

Sexualpheromone und Systematik – Eine Fallstudie an Schnellkäfern (Coleoptera: Elateridae)

Von CHRISTIAN KÖNIG, JOHANNES L.M. STEIDLE und TILL TOLASCH, Stuttgart.

Mit 7 Abbildungen.

ZUSAMMENFASSUNG

Sexualpheromone spielen vor allem bei Insekten für das Auffinden sowie die Stimulation von Paarungsbereitschaft zwischen arteigenen Paarungspartnern eine bedeutende Rolle. Vom Menschen werden Sexualpheromone bislang fast ausschließlich für die gezielte biologische Bekämpfung von Schädlingen eingesetzt. Darüber hinaus sind Sexualpheromone häufig auch gut dazu geeignet, um Aussagen über den Artstatus eines Taxons zu treffen. Dies liegt daran, dass sie meist artspezifisch sind und sich Taxa mit unterschiedlichen Sexualpheromonen nicht finden können bzw. sich nicht miteinander paaren. In dieser Arbeit wird die Bedeutung von Sexualpheromonen für die Systematik anhand von Schnellkäfern des Tribus Pomachiliini gezeigt. Dabei konnten aufgrund unterschiedlicher Sexualpheromone neue Arten identifiziert sowie die Artspezifität der eingesetzten Sexualpheromone in Freilandtests auf der Schwäbischen Alb, im Schwarzwald sowie in Rheinland-Pfalz und dem Saarland gezeigt werden. Neben der Bedeutung für die Alpha-Taxonomie wird außerdem auf die höhere Systematik bei Schnellkäfern auf Basis der unterschiedlichen chemischen Pheromongruppen eingegangen.

Schlüsselworte: Pheromone, Artspezifität, Schnellkäfer, Elateridae, Kommunikation, Chemie, Taxonomie, Systematik.

ABSTRACT

Sex pheromones play a major role in attracting and finding mating partners of the same species – especially among insects. Until now this species specific communication is used by humans mainly for specific biological pest control. However, due to the species specificity and the correlated reproductive isolation between species with different sex pheromones, they also allow to make statements on the species status of taxa. This paper highlights the significance of sex pheromones for systematics, exemplarily using click beetles of the tribe Pomachiliini. Due to differences in the sex pheromones and their species specificity, new species could be identified in the Swabian Alb, the Black Forest, as well as in Rhineland-Palatinate, and the Saarland. In addition to the meaning for alpha-taxonomy, the importance for higher systematic taxonomy in click beetles based on different chemical pheromone groups is presented.

Keywords: Pheromones, species specificity, click beetles, Elateridae, communication, chemistry, taxonomy, systematics.

1. EINLEITUNG

1.1 Sex, Kommunikation und Pheromone

Die sexuelle Fortpflanzung ist für die Evolution vieler Organismen von zentraler Bedeutung. Allerdings ist die sexuelle Reproduktion, im Vergleich zur asexuellen Fortpflanzung, mit erheblichen Kosten und Gefahren verbunden (DALY 1978): Es muss ein Paarungspartner gefunden und zur Paarung stimuliert werden (z.B. TINBERGEN 1952), und auch die Paarung selbst erfordert Zeit und Energie. Zusätzlich müssen bei vielen Arten Ressourcen dafür aufgebracht werden, den Partner an sich zu binden (z.B. SPARKES 1996) und die (weitere) sexuelle Reproduktion zu sichern (CLUTTON-BROCK 1989; GIRARD-BUTTOZ 2014). Auch der intraspezifische Wettkampf um Paarungspartner kann mit erheblichen Kosten verbunden sein (CLUTTON-BROCK 1979). Bei manchen Arten bezahlen Paarungspartner die Paarung mit dem Leben, sei es durch den eigenen Partner (z.B. SCHWARTZ 2014; SCHNEIDER 2014) oder durch die eingeschränkten Verteidigungsmöglichkeiten während der Paarung gegen Fraßfeinde (z.B. WING 1988). Zusätzlich können bei Paarungen Krankheitserreger wie Bakterien und Viren, aber auch Parasiten übertragen werden (SATTERWHITE 2013). Dazu kommt, dass selbst bei erfolgreicher sexueller Reproduktion nur 50 % des eigenen Erbgutes an die Nachkommen weitergegeben werden (MAYNARD SMITH 1978).

Angesichts der Tatsache, dass die sexuelle Fortpflanzung so weit verbreitet ist, müssen trotz dieser Kosten und Gefahren die Vorteile gegenüber einer asexuellen Fortpflanzungsstrategie überwiegen. Diese bestehen einmal darin, dass schon vor der eigentlichen Paarung eine Selektion der am besten angepassten Paarungspartner erfolgt. Darüber hinaus kommt es durch die Rekombination der Gene (also die Neuordnung des genetischen Materials bzw. den Austausch von Allelen) zu neuen Gen- und Merkmalskombinationen (FISHER 1930; MÜLLER 1932). Zusätzlich zu auftretenden Mutationen ist dies die Triebfeder der genetischen Variabilität (BURT 2000). Populationen können so schneller auf sich ändernde Umweltbedingungen reagieren und neue Habitate erschließen. Ebenso wird die Koevolution bzw. Anpassung von Beute/Wirten auf ihre Prädatoren/Parasiten/Krankheitserreger beschleunigt (RIDLEY 1995; HAMILTON 1990; BIRSELL & WILLS 2003). Bei einer Selbstfertilisierung kann dies nur über Mutationen und eine hohe Anzahl an Nachkommen mit kurzer Generationszeit erreicht werden.

1.1.1 Partnerfindung

Innerhalb sich sexuell reproduzierender Fortpflanzungsgemeinschaften kommen noch weitere evolutionäre Faktoren ins Spiel. So ist jeder Paarungspartner bestrebt, seine Kosten für die maximale Anzahl an Nachkommen möglichst gering zu halten, was wiederum zu unterschiedlichsten Anpassungen geführt hat. Eine Möglichkeit ist beispielsweise, dass ein Partner sich stationär in einem geeigneten Habitat aufhält, sich also kaum bewegt und auf einen Paarungspartner wartet. Extreme Beispiele für diese Strategie sind die Weibchen der *Stylopodia* (z.B. KATHIRITHAMBY 2009) und *Psychidae* (z.B. EBERT 1993). Eine Anlockung des

Partners erfolgt durch visuelle (z.B. Paradiesvögel, Buntbarsche), akustische (z.B. Heuschrecken, Singvögel, Frösche) oder chemische Signale (z.B. Großteil der Insekten). Um auch hier Kosten auf Seiten des Senders einzusparen, werden Signale verwendet, welche mit möglichst geringem Aufwand ein Maximum an arteigenen Partnern anlocken, also artspezifisch sind. Der Empfänger solcher Signale wiederum sollte möglichst effektiv diese Signale wahrnehmen und den Sender vor seinen innerartlichen Konkurrenten lokalisieren können. Durch solch ein System wird derjenige Partner bevorzugt, der den Signalgeber besonders schnell findet: Es kommt also zur Partnerwahl bei der auch die irrtümliche Paarung mit ungeeigneten Partnern einer anderen Art verhindert wird, die in der Regel zu keinen oder nur zu sterilen Nachkommen führt.

1.1.2 Kommunikation

Es muss also eine Kommunikation zwischen potenziellen Partnern stattfinden. Die älteste Form der Kommunikation erfolgt dabei mittels chemischer Signale (z.B. MÜLLER & FRINGS 2004), sogenannter Semiochemikalien (LAW & REGNIER 1971). Dies sind chemische Botenstoffe, welche im Gegensatz zu Hormonen nicht im Körper des produzierenden Organismus agieren, sondern nach außen abgegeben werden und eine Reaktion bei anderen Organismen bewirken. Dabei werden Allelochemikalien, welche zwischen Arten wirken (WHITTAKER 1970a, 1970b) von Pheromonen unterschieden, welche innerartlich agieren (KARLSON & BUTENANDT 1959; KARLSON & LUSCHER 1959). Letztere können – je nach ihrer Wirkungsweise – in zwei Klassen unterteilt werden (WILSON & BOSSERT 1963): Primer-Pheromone bewirken eine physiologische Veränderung beim Empfänger (z.B. LEONCINI 2004), wohingegen Releaser-Pheromone beim Empfänger zu einer Verhaltensänderung führen (z.B. YAMBEM 1999).

1.1.3 Sexualpheromone

Pheromone, die zur Partnerfindung und zur Kommunikation zwischen potenziellen Paarungspartnern eingesetzt werden und eine zur Paarung führende Verhaltensänderung beim Empfänger bewirken, werden als Sexualpheromone (JUTSUM & GORDON 1989) bezeichnet. Der erste chemische Nachweis eines Sexualpheromons gelang ADOLF BUTENANDT und seinen Mitarbeitern (1959), nachdem sie in fast 20-jähriger Arbeit aus über 500.000 weiblichen Seidenspinnern (*Bombyx mori*) schließlich 12 mg eines Stoffes extrahierten, aufreinigten und dessen hohe Aktivität auf die Männchen nachwies. Diesen Stoff nannten sie Bombykol. Durch empfindlichere und genauere Analysemethoden (beispielsweise durch gekoppelte Gaschromatographie/Massenspektrometrie (GC/MS)) genügt heute in manchen Fällen ein einziges Individuum, um Sexualpheromone zu identifizieren. Früher war man auf große Mengen an Versuchstieren angewiesen. Um dies zu gewährleisten, waren eine leichte Zugänglichkeit, kurze Zuchtzeiten im Labor und die Möglichkeit von relativ einfach durchzuführenden Verhaltensexperimenten notwendig. Dies trifft vor allem auf Insekten zu: Bis 2010 beschäftigt sich ca. 90 % der einschlägigen Literatur mit Pheromonen

von Insekten (DORY 2010). Ein weiterer Grund ist der praktische Nutzen, vor allem von Aggregations- und Sexualpheromonen, in der biologischen Schädlingsbekämpfung (HOWSE 1998; WITZGALL 2010). Aber auch die Tatsache, dass vor allem im Insektenreich die Partnerfindung über Sexualpheromone vermittelt wird (WYATT 2014), erklärt die vergleichsweise hohe Anzahl an Publikationen über Insektenpheromone.

1.2 Sexualpheromone und Artbildung

Pheromone sind also artspezifisch, und es sollte eine starke stabilisierende Selektion auf dem Sender wie auch auf dem Empfänger liegen (BAKER 1989; CARDE & BAKER 1984; BUTLIN & TRICKETT 1997). Auf der anderen Seite lässt sich beobachten, dass nahe verwandte Arten sehr ähnliche Pheromone besitzen, und es wird vermutet, dass die Veränderung von Sexualpheromonen zur Artbildung führen kann. Daher stellt sich die Frage, wie sich ein artspezifisches Signal ändern und im Folgenden auch durchsetzen kann (dazu auch SYMONDS & ELGAR 2008)? Zur Beantwortung dieser Frage gibt es zwei Hypothesen. Während der erste von einer allmählichen Veränderung in kleinen Schritten ausgeht (Gradualismus), bei der sich nach und nach sowohl die Zusammensetzung des Pheromons verändert, z. B. auch durch Verschiebungen im Verhältnis der Einzelkomponenten bei Gemischen, als auch die Reaktion der wahrnehmenden Geschlechtspartner, nimmt der Punktualismus (Saltational) sprunghafte Änderungen der Pheromone an (z. B.: SYMONDS & ELGAR 2004; SEYMONDS 2009).

Es wäre ebenfalls denkbar, dass zufällig neue Komponenten gebildet werden, welche anfangs keine Wirkung als Pheromone besitzen, im Laufe der Zeit jedoch bei einzelnen Empfängern eine bessere Detektion zulassen und sich somit auch in zukünftigen Generationen durchsetzen können (NIEHUIS 2013). Hierbei könnten die neuen Komponenten auch sehr unterschiedlich zu den bisher verwendeten sein, solange die etablierten, wirksamen Komponenten zunächst noch vorhanden sind. Wenn dann bei einem Teil der Population eine Präferenz für die neuen Botenstoffe entsteht und die alten ersetzt werden können, kann es zu einer Aufspaltung der Population kommen, die letztendlich zur Entstehung neuer Arten führen kann. Für diese Hypothese spricht, dass Pheromone oft aus mehreren Komponenten bestehen.

Aufgrund ihrer Artspezifität können Pheromone im Rahmen von taxonomischen Studien auch als Merkmal zur Identifizierung von Arten genutzt werden (TOLASCH. 2013; KÖNIG 2015). Durch die Artspezifität der Sexualpheromone ist auch eine Paarung zwischen verwandten Arten mit unterschiedlichen Sexualpheromonen nahezu vollständig ausgeschlossen: Zum einen finden sich Männchen und Weibchen aus Arten mit unterschiedlichen Sexualpheromonen nicht und zum anderen lösen Sexualpheromone zwischen Individuen verschiedener Arten kein Verhalten aus, welches zur Paarung führen würde. Populationen mit verschiedenen Sexualpheromonen sind also nach dem „Biologischen Artkonzept“ (MAYR 1942, 1963, 2000) getrennt, da sie reproduktiv voneinander isoliert sind.

2. SCHNELLKÄFER UND SEXUALPHEROMONE

Mit über 400 Gattungen und beinahe 10.000 beschriebenen Arten sind Schnellkäfer (Elateridae) eine außer an den Polregionen überall auf der Welt vorkommende und diverse Käferfamilie (COSTA 2010). Die Hälfte aller Gattungen und etwa 3.500 Arten (CALDER 1998) werden der Unterfamilie Elaterinae LEACH zugeordnet. Dazu gehören die Triben Adrastini CANDÈZE, Agriotini CHAMPION, Ampedini GISTEL, Dicrepidini CANDÈZE, Elaterini LEACH, Melanotini CANDÈZE, Odontonychini GIRAD, Physorhinini CANDÈZE und Pomachiliini CANDÈZE (GIRARD 1972; HAYEK 1990; COSTA 2010). Als gemeinsames Merkmal (eigene Beobachtung) besitzt diese Unterfamilie ein paariges Reservoir für Sexualpheromone (IVASTSCHENKO & ADAMENKO 1980; BORG-KARLSON 1988; MERIVEE & ERM 1993). Durch das Herausziehen des Ovipositors lassen sich die Reservoirs freilegen (Abbildung 1) und herauspräparieren, was die Untersuchung von Sexualpheromonen gerade in dieser Gruppe einfach macht. Anschließend können die Sexualpheromone mittels gekoppelter GC/MS beinahe im Reinzustand analysiert werden. Daher ist es auch nicht verwunderlich, dass alle bisher bekannten Sexualpheromone von Schnellkäfern aus der Unterfamilie der Elaterinae, und hier überwiegend aus dem Tribus Agriotini kommen (TÓTH 2013), welcher mehrere gefürchtete Agrarschädlinge beinhaltet. Die Kenntnis der Sexualpheromone dieser Schädlinge ist daher auch von ökonomischem Interesse.

Anwendung finden Pheromone außer in der erwähnten Schädlingsbekämpfung auch immer mehr in Naturschutzprogrammen zum Nachweis seltener und/oder kryptisch lebender Insekten. So konnte durch die Identifikation von 7-Methyloctyl-(Z)-(4)-decenoat als Sexualpheromon beim Feuerschmied *Elater ferrugineus* durch TOLASCH (2007) diese selten und kryptisch vorkommende Schnellkäferart an vielen Standorten nachgewiesen werden, an denen Nachweislücken bestanden oder die Tiere als ausgestorben galten (u. a. TOLASCH 2007 für Süddeutschland; ZAULI 2014 für Italien; THOMAS 2015 für Belgien; KADEJ 2015 und OLEKSA 2015 für Polen; SVENSSON 2012, MUSA 2013 und ANDERSSON 2014 für Schweden).

3. DIE ARTSPEZIFITÄT VON SEXUALPHEROMONEN IM TRIBUS POMACHILIINI

Der Tribus Pomachiliini CANDÈZE, 1859 innerhalb der Elaterinae setzt sich in der paläarktischen Region aus den Gattungen *Betarmon* KIESENWETTER, 1858, *Idiotarmon* BINAGHI, 1940, *Idolus* DESBROCHERS DES LOGES, 1875, *Idotarmonides* AGAJEV, 1985, *Isidus* MULSANT & REY, 1875 und *Parabetarmon* ÔHIRA, 1970 zusammen. In Deutschland kommen ausschließlich die Arten *Betarmon bisbimaculatus* (FABRICIUS, 1803) sowie *Idolus picipennis* (BACH, 1852) vor. Auf diese beiden Arten soll im Folgenden näher eingegangen werden, speziell im Hinblick auf ihre Kommunikation mittels Sexualpheromonen.

3.1 Die Gattung *Idolus*

Das Verbreitungsgebiet von *I. picipennis* erstreckt sich von Spanien im Westen bis zur Ukraine im Osten und von Italien/Griechenland im Süden bis in die Mittelge-

birge Deutschlands im Norden (HORION 1953; CATE 2007; JARZABEK-MÜLLER 2013). Die Imagines sind ca. 4,5 bis 6,5 mm lang und haben den typischen schlanken Schnellkäfer-Habitus. Auf den ersten Blick sind sie leicht mit kleinen *Agriotes*-Arten (z.B. *A. pallidulus*) oder mit Vertretern der Gattung *Adrastus* zu verwechseln. Die Tiere sind schwarz oder schwarz/braun und die Elytren sind sehr variabel gefärbt. Bei vielen Exemplaren sind sie komplett schwarz, während andere Exemplare gelb/orangene Flecken an der Elytrenbasis besitzen (Abbildung 2). Diese Flecken können sich in ihrer Größe und Ausprägung unterscheiden und sich als Band bis zum Ende der Elytren ausdehnen oder nur vorne oder jeweils vorne und am Ende der Elytren ausgeprägt sein. Im Allgemeinen ist dieses Merkmal bei den Weibchen stärker ausgeprägt als bei den Männchen (LOHSE 1979; LAIBNER 2000). Diese Variabilität hat in der Vergangenheit innerhalb der Gattung *Idolus* zu sieben weiteren Artbeschreibungen für die paläarktische Region geführt. Letztendlich wurden jedoch alle unter dem Namen *I. picipennis* synonymisiert (CATE 2007).

In Europa ist diese stenotope, thermophile sowie arboricole Art (KOCH 1990) relativ selten und hat eine verstreute Verbreitung vorzugsweise auf Felsköpfen und Blockhalden in Gebirgen und Mittelgebirgen. In manchen Ländern taucht sie in den Roten Listen als gefährdet auf (z.B. Deutschland: GEISER 1998). Die Imagines können mittels eines Klopfschirmes von Ende April bis Anfang August (je nach Höhenlage), mit Höhepunkt im Mai/Juni, von Sträuchern und Bäumen geklopft werden (Abbildung 3). Über die Entwicklung ist kaum etwas bekannt, jedoch können die Larven aus dem den Steinen aufliegenden Material gesiebt werden (eigene Beobachtung). Ebenso können adulte Käfer schon im Frühjahr im gleichen Habitat aus eben diesem Substrat herausgesiebt werden. Die Überwinterung scheint demnach als Imago zu erfolgen.

Die erste Identifikation eines Sexualpheromons innerhalb der Gattung *Idolus* gelang TOLASCH et al. (2013), indem (1) die Sexualpheromonreservoirie der Weibchen isoliert, (2) die darin befindlichen Komponenten mittels gekoppelter GC/MS Analyse identifiziert, (3) die identifizierten Komponenten im Labor synthetisch hergestellt und (4) diese im Freiland mit Pheromonfallen auf ihre Aktivität als Sexualpheromon getestet wurden (hierzu auch BUTENANDT 1961). Dabei stellte sich heraus, dass die identifizierten Komponenten Nerylhexasanoat sowie Neryloctanoat, sowohl in ihrem natürlichen Mischungsverhältnis (1:9), wie auch nur die Hauptkomponente Neryloctanoat allein, hoch attraktiv auf die arteigenen Männchen am untersuchten Standort, der Posthalde bei Hinterzarten, wirkten (TOLASCH 2013). Demgegenüber konnten an einem zweiten Standort, dem „Mädlesfels“ bei Pfullingen (Abbildung 4), keinerlei Männchen mittels der Sexualpheromone gefangen werden, obwohl das Vorhandensein der Art durch Handfänge nachgewiesen worden war. Eine Analyse der am Mädlesfels gefangenen Weibchen (TOLASCH 2013) zeigte, dass dort die Neryl-Ester im Pheromon fehlten und stattdessen Geranylhexanoat sowie verschiedene Farnesyl-Ester vorhanden waren (TOLASCH 2013). Ausschließlich diese Substanzen erwiesen sich als attraktiv für diese Männchen (TOLASCH 2013). Offenbar besitzen die beiden Populationen unterschiedliche Sexualpheromone. Dies bedeutet, dass es sich um

zwei verschiedene Arten handeln muss. Abgleiche mit der Originalbeschreibung von BACH (1852) zeigen, dass die zweite Art vom Mädlesfels der Art *I. picipennis* entspricht.

Ein weiteres Sexualpheromon innerhalb dieser Gruppe konnte in einer Population vom Standort Taben-Rodt in Rheinland-Pfalz (Abbildung 6) nachgewiesen werden (KÖNIG 2015). Die Weibchen dieser Population verwenden Geranylhexanoat sowie Geranyloctanoat (im Verhältnis 1:9), welche auf die dort vorkommenden Männchen ebenfalls hoch attraktiv wirken. In Freilandtests an Standorten, an denen entweder nur eine Art (Saarsteilhänge bei Taben-Rodt in Rheinland-Pfalz; Mädlesfels und Schönberg bei Pfullingen auf der Schwäbischen Alb; Posthalde im Schwarzwald) oder zwei Arten syntopisch vorkommen (Schwarzahalden und Rappenfels bei Brenden im Schwarzwald; Blockhalden am Saarhölzbach bei Mettlach im Saarland) (Abbildung 5), wurden neben den art-eigenen auch die artfremden Sexualpheromon-Mischungen angeboten. Dabei konnten die Artspezifität der jeweiligen Sexualpheromone und somit auch die reproduktive Isolation zwischen den drei Pherospecies gezeigt werden.

3.2 Die Gattung *Betarmon*

Die Schnellkäferart *Betarmon bisbimaculatus* (FABRICIUS, 1803) kommt in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet von N/W Spanien bis in den Nahen Osten nur spärlich (REITTER 1870; REITTER 1911) und sehr lokal vor (HORION 1953). Durch ihre einzigartige zweifarbige Färbung der Elytren sowie des Pronotums können die ca. 4 bis 6 mm kleinen Käfer leicht von ähnlichen Arten wie *Dalopius marginatus* (LINNAEUS, 1758) oder *Agriotes acuminatus* (STEPHENS, 1830) unterschieden werden. In den Roten Listen gilt die Art als gefährdet (z. B. Deutschland: GEISER 1998), kritisch gefährdet (z. B. Karpaten: WITKOWSKI 2003) oder sogar als ausgestorben (z. B. Sachsen-Anhalt: DIETZE 2004). Für Baden-Württemberg wurden zwischen 1950 und 2000 lediglich zwei Belege gemeldet (FRANK & KONZELMANN 2002).

Aufgrund ihrer Seltenheit ist nur sehr wenig über die Ökologie, Biologie und Entwicklung bekannt. Die Imagines sind stenotop, praticol sowie arboricol und werden am ehesten in Feuchtgebieten oder entlang von Flüssen an *Salix* L. und *Populus* L. gefunden (REDTENBACHER 1872; REITTER 1911; HORION 1953; LOHSE 1979; LAIBNER 2000, KOCH 1990). Während ihrer Flugzeit von Juni bis Juli findet man die Art überwiegend gegen Nachmittag und in der Dämmerung (LOHSE 1979 und eigene Beobachtungen).

Nach intensiver Suche und mehreren Fehlversuchen konnten im Jahr 2013 bei Burkheim am Kaiserstuhl insgesamt 4 weibliche *B. bisbimaculatus* gefangen werden. Bei der Analyse der Sexualpheromonreservoire konnten Nerylhexanoat, Neryloctanoat sowie Neryldecanoat (3:1:6) identifiziert werden (KÖNIG 2016). Im darauffolgenden Jahr wurde mittels Pheromonfallentests gezeigt, dass diese Substanzen im natürlichen Mischungsverhältnis stark attraktiv auf die Männchen wirken, jedoch auch die Einzelkomponente Nerylhexanoat eine, wenn auch geringere, Attraktivität besitzt. Neryloctanoat und Neryldecanoat waren, als Einzelkomponente eingesetzt, nicht attraktiv (KÖNIG 2016).

4. DIE BEDEUTUNG VON SEXUALPHEROMONEN FÜR DIE TAXONOMIE UND SYSTEMATIK

Durch die Artspezifität der Sexualpheromone kann eine Paarung von Individuen unterschiedlicher Arten praktisch ausgeschlossen werden. Zum einen finden sich die Partner nicht, und zweitens lösen Sexualpheromone zwischen Individuen verschiedener Arten kein Verhalten aus, welches zur Paarung führen würde. Somit ist die reproduktive Isolation gezeigt, und die Arten können nach dem „Biologischen Artkonzept“ definiert und unterschieden werden. Damit sind die Sexualpheromone den häufig genutzten taxonomischen Methoden, wie beispielsweise morphologischen Untersuchungen, aber auch dem sogenannten „DNA-Barcoding“, überlegen. Sie zeigen nicht nur Unterschiede auf, sondern zeigen an, dass eine Isolationsbarriere existiert.

Da Arten, bei denen die Partnerfindung sowie -erkennung durch Sexualpheromone getriggert wird, keine alternativen Mechanismen benötigen, um kostspielige Fehlpaarungen zu vermeiden, sollte kein Selektionsdruck auf der Evolution weiterer Isolationsbarrieren liegen. Es wird deshalb vermutet, dass kryptische Arten gerade bei solchen Taxa vorkommen, die Sexualpheromone verwenden (MAYR 1963). Wie erwähnt ist dies gerade bei Insekten der Fall. Es wird deshalb innerhalb der Insekten mit zahlreichen, bisher unentdeckten Arten gerechnet.

4.1 Pheromonsystematik innerhalb der Pomachiliini

In den zuvor dargestellten Arbeiten konnten die Sexualpheromone von *B. bisbimaculatus*, *I. picipennis*, sowie von zwei weiteren, bisher unbekanntenen Arten identifiziert werden. Aufgrund der gezeigten Artspezifität der Sexualpheromone sowie des teilweise syntopischen Vorkommens bestehen keine Zweifel an der taxonomischen Stellung dieser neu entdeckten Taxa als Arten. Darüber hinaus zeigen die Arbeiten, dass innerhalb der Pomachiliini sehr ähnliche Komponenten als Sexualpheromon verwendet werden, teilweise sogar gleiche Komponenten in den unterschiedlichen Arten (Abbildung 7). Davon ausgehend, dass die Art *B. bisbimaculatus* die Außengruppe zu den drei untersuchten Arten der Gattung *Idolus* darstellt, lässt sich die Hypothese formulieren, dass Pheromone aus Neryl-Estern innerhalb der Gruppe ursprünglich sind und sich die neue *Idolus* Art aus dem Schwarzwald in einer ersten Aufspaltung von den zwei übrigen *Idolus* Arten abgetrennt hat. Die neue *Idolus* Art aus Rheinland-Pfalz und dem Saarland verwendet Geranyl-Ester, die zusätzlich zu Farnesyl-Estern auch bei der Art *I. picipennis* vorkommen (Abbildung 7). Das aus Sexualpheromonen als phylogenetischen Merkmalen resultierende Kladogramm (Abbildung 7) deckt sich mit vorläufigen Analysen und Stammbaumberechnungen anhand von Kerngenen (eigene Daten). Interessanterweise konnten bei mitochondrialen Genen keine Unterschiede zwischen *I. picipennis* sowie *I. nov. sp.* aus dem Schwarzwald gefunden werden (eigene Daten). Dies hebt die Bedeutung von Sexualpheromonen in Bezug auf ihre Anwendbarkeit in taxonomischen Fragestellungen nochmals hervor.

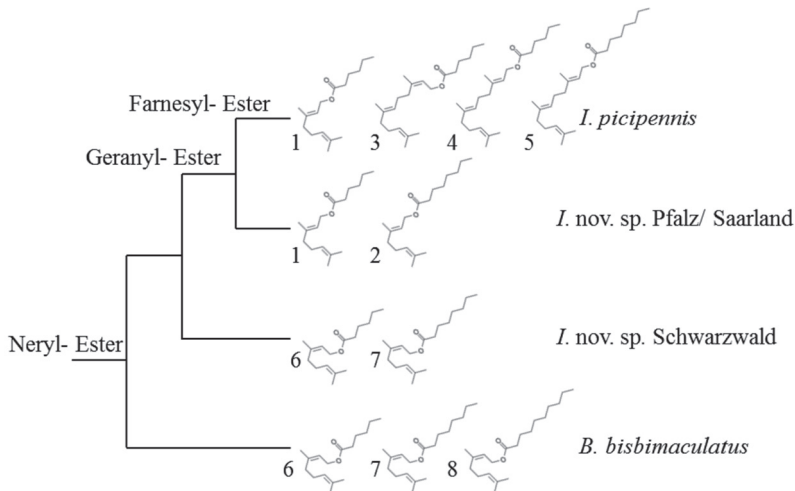


Abb. 7: Hypothetische Phylogenie der analysierten Pomachiliinae: *I. picipennis* sowie *I. nov. sp. Pfalz/Saarland* verwenden Geranylester (1 und 2). Zusätzlich zu den Geranylestern verwendet die Art *I. picipennis* Farnesylester (3–5). *B. bisbimaculatus* sowie *I. nov. sp. aus dem Schwarzwald* verwenden Neryltester (6–8). 1: Geranylhexanoat, 2: Geranyloctanoat, 3: (*Z,E*) Farnesylhexanoat, 4: (*E,E*) Farnesylhexanoat, 5: (*E,E*) Farnesyl-octanoat, 6: Nerylhexanoat, 7: Neryl-octanoat, 8: Neryl-decanoat.

4.2 Sexualpheromone, Taxonomie und Systematik bei Schnellkäfern

In vorangegangenen Arbeiten konnte gezeigt werden, dass die Strukturmerkmale der weiblichen Sexualpheromone bei Schnellkäfern mit der Zugehörigkeit der Arten zu höheren Taxa wie Gattungen oder Unterfamilien verbunden sind (TOLASCH 2007; 2008; 2010). Vertreter der Elaterini produzieren verzweigte Iso-methylester, welche Säuren mit einer geraden Anzahl an Kohlenstoffatomen beinhalten, z.B. 7-Methyloctyl (*Z*)-4-decenoat in *Elater ferrugineus* LINNAEUS, 1758 (TOLASCH 2007). Die nahverwandte Gattung *Sericus* (ESCHSCHOLTZ, 1829) verwendet diese Verbindungen ebenso als Sexualpheromon (TOLASCH, unpubl.). Der Tribus Melanotini verwendet hingegen unverzweigte Ester von Alkoholen mit 12 und 14 Kohlenstoffatomen (TAMAKI 1986; 1990). Die Triben Agriotini und Pomachiliini lassen sich jedoch aufgrund ihrer Sexualpheromonkomponenten nicht voneinander abgrenzen. Beide Triben verwenden sowohl Geranyl-, Neryl- wie auch Farnesyl-Ester. Dies spiegelt auch die Larvalmorphologie wieder, bei der diese beiden Gruppen zusammen behandelt werden (DOLIN 1978; KLAUSNITZER 1994). Ob es sich bei diesen beiden Gruppen tatsächlich um zwei getrennte Triben handelt, muss durch DNA-Sequenzanalysen geklärt werden.

5. SCHLUSSFOLGERUNG

Die vorgestellten Arbeiten demonstrieren beispielhaft den Nutzen von Sexualpheromonen als wichtiges Merkmal für Taxonomie und Systematik. Ihre Analyse stellt eine sehr sensitive und sichere Methode dar, um Arten zu definieren und voneinander zu unterscheiden. Daher plädieren die Autoren für eine Ausweitung der Sexualpheromon-Forschung, speziell vor dem Hintergrund einer Integrativen Taxonomie (DAYRAT 2005; PADIAL 2010; SCHLICK-STEINER 2010), um den taxonomischen Status von kryptischen Arten zu verifizieren und die phylogenetische Position sowie Evolution verschiedener Taxa besser aufklären zu können. Die Forschung an Pheromonen kann damit einen wichtigen Beitrag zur Biodiversitätsforschung leisten. Darüber hinaus kann durch den Einsatz von Pheromonfallen eine deutlich größere Anzahl an Tieren einer bestimmten Art gefangen werden, als dies mit bewährten Methoden bislang möglich war (KÖNIG 2016). Dadurch kann in Gruppen oder Artkomplexen, welche morphologisch kaum zu trennen sind, gezielt nach zusätzlichen morphologischen Merkmalen zur Unterscheidung gesucht werden. Ohne die Kenntnis der Sexualpheromone wäre dies zwar theoretisch, z. B. auch mit Hilfe molekularer Daten, möglich, praktisch fehlt hier aber der Nachweis der reproduktiven Isolation, um mit diesem Merkmal Taxa nach Arten (definiert nach dem Biologischen Artkonzept, MAYR 1942) auftrennen zu können.

DANKSAGUNG

CHRISTIAN KÖNIG dankt der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, allen voran Herrn WALTER SCHALL, für die Verleihung des Walter-Schall-Preises. Das Preisgeld wurde und wird zur taxonomischen, systematischen sowie evolutiven Erforschung von Schnellkäfern mit dem Schwerpunkt Südwestdeutschland, speziell im Hinblick auf die eingesetzten Sexualpheromone, verwendet. Die durchgeführten Arbeiten wurden außerdem finanziell durch das Landesgraduiertenförderungs-Programm des Ministeriums für Wissenschaft, Forschung und Kunst Baden-Württemberg sowie strukturell durch das Institut für Zoologie der Universität Hohenheim sowie das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart gefördert.

LITERATUR

- ANDERSSON, K., BERGMAN, K.-O., ANDERSSON, F., HEDENSTRÖM, E., JANSSON, N., BURMAN, J., WINDE, I., LARSSON, M. C. & P. MILBERG (2014): High-accuracy sampling of saproxylic diversity indicators at regional scales with pheromones: The case of *Elater ferrugineus* (Coleoptera, Elateridae). – *Biol. Conserv.*, **171**: 156–166.
- BACH, M. (1852): Käferfauna für Nord- und Mitteldeutschland, mit besonderer Rücksicht auf die preussischen Rheinlande. Zweiter Band. Lieferung 3. 6+148 S. – Coblenz (J. Hölscher).
- BAKER, T. C. (1989): Sex pheromone communication in the Lepidoptera: New research progress. – *Experientia*, **45**: 248–262.

- BIRDSELL, J.A. & C. WILLS (2003): The evolutionary origin and maintenance of sexual recombination: A review of contemporary models. – *Evol. Biol.*, **33**: 27–138.
- BORG-KARLSON, A.-K., AGREN, L., DOBSON, H. & G. BERGSTRÖM (1988): Identification and electroantennographic activity of sex-specific geranyl esters in an abdominal gland of female *Agriotes obscurus* (L.) and *A. lineatus* (L.) (Coleoptera, Elateridae). – *Experientia*, **44**: 531–534.
- BURT, A. (2000): “Perspective: sex, recombination, and the efficacy of selection – was Weismann right?”. – *Evolution*, **54**(2): 337–351.
- BUTENANDT, A., BECKMANN, R. & D. STAMM (1959): Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners. – *Z. Naturforsch. Pt. B*, **14**: 283–284.
- BUTENANDT, A., RÜDIGER, B. & E. HECKER (1961): Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners, I. Der biologische Test und die Isolierung des reinen Sexuallockstoffes Bombykol. – *H.-S.Z. Physiol. Chem.*, **324**: 71–83.
- BUTLIN, R.K. & A.J. TRICKEIT (1997): Can population genetic simulations help to interpret pheromone evolution? – In: CARDÉ, R.T. & A.K. MINKS (Hrsg.): *Insect Pheromone Research: New Directions*: S. 548–562. – London (Chapman & Hall).
- CALDER, A.A. (1998): Coleoptera: Elateroidea. – In: WELLS, A. (Hrsg.): *Zoological Catalogue of Australia*: 248 S. – Melbourne (CSIRO Publishing).
- CARDÉ, R.T. & T.C. BAKER (1984): Sexual communication with pheromones. – In: BELL, W.J. & R.T. CARDÉ (Hrsg.): *Chemical Ecology of Insects*: S. 355–383. – London (Chapman & Hall).
- CATE, P.C. (2007): Elateridae. – In: LÖBL, I. & A. SMETANA (Hrsg.): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 4: S. 89–209. – Stenstrup (Apollo Books).
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D., GIBSON, R.M. & F.E. GUINNESS (1979): The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). – *Anim. Behav.*, **27**(1): 211–225.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1989): Mammalian mating systems. – *P.R. Soc. B*, **236**: 339–372.
- COSTA, C., LAWRENCE, J.F. & P. ROSA (2010): 4.7. Elateridae Leach, 1815. – In: LESCHEN, R.A.B., BEUTEL, R.G. & J.F. LAWRENCE (Hrsg.): *Handbook of Zoology*. Vol. 2, Coleoptera: S. 75–103. – Berlin/New York (Walter de Gruyter).
- DALY, M. (1978): The Cost of Mating. – *The Am. Nat.*, **112**(986): 771–774.
- DAYRAT, B. (2005): Towards integrative taxonomy. – *Biol. J. Linn. Soc.*, **85**: 407–415.
- DIETZE, R. (2004): Rote Liste der Schnellkäfer (Coleoptera: Elateridae) des Landes Sachsen-Anhalt. – *Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen Anhalt*, **39**: 318–322.
- DOLIN, W.G. (1978): Opredelitel licinok zukov – scelkunov fauna SSSR. – Kiew (Urozaj).
- DOTY, R. (2010): *The Great Pheromone Myth*. 296 S. – Baltimore (Johns Hopkins University Press).
- FISHER, R.A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. 306 S. – Oxford (Clarendon Press).
- EBERT, G., ESCHE, T., HERRMANN, R., HOFMANN, A., LUSSI, H.G., NIKUSCH, I., SPEIDEL, W., STEINER, A. & J. THIELE (1993): *Die Schmetterlinge Baden Württembergs*. Band 3, Nachtfalter I. 518 S. – Stuttgart (Ulmer Verlag).
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dyna-*

- mischer und historischer Sicht (= UTB für Wissenschaft. Große Reihe. Band 8104). 5. stark veränderte und verbesserte Aufl. – Stuttgart (Eugen Ulmer).
- FRANK, J. & E. KONZELMANN (2002): Die Käfer Baden-Württembergs 1950–2000. – Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg. Naturschutz-Praxis, Artenschutz 6. 1. Auflage.
- GEISER, R. (1998): Rote Liste der Käfer (Coleoptera), Diversicornia. – In: **Bundesamt für Naturschutz** (Hrsg.): Rote Liste der gefährdeten Tiere Deutschlands: S. 194–201. – Schriftenr. Landschaftspf. Natursch., **55** (Bonn-Bad Godesberg).
- GIRAD, C. (1972): Contribution a l'étude des Elateridae de l'Afrique noir (Col.). – B. Soc. Entomologique Fr., **17**: 276–283.
- GIRARD-BUTTOZ, C., HEISTERMANN, M., RAHMID, E., AGILE, M., FAUZANE, P.A. & A. ENGELHARDT (2014): Costs of mate-guarding in wild male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): Physiological stress and aggression. – Horm. Behav., **66**(4): 637–648.
- HAMILTON, W.D., AXELROD, R. & R. TANESE (1990): Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. – PNAS, **87**(9): 3566–3573.
- HAYEK, C.M. F. VON (1990): A reclassification of the Melanotus group of genera (Coleoptera: Elateridae). – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Entomology), **59**(1): 37–115.
- HORION, A. (1953): Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, Band III: Malacodermata, Sternoxia (Elateridae bis Throscidae). 340 S. – München (G. Frey).
- HOWSE, P.E., STEVENS, I.D. R. & O.T. JONES (1998): Insect pheromones and their use in pest management. 369 S. – New York (Chapman & Hall).
- IVASTSCHENKO, I.I. & E.A. ADAMENKO (1980): Place of pheromone formation in females of *Selatosomus latus* (Coleoptera, Elateridae). – Russ. J. Zoo., **59**: 225–228.
- JARZABEK-MÜLLER, A. (2013): First records for eight click-beetles (Coleoptera, Elateridae) in Greece. – Elateridarium, **7**: 77–83.
- JUTSUM, A.R. & R.F.S. GORDON (1989): Pheromones: importance to insects and role in pest management. – In: JUTSUM, A.R. & R.F.S. GORDON (Hrsg.): Insect pheromones in plant protection: S. 1–13. – John Wiley & Sons Ltd.
- KADEJ, M., ZAJĄC, K., RUTA, R., GUTOWSKI, J.M., TARNAWSKI, D., SMOLIS, A., OLBRYCHT, T., MALKIEWICZ, A., MYŚKÓW, E., LARSSON, M.C., ANDERSSON, F. & E. HEDENSTRÖM (2015): Sex pheromones as a tool to overcome the Wallacean shortfall in conservation biology: a case of *Elater ferrugineus* LINNAEUS, 1758 (Coleoptera: Elateridae). – J. Insect Conserv., **19**(1): 25–32.
- KARLSON, P. & A. BUTENANDT (1959): Pheromones (Ectohormones) in Insects. – Annu. Rev. Entomol., **4**: 39–58.
- KARLSON, P. & M. LUSCHER (1959): "Pheromones", a new term for a class of biologically active substances. – Nature, **183**: 155–156.
- KATHIRITHAMBY, J. (2009): Host-parasitoid associations in Strepsiptera. – Annu. Rev. Entomol., **54**: 227–249.
- KLAUSNITZER, B. (1994): 42. Familie: Elateridae. – In: KLAUSNITZER, B. (Hrsg.): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 2. Band. Myxophaga, Polyphaga. Teil 1: S. 118–189. – Krefeld (Goecke & Evers Verlag).
- KOCH, K. (1990): Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Band 2. Elateridae: S. 68. – Krefeld (Goecke & Evers Verlag).

- KÖNIG, C., STEIDLE, J. L. M. & T. TOLASCH (2015): Decrypting cryptic click beetle species by analysis of sex pheromones. – *J. Chem. Ecol.*, **41**(8): 740–745.
- KÖNIG, C., SZALLIES, A., STEIDLE, J. L. M. & T. TOLASCH (2016): Sex pheromone of the rare click beetle *Betarmon bisbimaculatus*. – *J. Chem. Ecol.*, **42**(1): 55–59.
- LAIBNER, S. (2000): Elateridae of the Czech and Slovak Republics. – Zlín (Kabourek).
- LAW, J. H. & F. E. REGNIER (1971): Pheromones. – *Annu. Rev. Biochem.*, **40**: 533–548.
- LEONCINI, I., LE CONTE, Y., COSTAGLIOLA, G., PLETTNER, E., TOTH, A. L., WANG, M., HUANG, Z., BÉCARD, J. M., CRAUSER, D., SLESSOR, K. N. & G. E. ROBINSON (2004): Regulation of behavioural maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. – *PNAS*, **101**(50): 17559–17564.
- LOHSE, G. A. (1979): 34. Familie: Elateridae. – In: FREUDE, H., HARDE, K. & G. A. LOHSE (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas, Band 6: Diversicornia: S. 103–186. – Krefeld (Goecke & Evers).
- MAYNARD SMITH, J. (1978): The evolution of sex. – Cambridge (University Press).
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. – New York (Columbia University Press).
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. – Cambridge (Harvard University Press).
- MAYR, E. (2000): The biological species concept. – In: WHEELER, Q. D. & R. MEIER (Hrsg.): Species concepts and phylogenetic theory a debate: S. 17–29. – New York (Columbia University Press).
- MERIVEE, E. & A. ERM (1993): Studies on sex pheromone gland morphology and pheromone components in female elaterid beetles *Agriotes obscurus* L. and *Agriotes lineatus* L. (Coleoptera, Elateridae). – *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.*, **42**: 108–117.
- MÜLLER, H. J. (1932): "Some genetic aspects of sex". – *Am. Nat.*, **66**(703): 118–138.
- MÜLLER, W. & S. FRINGS (2004): 24. Verhalten: Kommunikation, Orientierung, Navigation. – In: MÜLLER, W. (Hrsg.): Tier- und Humanphysiologie: Eine Einführung. 2., überarbeitete und erweiterte Auflage: S. 496–497. – Berlin/Heidelberg (Springer-Verlag).
- MUSA, N., ANDERSSON, K., BURMAN, J., ANDERSSON, F., HEDENSTRÖM, E., JANSSON, N., PALTTO, H., WESTERBERG, L., WINDE, I., LARSSON, M. C., BERGMAN, K.-O. & P. MILBERG (2013): Using sex pheromone and a multi-scale approach to predict the distribution of a rare saproxylic beetle. – *PLoS One*, **8**: e66149.
- NIEHUIS, O., BUELLESBACH, J., GIBSON, J. D., POTTMANN, D., HANNER, C., MUTTI, N. S., JUDSON, A. K., GADAU, J., RUTHER, J. & T. SCHMITT (2013): Behavioural and genetic analyses of *Nasonia* shed light on the evolution of sex pheromones. – *Nature*, **494**: 345–348.
- OLEKSA, A., CHYBICKI, I. J., LARSSON, M. C., SVENSSON, G. P. & R. GAWROŃSKI (2015): Rural avenues as dispersal corridors for the vulnerable saproxylic beetle *Elater ferrugineus* in a fragmented agricultural landscape. – *J. Insect Conserv.*, **19**(3): 567–580.
- PADIAL, J. M., MIRALLES, A., DE LA RIVA, I. & M. VENCES (2010): The integrative future of taxonomy. – *Front. Zoo.*, **7**: 16.
- REDTENBACHER, L. (1872): Fauna Austriaca. Die Käfer. Dritte, gänzlich umgearbeitete und bedeutend vermehrte Auflage: S. 534–535. – Wien (Carl Gerold's Sohn).
- REITTER, E. (1870): Uebersicht der Käfer-Fauna von Mähren und Schlesien. Sonder-

- abdruck aus dem VIII. Bande der Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn: S. 103. – Brünn.
- REITTER, E. (1911): Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. III. Band: S. 235. – Stuttgart (K.G. Lutz Verlag).
- RIDLEY, M. (1995): The red queen: Sex and the evolution of human nature. 416 S. – London (Penguin).
- SATTERWHITE, C. L., TORRONE, E., MEITES, E., DUNNE, E. F., MAHAJAN, R., OCFEMIA, M., CHERYL, B., SU, J., XU, F. & H. WEINSTOCK (2013): Sexually transmitted infections among US women and men: Prevalence and incidence estimates, 2008. – Sex. Transm. Dis., **40**(3): 187–193.
- SCHLICK-STEINER, B. C., STEINER, F. M., SEIFERT, B., STAUFFER, C., CHRISTIAN, E. & R. H. CROZIER (2010): Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. – Annu. Rev. Entomol., **55**: 421–438
- SCHNEIDER, J. M. (2014): Sexual cannibalism as a manifestation of sexual conflict. – Cold Spring Harb. Perspect. Biol., doi: 10.1101/cshperspect.a017731.
- SCHWARTZ, S. K., WAGNER, JR. W. E. & E. A. HEBETS (2014): Obligate male death and sexual cannibalism in dark fishing spiders. – Anim. Behav., **93**: 151–156.
- SPARKES, T. C., KEOGH, D. P. & R. A. PARY (1996): Energetic costs of mate guarding behavior in male stream-dwelling isopods. – Oecologia, **106**: 166–171.
- SVENSSON, G. P., LIEDTKE, C., HEDENSTRÖM, E., BREISTEIN, P., BÅNG, J. & M. C. LARSSON (2012): Chemical ecology and insect conservation: Optimising pheromone-based monitoring of the threatened saproxylic click beetle *Elater ferrugineus*. – J. Insect. Conserv., **16**(4): 549–555.
- SYMONDS, M. R. E. & M. A. ELGAR (2004): The mode of pheromone evolution: evidence from bark beetles. – Proc. R. Soc. Lond. B, **271**: 839–846.
- SYMONDS, M. R. E. & M. A. ELGAR (2008): The evolution of pheromone diversity. – Trends Ecol. Evol., **23**: 220–228.
- SYMONDS, M. R. E., MOUSSALLI, A. & M. A. ELGAR (2009): The evolution of sex pheromones in an ecologically diverse genus of flies. – Biol. J. Linn. Soc., **97**(3): 594–603.
- TAMAKI, Y., SUGIE, M., NAGAMINE, M. & M. KINJO (1986): Female sex pheromone of the sugarcane wireworm *Melanotus okinawensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae). – Jpn. Kokai Tokkyo Koho Jp. 61–12601 (in japanischer Sprache).
- TAMAKI, Y., SUGIE, M., NAGAMINE, M. & M. KINJO (1990): 9,11-dodecadienyl butyrate and 9,11-dodecadienyl hexanoate female sex pheromone of the sugarcane wireworm *Melanotus skishimensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae). – Jpn. Kokai Tokkyo Koho Jp. 2–53753 (in japanischer Sprache).
- THOMAS, A., CREVECOEUR, L. & M. WIJNANTS (2015): Tree cavity beetles in Haspengouw and Pays De Herve: *Crepidophorus mutilatus* (Elateridae) new for the Belgian fauna and rediscovery of *Gnorimus variabilis* (Cetoniidae) (Insecta: Coleoptera). – B. Soc. Roy. Ent. Belg., **151**(1): 40–51.
- TINBERGEN, N. (1952): The curious behavior of the stickleback. – Sci. Am., **187**(6): 22–26.
- TOLASCH, T., FRAGSTEIN, M. VON & J. L. M. STEIDLE (2007): Sex pheromone of *Elater ferrugineus* L. (Coleoptera: Elateridae). – J. Chem. Ecol., **33**(11): 2156–2166.

- TOLASCH, T. (2008): Sex pheromone of *Ectinus aterrimus* (LINNÉ, 1761) (Coleoptera: Elateridae). – *Chemoecology*, **18**: 177–180.
- TOLASCH, T., FRAGSTEIN, M. VON & J.L. M. STEIDLE (2010): Sex pheromone of *Agriotes acuminatus* (STEPHENS, 1830) (Coleoptera: Elateridae). – *J. Chem. Ecol.*, **36**: 314–318.
- TOLASCH, T., KÖNIG, C., FRAGSTEIN, M. VON & J.L. M. STEIDLE (2013): Identification of the sex pheromone of *Idolus picipennis* (BACH, 1852) revealed the presence of a cryptic sibling species. – *J. Chem. Ecol.*, **39**(11): 1433–1440.
- TÓTH, M. (2013): Pheromones and attractants of click beetles: an overview. – *J. Pestic. Sci.*, **86**(1): 3–17.
- WHITTAKER, R.H. (1970a): The biochemical ecology of higher plants. – In: SONDHEIMER, E. & J.B. SIMEONE (Hrsg.): *Chemical Ecology*: S. 43–70. – New York (Academic Press).
- WHITTAKER, R.H. (1970b): *Communities and Ecosystems*. – New York (Macmillan Co.).
- WILSON, E.O. & W.H. BOSSERT (1963): *Chemical communication among animals*. – *Recent Prog. Horm. Res.*, **19**: 673.
- WING, S.R. (1988): Cost of mating for female insects: Risk of predation in *Photinus collustrans* (Coleoptera: Lampyridae). – *Am. Nat.*, **131**(1): 139–142.
- WITKOWSKI, Z.J., KRÓL, W. & W. SOLARZ (2003): Carpathian list of endangered species. – WWF and Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Vienna-Krakow.
- WITZGALL, P., KIRSCH, P. & A. CORK (2010): Sex pheromones and their impact on pest management. – *J. Chem. Ecol.*, **36**(1): 80–100.
- WYATT, T.D. (2014): *Pheromones and animal behaviour: chemical signals and signatures*. 2nd edn. 424 S. – Cambridge (Cambridge University Press).
- YAMBEM, H., SHINDO, M. & F. YAMAZAKI (1999): A releaser pheromone that attracts males in the urine of mature female masu salmon. – *J. Fish. Biol.*, **55**(1): 158–171.
- ZAULI, A., CHIARI, S., HEDENSTROM, E., SVENSSON, G.P. & G.M. CARPANETO (2014): Using odour traps for population monitoring and dispersal analysis of the threatened saproxylic beetles *Osmoderma eremita* and *Elater ferrugineus* in central Italy. – *J. Insect. Conserv.*, **18**(5): 801–813.

Adressen der Autoren

CHRISTIAN KÖNIG, JOHANNES L.M. STEIDLE und TILL TOLASCH
Institut für Zoologie (220)
Fachgebiet Tierökologie (220c)
Universität Hohenheim
Garbenstraße 30
70593 Stuttgart
Email: koenig@uni-hohenheim.de

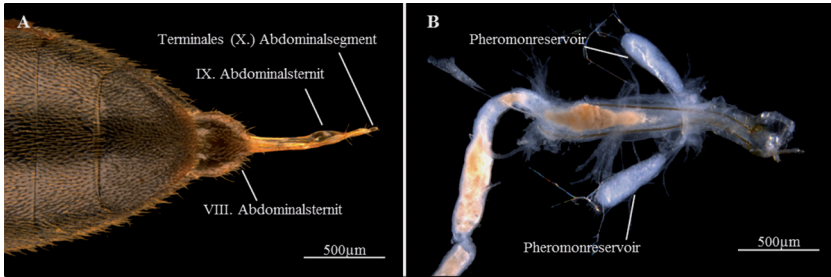


Abb. 1: Terminale Sternite eines Weibchens der Art *I. picipennis* (BACH, 1852) (Elateridae, Elaterinae): **(A):** Pheromonreservoire eines Weibchens der Art *I. picipennis*. Durch vorsichtiges Herausziehen können die paarigen Pheromonreservoire freigelegt werden **(B)**. Foto: C. KÖNIG.



Abb. 2: Vertreter der Gattung *Idolus*. Links: *Idolus picipennis* (BACH, 1852) vom Mädlesfels/Schwäbische Alb. Elytren schwarz gefärbt. Mitte: *Idolus* nov. sp. aus dem Schwarzwald (Schwarzahalden). Elytren variabel gefärbt, bei den Weibchen meist mit gelblichem Band auf ganzer Länge der Elytren, bei den Männchen weniger stark ausgeprägt. Rechts: *Idolus* nov. sp. von den Saarsteilhängen bei Taben-Rodt in Rheinland-Pfalz. Ebenfalls mit variabler Färbung, häufig auch als durchgehendes Band ausgeprägt. Färbung meist kräftiger. Fotos: C. KÖNIG.



Abb. 3: *Idolus picipennis* (BACH, 1852) auf einer blühenden Mehlbeere (*Sorbus aria*) am Standort „Mädlesfels“. Teilweise sind die Tiere stark von Pollen überzogen, so dass davon ausgegangen werden kann, dass sie einen wichtigen Beitrag zur Bestäubung leisten. Die Mehlbeere ist nach ELLENBERG (1996) ein Schwachsäure- bis Schwachbasezeiger, bevorzugt stickstoffarme Standorte und ist eine Ordnungscharakterart der trockenheitsertragenden Eichenmischwälder. Foto: C. KÖNIG.



Abb. 4: Der „Mädlesfels“ bei Pfaffingen, von Eningen unter Achalm aus gesehen. Oberhalb des Arbachtals ragt der Felskopf hervor. Die an solchen sommerwarmen trockenen Stellen auf kalkreichen Böden wachsende Mehlbeere (*Sorbus aria*) ist hier typisch und wird in der Blütezeit (Mai und Juni) von den Imagines der Gattung *Idolus* bevorzugt. Foto: C. KÖNIG.



Abb. 5: Die Schwarzahalden als Relikt der letzten Eiszeit bei Brenden im Schwarzwald. Buchenwälder sowie weiteren Laubhölzer entsprechen dem natürlichen Bewuchs dieser Granithalden als bodensaure Standorte. Foto: C.-T. PFAFF.



Abb. 6: Saarsteilhänge bei Taben-Rodt mit typischen kollinen Birken-Ebereschenwäldern, Hainsimsen-Buchen-Eichenwäldern sowie Traubeneichenwäldern. Das Untersuchungsgebiet ist durch uralte Eichen auf quarzitischem Blockschutt des Unterdevons charakterisiert. Foto: P. MALEC.