ja der Käfer nur den Spitzenteil des Blattes für die Rolle benutzt. Im Vergleich zu dem Aufrollen ganzer Blätter sind die Wicklungslinien des losgeschnittenen Blatteiles — auch von dem Streifen bei dem Hauptnerv — relativ kurz. Das Aufrollen des Restes der zweiten Blatthälfte erfordert eine immer geringere Kraft, da die Nerven in diesem Teil günstige Schnittwinkel mit den Wicklungslinien bilden und die Wicklungslinien immer kürzer werden (Fig. 89).

Deporaus betulae rollt praktisch den ganzen losen Blatteil nach der Methode der mathematisch abwickelbaren Flächen auf. Eine Ausnahme hierzu bilden die Spitzenteile der Kegelmäntel, die aus dem Blattstück zwischen der letzten Tangente am grossen Schnittbogen und dem Haupt-

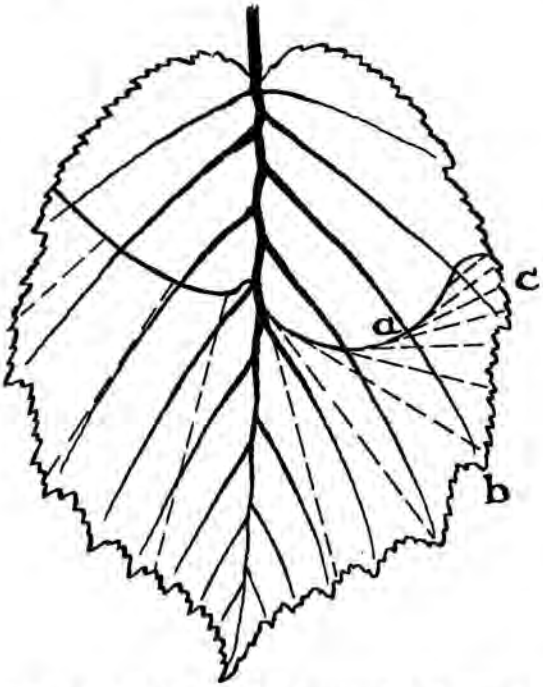


Fig. 89. Haselblatt, in dem schematisch dargestellt wird, unter welchem Winkel das Weibchen von *Deporaus betulae* die Seitennerven oder Teile davon in die Rolle wickelt.

nerv angefertigt werden. Die Verdrehung in diesen Spitzenteilen ist jedoch so geringfügig, dass sie vernachlässigt werden kann.

Aus diesen Daten geht hervor, dass *Deporaus betulae* die Kraft von *Byctiscus populi* nicht zu besitzen braucht.

Es bleibt uns noch übrig, die relative Kraft von *Deporaus tristis* von seiner Blattrolltechnik abzuleiten. Dies lässt sich nicht leicht verwirklichen, denn dieser Käfer benutzt im Gegensatz zu den anderen Käferarten für seine Rollen nur handnervige Blätter. *Deporaus tristis* schneidet einen Teil des Blattes ab, so dass er die überaus harten basalen Teile der fünf Nerven nicht zu biegen braucht. Hinzu kommt noch, dass bei grösseren Blättern der Schnitt in grösserer Entfernung von der Blattbasis als bei kleineren Blättern angebracht wird. Die fünf Nerven der Ahornblätter besitzen eine derartige Dicke, dass sie sich in dieser Hinsicht besser mit dem Hauptnerv als mit den Seitennerven der federnervigen Blätter vergleichen lassen. Bei kleineren Blättern sind jedoch die Nerven wohl so dünn, dass sie ohne zu grosse Schwierigkeiten in die Rolle gewickelt werden können. Die dicken Nerven in den grösseren Blättern verursachen, dass die Rolle bei dem Schnitt hapert. Beim Weiterrollen ändert die Richtung ihrer Achse sich, bis der Schnittwinkel so klein wird, dass der Nerv sich in die Rolle wickeln lässt. Durch dieses Beidrehen entstehen Verdrehungen in der Rolle. Aus direkten Beobachtungen geht hervor,

dass es den Käfer oft eine grosse Anstrengung kostet, die dickeren Nerven in die Rolle zu wickeln.

Der Käfer rollt das Blatt, aus den vierten und fünften Blattlappen nach der Methode der abwickelbaren Flächen.

Mit Hilfe dieser Daten würde ich die Kraft von *Deporaus tristis* schätzungsweise der von *Byctiscus populi* gleichstellen. Dies stimmt nicht ganz mit den Daten in Tabelle 9 überein. Meiner Ansicht nach liegt die Erklärung hierfür darin, dass *Deporaus tristis* viel öfter die höchste Kraft zum Aufrollen anwenden muss, oder mit anderen Worten, dass ihm das Aufrollen des Blattes mehr Mühe als den andere Käferarten macht. Dies geht u.a. daraus hervor, dass *Deporaus tristis* für das Anfertigen der Rollen bei gleicher Temperatur im Durchschnitt etwa zweimal so viel Zeit als *Deporaus betulae* und etwa anderthalb bis zweimal so viel Zeit als *Byctiscus populi* benötigt.

Die obigen Betrachtungen weisen darauf hin, dass Körperkraft und Blattrolltechnik bei den untersuchten Käferarten offenbar aneinander angepasst sind. Nur für *Deporaus tristis* ist diese Relation scheinbar etwas weniger deutlich.

Alle untersuchten Käferarten benutzen junge Blätter für die Rollen. Der Grund hierfür kann sein, dass junge Blätter ein geeigneteres Futter für die Larven bieten. Es ist jedoch auch möglich, dass der Grund hierfür darin gesucht werden muss, dass junge Blätter leichter gebogen und aufgerollt werden können, da die Nerven hier noch nicht oder nur wenig verholzt sind.

Schliesslich können wir uns noch fragen, ob eine so weit durchgeführte Spezialisierung der Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* ausschliesslich mit der geringen Körpergrösse des Tieres in Verbindung gebracht werden muss. Dem Anschein nach ist dies nicht unmöglich, denn kleine Käfer haben kleine Larven, und diese benötigen eine kleinere Menge Futter für ihre Entwicklung als die Larven grösserer Käfer. Man soll aber bedenken, dass *Deporaus betulae* unter den untersuchten Käferarten derjenige ist, der die grösste Anzahl Eier in einer Rolle unterbringt, die aus einem einzigen Blatt angefertigt ist. *Byctiscus betulae* kann auch bis zu sechs Eiern in eine einzige Rolle legen (Tabelle 11); dieser Käfer benutzt aber

TABELLE 11

Anzahl Eier pro Rolle und je nach Käferart.

Käferart	Anzahl Eier pro Rolle
Deporaus betulae . . .	1 bis 6
Deporaus tristis	1 bis 4
Byctiscus populi	1 bis 3
Byctiscus betulae . . .	1 bis 6
Attelabus nitens	1
Apoderus coryli	1 oder 2

für die Rollen mehr als ein Blatt. Die nächste Frage ist darum, ob die Spezialisierung in der Blattrolltechnik gleichzeitig mit der verhältnismässig grossen Eierzahl zusammenhängen könnte, die eine Rolle von *Deporaus betulae* enthält.

Dieser Tabelle müssen wir folgendes hinzufügen. Auch wenn ich hierüber keine genauen Daten gesammelt habe, glaube ich mit genügender Sicherheit annehmen zu dürfen, dass bei allen untersuchten Käferarten, die eine variabele Anzahl Eier in die Rollen legen, wie *Deporaus betulae*, diese Anzahl mit der Rollengrösse zunimmt. Nur für *Byctiscus populi* wurde dies statistisch festgestellt.

Wir lassen nun sozusagen *Deporaus betulae* eine Rolle nach der Art und Weise von *Byctiscus populi* anfertigen und untersuchen dann, wieviel Eier das Tier in einer solchen Rolle unterbringen kann.

Wenn wir den Biegungswiderstand eines Blattes nur von der Länge der Wicklungslinien ableiten, kann *Byctiscus populi* ein zweimal so grosses Blatt wie *Deporaus betulae* rollen; denn er ist auch zweimal so „stark". Dieser Vergleich trifft jedoch nicht zu, da der grösste Widerstand von den Nerven geleistet wird. Besser ist es darum, den Biegungswiderstand des Blattes dem der Nerven gleichzustellen. Dieser letzte ist der dritten Potenz der Nervendicke proportional.

Eine Schwierigkeit ist jedoch, dass die Nervendicke nicht mit der Blattlänge proportional zunimmt, sondern dass grosse Blätter relativ dünnere Nerven besitzen als kleine Blätter. Da wir für unsere Betrachtung die Blattgrösse mit der dazu gehörenden Nervendicke brauchen, wurden Nervendicke und Blattgrösse einer Anzahl Blätter derselben Pflanze gemessen. Anstatt der Dicke der Seitennerven wurde die des basalen Teiles des Hauptnerven gemessen. Dies ist erlaubt, da die Dicken dieser zwei Nervensorten einander proportional sind.

Wir lassen weiter *Byctiscus populi* Birkenblätter anstatt Pappelblätter wickeln und können so eine weitere Vereinfachung anwenden.

Wenn wir nun *Deporaus betulae* ein Birkenblatt mit einer Länge von 47 mm wickeln lassen, wie gross ist dann das Blatt, das *Byctiscus populi* mit derselben Anstrengung aufrollt? Ein Blatt, das 47 mm lang ist, besitzt einen Hauptnerv mit eine Dicke an der Basis von 0,70 mm. Die Kraft, die *Deporaus betulae* anwenden muss, um das Blatt zu biegen, können wir mit der Zahl $0{,}70^3 = 0{,}343$ ausdrücken. *Byctiscus populi* verfügt über eine zweimal so grosse Kraft, die durch die Zahl 0,686 ausgedrückt wird. Die Basisdicke des Nerven, der mit dieser Kraft umgebogen wird, ist dann $\sqrt[3]{0{,}686} = 0{,}88$ mm. Die hierzu gehörende Blattlänge kommt dann auf ungefähr 65 mm. *Byctiscus populi* rollt also ein 65 mm langes Blatt mit „derselben Anstrengung" als *Deporaus betulae* ein 47 mm langes Blatt.

Wir nehmen weiterhin an, dass beide Käferarten die Blätter gleich fest aufrollen, und zwar mit der Festigkeit, die *Deporaus betulae* normalerweise für die erste Blatthälfte ihrer Rollen anwendet (Fig. 80a und b).

Das kleine Blatt enthält dann ein Futterpaket von 330 qmm und das grosse einen Futtervorrat von 785 qmm.

Anschliessend werden wir berechnen, für wieviel Larven diese Futterpakete ausreichen. Hierzu nehmen wir an, dass die Larven für ihre Entwicklung eine dem Körperinhalt der Tiere proportionale Futtermenge brauchen. Der Körperinhalt der Larven kann als dem Körperinhalt der Imagines proportional angenommen werden; dieser letzte Körperinhalt kann durch das Produkt Länge × Breite × Höhe ausgedrückt werden. Für die Bestimmung der Höhe der Imagines standen mir leider die Käfer von Tabelle 9 nicht mehr zur Verfügung. Aus diesem Grunde habe ich für die Höhe die Breite genommen. Dies ist zulässig, denn bei einigen anderen Tieren hat sich gezeigt, dass die Höhe und die Breite bei *Byctiscus populi* und *Deporaus betulae* einander proportional sind. Der auf diese Weise für *Deporaus betulae* und *Byctiscus populi* gefundene Körperinhalt verhält sich wie 1:3,2.

Wenn *Byctiscus populi* in dem 65 mm langen Blatt a Larven grossziehen kann und darum auch a Eier in die Rolle legt, dann kann *Deporaus betulae* in das 47 mm lange Blatt $3{,}2 \times \frac{330}{785}$ a = 1,34 a Eier legen. Dies stimmt aber nicht mit der Wirklichkeit überein. *Byctiscus populi* legt durchschnittlich etwa 1,8 Eier in ein Blatt von 65 mm Länge. Gemäss vorstehender Berechnung müsste *Deporaus betulae* 2,41 Eier in die Rolle des 47 mm langen Blattes unterbringen. Dieses Resultat prüfen wir nun an den Ergebnissen der Blätter in Fig. 64b und c nach, die je 43 und 45 mm lang sind. Da das Blatt in Fig. 64a schon die konische Wicklung von *Deporaus betulae* aufweist, lassen wir es ausser Betrachtung.

Auf S. 171 haben wir gefunden, dass 10000 qmm Blatt – d.h. des ganzen losen Blatteiles – 28,1 Eier enthalten. Für Blatt 64b, das 900 qmm gross ist, wäre, wenn derselbe Blattflächeninhalt gemäss der normalen Wicklungsmethode von *Deporaus betulae* aufgerollt wäre, die Anzahl Eier $\frac{900}{10000} \times 28{,}1 = 2{,}53$. Für Blatt 64c wäre diese Zahl $\frac{980}{10000} \times 28{,}1 = 2{,}75$. Die Birkenblätter enthalten durchschnittlich ein Futterpaket, das 34 % der totalen Grösse des losen Blatteiles beträgt. Bei den Blättern 64b und c ist dies jedoch 15 bzw. 12 %. Diese Blätter könnten, wo sie jetzt gemäss der Methode von *Byctiscus populi* gewickelt sind, nur $\frac{15}{34} \times 2{,}53 = 1{,}12$, bzw. $\frac{12}{34} \times 2{,}75 = 0{,}96$ Eier enthalten. Diese Anzahl ist viel kleiner als die soeben berechnete, 2,41. Der Grund hierfür ist die verhältnismässig grosse Länge der Blätter 64b und c. Eine solche Länge von 43 oder 45 mm, von der Blattspitze aus längs des Hauptnerven des losen Blatteiles eines normal bearbeiteten Blattes gemessen, würde der 5-cm-Grenze der Orientierung sehr nahe gekommen sein. Es ist aus diesem Grunde begreiflich, dass die Blätter 64b und c mit einer ungünstigen Festigkeit aufgerollt worden sind. Ein weiteres Argument ist, dass *Deporaus betulae* nicht als fähig angesehen werden darf, den Rollenanfang der Blätter in Fig. 64 so fest aufzurollen als *Byctiscus populi*. Die Kraft von *Byctiscus populi* reicht aus, um den Blattrand so fest ineinander zu drücken, dass der Widerstand

darin praktisch ganz gebrochen wird. *Byctiscus populi* rollt den Blattanfang gemäss relativ langen und geknickten Wicklungslinien mit einer Festigkeit auf, die sogar die von *Deporaus betulae* übertrifft, wenn dieser den Anfang gemäss kurzen Wicklungslinien aufrollt.

Wir werden noch einmal die Berechnung von Blättern ausführen, deren Länge der längsten Wicklungslinie gleich ist, die durchschnittlich in dem von *Deporaus betulae* zu rollenden losen Blatteil vorkommt. Zu diesem Zweck nehmen wir den Mittelwert der Entfernungen zwischen der Stelle, wo der Schnitt in den Hauptnerv kommt, und der Blattspitze für alle Blattsorten und -grössen in Fig. 48. Diese Entfernung ist 32 mm. Das Blatt, das wir nun *Deporaus betulae* auf die Weise von *Byctiscus populi* aufrollen lassen, ist also 32 mm lang. Dem entspricht eine Nervendicke von 0,60 mm. Die Kraft von *Deporaus betulae* wird dann durch $0{,}60^3 = 0{,}216$ ausgedrückt, die von *Byctiscus populi* durch $2 \times 0{,}216 = 0{,}432$. Die zur Kraft von *Byctiscus populi* gehörende Nervendicke ist dann $\sqrt[3]{0{,}432} = 0{,}76$, was einer Blattlänge von etwa 53 mm entspricht. Mit derselben Wickelfestigkeit wie in Fig. 81 erhält das Futterpaket für die Larven von *Deporaus betulae* eine Grösse von 121 qmm und von *Byctiscus populi* 393 qmm. In die Rolle des kleinen Blattes kann nun *Deporaus betulae* $\frac{3{,}2 \times 121}{393} = 0{,}96$ Mal so viel Eier legen als *Byctiscus populi* in die Rolle des grossen Blattes. Nach Wahrscheinlichkeit ist diese Verhältniszahl noch etwas kleiner, denn wie schon eher gesagt wurde, kann *Deporaus betulae* den Rollenanfang nicht so fest wie *Byctiscus populi* aufrollen.

Dieses Ergebnis können wir an der Wirklichkeit prüfen. Auf S. 171 sahen wir, dass je 10000 qmm Oberfläche des losen Blatteiles 28,1 Eier in die Rolle gelegt werden. Diese Anzahl Eier entspricht $10000 \times 0{,}34 = 3400$ qmm des Futterpaketes. In ein Futterpaket von 121 qmm könnten dann $\frac{121}{3400} \times 28{,}1 = 1{,}0$ Eier gelegt werden. In das entsprechende Blatt von 53 mm Länge legt *Byctiscus populi* jedoch in Wirklichkeit durchschnittlich etwa 1,7 Eier.

Das bedeutet, dass bei gleichbleibendem Nutzeffekt für die Fortpflanzung, der durch die Eierzahl pro Rolle ausgedrückt wird, *Deporaus betulae* kleiner als *Byctiscus populi* werden konnte, wenn die Technik der Bearbeitung der Blätter beim Käfer gleichzeitig verbessert wurde.

Zusammenfassend können wir sagen, dass bei *Deporaus betulae* die spezialisierte Bearbeitung des Blattes den kleinen Körperdimensionen des Tieres und der grossen Eierzahl entspricht, die durchschnittlich in einer Rolle untergebracht werden können.

Deporaus tristis, der mit seiner Körpergrösse zwischen *Deporaus betulae* and *Byctiscus populi* steht, kann mehr Eier in einer Rolle unterbringen als *Byctiscus populi*, denn er wendet eine konische Wicklungsweise an; uusserdem haben die Blätter, die er aufrollt, eine relativ grosse Breite. Die Tatsache, dass er weniger Eier in die Rolle legt als *Deporaus betulae*, lässt sich wahrscheinlich dadurch erklären, dass er keine Eiertaschen anfertigt (S. 156).

Byctiscus betulae hat den nützlichen Effekt für die Fortpflanzung dadurch erhöht, dass die Rolle aus mehr als einem einzigen Blatt hergestellt wird. Würde er die Rolle aus einem Blatt anfertigen, dann könnte es geschehen, dass die Rolle zu klein wird, um darin eine Larve grosszuziehen. Wenn die Rolle aus mehr Blättern hergestellt wird, kann der Käfer auch kleine Blätter für die Rollen benutzen.

Unter den untersuchten Rhynchitinen hat *Byctiscus populi* die am wenigsten entwickelte Blattrolltechnik. Daher nehme ich an dass die ursprünglichen, blattrollenden Rhynchitini hinsichtlich der Körpergrösse *Byctiscus populi* am ähnlichsten gewesen sein. Ihre Nachkommen haben sich einerseits zu kleineren Tieren entwickelt – *Deporaus tristis* und *Deporaus betulae* –, andererseits zu grösseren – *Byctiscus betulae*. Mit dieser Entwicklung in zwei Richtungen ging eine wirksamere Fortpflanzungsmethode zusammen.

Die Mandibel- und Tarsenklauenform, die Rolltechnik und der Rollenbau von *Apoderus coryli* und *Attelabus nitens* weichen so stark von denen der blattrollenden Rhynchitini ab, dass es unwahrscheinlich ist, dass die Attelabini aus derselben blätterverarbeitenden Form wie die Rhynchitini entstanden sind (vergleiche auch PRELL, 1924, S. 170).

VIII.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Ethologie und die Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* wurden untersucht und mit denen von *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi*, *Byctiscus betulae*, *Attelabus nitens* uns *Apoderus coryli* verglichen.

Die sukzessiven Handlungen, mit denen das Weibchen von *Deporaus betulae* die Blattrollen anfertigt sind: 1. das Durchlaufen von Orientierungsgängen auf dem Blatt; 2. das Anfertigen eines Schnittes im Blatt; 3. das Perforieren des für die Rolle bestimmten Blatteiles, distalwärts vom Schnitt; 4. das Aufrollen dieses Blatteiles; 5. das Anfertigen von Eitaschen im Blattgewebe und das Legen der Eier in dieselben; 6. das definitive Aufrollen des Blattes; 7. das Verschliessen der Rolle; 8. das Zudrücken der Rollenunterseite und 9. das Abschneiden der Rolle.

Die Blattrolltechnik von *Deporaus betulae* entspricht der geringen Körpergrösse des Tieres und der relativ grossen Eierzahl, die durchschnittlich in einer Rolle untergebracht wird. Dies findet in folgender Weise Ausdruck:

Die angewandten konischen Wicklungen verschaffen ein grösseres Futterpaket für die Larven als die zylindrischen. *Deporaus betulae* wickelt seiner beschränkten Körperkraft entsprechend das Blatt ausschliesslich nach der Methode der mathematisch abwickelbaren Flächen. Aus demselben Grund benutzt das Tier für die Rolle nur den Spitzenteil des Blattes, das es mittels eines besonders gebildeten Schnittes vom Blatt abschneidet.

Dieser Schnitt hat einen kleinen Anfangsbogen, der mit seiner konvexen Seite der Blattbasis zugekehrt liegt. Dieser kleine Bogen hat die Funktion das feste Wickeln des Rollenanfangs zu ermöglichen.

Bis zum Hauptnerv verläuft der Schnitt anschliessend in der Form eines Bogens, dessen konkave Seite der Blattbasis zugekehrt liegt. Dieser Bogen schneidet den Hauptnerv unter einem durchschnittlich konstanten Winkel. Seine Form ist die eines Kreisbogens, was für die Grösse des Futterpaketes für die Larven von Vorteil ist.

Der Käfer lässt die Wicklungslinien diesen kreisförmigen Schnittbogen tangieren, was ebenfalls für das Futterpaket von Bedeutung ist.

Der Schnitteil der zweiten Blatthälfte ist schwach gebogen und kommt der Evolvente von Prell (1925) sehr nahe; das Futterpaket wird hierdurch aufs neue begünstigt.

Der Hauptnerv wird beim Anfertigen des Schnittes nicht durchgebissen, sondern gekerbt, sonst würde der lose Blatteil auf den Boden fallen, wo er nicht aufgerollt werden kann. Die Hauptnervkerbe ist auf eine besondere Art und Weise verlängert, so dass der lose Blatteil beim Gerolltwerden nicht von dem festen Blatteil abreissen kann.

Der Schnitt wird innerhalb einer derartigen Entfernung von der Blattspitze angebracht, dass die Kraft des Käfers ausreicht, den losen Blatteil aufzurollen. Die Entfernung von Schnitt bis Blattspitze hängt von Blattform und -grösse ab. Die Schnittform hängt ebenfalls hiervon ab.

Die Entfernung von Schnitt bis Blattspitze und die Schnittform sind derartig, dass der Käfer durchschnittlich fast das maximale Futterpaket „baut", das er mit seiner Rolltechnik erreichen kann.

Die Schnittform und -lage werden mit Hilfe eines Orientierungsganges bestimmt, den das Tier auf dem Blatt ausführt. Bei dieser Orientierung erhält das Weibchen Information über den Flächeninhalt, der durch die Orientierungskurve begrenzt wird. Je grösser dieser Flächeninhalt, desto grösser ist auch der abgeschnittene Blatteil und desto mehr Eier legt das Weibchen in die Rolle. Die Anzahl abzulegenden Eier, kann das Tier noch während des Aufrollens des losen Blatteiles korrigieren.

Der Flächeninhalt des Blatteiles innerhalb der Orientierungskurve wird nicht absolut, sondern im Verhältnis zu dem Flächeninhalt der im Durchschnitt verfügbaren Blätter bestimmt.

Die höchste Eierzahl, die *Deporaus betulae* in einer Rolle unterbringt, ist sechs. Diese grosse Anzahl wird dadurch möglich, dass das Weibchen für jedes Ei eine Tasche in dem aufgerollten Blatt anfertigt. Die Taschen können nur an der physiologischen Blattunterseite angebracht werden. Dies erfordert weiterhin, dass der Käfer die Blattunterseite nach innen aufrollt, was ausserdem den Vorteil hat, dass das Rollen reibungslos stattfindet.

Um das Futterpaket für die Larven zu vergrössern, wird die Rolle an der Unterseite zugedrückt. Wenn dies Schwierigkeiten gibt, weil das Blatt zu viel Widerstand leistet, schneidet der Käfer die Rolle ab, so dass sie auf den Boden fällt. Durch den Regen wird die Rollenunterseite immer noch zugedrückt. Ein Nachteil des auf dem Boden Liegens ist jedoch, dass die Rolle verfaulen und schimmeln kann. Da die Larven nicht von verfaulendem oder verschimmeltem Blattgewebe fressen, kann das Futterpaket hierdurch herabgesetzt werden.

Die Larven fressen auch nicht von trockenem Blatt. Für ihre Entwicklung benötigen sie feuchte Blätter.

Nach dem Aufrollen wird die Rolle verschlossen. Auch dies ist notwendig, um das Futterpaket für die Larven so gross wie möglich zu machen.

Da die erste Blatthälfte enger gewickelt werden muss als die zweite, ist ihr Widerstand grösser. Ausserdem leistet der Blattstreifen beiderseits des Hauptnerven einen relativ grossen Widerstand gegen das Rollen. Dementsprechend wird nur die erste Blatthälfte und ein Blattstreifen in der zweiten Blatthälfte längs des Hauptnerven vom Tier perforiert.

Die erwachsene Larve kriecht aus der Rolle und gräbt sich in den Boden ein. Es wird beschrieben, wie sie es tut und auch, wie sie am Ende des

Ganges eine kugelförmige Höhle anfertigt, die bis zum nächsten Frühjahr intakt bleibt. Die Verpuppung findet in dieser Höhle statt. Die Imago gräbt sich im Frühjahr aus dem Boden mit Hilfe besonderer Zähne an dem Aussenrand der Mandibeln. Diese Aussenzähne bricht das Tier, kurz nachdem es aus der Erde gekommen ist, ab. Wahrscheinlich besitzen alle Rhynchitini diese Graborgane.

Das Kämpfen geschieht mit allen sechs Beinen bei dem Männchen von *Deporaus tristis* und *Rhynchites sericeus*, während es bei *Deporaus betulae* mit den Hinterbeinen geschieht; diese Hinterbeine haben hierzu dicke Schenkel und starke Beugemuskeln. Bei den Männchen von *Byctiscus populi* geschieht das Kämpfen mit den Vorderbeinen. Beide Differenzierungen haben die Taktik, den Rücken des Gegners ventral durchzubiegen.

SUMMARY.

The life cycle and leaf-rolling technique of *Deporaus betulae* is studied and compared with that of *Deporaus tristis*, *Byctiscus populi*, *Byctiscus betulae*, *Attelabus nitens* and *Apoderus coryli*.

The successive actions by which the female of *Deporaus betulae* constructs a leaf roll are: 1. the walk along orientating curves on the leaf; 2. the making of a cut in the leaf; 3. the perforation of the part of the leaf topwards of the cut; 4. the wrapping up of that part of the leaf; 5. the making of bags for eggs in the leaf tissue; 6. the definitive wrapping up of the leaf; 7. the fastening of the roll; 8. the closing of the bottom end of the roll and 9. the cutting off of the roll.

The leaf-rolling technique of *Deporaus betulae* is connected with the small size of the insect and the relatively large number of eggs fitted into the average roll. This connection is achieved as follows:

The conical wrapping used makes available a greater food supply for the larvae than the cylindrical.

Due to its limited strength *Deporaus betulae* wraps up the leaf almost exactly according to the method of the mathematically developable surfaces. For the same reason it uses for the roll only the top portion of the leaf which it cuts off by means of a specially formed cut.

This cut begins in a small arc convex towards the leaf stem. This arc is necessary to make possible the fine wrapping at the beginning of the roll. The cut is continued to the main nerve tracing out an arc concave towards the leaf stem. This arc cuts the main nerve in an average constant angle. The arc is circular, which is advantageous as regards the amount of food supply for the larvae.

The beetle makes the wrapping lines touch the circular arc cut which is also important for the food supply.

The cut in the other half of the leaf is weakly curved and follows closely the evolvent of PRELL (1925), through which again the food supply is enhanced.

In making the cut only the main nerve is not bitten through, but notched, since otherwise the loose piece of leaf would fall to the ground and could not be rolled up. The main nerve notch is lengthened in a special way by which the loose piece of leaf is not teared off from the remainder during the rolling.

The cut is made at such distance from the tip of the leaf that the strength of the beetle is sufficient to roll up the loose piece of leaf. The distance of the cut from the leaf's tip is dependent upon the size and form of the leaf. The form of the cut also depends on this.

The distance between the cut and the leaf's tip and the form of the incision are such that the beetle can „construct" almost the maximum size food packet which can be realized by its rolling technique.

The setting-out and form of the cut are determined with the help of an orientating curve which the animal follows over the leaf.

In the inspection the female gets an impression of the size of the area of leaf bounded by the orientation curve. The greater this area, the greater also is the piece of leaf cut off and the more eggs are laid in the roll by the female. The insect can still control during the rolling-up of the loose piece of leaf, the number of eggs to be laid.

The area of leaf within the orientation curve is not absolutely determined, but in relation to the sizes of the available leaves.

The maximum number of eggs that *Deporaus betulae* puts in one roll is six. This large number is possible because the female makes a little bag for each egg in the rolled-up leaf. These bags can only be placed in the physiological underside of the leaf. This further demands that the beetle rolls the underside of the leaf inwards. Moreover this has the advantage that the rolling can take place without difficulty. This difficulty may well occur in rolling the top side of the leaf inwards.

To increase the food packet for the larvae the beetle closes the roll at the bottom end. Whenever this closing is difficult due to the resistance of the leaf then the beetle cuts the roll of when the work on the leaf is finished so that the roll falls to the ground. The bottom side of the roll is then closed with the rain.

A disadvantage with laying on the ground is however that the roll can rot and go mouldy. Since the larvae cannot eat rotting or mouldy leaf the food supply can thus be reduced.

The larvae also cannot eat dry leaf. For their developement they must have moist leaf.

After rolling, the tube is fastened together. This also is necessary to make the food supply as big as possible for the larvae.

Because the first half of the leaf must be rolled more finely than the rest, this first half presents more resistance. Moreover the strip on either side of the main nerve offers relatively great resistance to rolling. So the first half of the leaf and a strip in the second half along the main nerve only are perforated by the female.

The grown larvae creep out of the roll and bury themselves in the ground. A description is given on how they do this and also how at the end of the digging they form a bullet shaped hole which remains intact until the following spring. The pupation takes place in the hole. The imago digs itself out of the ground in spring by means of special scoops on the outer edge of its mandibles.

The insect breaks off these scoops shortly after coming out of the ground. Probably all the Rhynchitini possess these excavation organs.

The fighting of the males of *Deporaus tristis* and *Rhynchites sericeus* using all six legs has developed in *Deporaus betulae* to fighting with the hind legs which for that purpose thickened out and developed strong muscles. A developement in another direction is the fighting with the fore legs of the males of *Byctiscus populi*. Both variations use the tactic of bending the back of the opponent ventrally.

LITERATUR.

BUCK, H., Untersuchungen und Beobachtungen über den Lebensablauf und das Verhalten des Trichterwicklers *Deporaus betulae* L. Zool. Jahrbücher, 63, 153–236 (1952).

DAANJE, A., Die Blattrolltechnik von *Apoderus coryli* L. und *Attelabus nitens* Scop. Behaviour **XI**, 85–155 (1957).

DEBEY, M., Der Trichterwickler *Rhynchites betulae* Gyll. mit einer mathematischer Zugabe von E. HEIS. Bonn (1846).

EVERTS, E., Coleoptera neerlandica. Band II. 's-Gravenhage (1903).

FABRE, J. H., Souvenirs entomologiques. Band **VII**, 132–193. Paris (1903).

LENGERKEN, H. VON, Die Blattschnittmethode des Ahornblattrollers (*Deporaus tristis* F.). Biol. Zentralblatt, 49, 469–490 (1929).

———, Ergebnisse der Insektenbiologie. Band I: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte des Käfers. 73–123. Leipzig (1939).

MARCU, O., Über die Verbreitung und Blattschnittmethode von *Deporaus tristis* F. in der Bukowina und Moldau. Zool. Anzeiger, 101, 135–137 (1933).

OKSENOV, B. A., Comportement de *Deporaus betulae* L. dans des conditions experimentales. Bull. Acad. Sci. U.R.R.S., Sér. biol. Leningrad (1946).

PRELL, H., Die biologischen Gruppen der deutschen Rhynchitiden. Zool. Anzeiger, 61, 153–170 (1924).

———, Der Trichterwickel des Birkenblattrollers. Die Naturwissenschaften, 13, 652–656 (1925).

REITTER, E., Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Band V. Stuttgart (1916).

ROSSKOTHEN, P., Der Brutfürsorgeinstinkt des Trichterwicklers (*Deporaus betulae* L.). Entomol. Blätter, 41–44, 66–76 (1945–1948).

SCHEIDTER, F., Über einen bisher wenig beobachteten Blattroller *Rhynchites* (*Deporaus*) *tristis* Fabr. Zeitschr. f. angewandte Entomologie. **IX**, 390–394 (1923).

SCOTT, H., Note on the use of the hind legs as weapons by the males of *Deporaus betulae* L. Entomol. Monthly Mag., 67 (1931).

STELLWAAG, F., Der Flugapparat der Lamellicornier. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie, 108, 359–429 (1914).

VOSS, E., *Deporaus tristis* F., ein Blattwickler. Deutsche Entomol. Zeitschr., 7, 335–337 (1923).

WASMANN, E., Der Trichterwickler. Münster (1884).

———, Zum Kunsttrieb des Trichterwicklers. Zeitschr. f. wissenschaftliche Insektenbiologie, 21, 263–267 (1926).

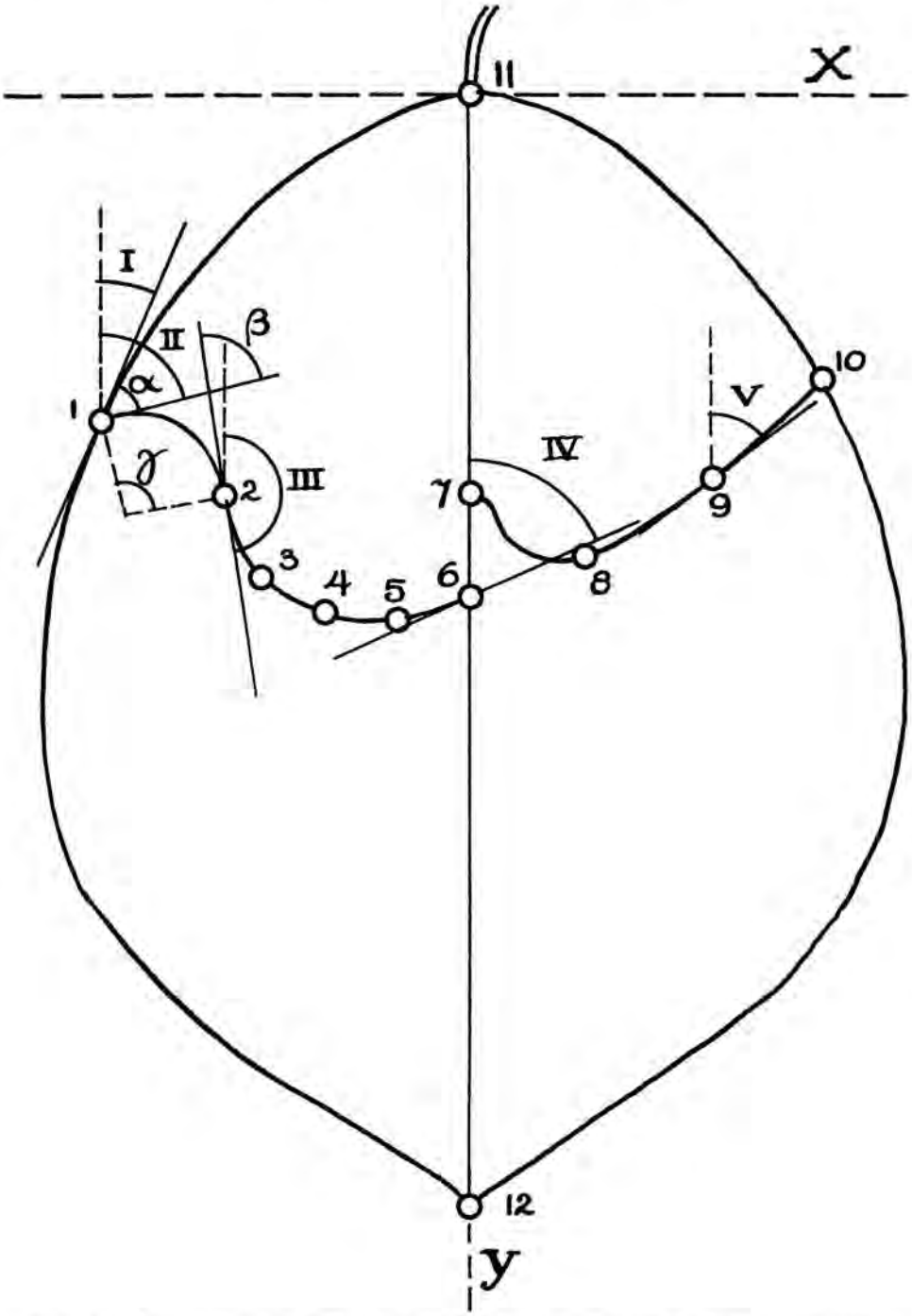


Fig. 47. Übersicht der Punkte und Winkel, die in Koordinaten bzw. in zentesimalen Graden an einer Anzahl Blätter gemessen wurden, um hieraus den mittleren Schnitt für verschiedene Blattformen und -grössen festzustellen.