Bruthabitat und Larvalentwicklung des Hirschkäfers *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Lucanidae)

● Markus Rink & Ulrich Sinsch

Abstract. Twelve breeding habitats of the stag beetle were located using direct observation and radio-telemetric monitoring of adults as well as on excavations to corroborate the presence of larvae. The specific habitat requirements for breeding sites were quantitatively described using six site variables (exposition, altitude, shading, tree species, state of decay, soil structure). Duration of larval development was at least three years under field and laboratory conditions. In an experimental assay, larvae and imagines survived surface flooding for a week, whereas frost tolerance proved to be low. Size and shape of imagines emerging from oak (*Quercus petraea*) and cherry (*Prunus avium*) breeding sites did not differ. Quality of food did not seem to depend from on tree species.

Zusammenfassung. Zwölf Bruthabitate des Hirschkäfers wurden mittels Einzelbeobachtungen von Imagines, telemetrischen Untersuchungen und Grabungen lokalisiert. Die Ansprüche an das Bruthabitat wurden anhand von sechs Standortvariablen (Exposition, Höhenlage, Beschattung, Baumart des Stumpfes, Absterbejahr und Zersetzungsgrad, Bodenstruktur) quantitativ beschrieben. Die Larvalentwicklung betrug im Freiland und in Insektarien minimal drei Jahre. Experimente wiesen ein wenigstens einwöchige Überschwemmungstoleranz und eine hohe Frostempfindlichkeit nach. Imagines aus Eichen- (*Quercus petraea)* und Kirschbrutstätten (*Prunus avium)* unterschieden sich nicht in Körpergröße und Form. Baumartspezifische Unterschiede in der Qualität des Nahrungssubstrates waren nicht nachweisbar.

Key words. *Lucanus cervus*, ecology, radio telemetry, dead wood, breeding habitat, larval development.

Einleitung

Adephage Käfer haben nestflüchtende Larven, während Polyphaga typischerweise nesthockende Larven besitzen. Daher unterscheiden sich sowohl die Struktur des Bruthabitats als auch die Entwicklungsverläufe zwischen diesen Großtaxa (Dettner 2003). Laufkäfer (Carabidae) legen als typische Vertreter der Adephaga ihre Eier zwar an geschützten Orten ab, aber die schlüpfende Larve (campodeider Typus) geht eigenständig auf Nahrungssuche, auch weit entfernt von der Stätte der Eiablage. Bockkäfer als Vertreter der Polyphaga (Cerambycidae) legen dagegen ihre Eier in geeignetem organischen Substrat wie Totholz ab, das die Larve durchdringen, aber nicht verlassen kann. In diesem Fall ist das Bruthabitat eng eingrenzbar und gleichzeitig der Ort der gesamten Larvalentwicklung bis zur Imaginalhäutung. Nach dem Schlüpfen der Imagines findet die Dispersionsphase statt, die beim Hirschkäfer fast alle Imagines zur Reproduktion von der eigenen Geburtsstätte wegführt (Rink & Sinsch 2007a). Die polyphagen Borkenkäfer (Scotylidae) legen in der Baumrinde Gänge an, in denen zunächst die Paarung, der Brutstättenbau, die Eiablage und später die Brutpflege durch die Adulten erfolgen. Das Bruthabitat ist eng eingrenzbar und Lebensraum für Larve und Imagines bei der Brutpflege (Dettner 2003).

Kenntnisse über die Struktur des Bruthabitats und die Abläufe darin sind in erster Linie über Arten vorhanden, die wirtschaftliche Schäden verursachen, wie z. B. beim Borkenkäfer *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), dessen Ansprüche an das Bruthabitat intensiv beschrieben und analysiert worden sind, mit dem Ziel, wirtschaftliche Schäden zu vermeiden. Baier (1996) beschreibt die Beziehungen zwischen Baumzustand und Brutstättenqualität und damit den Bruterfolg und Wermelinger (2004) formuliert Kriterien bezüglich der Eignung (Gefährdung) von Bäumen in Beziehung zum Standort. Im Rahmen des Artenschutzes kommt auch der Kenntnis der Bruthabitate seltener Arten eine besondere Bedeutung zu. Die Bruthabitate des Hirschkäfers sind zwar nach Paragraph 42 des Bundesnaturschutzgesetzes geschützt, allerdings wird die Umsetzung in die Praxis dadurch limitiert, dass die Lage der Brutstätten nur selten bekannt ist. Nachfragen bei der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz und der Zentralstelle der Forstverwaltung in Neustadt brachten klare Aussagen über die Funde von Imagines, Angaben zu Bruthabitaten waren jedoch nicht möglich. Dies galt auch für das Untersuchungsgebiet Alf/Bullay. Brutstättennachweise waren kurzfristig nur über umfangreiche und schädigende Grabungen möglich, ansonsten das Ergebnis von intensivem Monitoring. Die Ausweisung von FFH-Gebieten schützt zwar den Lebensraum des Hirschkäfers, ob aber eine bestimmte Brutstätte dadurch vor Zerstörung bewahrt bleibt, kann nicht sicher gestellt werden, wenn bei Genehmigungsverfahren die Lage nicht erkannt werden (BNatSchG 2002, FFH-Richtlinie 1992). Für den Eichenheldbock (*Cerambyx cerdo* Linnaeus, 1758) konnten bereits detailliert die Ansprüche an das Bruthabitat formuliert werden, die ein Auffinden potentieller Eiablageorte und damit ganz gezielten Schutz und Schutzmaßnahmen ermöglichen (Neumann 1996).

Die publizierten Angaben zur Larvalentwicklung des Hirschkäfers sind meist anekdotischer Natur und die Bruthabitate erst von Tochtermann (1992) und Sprecher-Uebersax (2001) genauer beschrieben worden. Die Brutstätte der Hirschkäfer dient der Entwicklung vom Ei bis zur Imago. Die Larven ernähren

sich nach dem Schlüpfen zunächst von Humusteilchen (Escherich 1923), anschließend drei bis acht Jahre lang von in Zersetzung befindlichem, morschem, feuchtem und verpilztem Holz, das sie mit der Zeit zu Mulm umsetzen (Zahradnik 1985, Klausnitzer 1995). Im September des letzten Larvaljahres verpuppt sich die Larve außerhalb des Stockes (Horion 1958), in einer Puppenwiege erfolgt die Metamorphose, die Imago schlüpft im Folgejahr. Als bevorzugte Baumart für die Anlage einer Brutstätte wird fälschlicherweise meist die Eiche genannt, als seltener genutzte Habitate die Rotbuche, Weiden, Ulmen, Pappeln und Obstbäume (Klausnitzer 1995, Tochtermann 1992). Neuere Untersuchungen zeigen eine deutlich flexiblere Standortwahl (Smith 2003, Rink & Sinsch 2006). Nach Tochtermann (1992) soll die Größe der Imagines durch das von der Eiche produzierte Myoinosit beeinflusst werden. Der minimale Durchmesser des Stockes liegt bei 40 cm, um mehreren Generationen Aufwuchsmöglichkeiten zu geben (Tochtermann 1992). Zur Standortfrage des Bruthabitates werden lichte alte Eichenwälder mit entsprechenden Eichenstöcken sowie Streuobstwiesen in Waldnähe angegeben (Klausnitzer 1995, Tochtermann 1992).

Ziele dieser Untersuchung im Bereich Alf/Bullay sind es, das Bruthabitat möglichst umfassend zu charakterisieren und die in der Literatur genannten Kennzeichen zu evaluieren, Methoden für die Lokalisierung besiedelter Brutstätten zu ermitteln, die Larvalentwicklung zu beschreiben und Vorschläge für die erfolgreiche Anlage künstlicher Bruthabitate zu erarbeiten.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt in den Gemeinden Bullay und Alf, Kreis Cochem-Zell, Rheinland-Pfalz, beiderseits der Mosel und hat eine Größe von etwa 855 ha (Details in Rink & Sinsch 2007b). Der Höhenbereich umfasst 94 bis 395 m, das Klima lässt sich als warmes Weinbauklima charakterisieren. Die Ortschaften liegen an der Mosel umgeben von Weinbergen, Gärten und Resten alter Streuobstwiesen, die in den Bergen und Nordhängen in Traubeneichen-Hainbuchen-Wälder mit unterschiedlichen Anteilen anthropogen eingebrachter Nadelbaumarten übergehen.

Identifikation und Charakterisierung von Brutstätten

Brutstätten des Hirschkäfers wurden zunächst der von Tochtermann (1992), Klausnitzer (1995), Sprecher-Uebersax (2001) beschriebenen Merkmale gesucht. Es sind Baumstümpfe (von Eiche oder Kirsche), die seit mindestens drei Jahren abgestorben waren und Pilzbefall aufwiesen, einen Stammdurchmesser von wenigstens 40 cm aufwiesen, deren Lage am Waldrand (auch angrenzende Obstwiesen) und ihr Standort als südexponierte Eichenwälder, bevorzugt Althölzer. Ab 2003 wurden dann gezielt besiedelte Habitate untersucht, die im Laufe anderer Untersuchungen (Telemetrie, Kartierung der Aufenthaltsorte von Imagines; Rink & Sinsch 2007a, b) identifiziert worden waren.

An den zwölf untersuchten Brutstätten wurden folgende Strukturmerkmale des Standorts erfasst: Exposition, Höhenlage, Beschattung (lokal), Baumart des Stumpfes, Absterbejahr/Zersetzungsgrad und Bodenstruktur. Die Bruthabitate B1, B2, und B7 wurden mit Temperaturdatenloggern (Tinytalk) versehen. Die Temperaturen wurden in 40 cm Tiefe gemessen sowie in einem Fall in 27 cm Tiefe bei einer Puppenwiege. Weiterhin wurden Vergleichsmessungen in potenziellen Brutstätten (W1, W5), die vom Erstautor am Rand eines Eichenaltholzes bzw. im Eichenaltholz angelegt wurden. Die Speicherkapazität der Logger lag bei zweistündigem Messintervall je nach Loggertyp zwischen drei Monaten und drei Jahren.

Suchgrabungen zur Lokalisierung von Hirschkäferentwicklungsstadien erreichten eine Maximaltiefe von 60 cm und eine maximale Radialdistanz von 1,5 m um den jeweiligen Stamm. Es wurden sowohl Stichprobengrabungen (n = 11) als auch umfassende Grabungen (n = 11) durchgeführt. Anzahl, Position der Larven und der Imagines, Substratbeschaffenheit und Fraßspuren wurden dokumentiert. Alle gefundenen Entwicklungsstadien wurden gewogen (Messgenauigkeit: 0,01 g) und der Durchmesser der Kopfkapsel (breiteste Stelle, Messgenauigkeit: 0,1 mm) gemessen. Zur Beschreibung des Entwicklungsstandes wurde anhand der Kopfkapselbreite der Larve eine dreiteilige Einstufung vorgenommen (van Emden 1941): Larvalstadium 1 : 2,65 mm mittlerer Kopfkapseldurchmesser (Minimum-Maximum: 2,4–3,0 mm); Larvalstadium 2: 5,45 mm (5,2–5,7 mm); Larvalstadium 3: 9,63 mm (8,2–11,0 mm).

Im Jahr 2005 wurden die biometrischen Kennzeichen von 16 männlichen und 20 weiblichen Imagines erfasst, die entweder aus einem Eichenstock oder aus einem Kirschstock geschlüpft waren. Folgende Variablen wurden erhoben: Länge der Mandibel, Länge des Caput, Breite des Caput, Länge des Thorax, Breite des Thorax, Länge des Abdomen, Breite des Abdomen, Gesamtlänge mit Mandibeln, Gesamtlänge ohne Mandibeln und Körpermasse.

Insektarienuntersuchungen zur Larvalentwicklung

Fünfundzwanzig befruchtete Hirschkäferweibchen legten zwischen 2002 und 2005 in speziell präparierten Plastikterrarien Eier ab. Die Maße der Insektarien betrugen minimal 35 x 20 x 20 cm und maximal 40 x 25 x 15 cm. Als Substrat diente Sägemehl unterschiedlicher Spangröße aus abgestorbener Eiche oder Kirsche in unterschiedlichen Mischungen mit Erde. Das Kunstsubstrat wurde feucht gehalten. Die Haltungsbedingungen waren tages- und jahresperiodisch wechselnden Temperaturen bei Dauerdunkelheit. Erste Messungen (Körpermasse, Durchmesser der Kopfkapsel) wurden einige Wochen nach dem Schlüpfen der Larven aus der Eihülle vorgenommen, um mögliche Schädigung der frühen Entwicklungsstadien durch die Messprozedur so klein wie möglich zu halten. Die Larvalentwicklung bis zur Anlage der Puppenwiege und der Verpuppung selbst wurde auch in Küvetten unterschiedlicher Maße photographisch dokumentiert. Die Messintervalle variierten saisonal (15 Tage bis ein Monat von Frühjahr bis Herbst, alle drei Monate im Winter).
In wenigen Einzelfällen wurden die Haltungsbedingungen experimentell zur Bestimmung der Frost- und Überschwemmungstoleranz abgeändert. Zur Messung der Frosttoleranz wurden zwei Larven in ihren Insektarien in 10 cm Bodentiefe positioniert und eine weitere Larve ebenfalls im Insektarium auf die Bodenoberfläche gestellt wurde. Die Exposition erfolgte während einer winterlichen Frostperiode (24.II.–6.III.2005) im Untersuchungsgebiet. Die Lufttemperaturen lagen nachts zwischen −2,8°C und −13,8°C,

an zwei Tagen herrschte auch tagsüber Frost. Parallel wurde die Substrattemperatur mittels Logger gemessen. Die Vitalität der Larven wurde regelmäßig während und nach der Frostperiode festgestellt. Die Körpermasse wurde zu Beginn und am Ende der Frostperiode erfasst. Zu Abschätzung der Überschwemmungstoleranz wurde in einem Insektarium das Substrat mit einer Larve im L3-Stadium und einer Puppenwiege mit schlüpfbereiter Imago vom 19. bis 26.II.2006 vollständig geflutet, um Hochwasserbedingungen zu simulieren. Die Larve wurde vor und nach der Flutung gewogen und in den Folgetagen beobachtet. Bei der Imago wurde nur der Schlupftermin erfasst.

Statistische Datenanalyse

Normalverteilte Datensätze wurden durch Mittelwerte, Standardfehler, Minimum und Maximum statistisch beschrieben. Der Vergleich der Mittelwerte und Varianzen erfolgte mittels der einfachen Varianzanalyse (ANOVA). Zum biometrischen Vergleich männlicher und weiblicher Imagines aus Brutstätten mit Eichen- oder Kirschstöcken stand ein Datensatz mit zehn morphometrischen Variablen sowie dem Geschlecht und der Baumart als zusätzlichen, unabhängigen Variablen zur Verfügung. Dieser Datensatz wurde einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen, um die gemessenen Variablen zu statistisch unabhängigen Hauptkomponenten (Linearkombinationen der Messvariablen) zusammenzufassen (Bookstein et al. 1985). Die erste Hauptkomponente (mit dem größten Eigenwert) repräsentiert bei morphometrischen Daten den Anteil der Gesamtvarianz des Datensatzes, der durch Körperlänge verursacht wird. Die folgenden Hauptkomponenten beschreiben die körperlängen-unabhängige Varianz der Körperform. Das Signifikanzniveau wurde auf 5 % festgesetzt. Alle Berechnungen wurden mit dem Statistikpaket Statgraphics plus, Version 5.0 durchgeführt.

Ergebnisse

Lage und Kennzeichen der Brutstätten

Zwölf Brutstätten wurden innerhalb der Ortschaften Alf und Bullay lokalisiert, während trotz intensiver Suche keine weitere Brutstätte im Waldgebiet identifiziert werden konnte (Abb. 1). In allen

Abb. 1. Lage der Brutstätten, die 2003–2006 im Untersuchungsgebiet lokalisiert wurden.

Brutstätten wurde das Eingraben von Weibchen zur Eiablage beobachtet und in neun der zwölf Brutstätten auch die Präsenz von Larven nachgewiesen.

Exposition und Beschattung. Alle Brutstätten lagen sonnenexponiert im offenen Gelände. Lediglich die Brutstätten B5 und B3 wurden durch einen Baum bzw. Gebäude zeitweise beschattet. Fünf Brutstätten lagen eben, sieben in leicht ansteigender Hanglage mit Südwestexposition.

Höhenlage. Drei Brutstätten befanden sich in 90–100 m Höhe, fünf in 110–120 m, zwei in 130–140 m und zwei in 160–170 m. Davon lagen drei in Uferlagen, die regelmäßig und mehrtägig überschwemmt werden. Dennoch wurde an zwei dieser Brutstätten das erfolgreiche Schlüpfen von Imagines beobachtet.

Baumart. Die besiedelten Totholzer waren die Reste von drei Eichen (*Quercus petraea/robur*), zwei Kirschen (*Prunus avium*), einer Birke (*Betula pendula*), zwei Weiden (*Salix alba tristis*) und zwei Pflaumenbäumen (*Prunus domestica*). Zwei weitere Laubbaumstümpfe waren nicht mehr identifizierbar. Die beiden Brutstätten B6 und B8 fanden sich nicht Eichenstümpfen, sondern in imprägnierten Eisenbahnschwellen aus Eichenholz, die im Verbund zu Umrandungen gestellt waren und 30–40 cm tief in die Erde eingegraben waren.

Dimension. Die Stumpfdurchmesser variierten zwischen 24 cm und 79 cm, fünf hatten weniger als 40 cm Durchmesser. Die Eisenbahnschwellen waren zwar einzeln schwach dimensioniert, stellten aber wegen der dichten Bauweise faktisch einen größeren Brutraum dar.

Zersetzungsgrad. Alle besiedelten Stöcke waren wenigstens drei Jahren vor der Besiedlung abgestorben. Die beiden Weidenstümpfe wurden am schnellsten besiedelt. An fünf Brutstätten waren Fruchtkörper des Weißfäulepilz *Ganoderma lipsiense* vorhanden. Stöcke, die bereits von mehreren Larvalgenerationen besiedelt waren, wiesen deutliche Zerfallsstrukturen auf, äußere Teile ließen sich von Hand lösen. Die imprägnierten Eisenbahnschwellen wurden erst nach vielen Jahren Erdkontakt als Bruthabitat genutzt. Der luftexponierte oberirdische Teil war nahezu unzersetzt.

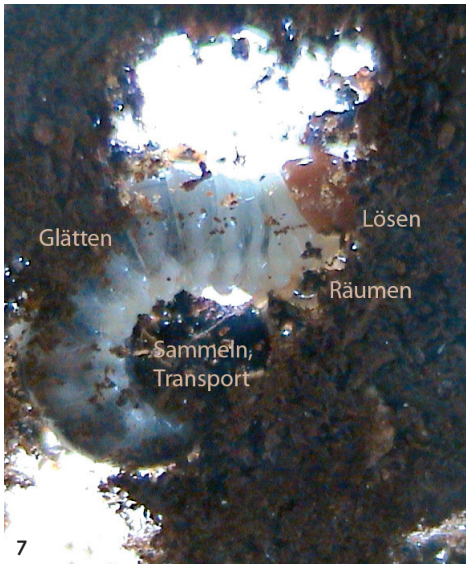
Boden. Die Böden um die Stümpfe waren tiefgründig und skelettarm. Verdichtete Böden waren lediglich in zwei Brutstätten vorhanden.

Temperaturen im Bruthabitat. Die Brutstätte B1 war im gesamten Messzeitraum (2003–2006) in einer Tiefe von 40 cm frostfrei (Abb. 2a). Während des Winters 2005/06 ergaben Temperaturmessungen in Tiefen von 27 cm in B2 und in 15 cm Tiefe in B2 ebenfalls Frostfreiheit (Abb. 2b). Offenlandstandorte wie die

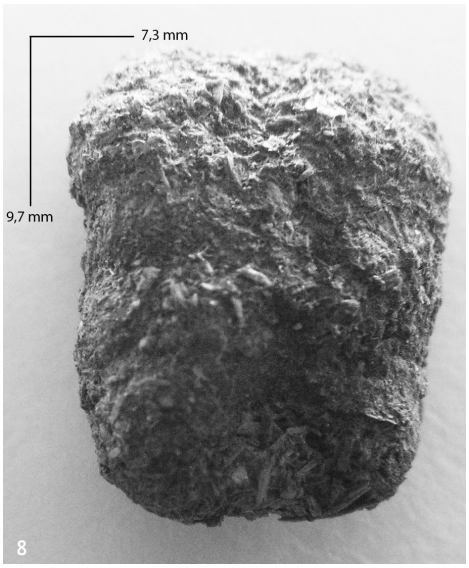
4

5

6



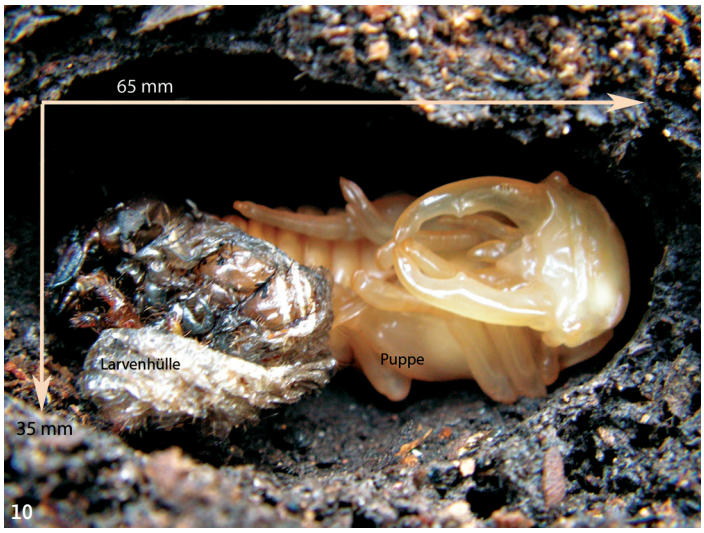
7



8

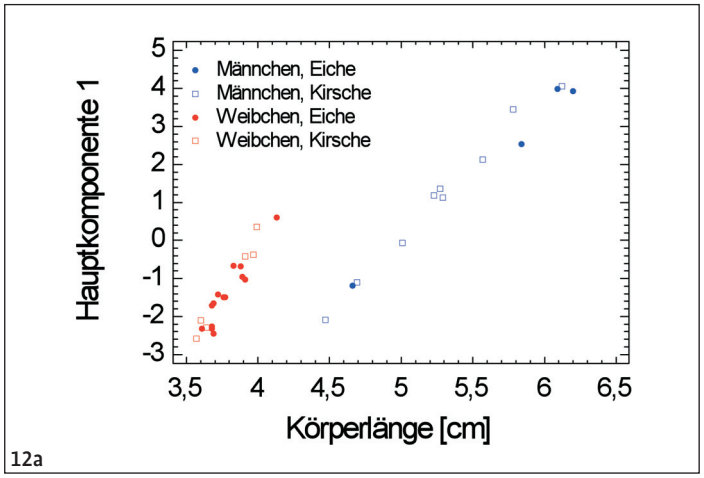
9

Abb. 4–12. Entwicklungsstadium des Hirschkäfers. **4.** L1-Larve. **5.** L2-Larve (0,4 g, durchsichtiger Körper) bei der Produktion von Abwehrflüssigkeit. **6.** L3-Larve (2,6 g). **7.** L3-Larve im Gangsystem. **8.** Kotpellet einer L3-Larve. **9.** Vorpuppenstadium. **10.** Puppenstadium. **11.** Imaginalstadium. **12.** Hauptkomponentenanalyse der biometrischen Kennzeichen von Hirschkäferimagines. **a.** Körperlängenabhängigkeit der Hauptkomponente 1. **b.** Körperform beschreibende Hauptkomponenten 2 und 3.

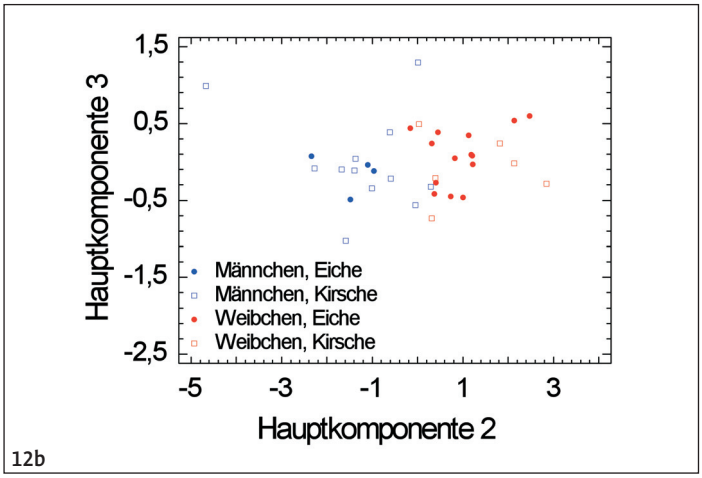


10

11



12a



12b

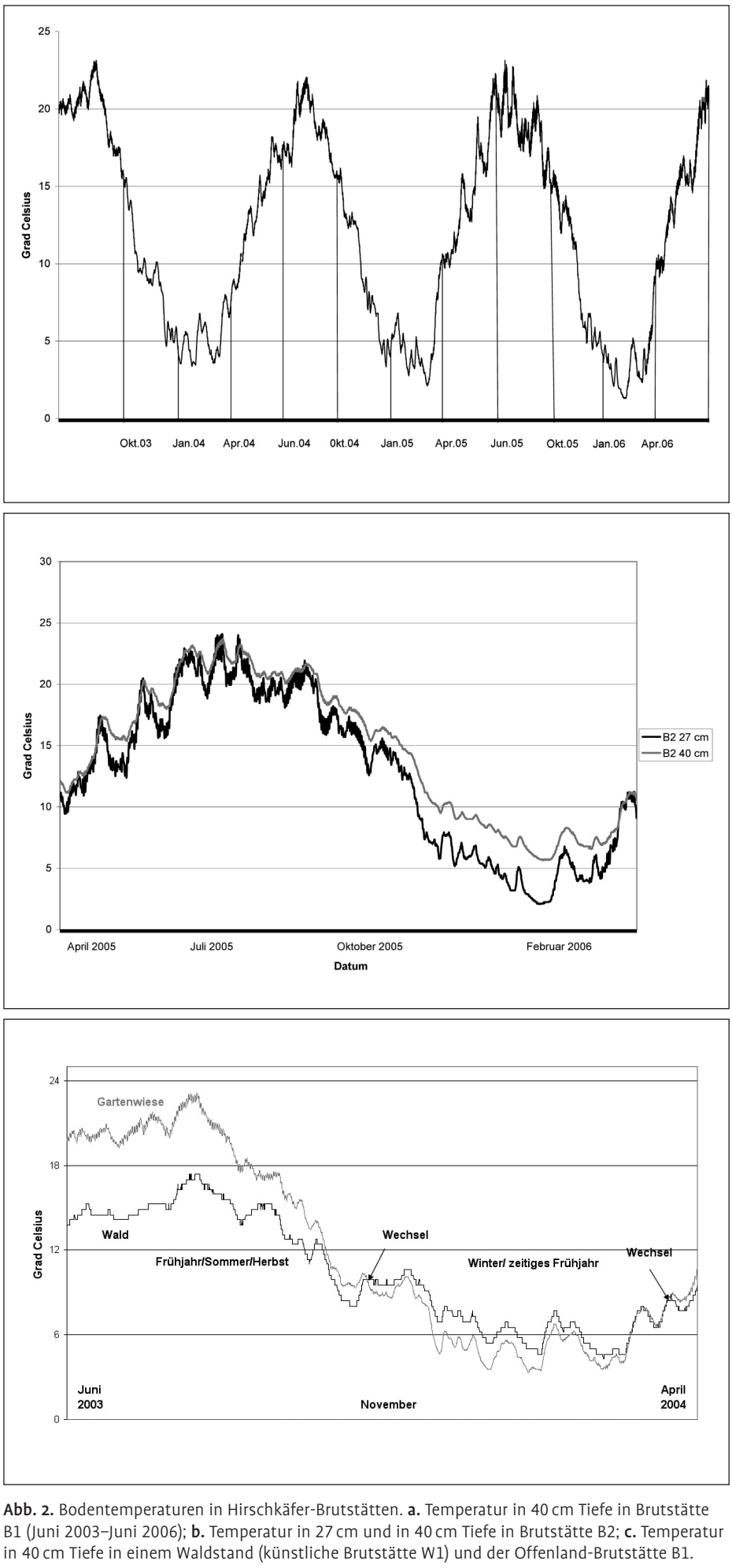


Abb. 2. Bodentemperaturen in Hirschkäfer-Brutstätten. **a.** Temperatur in 40 cm Tiefe in Brutstätte B1 (Juni 2003–Juni 2006); **b.** Temperatur in 27 cm und in 40 cm Tiefe in Brutstätte B2; **c.** Temperatur in 40 cm Tiefe in einem Waldstand (künstliche Brutstätte W1) und der Offenland-Brutstätte B1.

Brutstätte B1 haben eine bessere Wärmeversorgung als Waldstandorte (anthropogen gestaltete potenzielle Brutstätte W1, Abb. 2c). B1 lag in Westexposition, sehr sanft ansteigend, ohne Beschattung, Höhenlage 130 m. W1 lag im Eichenaltholz in einer kleinen Bestandslücke, Nord-Ost, 160 m. Die Sommertemperaturen in B1 waren bis zu 6,5 °C (Juli) höher, die Wintertemperaturen aber nur bis zu 2,3 °C geringer.

Unbeeinflusste Larvalentwicklung

Im Freiland gruben sich die Weibchen zur Eiablage tief und lange in das Brutsubstrat ein. Sie starben oftmals im Brutsubstrat oder kurz nach dem Verlassen. In der Terrarienhaltung zeigten die 25 untersuchten Weibchen ähnliches Verhalten. Sie durchwanderten das angebotene Substrat und starben nach einigen Tagen bzw. Wochen auch bei ausreichendem Nahrungsangebot. Die Oviposition konnte nicht beobachtet werden, aber in fünf Fällen wurden nach wenigen Wochen 2–20 Hirschkäferlarven im Substrat festgestellt. Die Larvenstadien L1 und L2 (van Emden 1941) wurden in den Insektarien im Laufe des ersten Lebensjahres durchlaufen. Die Wägung der Larven zeigte, dass die Larven vor allem in Frühjahr und Sommer, aber auch während des Winters zunahmen (Abb. 3).

Bewegungs- und Fraßverhalten. Die L1- und L2-Larven waren bei Temperaturen oberhalb von +4,5 °C lokomotorisch aktiv. Im Brutsubstrat legten die Larven Gänge an (Abb. 4–7). Dazu löste die Larve mit Hilfe der Schaufel-ähnlichen Mandibeln das holzige Substrat und die Erde, transportierte das gelöste Material mit den Beinen ans Körperende und baute es anschließend in die Kotballen ein. Der Körper der Larve wurde zum Transport von der gestreckten Form zu einer C-Form kontrahiert. Die Pellet-förmigen Kotballen wurden zur Stabilisierung in die Wände des Gangsystems eingebaut (Abb. 8). Die Gänge waren auch im losen Sägemehl-Substrat der Terrarien dauerhaft stabil und ermöglichten der Larve ein rasches Wandern im Substrat. Nach dem Einbau der Kotballen wanderten die Larven zunächst weiter, kehrten einige Tage später wieder zurück und fraßen an den Kotpellets (Koprophagie).

Verhalten bei mechanischer Reizung. Als Reaktion auf Berührung schied die Larve

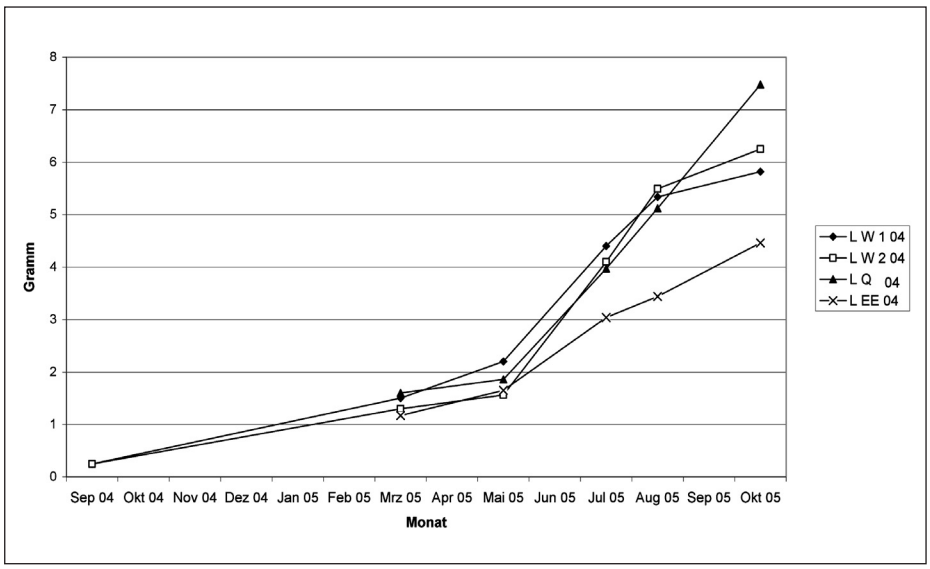


Abb. 3. Wachstum (Zunahme der Körpermasse, IX.2004–X.2005) von vier Hirschkäferlarven (L1–L3) unter Insektariumsbedingungen.

einen Kotballen aus und begann dann, sowohl über den Hinterleib als auch den Mund ein dunkles Sekret auszuscheiden. Mit ihren Mandibeln nahm sie eine extreme C-Stellung ein und stimulierte so die Abgabe des Sekretes durch Klammern des Hinterteiles mit den Mandibeln. Im Gang selbst konnte sich die Larve durch Krümmung gegen Herausziehen wehren. Bei Stimulation mit einem Holzstöckchen (simulierter Fressfeind) biss sich die Larve mit ihren Mandibeln fest. Larven stridulierten durch Aneinanderreiben des zweiten und dritten Beinpaares, was zu einer deutlich wahrnehmbaren Vibration führte. In einzelnen Fällen wurde dieses Stridulationsverhalten beim Aufeinandertreffen zweier Larven beobachtet.

Verpuppung und Metamorphose. Die L3-Larven, die kurz vor der Verpuppung standen, bauten im Substrat eine Puppenwiege. Im Insektarium bewegten sie sich aus dem Nahrungssubstrat in stärker erdiges Material. In dieser Phase schieden die Larven anstatt der festen Kotballen breiigen, erdigen Kot aus, mit dem sie die Hülle der Puppenwiege formten. Durch entsprechende Bewegungen glättete die Larve die Innenwand der Puppenwiege. Der Bau begann zwischen Ende April und Anfang Juni und dauerte jeweils etwa sieben Tage. Die L3-Larve lag zunächst mehrere Wochen fast unverändert in der Wiege. Bei Störung wurde eine Larve wieder aktiv und baute eine neue Wiege. Später nahm die Larve an Umfang zu und bewegte sich weniger. Die Larvenhaut wirkte zunehmend pergamentartiger und trockener. Die Analspalte am Abdomen schloss sich. Dieses Stadium wird nach Klausnitzer (1995) auch als Vorpuppe bezeichnet (Abb. 9). Die Umwandlung zur Puppe erfolgte innerhalb eines Tages (Abb. 10). Die Puppe war im Abdominalbereich beweglich, da sie krallenartige Fortsätze hatte, die ihr ein Abstützen und Drehen in der Puppenhülle ermöglichten. Die Puppenzeit betrug 60 Tage. Nach Abschluss der Metamorphose im September überwinterten die Imagines in der Puppenwiege (Abb. 11). Die geschlüpften Käfer wechselten in der Hülle häufiger ihre Lage. Im folgenden Frühjahr verließen die Käfer die Wiege und gruben sich bis unter die Erdoberfläche nach oben. Die Gesamtdauer der Entwicklung von der Zygote bis zur Imago betrug im Insektarium drei Jahre.

Tab. 1. Geschlechtsspezifische Variabilität der Körperlänge von Hirschkäferimagines.

	Männchen Mittlere Länge (Minimum – Maximum)	**Weibchen** Mittlere Länge (Minimum – Maximum)
Diese Untersuchung	5,44 cm (3,71 – 7,15) N = 82	3,80 cm (3,08 – 4,50) N = 83
Schweiz 1991 – 1998 (Sprecher-Uebersax 2001)	5,16 cm (3,80 – 6,20) N = 168	3,75 cm (2,80 – 4,30) N = 31
Sammlungen Naturhistorischer Museen (Sprecher-Uebersax 2001)	5,37 cm (3,10 – 7,90) N = 211	3,64 cm (2,60 – 4,40) N = 102

Experimentelle Beeinflussung der Larvalentwicklung

Frosttoleranz. Die Larven fielen bei Temperaturen unterhalb des Gefrierpunktes in eine Starre, die auch über die Frostperiode hinweg noch einige Tage anhielt. Dabei nahmen sie eine fast geschlossene C-Form ein. Temperaturen von bis zu −2 °C wurden ohne erkennbare Schädigung überstanden. Eine Larve, die zwischen dem 23.II. und 11.III.2005 Temperaturen von bis zu −3 °C im Substrat ausgesetzt war, starb Ende März unter stetigem Massenverlust. Tiefere Frosttemperaturen führten unmittelbar zum Tod, den Larven gelang es dann nicht mehr, die C-Form einzunehmen, sondern sie lagen gestreckt und tot im Substrat.

Überschwemmungstoleranz. Sowohl die Larve als auch das Imago überlebten die siebentägige Überflutung des Substrates. Die Larve blieb in C-Form bewegungslos im Substrat. Dabei nahm sie osmotisch Wasser auf, denn ihre Körpermasse stieg von 8,6 g auf 9,92 g. Etwa zwei Tage nach Ende der Überflutung begann sie sich wieder zu bewegen und zu fressen. Parallel sank die Körpermasse wieder auf 8,73 g. Da sich die untersuchte Imago in der Puppenwiege befand, konnten ihre spezifischen Reaktionen nicht beobachtet werden. Nach dem Schlüpfen konnten keine Beeinträchtigungen festgestellt werden.

Imaginalbiometrie

Aus neun untersuchten Puppenwiegen schlüpften zwei vitale Männchen und fünf Weibchen. Larvengröße und Körpermasse der Larven unmittelbar vor dem Verpuppen im L3-Stadium variierten erheblich. Die Masse der fünf Larven, die sich zu weiblichen Imagines entwickelten, betrug 6,35 – 10,18 g, die der Imagines 2,16 – 2,26 g (= 21,2 – 35,6 % der Larvenmasse). Die entsprechenden Messungen ergaben bei den beiden Männchen Larvenmassen von 6,56 g bzw. 12,19 g, bei den Imagines 1,44 g bzw. 2,97 g (= 22,0 % bzw. 24,4 % der Larvenmasse).

Der statistische Vergleich der 165 im Rahmen dieses Projektes gefangener Imagines mit Literaturangaben (Sprecher-Übersax 2001) ergab weder Unterschiede in der mittleren geschlechtsspezifischen Körperlänge noch im Variationsbereich (ANOVA, P > 5 %; Tab. 1). Eine Hauptkomponentenanalyse der biometrischen Daten von Imagines, die entweder aus einem Eichenstock oder aus einem Kirschstock geschlüpft waren, zeigte, dass die Baumart der Brutstätte weder einen Einfluss auf die Körperlänge (Hauptkomponente 1; Eigenwert: 7,1; erklärte Varianz: 70,6 %) noch auf die körpergrößenunabhängige Form (HK 2, Eigenwert: 2,4, erklärte Varianz: 23,8 %; HK 3, Eigenwert: 0,2, erklärte Varianz: 2,2 %;) der Imagines hatte (Abb. 12). Die geschlechtsspezifischen Unterschiede in Körperlänge und Gestalt machten bei den untersuchten Hirschkäfern den größten Teil der Varianz aus.

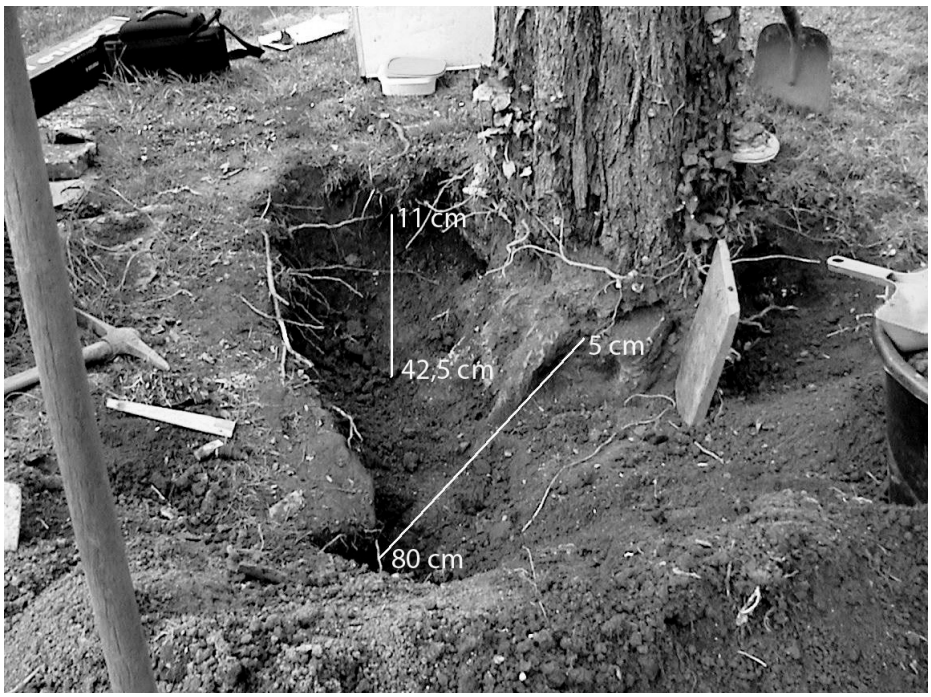


Abb. 13. Grabung an der Ostseite der Brutstätte B 2 mit Tiefen- und Entfernungsangaben.

Besiedlungsstruktur einer Brutstätte im Freiland

Alle folgenden Angaben beziehen sich auf die Brutstätte B2, einer Kirsche mit einem Stockdurchmesser von 60 cm, die im März/April 2004 teilweise ausgegraben wurde (Abb. 13). Im Bruthabitat wurden 25 Hirschkäfer-Entwicklungsstadien gefunden: Zwölf L1-Larven, 16 L2-Larven, drei L3-Larven und drei weibliche Imagines. Da unter dem Stock nicht gegraben wurde, um die Brutstätte auch in Zukunft nutzbar zu halten, wurden wahrscheinlich nicht alle vorhandenen Tiere erfasst. Die Mehrzahl der Entwicklungsstadien befand sich auf der Ostseite des Stockes und war so vom Sonnengang begünstigt. Alle Larven hielten sich stets in einem feuchten Substrat auf.

Larven wurden zwischen 11 cm bis 42,5 cm Tiefe gefunden, Imagines zwischen 27 cm und 30 cm. Die Radialdistanzen zum Stamm lagen zwischen 5 cm und 80 cm. Die Raumposition (E = Entfernung zum Stock, T = Tiefe im Substrat) unterschied sich nicht signifikant zwischen den drei unterschiedenen Larvalstadien (ANOVA, p > 5 %). Die Larven des L1-Stadiums befanden sich in einer mittleren Entfernung von 12,3 cm (10 – 15 cm) und in einer mittleren Tiefe von 19,7 cm (11 – 20 cm). Die entsprechenden Werte für Larven des L2-Stadiums betrugen E = 37,6 cm (10 – 80 cm) und T = 28,7 cm (14 – 46 cm), diejenigen für Larven des L3-Stadiums E = 26,7 cm (5 – 40 cm) und T = 22 cm (15 – 28 cm). Die Raumposition der drei gefundenen Imagines unterschied sich ebenfalls nicht signifikant von derjenigen der Larven (ANOVA, p > 5 %): E = 33,2 cm (17 – 43 cm); T = 24,8 cm (20 – 28 cm). Die Larven des L1-und L2-Stadiums saßen in der Regel dicht unter der Rinde oder in dünnen Wurzeln. Die des L3-Stadiums wurden neben Wurzeln in der Erde gefunden. Die Imagines saßen in von innen ausgeglätteten Erdhüllen.

Diskussion

Anhand von zwölf lokalisierten Eiablageorten des Hirschkäfers *Lucanus cervus* war in der Kulturlandschaft Moseltal eine quantitative Analyse der Ansprüche an potentielle Bruthabitate möglich. Trotz der Nähe von Eichenwäldern mit alten vermodernden Stöcken, die als typische Brutstätten gelten (Tochtermann 1987), bevorzugte die lokale Population Offenlandstandorte und war in bezug auf die besiedelte Baumart polyphag. Dies fanden auch Tochtermann (1992), Klausnitzer (1995), Sprecher-Uebersax (2001) und Smith (2003) in anderen Populationen in Deutschland, Schweiz und England. Somit sind nun 15 Laubbaumarten bekannt, an deren Stümpfen Hirschkäfer Eier legen. Eine von Tochtermann (1987) postulierte Bevorzugung der Eiche (*Quercus petraea/robur*) ist weder in der von uns noch in den anderen untersuchten Populationen nachweisbar. Waldbaumarten spielen keine dominierende Rolle, allerdings fanden alle Untersuchungen in stark anthropogen überformten Landschaften statt.

Die Dimension des Wurzelstockes bestimmt die Dauer, in der er als Brutstätte für Hirschkäfer nutzbar ist. Nur bei mehrjähriger kontinuierlicher Nutzbarkeit entwickelt sich die Brutstätte zu einem Treffpunkt für Hirschkäfer anderer Brutstätten und fördert so den Genaustausch innerhalb der Population (Rink & Sinsch 2008). Dies wurde bereits auf die Baumart Eiche bezogen von Tochtermann (1987) angenommen. Der notwendige Zersetzungsgrad eines Wurzelstockes für eine erstmalige Besiedlung wird in Abhängigkeit von der Baumart und den klimatischen Bedingungen nach einigen Jahren erreicht. Hirschkäfer treten immer erst im fortgeschritten Zersetzungsstadium auf (Klausnitzer 1995). Der Eiche (*Quercus petraea/robur*) kommt im Vergleich zu anderen Laubhölzern wegen ihrer höheren Zersetzungsresistenz wahrscheinlich eine besonders nachhaltige Wirkung für die Bruthabitatbereitstellung zu. Tochtermann (1992) vermutete, dass ein erhöhter Gerbsäuregehalt der Wurzel zur Untauglichkeit als Brutsubstrat führt. Dies würde für Stöcke gelten, die im Winter gefällt wurden, denn in dieser Jahreszeit ist der Gerbsäuregehalt im Wurzelstock erhöht. Gegen eine hemmende Wirkung von Gerbsäure spricht die Besiedlung von imprägnierten Eisenbahnschwellen aus Eiche (diese Untersuchung) und von imprägnierten Masten (Smith 2003).

Sonnenexponierte Offenlandschaften mit tiefgründigen Böden begünstigten die Anlage von Bruthabitaten im Untersuchungsgebiet. In England wurden 75 % aller Hirschkäfer in Gartenlandschaften beobachtet und auch die weitüberwiegende Anzahl von Brutstätten befand sich dort (Smith 2003). Auch Sprecher-Uebersax (2001) lokalisierte die Vorkommen um Basel nicht in den großen, naturnahen Wäldern, sondern in kleinen Wäldchen dicht neben besiedelten Bereichen an. Tochtermann (1992) deute die Tendenz zu Offenlandstandorten mit einem Abwandern der Hirschkäfer aus dem Wald. Wir halten dies für unwahrscheinlich, denn in den Waldgebieten des Untersuchungsgebietes war eine weitaus größere Anzahl geeigneter Bruthabitaten vorhanden als im Offenland, das dicht von Hirschkäfern besiedelt war. Aufgrund der Sonnenexposition sind die Offenlandbrutstätten in aller Regel thermisch günstiger als Waldstandorte. Somit werden geeignete Bruthabitate in thermisch ungünstigen Gebieten anscheinend solange nicht besiedelt, als wärmere Brutstätten vorhanden sind. Die hier nachgewiesene Fähigkeit, zeitweilige Überflutungen der Brutstätten zu überleben, ermöglicht eine Besiedlung der tiefgründigen skelettarmen Auebereiche, in denen stets Offenlandcharakter herrschte. Hochwasser im Moselbereich dauern äußerst selten länger als eine Woche an. Die Frostempfindlichkeit (diese Untersuchung, Tochtermann 1987) stellte im relativ warmen Moseltal keinen begrenzenden Faktor bezüglich der Standortswahl dar. In bezug auf die Ansprüche an Brutstätten ist der Hirschkäfer eher als euryök einzustufen.

Im Insektarium betrug die Dauer der Entwicklung von Zygote zu Imago drei Jahre, wobei die Imagines relativ klein waren. Die Ursache für die auch von Sprecher-Uebersax (2001) und Klausnitzer (1995) beschriebenen kleinen Imagines könnte also in einer erhöhten Entwicklungsgeschwindigkeit bei thermisch besonders günstigen Bedingungen liegen. Im Freiland mit durchweg niedrigeren Temperaturen in den Brutstätten sind in der Regel längere Entwicklungszeiten zu erwarten, laut anderer Autoren drei bis acht Jahre (Klausnitzer 1995, Zahradnik 1985, Sprecher-Uebersax 2001). Smith (2003) nennt eine Mindestentwicklungsdauer von drei Jahren. Es bleibt unklar, ob die große Variation der Körpergröße der Imagines allein eine Folge unterschiedlicher Entwicklungsdauern ist, denn auch die Qualität des Nahrungssubstrats dürfte das Größenwachstum beeinflussen.

Die Hirschkäferlarve verändert das vermodernde Holz zu einem hochwertigen Nahrungssubstrat, indem sie Kotpellets in die Gänge im Boden einbaut. Die Kotballen werden bei der Darmpassage mit Pilzen und Bakterien versetzt, die über Cellulasen verfügen und damit die Holzsubstanz vorverdauen, also eine analoge Strategie zu derjenigen des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis*; Rössler 1961, Bayon 1981). Die mehrfache Durchwanderung des Substrats ist mit Koprophagie verbunden und damit mit einer mehrfachen Darmpassage, ein Verfahren, das an Wiederkäuer erinnert. Diese mikrobielle Vorverdauung relativiert den absoluten Substratverbrauch (ca. 250 ml pro Monat, Tochtermann 1987), da mehrfach dasselbe Substrat gefressen wird. Schließlich bedeutet eine Mehrfachbesiedlung über Jahre eine kontinuierliche Verbesserung der Nahrungsqualität durch erhöhte mikrobielle Abbautätigkeit. Dieser Faktor ist für die Endgröße der Imagines vermutlich wichtiger als die Baumart der Brutstätte, denn unsere Untersuchung konnte die von Tochtermann (1992) angenommene größere Körperlänge von Imagines aus Eichenbrutstätten nicht bestätigen. Die komplexen Wechselwirkungen zwischen Entwicklungsdauer, Substratqualität und Größe der resultierenden Imagines bedarf weiterer gezielte Untersuchungen.

Literatur

Baier, P. 1996. Auswirkungen von Vitalität und Brutbaum-Qualität der Europäischen Fichte, *Picea abies*, auf die Entwicklung der Borkenkäfer-Art *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia generalis* **21** (1/2): 27–35.

Bayon, C. 1981. Ultrastructure de l'epihelium intestinal et flore parietal chez la larve xylophage d'*Oryctes nasicornis* L. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **10** (5/6): 359–371.

BNatSchG. 2002. Bundesnaturschutzgesetz vom 25. März 2002. BGBl. I S. 1193

Bookstein, F. L., Chernoff, B. C., Elder, R. L., Humphries, J. M., Jr., Smith, G. R. & Strauss, R. E. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. Philadelphia. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication **15**, 277 S.

Dettner, K., Hrsg. 2003. *Lehrbuch der Entomologie*. 2. Aufl. Fischer Verlag, Heidelberg.

Escherich, K. 1923. *Die Forstinsekten Mitteleuropas. Ein Lehr- und Handbuch, 2. Band. Spezieller Teil. Erste Abteilung. Die Urinsekten, die Geradflügler, die Netzflügler und die Käfer*. Parey, Berlin.

Emden, F. I. van 1941. Larvae of British beetles II. A key to the British Lamellicornia. *Entomologist's Monthly Magazin* **77**: 117–192.

FFH-Richtlinie 1992. Richtlinie 93/43 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tier und Pflanzen. Anhang 2, Amtsblatt EG. Nr. L 2067/vom 22.7.92

Horion, A. 1958. *Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Bd. 6, Lamellicornia*. Kommissionsverlag Buchdruckerei Aug. Feyel, Überlingen-Bodensee.

Klausnitzer, B. 1995. *Die Hirschkäfer*. Neue Brehm-Bücherei 551. Westarp-Wissenschaften, Spektrum Akademischer Verlag, Magdeburg, Heidelberg.

Neumann, V. 1996. *Der Heldbockkäfer, Vorkommen und Verhalten eines vom Aussterben bedrohten Tieres.* Alexander Antonow Verlag, Frankfurt.

Rink, M. & Sinsch, U. 2006. Habitatpräferenzen des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) in der Kulturlandschaft – eine methodenkritische Analyse. *Entomologische Zeitschrift* **116**: 228–234.

Rink, M. & Sinsch, U. 2007a. Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles (*Lucanus cervus* L.): implications for conservation. *Journal of Zoology (London)* **272**: 235–243.

Rink, M. & Sinsch, U. 2007b. Aktuelle Verbreitung des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) im nördlichen Rheinland-Pfalz mit Schwerpunkt Moseltal. *Decheniana* **160**: 171–178.

Rink, M. & Sinsch, U. 2008. Geschlechtsspezifisches Fortpflanzungsverhalten des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* (im Druck).

Roer, H. 1980. Zur Verbreitung und Bestandsdichte des Hirschkäfers *Lucanus cervus* im Rheinland (BRD). *Acta Musei Reginaehradecensis S. A Supplementum*.

Rössler, M. 1961. *Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Scarabaeidenlarven (Oryctes nasicornis L., Melolontha melolontha L.)*. Dissertation, Universität Mainz, 80 Seiten.

Sprecher-Uebersax, E. 2001. *Studien zur Biologie und Phänologie des Hirschkäfers im Raum Basel mit Empfehlungen von Schutzmassnahmen zur Erhaltung und Förderung des Bestandes in der Region*. Dissertation, Universität Basel,

Smith, M. N. 2003. *National Stag Beetle Survey 2002*. London, People's Trust for Endangered Species.

Tochtermann, E. 1987. Modell zur Artenerhaltung der Lucanidae. *Allgemeine Forstzeitschrift* **8**: 183–184.

Tochtermann, E. 1992. Neue biologische Fakten und Problematik der Hirschkäferförderung. *Allgemeine Forstzeitschrift* **47**: 308–311.

Wermelinger, B. 2004. Ecology and Management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management* **202**: 67–92.

Zahradnik, J. 1985. *Käfer Mittel- und Nordwesteuropas.* Parey, Hamburg & Berlin.

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