

Mainzer naturwiss. Archiv	46	S. 195-210	9 Abb., 3 Tab.	Mainz 2008
---------------------------	----	------------	----------------	------------

Geschlechtsspezifisches Fortpflanzungsverhalten des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*)

MARKUS RINK & ULRICH SINSCH

Kurzfassung

Radiotelemetrie, Fang-Markierung-Wiederfang und Brutstättenmonitoring erwiesen sich bei einer Hirschkäfer-Population im Moseltal bei Alf und Bullay als geeignete Methoden, das Fortpflanzungsverhalten dieser Großkäfer zu studieren. Der Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines war geschlechtsspezifisch unterschiedlich und wurde von Klimafaktoren signifikant beeinflusst. Die Männchen entfernten sich wesentlich weiter von ihrer Herkunftsbrutstätte als die Weibchen. Für die Geschlechterfindung kam der Brutstätte eine zentrale Rolle zu. Die Paarung erfolgte entweder in unmittelbarer Nähe der Geburtsbrutstätte des Weibchens oder nach einem Schwärmflug meist in der Nähe von anderen Bruthabitaten. Im Gegensatz zur bisher gängigen Vermutung pflanzten sich die Weibchen dieser Population nur einmal in ihrem Imaginalleben fort.

Abstract

Sex-related mating behaviour of the stag-beetle (*Lucanus cervus*)

Radio-telemetric monitoring, mark and recapture and nest site monitoring were well-suited methods to study the reproductive biology of a stag beetle population in the Moselle valley near Alf and Bullay. The timing of emergence of the stag beetle imagines differed between the sexes and was influenced significantly by climate factors. Males dispersed considerably larger distances from their natal nest sites than females. The natal nest site of females was the most important meeting place with males for reproduction. Mating occurred either at this site or following a swarm flight mostly close to another nest site. In contrast to the common assumptions females of this populations reproduced only once in their life.

1. Einleitung

Die Lebenszyklusstrategie des Hirschkäfers *Lucanus cervus* fällt unter die Kategorie der überlappenden Semelparität (BEGON et al. 1996). Einer mehrjährigen Larvalentwicklung folgt ein kurzes Imaginalstadium, das fast ausschließlich der Fortpflanzung dient. Überlappende Semelparität zeigen auch Libellenarten wie z. B. die Torfmosaikjungfer (*Aeshna juncea*), die eine fast zweijährige Entwicklungszeit mit der Imaginalphase zwischen Juni und Oktober des Folgejahres abschließt (BELLMANN 1999). Weitere Großkäfer mit ähnlichen Lebenszyklen sind der Nashornkäfer (*Oryctes nasicornis*) und der Sägebock (*Prionus coriarius*). Bei all diesen Arten kommt der meist nur wenige Wochen dauernden Imaginalzeit eine ökologische Schlüssel-

rolle zu, da sowohl die genetische Durchmischung innerhalb der Population als auch die Gründung neuer Populationen durch dispergierende Tiere an diese Phase hoher Mobilität gebunden ist.

Die Fortpflanzungsbiologie von *Lucanus cervus* erregte bereits Mitte des letzten Jahrhunderts Aufmerksamkeit, die sich allerdings zunächst auf die imposanten Rivalenkämpfe und die Paarung selbst konzentrierte (TIPPMANN 1954). Erst in den letzten 30 Jahren rückte die geschlechtsspezifische Gesamtstrategie in den Vordergrund (TOCHTERMANN 1987, SPRECHER-UEBERSAX & DURRER 2001). Anekdotische Einzelbeobachtungen an unterschiedlichen Populationen wurden zur folgenden Verhaltenssequenz bei der Fortpflanzung verknüpft: Das Fortpflanzungsverhalten wird dadurch eingeleitet, dass das Weibchen einen

Saftfluss (Nahrungsquelle) an Eiche oder Buche aufsucht beziehungsweise ihn selbst anlegt. Zu diesen Stellen, an denen das Weibchen verharnt, fliegen mehrere Männchen aus Entfernungen von bis zu 5 km herbei (KLAUSNITZER 1995). Hierfür werden z. B. Eichen-gerbsäure für die Fernwirkung und Pheromone im Nahbereich als Lockstoffe verantwortlich gemacht (TOCHTERMANN 1992), außerdem das Ausscheiden von Kot beim Saftlecken der Weibchen (JACOBS & RENNER 1998). Zwischen den Männchen kommt es dabei zu Rivalenkämpfen (TIPPMANN 1954). Nach der Paarung sucht das Weibchen zur Eiablage geeignete Bruthabitate auf, überwiegend die eigene Geburtsstätte (TOCHTERMANN 1992). Dieser Zyklus wird bis zu drei Mal wiederholt, allerdings nehmen am zweiten Zyklus nur noch 50% und am dritten nur noch 5% der Weibchen teil (TOCHTERMANN 1992). Die Männchen warten zwischen den Zyklen an Saftbäumen und nehmen Nahrung auf (TOCHTERMANN 1992).

Es ist bislang nicht nachgewiesen, dass die beschriebene Verhaltenssequenz tatsächlich eine kausale Abfolge und für Hirschkäfer-Populationen charakteristisch ist. Speziell die beschriebene Form der Geschlechterfindung sowie die Häufigkeit der individuellen Fortpflanzungszyklen scheinen überprüfungsbedürftig. Weiterhin stellt sich die Frage, ob es alternative Reproduktionsstrategien gibt (ALCOCK 1996). Deshalb untersuchten wir das Reproduktionsverhalten an einer individuenstarken Hirschkäferpopulation im Moseltal bei Alf und Bullay (RINK & SINSCH 2006, 2007a, b). Ziele der Untersuchung sind: (1) Quantitative Erfassung des Reproduktionsverhaltens; (2) Identifikation des Mechanismus zur Geschlechterfindung; (3) Kosten-Nutzen-Analyse der geschlechtsspezifischen Reproduktionsstrategien.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt beiderseits der Mosel in den Gemarkungen der Gemeinden Bullay und Alf, Kreis Cochem-Zell im Bun-

desland Rheinland-Pfalz (RINK & SINSCH 2006, 2007a). Die Höhenzonierung reicht von 94 bis 398 m ü. NN, das Klima lässt sich als trocken-warmes Weinbauklima charakterisieren. Die Ortschaften liegen an der Mosel umgeben von Weinbergen, Gärten und Resten alter Streuobstwiesen, die in den Bergen und an Nordhängen in Traubeneichen-Hainbuchen-Wälder mit unterschiedlichen Anteilen natürlicher und anthropogen eingebrachter Baumarten übergehen.

2.2 Brutstättenmonitoring

Das Monitoring der Brutstätten (Abb. 1) erfolgte während der Aktivitätszeiten der Imagines in den Abendstunden zwischen 20:00 und 23:00 Uhr. Zur Beobachtung wurden seit 2003 im Wechsel elf Helfer eingesetzt. Dieses tägliche Monitoring fand in den Jahren 2003, 2004 und 2005 vom 20. Mai bis zum 30. Juni statt (Tab. 1). Die Beobachter registrierten alle Käferbewegungen von und zur Brutstätte mit Uhrzeit, Geschlecht und Aktivität (Flug, Laufen, Paarung) und trugen diese in ein Protokollbuch ein. Zusätzlich wurden einzelne Brutstätten mit Gerüstnetzen zeltartig bodendicht abgedeckt. Diese Netze wurden in der ersten Maiwoche ausgebracht und bis in den Juli hinein, jedoch mindestens über die Schlüpfphasen bis 10. Juni belassen. Stichprobenartig wurden alle übrigen bekannten Brutstätten auf Schlupfmerkmale und Eingrabungen (ovale Löcher) kontrolliert.

2.3 Individualmarkierungen

Im Jahr 2005 wurden die im Untersuchungsgebiet gefangenen Käfer ($n = 68$) markiert und wieder ausgesetzt. Ausgenommen waren Käfer, die für telemetrische oder andere Untersuchungen benötigt wurden. Für die Markierung wurde kommerzieller Nagellack verwendet, der bei Vorversuchen im Terrarium gut auf der Cuticula haftete. Die Tiere erhielten individuelle Muster mit verschiedenen Farben, Symbolen und Auftragungsorten, damit sie bei Wiederfinden eindeutig zu identifizieren waren.



Abb. 1: Geographische Lage der 12 Hirschkäferbrutstätten im Untersuchungsgebiet mit Angabe der Luftlinienabstände zwischen den Brutstätten.

Tabelle 1: Übersicht zur Intensität des Brutstättenmonitorings.

Brutstätte	Zu- gang	Einsatz von Beobachtern			Abdeckung mit Netz			Stichproben (Schlupf, Eingrabungen)		
		Jahr	2003	2004	2005	2003	2004	2005	2003	2004
B 1 Möhrer 1	2003	ja	ja	ja	nein	ja	ja	ja	ja	ja
B 2 Thiel	2004		ja	ja	nein	ja	ja	nein	ja	ja
B 3 Bucher	2004			nein		nein	nein		ja	ja
B 4 Bucher	2003			nein		ja	ja		ja	ja
B 5 Möhrer 2	2004			ja			ja		ja	ja
B 6 Moselperle 1	2005			ja			ja			ja
B 7 Moselperle 2	2005			ja			ja			ja
B 8 Moselperle 3	2005			ja			ja			ja
B 9 Kolping 1	2005			zeit- weise			nein			ja
B 10 Kolping 2	2005			zeit- weise						ja
B 11 Brache	2003	ja	nein	nein	nein	nein	nein	ja	ja	nein
B 12 Ulrich	2005			nein			nein			ja

2.4 Radiotelemetrie

In den Jahren 2003 bis 2005 wurden in den Monaten Mai und Juni insgesamt 23 Imagines beim Schlüpfen aus den Brutstätten gefangen und anschließend mit Sendern (Masse ca. 350 mg, Maße 12,5 mm x 6,0 mm x 2,6 mm; Antennenlänge: 100 mm; Titley Electronics, Australien) versehen. Die maximale Reichweite betrug etwa 300 m und die Batterielebensdauer lag bei ca. zwölf Tagen. Die Frequenz betrug 150-151 MHz. Die Transmitter wurden auf dem Pronotum befestigt und mit einem Sekundenkleber auf Cyanoacrylatbasis befestigt. Die Ortung der Signale erfolgte mit einem Stabo-XR-100-Scanner ergänzt durch einen Vorverstärker PA 15 (Conrad Electronics), einer Dreielement-Yagi-Antenne und einfachen Teleskop-Stabantennen (weitere Details in RINK & SINSCH 2007b).

Die Käfer wurden nach der Besenderung wieder an ihrem Fundort ausgesetzt und von diesem Zeitpunkt an im Homing-in-Verfahren drei Mal am Tag aufgesucht. Dabei wurde nach Möglichkeit Sichtkontakt aufgenommen. Die Aufenthaltsorte wurden mittels GPS (Gerät Garmin Geko 101) oder einer Karte mit sehr kleinem Maßstab erfasst und mit einem ArcView-Programm weiter bearbeitet. Die telemetrierten Tiere lieferten Informationen über die Brutstättenfindung, den Austausch zwischen den Brutstätten und die Paarfindung.

2.5 Klimadaten

Im Untersuchungsgebiet, Gemeinde Bullay, befindet sich eine Wetterstation Typ ELV, WS 2500, Höhenlage 180 m ü. NN, die tägliche Daten über Temperatur (Min/Max, Mittel), Luftfeuchte (Min/Max; Mittel) und Luftdruck liefert. Die Anlage ist in Form einer Wetterhütte errichtet und misst nach internationaler Norm in einer Höhe von zwei Metern über dem Erdboden im Schatten.

2.6 Statistische Analysen

Da die Daten in der Regel nicht normal verteilt waren, wurden die Verteilungen durch ihre Mediane charakterisiert. Vergleiche der Mediane erfolgten mittels des MANN-WHITNEY u-

Tests bei zwei Gruppen und mittels des KRUSKAL-WALLIS Tests bei multiplen Gruppen. Zur Analyse des Klimaeinflusses auf das Schlüpfverhalten wurde eine Diskriminanzanalyse und eine multiple Regressions- und Korrelationsanalyse durchgeführt. Der Klimadatensatz für beide Analysen bestand aus neun Variablen mit 162 Beobachtungen: (1-3) Lufttemperatur im Schatten: Tagesdurchschnitt, tägliches Minimum und Maximum; (4-6) relative Luftfeuchtigkeit: Tagesdurchschnitt, tägliches Minimum und Maximum; (7-9) Luftdruck: Tagesdurchschnitt, tägliches Minimum und Maximum. Diese Daten wurden mit den Schlüpfereignissen (kategorische Variable ja/nein; Diskriminanzanalyse) und mit der Schlüpfintensität (kontinuierliche Variable; Anzahl der an diesem Tag geschlüpfen Imagines; multiple Regressionsanalyse) in Beziehung gesetzt, um statistisch signifikante Vorhersagemodelle zu entwickeln. Gewählt wurde der Variablensatz, der die meiste Varianz (maximales R^2) der abhängigen Variablen erklärte. Bei den Analysen wurden sowohl die Klimadaten des Tages des Schlüpfereignisses als auch die drei Tage davor berücksichtigt. Vollständige Datensätze lagen für die Jahre 2004 und 2005 vor. Das Signifikanzniveau wurde auf 5% festgesetzt. Alle statistischen Berechnungen wurden mit dem Programmpaket Statgraphics Plus, Version 5.0, durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1 Phänologie des Schlüpfens aus der Brutstätte

Die Schlüpfaktivität begann Mitte Mai und endete Mitte Juni (Abb. 2). Der Zeitpunkt des Schlüpfens war bei den Weibchen ca. eine Woche später als bei den Männchen. Die letzten Weibchen verließen auch ungefähr eine Woche später als die Männchen das Nest. Radiotelemetrische Untersuchungen (Weibchen E 05) und Grabungen an Brutstätten zeigten, dass Weibchen nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle zunächst dicht unter der Erdoberfläche verharren, bevor sie das Nest zum Schwarmflug verließen.

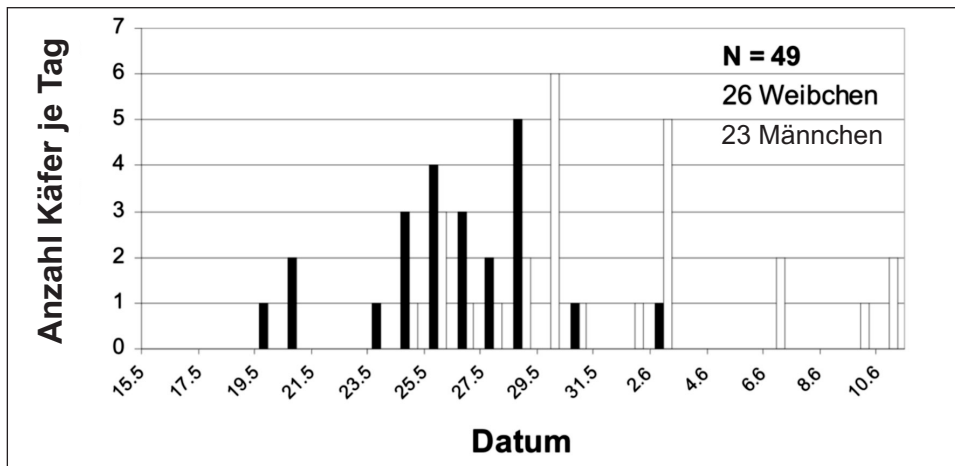


Abb. 2: Schlüpfphänologie von 49 Imagines, kumulierte Daten aus den Jahren 2003-2005 (schwarz = Männchen, weiß = Weibchen).

Diskriminanzanalysen der Wetterbedingungen im Schlüpfzeitraum (15.5.-10.6. in den Jahren 2003-2004) zeigten für beide Geschlechter, dass Klimafaktoren am Schlüpftag und bis zu drei Tage vorher den Zeitpunkt des Schlüpfens signifikant beeinflussten (Tab. 2). Der Anteil korrekter Vorhersagen mittels des besten Vorhersagemodells betrug bei den Männchen 84% und bei den Weibchen 79%. Da jedoch die Vorhersage von Schlüpftagen eine Fehlerquote von 21,4% bzw. 27,3% hatte, erwies sich eine tagesgenaue Vorhersage aufgrund von Wetterdaten als nicht möglich. Bei den Männchen war es vor allem die Lufttemperatur, die Schlüpftage von Nicht-Schlüpftagen unterschied, bei den Weibchen spielten auch Luftfeuchtigkeit und Luftdruck eine Rolle (Tab. 2).

Die Anzahl der geschlüpften Käfer korrelierte mit den Wetterbedingungen und erlaubte die Erstellung quantitativer Vorhersagemodelle mittels multipler Regressionsanalyse (Tab. 3). Bei den männlichen Hirschkäfern erklärte das beste signifikante Regressionsmodell (ANOVA, $F_{3,50} = 10,12$; $P < 0,00001$) auf der Basis von drei Luftfeuchtigkeitsvariablen 37,8% (R^2) der Variabilität in der Schlüpfintensität, bei den Weibchen trugen zwölf Klimavariablen zur einer Erklärung von 72,8% der Gesamtvariabilität bei (ANOVA, $F_{12,41} = 9,17$; $P < 0,00001$).

3.2 Aktivität an der Brutstätte

Gruppenzusammensetzung der Imagines an der Brutstätte. Die im folgenden beschriebenen oberirdischen Aktivitäten der Käfer wurden im Jahr 2005 an allen Brutstätten in der gleichen zeitlichen Abfolge beobachtet (Abb. 3). Unterschieden wurde zwischen Imagines aus der beobachteten Brutstätte (= Geburtsbrutstätte) und solchen, die aus anderen Brutstätten zugeflogen waren. Lediglich die Zeitpunkte der ersten Beobachtung und die Abundanz der einzelnen Imaginesgruppen variierten zwischen den Lokalitäten. Zunächst hielten sich hauptsächlich Männchen, die aus der beobachteten Brutstätte geschlüpft waren und solche, die von anderen Brutstätten zugeflogen waren, dort auf. Erstere verließen die Brutstätte meist innerhalb eines Tages. Mit dem Schlüpfen der Weibchen wurde die größte Dynamik von anfliegenden, wiederkehrenden und den letzten schlüpfenden Männchen erreicht. Erste Paarungen fanden direkt an der Brutstätte statt. Das Interesse der Männchen an der Brutstätte endete mit dem Verlassen oder dem Eingraben der letzten dort geschlüpften Weibchen. Zuletzt hielten sich nur noch Weibchen, die von anderen Brutstätten zugeflogen waren und wahrscheinlich bereits begattet waren, hier auf. Sie liefen dann auf die Brutstätte zu und gruben sich dort ein.

Tabelle 2: Statistische Kennzeichen der Diskriminanzfunktionen (n Tage = 81)

(A) Übersichtsstatistik:

Diskriminanzfunktion	Eigenwert	Canonische Korrelation	Wilks Lambda	Chi-Quadrat	Freiheitsgrade	Signifikanz
Männchen	0,435	0,551	0,697	27,4	6	P<<0,0001
Weibchen	0,268	0,459	0,790	18,2	4	P=0,0011

(B) Standardisierte Diskriminanzfunktionskoeffizienten:

Männchen: Klimavariablen	Koeffizienten
Mittlere Lufttemperatur am Schlüpftag	1,535
Mittlere Lufttemperatur 2 Tage vor dem Schlüpftag	-1,289
Mittlere Lufttemperatur 3 Tage vor dem Schlüpftag	2,024
Mittlere Luftfeuchtigkeit 3 Tage vor dem Schlüpftag	1,059
Lufttemperaturminimum am Schlüpftag	-0,866
Lufttemperaturminimum 3 Tage vor dem Schlüpftag	-1,624
Weibchen: Klimavariablen	Koeffizienten
Mittlere Lufttemperatur am Schlüpftag	1,887
Mittlere Luftfeuchtigkeit am Schlüpftag	0,869
Mittlerer Luftdruck 2 Tage vor dem Schlüpftag	0,740

(C) Klassifikationstabellen

Beobachtet		Vorhergesagt	
Männchen	Gruppengröße	Nicht-Schlüpftag	Schlüpftag
Nicht-Schlüpftag	70	60 (85,7%)	10 (14,3%)
Schlüpftag	11	3 (27,3%)	8 (72,7%)
Weibchen	Gruppengröße	Nicht-Schlüpftag	Schlüpftag
Nicht-Schlüpftag	67	53 (79,1%)	14 (20,9%)
Schlüpftag	14	3 (21,4%)	11 (78,6%)

Aufenthaltsdauer der Käfer an den Brutstätten. An den Brutstätten wurde die Aufenthaltsdauer nach Geschlechtern und Brutstättenzugehörigkeit aufgeschlüsselt registriert. Männliche (n = 17) und weibliche Imagines (n = 21) verließen die Geburtsbrutstätte meist innerhalb eines Tages nach dem Schlüpfen (Abb. 4A). Die Mediane der Aufenthaltsdauer betrugen für beide Geschlechter einen Tag und unterschieden sich nicht signifikant (MANN-WHITNEY u-Test: P > 0,05). Zur Vorbereitung des Abfluges suchten die Käfer zunächst laufend einen nahe gelegenen Baum oder Strauch und kletterten hinauf. Von dort aus wurde die Brutstätte fliegend verlassen, Abwanderung über größere Strecken durch Laufen wurde nie beobachtet. Allerdings verblieben auch einige Imagines bis zu 26 Tage

an der Brutstätte (neun Weibchen, drei Männchen, d.h. 31,5% aller Tiere der Geburtsbrutstätte). Zwei dieser Weibchen verpaarten sich noch an der Geburtsbrutstätte (9,5% aller beobachteten Weibchen), eines verließ danach die Brutstätte, das andere grub sich dort ein. Die übrigen zehn Imagines verließen die Brutstätte mit einigen Tagen Verzögerung. Zwei Männchen kehrten nach Tagen zur Geburtsbrutstätte zurück (11,8% aller beobachteten Männchen). Weibchen (n = 15), die aus anderen Brutstätten geschlüpft waren, gruben sich zur Eiablage in die beobachtete Brutstätte ein und blieben über einen längeren Zeitraum in der Brutstätte. Entweder verließen sie diese Brutstätte nicht mehr (n = 9, d.h. 60% der beobachteten Weibchen) oder wurden sterbend

Tabelle 3: Lineare Regressionsmodelle zur Vorhersage der Schlupfintensität (Anzahl geschlüpfter Imagines pro Tag) mittels Klimavariablen basierend auf n = 53 Tagen.

A) Männchen:

Klimavariablen	Koeffizient+ – Standardfehler	Signifikanz
Konstante	-1,766+0,919	P > 0,05
Luftfeuchteminimum am Schlüpftag	-0,028+0,012	P = 0,0211
Mittlere Luftfeuchte 1 Tag vor dem Schlüpftag	0,106+0,022	P << 0,00001
Luftfeuchteminimum 1 Tag vor dem Schlüpftag	-0,075+0,017	P = 0,0001

(B) Weibchen:

Klimavariablen	Koeffizient+ – Standardfehler	Signifikanz
Konstante	-49,759+22,032	P = 0,0293
Mittlere Lufttemperatur 1 Tag vor dem Schlüpftag	0,303+0,117	P = 0,0134
Lufttemperaturmaximum 1 Tag vor dem Schlüpftag	-0,172+0,076	P = 0,0293
Mittlere Luftfeuchte 1 Tag vor dem Schlüpftag	0,091+0,029	P = 0,0041
Luftfeuchteminimum 1 Tag vor dem Schlüpftag	-0,086+0,025	P = 0,0018
Luftdruckminimum 1 Tag vor dem Schlüpftag	0,055+0,021	P = 0,0135
Mittlere Lufttemperatur 2 Tage vor dem Schlüpftag	-0,361+0,094	P = 0,0005
Lufttemperaturminimum 2 Tage vor dem Schlüpftag	0,295+0,066	P = 0,0001
Mittlere Luftfeuchte 2 Tage vor dem Schlüpftag	0,064+0,028	P = 0,0297
Luftfeuchteminimum 2 Tage vor dem Schlüpftag	-0,117+0,022	P << 0,00001
Mittlere Luftfeuchte 3 Tage vor dem Schlüpftag	0,140+0,030	P << 0,00001
Luftfeuchteminimum 3 Tage vor dem Schlüpftag	-0,104+0,019	P << 0,00001
Luftfeuchtemaximum 3 Tage vor dem Schlüpftag	-0,110+0,018	P << 0,00001

auf der Oberfläche des Bruthabitats gefunden (n = 1, d.h. 10%). Die meisten Männchen (n = 47), die aus anderen Brutstätten stammten, verließen nach einiger Zeit wieder die Brutstätte (n = 44; d.h. 93,6%), einzelne blieben jedoch bis zu 6 Tage in der Nähe der Brutstätte und versteckten sich zeitweise darin. Die Mediane der Aufenthaltsdauer unterschieden sich signifikant zwischen den Geschlechtern (MANN-WHITNEY u-Test: P = 0,0003) und betrugen einen Tag bei den Männchen und vier Tage bei den Weibchen.

Mehrjährige Brutstättennutzung. Die beobachteten Brutstätten wurden im selben Jahr immer von mehreren Weibchen zur Eiablage genutzt, wie beispielsweise im Jahr 2005 die Brutstätte B2, die von den Weibchen K4, G4, D3 und E5 aufgesucht wurde. Die mehrjährige Nutzung (2003-2005) derselben Brutstätte war ebenfalls ein Charakteristikum dieser Population, wie beispielweise an den Brutstätten B1 und B2 nachgewiesen. Ein indirekter Nachweis ist das Vorhandensein verschiedener Larvalstadien in Brutstätte B2, die bei einer Grabung gefunden wurden.

3.3 Flug- und Laufbewegungen von der Brutstätte

Lokomotorische Aktivität. Der größte Streckenanteil der Dispersion der Imagines wurde fliegend zurückgelegt. Lediglich bei den Weibchen schlossen sich den Flügen auch nennenswerte Laufstrecken an. Die täglichen Strecken (Luftliniendistanz), die von 23 telemetrierten Tieren zurückgelegt wurden, nahmen bei den Weibchen nach Verlassen der Brutstätte mit zunehmendem Lebensalter der Imagines signifikant ab (KRUSKAL-WALLIS Test, P = 0,0049), bei den Männchen hingegen nicht (KRUSKAL-WALLIS Test, P > 0,05). Die maximale Tagesleistung betrug 1720 m bei den Männchen (n = 11) und 763 m bei den Weibchen (n = 12, Abb. 5). Weitere Details zum lokomotorischen Verhalten sind in RINK und SINSCH (2007b) beschrieben.

Flugverhalten. Sowohl Männchen als auch Weibchen flogen Bäume bzw. Sträucher, Brutstätten oder einzelne Weibchen über Luftliniendistanzen von mehreren hundert Metern an (Abb. 6). Richtungswechsel waren bei

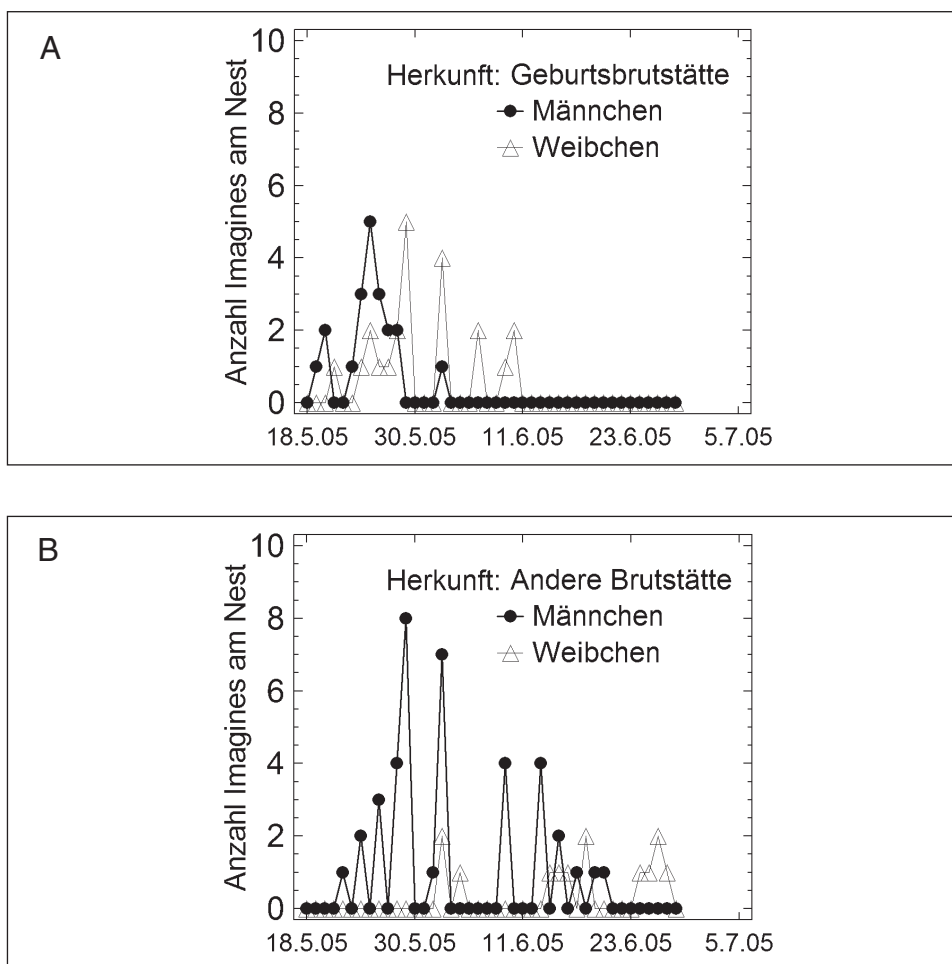


Abb. 3: Gruppenzusammensetzung der Imagines an drei Brutstätten (B1, B2 und B7) im Jahr 2005 (A) Tiere aus der Geburtsbrutstätte; (B) Tiere, die von anderen Brutstätten zugeflogen waren.

Männchen häufiger als bei Weibchen. Bäume und Sträucher dienten als Landepunkte nach einem Flug. Führte der Flug eines Männchens zu einem Bruthabitat, so erfolgte die Landung direkt auf dem Wurzelstock oder in Bereichen von wenigen Metern Entfernung. Entscheidend für die Entfernung schien das Vorhandensein einer erhabenen Landemöglichkeit (Baumstumpf oder Strauch) in unmittelbarer Nähe der Brutstätte zu sein. Entsprechendes galt für den Anflug der Männchen auf einzelne Weibchen. Die Männchen umschwebten dann

Kolibri-ähnlich den Aufenthaltsort des Weibchens und landeten in Entfernungen von weniger als einem Meter.

Weibchen flogen bei ihren Schwärmflügen meist in die Nähe von besiedelten Bruthabitaten oder in Bereiche, in denen entsprechende Strukturen vorhanden waren (Abb. 7). Sie landeten im weiteren Umfeld der Brutstätte auf Bäumen oder Sträuchern (Entfernung bis zu 50 m). Im Bereich der Brutstätte B2 war eine Fichte in ca. 20 m Entfernung ein häufig genutzter Anflugspunkt brutstättenfremder

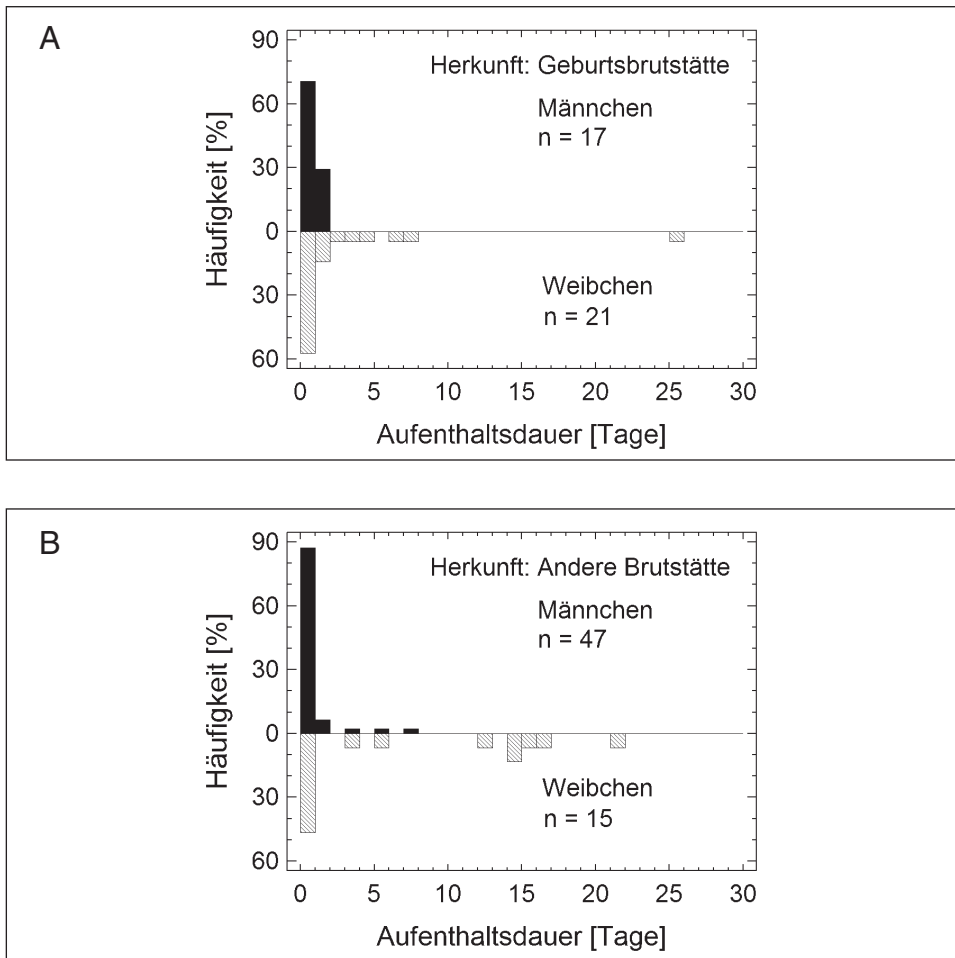


Abb. 4: Aufenthaltsdauer 100 beobachteter Käfer an den Brutstätten B1, B2 und B7 in den Jahren 2003-2005. (A) Tiere der Geburtsbrutstätte, (B) Tiere von anderen Brutstätten.

Weibchen und Männchen. Weibchen liefen den restlichen Weg bis zur Brutstätte.

Laufverhalten der Weibchen. Das Zulaufen auf die Brutstätte wurde in sieben Fällen beobachtet. Die Weibchen näherten sich in Spiralläufen dem Brutstättenbereich (Abb. 8). In unmittelbare Nähe eines geeigneten Stocks (= Brutstätte) gruben sie sich ein. Die weiteste Entfernung zum Stock betrug einen Meter, meistens erfolgte das Eingraben jedoch am Stock selbst.

Flugziele. Sieben beobachtete (Telemetrie /

Markierung) Käfer bewegten sich erkennbar zwischen bereits besiedelten Brutstätten, aus denen im selben Jahr schon Imagines geschlüpft waren. Neben diesen seit langem besiedelten Brutstätten wurden in Entfernungen von 10-50 m drei weitere, jüngere Brutstätten (B1, B4, B7) gefunden, aus denen noch keine geschlüpften Imagines bekannt waren. Drei Käfer flogen jedoch über größere Distanzen (1000-2000 m) in Gebiete, die außerhalb der bis dahin bekannten Aktivitätsbereiche der Käfer lagen.

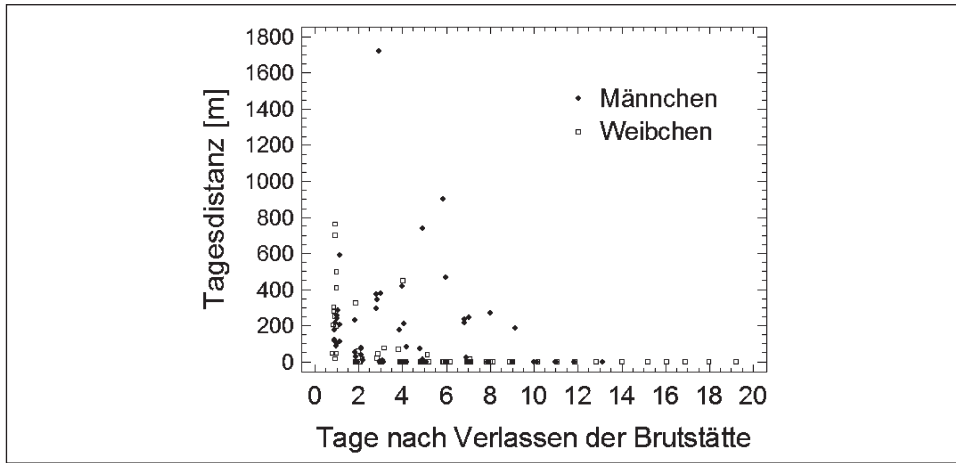


Abb. 5: Tägliche lokomotorische Aktivität (Flug + Laufen) von 23 telemetrierten Imagines.



Abb. 6: Flugverhalten des Männchens F04 nach Verlassen der Schlupfbrutstätte. Zeichenerklärung: weiße Quadrate: Brutstätten, schwarze Punkte: Aufenthaltspunkte F04, weiße Linien: Luftliniendistanzen zwischen Start- und Endpunkt einer Tagesbewegung.



Abb. 7: Flug- und Laufverhalten des Weibchens B3 05 nach Verlassen der Schlupfbrutstätte. Darstellung wie bei Abb. 6.

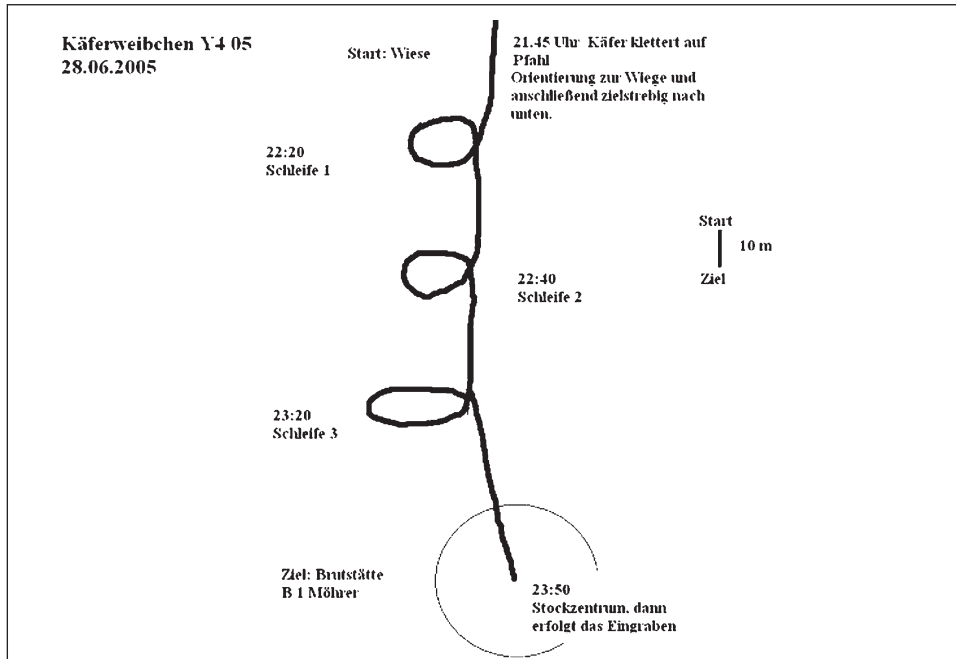


Abb. 8: Laufverhalten des Weibchens Y4 05 in der Nähe einer Brutstätte.

3.4 Geschlechterfindung und Paarung

Geschlechterfindung an der Brutstätte. Sechs Männchen (12,7% aller Männchen an der Brutstätte) anderer Brutstätten flogen überwachte Brutstätten an, in denen sich schlupfbereite Weibchen befanden und zwar vor dem ersten Schlüpfen eines Weibchens. Die Männchen hielten sich dann in Bäumen und Sträuchern in Entfernungen von wenigen Metern auf, um die Weibchen direkt nach dem Schlüpfen anfliegen zu können (Abb. 9). Wenn Weibchen schlüpften, waren sofort fremde Männchen zugegen, die Paarungsverhalten zeigten. Die Weibchen versuchten hingegen, die Brutstätte in der Regel fliegend zu verlassen und so Paarungen an der Geburtsbrutstätte zu vermeiden. Rivalenkämpfe zwischen den Männchen ermöglichten den Weibchen oft das Entkommen. Wenn das letzte Weibchen geschlüpft war, wurde diese Brutstätte nicht mehr von Männchen aufgesucht.

Paarungsverhalten. Im unmittelbaren Brutstättenbereich wurden vier Paarungen (40% aller beobachteten Paarungen) beobachtet, in der näheren Umgebung weitere drei. Abfliegende Weibchen wurden bereits beim Flug von Männchen verfolgt. Die Weibchen flogen nach Verlassen ihrer Schlupfbrutstätte meist Bäume oder Sträucher an, blieben dort mehrere Tage und legten gelegentlich Saftmale an ($n = 9$, d.h. 90% aller telemetrierten Erstflüge von der Brutstätte). Diese Bäume wurden auch von Männchen angefliegen, die dort Rivalenkämpfe durchführten. Die Weibchen warteten den Ausgang dieser Kämpfe ab, ohne Fluchtverhalten zu zeigen. In solchen Bäumen bzw. Sträuchern erfolgte anschließend die Paarung, wie drei Einzelbeobachtungen zeigten.

Bei fünf Rivalenkämpfen verfolgten sich die Männchen gegenseitig und es kam zu Abstürzen aus dem Baum, so dass das Weibchen erneut gesucht werden musste. Das jeweils kleinere Männchen war in den Kämpfen stets un-

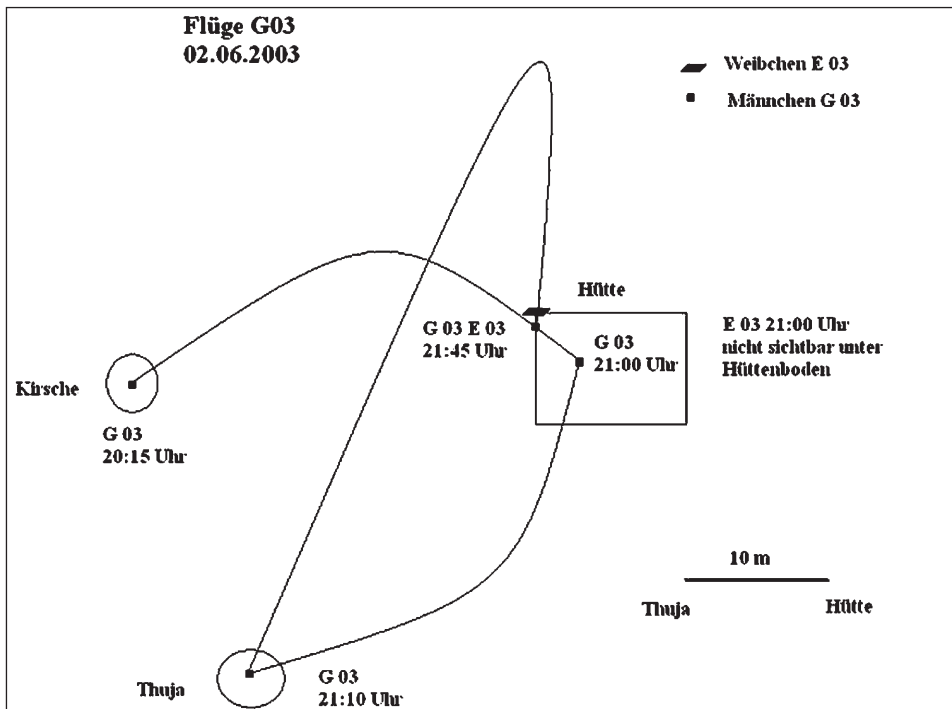


Abb. 9: Beispiel für Anflug eines Männchens (G 03) auf ein Weibchen (E 03)

terlegen oder wich zurück. Unterlegene Männchen blieben jedoch in der Nähe (Entfernung bis zu einem Meter). Missglückte die Paarung des siegreichen Männchens, näherte sich das unterlegene Männchen wieder an. Sowohl an der Brutstätte als auch im Baum wurde beobachtet, dass Weibchen aktiv zu Männchen liefen und damit die Paarung einleiteten. Die Männchen versuchten, das Weibchen mit ihren Mandibeln zu greifen und hielten es dann fest. Paarungen dauerten von wenigen Minuten bis hin zu einer Stunde.

4. Diskussion

Das Reproduktionsverhalten der untersuchten Hirschkäfer-Population konnte mit den gewählten Methoden quantitativ erfasst werden. Brutstättenmonitoring und Telemetrie waren zwar äußerst zeit- und personalintensive Verfahren, die aber die Kausalanalyse der einzelnen Verhaltenskomponenten im natürlichen Lebensraum ermöglichten. Methodenbedingte Störungen beeinflussten das Verhalten anscheinend nur kurzzeitig, gänzlich auszuschließen sind dauerhafte Beeinträchtigungen durch die extern angebrachten Sender allerdings nicht. Einzelaspekte der Reproduktionsbiologie wie Reproduktionsstrategien, Geschlechterfindung, Brutstättencharakteristika und Elterninvestment werden im Folgenden im Kontext mit anderen Untersuchungen diskutiert.

Geschlechtsspezifische Reproduktionsstrategien. Der Brutstätte kommt im Fortpflanzungsverhalten der Hirschkäfer eine Schlüsselfunktion zu. Geschlechtsspezifisch unterschiedliche Schlupftermine, aber auch ihre Variabilität innerhalb eines Geschlechts und das überwiegende Bestreben beider Geschlechter, die jeweilige Brutstätte nach dem Schlüpfen zu verlassen, sorgen für ein weites Zeitfenster für die Geschlechterfindung innerhalb der kurzen Imaginalphase, wie diese Untersuchung zeigte. Ähnliches gilt auch für den Eichenheldbock (*Cerambyx cerdo*; NEUMANN 1997). Der Schlupftermin der männlichen Hirschkäfer wurde deutlich weniger vom Wetter beeinflusst als derjenige der Weibchen, was auf eine stärkere genetische Determina-

tion bei diesem Geschlecht hinweist. Da ortsfremde Männchen bereits vor dem Schlüpfen der ersten Weibchen an die Brutstätten gelockt wurden und diese Lockwirkung bis zum Schlüpfen des letzten Weibchens anhielt, kann bereits an der Brutstätte eine Durchmischung des lokalen Genpools stattfinden. Alternativ zur Paarung mit Artgenossen anderer Brutstätten können sich Weibchen auch mit Männchen der eigenen Brutstätte an ihrem Schlupfort verpaaren. Somit besteht an der Geburtsbrutstätte Konkurrenz zwischen lokalen und ortsfremden Männchen um die Kopulation (ALCOCK 1996). Die Männchenstrategie kann darin bestehen, zunächst eine Kopulation am eigenen Bruthabitat zu versuchen und anschließend entweder andere Brutstätten anzufliegen oder dort zu verbleiben und auf weitere schlüpfende Weibchen zu warten. Die Wartetaktik beinhaltet, dass nur wenige befruchtungsfähige Weibchen, nämlich die lokalen, erreicht werden können, der Fortpflanzungserfolg ist also fast immer geringer als bei Dispersionstaktik. Außerdem könnten Weibchen aus der Geburtsbrutstätte des Männchens nahe Verwandte sein, so dass Inzuchtdepression die Überlebensfähigkeit des Nachwuchses reduziert. Allerdings sind diese Kosten als eher gering einzuschätzen, da individuell unterschiedliche Entwicklungszeiten sowie durch das Ablegen mehrerer Weibchen im gleichen Bruthabitat die Variabilität des Verwandtschaftsgrades erhöht wird. Welche Taktik den Fortpflanzungserfolg optimiert, könnte somit von der Kondition des Männchens abhängen, d.h. von seiner Fähigkeit, Energie für Flüge zu investieren und damit mehr kopulationsbereite Weibchen zu erreichen. Bei der vorhandenen Variabilität der Körperlänge (HARVEY & GANGE 2003; diese Untersuchung) wäre also zu erwarten, dass kleinere und schwächere Käfer Konkurrenz und Energieinvestment durch die Wartetaktik minimieren, während kräftigere Käfer die Dispersionstaktik wählen. Diese Hypothese wurde jedoch nicht durch die an 18 telemetrierten männlichen Imagines gewonnenen Daten gestützt, denn die Flugaktivität war unabhängig von der Körperlänge, Masse und Kondition der Tiere. Im unmittelbaren Paarungsgeschehen um ein Weibchen zeigten im Rivalen-

kampf unterlegene Männchen allerdings eine abwartende Haltung (Satellitentaktik), in dem sie sich in der Nähe des Paarungsgeschehens aufhielten und auf eine Chance zur Paarung warteten. Eine neuere Untersuchung aus England zeigt ebenfalls, dass nicht die absolute Körpergröße des Männchens entscheidend für den Paarungserfolg ist, sondern das Verhältnis zwischen Männchen- und Weibchengröße (HARVEY & GANGE 2006). Nach dieser Untersuchung sind sehr große Männchen sogar im Nachteil bei der Paarung. Hierfür spricht auch eine Untersuchung beim Japanischen Hirschkäfer *Prosopocoilus inclinatus*, bei dem kleinere Männchen eine erfolgreichere Paarungstaktik gegenüber dem häufigen Abwehrverhalten des Weibchens zeigen (OKADA 2005). Auch für den Dungkäfer *Onthophagus acuminatus* ist bekannt, dass gehörnte und ungehörnte Männchen unterschiedliche Strategien anwenden (EMLEN 1997). Während gehörnte Männchen den Zugang zur Röhre ihres Weibchens bewachen und mit gehörnten Rivalen umkämpfen, meiden ungehörnte den Kampf und umgehen mittels eines eigenen Ganges das bewachende Männchen und können so unbemerkt zum Weibchen und damit zum Paarungserfolg gelangen.

Die Tendenz der Weibchen, nach dem Schlüpfen die Geburtsbrutstätte umgehend, d.h. ohne vorherige Kopulation zu verlassen, kann als Strategie zur Vermeidung von Paarungen mit nahen Verwandten interpretiert werden, also zur Minimierung negativer Inzuchteffekte auf die Fitness der Nachkommen. Die Paarung im Geburtsbrutstättenbereich stellt jedoch für das Weibchen dann eine Alternative dar, wenn anhaltend schlechte Witterung den Schwärmflug verhindert. Da Männchen auch bei niedrigen Temperaturen flugfreudiger sind, erreichen sie auch bei solchen Bedingungen fremde Brutstätten. Primäres Ziel der Weibchen beim Schwärmflug war die Nähe besiedelter Brutstätten, um dort zu kopulieren und anschließend diese Brutstätten zur Eiablage aufzusuchen. Die weibliche Dispersionstaktik trägt wie die der Männchen zur Kohäsion des Genpools benachbarter Brutstätten bei, wobei gleichzeitig vermieden wird, dass sich nahverwandte Tiere lokal konzentrieren. Diese Hypothese sollte in zukünftigen genetischen

Untersuchungen der Hirschkäfer einer Brutstätte getestet werden.

Geschlechterfindung. Offen bleibt die Frage, wie die beiden Geschlechter zur nicht ortsgebundenen Kopulation zusammenfinden. Bislang herrscht die Meinung vor, dass Weibchen in Verbindung mit Saftmalen (Verletzung von Bäumen durch Weibchen zur Nahrungsaufnahme) lockende Wirkung auf Männchen besitzen. TOCHTERMANN (1992) nennt Eichensaft als Nahrung und Anlockungsfaktor für Hirschkäfer. JACOBS & RENNER (1974) geben Kot, der bei der Nahrungsaufnahme ausgeschieden wird, als Lockstoff an. Die Beteiligung von Pheromonen wurde angenommen, konnte aber bislang nicht schlüssig nachgewiesen werden (KLAUSNITZER 1995, SPRECHER-UEBERSAX & DURRER 2001). Beim Maikäfer (*Melolontha melolontha*) scheint die Anlockung mittels Phenolen, die bei der Nahrungsaufnahme entstehen, und über Pheromone zu erfolgen (RUTHER et al. 2002).

Die hier präsentierten Ergebnisse sind mit der beschriebenen und häufig kolportierten Vorstellung nicht kompatibel. Es ist offensichtlich, dass die primäre anlockende Wirkung von den Brutstätten, aus denen Weibchen schlüpfen, ausgeht. Stoffwechselprodukte aus der Nahrung der Imagines oder Eichensaft selbst scheiden als Lockstoffe aus. Erst in den Bäumen, in denen die meisten Kopulationen stattfinden, könnten Saftmale eine Rolle spielen. Damit ähnelt die Situation derjenigen beim Heldbock, der zunächst kein Interesse an einer Saftaufnahme hat und erst nach Abbau der eigenen Fettpolster Nahrung aufnimmt (NEUMANN 1997). Da Hirschkäfer keinerlei nachweisbare Präferenz für Eichen als Kopulationsorte haben, dürfte Eichensaft bei der Anlockung kaum eine funktionale Rolle spielen (RINK & SINSCH 2006). Kirsche, Pappel, Linde sind neben der Eiche Ziele des Schwärmfluges ebenso wie Fichte und Hemlockstanne (SMITH 2003). Die Lockwirkung von überreifen Kirschen auf Hirschkäfermännchen konnte ebenfalls nicht bestätigt werden (KRENN et al. 2002, RINK & SINSCH 2006, 2007a). Da im Untersuchungsgebiet weder reife Kirschen noch ergiebige Saftmale zum Zeitpunkt der ersten Hirschkäferflüge

vorhanden waren, scheint deren Bedeutung als Lockstoffe bislang überschätzt worden zu sein.

Brutstättencharakteristika. Wenn auch eine einzelne Brutstätte sicher nicht das räumliche Äquivalent einer Population darstellt, sondern die Gesamtheit aller durch Schwärmflüge interagierenden Brutstätten, so kommt der einzelnen Brutstätte doch eine über viele Jahre währende Bedeutung für eine Population zu. Da die Dauer der Nutzbarkeit vom Volumen an zerfallendem Holz abhängt, ist es verständlich, dass als Bruthabitate genutzte Stöcke einen Mindestdurchmesser besitzen müssen (TOCHTERMANN 1992). Die Nutzungsdauer eines Bruthabitates hängt aber nicht nur von der Dimension des Stockes ab, sondern auch von der Geschwindigkeit, mit der sich das Holz zersetzt. Bruthabitate in Eichen- oder Kirschenstöcken sind wahrscheinlich länger nutzbar als solche in Weidenstöcken gleicher Dimension. Dennoch zeigt opportunistische Nutzung verschiedenster Baumarten als Bruthabitate, dass die bislang vermutete Präferenz für Eichstöcke eher eine Überbewertung anekdotischer Beobachtungen darstellt. Der Heldbockkäfer (*Cerambyx cerdo*) nutzt hingegen Eichenbäume jahrzehntlang als Treffpunkt der Geschlechter und als Larvalhabitat. Anders als beim Hirschkäfer ist hier die Paarung am Brutbaum die Regel (NEUMANN 1997).

Die Wahl der Brutstätte erfolgt exklusiv durch das Weibchen und wird auch nicht durch den Ort der Kopulation determiniert. Die unmittelbare Eingrabetelle am vermodernden Baumstock sucht sie laufend auf, wobei die oberirdische Suche eine hohe Laufaktivität erfordert, um Fehlversuche an ungeeigneten Eiablagestellen zu vermeiden. Die befruchteten Weibchen diskriminieren nicht zwischen bereits besiedelten und neuen Brutstätten.

Elterninvestment und Eiablagehäufigkeit. Das Elterninvestment des männlichen Hirschkäfers beschränkt sich wie bei den meisten Käferarten auf die Bereitstellung von Spermien für die Kopulation. Das Weibchen hingegen stellt nicht nur die Energiereserven (Dotter) für den Nachwuchs zur Verfügung, sondern bestimmt den Entwicklungsprozess der

Eier durch die Auswahl der Brutstätte. Die geringe Anzahl (20-28 Eier; TOCHTERMANN 1992, SPRECHER-UEBERSAX & DURRER 2001, eigene Beobachtungen) und die Größe der befruchteten Eier, die ein Hirschkäferweibchen ablegt, sprechen für eine hohe Investition in jeden einzelnen Nachkommen. Das Weibchen sorgt durch seine Auswahl des Eiablageortes für Humusgehalt, Wärmeversorgung und Feuchtigkeitsverhältnisse und dies in einer vor Fraßfeinden relativ gut geschützten Tiefe. *Cerambyx cerdo* dagegen legt seine Eier in Rindenspalten am Baumstamm ab und setzt damit die jungen Larven der Gefahr des Vogelfraßes (Spechtarten) aus und den erhöhten Risiken von widrigen Witterungsbedingungen in der Zeit nach der Eiablage (NEUMANN 1997). Diese Risikostrategie wird kompensiert durch die hohe Anzahl der abgelegten Eier (> 100; NEUMANN 1997).

Geringer reproduktiver Output verbunden mit hohem Aufwand für die Suche nach einem geeigneten Eiablageplatz lässt es als unwahrscheinlich erscheinen, dass ein Weibchen nach erfolgter Eiablage noch genügend Energiereserven besitzt, um in einen weiteren Fortpflanzungszyklus einzutreten. Zudem verblieben die meisten telemetrierten Weibchen in der Brutstätte, und diejenigen, die sie wieder verließen, starben wenig später, ohne andere Brutstätten aufzusuchen. Dies widerlegt für die untersuchte Population die von TOCHTERMANN (1992) vertretene Ansicht, dass Weibchen sich bis zu dreimal fortpflanzen können.

5. Literatur

- ALCOCK, J. (1996): Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. – Fischer Verlag, Stuttgart.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1996): Ecology: individuals, populations and communities. – Blackwell, Oxford.
- BELLMANN, H. (1999): Der neue Kosmos-Insektenführer. – Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.
- EMLIN, D. J. (1997): Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). – Behavioral Ecology and Sociobiology **41**: 335-341. Berlin.
- HARVEY, D. J. & GANGE, A. C. (2003): Size variation in the stag beetle. – Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles, People's Trust for Endangered Species. London.

- HARVEY, D. J. & GANGE, A. C. (2006): Size variation and mating success in the stag beetle, *Lucanus cervus*. – *Physiological Entomology* **31**: 218–226. Oxford.
- HYMANN, P.S. (1992): A review of the scarce and threatened Coleoptera of Great Britain. – Part 1. U.K. Nature Conservation, Peterborough Jonin Nature Conservation Committee.
- JACOBS, W. & RENNER, M. (1998): *Biologie und Ökologie der Insekten*. – 3. Auflage. 678 S. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KLAUSNITZER, B. (1995): *Die Hirschkäfer*. – Neue Brehm-Bücherei **551**. Westarp-Wiss., Magdeburg. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KRENN, H., PERNSTICH, A., MESSNER, T., HANNAPPEL, U. & PAULUS, H. (2002): Kirschen als Nahrung des männlichen Hirschkäfers *Lucanus cervus*. – *Entomologische Zeitschrift* **112**: 165–170. Stuttgart.
- NEUMANN, V. (1997): *Der Heldbockkäfer (Cerambyx cerdo)*. – Alexander Antonow Verlag, Frankfurt am Main.
- OKADA, Y. (2005): Size-dependent precopulatory behavior as mate securing tactic in the Japanese stag beetle, *Prosopocoilus inclinatus* (Coleoptera, Lucanidae). – *Journal of Ethology* **23**: 99–102. Kyoto.
- RINK, M. & SINSCH, U. (2006): Habitatpräferenzen des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) in der Kulturlandschaft – eine methodenkritische Analyse. – *Entomologische Zeitschrift* **116**: 228–234. Stuttgart.
- RINK, M. & SINSCH, U. (2007a): Aktuelle Verbreitung des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) im nördlichen Rheinland-Pfalz mit Schwerpunkt Moseltal. – *Decheniana* **160**: 171–178. Bonn.
- RINK, M. & SINSCH, U. (2007b): Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles (*Lucanus cervus* L.): implications for conservation. – *Journal of Zoology* (London) **272**: 235–243. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00282.x
- RUTHER, J., REINECKE, A., TOLASCH, T. & HILKE, M. (2002): Phenol – another cockchafer attractant by *Melolontha hippocastani* Fabr. and *M. melolontha*. – *Zeitschrift für Naturforschung* **57c**: 910–913. Tübingen.
- SMITH, M. N. (2003): *National Stag Beetle Survey 2002*. – People's Trust for Endangered Species. 16 S., London.
- SPRECHER-UEBERSAX, E. & DURRER, H. (2001): Verhaltensstudien über den Hirschkäfer *Lucanus cervus* L. mit Hilfe der Telemetrie und Videobeobachtung. – *Mitteilungen Naturforschende Gesellschaft beider Basel* **5**: 161–182. Basel.
- TIPPMANN, F. (1954): Neues vom Leben des Hirschkäfers. – *Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer* **50**: 175–183. Keltern.
- TOCHTERMANN, E. (1987): Modell zur Arterhaltung der Lucanidae. – *Allgemeine Forstzeitschrift* **8**: 183–184. München.
- TOCHTERMANN, E. (1992): Neue biologische Fakten und Problematik der Hirschkäferförderung. – *Allgemeine Forstzeitschrift* **6**: 308–311. München.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Markus Rink und Prof. Dr. Ulrich Sinsch,
Institut für Integrierte Naturwissenschaften,
Abt. Biologie, Universitätsstr. 1,
D-56070 Koblenz
E-Mail: sinsch@uni-koblenz.de

Manuskript eingegangen: 03.07.2007