

Abwehrsignale bei Insekten am Beispiel der Mutillidae (Hymenoptera)

Habilitationsschrift



zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium habilitatus (Dr. rer. nat. habil.)

vorgelegt der

Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät
(mathematisch-naturwissenschaftlicher Bereich)
der Martin-Luther-Universität Halle Wittenberg

von Herrn Dr. rer. nat. Gunther Tschuch

geb. am 4. April 1957 in Räckelwitz (Kreis Kamenz)

Gutachter:

1. Prof. Dr. G. Moritz, Halle
2. Prof. Dr. K. Dettner, Bayreuth
3. Prof. Dr. N. Elsner, Göttingen

Halle (Saale), 11. Juli 2000

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	5
2. Mutillidae	9
2.1. Mutilliden und Menschen	9
2.1.1. Kulturelle Aspekte	9
2.1.2. Angewandte Aspekte	10
2.2. Systematische Stellung	11
2.2.1. Fossilien	11
2.2.2. Mutillen seit Linné	13
2.2.3. Neuester Stand	14
2.3. Biologie	17
2.3.1. Johann Ludwig Christ (1739-1813)	17
2.3.2. Wirtswahl, Brutvorsorge und Postembryonalentwicklung	18
2.3.3. Ethologie der Imagines	21
2.3.4. Prädatoren der Imagines	24
2.3.5. Gynandromorphien	24
2.3.6. Abwehrverhalten und optische Signale	25
2.3.7. Akustische Signale	28
2.3.8. Chemische Signale	30
2.4. Verwendete Versuchstiere	31
3. Methoden	33
3.1. Untersuchungen zur Anatomie	33
3.2. Aufnahme von Bewegungen und deren Auswertung	33
3.3. Messung der mechanischen Eigenschaften und Vibrationen	34
3.4. Aufnahme des Schalls	35
3.5. Analyse der Vibrations- und Schallsignale	37
3.5.1. Spektrum und Autokorrelation	37
3.5.2. Cepstrum	38
3.5.3. Sonagramm	39
3.5.4. Adapted-Optimal-Kernel-Methode nach Baraniuk & Jones	41
3.5.5. Fehlerbetrachtung	43
3.6. Untersuchung der chemischen Signale	44
4. Ergebnisse und Analysen	47
4.1. Mechanische Signale und erzeugende Organe	47
4.1.1. Stridulationsorgan und ähnliche Strukturen	47
4.1.2. Muskel-Anatomie und Mechanik der Stridulationsbewegung	48
4.1.3. Mechanische Verformungen und Vibrationen	50
4.1.4. Überlegungen zur mechanischen Stabilität der Schrillfläche	53
4.1.5. Zeit- und Frequenzmuster der akustischen Signale	55

4.1.6. Herleitung der akustischen Spektren aus den Vibrationen	60
4.2. Chemische Signale und erzeugende Organe	66
4.2.1. Anatomie der Mandibeldrüse und des Felt-Line-Organ	66
4.2.2. Chemische Analysen	66
5. Diskussion	73
5.1. Mechanische Signale	73
5.2. Chemische Signale	75
5.2.1. Mandibeldrüsensekrete	75
5.2.2. Aliphatische Ketone und Alkohole	75
5.2.3. Alkylpyrazine und andere heterocyclische Verbindungen	78
5.2.4. Acetophenon	82
5.2.5. Monoterpenoide	83
5.3. Zusammenwirken optischer, mechanischer und chemischer Signale	83
6. Schluß	85
7. Zusammenfassung	87
8. Danksagung	89
9. Literatur	93
10. Abkürzungen und Formelzeichen	131

1. Einleitung

Viele biologische Signale sind Abwehrsignale, und als solche sowohl für arteigene als auch für artfremde Empfänger bestimmt. Hierbei sind Sender und Empfänger phylogenetisch oft weit voneinander entfernt. Im Gegensatz zu Signalen, die zum Beispiel der Findung eines geeigneten Geschlechtspartners dienen, ist über den Aufbau und die Wirkung von Abwehrsignalen relativ wenig bekannt. Interspezifische Abwehrsignale sind aufgrund ihrer Ausrichtung auf mehrere Empfänger selten artspezifisch. Ihre Wirkungen sind außerdem, bedingt durch die große Diversität der Empfänger, weitgehend universell. Trotzdem sind ihr Aufbau und ihre Übertragungswege häufig komplex. Zum Teil werden optische, akustische und chemische Modi kombiniert eingesetzt. Ungeklärt ist in solchen Fällen noch, ob es sich dabei um Signalverstärkung, Redundanz oder Anpassung an die Vielfalt der Empfänger handelt.

Die weitaus meisten interspezifischen Signale dienen in irgendeiner Form der Störung von Ortungs- oder Erkennungssystemen oder sie dienen dazu, den Empfänger zum Schaffen oder Halten einer gewissen Distanz zu veranlassen (diffuse Signale). Bei Signalen mit letzterer Funktion wird wiederum unterschieden zwischen Schrecksignalen (kaenophylaktische Signale, startle signals), Warnsignalen (aposematische Signale) und nachahmenden Signalen (mimische Signale). Obwohl der Begriff "aposematisch" von POULTON 1890 allein für den optischen Bereich definiert wurde, gilt er jetzt allgemein auch für andere Signalmodi.

Eine genaue Eingruppierung eines Signals als aposematisch, mimisch oder Schrecksignal ist meist schwierig. Außerdem kann in einigen Fällen auch eine zusätzliche intraspezifische Bedeutung hinzutreten. Darüber hinaus ist es denkbar, daß ein Laut oder eine chemische Substanz durch die physiologische Wirkung auf adäquate oder andere Sinnesorgane abwehrend wirkt. Die Sekrete vieler sozialer Hymenopteren sind zum Beispiel gleichzeitig Alarmpheromone (MASCHWITZ 1964), obwohl sie hauptsächlich und sicher ursprünglich die Sensorik des Angreifers stören und Irritationen auslösen sollten. Ist ein Drüsensekret für Prädatoren schon in kleinsten Konzentrationen wahrnehmbar, dann könnte es zusätzlich im Sinne eines Allomons als aposematisches Signal dienen. In Verdacht stehen hierbei insbesondere einige Pyrazine, die zumindest für die bisher untersuchten Säugetiere und Vögel zu den stärksten bekannten Duftstoffen zählen. Weitere Untersuchungen zu diesem Thema könnten also zur Entdeckung bisher unbekannter Duftstoffe führen.

Derzeit ist über die Zusammensetzung chemischer Sekrete und den Aufbau akustischer Signale zur Abwehr von Prädatoren wesentlich weniger bekannt, als über optische Signale. Hauptziel der vorliegenden Arbeit ist es daher, hierüber genauere Untersuchungen anzustellen. Insbesondere sollen mögliche chemische und akustische Signale genau charakterisiert werden. Außerdem wird auf die Morphologie, im akustischen Falle auch auf die Arbeitsweise der am Senden beteiligten Organe eingegangen.

Als Versuchsobjekte kamen Insekten mit einer großen Breite an möglicherweise aposematischem Verhalten in die engere Wahl. Soziale Insekten und r-Strategen wurden bewußt ausgeklammert, um möglichst viele Verhaltensweisen auszuschließen, die der Kommunikation

innerhalb der Sozietät oder Art dienen. Bei k-Strategen kann sich die Fähigkeit zur Erzeugung aposematischer Signale allerdings nur unter bestimmten Bedingungen ausbilden. Eine wichtige Voraussetzung ist neben der Wehrhaftigkeit eine hohe mechanische Widerstandsfähigkeit. Schließlich kann ein verbessertes oder neu entwickeltes aposematisches Signal nur dann weiter vererbt werden, wenn das Tier nach dem Angriff noch fortpflanzungsfähig ist.

Die Wahl fiel daher auf Vertreter der Familie Mutillidae (Aculeata, Hymenoptera). Sie sind solitäre parasitoide Hautflügler, deren Larven sich ektoparasitisch von den Larven- oder Puppen-Stadien anderer Insekten ernähren. Ihre Wirte sind in vielen Fällen ebenfalls Hymenopteren. Die Weibchen sind flügellos, mit auffälligen optischen Mustern versehen, und sehr wehrhaft. Ihr Stich gehört zu den schmerzhaftesten, die man aus der Insektenwelt kennt. Ihr Stechapparat stellt die Spitze der Evolution auf diesem Gebiet dar. Darüberhinaus gelten weibliche Mutilliden, gemessen an der Bruchfestigkeit ihrer Cuticula, als die "härtesten" bekannten Insekten. Ihre extrem schwere "Panzerung" ist nötig, denn die meisten ihrer Wirte sind gleichfalls sehr wehrhaft. Die Panzerung geht bei diesen Tieren sogar soweit, daß das Mesosoma (der Thorax zusammen mit dem erstem Abdominalsegment) eine feste Kapsel, fast ohne jegliche Nähte bildet. Mutilliden-Weibchen setzen sich bei der Wirtssuche im meist offenen Gelände einer Vielzahl von Prädatoren aus. Aposematische Signale sind für diese Tiere deshalb sehr wichtig, denn die Herstellung des Venoms ist mit einem hohen Energieaufwand verbunden und das Reservoir der Giftdrüse ist begrenzt.

Trotz dieser Extreme sind die hier gewonnenen Erkenntnisse nicht begrenzt auf die bisher beschriebenen über 6000 Arten der Familie Mutillidae. Entsprechende Organe zum Erzeugen akustischer und chemischer Signale finden sich auch bei vielen anderen Insekten. Da ihre Funktionsweise ähnlich ist, lassen sich einige der hier gewonnenen Ergebnisse auf andere Insekten verallgemeinern.

Von Bedeutung für die angewandte Entomologie ist der mögliche Einsatz von Mutilliden bei der biologischen Bekämpfung der Tsetse-Fliege *Glossina morsitans*. Bisher scheiterten alle diesbezüglichen Versuche an dem Umstand, daß keine Zucht der entsprechenden Mutillidenarten gelingt. Der Vorteil der Mutilliden gegenüber den bisher eingesetzten Parasitoiden wäre, daß Mutilliden-Weibchen sehr trockenresistent sind, eine lange Lebensdauer haben und dadurch einen großen Aktionsradius besitzen. Auf diesem Gebiet gibt es in Zukunft noch viel zu tun.

Nicht nur für angewandte Zwecke ist die grundlegende Beschäftigung mit der Biologie der Mutilliden wichtig, denn über die Lebensweise dieser Tiere ist nur sehr wenig bekannt. Das erstaunt, denn immerhin ist die erste wissenschaftliche Arbeit zu diesem Thema schon vor über 200 Jahren erschienen. Viele der sich daran anschließenden Arbeiten über Mutilliden sind in Vergessenheit geraten. Hinweise über Ethologie, Ökologie, kulturelle und angewandte Aspekte, aber auch über Fossilien und Systematik finden sich oft weit verstreut und in grauer Literatur versteckt (MICKEL 1928, 1970, PETERSEN 1994).

Zum Thema Mutilliden ist bisher noch kein Review verfaßt worden. Es erschien daher nötig, die gesamte Literatur, mit Ausnahme der Artbeschreibungen und reiner faunistischer Arbeiten, im

Kapitel 2 kritisch zu behandeln. Ist dem Leser die Literatur über die Mutilliden hinreichend bekannt, dann können die Abschnitte 2.1. bis 2.3. problemlos übergangen werden. Die eigentliche Arbeit beginnt mit den verwendeten Versuchstieren in Abschnitt 2.4. Das Kapitel 3 widmet sich den Methoden, die teilweise für die vorliegende Arbeit neu entwickelt oder angepaßt wurden. Kapitel 4 enthält neben den unmittelbaren Ergebnissen auch Modellrechnungen und Überlegungen zur Verifikation der Meßwerte. Wenn möglich, erfolgt eine vergleichende Wertung der auf unterschiedliche Weise gewonnenen Daten. Zu welchem Zweck die mechanischen und chemischen Signale erzeugt werden könnten, wird in Kapitel 5 diskutiert. Dabei wird auch auf das Zusammenwirken mit optischen Signalen eingegangen. Die Literatur ist möglichst ohne Abkürzungen aufgeführt, um dem Leser umfangreiche Recherchen zu ersparen.

2. Mutillidae

2.1. Mutilliden und Menschen

2.1.1. Kulturelle Aspekte

Obwohl die "Bienen- oder Spinnenameisen" (SCHÖNFELD 1878) im vorigen Jahrhundert in Deutschland offenbar häufiger waren, fielen die wenigen mitteleuropäischen Vertreter dieser interessanten Familie auch in früheren Zeiten nur selten auf. Die Individuendichte ist recht gering und für unser Gebiet sind nur etwa 10 Arten zu erwarten (OHLKE 1974, WALTER 1994). Hinzu kommt ihre verborgene Lebensweise. Sie fallen hauptsächlich nur während der Wirtssuche auf (NONVEILLER 1963, SCHMIDT & BUCHMANN 1986). Einen eindeutigen deutschen Namen sucht man daher vergebens. Viele Bezeichnungen sind wahrscheinlich durch Imker eingeführt worden. SCHOLZ (1879) erwähnt neben den Begriffen "Kahlwespe, Bienenameise, Singameise, Kreuzameise" auch noch den eigentlich schon für *Philanthus* und *Trichodes* gebräuchlichen Namen "Bienenwolf". Auch andere deutsche Bezeichnungen für Mutilliden haben sich lange erhalten: "Trugameisen" werden sie heute noch manchmal genannt (WALTER 1994), und unter "Ameisenwespen" findet man sie im "Grzimeck". Hin und wieder verwenden deutsche Autoren auch die Übersetzung des gebräuchlichsten englischen Trivialnamens "velvet ant": "Samtameise". Daneben gibt es in neuerer Zeit auch Begriffe wie "Ameisenspinne" und "Schmarotzameise", die sich auch im Ungarischen wiederfinden: pókhangyák, hangyapókok, pókdarazsak, hangyadarazsak (darazsak - Wespe, hangyák - Ameise, pók - Spinne). Etwas ungewöhnlich ist das russische Wort "немка" (die Deutsche, (weiblich)) für Mutilliden. Der Begriff "немец" (der Deutsche) ist eine Ableitung aus "немой" (stumm), denn die meisten Ausländer im alten Rußland waren Deutsche, die schlecht Russisch sprachen und daher stammelten oder als stumm galten (WADE 1996). Der Weg zu Mutilla, was man mit "die Verstümmelte" übersetzen kann, bleibt allerdings unklar, zumal es im Russischen für "verstümmelt" ein ganz eigenes Wort gibt. Einfacher ist die Wortklärung im Spanischen und im Französischen. In diesen Sprachen sind es einfach "mutílicos" bzw. "mutilles". Außerdem gibt es im Spanischen noch die Bezeichnung "einsame Ameise" (GOETSCH 1940). In Peru heißen alle großen, unangenehm stechenden und ameisenähnlichen Tiere "d'Isula" (BAER 1901). Dieser Begriff umfaßt sowohl Mutilliden als auch große Ponerinen (Formicidae).

In Gegenden mit hoher Individuen- und Artendichte sind die Mutilliden wesentlich bekannter. Die Bedeutung des, im Gebiet des heutigen Peru entstandenen, quechua-indianischen Namens "sisi huakan ñahui" war laut TSCHUDI "Ameise, die einen zum Schreien bringt" (BAER 1901). Manchmal gibt es auch drastischere Beschreibungen. Die texanische Bezeichnung "cow-killer" für "*Mutilla occinea*" (BRYANT 1870a) oder das ebenfalls in den in den Vereinigten Staaten entstandene "mule killer" (GOZMÁNY 1979) dürften allerdings eine maßlose Übertreibung sein. Trotzdem gebührt den Mutilliden in US-amerikanischen Merkblättern zu "gefährlichen Tieren" in Wüstengebieten noch heute ein besonderer Platz. Erstaunlicherweise gibt es aber nicht nur negative Bedeutungen, sondern auch mythische. Die Cherokee-Indianer nennen ihre "da sún tali atasún ski" (stechende Ameise) auch manchmal "nún yunú wi" (Steingekleideter, Stein-Mann). Dies geschieht in Anlehnung an ein mythisches Monster der Glaubenswelt der Cherokeesen und ist mit der extremen Härte der Cuticula der Mutilliden verbunden (CLAUSEN 1954). Bei den Bewohnern der Delagoa-Bai (jetzt Baía de Maputo, Moçambique) waren Mutilliden sogar im

Aberglauben verwurzelt. Der Anblick der dort "choura-choura" genannten Tiere sollte Glück verheißen (BISCHOFF 1920). Im Gegensatz dazu verheißen die "valgia" in Sardinien großes Unglück (INVREA 1925, 1928). Sie werden dort gefährlichen Spinnen gleichgesetzt (FIORI 1962).

Selbst als Medizin wurden Mutilliden verwendet. EALAND (1915) erwähnt, leider ohne Quellenangabe, eine *Mutilla antiquensis*, die in Lahore (Pakistan) und Indien als Droge bei einheimischen Heilern verwendet wird. Die Mutillide war bei Drogeisten erhältlich und sollte gegen Schlangenbisse und Pferde-Koliken helfen.

2.1.2. Angewandte Aspekte

Bis etwa 1935 waren die europäischen *Mutilla*-Arten für Imker aus gebirgigen Gegenden ein durchaus bedeutender Wirtschaftsfaktor (DE JONG 1978). *Mutilla europaea (differens)* ist schon seit langem als Schädling bei der Honigbiene bekannt (ALFONSUS 1930). SCHÖNFELD (1878) beschreibt Fälle aus Nieder-Österreich, SCHOLZ (1879) aus den Sudeten, ARNHART (1923, 1929) aus Kärnten, STORCH (1932) und KNÖTIG (1934) aus Böhmen. Außerhalb Europas hat BRYANT (1870b, publiziert durch C. V. RILEY) in Clarksville (Texas) ebenfalls beobachten können, daß Mutilliden bei Honigbienen eindringen. BELJAVSKY (1935) zitiert COOK, nach dem eine *Mutilla coccinea* Fabr. für die Imker in Illinois und Texas einen der schlimmsten Schädlinge darstellt. In vielen der beschriebenen Fälle sind große Verluste unter den Honigbienen zu verzeichnen. Diese Verluste wurden angeblich oft nur durch ein einziges Mutilliden-Weibchen verursacht. Für die Todesursache der Bienen gibt es teilweise abenteuerliche Vermutungen der Imker. Ein tödlicher Stich ist zwar sehr wahrscheinlich, erklärt aber nicht die große Anzahl der Verluste. JORDAN (1935) war der Erste, der ein Bienenvolk für die Wissenschaft opferte. Ihm gelang auch die Zucht von Mutilliden aus einem Nest der Honigbiene. Da neuere Berichte trotz verschiedener Umfragen in entsprechenden Forschungseinrichtungen nicht auffindbar sind, muß davon ausgegangen werden, daß das Phänomen seitdem aus noch ungeklärter Ursache nie wieder auftrat.

Im Jahre 1914 entdeckten DOLLMANN (1915), EMINSON (1915), LAMBORN (1915) und LLOYD (1916) in Teilen des damaligen Rhodesien, daß *Mutilla glossinae* Turner 1915 (jetzt *Chrestomutilla*, BROTHERS 1971) in erheblichem Umfang die Puparien der Tsetse-Fliege *Glossina morsitans* parasitiert hatte. Kurz darauf fanden sich nach fortgesetzter intensiver Suche zwei weitere Mutilliden-Arten beim gleichen Wirt (LAMBORN 1916, AUSTEN & HEGH 1922, CHORLEY 1929): *Smicromyrme benefactrix* (TURNER, 1916) und *Chrestomutilla auxiliaris* (TURNER, 1920). Sofort entstand die Idee, diese Mutilliden zur biologischen Bekämpfung des bedeutenden Krankheitsüberträgers einzusetzen. Insbesondere LAMBORN (1920, 1925) erforschte in den folgenden Jahren die Möglichkeiten hierzu. Erhebliche Lücken im Wissen um die Biologie der Mutilliden verhinderten jedoch den sofortigen Einsatz. Aber auch andere bekannte Parasitoide aus den Ordnungen Hymenoptera und Diptera (insbesondere Bombyliidae) boten aufgrund unterschiedlicher Probleme keine Alternative. Die dann in den 40er Jahren durchgeführten intensiven chemischen Vernichtungsversuche haben leider neben den Tsetse-Fliegen auch ihre Parasitoide stark dezimiert (FIEDLER et al. 1954, MARKHAM 1986a). Trotzdem

gelang es, für die drei oben erwähnten Mutillidenarten weitere Wirte aus der Gattung *Glossina* zu finden (FIEDLER & KLUGE 1954). Seit den Untersuchungen von HEAVERSEDGE (1968, 1969) galten die Mutilliden jedoch den Bombyliiden aufgrund ihrer wesentlich geringeren Reproduktionsrate als unterlegen. Dazu kommt möglicherweise ein weiteres Problem. Das natürliche Vorkommen von *C. glossinae* und der wesentlich selteneren *S. benefactrix* ist auf Simbabwe, Sambia und Malawi beschränkt, *C. auxiliaris* kommt nur in Moçambique und im nördlichen Kwazulu-Natal vor (GREATHEAD 1980). In anderen Gebieten mit großen *Glossina*-Vorkommen gibt es keine entsprechenden Mutilliden. Sollten die Mutilliden in vielen *Glossina*-Verbreitungsgebieten nicht überleben können, dann gäbe es bezüglich ihres Einsatzes zur biologischen Kontrolle kaum gute Chancen. Derzeit ist leider auch noch keine Massenproduktion der in Frage kommenden Mutilliden geglückt (MARKHAM 1986 b), obwohl unterdessen schon weitere, leicht vermehrbare Dipteren als Ersatzwirte bekannt sind (SIMMONDS et al. 1977a, 1977b). Aufgrund der gegenüber anderen Parasitoiden besseren Trockenresistenz, der höheren Lebenserwartung und des dadurch größeren Aktionsradius bleibt die berechtigte Hoffnung, daß in Zukunft Mutilliden auch zur biologischen Kontrolle der Tsetse-Fliegen eingesetzt werden können (GREATHEAD 1980).

2.2. Systematische Stellung

2.2.1. Fossilien

Fossile Mutilliden sind sehr selten (BACHOFEN-ECHT 1949). Die älteste bekannte Mutillide könnte *Cretavus sibiricus* Sharov 1957 aus dem Mesozoikum sein (RASNICYN 1975). Eine genauere Überprüfung der Familienzugehörigkeit anhand des Originalfundes scheint jedoch angebracht. Auch aus dem quartären Kopal sind mutillidenähnliche Funde bekannt (HANDLIRSCH 1925). Über deren Verbleib kann derzeit jedoch nichts gesagt werden (SPAHR 1987).

Funde aus dem Tertiär sind am häufigsten (HANDLIRSCH 1908, POINAR 1992). Die meisten Arten entstammen dem Baltischen Bernstein. Sie sind damit dem Obereozän bzw. Unteroligozän zuzuordnen. Tertiäre Mutilliden aus anderen Zeiten sind nur in Einzelstücken bekannt. Für das Mitteloligozän hat FÖRSTER 1891 eine männliche *Mutilla tenera* aus dem plattigen Steinmergel von Brunstatt (südlich Mulhouse) beschrieben (SCUDDER 1891). Der Erhaltungszustand der dort gefundenen fossilen Insekten ist zwar größtenteils sehr gut. Für das als "mit der lebenden *Mutilla calva* FABR. zu vergleichen" beschriebene Exemplar vermerkt FÖRSTER jedoch selbst: "... an dem Kopf scheinen zwei große Augen vorhanden zu sein", und: "Die grossen Flügel würden in der Ruhelage über den Hinterleib hinausragen; die Aderung derselben ist undeutlich". Die Zuordnung zur Familie Mutillidae im heutigen Sinne muß also bei diesem Erhaltungszustand als unsicher gelten. Die bisher einzige beschriebene Art aus dem Oberoligozän oder Miozän ist *Dasymutilla dominica* aus dem Dominikanischen Bernstein (MANLEY & POINAR 1991). Holotypus ist ein Männchen, das im Museum of Dominican Amber in Puerta Plata aufbewahrt wird. *Dasymutilla dominica* gehört zur *bioculata*-Artengruppe. Sie ist mit rezenten Arten der Gattung *Dasymutilla* vergleichbar. Eine weibliche, bisher nicht beschriebene Mutillide des Dominikanischen Bernsteins befindet sich in der Sammlung des American Museum of Natural History, New York (AMNH DR-10-1847). Aus dem Bitterfelder

Bernstein ist bisher nichts bekannt, da dessen Hymenopteren noch bearbeitet werden müssen (PIETRZENIUK, persönliche Mitteilung). Aus anderen Fundpunkten, wie zum Beispiel aus Weißrußland (NAZARAŮ et al. 1994) sind nur wenige Hymenopteren bekannt. Es sind dort noch keine Mutilliden gefunden worden.

Zu vielen der aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Mutilliden kann leider kaum etwas gesagt werden, da die meisten Stücke offenbar durch Kriegseinwirkung oder anderweitig verloren gegangen sind (u.a. KEILBACH 1996, pers. Mitt.). Die erste Erwähnung von "mutiles" im Bernstein findet sich in einem Lexikon der Naturwissenschaften unter dem Begriff "succin" (BRONGNIART 1827). Erst drei Jahrzehnte später zählt der aus Danzig stammende Lehrer MENGE (1856) sechs Mutilliden in seiner Sammlung. Davon soll nur ein Exemplar "unseren lebenden ähnlich" sein. BRISCHKE (1886) fand in den Sammlungen von MENGE und HELM nur vier "*Mutilla*", dafür aber noch "*Typhia* ?" und "*Sapygia*", während HELM (1886), ebenfalls Lehrer in Danzig, aus seiner Sammlung keine Mutilliden erwähnt. Leider müssen MENGES Tiere als verschollen gelten. Denn obwohl die MENGESche Sammlung in das Westeuropäische Provinzialmuseum nach Danzig kam, führt KEILBACH (1982) keine Mutilliden aus dieser Sammlung in seiner Artenliste. Als sicher gelten kann darüber hinaus der Verlust weiterer neun Tiere, die durch BISCHOFF (1916) beschrieben und im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Königsberg aufbewahrt wurden (KEILBACH 1982 und persönliche Mitteilung). Im Katalog der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Göttingen sind sie jedenfalls nicht verzeichnet, obwohl Teile der Sammlung aus Königsberg dorthin verbracht wurden (RITZKOVSKI, persönliche Mitteilung). Sie teilen damit das Schicksal des verlorengegangenen Typenmaterials der von BRUES beschriebenen Bethyliden (OHL 1995). Übriggeblieben sind nur Beschreibungen und einige wenige Zeichnungen.

BISCHOFF ordnete sieben der Exemplare aus Königsberg der vorläufigen Sammelgattung *Protomutilla* zu und beschrieb gleichzeitig sieben Arten: *succinalis* (Genotypus), *megalophthalma*, *succinicola*, *dentata*, *nana*, *castenaea* und *incerta*. Die Typus-Exemplare der ersten sechs Arten wurden letztmalig von BRUES (1933) begutachtet, der für die ersten fünf von ihnen einen Bestimmungsschlüssel verfaßte und einige Zeichnungen anfertigte. Das Exemplar von *Protomutilla castenaea* war nach BRUES Meinung zu schlecht erhalten, um die Art weiterhin aufrecht zu erhalten. Die Art *megalophthalma* ist nach KROMBEIN (1979) anhand der Beschreibungen eher der Familie Bethylidae zuzuordnen. Bethyliden sind im Baltischen Bernstein häufiger gefunden worden (BRUES 1923, SORG 1988). Unklar bliebe dann allerdings der zusätzliche waagerechte Strich auf dem dritten Tergit in der lateralen Ansicht von *megalophthalma* (BRUES 1933, fig. 88). Vielleicht handelt es sich hierbei um ein Felt-Line. Die Zuordnung bleibt damit weiterhin unklar. Manche Autoren ordnen die *Protomutilla* gar der Familie Tiphidae zu (SPAHR 1987).

Noch problematischer ist die Stellung von *Ctenobethylus succinalis* Brues 1939, die angeblich ursprünglich als Bethylide beschrieben wurde und neuerdings der Formicidae zugeordnet wird (SORG 1988). Leider fehlen hierzu alle Angaben in SORGS Literaturverzeichnis. Das häufige Auftreten von Bethyliden im Bernstein relativiert auf jeden Fall die Beschreibungen aus dem vorigen Jahrhundert, zumal es viele ungeflügelte Bethyliden gibt.

Interessanterweise hat BROTHERS (1974) auch eine erste rezente *Protomutilla microsoma* aus Südindien beschrieben. Das einzige weibliche Exemplar befindet sich zwar in einem schlechten Erhaltungszustand, jedoch schlägt KROMBEIN (1979) aufgrund genauerer Untersuchungen für dieses Tier die neue Gattung *Nothomyrmosa* vor. Nach diesen Erörterungen bleibt es folglich bei lediglich vier *Protomutilla*-Arten, die nach ihren Weibchen beschrieben sind: *succinalis*, *succinicola*, *dentata* und *nana*. Die systematische Zuordnung der *Protomutilla*-Arten zur Mutillidae oder Myrmosidae ist problematisch. BISCHOFF stellte sie vorerst "zwischen die Mutillinae und die Myrmosinae". KROMBEIN (1979) ordnet sie der Kudakrumiinae, und damit der Mutillidae zu.

LELEJ, der 1986 zwei neue *Protomutilla*-Arten (*rasnitsyni* und *archaetrichosoma*) anhand dreier Männchen aus dem Baltischen Bernstein beschrieb, ist ebenfalls für eine Zuordnung seiner Tiere zur Kudakrumiinae. Eine Zuordnung dieser beiden "männlichen Arten" zu den anhand von Weibchen beschriebenen Arten wird, ebenso wie bei vielen rezenten Arten, kaum möglich sein.

Die erwähnten drei männlichen Tiere aus dem Paläontologischen Institut der Akademie der Wissenschaften Rußlands und drei nicht näher beschriebene Exemplare der Kopenhagener Sammlung (LARSSON 1978) sind die derzeit einzigen Mutilliden des Baltischen Bernsteins, die nicht als verschollen gelten oder verloren gegangen sind.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die *Protomutilla*-Arten recht ursprüngliche Mutilliden darstellen. Sie sind die einzigen fossilen Mutilliden, die offenbar keiner der bisher gefundenen rezenten Gattungen zuzuordnen sind. Über das Vorhandensein von Stridulations- und Felt-Line-Organen gibt es derzeit keine eindeutigen Hinweise. Andere bekannt gewordenen fossilen Mutilliden-Funde waren bisher für die Systematik wenig hilfreich, da ältere Funde fehlen oder in sehr schlechtem Erhaltungszustand sind (RASNICYN 1980).

2.2.2. Mutillen seit Linné

Die erste Beschreibung einer Mutillide könnte im Epos "Theriaka" des Nikandros aus Kolophon (um 150 v. Chr.) zu finden sein (MAINARDI 1928). Die entsprechende Stelle lautet in der Übersetzung von TASCHENBERG (1908): "Wohlan nun das Myrmecion, das einer Ameise gleicht, an Halse rot, der übrige Körper ist dunkel gefärbt, überall aber auf dem breiten Rücken durch Tüpfeln wie mit glänzenden, funkelnden Punkten besetzt; der schwarze Kopf erhebt sich wenig über den Hals. Es verursacht die gleichen Schmerzen wie das vorher genannte Geziefer." Die Beschreibung kann aber ebensogut auf eine griechische Spinnenart zutreffen (KATNER 1956).

Der Begriff "Mutilla", von lateinisch *mutilus* - verstümmelt, gestutzt, ist erst vor mehr als 200 Jahren entstanden. Als Gattungsnamen führte ihn erstmals LINNÉ im Jahre 1758 ein. Er nannte, unter Ausschluß der Ameisen, alle anderen flügellosen Aculeaten "Mutillen" und stellte sie in die Nähe seiner Gattung *Formica* mit folgender Beschreibung: "Alae nullae in omni sexu [1767 korrigiert: Alae nullae in plerisque]. Corpus pubescens. Thorax postice retusus. Aculeus reconditus punctorius." (CHRIST 1791). Obwohl feststeht, daß LINNÉ anfänglich nur Weibchen

kannte, finden in seiner Arbeit aus dem Jahre 1767 geflügelte Männchen in einer Fußnote zu *Mutilla europaea* Erwähnung (DAY 1979). Beschrieben hat LINNÉ jedoch nie ein Männchen, obwohl sich in der Sammlung der Linnean Society in London eins befindet, das mit höchster Wahrscheinlichkeit von ihm stammt. GMELIN (1775) weiß zu berichten, daß LINNÉ “nicht mehr als drey solcher Insekten, welche Flügel hatten”, jemals sah.

Schnell wurden in die *Mutilla* “ungeflügelte Insekten aus anderen Gattungen der Hautflügler ohne hinlängliche Prüfung mit eingemengt, ...” (PREYSSLER 1792). Aber selbst PREYSSLER irrte, als er der Gattungsbeschreibung “Stemmata nulla” hinzufügen wollte. Offenbar kannte er, in Gegensatz zu LINNÉ, noch keine Männchen.

Die Zugehörigkeit der eigenartigen Mutilliden zu den Hymenopteren steht seit LINNÉ unumstritten fest. Lediglich FABRICIUS, der erstmals die Anatomie der Mundwerkzeuge genau analysierte, nannte die Ordnung der Hymenopteren zwischenzeitlich "Systema Piezatorum". FABRICIUS war es aber auch, der die Gattung *Mutilla* um beachtliche 22 Arten vermehrte (PETERSEN 1988). LATREILLE führte Familien ein und faßte die “Mutillen” mit den damals noch artenarmen Scolien (griechisch skoliós - krumm; bezogen auf die Fühler) zur Mutillidae zusammen. Er gruppierte sie mit anderen, ebenfalls artenarmen Familien zur Überfamilie Heterogyna (BURMEISTER 1854), in die er aber auch die Formiciden aufnahm. Die polyphyletische Überfamilie der Heterogyna, sehr bald wieder unter Ausschluß der Ameisen, bestand fast unverändert über etwa 150 Jahre. Sie wurde in dieser langen Zeit, abgesehen von einigen eher verwirrenden Korrekturen in den Familienzugehörigkeiten, lediglich zur Scoliodea umbenannt. Sie umfaßte nach wie vor nahezu alle Aculeaten mit extremem Sexualdimorphismus.

Die Zahl der beschriebenen Mutilliden-Arten überschritt bald die Tausender-Grenze (FRIESE 1926). Um die Jahrhundertwende erschienen umfangreiche Artbeschreibungen von Mutilliden aus Europa, Asien und Nordafrika (SICHEL & RADOSZKOVSKY 1869, ANDRÉ 1899-1902, GISTEL 1857), aus Südafrika (PÉRINGUEY 1899, BISCHOFF 1920) und Südamerika (BURMEISTER 1874). LATREILLES Gattung *Methoca* zählte noch bis weit ins 20. Jahrhundert zur Mutillidae (Entdeckung der Biologie unabhängig voneinander durch ADLERZ 1906 und BOUWMAN 1909). Sie wird heute der Tiphidae zugeordnet und daher hier nicht weiter betrachtet.

2.2.3. Neuester Stand

Zu einer Neuordnung der aculeaten Hymenopteren führten erst die umfangreichen Untersuchungen von BROTHERS (1975) und BROTHERS & CARPENTER (1993). Da sich die vorliegende Arbeit an ihrem weithin anerkannten System orientiert, sei es im folgenden kurz dargestellt. Dabei wird besonders auf diejenigen von BROTHERS zur Systematisierung verwendeten Merkmale eingegangen, die mit interspezifischen Signalen in Zusammenhang stehen könnten: die Stridulationsorgane und die Felt-Lines, die markanten Austrittsstellen exokriner Drüse am Abdomen, die oft auch zum Zwecke der Determination wichtig sind.

BROTHERS teilt die Aculeaten in drei Überfamilien. Er kommt bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß sich ganz am Anfang die Bethyloidea (oder Chrysidoidea, GOULET & HUBER 1993) abgespaltet haben muß. Sie enthält die Dryinidae, die Chrysididae, die Bethyloidea und etwa 6 weitere, artenärmere Familien. Erst danach teilten sich, etwa in der Zeit des Überganges von der Jura zur Kreide (RONQUIST et al. 1998), die restlichen Aculeaten in die Apoidea und die Vespoidea. Die Apoidea nimmt in sich rund 20 Familien unter den Apiformes und den Spheciformes auf, die sich im Laufe der gesamten Kreidezeit in rund 80 Millionen Jahren herausbildeten (RASNITSYN 1998).

Dagegen enthält die Vespoidea ausschließlich Familien älteren Ursprungs, die alle innerhalb von rund 20 Millionen Jahren in der Unterkreide entstanden sind. Sie haben sich seitdem über mehr als 100 Millionen Jahre bis heute erhalten (RASNITSYN 1998). Die älteste Familie der Vespoidea ist mit Sicherheit die Sierolomorphidae. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der anderen Familien gibt es auch heute noch widersprüchliche Hypothesen. Möglicherweise sind Rhopalosomatidae und Pompilidae eng verwandt. Für beide Familien gibt es jedoch auch andere Zuordnungsvorschläge (BROTHERS 1995a). Weitere Ähnlichkeiten lassen die extrem sexualdimorphe Bradynobaenidae und die monophyletische Gruppe der Scoliidae und Vespidae erkennen. Die Formicidae, die bei manchen Autoren eine eigenständige informelle Gruppe Formiciformes bildet, könnte ihren Ursprung durchaus auch zwischen Bradynobaenidae und Scoliidae/Vespidae haben (BROTHERS 1995a, 1998). Eine weitere Gruppe bilden die Familien Tiphidae (unter anderem mit der Unterfamilie Methocinae), Sapygidae und Mutillidae.

Als gesichert gilt für viele Autoren, daß sich die Familien Mutillidae und Sapygidae erst nach dem Abzweigen der Tiphidae aufspalteten (RONQUIST et al. 1998). Die Myrmosinen, offenbar recht ursprüngliche Mutilliden, werden von BROTHERS als Unterfamilie der Mutillidae geführt. Andere Autoren (INVREA 1984, OSTEN 1994) sind, unter anderem aufgrund der unterschiedlichen Ausstattungen mit Felt-Lines, der Auffassung, die Myrmosinae als getrennte Familie zu führen. Die völlig identische Ausstattung der Fühler mit Sinnesfeldern stützt jedoch die Meinung von BROTHERS (WALTHER 1978). Die zeitige Abspaltung der Tiphidae und die großen Unterschiede zwischen der Mutillidae und der Scoliidae werden unter anderem unterstrichen durch Untersuchungen der tibio-tarsalen Antennenreiniger (SCHÖNITZER & LAWITZKY 1987) und durch vergleichende Beobachtungen des Putzverhaltens (FARISH 1972) sowie durch weitere Arbeiten (KÖNIGSMANN 1978). Im Gegensatz dazu vermutet OSTEN (1982) anhand der Untersuchungen an Kopfkapseln und Mundwerkzeugen eine nähere Verwandtschaft zwischen Mutillidae und Tiphidae.

Stridulationsorgane haben sich, folgt man dieser Systematik, mehrfach unabhängig voneinander in der Vespoidea und, in wenigen Gattungen, auch in der Apoidea entwickelt. Sie sind ausschließlich adomino-abdominal, d. h. Plectrum und Pars stridens werden von aufeinanderfolgenden Abdominalsegmenten gebildet. In der Überfamilie Apoidea gibt es Stridulationsorgane, soweit bisher bekannt, nur im Tribus Gorytini (Nyssoninae, Spheciformes, Systematik nach BOHART & MENKE 1976). In der Gattung *Pseudoplisis* sind es zwei laterale

Stridulationsorgane zwischen dem 5. und dem 6. Abdominalsegment¹ (BROTHERS 1975), während es ein mediales zwischen den Tergiten 3 und 4 bei *Pterygorytes* gibt, möglicherweise auch bei *Ammatomus* und *Tanyoprymnus*, nicht aber bei *Handlirschia* (COOPER 1993, 1996). In der Vespoidea sind die medialen Stridulationsorgane der Formiciden am besten untersucht. Sie befinden sich ebenfalls zwischen dem 3. und dem 4. Abdominalsegment (DUMORTIER 1963, HÖLLDOBLER & WILSON 1991, MASTERS et al. 1983, RÄSÄNEN 1915, ROCES et al. 1993, SPANGLER 1973). Sie sind vorhanden bei der Ponerinae, Nothomyrmecinae, Pseudomyrmecinae und der Myrmicinae. Bei der Myrmecinae, Dorylinae, Ecitoninae, Dolichoderinae und Formicinae fehlen sie jedoch.

Weiterhin kennt man laterale Stridulationsorgane bei einem Teil der Bradynobaenidae, über deren Biologie nichts bekannt ist (BROTHERS 1995c). Sie befinden sich zwischen dem 4. und dem 5. Abdominalsegment (BROTHERS 1975). Bei einer medialen Struktur auf den Tergiten der Vertreter der Gattung *Olixon* handelt es sich wahrscheinlich ebenfalls um ein Stridulationsorgan, das aber bei anderen Vertretern der Familie Rhopalosomatidae vollkommen fehlt. Zur Biologie ist nur soviel bekannt, daß vermutlich alle Rhopalosomatiden Parasitoide bei Grillen (Gryllidae) sind (TOWNES 1977, GAULD 1995). Einheitlich in der gesamten Familie sind Stridulationsorgane nur bei der Mutillidae ausgebildet. Obwohl später in Vergessenheit geraten, wußte schon CHRIST 1791 von den zur Schallerzeugung nötigen Bewegungen zwischen dem 3. und dem 4. Abdominalsegment. Das Stridulationsorgan ist medial auf den Tergiten angeordnet (DUMORTIER 1963).

Die Felt-Lines sind bei fast allen Mutilliden ausgebildet, lediglich bei den Unterfamilien Myrmosinae, Ticoplinae und Rhopalomutillinae fehlen sie völlig. Darüber hinaus sind Felt-Lines nur noch in der Bradynobaenidae ausgebildet. Allerdings sind sie bei den "höheren" Bradynobaeniden mit möglicherweise sekundär rückgebildeter Schrilleiste weitaus weniger gut ausgeprägt (BROTHERS 1975, GOULET & HUBER 1993). Ist die Phylogenese tatsächlich so verlaufen, dann könnte einerseits gefolgert werden, daß die Stridulationsorgane mit Felt-Lines in irgendeiner Weise besser funktionieren, Felt-Lines ohne Stridulationsorgane jedoch überflüssig werden. Andererseits könnten aber auch beide Organe ähnlichen Zwecken dienen. Die Aus- und Rückbildung von Stridulationsorganen wäre dann lediglich einfacher und schneller möglich, als die von Felt-Lines.

Die Familie Mutillidae besteht derzeit aus sieben Unterfamilien: Myrmosinae, Pseudophotopsidinae, Ticoplinae, Rhopalomutillinae, Sphaerophthalminae, Myrmillinae und Mutillinae. Am artenreichsten sind mit je etwa 2000 bis 3000 Arten die kosmopolitischen Unterfamilien Sphaerophthalminae und Mutillinae. Die bisher beschriebenen Arten aus der Neuen Welt gehören ausschließlich zu einer dieser beiden Unterfamilien (BROTHERS 1995b).

¹ Das Propodeum ist das erste Abdominalsegment, die Petiole ist das zweite. Es gibt auch andere Zählweisen, die mit der Petiole (2. Abdominalsegment = 1. metasomales Segment) oder erst nach der Petiole oder, wenn vorhanden, nach der Postpetiole (3. oder 4. Abdominalsegment = 1. Gastersegment) beginnen. Ist der Leser eine andere Zählweise gewohnt, dann muß er hier jeweils ein, zwei oder drei Segmente subtrahieren.

2.3. Biologie

2.3.1. Johann Ludwig Christ (1739-1813)

In einer Arbeit über Mutilliden darf Pfarrer JOHANN LUDWIG CHRIST aus Kronberg im Taunus nicht fehlen. Aufgrund seiner hervorragenden Beobachtungen sei ihm ein eigenes Kapitel gewidmet. CHRIST hat sich nebenberuflich als Naturforscher, Ökonom, Bienenzüchter und Pomologe betätigt (BODE 1984). Er hat Bücher über Landwirtschaft und Weinbau geschrieben, und nebenbei beschäftigte er sich auch noch als Kirchenbaumeister. Mit seinem 1791 erschienenen Buch "Naturgeschichte, Klassifikation und Nomenclatur der Insekten vom Bienen, Wespen und Ameisengeschlecht" beginnt die Geschichte der Beobachtung lebender Mutilliden. In diesem Buch finden sich ausgezeichnete Lebensbeschreibungen für einige Hymenopteren-Arten. Mutilliden hat CHRIST aus Hummelnestern selbst gezüchtet. Er beschreibt Larven- und Puppenstadien sowie Männchen und Weibchen vollkommen zutreffend. Er erläutert genau, daß schon im Puppenstadium Weibchen mit "doppeltem Stachel auf dem Rücken" versehen sind. Das Stridulieren wird richtig als Reiben eines einzigen "Ringes ihres Hinterleibes mit dem darauf folgenden und darunter liegenden Ring" erklärt, und mit der Lauterzeugung bei einigen Käfern verglichen. Der Laut selbst wird als Alarmruf gedeutet, da CHRIST ein soziales Zusammenleben der Mutilliden mit den Hummeln annahm. Die parasitische Lebensweise der Mutilliden blieb ihm bei den scheinbar friedlich koexistierenden Tieren verborgen. Ähnlichkeiten mit den Hummeln sah CHRIST auch in den starken individuellen Unterschieden in der Körperlänge. Er schreibt von Mutilliden-Weibchen, "die die anderen an Größe dreimal übertreffen", eine für sich ebenfalls korrekte Aussage.

Es bleibt rätselhaft, warum CHRISTs Beobachtungen von anderen Autoren kaum wahrgenommen wurden. LATREILLE glaubte etwa zur gleichen Zeit, in den ungeflügelten Mutillen ein drittes Geschlecht sehen zu müssen. Er übernahm LINNÉs letzte Gattungsbeschreibung "Alae nullae neutris" (MORAWITZ 1865, ANDRÉ 1899). Auch REICH (1793) schreibt von geflügelten Geschlechtstieren und ungeflügelten Neutra, die er als "Zwitter" übersetzt. Immerhin beobachtet er noch, daß Mutilliden in Sandlöcher gehen, und daß Nachgrabungen eine solitäre Lebensweise vermuten lassen. Mit seiner Hypothese einer räuberischen Ernährung war REICH nahe an der Realität. Erst ein Jahrzehnt später setzte sich auch bei LATREILLE durch, daß die flügellosen Mutilliden Weibchen sind. LEACH (1815) führt in der Beschreibung der Gattung *Mutilla* unter anderem "Feminae apterae" an. Er weist ausdrücklich darauf hin, daß es keine Neutra gibt und daß Mutilliden solitär leben. Beim "Geschlechter-Problem" dauerte es also "nur" einige Jahrzehnte, bis als wissenschaftlich gesichert galt, was CHRIST schon 1791 veröffentlicht hatte. Bezüglich der Stridulation sollte eine wesentlich längere Zeit vergehen, wie aus einem der folgenden Kapitel noch ersichtlich wird.

2.3.2. Wirtswahl, Brutvorsorge² und Postembryonalentwicklung

Mutilliden werden oft als Ectoparasitoide, seltener als Brutparasiten bezeichnet. Der Begriff "Parasitismus" entzieht sich einer genauen Definition (KÉLER 1963). So gelten zum Beispiel Bettwanzen als Parasiten, obwohl sie sich nur kurz zum Nahrungserwerb auf ihrem Wirt aufhalten. Andererseits zählen blattfressende Raupen der Lepidoptera nicht zu den Parasiten, obwohl bei Schildläusen wiederum von Ectoparasiten der Pflanze gesprochen wird. Was einen Parasiten ausmacht, ist mehr Konvention als Objektivität. Selbst die Abgrenzung zu den Prädatoren ist fließend. Hierfür ist auf jeden Fall der Aufenthalt in oder auf dem Körper des Wirtes maßgebend, verbunden mit einer, wenn auch nur geringen, Schädigung (in Abgrenzung zu reinem Transport, der Phoresie). Es muß sich bei Parasitismus nicht, wie andere Autoren behaupten, unbedingt um einen einzigen Wirt handeln. Es existiert auch polyhospitaler Parasitismus (KÉLER 1963). Besser zu fassen ist der Begriff "Parasitoid". Für ihn gibt es lediglich zwei unterschiedliche Definitionen. Einmal sind Parasitoide Parasiten, die ihren Wirt töten, und zwar in Abgrenzung zu den Prädatoren langsam (HERMS 1915 nach KÉLER 1963, GATTERMANN 1993). Andererseits sind Parasitoide, auch Hemiparasiten genannt, temporäre Parasiten, die nur bestimmte Entwicklungsstadien als Parasiten durchlaufen und sonst frei leben (KÉLER 1963). Unabhängig von der Wahl der Definition sind die meisten parasitisch lebenden Insekten Parasitoide, nach der ersten Definition weniger Taxa als nach der zweiten. Mutilliden sind jedenfalls eindeutig parasitoid.

Ein weiteres begriffliches Problem ist die Zuordnung des auf die Brut orientierten Verhaltens der Spheciden, Pompiliden und Scoliiden, die vielen Mutilliden als Wirte dienen. Nach KÉLER sind es chlophage Parasitoide, deren Larven auf gelähmten Wirten leben. Entsprechend seiner Definition wären die, diese Larven konsumierenden Mutilliden Hyperparasiten (HAYES 1924). Dieser Begriff scheint mir hier jedoch nicht angemessen. Man könnte wohl allenfalls von Brutparasiten sprechen, die durch die Brutvorsorge ihrer Mütter die Brutvorsorge ihrer Wirte schädigend ausnutzen (KÉLER 1963). Die ihrerseits Brutvorsorge betreibenden Wirte werden heute meist nicht mehr als Parasiten bezeichnet, da sie den lebenden Nahrungsvorrat in einen selbstgegrabenen Bau einbringen (GODFRAY 1994). Echter Hyperparasitismus liegt nach letzterem also im Falle der Mutilliden, deren Wirte Spheciden, Pompiliden und Scoliiden sind, nicht vor. Der Begriff "Brutparasit" sollte für Mutilliden besser ebenfalls nicht verwendet werden, da die Mutilliden-Larven in den meisten Fällen ausschließlich von den älteren Larven- oder Puppenstadien ihrer Wirte fressen, nicht aber von den durch die Wirtsmütter eingetragenen

² Der in dieser Arbeit verwendete Begriff "Brutvorsorge" ist relativ neu und umfaßt den Zeitraum bis zur Eiablage. Weiterführende Tätigkeiten nach der Eiablage gehören dann zur Brutfürsorge, die mit dem Verlassen des Baus oder Nestes endet (GATTERMANN 1993). Meist erfolgt jedoch keine so genaue Unterscheidung, und beide Begriffe werden als "Brutfürsorge" oder als "brood provisioning" (Brutvorsorge) zusammengefaßt. In mindestens einem Fall ist echte Brutfürsorge bei Mutilliden bekannt geworden (QUICKE 1997). Hierbei bewachen die Mutilliden-Weibchen das Nestloch ihres parasitierten Wirtes und verteidigen es heftig gegenüber Konkurrenten.

lebenden Vorräten. Sie nutzen nur in geringem Maße die Brutvorsorge der Wirtsmütter, deren Proviant zu diesem Zeitpunkt ohnehin schon weitgehend aufgebraucht ist.

Die parasitische Lebensweise der Mutilliden war schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts bekannt. Der vermutlich erste schriftliche Nachweis findet sich bei DAHLBOM (1847) für *Mutilla europaea*. GISTEL (1856) vermerkt lediglich Orte, an denen Mutilliden vorkommen: "Sandgegenden" und "Wege, Pfade, Strassen und Steige". SICHEL & RADOSZKOVSKY (1869) führen dann schon neben den Hummeln einige Spheciden-Arten und Coleopteren als Wirte an. Daß Mutilliden nicht stenophag sind, das heißt, daß für eine Mutilliden-Art oft mehrere unterschiedliche Wirtsarten in Frage kommen, wurde ebenfalls bald bekannt. HOFFER (1886) hat mit großem Fleiß mindestens 10 *Bombus*-Arten als Wirte für *Mutilla europaea* beschrieben. Einzelne Wirtsnachweise gab es lediglich schon von SMITH (1876). HOFFER liefert darüber hinaus erstmalig gute Beschreibungen des Paarungsverhaltens und der Entwicklung der Mutilliden im Hummelnest. Er ist möglicherweise auch der erste, der sich über "mehr Weibchen als Männchen" in seinen Zuchten wundert. Weitere ausführliche Beschreibungen, insbesondere des Verhaltens in Hummelnestern, lieferte MEIDEL (1934). In den letzten 50 Jahren kamen noch einige Wirtsnachweise aus Japan hinzu, ebenfalls für *Mutilla europaea* an *Bombus* (MORIMOTO et al. 1951, MIYAMOTO 1959, 1963, KATAYAMA et al. 1993). Vielleicht haben die Mutilliden selbst einen Anteil daran, daß Hummeln im Laufe der Evolution Sozietäten ausbildeten. Hinweise hierzu gibt es schon bei anderen Vertretern der Apiformes. LIN (1964) folgerte aus Beobachtungen zum Wächterwesen bei Halictiden (MICHENER 1958), daß hoher Parasitendruck möglicherweise zur Entwicklung von sozialem Verhalten geführt haben könnte.

Weitere Wirtsnachweise kamen erst in diesem Jahrhundert dazu, am Anfang insbesondere für *Smicromyrme rufipes*: *Evagethes laboriosus* Fert., *Tachysphex* spec. (ANDRÉ 1899), *Oxybelus uniglumis* (L.) (KIEFFER 1902), *Oxybelus* spec. (OUDEMANS 1908), *Miscophus spurius* (Dahlbom) (MARÉCHAL 1930a, 1930b), *Oxybelus bipunctatus* Olivier (CREVECŒR 1930a, 1930b). Die Liste erweiterte sich durch neuere Untersuchungen ständig (OLBERG 1959, GRANDI 1961). Als Wirte anderer Mutilliden-Arten wurden viele weitere Vertreter der aculeaten Hymenoptera vermerkt: Spheciformes, insbesondere Sphecidae (BORRIES 1892, RUCKERT 1903, BRAUNS 1911, MELLOR 1927, BOHART & MACSWAIN 1939, NAGY 1968, ALCOCK 1974, MCCORQUODALE 1989, SUDHEENDRAKUMAR & NARENDRAN 1989, ASIS et al. 1991a, 1991b, HOOK & EVANS 1991, KROMBEIN 1992), Apiformes, insbesondere Apidae, Andrenidae, Halictidae, Anthophoridae (BORRIES 1892, ADLERZ 1906, CROS 1927, BISCHOFF 1927, MACSWAIN 1958, LIN 1964, BROTHERS 1972, CALLAN 1977, BROTHERS 1982, HOUSTEN & THORP 1984, ORDWAY 1984, MANLEY 1986, NORDEN et al. 1994), Vespoidea (BISCHOFF 1927), hauptsächlich Scoliidae (HAYES 1924, THOMPSON 1950). Weiterhin existieren Wirtsnachweise für die Ordnungen Diptera (z. B. *Glossina*), Coleoptera, insbesondere Chrysomelidae (BISCHOFF 1927, BARBIER 1976), und Lepidoptera (SEYRIG 1936, ZILLI 1983).

Die Angaben betreffs der Coleoptera und der Lepidoptera sind nicht sehr detailliert und ausgesprochen selten. Es könnte sich hier um einen Irrtum einzelner Mutilliden-Weibchen handeln oder um echten Hyperparasitismus. Immerhin gibt es drei Hinweise auf letzteres. In einem neueren Report (BÜRGIS 1991) fand sich eine Mutillide als Parasit in einer Asselfliege (Rhinophoridae), die wiederum eine Assel (Isopoda) parasitiert hatte. Vorher wurde ähnliches

schon durch INVREA bekannt (BROTHERS 1972). Hier handelte es sich um eine Sarcophagide, die ihrerseits ebenfalls auf einer Assel parasitierte. Der dritte Fall betrifft die in Schaben-Ootheken parasitierenden Evaniiden. Sie werden ihrerseits als Wirte für *Odontophotopsis eubule* (Cameron) vermutet (MICKEL 1974). Eine Einzelbeobachtung MELLORS, nach der eine adulte Pentatomidae (Hemiptera) während der Diapause von einer Mutillide parasitiert wurde, ist vermutlich ebenfalls auf Hyperparasitismus mit einer Tachinide (Diptera) als primären Parasiten zurückzuführen BROTHERS (1972).

Folglich können vorerst nur die Wirtsangaben als vollkommen sicher gelten, die aculeate Hymenopteren und Dipteren betreffen. Unter den sozialen Hymenopteren sind derzeit nur Apiden als Wirte bekannt. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch Formiciden parasitiert werden könnten. Erste Hinweise hierzu fanden WEBER (1934) und BROTHERS (1994). Ein endgültiger Beweis steht jedoch noch aus. Weitere überraschende Entdeckungen sind nicht ausgeschlossen, zumal Wirtsangaben nur für etwa 2% der bis heute beschriebenen Mutilliden vorliegen (QUICKE 1997). Für einige Unterfamilien existieren überhaupt noch keine Nachweise. Auch neue Beziehungen zu den Wirten können gefunden werden: KROMBEIN & NORDEN (1996) beschrieben kürzlich einen interessanten Fall von Kleptoparasitismus, ein Phänomen, für das die Vertreter der Nyssoninae (Spheciformes) bekannt sind (EVANS 1966). KROMBEIN & NORDEN beobachteten, daß Mutilliden das auf einer gelähmten Spinne aufgebrachte Pompiliden-Ei entfernten und statt dessen ihr eigenes anbrachten. Als Nahrung für Mutillidenlarven dienen damit nicht nur präimaginale Stadien ihrer Wirte, sondern unter besonderen Umständen auch die Imagines von Arthropoden, die ursprünglich zur Brutvorsorge dienen sollten.

In den meisten der bekannten Fälle besteht die Brutvorsorge der Mutilliden-Weibchen ausschließlich in der Suche des Wirtes und in der Eiablage. Für die Suche sind die Antennen der Mutilliden bestens ausgestattet. WALTHER (1979) beschreibt für verschiedene Arten einen immer wiederkehrenden Aufbau der Sinnesfelder mit sieben unterschiedlichen Sensillentypen. Das Eindringen in das Wirtsnest oder den Wirtsbau erfolgt oft über dessen Eingang. Blindgänge mancher potentieller Wirte erschweren eventuell die Suche (EVANS 1964, ANDREWES 1969). Bei sozialen Insekten oder bei Insekten mit Nestbewachung ist das Eindringen in den Brutbereich unter Umständen mit einem Kampf verbunden (BROTHERS 1972), der manchmal zum Tode des Wächters führt (LIN 1964, eigene Beobachtungen an *Mutilla* bei *Bombus*). Nach dem Eindringen in das Nest wird jeweils ein Ei auf oder neben den in einem präimaginalen Stadium befindlichen Wirt gelegt (EVANS 1978). Superparasitismus, also mehrere Eier pro Wirt, wird meist vermieden (COTTRELL 1936), jedoch nicht bei allen Arten (FERGUSON 1962, HEAVERSEDGE 1969, BROTHERS 1984). Zur Eiablage ist manchmal ein Kokon oder eine Wabe teilweise zu öffnen, immer verbunden mit dem anschließenden sorgfältigen Verschluss (COTTRELL 1936). Eine Lähmung des Wirtes mittels geringer Giftmengen kann stattfinden. Möglicherweise dient die Lähmung von Puppenstadien dazu, die Entwicklung einer stärkeren Puppencuticula zu hemmen und der frisch geschlüpften Larve die Nahrungsaufnahme zu erleichtern (BROTHERS 1972, EVANS 1978). Der Aufenthalt des Mutilliden-Weibchens im Wirtsnest kann sich bei sozialen Wirten über mehrere Tage erstrecken, da ihre Oogenese relativ langsam verläuft.

Die Entwicklung zum Imago geht, falls keine Diapause eingelegt wird, sehr schnell vonstatten. Es kommt vor, daß zwischen Eiablage und Schlupf des Imago nur etwa ein Monat vergeht. Der Schlupf der Larve aus dem Ei erfolgt nach etwa 4 Tagen. Die Larvalentwicklung ist meist von sehr kurzer Dauer. Das 5. und letzte Larvenstadium ist unter Umständen schon nach etwa 4 Tagen erreicht (BROTHERS 1972, 1978). Nachdem der Wirt vollständig konsumiert ist, findet die Verpuppung statt. Bis zum Schlupf der Mutillide vergeht in der Regel eine im Verhältnis zur Larvalentwicklung relativ lange Zeit. Im Puppenstadium findet unter anderem eine Metamorphose des Nervensystems statt. Es verschmelzen einige Ganglien im Abdomen. Dieser Vorgang wurde schon von BRANDT 1876 für *Mutilla* und *Myrmosa* beschrieben. Es gibt innerhalb der Ordnung Hymenoptera starke Unterschiede darin, welche Ganglien verschmelzen. Mutilliden sind hierbei nicht mit den Apiden zu vergleichen.

Die obigen Angaben gelten nur für eine Entwicklung ohne Diapause. Eine Diapause wird, wenn nötig, oft im Präpuppenstadium eingelegt (BROTHERS 1972). In manchen Fällen dauerte es zwei oder drei Jahre bis zu einem Schlupf (BRAUNS 1911). Dies ist möglicherweise eine Anpassung an extrem aride Standorte mit stark schwankenden Wirtsdichten. Manche Vertreter der Gattung *Dasylabris* überwintern auch als Imago (POTTS & SMITH 1944, EVANS & MILLER 1969), was bei der langen Lebensdauer der Weibchen nicht verwunderlich ist. Die Anzahl der Generationen pro Jahr differiert regional, die meisten Mutilliden sind offenbar bivoltin. Maximal kommt es zu bis zu drei Generationen (BRAUNS 1911). Nicht immer ist in Regionen ohne Frost oder in solchen mit geringen Temperaturschwankungen ein Jahresrhythmus in der Aktivität der Tiere zu beobachten. Die Flugaktivität der Männchen, die nur kurze Zeit nach dem Schlupf leben, ist zwar immer starken Veränderungen im Jahresgang unterworfen. Trotzdem fliegen einige Arten ganzjährig ohne Unterbrechung. In Südflorida zum Beispiel zeigten von 12 während der Dauer von vier Jahren untersuchten Arten lediglich zwei einen ausgeprägten Jahresrhythmus (DEYRUP & MANLEY 1990).

2.3.3. Ethologie der Imagines

Die Größe der Imagines ist wesentlich bestimmt durch die Größe ihrer Wirte. Daraus resultieren zum Teil starke Längenunterschiede innerhalb einer Art im Verhältnis von bis zu 1:3. Beim Vorliegen zweier sehr unterschiedlich großer Wirtsarten ist die Häufigkeitsverteilung der Mutilliden-Körperlängen dann auch tatsächlich bimodal (MICKEL 1924). Da Mutilliden-Weibchen möglicherweise, so wie viele Apiformes, bei der Eiablage das Geschlecht vorbestimmen können (COOK 1993), ist eine Auslese in Richtung großer Männchen und kleiner Weibchen denkbar (DEYRUP & MANLEY 1986). Dies hätte den Vorteil einer möglichen Dispersion durch Flugtransport, auf die noch später in diesem Kapitel eingegangen werden soll. Das Geschlechterverhältnis ist von Untersuchung zu Untersuchung sehr unterschiedlich. Möglicherweise ein Hinweis auf eine zeitliche Abhängigkeit, wie sie auch HAWKES (1992) nach allgemeinen Modellrechnungen für Parasitoide postuliert. Bei einigen Mutillidenarten, zum Beispiel bei der Gattung *Mutilla*, scheint die Anzahl der Weibchen zu überwiegen. Dagegen fanden MANLEY & TABER (1978) in einem Massenaufreten von etwa 6000 *Dasylabris foxi* ein Geschlechterverhältnis von 1:1.

Zum Nahrungserwerb der adulten Mutilliden findet sich in der Literatur relativ wenig. Immerhin ist schon aus früheren Quellen bekannt, daß sich weibliche *Mutilla europaea* an den Honigtöpfen ihrer Wirte nähren. Daß die Männchen Blüten besuchen, bleibt ebenfalls nicht unentdeckt. LANDOIS (1874) bemerkt: “die Männchen... treiben sich auf Blüten umher, während die flügellosen Weibchen auf der Erde kriechend ihrer Nahrung und ihrem Fortpflanzungsgeschäfte nachgehen”. Sehr genaue Angaben über den Blütenbesuch durch Männchen und Weibchen finden sich bei MÜLLER (1873, 1881). Nektar scheint überhaupt eine wesentliche Nahrungsquelle für beide Geschlechter zu sein. Selbst extraflorale Nektarien an den Petiolen der Blätter von *Mimosa*-Bäumen werden genutzt (LENKO 1970). Darüber hinaus wird berichtet vom Trinken der Hämolymphe aus mehreren Wirtspuppen und Präpuppen (BROTHERS 1972). QUICKE (1997) bringt dies zwar mit der extrem langen Lebensdauer weiblicher Mutilliden in Verbindung. Bei ausschließlicher Ernährung mit einem Gemisch aus Wasser und Bienenhonig wird jedoch bei der Haltung von Freilandfängen unter Laborbedingungen ebenfalls eine sehr lange Lebensdauer erzielt: 10 Monate (RICHARDS 1932) und bis zu 18 Monate (SCHMIDT 1978). Eine raffinierte Methode der Ernährung beschreibt LENKO (1970). Er beobachtete Vertreter zweier Mutilliden-Arten, die durch gezieltes Wegstoßen Zikaden (Cicadellidae) zur Abgabe von Honigtau veranlaßten. Die Mutilliden nahmen jeweils nur die durch dieses auffällige Verhalten erzwungenen Exkreme auf, während ungestört abgegebene ignoriert wurde. Das Wegstoßen wiederholte sich jeweils nach dem Einsammeln der “Ernte”, wobei immer bisher ungestörte Zikaden ausgesucht wurden.

Die Chronobiologie der Mutilliden ist ebenfalls weitgehend unerforscht. Die meisten Arten scheinen diurnal (tagaktiv) oder crepuscular (dämmerungsaktiv) zu sein. Ausschließlich nocturnal oder crepuscular sind alle Arten der Pseudophotopsidinae und einige der in ariden und semi-ariden Gebieten lebenden Vertreter der Sphaerophthalminae und Mutillinae (GOULET & HUBER 1993). *Dasymutilla*-Arten haben zwei Aktivitätsperioden am Tag, die durch die Temperatur des Sandes gesteuert wird (EVANS 1982). Der Circadianrhythmus läuft, wie bei vielen anderen in Wüsten lebenden Insekten, bei ständiger Dunkelheit frei weiter (MANLEY & SPANGLER 1983). Das geringste Wissen existiert über nocturnale Mutilliden. Der wohl erste Bericht einer nachts am Licht gefangenen männlichen *Smicromyrme* (Mutillinae) stammt von BIRÓ (1885). Es folgten weitere Nachweise für *Photopsis* und *Odontophotopsis* (Sphaerophthalminae) (FERGUSON 1962, 1963), *Smicromyrme* (JEANTET 1988) und *Tricholabiodes* (BAYLISS & BROTHERS 1996). Auffallend sind die meist wesentlich helleren Flügel der Männchen nocturnaler Mutilliden. In einigen bekannten Fällen dienen die meist sehr dunklen Flügel diurnaler Mutilliden als optische Signale bei der Balz. Die Männchen nocturnaler Mutilliden verwenden möglicherweise alternativ akustische Signale, wie sie durch Einzelbeobachtungen an fliegenden *Tricholabiodes* belegt sind (BAYLISS & BROTHERS 1996).

Zur Suche nach geeigneten Geschlechtspartnern fliegen die Männchen diurnaler Mutilliden in charakteristischer Weise dicht über dem Boden und rastern das entsprechende Areal ab. In wenigen Fällen sind auch längere Suchläufe beobachtet worden (ALCOCK et al. 1978). Um paarungsbereite Weibchen zu finden, werden neben optischen Signalen ganz offensichtlich auch chemische Signale ausgewertet. Anders jedenfalls sind plötzliche Massenansammlungen von Männchen um ein kopulationsberechtigtes Weibchen kaum vorstellbar (FATTIG 1936, MANLEY & TABER 1978, JELLISON 1982). Die Männchen einiger der bisher untersuchten Arten lassen sich

darüber hinaus nur von unbegatteten Weibchen anlocken. Das Sexualpheromon wird vermutlich nach der Begattung nicht mehr produziert (BROTHERS 1971, EVANS 1978). Die Männchen zweier Arten haben sogar kammförmige Fühler (NONVEILLER 1993), ein weiterer Hinweis auf chemische Kommunikation.

Eine Balz vor der Kopulation findet nicht immer statt (LINSLEY et al. 1955). Manchmal werden aber während der wenige Minuten dauernden Werbung die dunklen Flügel aufgestellt und hin und her geschwenkt (BROTHERS 1972, eigene Beobachtungen). Die Kopulation selbst dauert bei Arten ohne Flugtransport meist nur zwei bis 15 Sekunden, selten länger (COTTRELL 1936, REMINGTON 1944, SHAPPIRIO 1947, 1948, MANLEY 1977, MANLEY & DEYRUP 1989). Schallsignale während und nach der Kopulation wurden selten beobachtet. Stridulationssignale erzeugten allenfalls die Weibchen. Es scheint jedoch möglich, daß es sich hierbei um eine Reaktion auf Störungen durch den Beobachter, zum Beispiel durch ausgeatmetes CO₂, oder um Abwehrsignale begatteter Weibchen handelt. Begattungsunwillige, möglicherweise befruchtete Weibchen wehren Männchen mit erhobenem Abdomen stridulierend ab (eigene Beobachtungen). Stridulation bei Männchen kommt während oder nach der Begattung nie vor, dafür aber ein Brummen, das durch die Flugmuskulatur verursacht wird (SPANGLER & MANLEY 1978). Solche Laute (buzzes) benutzen auch die Männchen vieler anderer Hymenopteren während der Kopulation (LARSEN et al. 1986).

Die Dispersion einer Art ist bei fluguntüchtigen Weibchen sehr begrenzt, auch wenn deren Lebensdauer hoch ist. Bei der Wirtssuche wurden bisher lediglich maximale Entfernungen von bis zu 20 m pro Tag gemessen (EVANS et al. 1973). Es liegt nahe, an einen Flugtransport durch die Männchen zu denken, möglicherweise verbunden mit der Kopulation. Ausgenommen sind hier natürlich diejenigen Arten der Unterfamilie Ticoplinae, bei denen auch die Männchen ungeflügelt sind. Für den Flugtransport des Geschlechtspartners wird oft unglücklicherweise der Begriff "Phoresie" verwendet, der aber besser Tieren vorbehalten bleibt, die aktiv und temporär artfremde Partner zum Ortswechsel benutzen (KÉLER 1963, GATTERMANN 1993). Ein Flugtransport der Weibchen durch die Männchen ist in älteren Arbeiten nicht belegt (CLAUSEN 1976). BERTKAU (1884) hat zwar die Begattung von *Smicromyrme rufipes* genau beobachtet, einen Flugtransport aber lediglich aufgrund der Größenverhältnisse für möglich gehalten und vermutet. Seither gibt es umfangreiche Hypothesen, daß zumindest bei Arten mit gegenüber den Weibchen sehr großen Männchen ein Flugtransport möglich sei. Längere Flüge konnte allerdings auch CRČVEČER (1930b) in seinen umfangreichen Arbeiten zur Kopulation bei dieser Art nicht beobachten. Nachgewiesen ist ein Flugtransport, verbunden mit der Kopulation, lediglich bei der Rhopalomutillinae und bei wenigen Vertretern der Myrmosinae (EVANS 1969, PAGLIANO 1983, BROTHERS 1989, GOULET & HUBER 1993) und Mutillinae (LINSLEY 1960, PRESTON-MAFHAM & PRESTON-MAFHAM 1993). SHELDON (1970) beschreibt für *Timulla* die sehr genaue Anpassung der männlichen Kopfstruktur an ein mögliches Festhalten der Weibchen mittels der Mandibeln während des Fluges. Auch hier fehlen jedoch Verhaltensbeobachtungen. Bei den meisten Mutilliden ist ein Flugtransport unwahrscheinlich, denn die Weibchen sind bei vielen Arten größer als die Männchen oder etwa gleichgroß. Ein Phänomen, das auch bei vielen anderen parasitoiden Hymenopteren zu beobachten ist (HURLBUTT 1987).

2.3.4. Prädatoren der Imagines

Die flügellosen Mutilliden-Weibchen sind während der Suche nach ihren Wirten und bei der Dispersion vielen Prädatoren ausgesetzt. Die Prädatoren sind die möglichen Empfänger für interspezifische Signale oder für ein anders geartetes Abwehrverhalten. Als Prädatoren kommen zunächst die Vertreter aller Landwirbeltier-Klassen in Frage. Unter den Amphibien sind es vorwiegend Froschlurche (LIU & CHEN 1933, WEBER 1938), aber die wohl häufigsten Prädatoren sind Reptilien, hauptsächlich insectivore Eidechsen (EVANS 1984, VITT & COOPER 1988, TORO et al. 1996), aber auch manche Schlangen, wie zum Beispiel die unterirdisch lebenden blinden Typhlopiden (PUNZO 1974). Über Mutilliden-Jäger unter den Vögeln gibt es noch keine Beobachtungen, lediglich einige plausible Vermutungen (EVANS 1984). Unter den Mammalia finden sich als Prädatoren sowohl Rodentia (MASTERS 1979b) als auch Primaten (CARPENTER 1926). Sicher stellen auch viele Arthropoden den Mutilliden nach, insbesondere Arachniden. Untersuchungen hierüber gibt es jedoch nicht. Ein besonderes Problem dürfte die Begegnung einer Mutillide mit sozialen Insekten, insbesondere mit Formiciden, darstellen. Auch hierüber gibt es noch keine genaueren Beobachtungen.

2.3.5. Gynandromorphien

Eine für die Morphogenese und Genetik sehr interessante Erscheinung sind die Gynandromorphien. Sie kommen bei Mutilliden, wie auch bei vielen anderen Hymenopteren, relativ häufig vor. Sie seien der Vollständigkeit halber aufgeführt, auch wenn sie für die vorliegende Arbeit nicht von Bedeutung sind. Der erste Vermerk über eine gynandromorphe *Mutilla europaea* stammt von MÄKLIN 1856. Sie wurde als *obscura* beschrieben (DALLA TORRE & FRIESE 1899). Es handelte sich hier um eine laterale Gynandromorphie, links rein männlich und rechts rein weiblich aussehend. Genau spiegelbildlich dazu fand WHEELER (1910) eine laterale gynandromorphe *Pseudomethoca canadensis* (Blake). Der von MANN (1915) gefundene Gynander von *Dasymutilla fulvohirta* (Cresson) ist sehr unregelmäßig entwickelt und zeigt die Merkmale in verschiedenen Körperregionen überkreuzt (Artnamen nach MICKEL 1928). Eine ähnlich unvollständig entwickelte gynandromorphe *Dasymutilla hora* beschreibt MICKEL (1928). Dagegen fand BISCHOFF (1913) eine gynandromorphe *Myrmosa atra*, bei der fast ausschließlich nur der Kopf rechts männlich war, eine bei dem bei dieser Art sehr ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus besonders auffallende Erscheinung. Eine gynandromorphe *Traumatomutilla*, die ursprünglich von FABRICIUS als *Mutilla dubia* beschrieben wurde, brachte BISCHOFF (1931) zu einer ganz besonderen Erkenntnis: Das Vorderteil war bis zum dritten Segment männlich und *T. midas* Sm. zuzuordnen, der hintere Teil war unzweifelhaft eine als Weibchen beschriebene *T. nitidipustulatus* Cam. Bei vielen Mutilliden, wie auch bei diesen beiden Arten, werden Männchen und Weibchen als getrennte Arten geführt, bis eindeutig feststeht, daß sie zusammengehören. Im vorliegenden Fall konnte der Zusammengehörigkeitsbeweis einmal nicht über eine beobachtete Kopulation, sondern über eine Gynandromorphie geführt werden.

2.3.6. Abwehrverhalten und optische Signale

Das Abwehrverhalten der Mutilliden ist außerordentlich komplex (DEYRUP 1986). Zur Systematisierung sei der Einteilung von EDMUNDS (1974) gefolgt. Er unterscheidet zunächst primäre und sekundäre Abwehr. Primäre Abwehr wirkt, bevor das Beutefangverhalten des Prädators einsetzt. Ziel ist es, den Beuteerwerb nicht erst auszulösen oder zu unterdrücken. Im Gegensatz dazu kommt sekundäre Abwehr erst während des Beutefangverhaltens zum Tragen. Zur primären Abwehr gehört unter anderem, daß sich Mutilliden-Weibchen oft im Bodengrund eingraben. Einige Arten können sich minutenlang totstellen, und sind dann selbst bei intensivem Nachgraben schwer zu entdecken (DEYRUP 1988). Dies stellt eine der einfachsten Strategien dar, bei der die Prädatoren die so verborgenen Tiere nicht sehen können (anachoresis). Im Gegensatz dazu steht die Mimese (crypsis, camouflagen), bei der ein Prädator die Beute zwar wahrnimmt, sie aber nicht als solche erkennt. Mimese ist bei Mutilliden wenig bekannt. Ein Fall ist jedoch sehr augenfällig: Die Weibchen von *Dasymutilla gloriosa* (Saussure) ahmen Distelsamen nach (COCKERELL 1895 in MANLEY 1984), ein eindeutiger Fall von Phyto-Mimese. Die Beborstung der Tiere ist so ausgebildet, daß sie weißen Bällen gleichen. Dadurch, daß sie sich ebenso, wie die von ihnen nachgeahmten Samen vom Wind durch die Wüste rollen lassen, steht die besondere äußere Form der Tiere gleichzeitig im Dienste der Dispersion.

Die Hauptform der primären Abwehr stellt bei Mutilliden, zumindest im optischen Bereich, der Aposematismus dar. Von Aposematismus spricht man, wenn durch charakteristische Strukturen, auffällige Färbungen oder andere Signale darauf hingewiesen wird, daß die Begegnung mit dessen Sender gefährlich oder unangenehm ist. Nachteilig ist bei dieser Strategie, daß auffällige Signale auch Aufsehen erregen bei Prädatoren, die die Bedeutung (Semantik) des Signals noch nicht kennen. Darüber hinaus müssen fast immer einige Individuen der Population geopfert werden. Bei Mutilliden-Weibchen ist dies ausnahmsweise anders. Durch die hohe Bruchfestigkeit ihres Exoskeletts und den speziellen Aufbau des Meso- und Metasoma kommt es selten beim ersten Biß eines Prädators zu Schädigungen. Trotzdem sind zwei typische Anpassungen zu finden, die viele aposematisch gefärbte Tierarten entwickelt haben, um die oben erwähnten Nachteile des Aposematismus zu kompensieren. Erstens sind weibliche Mutilliden extrem langlebig, vermutlich auch post-reproduktiv. Zweitens existiert eine ausgeprägte Müllersche Ähnlichkeit (Müllerian resemblance)³ in den Färbungsmustern fast aller Mutilliden einer geographischen Region. Inwieweit einige Prädatoren schon eine angeborene Abneigung gegenüber bestimmten Signalen der Mutilliden besitzen, müßte noch geklärt werden.

Ein Indiz für die Güte des optischen aposematischen Signals der Mutilliden ist die Nachahmung der Signale durch "harmlose" andere Arthropoden, die als Batesche Mimikry bezeichnet wird. Hier sind viele Fälle bekannt geworden, die oft auch mit einer an Mutilliden-Weibchen gut angepaßten Außenkontur und mit einem auffallend ähnlichem Laufverhalten gekoppelt sind (CARPENTER 1926). In einigen Fällen könnte möglicherweise auch Müllersche Ähnlichkeit vorliegen, wie zum Beispiel bei den recht wehrhaften adephagen Coleopteren: Cicindelidae

³Es sollte vermieden werden, von Müllerscher Mimikry zu sprechen, da es sich hier nicht um echte Mimikry im Sinne heutiger Definitionen handelt (PASTEUR 1982, STARRETT 1993).

(ACORN 1988) und Carabidae (CARPENTER 1936). In den meisten anderen Fällen handelt es sich sicherlich um echte Batessche Mimikry. Unter den Coleopteren finden sich Mutilliden-Nachahmer hauptsächlich bei Arten der Familien Cleridae (DE GUNST 1950, CROWSON 1981, MAWDSLEY 1990) Lycidae (CARPENTER 1933). Einen Einzelfall in seiner Verwandtschaft stellt ein Ameisenlöwe (Myrmeleontiden-Larve) dar, der in Färbung und Fortbewegung ein Mutilliden-Weibchen nachahmt. Auffällig ist hierbei, daß lediglich diese eine Art Batessche Mimikry zeigt, während andere Vertreter der gleichen Gattung unauffällig sind (BRACH 1978). Weit verbreitet ist Batessche Mimikry mit Mutilliden bei Spinnen, deren Verwandte oft auch Ameisen imitieren. Unter den Dionycha, die ausschließlich ohne Fanggewebe arbeiten, finden sich die meisten Mutilliden-Nachahmer, insbesondere in der Familie Salticidae (Springspinnen) (GREEN 1912, EDWARDS 1984), aber auch bei diurnalen Vertretern der üblicherweise nocturnalen Clubionidae (Sackspinnen) (GRAVELY 1912) und der Gnaphosidae (Plattbauchspinnen) (NENTWIG 1985).

In einigen wenigen Fällen sind die Weibchen einzelner Mutilliden-Arten auffällig anders gezeichnet, als ihre Verwandten. In diesen Fällen handelt es sich vermutlich ausschließlich um Müllersche Ähnlichkeiten mit anderen aculeaten Hymenopteren, möglicherweise hervorgerufen durch ein selteneres Vorkommen von Mutilliden im entsprechenden Gebiet. Lediglich vermutet werden kann ein solcher Zusammenhang für die im südlichen Afrika beheimatete *Stenomutilla eurydice* (Péringuey). Als sicher Müllersch gilt die Ähnlichkeit der mittelamerikanischen *Pappognatha myrmiciformis* (Cameron) mit Ameisen der Gattung *Camponotus*. Ursprünglich vermutete WHEELER (1983) zwar, daß diese Mutillide *Camponotus* parasitiert und deshalb ihren Wirt nachahmt. YANEGA (1994) wies jedoch Vertreter der Gattung *Euglossa* (Apiformes) als tatsächliche Wirte von *Pappognatha myrmiciformis* nach.

Auch auf die sekundäre Abwehr, die stattfindet, wenn das Beutefangverhalten des Prädatoren eingesetzt hat, sind Mutilliden-Weibchen bestens vorbereitet. Sekundäre Abwehr ist immer nötig, wenn die Primäre Abwehr versagt. Aposematismen können sich ohne sekundäre Abwehr nicht ausbilden. Einen passiven Schutz stellt die dicke und extrem glatte Cuticula der Weibchen dar. Sowohl Eidechsen als auch Kleinsäugetern ist es kaum möglich, die Tiere schon beim ersten Biß zu schädigen (VITT & COOPER 1988, MASTERS 1979b). In wohl einmaliger Weise sind die Bestandteile des Mesosoma weiblicher Mutilliden zu einer einzigen Kapsel verbunden. Alle Nähte sind stark reduziert, meist sogar vollkommen verschwunden (REID 1941). Der gesamte Flugapparat wurde diesen Veränderungen geopfert. Das Metasoma besitzt ebenfalls ausgeklügelte Verstärkungen, über die noch in den Ergebnissen zu sprechen sein wird. Die Bruchfestigkeit des gesamten Mutilliden-Ectoskeletts ist mehr als 10mal so hoch, wie die bei Honigbienen gemessene (SCHMIDT & BLUM 1977). Mutilliden-Weibchen übertreffen in der Gesamtfestigkeit alle anderen Insekten. Natürlich hilft diese Panzerung nicht nur gegen Prädatoren, sondern auch gegen mögliche Angriffe der Wirte und gegen zu schnelles Austrocknen in ariden Gebieten (CHAPMAN et al. 1926, ZACHARIASSEN et al. 1988).

Der wohl wichtigste Bestandteil der sekundären Abwehr ist der auffällig schmerzhaftes Stich. Chemie und Pharmakologie der Inhaltsstoffe des Giftdrüsenreservoirs weiblicher Mutilliden waren bis vor etwa 20 Jahren vollkommen unerforscht (RATHMAYER 1978). Unterdessen ist etwas mehr bekannt geworden. Das Venom der bisher untersuchten Mutilliden ist nicht

besonders toxisch (SCHMIDT et al. 1980) und besitzt eine geringe hämolytische Aktivität (SCHMIDT et al. 1986). Die für Labormäuse letalen Dosen liegen um ein bis zwei Zehnerpotenzen höher, als für die Venome anderer aculeater Hymenopteren. Bei *Pogonomyrmex*-Arten ist das Verhältnis sogar noch größer. Dafür sind die Gemische der Mutilliden-Giftdrüsen aber offenbar auf das Verursachen möglichst großer Schmerzen ausgelegt, sie besitzen eine hohe Algogenizität (SCHMIDT et al. 1986). Mutilliden rangieren in allen subjektiven Schmerzskalen kurz hinter einigen wenigen noch schmerzhafteren Formiciden-Arten (*Paraponera* spec.) und einigen großen Vertretern der Gattung *Pepsis* (PIEK 1986, SCHMIDT 1998 pers. Mitt.). Die genauen Ursachen hierfür sind noch nicht vollständig erforscht. Besonders auffällig ist, daß das Venom eine extrem geringe Lipase- und Phospholipase-A-, dafür aber eine sehr hohe Esterase-Aktivität (SCHMIDT et al. 1986) besitzt. Die Proteinzusammensetzung unterscheidet sich teilweise erheblich von der anderer Hymenopteren-Gifte (LELUK et al. 1989). Nicht unerwähnt soll bleiben, daß es aber auch zwischen verschiedenen Gattungen der Mutillidae große Unterschiede in der Zusammensetzung des Venoms gibt (PIEK et al. 1989, PIEK 1990).

Wichtig für die erfolgreiche Injektion des Giftdrüsenreservoir-Inhaltes ist der Stechapparat. Mutilliden sind auch hier besonders gut entwickelt, zumindest die systematisch höher stehenden Arten (HERMANN 1975). Sie stellen die Spitze der Evolution des Stechapparates bei Hymenopteren dar, die durch Modifikationen am Stachel, an der Furcula, an den Gonostyli und an zwei Muskelgruppen erreicht wurde (HERMANN 1968, HERMANN & CHAO 1983). Eine Dufour-Drüse ist ebenfalls vorhanden. Der Stachel ist ausroll- und schwenkbar, und erreicht etwa die Länge des Metasoma (HERMANN 1984). Lediglich die sensorische Ausstattung des Stachels bewegt sich im Rahmen des bei Hymenopteren Üblichen (HERMANN & DOUGLAS 1976).

Die möglicherweise einmalige Kombination aus sehr wirkungsvollen primären und sekundären Abwehrstrategien macht Mutilliden-Weibchen für Prädatoren zu einer höchst unattraktiven Beute (SCHMIDT & BLUM 1977). Selbst Tiere mit ähnlichen optischen Mustern werden von vielen insectivoren Reptilien gemieden (SEXTON 1964, EDWARDS 1984). Bei einigen Prädatoren, die Mutilliden als Beute annehmen, kommt es meist zu erheblich verlängerten Handlings-Zeiten (CARPENTER 1926, VITT & COOPER 1988, MASTERS 1979b). Eine erfolgreiche Flucht in unbeschädigtem Zustand ist sehr wahrscheinlich und auch oft beobachtet worden.

Mutilliden-Männchen müssen aufgrund ihrer anderen Lebensweise und ihres völlig anderen Körperbaus gesondert abgehandelt werden. Es ist kaum anzunehmen, daß die Männchen im Sinne einer Bateschen Mimikry im optischen Bereich ihre Weibchen nachahmen. In den meisten Fällen ist der Sexualdimorphismus in Farbmuster, Größe und Kontur extrem. Auffällig ähnlich sind lediglich die akustischen Signale, die ausschließlich bei Beunruhigung gesendet werden. Darüber hinaus kneifen viele Mutilliden-Männchen oft recht heftig mit ihrem Begattungsapparat. Sie imitieren damit möglicherweise einen Stich, nach eigenen Erfahrungen ein sehr wirkungsvolles Mittel. Hierüber sind allerdings noch keine objektiven Untersuchungen bekannt. Ein wahrscheinlicher Grund für das sehr geringere Wissen über die Ethologie männliche Mutilliden ist insbesondere in ihrer sehr geringen Lebensdauer zu sehen.

2.3.7. Akustische Signale

Die Stridulation ist bei Mutilliden schon lange bekannt. Der historische Hintergrund ist sehr aufschlußreich und sei deshalb hier etwas ausführlicher abgehandelt. Obwohl CHRIST 1791 aufgrund der beobachteten Bewegung den Ort des Stridulationsorgans schon richtig beschrieb, gibt es bis in die heutige Zeit immer wieder Irrtümer. Am Beginn der Forschungen stehen die ausgezeichneten und gründlichen Arbeiten von GOUREAU (1835, 1837 b, 1838) über die Bioakustik der Insekten. Schon in seiner ersten Arbeit 1835 werden die "Alarmrufe" der *Mutilla europaea* erwähnt. Ausführlicher behandelt GOUREAU die Mutilliden in späteren Arbeiten (1837a, 1837c, deutsche Zusammenfassung: 1848). Hier findet sich, vollkommen korrekt, eine erste Abbildung der Schrillfläche auf dem vierten Tergit (1837a, T. VI, Pl. 4, 19) nebst einer richtigen Beschreibung von Form und Aussehen: "... la forme d'un écusson lisse et luisant" [... die Form eines Wappenschildes, glatt und schimmernd]. Diese Beschreibung wird auch später immer wieder bestätigt (MARCUS 1932).

WESTRING, ebenfalls bekannt durch frühe bioakustische Arbeiten (1845, 1846/47, 1858), stößt sich an dem Begriff "lisse". Eine glatte Oberfläche könne unmöglich zu einem Stridulationsorgan gehören (WESTRING 1845). Dies wiederum veranlaßt DREWSEN (1847), der ansonsten CHRIST und GOUREAU glaubt, zu behaupten, daß folglich die rippenartige Struktur neben dem "écusson" zur Stridulation benutzt wird. Ganz verworren wird die Angelegenheit, nachdem DARWIN (deutsche Ausgabe 1902) auch noch ein Stridulationsorgan zwischen Kopf und Thorax postuliert. Diesem widerspricht LANDOIS (1874) allerdings in seinen "Thierstimmen": "Auf der Oberfläche des vierten Hinterleibsringels erhebt sich gerade wie bei den Bockkäfern ein dreieckiges Feld, welches noch feiner gerillt ist, und als das wesentliche Organ des ganzen Tonapparates angesehen werden muß". LANDOIS' Arbeit ist es auch, in der sich erstmalig Messungen über den Rillenabstand der Schrillfläche finden, allerdings nur für Formiciden. Für eine Ponerinae werden 5,4 µm angegeben. Die beim Stridulieren erzeugte Frequenz wird über die Rillenzahl und die vermutete Lautdauer von 1/8 s auf etwa 1 kHz geschätzt. Stridulationsorgane erwähnt LANDOIS sowohl für Männchen als auch Weibchen dreier Mutilliden-Arten. Gute Zusammenfassungen weiterer Arbeiten des vorigen Jahrhunderts finden sich bei RÄSÄNEN (1915) über Formiciden und bei PROCHNOW (1907-1908) über Insekten allgemein.

Trotz der bisherigen Erkenntnisse will MORLEY (1902) im Gegensatz zu MERCET (1902) gesehen haben, daß die zwei verschieden hohen Töne der Laute männlicher *Mutilla europaea* durch die Bewegung unterschiedlicher Abdominalsegmente hervorgerufen werden. Es ist unklar, wie er zu dieser Erkenntnis kommt, zumal SWINTON (1878) eindeutig beschreibt, daß die Bewegung während der Stridulation ausschließlich zwischen dem dritten und dem vierten Abdominalsegment stattfindet. Die Aufzählung der Irrtümer ließe sich weiter fortsetzen, soll aber an dieser Stelle abgebrochen werden, da sie lediglich wissenschaftshistorisch interessant wäre. Nicht unerwähnt bleiben soll jedoch, daß auch im Zeitalter der Raster-Elektronenmikroskopie ähnliche Fehler immer wieder auftreten. So findet sich zum Beispiel in HERMANN & MULLEN (1974, fig. 1A) eine Abbildung der angeblichen Pars stridens von *Dasytmilla occidentalis*, die eindeutig die wesentlich gröbere und unregelmäßige Struktur

daneben zeigt. Auch die abgebildeten Plectra dürften in wohl fast allen Fällen abgerissene Intersegmentalhäute, Borsten oder Verunreinigungen sein.

Viele Vermutungen gab es schon früher über die Funktion der Stridulationslaute. Lange wurden sie als "Alarmlaute" angesehen, später auch als Warnsignale. Auf jeden Fall ist immer wieder beobachtet worden, daß sowohl manchmal bei der Begattung als auch immer bei Beunruhigung striduliert wird. Trotzdem hat sich DARWIN (deutsche Ausgabe 1902) hier wieder in seiner unverwechselbaren Art hervorgetan, indem er für solitäre Insekten keinen anderen Nutzen der Lautproduktion sehen wollte, als einen geschlechtlichen. Er konnte sich nicht vorstellen, daß ein Vogel oder ein Säugetier, das einen großen Käfer fressen kann, von dessen relativ leiser Stridulation erschreckt werden könnte. DARWIN sah nur die Schreck hervorrufende Bedeutung akustischer Signale und beeinflusste damit lange Zeit die Bioakustik. Erst in letzter Zeit zeigen immer mehr Untersuchungen, daß es, insbesondere bei Insekten, auch aposematische akustische Signale gibt. Ein typisches Beispiel hierfür sind die Ultraschall-Klicklaute einiger Nachschmetterlinge, die unterdessen nicht mehr nur als Schrecksignale (startle) oder als Störlaute für das Ortungssystem der sie jagenden Fledermäuse gedeutet werden, sondern als Aposematismus (BATES & FENTON 1990, FUTTRUP et al. 1996). Fledermäuse lernen schnell, die schlecht schmeckenden Arctiiden (Lepidoptera) an ihren Lauten zu erkennen. Der schlechte Geschmack, hervorgerufen durch Alkaloide, ist hierbei die sekundäre Abwehrstrategie (ECKRICH & BOPPRÉ 1990).

Die Stridulationslaute der Mutilliden sind in den letzten 20 Jahren näher untersucht worden. Sie treten bei diurnalen Mutilliden immer nur dann auf, wenn sich die Tiere auf wenige Zentimeter genähert haben, oder wenn sie durch Fremde gestört werden (OSTEN 1992). SPANGLER & MANLEY (1978) lieferten zu diesen Lauten die ersten Oszillogramme und einige brauchbare Sonagramme geringer Auflösung. Die Sonagramme von GENISE & STRANEK (1991) scheinen dagegen ausnahmslos Artefakte zu sein, bei denen zeit- und artunabhängig immer wieder Frequenzbänder in identischer Höhe auftauchen. Die zeitlich am besten aufgelösten Oszillogramme finden sich in MASTERS (1980). Gut aufgelöste Sonagramme fehlen nach wie vor.

Für Hymenopteren sind neben den Stridulationsorganen noch zwei weitere Möglichkeiten der Schallerzeugung beschrieben, die nicht Gegenstand dieser Arbeit sein sollen. Zum einen handelt es sich um das Ansprechen von Teilen der Flugmuskulatur, das ohne nennenswerte Flügelbewegung ein "Brummen" hervorruft (LARSEN et al. 1986). Dieses "Brummen" wurde auch von männlichen Mutilliden beschrieben (SPANGLER & MANLEY 1978). Es wird offenbar nur, wie auch bei anderen Hymenopteren, während der Kopulation eingesetzt. Eine dritte Möglichkeit der Schallerzeugung wäre das von NACHTWEY (1961) beschriebene Trommelorgan mancher Ameisen. Nach genauerer Betrachtung scheint es sich hierbei jedoch um Muskeln, Sehnen und besondere Strukturen zu handeln, die allein zum Anheben des Gasters dienen. Stridulation ist darüber hinaus nicht auf die Imagines beschränkt. Von einer Ichneumonide ist eine Stridulation im Puppenstadium beschrieben worden (LYLE 1911 in HASKELL 1961).

2.3.8. Chemische Signale

HOFFER beschrieb schon 1886, daß das “Zirpen” mit einem “wahrhaft penetrante[n] Geruch” verbunden ist, und zwar sowohl “im aufgeregten Zustande” als auch während der Begattung. Als Ursache für diese Gerüche könnten alle exokrinen Drüsen in Frage kommen. Besonders interessieren sollen hier die Mandibeldrüsen und das Felt-Line-Organ, da in Gift- und Dufour-Drüsen bisher keine leichtflüchtigen Substanzen gefunden wurden.

Die Felt-Line⁴ ist, lateral am dritten Abdominalsegment, ein auffälliges Merkmal der meisten Mutilliden. Eine Ausnahme bilden lediglich einige Arten, die den Unterfamilien Myromsinae, Rhopalomutillinae und Ticoplinae angehören (GOULET & HUBER 1993). Felt-Lines sind entweder paarweise an den Tergiten, an den Sterniten oder vierfach vorhanden und werden oft als Bestimmungsmerkmal benutzt (KROMBEIN 1940, 1971, 1972, LELEJ 1981). Als Felt-Line-Organ wird das im Inneren der Felt-Line gegenüberliegende Gebilde bezeichnet, seitdem bekannt ist, daß es sich hierbei um eine Gruppe exokriner Drüsenzellen ohne Reservoir handelt. Die Untersuchungen von DEBOLT (1973) ergaben, daß das Felt-Line-Organ innerviert ist und durch Tracheen mit Luft versorgt wird. Die Ausführgänge der Drüsenzellen durchdringen die Cuticula. Außen auffällig sichtbar sind insbesondere flache Borsten mit großer Oberfläche. Die Funktion des Felt-Line-Organ ist nach wie vor unbekannt (siehe Kapitel Systematische Stellung).

Als Wehrdrüsen fungieren bei vielen Insekten die paarigen Mandibeldrüsen (WHITMAN et al. 1990). Sie kommen beispielsweise bei Trichopteren-Larven, Collembolen, Mantiden, Neuropteren und Hymenopteren vor (KÉLER 1963). Es sind in der Regel tubulöse, machmal mit einem Reservoir versehene Drüsen, die funktionell Speichel-, Gift-, Allomon- oder Pheromondrüsen sind. Bei Ameisen und anderen aculeaten Hymenopteren sind Mandibeldrüsen nach bisherigen Erkenntnissen immer anzutreffen (ATTYGALLE & MORGAN 1984a). Die Anatomie der Mandibeldrüsen und ihrer anhängenden Organe ist bei allen Apocrita ähnlich (SINGH & SINGH 1982). Lediglich die Größe des Reservoirs variiert gelegentlich extrem. Bei *Camponotus* reicht das Reservoir sogar bis in das Abdomen (MASCHWITZ & MASCHWITZ 1974). Im Vergleich dazu zeigt das Reservoir der bisher untersuchten Mutilliden-Mandibeldrüsen keine besonderen Auffälligkeiten. Seine Oberfläche ist wellig und dick, es ist etwas länger als 0,5 mm, und die Drüsenzellen liegen apical auf dem Reservoir, etwas lateral versetzt (HERMANN et al. 1971, SINGH & SINGH 1982). Die Zusammensetzung des Mandibeldrüsen-Sekrets wurde lediglich bei *Dasymutilla occidentalis* genauer untersucht. Bei dieser Art fand sich als Hauptkomponente 4-Methyl-3-heptanon (SCHMIDT & BLUM 1977). Als weitere Komponenten wurden andere Ketone gefunden, wie zum Beispiel das 4,6-Dimethyl-3-nonanon (FALES et al. 1980). Die Sekrete weiterer Mutillidenarten wurden lediglich auf den Gehalt an 4-Methyl-3-heptanon untersucht. Das Keton fand sich bei 8 weiteren *Dasymutilla*-Arten, bei zwei *Timulla*-Arten, bei *Pappognatha pertyi* und bei *Traumatomutilla indica*. Es fehlte jedoch bei zwei *Pseudomethoca*-Arten und bei *Smicromyrme pruinoso* (FALES et al. 1980).

⁴Der Begriff “felt line” (Filzstreifen) wurde 1903 von VIERECK eingeführt (DEBOLT 1973). Es ist keine vernünftige Übersetzung dafür bekannt.

Die Mandibeldrüsen-Sekrete haben, soweit bekannt, bei Aculeaten meist defensive Funktionen. Vielen Formiciden dienen die Mandibeldrüsen-Sekrete auch gleichzeitig im sozialen Kontext als Alarmpheromone (BLUM 1985). Extrem große Sekretmengen und spezielle Sekretfärbungen bei *Calomyrmex*-Arten könnten darüberhinaus eine optische aposematische Funktion haben BROUGH (1978).

Die Chemie der Mandibeldrüsen-Sekretgemische ist nicht unbedingt von Wert für die Systematik der Hymenoptern. Es gibt sowohl große inraspezifische (BLUM et al. 1982, BRAND & PRETORIUS 1986) als auch interspezifische Unterschiede in der Zusammensetzung. Da bei den Formiciden die soziale Bedeutung der chemischen Signale hinzukommt, gibt es auch kolonie- und kastenabhängige Variationen (BRADSHAW et al. 1979b, DONASCIMENTO et al. 1993c). Es ist daher nicht verwunderlich, daß es bei sozialen Insekten auch zu erheblichen Unterschieden innerhalb einer Gattung kommt (BLUM et al. 1982, CAMMAERTS et al. 1981). Obwohl es für solitäre Hymenopteren kaum entsprechende Untersuchungen gibt, ist auch bei diesen das Auftreten bestimmter Inhaltsstoffe im Mandibeldrüsen-Sekret nur mit größter Vorsicht zu verallgemeinern. Selbst verwandte Arten könnten sich chemisch stark voneinander unterscheiden.

2.4. Verwendete Versuchstiere

Als Versuchstiere kamen durchweg Lebendfänge von den angeführten Fundorten zur Verwendung. Die Haltung der Tiere erfolgte in Plastikbehältern, und zwar meist einzeln, manchmal in Gruppen von bis zu vier Weibchen einer Art. Wasser und ein Gemisch aus Wasser und Honig im Verhältnis 2:1 gab es ad libitum. Die Mutillidenarten sind in der folgenden Aufstellung systematisch nach Unterfamilien geordnet aufgeführt (Systematik nach BROTHERS 1975, GOULET & HUBER 1993). Hinter den Namen vermerkt sind die Fundorte.

Unterfamilie Myrmosinae

Myrmosa melanocephala (Fabricius), Zeithain (Deutschland)

Unterfamilie Sphaerophthalminae

Tribus Dasylabrini

Dasylabris celimene (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)

Dasylabris maura (L.), Fundorte in Brandenburg (Deutschland)

Stenomutilla euridice (Péringuey), Gr. Waterberg (Namibia)

Tribus Sphaerophalmini

Subtribus Sphaerophalma

?*Traumatomutilla* spec. (Pantanal, Brasilien)

Unterfamilie Myrmillinae

Ceratotilla ?transvaalensis (André), St. Lucia (Südafrika)

Labidomilla tauriceps (Kohl), St. Lucia (Südafrika)

Myrmilla calva (Villers), Zabel bei Meißen (Deutschland)

Unterfamilie Mutillinae

Tribus Mutillini

Subtribus Mutillina

- Mutilla marginata* Baer, mehrere Fundorte (Deutschland, Schweiz)
Tropidotilla litoralis (Petagna), Vitoli (Griechenland)

Subtribus Smicromyrmina

- Glossotilla ?liopyga lampropyga* (Bischoff), St. Lucia (Südafrika)
Glossotilla suavis specularix (Smith), St. Lucia (Südafrika)
Pristomutilla (Pristomutilla) sp., St. Lucia (Südafrika)
Pseudocephalotilla beira (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)
Pseudocephalotilla praedatrix (Smith), St. Lucia (Südafrika)
Seriatospidia junodi (André), St. Lucia (Südafrika)
Smicromyrme rufescens (André), St. Lucia (Südafrika)
Smicromyrme rufipes (Fabricius), Oßling bei Kamenz (Deutschland)
Trogaspidia (Trogaspidia) themis (Péringuey), St. Lucia (Südafrika)

3. Methoden

3.1. Untersuchungen zur Anatomie

Zur Untersuchung der Anatomie stand ein Raster-Elektronenmikroskop S-2400 (Hitachi) mit Raster-Rotation und dynamischem Focus zur Verfügung. Es erlaubte die Dokumentation über Video-Printer und Personal-Computer, sowie eine fotografische Ausgabe in hoher Auflösung auf Rollfilm. Wesentlich für das Ergebnis der Messungen ist die Präparation. Die in einem Raster-Elektronenmikroskop zu betrachtenden Proben müssen hochvakuumbeständig, insbesondere trocken, und elektrisch leitfähig sein. Zur Trocknung kamen zwei Verfahren zur Anwendung: die einfache Lufttrocknung und die CP-(Critical-Point)-Trocknung. Bei geplanter Lufttrocknung diente Essigsäureethylester als Tötungssubstanz für die Versuchstiere. War es nötig, die Muskulatur und die inneren Organe zu entfernen, dann erfolgte eine Mazeration durch längeres Kochen der Abdominalsegmente in 20%iger KOH mit anschließendem Einlegen in 2%ige KOH für 5 Tage.

Sollten innere Organe oder die Muskulatur untersucht werden, dann erfolgte, zur Vermeidung von Artefakten durch Volumenveränderungen, die Tötung der Tiere nach Abkühlung auf 4 °C in einer Fixierlösung nach Carnoy. Zur anschließenden Aufbewahrung diente 60%iges Ethanol. Nötige weitere Präparationen wurden unter Ringer-Lösung vorgenommen. Die Trocknung erfolgte bei empfindlichen Präparaten nach Durchgang durch eine aufsteigende Alkoholreihe im CP-Verfahren (Critical Point Dry K850, Emitech) mit CO₂. Nach Montage der Untersuchungsobjekte auf Objekthaltern mit leitfähigen, doppelseitig klebenden Folieplättchen, und dem eventuellen Aufbringen einer Kalibriersuspension aus Polystyren-Latex-Kügelchen (1,09 µm, Firma Agar), erfolgte eine abschließende Trocknung im Exsikkator.

Im letzten Präparationsschritt beider Präparationsverfahren beschichtete ein Sputter-Coater SCD 004 (Balzers) die Präparate mit Gold (7 Pa Argon-Atmosphäre, Beschichtung mit 20 mA für 200 s bei 30 mm Abstand). Zur Kalibrierung des Raster-Elektronenmikroskops diente ein Planotec Silizium-Testobjekt (Plano). Da auch nach Vergrößerungswechsel bei Streckenmessungen lediglich lineare Abweichungen um weniger als 5% feststellbar waren, konnte in den meisten Fällen auf ein direktes Aufbringen der Kalibriersuspension auf die Präparate verzichtet werden. Wichtig war in solchen Fällen allerdings die genaue Ausrichtung der zu messenden Strecken senkrecht zum Primärstrahl um Verzerrungen zu vermeiden. Die Rekonstruktion der räumlichen Anordnung der Muskeln und die Darstellung der Verhältnisse während der Stridulation erfolgte mit dem Ray-Tracing-Programm Win Edit 1.0/Win Trace 1.0 (Data Becker).

3.2. Aufnahme von Bewegungen und deren Auswertung

Für Bewegungsregistrierung während der Stridulation wurden die gegeneinander bewegten Abdominalsegmente mit weißer Farbe markiert. Als besonders gut haltbar und schnell trocknend erwies sich Color Email Farbe Matt 5 (Revell). Zur Videoaufzeichnung dienten eine High-Speed-2/3"-CCD-Schwarzweißkamera CF 100 X (Kappa) mit Micro-Zoom 1:6,5

(Arbeitsabstand 90 mm; Bildbreite 1,9-12 mm) und ein Video-Cassetten-Recorder Betacam SP UVW-1400P (Sony). Die Beleuchtung erfolgte mit einer Kaltlichtquelle KL 1500 E (Leica) mit zwei 1,6 m langen flexiblen Lichtleitern und alternativ, insbesondere um das Tier blendfrei beobachten zu können, mit einer Infrarotbeleuchtung über einen GaAlAs-Emitter OD 50 L (Intensitätsmaximum bei 880 nm, 7 Grad Öffnungswinkel, TO39-Gehäuse, Dauerstrich-Ausgangsleistung 30 mW, Firma Opto-Diode).

Die verwendete Kamera kann sowohl im Zeilensprungverfahren als auch im High-Speed-Modus betrieben werden. Im High-Speed-Modus liefert sie, bei abgeschaltetem Zeilensprung, 50 Videobilder pro Sekunde. Jedes der 50 Bilder ist zusammengesetzt aus zwei bis zehn Teilbildern, die vorher im Abstand von 10 bis 2 ms zwischengespeichert wurden. Daraus resultieren bei sinkender Bildhöhe Bildwiederholfrequenzen zwischen 100 und 500 Hz. Die Messungen der Winkel und Strecken erfolgte auf ausgedruckten Video-Bildern. Die Genauigkeit spielte hierbei keine große Rolle, da es hauptsächlich darauf ankam, welche Segmente während der Stridulation in welcher Richtung gegeneinander bewegt werden.

3.3. Messung der mechanischen Eigenschaften und Vibrationen

Die posteriore Kante des dritten Tergits fungiert, wie schon bekannt, als Plectrum des Stridulationsorgans. Durch die Zugkraft der an der Stridulation beteiligten Muskulatur drückt die Pars stridens gegen das Plectrum. Die nähere Umgebung des Plectrums wird dadurch nach oben gebogen und wirkt mechanisch wie eine Feder. Zur groben Bestimmung der Federkonstanten wurden drei weibliche *Pseudocephalotilla praedatrix* verwendet. Alle Versuche fanden unter CO₂-Betäubung am lebenden Insekt statt. Die Montage der Tiere erfolgte auf Objektträgern mittels Wachs-Kolophonium am dritten Sternit. Gemessen wurde mit einem dynamischen Ultrahärtetester Shimadzu DUH 202. Mit diesem Gerät kann der Indenter von oben über Größenordnungen von 10 µm bewegt werden, während die Kraftmessung im 50-mN-Bereich stattfindet. Der Auftreffpunkt läßt sich vorher optisch bestimmen.

Störend ist, daß das Gerät seine Messung schon beim Berühren von Borsten oder Haaren beginnt. Dadurch starten die aufeinanderfolgend aufgenommenen Verschiebungs-Last-Kurven bei unterschiedlichen Absenktiefen, und sind im unteren Bereich stark nichtlinear. Für die Bestimmung der Federkonstanten ist jedoch nur der Anstieg der Kurven im linearen Bereich maßgebend. Um sicherzustellen, daß die um den Auftreffpunkt herum aufragenden Borsten niedergedrückt sind, beginnt die Auswertung der Diagramme erst bei 10 mN. Die Federkonstante des Plectrums wurde über jeweils 5 Messungen gemittelt. Die großen Meßunsicherheiten bedingen, daß das gewonnene Ergebnis nur für eine grobe Abschätzung verwendet werden kann. Weitere Messungen an anderen Arten erschienen aus diesem Grunde als nicht sinnvoll und wurden unterlassen.

Zur Registrierung der Vibrationen auf der Oberfläche des dritten Tergits stand ein Laservibrometer zur Verfügung. Gemessen wurden je zwei Weibchen von *Myrmilla calva* und von *Trogaspidia themis*. Die durch Abkühlung auf 4 °C vorübergehend immobilisierten Tiere wurden mit Drahtbügeln auf Knetmasse so befestigt, daß das Abdomen ab dem dritten Segment

von allen Seiten erreichbar und ab dem vierten Segment frei beweglich war. Auf die zu vermessenden Punkte auf dem dritten Tergit wurden halbverspiegelte Kügelchen einer Scotch-Reflexionsfolie gelegt. Mit Hilfe eines Stereo-Mikroskops mit extrem großem Arbeitsabstand war es möglich, den Laser-Strahl des Sensor Head OFV 300 aus 0,6 m Abstand auf einzelne der Kügelchen zu justieren und zu fokussieren. Ein 2-Kanal-Speicher-Oszilloskop DS-8601A (Iwatsu) zeichnete das Ausgangssignal des Vibrometer-Controllers OFV 2100, wahlweise Displacement oder Geschwindigkeit, parallel zum Schallsignal auf. Das 1/2" Kondensator-Mikrofon für die Schallaufzeichnung befand sich in einem Abstand von 30 mm über dem Plectrum. Mittels selbstgeschriebener Pascal-Programme las ein Laptop die gespeicherten Oszillogramme über das RS232-C-Interface SX-0111/0114 (Iwatsu) offline ein. Je Kanal erzeugte die Software aus den 12000 gespeicherten Meßwerten eine Datei in einem Standard-Soundformat (WAV). Durch eine modifizierte Eintragung im Datei-Header wurden die Abtastraten von 75 bzw. 300 kHz auf ein Zehntel reduziert. Diese Zeitdehnung erlaubte die Weiterverarbeitung mit der in den nächsten Kapiteln beschriebenen Hard- und Software zur Schallanalyse.

Das Meßprinzip des verwendeten Vibrometers beruht auf einem interferometrischen Verfahren. Als Lichtquelle dient ein 633 nm HeNe-Laser mit einer Austrittsleistung von 1 mW. Das reflektierte Licht des Meßkopfes erfährt eine Dopplerverschiebung proportional zur Bewegungsgeschwindigkeit des bewegten Reflektors auf dem Meßobjekt. Ein Mach-Zehnder-Interferometer wertet den Betrag der Verschiebungen aus. Zur Richtungsunterscheidung erzeugt ein akusto-optischer Modulator im Referenzstrahl eine zusätzliche feste Frequenzverschiebung um 40 MHz. Diese Verschiebung entspricht einer virtuellen Geschwindigkeit von etwa 12,6 m/s. Ein spezieller Geschwindigkeitsdemodulator mit 60 dB Dynamikbereich liefert dann das analoge Geschwindigkeitssignal als Ausgangssignal für kleine Auslenkungen. Verwendet wurde in den hier vorgestellten Versuchen ein Meßbereich von 5 mm/s/V. Schwingungen geringer Frequenz und mit Amplituden über 1 μ m erfaßt ein Interferenz-Streifenzähler. Das über einen Digital-Analog-Konverter umgewandelten Zählergebnis bildet das Ausgangssignal für das Displacement, welches mit einer Empfindlichkeit von 1,62 μ m/V registriert wurde. Hiermit war es möglich, die Durchbiegung des Plectrums während der Stridulation zu erfassen. Der Meßfehler des gesamten Aufbaus lag unter 10%.

3.4. Aufnahme des Schalls

Die zu erwartenden akustischen Signale bestehen größenordnungsmäßig aus Folgen kurzer Pulse von 100 μ s, die im Abstand von etwa einer Millisekunde wiederholt werden (MASTERS 1979a). Da die erzeugten Laute Tieren gelten, sind sie dazu bestimmt, in Hörorganen vorverarbeitet zu werden. Die Weiterleitung der Information erfolgt über neuronale Verknüpfungen mit zeitlichen Auflösungen weit schlechter als eine Millisekunde. Schon daraus wird klar, daß die Empfänger Einzelpulse nicht als solche auflösen. Es ist daher vom biologischen Standpunkt aus nicht sinnvoll, die genaue Form der Einzelpulse exakt zu registrieren. Ausreichend ist die Messung der ungefähren Höhe und Breite. Folglich ist die übliche professionelle Tontechnik, die einen Frequenzbereich bis 20 kHz ohne größere Fehler abdeckt, für viele der vorgestellten Untersuchungen ausreichend.

Aufgrund der zum Teil sehr geringen Schalldrücke wurden die Laute der Tiere im Abstand von nur 30 mm mit einer 1"-Kondensatormikrofonkapsel MK 102 (Vorverstärker MV 102, Mikrofontechnik Gefell, ab 18 dB) aufgenommen. In speziellen Messungen im Bereich bis 50 kHz, insbesondere in Verbindung mit dem Laservibrometer, kam eine 1/2"-Mikrofonkapsel MK 201 (Vorverstärker MV 201) zur Anwendung. Der Dynamikbereich begann in diesem Falle erst oberhalb 30 dB. Besondere raumakustische Vorkehrungen gegen störende Reflexionen waren aufgrund des geringen Mikrofonabstandes nicht nötig. Allerdings wurde darauf geachtet, daß die Schallabstrahlung in natürlicher Weise stattfand. Die Tiere wurden dazu mit der Pinzette auf dem Tisch gehalten, eine Zellstoffunterlage sorgte für eine entsprechende Dämpfung. Der Abstand zur Tischplatte wurde so gering wie möglich gehalten, da schon 8,5 mm durch Reflexion eine Auslöschung von Frequenzen um 10 kHz verursachen würden. Als Verstärker, Vorspannungsversorgung und Pegelmessgerät diente ein bis 100 kHz reichender Präzisions-Impulsschallpegelmessgerät 00 017 (Meßelektronik "Otto Schön" Dresden). Die Kalibrierung erfolgte mit einem Pistophon (Brüel & Kjær). Für den Feldbetrieb wurde ein Mikrofon EM 216 (Vivanco) immer dann verwendet, wenn die Anforderungen an den Frequenzgang niedrig waren und die zu erfassenden Schallpegel weit über 30 dB lagen. Vorteil dieses Mikrofons ist das erheblich geringere Gewicht der Spannungsversorgung und des Vorverstärkers.

Die Aufzeichnung erfolgte in unterschiedlicher Weise. Lautsequenzen im Minutenbereich wurden im Labor ausschließlich direkt im Computer über eine Soundkarte ProAudioSpectrum 16 (Media Vision) als Dateien im WAV-Format, dem Windows-Soundformat, gespeichert. Die gewählte Abtastrate lag bei einer Auflösung von 8 Bit bei 44 kHz, in einigen Fällen auch bei 22 kHz. WAV-Dateien haben entscheidende Vorteile. Sie lassen sich leicht mit Standardsoftware bearbeiten, auf Multimedia-Computern abspielen, auf CDs archivieren und via FTP (File Transfer Protocol) weltweit über das Internet verschicken. Nachteilig sind WAV-Dateien nur bei langen Lautsequenzen, da sie dann große Ladezeiten bei der Software verursachen. Zur Speicherung langer Sequenzen wurde eine andere Lösung gefunden: die Minidisk. Als nach ersten Vorversuchen feststand, in welcher Weise der ATRAC-Algorithmus (Adaptive TRansform Acoustic Coding) die Meßergebnisse beeinflußt, kam für die Aufnahmen längerer Sequenzen ein digitaler Minidisc-(MD)-Recorder MZ-1 (Sony) ohne automatische Aussteuerung zum Einsatz. Dieses Gerät tastet das Eingangssignal mit 32 kHz ab und speichert die mittels ATRAC stark komprimierten Daten auf magnetooptische 2"-Disketten. Vorteilhaft ist bei Minidisk-Geräten der schnelle beliebige Zugriff auf Datenfiles und die Möglichkeit der zusätzlichen Aufzeichnung von alphanumerischen Daten. Die bei vielen bioakustischen Anwendungen nachteilige ATRAC-Komprimierung fällt bei den meisten der hier vorgenommenen Untersuchungen kaum ins Gewicht. Ein aufgenommenes Testsignal, eine 1 kHz-Rechteckfolge mit einem Tastverhältnis von 1:10, wird zwar im Oszillogramm deformiert. Das daraus gewonnene Sonagramm zeigen jedoch keine merklichen Veränderungen gegenüber dem Original. Die zeitliche Abfolge der Lautsequenzen wird durch die Quarzsteuerung der Elektronik sehr genau wiedergegeben.

Die dritte verwendete Aufzeichnungsmethode war die Registrierung mit einem digitalen Speicheroszillogoskop, wie sie unter anderem auch bei der Laservibrometrie benutzt wurde. Die Abtastrate war in diesem Falle höher und betrug bis zu 300 kHz. In Verbindung mit dem verwendeten 1/2"-Kondensatormikrofon ist damit ein sehr ebener Frequenzgang bis mindestens

50 kHz erreichbar. Die Speichertiefe des Oszilloskops begrenzt die Länge der Aufnahme bei 300 kHz-Abtastung zwar auf 40 ms. Durch die Triggerung auf das eingehende Signal ist dieses Aufzeichnungsverfahren jedoch trotzdem gut handhabbar. Die schon erwähnte Software sorgt für das Auslesen der Daten, eine zeitliche Dehnung um den Faktor 10 und die Konvertierung in das standardisierte WAV-Format. Die Weiterverarbeitung der Schallaufzeichnungen ist dadurch problemlos mit der für den Hörbereich entwickelten Hard- und Software möglich.

3.5. Analyse der Vibrations- und Schallsignale

3.5.1. Spektrum und Autokorrelation

Der Schalldruck und andere Schallfeldgrößen sind, gemessen an einem bestimmten Ort, eindeutige eindimensionale Funktionen der Zeit. Oft aber ist der zeitliche Verlauf des Schalldrucks sehr kompliziert. Aus diesem Grunde werden meist mathematische Abbildungen zur Signalanalyse herangezogen, die einfacher zu interpretieren sind. Solche Abbildungen erhält man zum Beispiel durch die Zerlegung des Zeitsignals in einen kompletten Satz mathematischer Funktionen. Die dabei gewonnenen Ergebnisse führen allerdings leicht zu Fehlinterpretationen. Es ist daher unerlässlich, die Methoden und deren Wirkungsweise genau zu kennen. Nicht vergessen werden darf vor allem, daß bei vielen dieser Verfahren Information verloren geht. Eine eindeutige Rekonstruktion des Zeitsignals aus den Abbildungen ist nicht mehr möglich, denn die Zuordnungen sind im mathematischen Sinne nicht eineindeutig.

Ein physikalisch und biologisch sinnvoller Weg zur Beschreibung eines akustischen Signals ist die Frequenzanalyse. Deutlich wird dies bei der Betrachtung der Funktionsweise der Empfänger. Die als Empfänger biologischer Signale dienenden Hörorgane sind meist so konstruiert, daß sie zunächst eine räumliche Abbildung der Frequenzen erzeugen. Danach erst wird diese Abbildung durch das Nervensystem ausgewertet. Eine räumliche Abbildung als Zwischenstufe in Hörsystemen ist unumgänglich, denn Nervensysteme besitzen eine zeitliche Auflösung, die selten besser als eine Millisekunde ist. Es liegt daher nahe, auch in der mathematischen Auswertung der Signale die Frequenz als Achse in einer Raumrichtung zu verwenden.

Die Mathematik der Frequenzabbildung durch einen vollständigen Satz orthogonaler Cosinus- und Sinusfunktionen wurde durch Fourier im Jahre 1807 begründet. Erst nach seinem Tode im Jahre 1830 erkannte man die Bedeutung dieser Transformation für die Spektralanalyse. Die Fourier-Transformation ist auch heute noch die am häufigsten angewandte Methode zur Signalanalyse. Sie wird durch einige neuere Verfahren ergänzt. Alle in der Arbeit verwendeten Verfahren zur Verarbeitung der Zeitsignale werden in den folgenden Kapiteln kurz behandelt.

Das Spektrum $S(\omega)$ der Zeitfunktion $s(t)$ erhält man durch Fourier-Transformation

$$S(\omega) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} s(t) e^{-j\omega t} dt \quad (1).$$

Die berechneten Funktionswerte sind komplex und enthalten Informationen über Phasen und Amplituden. Da die Phasenbeziehungen zwischen den einzelnen Signalkomponenten oft nicht relevant sind, wird meistens die Energiedichte berechnet. Dazu ist der Betrag des Ergebnisses zu quadrieren und man erhält

$$P(\omega) = |S(\omega)|^2 \quad (2).$$

Das resultierende Spektrum wird daher auch als Power-, Leistungs- oder Energiedichtespektrum bezeichnet. Wird zusätzlich der dekadische Logarithmus gebildet, dann ist das Ergebnis ein frequenzabhängiger Schallpegel in Dezibel. Wird die Quadratur weggelassen, dann erhält man das Amplitudenspektrum.

Die Autokorrelationsfunktion $R(\tau)$ gibt eine Aussage über den Zusammenhang der Zeitfunktion $s(t)$ zu den Zeitpunkten t und $t+\tau$:

$$R(\tau) = \int_{-\infty}^{+\infty} s(t) s(t+\tau) dt \quad (3).$$

Auch in dieser eindimensionalen Transformation geht die Phasenbeziehung verloren. Periodische Komponenten lassen sich in der Autokorrelationsfunktion oft besser vermessen, als in einem Spektrum. Insbesondere bei reduzierter Amplitude der Grundschwingung leistet die Autokorrelation gute Dienste.

3.5.2. Cepstrum

Das Cepstrum ist das Spektrum eines logarithmischen Spektrums. Es ist eine Entwicklung von Ingenieuren, die mathematisch schwer zu begründen ist. Diese Transformation wurde ursprünglich von Seismologen als Alternative zur Autokorrelation benutzt, um Echos in seismischen Signalen zu lokalisieren. Da es sich hierbei um eine Rücktransformation auf den Zeitraum handelt, wird für die Bezeichnung der gesamten Transformation ein Kunstwort mit einer gegenüber "Spectrum" teilweise invertierten Buchstabenfolge verwendet. Ebenso wird bei anderen Termini verfahren. Die Werte auf der Zeitachse bezeichnet man beispielsweise als Quefrenzy, sich in konstanten Zeitabständen wiederholende lokale Maxima als Rahmonics.

Das ursprüngliche Seismolgen-Cepstrum war das Power-Spektrum des logarithmischen Power-Spektrums. Nach der heutigen Definition in der Signalanalyse ist das Cepstrum die inverse Fourier-Transformation des logarithmischen Power-Spektrums. Vom Ergebnis wird folglich nicht mehr das Quadrat des Betrages gebildet:

$$C(\tau) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} \log \left| \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} s(t) e^{-j\omega t} dt \right|^2 e^{j\omega\tau} d\omega \quad (4).$$

Die Größe τ ist die Quefrequency. Sie hat die Maßeinheit der Zeit. Die Ordinate wird oft in Dezibel eingeteilt. Sie gibt die spektrale Variation an (RANDALL 1987).

Das Cepstrum ist gegenüber den bisher behandelten keine prinzipiell neue Transformation. Eigentlich handelt es sich fast um eine Autokorrelation, denn diese läßt sich auch aus der inversen Fourier-Transformation des Power-Spektrums darstellen. Lediglich das Logarithmieren des ersten Spektrums führt zu einem etwas veränderten Ergebnis. Enthält das Spektrum viele Oberwellenanteile, dann erlaubt das Cepstrum eine genauere und einfachere Ermittlung der Grundfrequenz, da auch Oberschwingungen mit sehr kleinen Amplituden durch die Logarithmierung stärker in die anschließende inverse Fourier-Transformation eingehen.

3.5.3. Sonagramm

Der Begriff "Sonagramm", manchmal auch "Sonogramm", wird vorwiegend in der Bioakustik verwendet. In der Technik spricht man meist von einem Spektrogramm.

Sonagramme sind dreidimensionale Darstellungen. Die Abszisse ist die Zeit t , die Ordinate die Frequenz f , und auf der z -Achse wird die Energiedichte dargestellt. Aufgrund der besseren Übersichtlichkeit ist es üblich, die Energiedichte durch eine linear, logarithmisch oder anders zugeordnete Helligkeit oder Farbe zu kennzeichnen. Dadurch sieht man praktisch auf die t - f -Ebene. Helligkeiten oder Farben bezeichnen unterschiedliche Höhen des Diagramms.

Das Sonagramm einer vorgegebenen Funktion kann, abgesehen von der Helligkeits- oder Farbzuordnung, sehr unterschiedlich aussehen. Das liegt vor allem daran, daß eine Frequenz nicht an einem Zeitpunkt bestimmt werden kann. Es müssen auf jeden Fall mehrere zeitlich aufeinanderfolgende Abtastwerte zur Bestimmung der Frequenzabhängigkeit der Schalleistung berücksichtigt werden. Man spricht hierbei von einem Zeitfenster $h(t)$, das in kleinen Schritten überlappend über die Zeitfunktion bewegt wird. Innerhalb des Fensters wird dann das Spektrum berechnet und man erhält das Sonagramm $P(t, \omega)$. Manche Autoren bezeichnen diesen Vorgang daher auch als Short-Time Fourier-Transformation:

$$P(t, \omega) = \left| \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-j\omega\tau} s(\tau) h(\tau-t) d\tau \right|^2 \quad (5).$$

Stellt man sich das Zeitfenster zunächst so vor, daß es einfach einen bestimmten Bereich der Zeitfunktion ausschneidet, dann liefert die anschließende Ermittlung des Spektrums durch eine Fourier-Transformation zusätzliche Frequenzanteile durch die steilen Anstiege an den abgeschnittenen Rändern. Bei Langzeitspektren fallen diese Anteile kaum ins Gewicht. Bei den engen Sonagramm-Zeitfenstern können sie jedoch störende Frequenzbänder erzeugen.

Ideal als Fensterfunktion bezüglich des Frequenzverhaltens wäre die Gauss-Funktion. Bei deren Multiplikation mit der Zeitfunktion entstehen keine zusätzlichen Maxima. Nachteilig ist aber wiederum, daß die Gauss-Funktion erst im Unendlichen Null wird. Frequenzanteile hoher

Schalleistung beeinflussen folglich immer das gesamte Sonagramm, auch wenn ihr Einfluß mit steigendem zeitlichen Abstand abnimmt. Eine beidseitig abgeschnittene Gauss-Funktion liefert wiederum störende Seitenbänder.

Bei allen Fensterfunktionen ist zu berücksichtigen, daß vom Rechteck abweichender Verlauf zusätzlich die Bandbreite der Analyse erhöht. Damit verringert sich die zu erzielende Frequenzauflösung teilweise erheblich. Ein ideales Zeitfenster $h(t)$ gibt es folglich nicht. Aus diesem Grunde sind viele verschiedene Fensterfunktionen im praktischen Gebrauch.

Wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, wird in dieser Arbeit das sogenannte Hann-Fenster verwendet. Hann war ein Meteorologe, der diese Funktion einführte. Das Hann-Fenster ist eine nach oben verschobene Cosinus-Funktion zwischen $-\pi$ und $+\pi$. Einige Autoren bezeichnen die Funktion auch als Hanning-Fenster, wohl in Anlehnung an eine andere Funktion ähnlichen Namens, das sogenannte Hamming-Fenster. Dieses von Hamming entwickelte Fenster besteht ebenfalls aus einer Cosinusfunktion. Sie liegt aber einem rechteckigen Sockel auf. Dieser Sockel ist mit etwa 8% der Amplitude des gesamten Fensters so gewählt, daß die ersten Seitenbänder möglichst klein werden. Das Hamming-Fenster erzeugt aber gegenüber dem Hann-Fenster einen etwas größeren Amplitudenfehler.

Das Hann-Fenster stellt für die hier vorgestellten Untersuchungen ein Optimum dar. Es hat gegenüber dem Rechteck- und dem Hamming-Fenster einen relativ geringen Amplitudenfehler von 1,4 dB (Rechteck 3,9 dB; Hamming 1,8 dB). Die Bandbreitenvergrößerung relativ zum Linienabstand ist mit 1,50 noch klein gegenüber dem Flat-Top (3,77), der gekappten Gauss-Funktion (1,9) und dem Kaiser-Bessel-Fenster (1,8). Das maximale Seitenband ist mit -32 dB hinreichend klein.

Entscheidend auf das Aussehen des Sonagramms wirkt sich neben der Fensterfunktion die Fensterbreite aus. Schmale Fenster liefern eine hohe zeitliche, aber eine geringe Frequenzauflösung. Man spricht dann oft von einem Breitband-Sonagramm. Umgekehrt kann man mit einem breiten Fenster ein schmalbandigeres Sonagramm erzeugen. Allerdings nimmt die zeitliche Auflösung mit zunehmender Fensterbreite ab. Ein Kompromiß ist insbesondere bei Signalen mit großer Bandbreite schwer zu erzielen. Man sollte immer bedenken, daß beispielsweise ein Sonagramm mit einer Frequenzachse von 0 bis 20 kHz (40 kHz Abtastfrequenz) und einer Fensterbreite von 0,5 ms zwar zeitlich im Millisekundenbereich auflöst. Jedoch ist die Frequenzdarstellung in bestimmten Bereichen mangelhaft, denn Sonagramme sind, bedingt durch die Fensterfunktion, oben erheblich schmalbandiger als unten. Im angeführten Beispiel werden am oberen Rand bei 20 kHz immerhin zehn Perioden erfaßt. Unter 2 kHz repräsentieren die rund 20 Abtastwerte, die innerhalb des Zeitfensters liegen, keine volle Periode des Signalanteils in dieser Frequenz mehr. Das kann zum Teil erhebliche Konsequenzen haben. Ein Signal aus kurzen Rechteckpulsen mit einer Periode von 1 ms zum Beispiel erscheint dann in diesem Sonagramm ohne die Grundfrequenz von 1 kHz, obwohl diese die größte Schalleistung beisteuert. Außerdem wird nur noch für jeweils 0,5 ms das Spektrum des Einzelimpulses abgebildet. Die Frequenzbänder in Abständen von 1 kHz fehlen ebenfalls. Es können folglich bei der Wahl eines zu schmalen Fensters auch biologisch wichtige Informationen verlorengehen.

Da die Schalleistung eine reelle Größe ohne jede Phaseninformation ist, gehen auch bei Sonagrammen alle Informationen über die Phasenbeziehungen zwischen den einzelnen Frequenzanteilen verloren. Eine eindeutige Rekonstruktion des Zeitsignals aus einem Sonagramm ist daher nicht möglich. Zumindest für das menschliche Gehör scheinen aber unterschiedliche Zeitsignale mit gleichem resultierenden Sonagramm nicht unterscheidbar zu sein. Möglicherweise ist dies auch bei anderen Hörsystemen der Fall.

Unter Umständen kann es für die Untersuchungen biologischer Signale sinnvoller sein, die Zeitfunktion durch eine Filterbank mit Filtern gleicher Güte auszuwerten. Ebenso ist es möglich, einen Filter konstanter Güte in der Frequenz durchzustimmen und das Sonagramm zeilenweise zu schreiben. Ältere Sonagraphen funktionieren oft nach einem dieser Prinzipien. Auf diese Art gewonnene Sonagramme erkennt man daran, daß Ein- und Ausschwingvorgänge bei niedrigeren Frequenzen länger dauern als bei höheren. Die Implementierung einer solchen Methode in einen Computer ist möglich. Leider kann dann nicht mehr mit dem FFT-Algorithmus gearbeitet werden. Die Rechenzeiten werden entsprechend länger und der Aufwand, der letztlich der Vermeidung eines konstanten Zeitfensters für alle Frequenzen dient, steht meist in keinem Verhältnis zum dadurch erzielten Nutzen.

Leistungsdichtespektren, Autokorrelationen, Cepstrum-Analysen und Sonagramme wurden in den vorliegenden Untersuchungen mit dem Programm Avisoft Sonagraph Pro 2.7 (Specht) berechnet.

3.5.4. Adapted-Optimal-Kernel-Methode nach Baraniuk & Jones

Stridulationsorgane, die keine Resonanzstrukturen besitzen, erzeugen Folgen kurzer Einzelpulse, die sich mit Sonagrammen nur ungenügend erfassen lassen. Andere Verfahren zur Zeit-Frequenz-Darstellung, die in den letzten Jahren entwickelt wurden, sind für die genaue Erfassung solcher Signale besser geeignet. Das ausgewählte Verfahren wurde aus der Abwandlung der Wigner-Verteilung (BOASHASH 1991) entwickelt.

Die Wigner-Verteilung ist eine Zeit-Frequenz-Darstellung, die ursprünglich für die Quantenphysik entwickelt wurde. Sie hat aber unterdessen auch Eingang in die Signalanalyse gefunden. Die Wigner-Verteilung ist wie folgt definiert:

$$W(t, \omega) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} s^* \left(t - \frac{\tau}{2} \right) s \left(t + \frac{\tau}{2} \right) d\tau \quad (6).$$

Diese Transformation liefert sehr scharfe Zeit-Frequenz-Abbildungen. Es ist nicht nötig, eine hohe Frequenzauflösung durch eine Verminderung der zeitlichen Auflösung zu erreichen. Doch leider hat auch dieses Verfahren Nachteile. Mischsignale und Signale mit Oberschwingungen erzeugen zwischen den Frequenzbändern störende "Kreuzkomponenten". Es handelt sich hierbei nicht um echte Kreuzkomponenten. Da es für die auftretenden Störungen jedoch noch keinen

Begriff gibt, seien sie aufgrund des ähnlichen Erscheinungsbildes vorerst "Kreuzkomponenten" genannt.

Um die "Kreuzkomponenten" zu unterdrücken, wurde verschiedentlich versucht, die Wigner-Verteilung durch einen zusätzlichen Kern ϕ abzuwandeln. Man erhält die folgende verallgemeinerte Abbildung:

$$C(t, \omega) = \frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} s^* \left(u - \frac{\tau}{2} \right) s \left(u + \frac{\tau}{2} \right) \phi(\theta, \tau) e^{-j\theta t - j\tau \omega - j\theta u} du d\tau d\theta \quad (7).$$

Aus dieser generellen Gleichung können übrigens alle Zeit-Frequenz-Darstellungen hergeleitet werden (COHEN 1995). Setzt man zum Beispiel

$$\phi(\theta, \tau) = \int_{-\infty}^{+\infty} h^* \left(u - \frac{\tau}{2} \right) e^{-j\theta u} h \left(u + \frac{\tau}{2} \right) du \quad (8),$$

dann erhält man die Formel für das Spektrogramm (siehe oben). Mit $\phi(\theta, \tau) = 1$ erhält man die Wigner-Verteilung. Mit anderen exponentiellen oder trigonometrischen Funktionen als Kerne erhält man Verteilungen nach Choi-Williams, Margenau-Hill und viele andere mehr.

Für manche Anwendungen ist es jedoch besser keine feste Kernfunktion zu verwenden, sondern den Kern entsprechend dem Signal zu optimieren. Zu diesem Zwecke führten JONES & BARANIUK (1995) einen Kern mit Gausschen radialen Querschnitten ein:

$$\phi(\theta, \tau) = e^{-\frac{\theta^2 + \tau^2}{2\sigma^2(\psi)}} \quad \text{mit } \psi = \arctan \frac{\tau}{\theta} \quad (9).$$

Die Funktion σ wird wie folgt optimiert:

$$\frac{1}{4\pi^2} \int_0^{2\pi} \sigma^2(\psi) d\psi \leq \alpha \quad (10).$$

Der Parameter α kontrolliert die Unterdrückung der "Kreuzkomponenten". Ist der Parameter zu groß, dann werden diese Komponenten zu wenig unterdrückt. Ist α zu klein, dann kommt es zu einem Verschmieren der "Autokomponenten". Eine scharfe Zeit-Frequenz-Abbildung ist dann nicht mehr möglich. In der Praxis hat sich ein Wert von $1 \leq \alpha \leq 5$ als günstig erwiesen.

In einem von JONES & BARANIUK (1995) neu entwickelten Verfahren wird der optimale Kern im Verlaufe des Zeitsignals ständig neu angepaßt. Die Autoren bezeichnen diese Transformation als "Adapted Optimal-Kernel Time-Frequency Representation" (im folgenden als AOK-Methode bezeichnet). Die AOK-Methode hat den weiteren großen Vorteil, daß nicht ständig das gesamte Zeitsignal in die Rechnung einbezogen wird. Dadurch verkürzt sich die Rechenzeit zur

Ermittlung der Zeit-Frequenz-Abbildung bei relativ langen Zeitreihen entscheidend, und die Methode wird auch auf gängigen Personal-Computern handhabbar. Trotzdem steigt die Rechenzeit gegenüber FFT-Sonagrammen um mehrere Größenordnungen.

Der Einsatz der AOK-TFR-Methode lohnt sich wirklich nur dann, wenn gleichzeitig hohe Zeit- und Frequenz-Auflösungen bei sich kurzzeitig ändernden Signalen gefordert sind. In den vorliegenden Untersuchungen kam in einigen Fällen das Programm AOKWAV zum Einsatz. Es basiert auf dem für Matlab geschriebenen C-Programm AOK4 (Baraniuk & Jones, Version 4.0). Einige selbst vorgenommene Modifikationen erlauben unter anderem das Einlesen von WAV-Dateien und die Ausgabe von Graustufenbildern in einem standardisierten Rasterformat (TARGA). Der Einsatz des Programms Matlab, das lediglich zur Darstellung des Ergebnisses benutzt wurde, erübrigt sich dadurch.

3.5.5. Fehlerbetrachtung

Geräte zur Aufnahme akustischer Signale und Vibrationen liefern in allen Fällen analoge elektrische Signale. Zur Analyse der zeitlichen Verläufe in einem Computer müssen die Signale jedoch in digitaler Form vorliegen. Dazu wird das analoge Signal in konstanten Zeitabständen gespeichert und digitalisiert. Hierbei kann es zu Artefakten kommen, wenn die Frequenz des Eingangssignals größer als die halbe Abtastrate ist. Um solche Fehler zu vermeiden, sorgt ein Anti-Aliasing-Filter vor dem Analog-Digital-Wandler für eine Begrenzung des Frequenzbereiches nach oben. Alle Frequenzen unter der halben Abtastrate genügen dem Abtasttheorem. Es muß also lediglich berücksichtigt werden, daß alle Frequenzen oberhalb der halben Abtastrate (Nyquist-Frequenz) abgeschnitten sind. Dem wird meist schon dadurch Rechnung getragen, daß die Frequenzskalen in den Zeit-Frequenz-Darstellungen nur den Bereich von Null bis zur halben Abtastrate erfassen.

Weitere Fehler entstehen durch Nichtlinearitäten und Nullpunktfehler des Digital-Analog-Wandlers. Während Nullpunktfehler keinen Einfluß auf Frequenzspektren haben, führen Nichtlinearitäten zu scheinbar vorhandenen Oberwellen. Die verwendeten Wandler in den Soundkarten zeichnen sich jedoch durch so geringe Nichtlinearitäten aus, daß die dadurch hervorgerufenen Fehler hier nicht ins Gewicht fallen.

Zu berücksichtigen wäre weiterhin die Spannungs-Auflösung des Signals. Die Auflösung wird durch die Anzahl der digitalen Quantisierungsstufen bestimmt. Bei Werten von 8 bit je Abtastzeitpunkt ist eine Auflösung von maximal $1/128$ der Signalamplitude möglich, denn der Wandler gibt bei dieser Auflösung nur ganzzahlige Werte zwischen -128 und +127 aus. Berücksichtigt werden muß auch das entstehende sogenannte Quantisierungsrauschen. Es entsteht dadurch, daß auch ein Rauschen sehr kleiner Amplitude zu Sprüngen um einen Quantisierungsschritt führt, wenn die Höhe des Eingangswertes gerade in der Umgebung eines Quantisierungssprungs liegt. Eine optimale Aussteuerung und, in besonderen Fällen, Ausgabewerte mit 16 bit pro Abtastpunkt sorgten in den vorliegenden Untersuchungen für eine möglichst hohe Auflösung und ein geringes Quantisierungsrauschen.

Um den Aufwand für die Berechnung der Transformationen zu verringern und mithin die benötigte Rechenzeit erheblich zu verkürzen, wird für die in fast allen Verfahren vorkommende Fourier-Transformation meist der sogenannte Fast-Fourier-Transform-Algorithmus (FFT) verwendet. Da dieser Algorithmus eine diskrete Fourier-Transformation (DFT) ist, die äquidistante Frequenzwerte benutzt, kommt ein weiteres mögliches Artefakt hinzu. Man "sieht" die berechnete Transformation wie durch einen Lattenzaun hindurch nur in den einzelnen Frequenzausschnitten. Das Phänomen wird aus diesem Grunde auch oft "Picket Fence Effect" genannt (RANDALL 1987). Der Kurvenverlauf zwischen den berechneten Werten kann weitere Minima und Maxima enthalten. Unter Umständen muß folglich die Anzahl der Stützstellen entsprechend erhöht werden. Der Picket-Fence-Effekt ist nicht auf DFTs beschränkt. Auch Analysatoren, die eine diskrete Anzahl an Filtern benutzen, sind von diesem Effekt betroffen, falls die Bandbreiten nicht entsprechend gewählt wurden.

3.6. Untersuchung der chemischen Signale

Für die chemischen Untersuchungen wurden Mutilliden lebend eingefroren. Die Tiere nehmen beim Absinken der Temperatur auf 4 °C eine Ruhestellung ein. Dadurch wird vermieden, daß die exokrinen Drüsen entleert werden. Nach einem Tag erfolgte dann erst das Einfrieren mit flüssigem Stickstoff. Die Lagerung der Tiere bei -60 °C im Tiefkühlschrank dauerte maximal 6 Monate. Der Transport erfolgte in einem Dewar-Gefäß in Trockeneis.

Die Präparation der *Tropidotilla litoralis* erfolgte auf Trockeneis. Nach der Präparation wurden die Drüsensekrete bis zur Einspritzung in der verwendeten 0,1 µm Kerbspritze mit Trockeneis eingefroren. Lediglich die Proben des Felt-line-organs enthielten aufgrund des fehlenden Reservoirs auch Drüsengewebe. Zur Trennung der Substanzen wurde die Gas-Chromatographie benutzt. Die Gas-Chromatographie ist ein physikalisches Trennverfahren. Die Stofftrennung erfolgt dabei durch eine Verteilung zwischen der stationären Phase, einer Flüssigkeit die ein Trägermaterial in einer Kapillare bzw. die Kapillarwand selbst benetzt, und der mobilen Phase, einem Gas das durch die Chromatographie-Säule gedrückt wird. Mit einem Gas-Chromatographen sind nur Stoffe trennbar, die sich unzersetzt verdampfen lassen. Um die nach Retentionszeiten getrennten Substanzen näher charakterisieren zu können, kam ein unmittelbar an den Gas-Chromatographen angekoppeltes Massenspektrometer zum Einsatz. Mit einem Elektronenstrahl bekannter Energie wird zunächst die zu untersuchenden organischen Verbindungen fragmentiert und ionisiert. Anschließend erfolgt eine Auftrennung entsprechend dem Verhältnis von Masse zu Ladung. Registriert werden die Abundanzen der Fragmente nach aufsteigender Massenzahl. Das entstehende Massenspektrum erlaubt oft Rückschlüsse auf die Struktur der ursprünglichen Verbindung (MCLAFFERTY & TUREČEK 1995).

Der für die Analyse der Sekrete von *Tropidotilla litoralis* verwendete Gas-Chromatograph war ein GC 6000 (Carlo Erba, Vega Series 2), offen gekoppelt mit einem Massenspektrometer mit Ion-Trap-Detektor ITD 800 (Finnigan MAT). Als günstig, insbesondere für eine gute Trennung der Komponenten des Mandibeldrüsensekretes, erwies sich bei einer Kapillarsäule FS-OV 1701 (12,5 m, ID 0,32 mm; Chrompack) und dem Trägergas Helium (50 kPa) das folgende Temperaturprogramm: 60 °C - (7 K/min) - 270 °C (10 min Isotemperatur). Ein

Personalcomputer mit ITD-Software (Ion Trap Data System, Version 3.30) nahm die durch Elektronenstoßionisation (Ionisationsenergie 70 eV) erhaltenen Massenspektren auf. Die Identifikation unbekannter Verbindungen erfolgte einerseits durch Vergleich der aufgenommenen Spektren mit der NBS-Spektrenbibliothek (National Bureau of Standards, Gaithersburg/Maryland, USA), der NIST/EPA/NIH Mass Spectra Database 4.0 und der Bibliothek für Naturstoffe (NAT) des Lehrstuhles Tierökologie II der Universität Bayreuth. Andererseits wurden unter Mithilfe erfahrener Kollegen eigene Überlegungen angestellt. Bei einigen Verbindungen bestätigten Einspritzungen authentischer Substanzen und Vergleiche der Massenspektren und Retentionszeiten die vermuteten Zusammensetzungen.

Die Mutilliden aus Südafrika wurden ebenfalls auf Trockeneis präpariert. Die Mandibeldrüsensekrete kamen anschließend in Microvials mit Methanol. Um den Einfluß des Lösungsmittels zu ermitteln, wurden einige Proben auch mit Acetonitril verdünnt. Der Inhalt der Vials wurde dann über einen Autosampler noch am gleichen Tag in einem Gas-Chromatographen mit Massenspektrometer (HP 5972 MSD, Hewlett-Packard) eingespritzt. Das Temperaturprogramm blieb wie oben angeführt. Die Elektronenstoßionisation erfolgte in diesem Falle jedoch mit 50 eV und das Trägergas war Stickstoff. Zur Auswertung wurden die vorhandenen Datenbanken und Literaturdaten, und außerdem authentische Vergleichssubstanzen und Substanzen aus eigener Synthese benutzt.

Die Moleküldarstellung erfolgte mit den Programmen Hamog (HAlle MOlecular Graphics-program V 1.5) und CPKX (Wahab). Editiert und zusammengestellt wurden die Moleküle mit Alchemy III (Tripos Inc.).

4. Ergebnisse und Analysen

4.1. Mechanische Signale und erzeugende Organe

4.1.1. Stridulationsorgan und ähnliche Strukturen

Das Stridulationsorgan der Mutilliden besteht aus einer Schriffeläche mit einer sehr regelmäßigen Rillenstruktur (Abb. 1a). Die große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Rillen ist bei der Verwendung eines sehr breiten Plectrums nötig (Abb. 1b). Abweichungen von nur einem Rillenabstand auf die gesamte Breite des Plectrums würden dazu führen, daß das Plectrum nicht mehr in die jeweilige Rille hineingedrückt werden kann. Schon eine für biologische Systeme geringe Toleranz von 1% macht die Schriffeläche für ihren Bestimmungszweck unbrauchbar. Nicht zu erkennen sind die sonst oft wahrnehmbaren Grenzen der Epidermiszellen, welche die Cuticula ursprünglich hervorbrachten (NEVILLE 1975, LOCKE 1990, BINNINGTON & RETNAKARAN 1991).

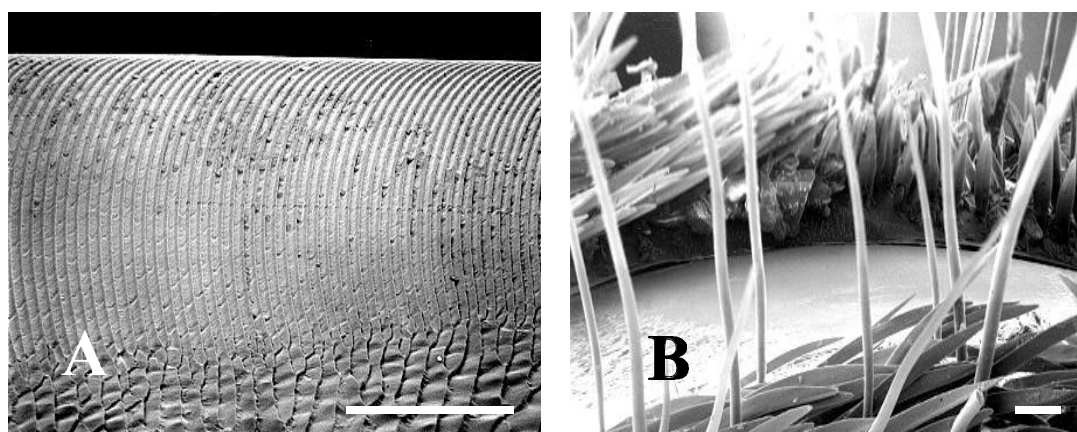


Abbildung 1: Stridulationsorgan einer weiblichen *Tropidotilla litoralis*. A (linke Abbildung, Maßstab 50 μm): Ansicht der Schriffeläche auf dem vierten Tergit von lateral, rechts der posteriore Teil. B (rechte Abbildung, Maßstab 50 μm): Anblick des Plectrums und der hinteren Hälfte der Schriffeläche von posterior.

Bei der abgebildeten *Tropidotilla litoralis* liegt das Plectrum auf einer Breite von etwa 200 μm auf. Die Schriffeläche ist schildförmig und hat eine maximale Breite von 500 μm bei einer Länge von etwa 700 μm . Der mittlere Abstand von einer Rille zur anderen beträgt 3 μm . Für kleinere Arten findet man meist kleinere Werte, es handelt sich jedoch nicht um eine lineare Skalierung mit der Körperlänge. Bei *Pseudocephalotilla praedatrix* streicht beispielsweise ein 150 μm breites Plectrum über Rillen im Abstand von 2,5 μm . Etwas abweichend zur üblichen Schildform der Schriffeläche hat die sehr kleine *Myrmosa melanocephala* eine sehr schmale Pars stridens mit 80 μm Breite und 280 μm Länge, auf der sich rund 180 Rillen im Abstand von 1,5 μm befinden. Üblicherweise liegen die Rillenabstände zwischen 2,5 (z. B. *Smicromyrme rufipes*) und 5 μm (*Dasylabris kozlovi*, TSCHUCH 1993, 1994). Die Rillenzahl bewegt sich typischerweise um 150 bis 230.

Eine ebenfalls auffällige Bildung findet sich neben der Schrifffläche und auf dem gesamten, in Ruhestellung vom dritten Abdominalsegment überdeckten, anterioren Bereich des vierten Tergits und Sternits. Hier handelt es sich um dachziegelartige Strukturen mit einem rund 5 µm hohen steilen Abfall nach posterior. Hierbei könnte es sich um einen Teil der sekundären Verteidigung handeln, der das Eindringen von Wehrstacheln verhindern soll. Die Spitzenradien der Wehrstachel liegen üblicherweise im Bereich von einigen Mikrometern, so daß die gefundene Struktur durchaus den gedachten Zweck erfüllen dürfte. Ebenso könnte man natürlich spekulieren, daß die Strukturen während der Bewegungen des Abdomens Schmutz nach außen transportieren, der zwischen die teleskopartig angeordneten Abdominalsegmente gelangt ist.

4.1.2. Muskel-Anatomie und Mechanik der Stridulationsbewegung

Zur Analyse der Bewegungen während der Stridulation wurde zunächst mit einem Raytrace-Programm ein Drahtgittermodell des dritten und vierten Abdominalsegments entworfen. Zur Ermittlung der Abmessungen der Tergite und Sternite mußte das Abdomen der zu untersuchenden *Mutilla marginata* zunächst mit Kalilauge behandelt werden. Überraschend war, daß dabei die einzelnen Ringe ab dem vierten Segment nicht in Tergite und Sternite zerfielen. Die anschließende mechanische Zerlegung erforderte eine außergewöhnlich hohe Kraft. Zu erkennen waren dann Strukturen, die den drei zu erwartenden tergosternalen Muskeln 182, 183 und 184⁵ (Musculus urotergosternalis externus primus, secundus und tertius nach KÉLER 1963; first, second, and third external lateral muscle nach SNODGRASS 1925, 1931, 1942) entsprachen. Statt 182 blieb am vierten Sternit ein sehr stabiles fächerförmiges Gebilde bestehen, das in Abb. 2 ganz rechts zu erkennen ist. Offensichtlich handelt es sich hierbei um Strukturen, die der sekundären Verteidigung dienen, und die ein Zusammendrücken des Abdomens verhindern sollen. Im dritten Abdominalsegment findet sich eine ähnliche Struktur an der Stelle des ehemaligen Muskels 183 (Abb. 2, hinter den Muskeln 171 und 172). Weitere Vorrichtungen sind am dritten Segment nicht vorhanden. Sie sind aber auch nicht nötig, da Tergit und Sternit am nicht mehr dargestellten anterioren Teil des dritten Segments verwachsen sind.

⁵Zur Systematisierung sei in dieser Arbeit der Numerierung von KÉLER (1963) und OESER (1966, 1970) gefolgt. Andere Einteilungen finden sich unter anderem bei WEBER (1966) und GOUIN (1963).

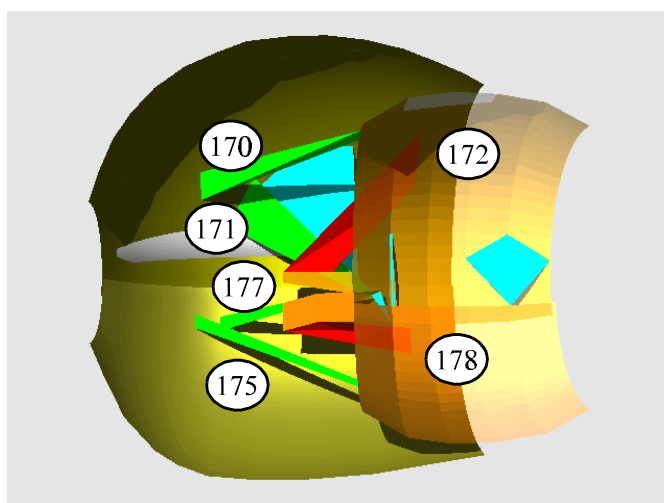


Abbildung 2: 3-D-Darstellung der Muskulatur der rechten Hälfte des dritten Abdominalsegments einer weiblichen *Mutilla marginata*. Der anteriore Teil des dritten Segments ist abgeschnitten. Das vierte Abdominalsegment (rechts im Bild) mit der Pars stridens (oben, weiß) und den beiden weit ins Innere des vierten Segments reichenden Apodemen ist durchscheinend dargestellt. In der farbigen Abbildung sind die Retractoren (170, 171, 177, 175) grün und die Protractoren (172, 178) rot eingefärbt. Hinter den Muskeln 171 und 172 liegt der umgewandelte Muskel 183 (hellblau). Im vierten Abdominalsegment sind lediglich die ehemaligen Muskeln 182, 183 und 184 eingezeichnet. Mit seinem posterioren Teil unter dem Muskel 171 verborgen, ist das Felt-Line-Organ weiß angedeutet.

Eine weitere Besonderheit sind die gegenüber den Verhältnissen bei *Apis* (BETTS 1923, SNODGRASS 1925, 1942) extrem langen Apodeme ab dem vierten Tergit. Durch diese Verlängerung, die auch einige andere Aculeaten auszeichnet (OESER 1966), greift der als Protractor wirkende Muskel 172 (Musculus uronotoantecostalis obliquomedialis; external dorsal muscle) sehr weit anterior an. Da sich diese Besonderheit bei den nachfolgenden Tergiten wiederholt, handelt es sich hier sicher nicht um eine spezielle Anpassung an das Stridulieren, sondern um eine Maßnahme zur Verbesserung der Beweglichkeit des Abdomens.

Als Retractoren dienen die beiden dorsalen Muskeln 170 (Musculus antecostaantecostalis uronotum medialis; median internal dorsal muscle) und 171 (Musculus antecostaantecostalis uronotum lateralis; lateral internal dorsal muscle). Der Muskel 171 greift über eine sehr weit hinter dem Apodem verlaufende Sehne am Tergit an. Dadurch überkreuzen sich die Muskeln 171 und 172 stark. Im Gegensatz dazu überkreuzen sich die ventralen Muskeln 177 (Musculus antecostaantecostalis urosterni lateralis; lateral internal ventral muscle) und 178 (Musculus urosternoantecostalis externus; lateral external ventral muscle) nicht.

Eine Drehung der Abdominalsegmente wird hauptsächlich durch die Muskeln 170 und 175 (Musculus antecostaantecostalis urosterni medialis; median internal ventral muscle) ermöglicht, die im dritten Abdominalsegment lateral und am Vorderrand des vierten Segments medial

angebracht sind. Die jeweiligen Muskelpaare der linken und rechten Hälfte berühren sich am vierten Tergit nahezu.

Aus den Videoanalysen ergibt sich, daß die Bewegung während der Stridulation hauptsächlich darin besteht, daß das vierte Abdominalsegment um 10 Grad nach außen bzw. unten gekippt wird. Betrachtet man das Abdomen von ventral, dann ist bei der Stridulation fast keine Bewegung erkennbar (TSCHUCH 1993). Dieses Kippen wurde am Drahtgittermodell simuliert. Dabei ergaben sich für die dorsalen Muskelpaare folgende relative Längenveränderungen: 172 wird bei der Auswärtsbewegung um 12 % kontrahiert, bei der Einwärtsbewegung werden 170 um 22% und 171 um 8 % kontrahiert. Die anderen Muskeln sind an der Stridulationsbewegung nur in wesentlich geringerem Maße beteiligt. Die Andruckkraft liefern ausschließlich die beiden Muskelpaare 171 und 172, die auch entsprechend kräftig ausgebildet sind. Der Muskel 172 greift auf einer Länge von 0,4 mm an der Oberkante des tergalen Apodems an. Die Breite des Strangs beträgt nach Messungen an den elektronenmikroskopischen Aufnahmen etwa 0,12 mm. Die Querschnittsfläche des Muskels 172 liegt damit bei 0,05 mm².

Ein weiteres Ergebnis der Videoanalysen ist die Beobachtung, daß sowohl die Einwärts- als auch die Auswärtsbewegung des vierten Tergits Schall hervorrufen. Die Auswärtsbewegung erzeugt meist einen Schallpuls geringerer Energie. In seltenen Fällen werden die Bewegungen einmalig angehalten und dann in der gleichen Richtung fortgesetzt.

4.1.3. Mechanische Verformungen und Vibrationen

Während der Stridulation schwingt das Plectrum mit Teilen der Umgebung der posterioren Kante des dritten Abdominalsegments. Befindet sich während der Stridulation die Hinterkante des dritten Abdominalsegments gerade in einer Rille der Schrifffläche auf dem vierten Tergit, dann bewirkt eine Einwärtsbewegung des vierten Abdominalsegments zunächst eine schnelle Auslenkung des Plectrums nach außen. Haftet die Kante noch in der Schrifffläche, dann kommt es bei der Einwärtsbewegung nach dem Überschreiten der Haftreibung zu einem plötzlichen Ausschlag, der durch die Federwirkung der Cuticula größer als die Rillentiefe der Schrifffläche sein kann. Bis zur nächsten Rille gleitet das Plectrum dann wieder langsam nach innen. Im Falle der Auswärtsbewegung des vierten Abdominalsegments verläuft der Vorgang genau umgekehrt. Die aus der Auslenkung des Plectrums resultierende Zeitfunktion ist sowohl bei gleichförmiger Einwärts- als auch bei gleichförmiger Auswärtsbewegung näherungsweise eine Sägezahnkurve. Bei der Einwärtsbewegung sind die Anstiegsflanken steil, bei der Auswärtsbewegung dagegen die abfallenden Teile der Sägezahn-Funktion. Die resultierende Vibrationsgeschwindigkeit, die mit dem Laservibrometer erfaßt wird, ist demzufolge annähernd eine Rechteckfunktion mit kurzen Pulsbreiten. Diese kurzen Pulse sind nach oben oder unten gerichtet und werden im Folgenden positive beziehungsweise negative Spikes genannt. Trotz linearer Unterschiede in der Körpergröße von mehr als 2:1 bewegen sich die Amplituden der Spikes sowohl bei *Pseudocephalotilla praedatrix* als auch bei *Myrmilla calva* um 10 mm/s, die Periode liegt in der Größenordnung von 1 ms (Abb. 3). Jeder Spike entspricht dem Überspringen einer Rille der Schrifffläche.

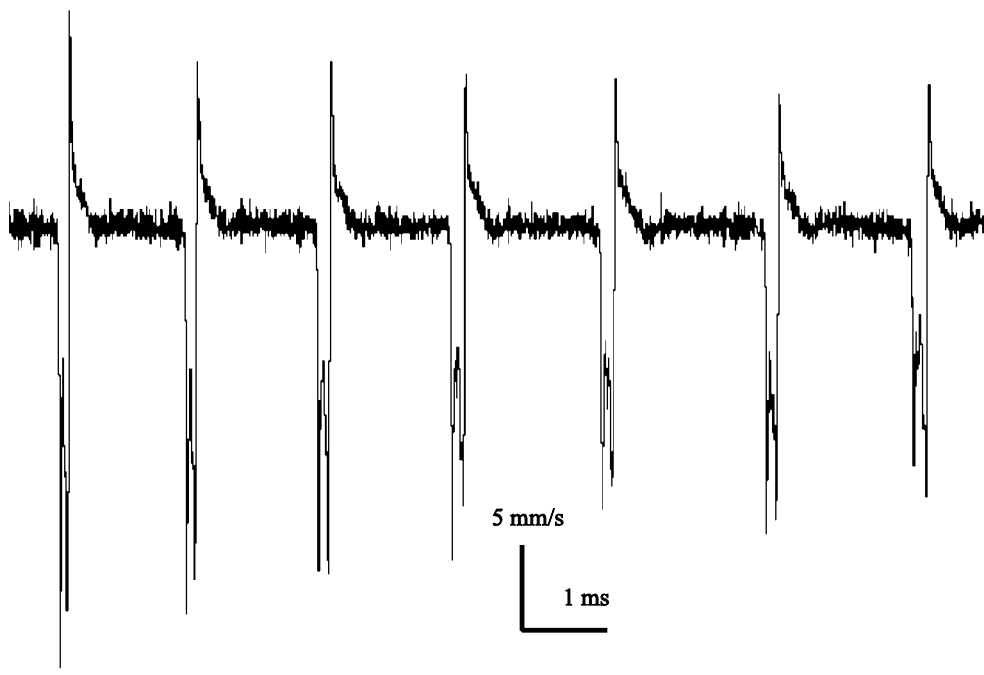


Abbildung 3: Typisches Geschwindigkeits-Zeit-Diagramm aus einer Messung mit dem Laservibrometer an *Pseudocephalotilla praedatrix*. Dargestellt sind die Vibrationen des Plectrums beim Überstreichen von sieben Rillen der Schriffäche während der Einwärtsbewegung des vierten Abdominalsegments.

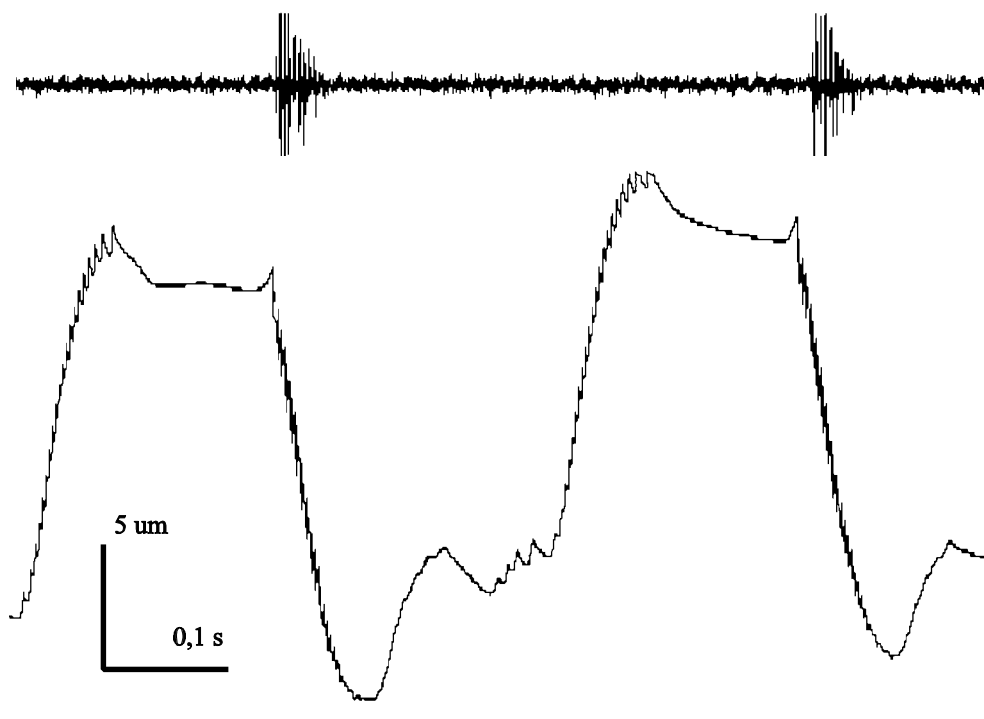


Abbildung 4: Weg-Zeit-Diagramm zweier kompletter Silben (Aus- und Einwärtsbewegungen) von *Pseudocephalotilla praedatrix*. Das obere Oszillogramm zeigt den jeweiligen Schalldruck. Der Schalldruck für die Auswärtsbewegung ist durch den gewählten Aufbau mit der Abstrahlung in den gesamten Raum und mit der Fixation des dritten Sternits so klein, daß er durch die Geräusche der Meßapparatur überdeckt wird. Zu erkennen sind hier deshalb nur die Einwärtsbewegungen mit hoher Schallintensität.

Im Weg-Zeit-Diagramm (Abb. 4) finden sich bei beiden untersuchten Arten charakteristische Auslenkungen in der Größenordnung von $10\ \mu\text{m}$, denen die sägezahnartigen Vibrationen überlagert sind. Hierbei handelt es sich um rhythmische Aufwölbungen, verursacht durch den Andruck der Schrifffläche an das Plectrum. Die Andruckkraft ist während der Einwärtsbewegung, wie in Abb. 4 deutlich zu erkennen, mit der Schallintensität korreliert. Da das Plectrum bei der Auswärtsbewegung nicht in die Rillen hineingedrückt, sondern aus diesen herausgezogen wird, kommt es in dieser Richtung oft zu geringeren Schalldrücken.

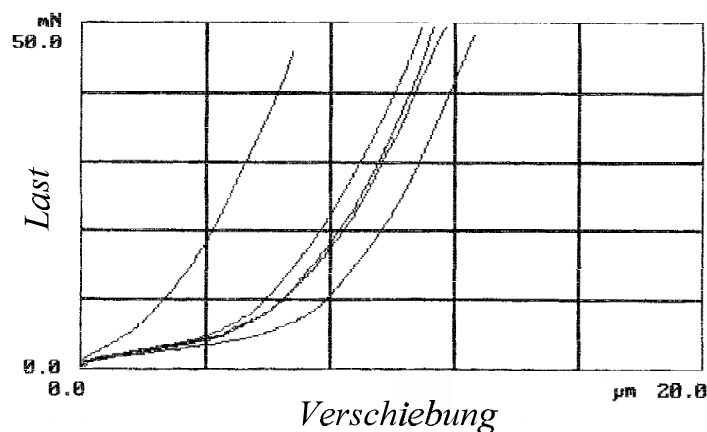


Abbildung 5: Verschiebungs-Last-Diagramm zur Ermittlung der Federkonstanten am Plectrum eines lebenden *Pseudocephalotilla praedatrix*-Weibchens.

Um auf die auftretenden Kräfte schließen zu können, wurden Verschiebungs-Last-Diagramme zur Ermittlung der Federkonstanten an lebenden Mutilliden aufgenommen. Wie zu erwarten war, läßt sich aufgrund von Nichtlinearitäten keine feste Federkonstante angeben. Im Bereich unterhalb $10\ \text{mN}$ stören außerdem aufragende Borsten die Messung. Oberhalb $10\ \text{mN}$ ist dagegen im relevanten Wegbereich von einigen Mikrometern ein nahezu konstanter Anstieg von etwa $8\ \text{mN}/\mu\text{m}$ zu verzeichnen. Aus diesen Messungen und aus Abb. 4 ergeben sich für *Pseudocephalotilla praedatrix* maximale Andruckkräfte von rund $100\ \text{mN}$ während der Stridulation.

4.1.4. Überlegungen zur mechanischen Stabilität der Schrillfläche

Die laservibrometrischen Messungen lassen eine gute Abschätzung der am Plectrum des Stridulationsorgans auftretenden Kräfte zu. Zunächst sollen die Ergebnisse am Beispiel von *Pseudocephalotilla praedatrix* erörtert werden, an deren Plectrum Kräfte in der Größenordnung von 100 mN wirken. Sind die beteiligten Muskeln in der Lage, eine solch große Kraft aufzubringen?

Aus den anatomischen Befunden ist bekannt, daß auf jeder Seite zwei Muskeln (171 und 172 in Abb. 2) am Andruck des Plectrums an die Schrillfläche beteiligt sind. Nimmt man an, daß die Muskeln in erster Näherung etwa im Winkel von 45 Grad angreifen, dann muß jeder der vier Muskeln bei gleicher Kraftaufteilung rund 35 mN aufbringen, damit insgesamt 100 mN resultieren. In den Zusammenfassungen von SNODGRASS (1935) und WIGGLESWORTH (1939) findet sich, daß Insektenmuskeln nahezu unabhängig von ihrem Aufbau eine Masse von rund 7 kg pro cm² Querschnittsfläche heben können (nebenbei bemerkt ist die gestreifte Muskulatur von Vertebraten ähnlich leistungsfähig). In SI-Einheiten entspricht dieser Wert einer maximalen mechanischen Zugspannung von 0,7 MPa bzw. 0,7 N/mm². Bei 35 mN müßte dann folglich jeder der vier Muskeln eine Querschnittsfläche von 0,05 mm² haben. Dieses Ergebnis paßt ausgezeichnet zu den anatomischen Befunden (siehe 4.1.2.). Die 100 mN sind daher muskelphysiologisch durchaus plausibel.

Bei diesem und bei vielen anderen Stridulationsorganen, die nicht gekoppelt sind mit Strukturen, die in Resonanz zu Trägerfrequenzkomponenten schwingen, fällt die große Breite der Pars stridens auf. Während der Quotient aus Breite und Abstand der Zähnen auf der Pars stridens bei den mit Resonanzstrukturen ausgerüsteten Saltatoria selten den Wert 10 erreicht, benötigen leisere Tiere ohne Resonanzstrukturen, wie die Hymenopteren und viele andere Arthropoden, Breiten von über 100 Rillenabständen. Die Pars stridens wird daher auch einerseits als Schrilleiste und andererseits als Schrillfläche bezeichnet. Sind keine Resonanzstrukturen vorhanden, dann sind natürlich wesentlich höhere Andruckkräfte des Plectrums nötig, um einen gleich großen Schalldruck zu erzeugen. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die höheren Druckkräfte auf eine größere Fläche verteilt werden müssen, um die Stabilität des Stridulationsorgans nicht zu gefährden. Schließlich ist eine Verbreiterung mit Problemen verbunden, denn die Pars stridens muß dann sehr genau zum Plectrum passen und darf nur geringe "Fertigungstoleranzen" aufweisen. Schon deshalb müssen schwerwiegende Gründe für die Verbreiterung sprechen.

Aus den Messungen an Weibchen der hier behandelten Art wurde eine maximale Andruckkraft von rund 100 mN ermittelt. Im günstigsten Falle paßt das Plectrum von etwa 150 µm Breite genau in eine Rille der Pars stridens mit einer Rillenbreite von 1,3 µm, die ziemlich genau dem halben Rillenabstand entspricht (siehe 4.1.1.). Die Auflagefläche beträgt selbst dann höchstens 200 µm². Das entspricht einem Druck von rund 0,5 GPa. Wo liegen die Haltbarkeitsgrenzen der Cuticula?

Die Cuticula der Insekten besteht hauptsächlich aus einem Verbundmaterial, das kleine, in eine Matrix aus dem Protein Resilin eingebettete Chitinkristallite enthält. Die Kristallite sind in der

Exo- und in der Endocuticula meist helicoidal angeordnet. Das heißt, es ist eine Struktur ausgebildet, in der die Kristallite jeder Schicht untereinander parallel ausgerichtet sind. Von Schicht zu Schicht allerdings wechselt die Ausrichtung in einem kleinen Winkel, aber nicht alternierend, sondern in einem konstanten Drehsinn. Der räumliche Aufbau ist folglich einer Wendeltreppe ähnlich und wird von NEVILLE (1993) aufgrund der Analogien zum Sperrholz auch als "universal plywood" bezeichnet. Hin und wieder kommen auch regelrechte sperrholzartige Strukturen in der Endocuticula vor. In diesem Falle ist der Drehwinkel, meist erst nach mehreren parallelen Schichten, jeweils 90 Grad. Für spezielle Zwecke sind die Kristallite auch vollkommen parallel ausgerichtet, oder die Cuticula besteht nur aus Resilin. Letzteres kommt insbesondere in der Flug- und Sprungmechanik vieler Insekten als temporärer Energiespeicher zur Anwendung. Zusätzlich zu den Chitin-Kristalliten sind in der Exocuticula manchmal auch weitere Stoffe, wie zum Beispiel Calcit-Kristalle, eingebettet. Die ganz außen liegende Epicuticula besteht zumeist aus wasserabweisenden Lipiden. Sie spielt aber, wenn auf der Pars stridens überhaupt vorhanden, beim Stridulieren nur bezüglich der Haft- und Gleitreibung eine Rolle..

Daten zu elastischen und bruchmechanischen Eigenschaften der Insektencuticula sind in der Literatur selten. Exakte Angaben werden aufgrund der unterschiedlichen Struktur des Verbundmaterials auch erst nach umfangreichen Messungen am fraglichen Objekt möglich. Die folgenden Darlegungen dienen deshalb lediglich der Schätzung von Obergrenzen für Bruch oder plastische Verformung aus den bisher aus der Literatur bekannten Daten. Grundlage für alle Überlegungen in bezug auf die mechanischen Grenzspannungen bilden die Elastizitätsmoduln (E-Moduln). Reines kristallines Chitin hat nach NEVILLE (1993) ein E-Modul von 90 GPa, während das gummielastische Resilin einen E-Modul von nur 2 MPa besitzt. Dieser Wert liegt im typischen Bereich von 1 bis 10 MPa für gummielastische Polymere. Der Einfluß des Resilins auf den E-Modul des Verbundwerkstoffs muß jedoch nicht groß sein. Für die gesamte Cuticula ermittelte NOCKE (1971) aus Messungen mit Torsionsschwingungen an Grillenflügeln einen E-Modul von 50 GPa.

Kristallines Chitin verhält sich bei geringer Feuchtigkeit wie ein sprödes Polymer mit sehr hohem E-Modul. Typisch für solche Polymere sind Bruchdehnungen ϵ_b von 0,2 bis 3 % (SCHWARZL 1990). Bei kristallinem Chitin liegt die Bruchdehnung bei 5 %. Dieser Wert wurde von URBANCZYK et al. 1997 an synthetischen β -Chitin-Fasern im Zugversuch bei 20 % relativer Luftfeuchte ermittelt. β -Chitin ist zwar mechanisch weniger stabil als α -Chitin, denn es hat in Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt nur einen E-Modul von 1 bis 2,2 GPa. Trotzdem ist anzunehmen, daß bei den geringen Unterschieden in den Elementarzellen des Kristallgitters die Werte für die Bruchdehnung nicht wesentlich von der Kristallstruktur abhängen. Bei 65 % relativer Luftfeuchtigkeit verhalten sich synthetische β -Chitin-Fasern wie Polymere, bei denen es zu einer Kaltverstreckung kommt. Üblicherweise "fließen" Polymere ab einer Streckgrenze ϵ_s von 2 bis 5 % (SCHWARZL 1990). Die Chitin-Fasern fließen nach URBANCZYK (1997) erst ab etwa 7 %. Solch ein Wert dürfte jedoch die absolute Obergrenze darstellen. Andere Einschlüsse wie die erwähnten Calcit-Kristalle haben geringere E-Module und Festigkeiten als Chitin und können bei diesen Überlegungen daher vernachlässigt werden.

Aus den obigen Werten ist leicht zu errechnen, daß spätestens ab einer Zugspannung

$$\sigma = \epsilon E \quad (11)$$

von 2,5 bis 3,5 GPa die Strukturen der Pars stridens irreversible Schäden durch Bruch oder Verformung erleiden. In diesen Größenordnungen dürften auch die Werte für die Schub- und Druckfestigkeit liegen. Kein herkömmlicher Werkstoff könnte solche mechanischen Belastungen noch aushalten. Verglichen mit dem tatsächlich ausgeübten Druck von 0,5 GPa kann dies nur bedeuten, daß die extrem große Breite des untersuchten Stridulationsorgans tatsächlich nötig ist. Anderenfalls würden die beim Stridulieren auftretenden Druck- und Schubspannungen die Pars stridens irreversibel verformen. Genaue Messungen an der Exocutikula der Schrillflächen von Insekten stehen noch aus, sollten jedoch zur Verifizierung der angestellten Schätzungen unbedingt durchgeführt werden.

4.1.5. Zeit- und Frequenzmuster der akustischen Signale

Die zeitlichen Verläufe des Schalldrucks der Laute aller 17 untersuchten Mutilliden-Arten weisen einige Ähnlichkeiten auf. Abhängig von der Dauer und der Art der Beunruhigung sind es oft lange Sequenzen aus manchmal mehr als 100 Silben⁶. Die Aus- und Einwärtsbewegung der Schrillfläche erzeugt eine Silbe, bestehend aus einem Paar an Lautpulsen, von denen der Puls der Auswärtsbewegung eine um 0 bis 90% geringere Schallintensität besitzt. Auch ohne Intensitätsdifferenzen sind die unterschiedlichen Bewegungsrichtungen an Asymmetrien gegenüber der Zeitachse erkennbar. Ursache hierfür ist die starke Dämpfung im mechanischen Schwingungssystem des Plectrums, durch die es fast ausschließlich zu kurzen Schalldruck-Spikes kommt, deren Vorzeichen von der Bewegungsrichtung abhängen. In einigen Fällen folgen die beiden Pulse einer Silbe in einem Abstand von weniger als 10 ms aufeinander. Auch können die Silben von einigen Arten so schnell hintereinander wiederholt werden, daß ein für den Menschen lückenlos klingender Laut entsteht. Häufig sind die Abstände jedoch größer. Einige Arten sind in der Lage, zwischen zwei extrem unterschiedlichen Silbenfrequenzen hin und her zu wechseln (Abb. 6).

⁶ Der Begriff "Silbe" wird hier, wie für Stridulationslaute üblich, als vollständige Periode der Bewegung des Plectrums über die Pars stridens aufgefaßt. Deshalb bilden Ein- und Auswärtsbewegung eine Silbe, die oft aus zwei Lautpulsen (diplosyllable) besteht. Ist eine der Bewegungen tonlos oder sehr leise, dann ist nur ein Lautpuls registrierbar (haplosyllable).

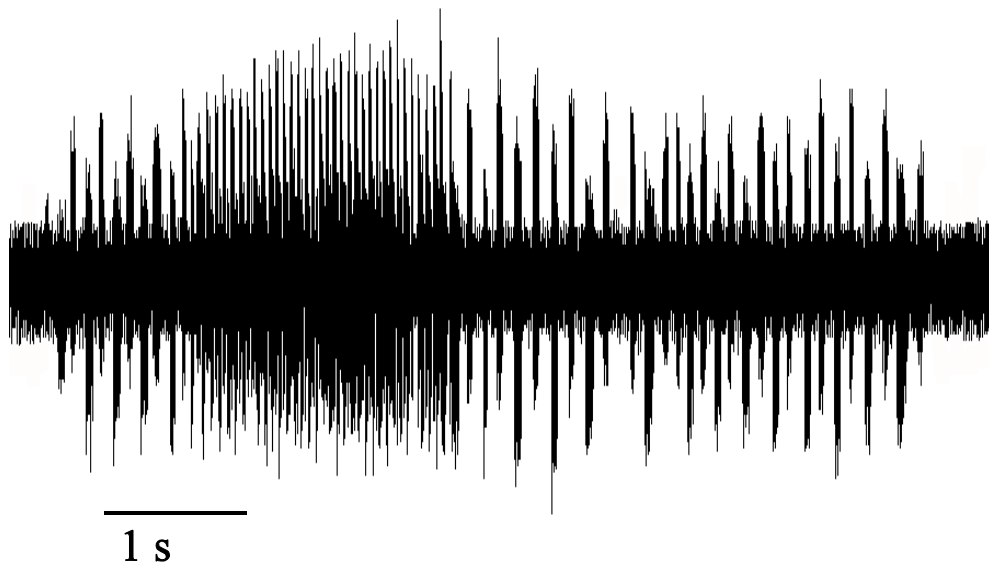


Abbildung 6: Oszillogramm eines etwa 6 s dauernden Lautes einer weiblichen *Dasylabris maura*.

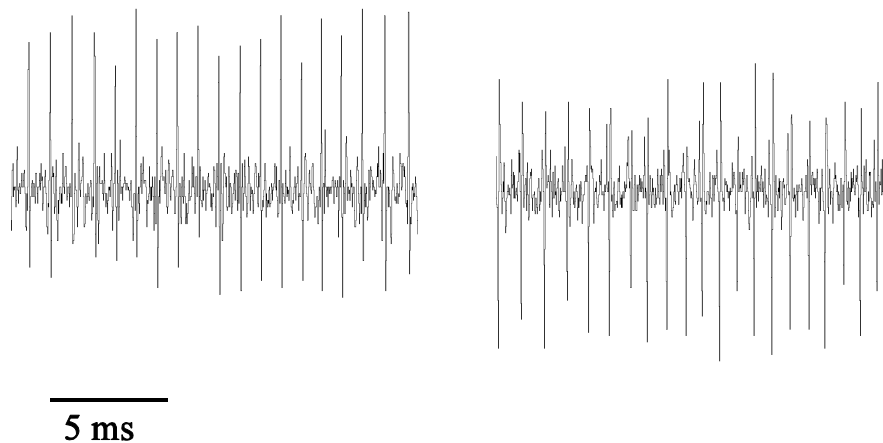


Abbildung 7: Zwei Ausschnitte aus Abb. 6, jeweils aus der Mitte zweier aufeinanderfolgender Lautpulse einer Silbe: Links aus der Auswärtsbewegung, rechts aus der Einwärtsbewegung.

Wird die Zeitfunktion besser aufgelöst, dann erkennt man, daß die Pulse aus einzelnen Spikes bestehen (Abb. 7). Wie im Vibrationssignal lassen sich auch im Schalldruck die vom Plectrum überstrichenen Rillen zuordnen. Nähere Informationen über die Spikes erzielt man auf einfachere Weise durch Analysen im Frequenzbereich, auf die später noch eingegangen wird.

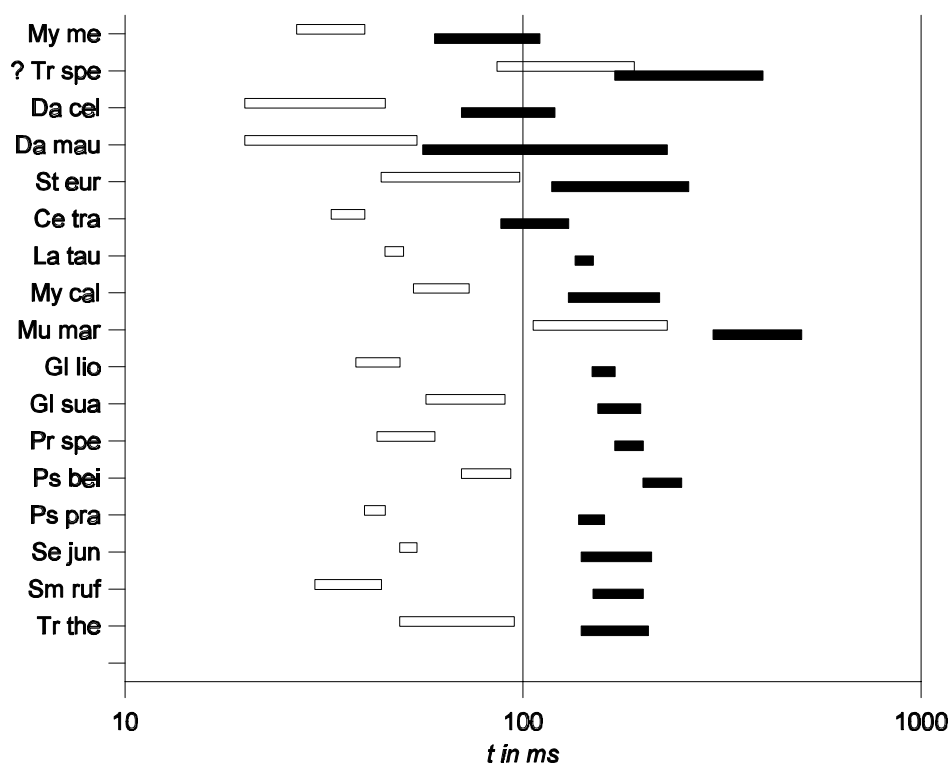


Abbildung 8: Variationsbreite der Silbenperiode (schwarze Balken) und der Pulsbreite (weißer Balken) im akustischen Signal der Weibchen verschiedener Mutilliden-Arten (Erläuterungen im Text).

Die intraindividuellen Zeitmuster der akustischen Signale variieren bei einigen Arten je nach Stärke und Dauer der Beunruhigung stark. Interindividuelle Unterschiede spielen im Gegensatz dazu eine weitaus geringere Rolle. In Abb. 8 ist die Variationsbreite der Silbenperioden (schwarze Balken) und der Pulsbreiten (weiße Balken) für 17 Arten dargestellt. Die Arten sind (von oben nach unten): Unterfamilie Myrmosinae: *Myrmosa melanocephala*, Unterfamilie Sphaerophthalminae (Tribus Sphaerophthalmini): *?Traumatomutilla spec.*, (Tribus Dasylabrini): *Dasylabris celimene*, *Dasylabris maura*, *Stenomutilla euridice*, Unterfamilie Myrmillinae: *Ceratotilla ?transvaalensis*, *Labidomilla tauriceps*, *Myrmilla calva*, Unterfamilie Mutillinae (Tribus Mutillini, Subtribus Mutillina): *Mutilla marginata*, (Tribus Mutillini, Subtribus Smicromyrmina): *Glossotilla ?liopyga lampropyga*, *Glossotilla suavis speculatrix*, *Pristomutilla sp.*, *Pseudocephalotilla beira*, *Pseudocephalotilla praedatrix*, *Seriatospidia junodi*, *Smicromyrme rufipes* und *Trogaspidia themis*.

Im Diagramm sind jeweils als Grenzen nur diejenigen minimalen und maximalen Werte für die Periodendauer und die Pulsbreite eingetragen, die sich über Sequenzen von wenigstens zehn Silben erstreckten und dabei Streuungen unter 10% aufwiesen. Durch die logarithmische Darstellung der Zeit in Abb. 8 ist die Balkenlänge proportional zum Faktor, um den das Maximum größer als das Minimum ist. Als Anhaltspunkt kann der schwarze Balken oben rechts gelten, der einem Faktor von 1,8 entspricht.

Die Variation der Silbenperiode ist besonders auffällig bei den Sphaerophthalminen (*Dasylabris celimene*, *Dasylabris maura*, *Stenomutilla euridice*, ?*Traumatomutilla* spec.) und der einzigen untersuchten Myrmosinen (*Myrmosa melanocephala*). Der Quotient aus maximaler und minimaler Silbenperiode liegt bei diesen Tieren zwischen 1,7 und 4,1. Bei allen diesen Mutilliden fällt auch schon beim einfachen Anhören der Laute ein Umschalten zwischen unterschiedlichen Silbenperioden auf, das in vielen Fällen nicht nur zwei-, sondern mehrstufig abläuft. Ebenfalls auffällig sind die meist sehr kurzen Pulsbreiten von hinab bis zu 20 ms. Wiederholt mit Silbenperioden von etwa 60 ms ergibt dies einen rasselnden Laut. Einzige Ausnahme hiervon ist die brasilianische Sphaerophthalmine, die zwar ebenfalls sehr große Variationen zeigt, aber durchweg längere Silbenperioden und Pulsbreiten erzeugt. Im Gegensatz dazu sind die Laute der untersuchten Smicromyrmiden relativ einförmig. Ihre Silbenperioden liegen bei 170 ms mit Abweichungen um höchstens 40 ms. Die beiden Pulse sind je 30 bis 90 ms breit. Eine Korrelation mit der Körpergröße ist in keinem Falle feststellbar.

Der beim Stridulieren erzeugte Schalldruck zeigt große intraindividuelle Variationen. Sein Maximum ist außerdem stark alters- und größenabhängig. Die in 30 mm Abstand gemessenen Werte lagen zwischen etwa 30 dB für die beiden kleinsten Arten (*Smicromyrme*) und über 45 dB für die größten (z.B. *Mutilla marginata*). Da der Schalldruck vom Abstand zum Sender abhängt, ist er kein wichtiger Signalparameter, der genau vermessen werden muß.

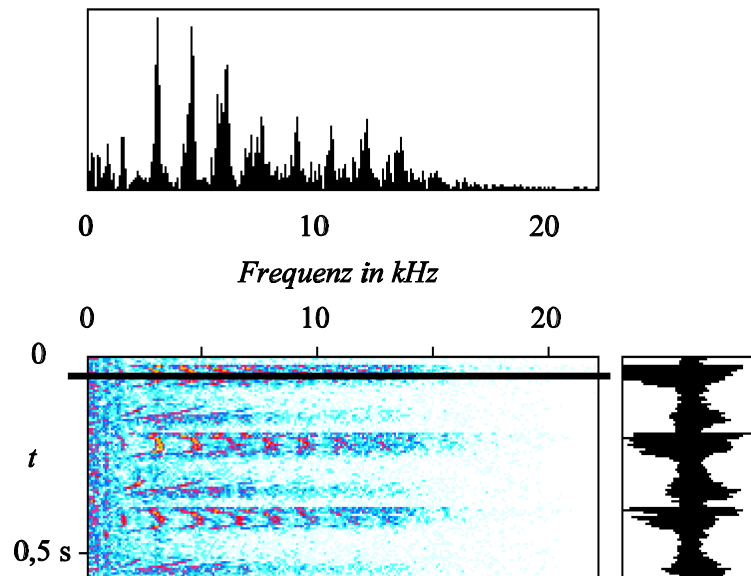


Abbildung 9: Leistungsspektrum des akustischen Signals einer *Dasylabris maura* in der Mitte der Einwärtsbewegung (oben). Unten links dargestellt ist das zugehörige Sonagramm, in dem mit einem schwarzen Balken der oben dargestellte Ausschnitt hervorgehoben ist. Unten rechts ist das Oszillogramm angefügt.

Weitaus weniger Variationen als im Zeitbereich finden sich im Frequenzbereich. Auffällig sind die sehr breitbandigen Leistungsspektren, die sich über mehr als acht Oberschwingungen erstrecken (Abb. 9). Es handelt sich hier nicht um ein Kontinuum, wie bei einem Rauschen, sondern um ein Spektrum mit vielen Linien im Bereich zwischen 1 und 15 kHz. Die Abstände

der Spektrallinien variieren zeitlich. Bei der meist schallintensiveren Einwärtsbewegung liegen die größten Abstände etwa in der Mitte des Pulses. Die Grundschwingung besitzt eine kleine Amplitude und ist in einigen Fällen nicht nachweisbar. Ihre Frequenz läßt sich jedoch aus den Abständen der Oberschwingungen errechnen. Da die Abstände der Rillen auf der Schrifffläche relativ gleichmäßig sind, muß die Veränderung der Grundfrequenz während der Stridulation durch eine Änderung der Bewegungsgeschwindigkeit der Pars stridens gegen das Plectrum hervorgerufen werden. Man erkennt also deutlich, daß die Einwärtsbewegung des vierten Abdominalsegments langsam beginnt, etwa in der Mitte ihr Maximum erreicht und dann wieder langsam endet.

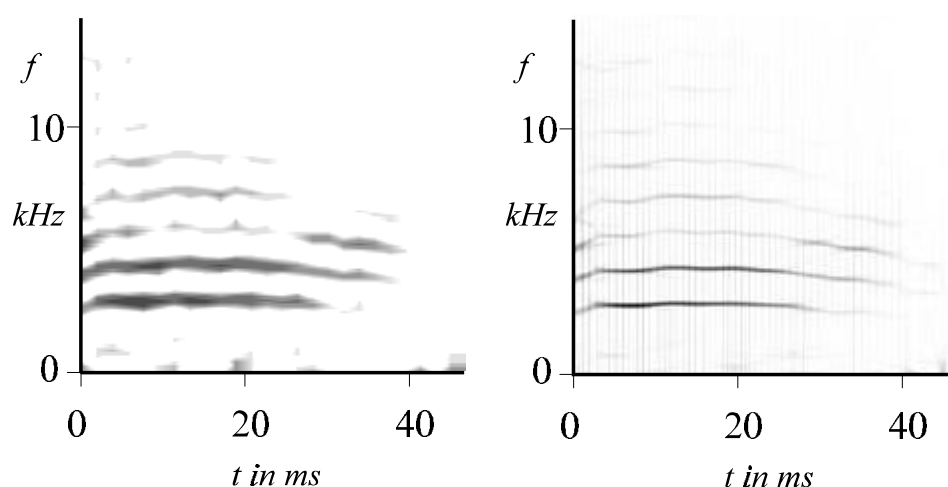


Abbildung 10: Sonogramm (links) und Frequenzabbildung nach der Methode von Baraniuk & Jones (rechts). Analysiert wurde in beiden Fällen der gleiche Einwärtspuls aus dem Laut einer *Dasylabris maura*. Rechts deutlich zu erkennen sind die über 50 Spikes im Abstand von unter 1 ms.

Für eine genaue Messung der jeweiligen Frequenzen ist eine Frequenz-Zeit-Darstellung mit der Adapted-Optimal-Kernel-Methode nach Baraniuk & Jones vorzuziehen. Sie hat gegenüber den üblichen Sonogrammen nicht nur den Vorteil einer erheblich verbesserten Frequenzauflösung, sondern sie hat außerdem eine so gute Zeitauflösung, daß die einzelnen Spikes und damit die vom Plectrum überstrichenen Rillen ausgezählt werden können (Abb. 10).

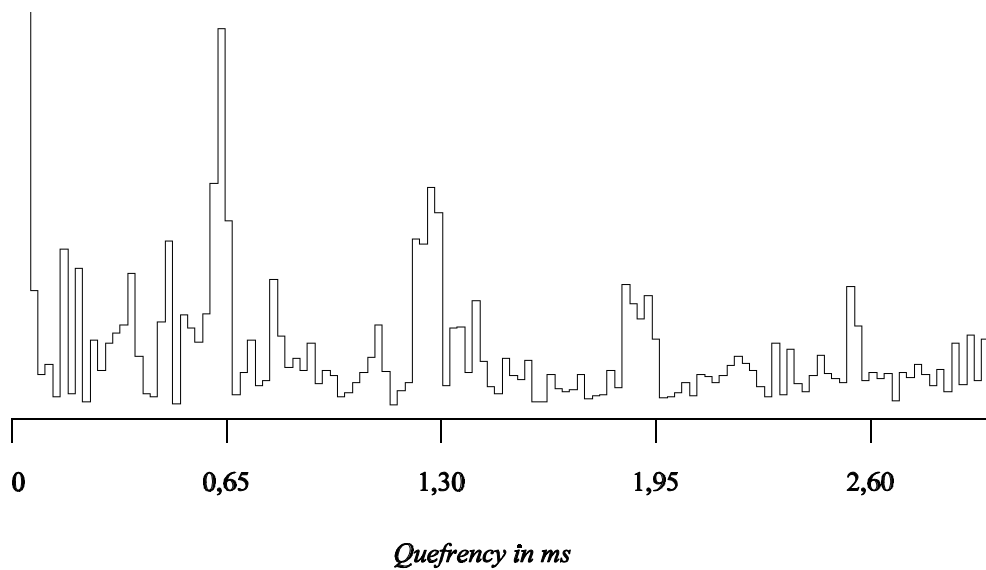


Abbildung 11: Cepstrum des in Abb. 9 markierten Ausschnitts.

Soll die Grundfrequenz an einer bestimmten Stelle gemessen werden, dann leistet das Cepstrum gute Dienste (Abb. 11). Da hiermit das Spektrum des Spektrums ermittelt wird, resultiert der ermittelte Wert für die Quefreny aus mehreren Linien des Spektrums. Außerdem können die Rhamonics bei 1,3 ms, 1,95 ms und 2,6 ms zur Kontrolle herangezogen werden. In Abb. 11 kann dadurch beispielsweise für *Dasylabris maura* eine Quefreny von 0,65 ms ermittelt werden. Das entspricht einer Frequenz von 1,5 kHz und stellt den höchsten bei diesen Untersuchungen gefundenen Wert dar. Bei allen anderen untersuchten Arten lag, unabhängig von der linearen Körpergröße, das Maximum der Grundfrequenz des zweiten und intensiveren Silbepulses zwischen 800 Hz und 1,5 kHz. In 100 ms werden folglich vom Plectrum 80 bis 150 Rillen der Schrifffläche überstrichen.

4.1.6. Herleitung der akustischen Spektren aus den Vibrationen

Die Vibrationen des Plectrums während der Stridulation sind im Zeitverlauf sägezahnartig. Für den abgestrahlten Schall ist allerdings die Bewegungsgeschwindigkeit maßgebend, wie sie auch am Geschwindigkeitsausgang des Laservibrometers gemessen wurde. Diese erhält man aus der ersten Ableitung der Auslenkung des Plectrums nach der Zeit. Die erste Ableitung einer sägezahnförmigen Funktion ist eine Rechteckfunktion mit kurzen Pulsen und langen Pausen oder, jeweils abhängig von der Bewegungsrichtung, umgekehrt. Für die Herleitung des akustischen Spektrums sei angenommen, daß die Zeitfunktion der Vibrationsgeschwindigkeit $v(t)$ ein Rechteckpuls mit der Breite t_b und der Höhe v_0 ist. In der restlichen Zeit bis zur Wiederholung mit der Periode T sei $v(t)$ gleich Null.

Die abgestrahlte Schalleistung berechnet sich bekanntermaßen aus der Effektivgeschwindigkeit und aus der Schallstrahlungsresistanz, dem Realteil der Schallstrahlungsimpedanz der gesamten abstrahlenden Fläche:

$$P = v_{\text{eff}}^2 w_r \quad (12).$$

Die Berechnung der Effektivgeschwindigkeit ist problemlos möglich. $v(t)$ muß dazu in eine Fourier-Reihe zerlegt werden, bestehend aus Sinus- und Cosinusfunktionen und einem Gleichanteil. Da der Gleichanteil jedoch keine Schallwellen liefert, bleibt er hier unberücksichtigt. Eine weitere Vereinfachung ergibt sich durch eine Verschiebung des Rechtecks auf der Zeitachse. Sie wird so vorgenommen, daß das Rechteck links und rechts symmetrisch zu $t=0$ liegt. Dadurch fallen auch alle Sinus-Anteile weg, und $v(t)$ läßt sich darstellen als

$$v(t) = \sum_{n=1}^{\infty} v_n(t) = \sum_{n=1}^{\infty} \left[a_n \cos\left(\frac{2\pi n}{T} t\right) \right] \quad (13).$$

Die a_n berechnen sich bekanntlich aus Integralen von $-\infty$ bis $+\infty$. Unter der Annahme, daß sich die Rechteckfolge unendlich wiederholt, reicht die Integration über eine Periode von $-T/2$ bis $+T/2$. Da die Rechteckfunktion symmetrisch zu $t=0$ liegt und für die Zeit von t_b bis $T/2$ gleich Null ist, genügt eine Integration von 0 bis t_b . Das Ergebnis ist dann nur noch zu verdoppeln, und man erhält

$$a_n = v_0 \frac{2}{T} 2 \int_0^{t_b} \cos\left(\frac{2\pi n}{T} t\right) dt \quad (14).$$

Die Auflösung des Integrals ergibt

$$a_n = \frac{2v_0}{\pi n} \sin\left(\frac{\pi n}{T} t_b\right) \quad (15).$$

Daraus erhält man nach (13) die einzelnen zu summierenden Anteile von $v(t)$ für die von 1 bis Unendlich laufenden n zu

$$v_n(t) = \frac{2v_0}{\pi n} \sin\left(\frac{\pi n}{T} t_b\right) \cos\left(\frac{2\pi n}{T} t\right) \quad (16).$$

Zur Berechnung der abgestrahlten Schalleistung nach (12) braucht man das Quadrat des Effektivwertes von $v(t)$. Das Quadrat ist das Integral für alle Zeiten über das Quadrat der Zeitfunktion $v(t)$. Auch hier reicht wieder die Integration über eine einzige Periode T . Da der Mittelwert der Cosinusquadrat-Funktion 0,5 ist und das Argument der Sinusquadrat-Funktion nicht von t abhängt, ergibt sich das Quadrat des Effektivwertes zu

$$v_{n\text{eff}}^2 = \frac{2v_0^2}{\pi^2 n^2} \sin^2\left(\frac{\pi n}{T} t_b\right) \quad (17).$$

Etwas komplizierter ist die Herleitung der Schallstrahlungsresistenz. Hier wird näherungsweise ein wie ein Kolben in einem Motor schwingender Kreiszyylinder angenommen, der in den oberen Halbraum abstrahlt. Diese Annahme ist realitätsnah, denn durch das dichte Aufsitzen des Plectrums auf der Schrifffläche kann kaum Luft unter das Plectrum strömen. Außerdem stridulieren die Mutilliden-Weibchen dicht über dem Bodengrund, in den nahezu kein Schall eintritt. Das einzige Problem am verwendeten Modell ist, daß die abstrahlende Fläche oberhalb des Plectrums keinen Kreis darstellt. Zur Abschätzung der Größen für die abgestrahlte Leistung und für die qualitative Berechnung des Spektrums ist die Form der Fläche jedoch unerheblich. Nach HINZMANN et al. (1977) ist die Schallstrahlungsresistenz einer kreisförmigen Kolbenmembran

$$w_r = c\varrho \left[1 - \frac{J_1(2kR)}{kR} \right] A \quad (18).$$

Dabei sind c und ϱ die Schallgeschwindigkeit und die Dichte der Luft, A und R sind Fläche und Radius des Zylinders, k ist die Wellenzahl

$$k = \frac{2\pi}{\lambda} = \frac{\omega}{c} = \frac{2\pi n}{cT} \quad (19).$$

Die Besselsche Funktion erster Art und erster Ordnung läßt sich in eine Reihe entwickeln:

$$J_1(x) = \frac{x}{2} - \frac{x^3}{16} + \frac{x^5}{384} - + \dots \quad (20).$$

Da es sich hier um kleine Abmessungen R in der Größenordnung von 0,1 mm und, bei Frequenzen bis 50 kHz, um Wellenzahlen unter 1 mm^{-1} handelt, ist kR immer kleiner als 0,1 und damit klein gegen 1. Die aufeinanderfolgenden Glieder der Reihe sind folglich gegenüber dem Vorgänger jeweils um mehr als drei Größenordnungen kleiner. Durch Einsetzen der ersten beiden Glieder der Reihenentwicklung in die Gleichung 18 erhält man deshalb die unter den genannten Voraussetzungen sehr genaue Näherung

$$w_r \approx \frac{c\varrho k^2 A^2}{2\pi} \quad (21).$$

Nach Ersetzen der Wellenzahl k durch den rechten Ausdruck der Gleichung 19 ergibt sich dann

$$w_r \approx 2\pi \frac{\varrho n^2}{cT^2} A^2 \quad (22).$$

Die Schalleistungen der einzelnen Linien des Spektrums berechnen sich nun nach (12) als das Produkt aus (17) und (22) zu

$$P_n \approx \frac{4}{\pi} \frac{\varrho v_0^2 A^2}{cT^2} \sin^2\left(\frac{\pi n}{T} t_b\right) \quad (23).$$

Zur besseren Anschaulichkeit kann man diesen Ausdruck auch umwandeln in

$$P_n \approx \frac{2}{\pi} \frac{\varrho v_0^2 A^2}{cT^2} \left[1 - \cos\left(\frac{2\pi n}{T} t_b\right) \right] \quad (24).$$

Die Werte vor der eckigen Klammer sind durchweg Konstanten. Schätzt man aus den Ergebnissen der Vibrationsmessungen v_0 zu 0,01 m/s, die abstrahlende Fläche A zu 0,03 mm² und die Periode T zu 1 ms, dann ergibt sich näherungsweise das folgende Leistungsspektrum:

$$P_n \approx 0,1 \text{ nW} \left[1 - \cos\left(\frac{2\pi n}{T} t_b\right) \right] \quad (25).$$

Das heißt, das Spektrum besteht aus Linien im Abstand $1/T$, deren Amplitude mit einer Cosinus-Funktion moduliert ist. Da die Cosinus-Funktion mit dem Wert 1 beginnt, sind die Leistungen der ersten Linien sehr niedrig. Das erste Maximum der Schalleistung wird bei n in der Nähe von $T/t_b/2$ erreicht. Angenommen, der Puls sei $t_b = 0,1$ ms lang, dann ist für $T = 1$ ms (Linienabstand 1 kHz) das erste Maximum bei $n = 5$, also bei 5 kHz erreicht. Null wird die abgestrahlte Schalleistung erstmals bei $n = 10$ (10 kHz) (Abb.). Während die den Maxima und Minima zugeordneten n von der Breite t_b und von der Periode T abhängen, wird die zugeordnete Frequenz ausschließlich von der Breite t_b bestimmt. Sie ist gleich dem Reziprokwert $1/t_b$. Bei unveränderter Pulsbreite, jedoch einer auf 2 ms verdoppelten Periode T wird das erste Minimum ebenfalls bei 10 kHz erreicht, diesmal aber nach $n=20$ Linien im Abstand von 500 Hz. Weitere Maxima und Minima wiederholen sich bei idealen Rechteckimpulsen solange, bis kR nicht mehr klein gegen 1 ist, und die Näherung für die Besselfunktion nicht mehr gilt. Praktisch ist schon das zweite lokale Maximum bei rund 15 kHz kleiner als das erste, denn die Geschwindigkeit hat nach den laservibrometrischen Messungen keine extrem steilen Anstiege.

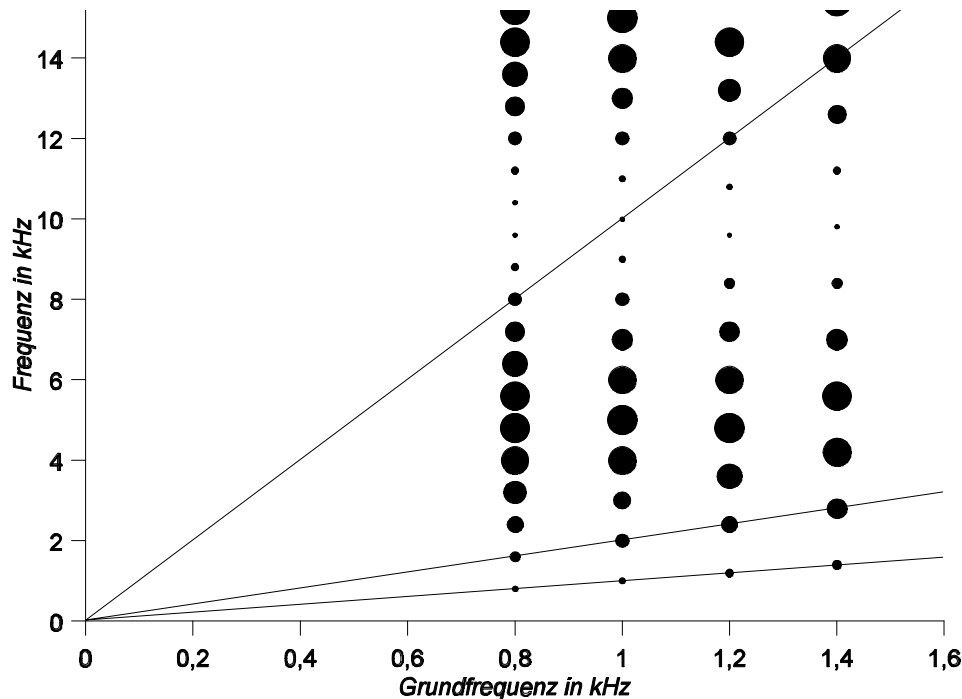


Abbildung 12: Errechnete abgestrahlte Leistungen der einzelnen Linien des Schallspektrums bei vier unterschiedlichen Grundfrequenzen f von 0,8 bis 1,4 kHz (maximale Kreisdurchmesser entsprechen 200 pW). Angenommen sind Vibrationen aus rechteckigen Spikes von 0,1 ms Breite, die mit einer Periode von $1/f$ wiederholt werden. Die eingezeichneten Geraden verbinden jeweils die Grundfrequenzen, die ersten Oberschwingungen ($2f$) und die neunten Oberschwingungen ($10f$). Während die Linienabstände in den Spektren variieren, bleibt das durch die Spikebreite bestimmte Minimum bei einer Frequenz von 10 kHz bestehen.

Die maximale Schalleistung liegt nach (25) bei etwa 0,2 nW. Unter der Annahme einer kugelförmigen Abstrahlung in den oberen Halbraum ist bei 30 mm Abstand eine Hemisphäre von $0,006 \text{ m}^2$ zu durchstrahlen. Daraus resultieren eine mittlere Schallintensität von 35 nW/m^2 und ein absoluter Schalldruckpegel von 45 dB. Ein hypothetischer Empfänger mit einer auch praktisch für 5 kHz durchaus üblichen Hörschwelle von 0 dB (1 pW/m^2) könnte das Signal unter optimalen Bedingungen noch bis auf eine Entfernung von 5 m wahrnehmen. In einem Abstand von etwa 0,2 m wäre das Signal mit 30 dB (1 nW/m^2) bei geringen Umgebungsgeräuschen für Wirbeltiere noch gut hörbar.

Die berechneten Abschätzungen galten für ein etwa 10 mm langes Mutilliden-Weibchen. Da sich die Amplituden der Vibrationsgeschwindigkeit und die Perioden T zweier unterschiedlich großer Tiere wenig unterscheiden (siehe 4.1.3. und 4.1.5.), sind körpergrößenabhängige Schallintensitäten hauptsächlich auf unterschiedlich große abstrahlende Flächen A zurückzuführen. Angenommen, die Mutillide würde linear im Maßstab 1:2 verkleinert, dann

verringert sich die abstrahlende Fläche auf $1/4$. Die abgestrahlte Leistung reduziert sich dadurch entsprechend Gleichung 24 auf $1/16$. Das entspricht einer relativen Veränderung um -12 dB. Bei einem 5 mm langen Tier verbleibt dann, gemessen im Abstand von 30 mm, nur noch ein absoluter Schalldruckpegel von 33 dB. Andersherum würde eine auf 20 mm linear vergrößerte Mutillide im gleichen Abstand 57 dB erzeugen können. Dasselbe Tier wäre nun theoretisch noch in einem Abstand von etwa 0,7 m mit 30 dB hörbar.

Die obigen Abschätzungen stimmen sehr gut mit den tatsächlichen Messungen überein. Die kleinsten der untersuchten Arten, *Smicromyrme rufescens* und *S. rufipes*, erzeugten Laute in der Größenordnung von 30 dB. Die Laute von *S. rufescens* konnten nicht einmal aufgezeichnet werden, da für diese Art nur ein Mikrofon zur Verfügung stand, mit dem Aufnahmen erst oberhalb 30 dB möglich waren. Gleichfalls sind Berichte und Hinweise aus der Literatur glaubhaft, die für größere Mutilliden deutlich hörbare Laute erwähnen.

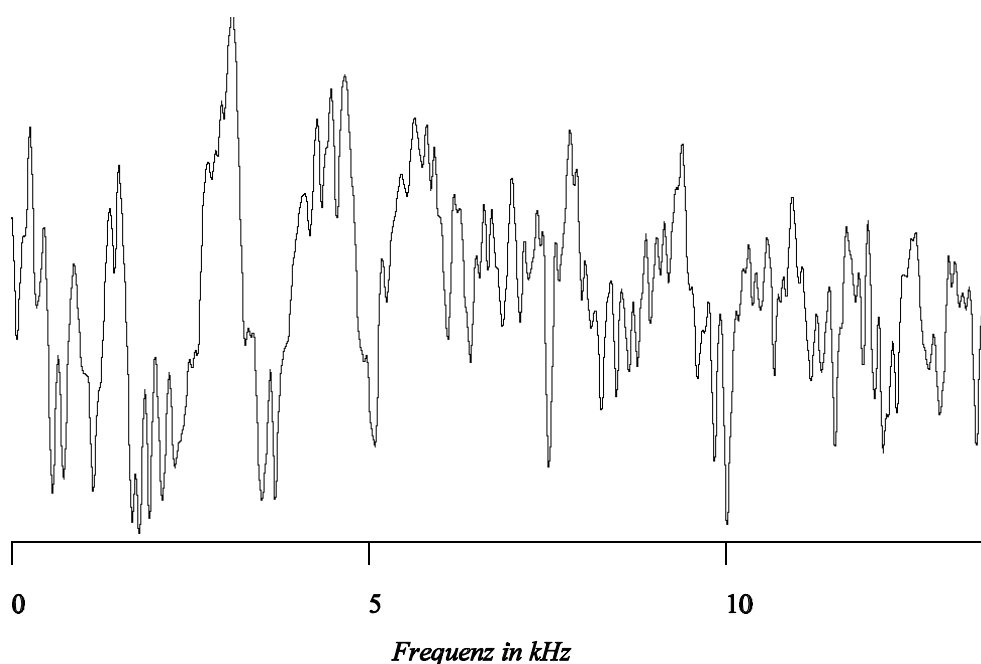


Abbildung 13: Leistungsspektrum eines kompletten Schallpulses von *Dasylabris maura*. Die Ordinate ist logarithmisch geteilt und umfaßt einen Dynamikbereich von 33 dB.

Das aus der Berechnung vorhergesagte Minimum bei etwa 10 kHz läßt sich in Messungen des Leistungsspektrums bestätigen, die einen kompletten Puls erfassen (Abb. 13). Durch die Frequenzvariationen innerhalb des Pulses kommt es bei höheren Frequenzen zu Überlagerungen mehrerer Oberwellen. Die einzelnen Linien des Spektrums, die bis 5 kHz noch deutlich zu erkennen sind, verwischen sich dadurch oberhalb dieser Frequenz zunehmend. Das durch die mechanischen Eigenschaften des Stridulationsorgans hervorgerufene Minimum bei 10 kHz tritt aus diesem Grunde selbst bei logarithmischer Darstellung deutlich hervor.

4.2. Chemische Signale und erzeugende Organe

4.2.1. Anatomie der Mandibeldrüse und des Felt-Line-Organs

An *Tropidotilla litoralis* wurden die Mandibeldrüsen genauer untersucht. Bei den anderen Arten, deren Sekrete zur chemischen Analyse kamen, sahen die Mandibeldrüsen unter dem Stereomikroskop ähnlich aus. Das Reservoir von *Tropidotilla litoralis* hat eine Länge von 0,8 mm und einen Durchmesser von 0,3 mm. Das ergibt ein Fassungsvermögen von rund 0,04 μl . Die Wände des Reservoirs sind stark hexagonal strukturiert (Abb. 14a), die Wanddicke beträgt ohne die Strukturen 0,8 μm . Apical sitzen die Drüsenzellen auf. Ihre Austrittsöffnungen zum Reservoir haben einen Durchmesser von etwa 1 μm . Der Durchmesser des Austrittskanals zu den Mandibeln beträgt rund 50 μm . Über einen Muskel kann das Reservoir, wie schon bekannt, gezielt entleert werden.

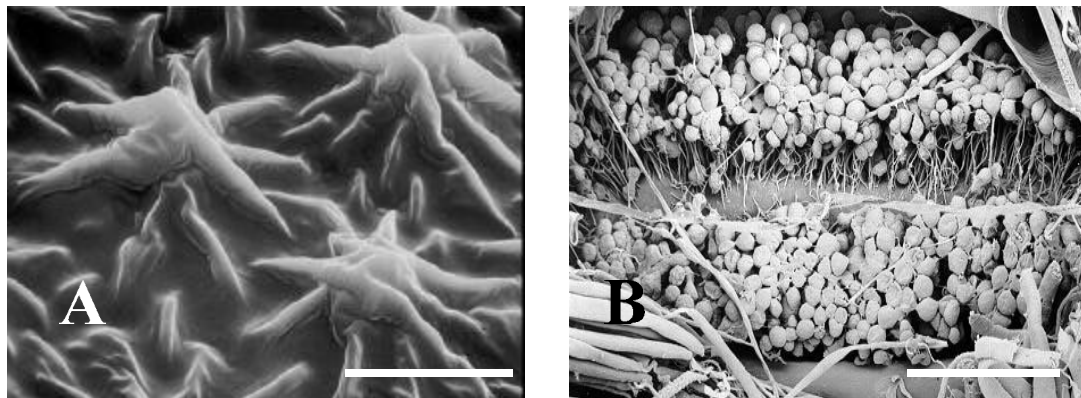


Abbildung 14: A (links): Hexagonale Struktur des Mandibeldrüsen-Reservoirs einer *Tropidotilla litoralis* von innen gesehen. Überall, auch innerhalb der Strukturen, ist die Wandstärke des Reservoirs konstant (Maßstab 10 μm). B (rechts): Drüsengewebe des Felt-Line-Organs (Maßstab 200 μm).

Die untersuchten Felt-Line-Organe verfügen über kein Reservoir. Bei *Tropidotilla litoralis* entleeren über 1000 Drüsenzellen ihr Sekret direkt nach außen in die bekannten Strukturen der Felt-Line (Abb. 14b). Über ein reich gegliedertes Tracheensystem werden die Zellen mit Luft versorgt.

4.2.2. Chemische Analysen

Das Felt-Line-Organ wurde nur an einer Art, und zwar an *Tropidotilla litoralis*, auf seine chemische Zusammensetzung untersucht. Die im Drüsengewebe gefundenen Substanzen waren durchweg schwerflüchtig. Aus diesem Grunde und aufgrund des Fehlens eines Reservoirs und entsprechender Muskeln kommt das Felt-Line-Organ nicht für die Erzeugung interspezifischer

Signale in Frage. Es sind aber viele andere Möglichkeiten für die Funktion der Sekrete aus dem Felt-Line-Organ denkbar, wie zum Beispiel:

- die Produktion des Sexualpheromons, das bei den untersuchten Tieren nicht nachweisbar ist, da es von begatteten Weibchen nicht mehr produziert wird (siehe 2.3.3.);
- die Produktion eines fungiziden Stoffes zum eigenen Schutz oder zum Schutz des Eigeleges;
- die Produktion einer hydrophoben Substanz zum Trockenhalten der Schrifffläche, da das Stridulationsorgan im feuchten Zustand weitaus geringere Schalleistungen hervorbringt;
- oder die Produktion eines Stoffes, der bei der Stridulation die Haftreibung heraufsetzt (ähnlich dem Kolophonium bei Streichinstrumenten), und damit ebenfalls die abgestrahlte Schallintensität vergrößert.

Weitere Effekte und Kombinationen aus mehreren davon sind zu erwarten. Weitere Arbeiten müssen hierüber Klarheit schaffen. An *Tropidotilla litoralis* wurden außerdem noch die Sekrete der Gift- und der Dufourdrüse auf Duftstoffe untersucht. Leichtflüchtige Substanzen fanden sich jedoch nur im Mandibeldrüsenreservoir.

Die chemischen Analysen der Mandibeldrüsensekrete konnten an fünf Mutillidenarten vorgenommen werden. Ausschlaggebend war hauptsächlich die Größe der Versuchstiere, da für die Untersuchungen jeweils nur ein Mandibeldrüsenreservoir verwendet wurde. Eine Vergrößerung des Probenvolumens durch Sammeln der Sekrete mehrerer Tiere kam aufgrund der möglichen individuellen Unterschiede und der Schwierigkeiten bei der Determination nicht in Frage. Es wäre auch bei den geringen Tierzahlen nicht sinnvoll gewesen. Das Sammeln von Sekreten von lebenden Tieren erwies sich ebenfalls als nicht praktikabel, da die erhaltenen Proben zusätzlich den Mageninhalt und Cuticularwachse enthielten.

Zur Analyse kamen die Sekrete folgender Tiere: 2 *Dasylabris celimene* (Sphaerophthalminae, Dasylabrini), 1 *Tropidotilla litoralis* (Mutillinae, Mutillina), 1 *Pristomutilla* sp., 1 *Seriatospidia junodi* und 3 *Trogaspidia themis* (Mutillinae, Smicromyrmina). An *Trogaspidia* und *Pristomutilla* fiel schon am Fangort und bei den Stridulationsaufnahmen ein terpeninartiger, manchmal etwas dumpfer und in Richtung Veilchen gehender Geruch auf. Ein ähnlich intensiver, noch in 0,2 m Entfernung deutlich wahrnehmbarer Geruch, fand sich auch während der Präparation an der eingefrorenen *Seriatospidia*, die sich gegenüber den anderen Arten durch eine ausgesprochen harte Kopfkapsel auszeichnete. Ein wesentlich anderer Duft konnte bei *Tropidotilla* beobachtet werden, während an den Mandibeldrüsen-Reservoirs der *Dasylabris* nichts auffälliges zu riechen war.

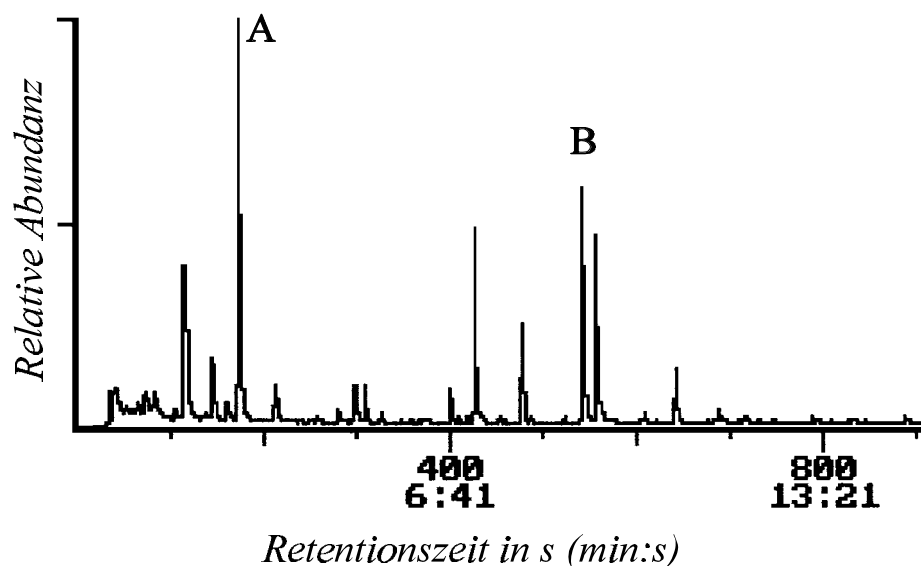


Abbildung 15: Total-Ionenchromatogramm des Mandibeldrüsensekrets eines Weibchens von *Tropidotilla litoralis*. Aufgetragen ist die relative Abundanz gegen die Retentionszeit in Sekunden bzw. Minuten und Sekunden.

Das Total-Ionenchromatogramm der Mandibeldrüsensekrete von *Tropidotilla litoralis* ist in Abb. 15 dargestellt. Im Mandibeldrüsen-Sekret dieser Mutillide finden sich ausschließlich leichtflüchtige Komponenten. Die Massenspektren der einzelnen Substanzen lassen in der Mehrzahl auf aliphatische Ketone, Alkohole und einige Pyrazine schließen. Die Substanz A mit dem größten Peak erwies sich als das schon für Mutilliden bekannte 4-Methyl-3-heptanon (Abb. 16).



Abbildung 16: 4-Methyl-3-heptanon.

Da keine Referenzproben unterschiedlicher Stereoisomere vorlagen, kann bei dieser und bei allen weiteren Substanzen nichts über die Stereochemie ausgesagt werden. Für ethologische Untersuchungen könnte die Stereochemie natürlich von großer Bedeutung sein.

Überraschend und neu für Mutilliden waren die beiden großen Peaks bei 538 s (B), 553 s und 424 s (Abb. 15). Ihre Massenspektren sind sehr ähnlich und besitzen einen Basis-Peak bei der Massenzahl 122. Hier handelt es sich möglicherweise um Stereo- oder Stellungsisomere des 2,5-

oder 2,6-Dimethyl-3-R-pyrazins, bei denen R vier oder fünf Kohlenstoffatome enthält. R könnte für fünf Kohlenstoffatome beispielsweise eine 3-Methylbutyl-, eine 2-Methylbutyl- oder eine Pentyl-Gruppe sein. WHEELER & BLUM (1973) geben für entsprechende 2,5- und 2,6-Dimethyl-3-R-pyrazine die folgenden Massenspektren an (für zwei der Stellungsisomere sind die Werte von TECLÉ et al (1987) in Klammern angegeben, sofern sie von WHEELER & BLUM abweichen):

Me	R	Relative Intensität in % bei Massenzahl							
		178	177	163	149	135	122	80	53
2,5	n-Pentyl	1	1	3	8	13	100	3	6
	3-Methylbutyl	(1)	1	9 (8)	1	14 (10)	100	3	6
	2-Methylbutyl	(1)	1	7 (8)	4	2 (1)	100	3	8
2,6	n-Pentyl	1	1	2	8	13	100	4	10
	3-Methylbutyl		1	12	1	19	100	5	7
	2-Methylbutyl		1	7	5	2	100	3	8

Stellungsisomere mit den beiden Methylgruppen an den Positionen 2 und 3 kommen nicht in Betracht, da das Zusammenrücken der Methylgruppen zu völlig veränderten Massenspektren mit einem einheitlichen Basis-Peak bei der Massenzahl 108 führt (WHEELER & BLUM 1973). Eine Verlängerung der 3-Isopentyl-Kette läßt zwar den Basispeak unverändert, verursacht jedoch wesentlich größere Peaks bei anderen Massenzahlen (BROPHY & CAVILL 1980, BROPHY 1989). Lediglich die Verkürzung auf eine Butylgruppe ergibt nur wenige Veränderungen gegenüber den Tabellenwerten, während eine Propylgruppe an Position 3 zwei etwa 6% hohe Peaks bei den Massenzahlen 150 und 149 hervorruft (WHEELER & BLUM 1973). Hohe Peaks bei der Massenzahl 150 zeichnen auch andere Alkyl-3-propylpyrazine mit dem Basispeak bei 122 aus (FRIEDEL et al. 1971). Tetrasubstituierte Alkylpyrazine haben dagegen völlig andere Basispeaks (FALES et al. 1988).

Die im Sekret von *Tropidotilla litoralis* gefundenen Massenspektren passen mit ihren Peaks bei den Massen 163, 149, 135, 122, 80 und 53 sehr gut zu den oben aufgeführten Verbindungen. Die Substanz B zeichnet sich durch sehr kleine Peaks bei den Massenzahlen 135 und 149 aus, wobei letzterer der größere von beiden ist. Dies deutet auf das 2,5-Dimethyl-3-(2-methylbutyl)-pyrazin hin. Theoretische Erörterungen hierzu finden sich bei BROPHY (1989). Die im Total-Ionenchromatogramm nachfolgende Substanz hat einen 135er Peak mit einer relativen Höhe von über 10%. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um das in Abb. 17 dargestellte 2,5-Dimethyl-3-(3-methylbutyl)-pyrazin.

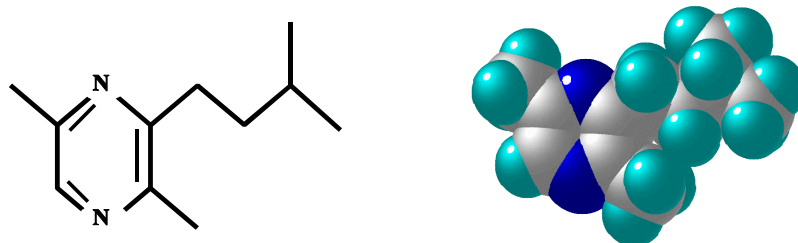


Abbildung 17: 2,5-Dimethyl-3-(3-methylbutyl)-pyrazin.

Die Substanz bei 424 s (Abb. 15, drittgrößter Peak) ist möglicherweise ein Stellungsisomer des 2,5-Dimethyl-3-butylpyrazins mit sehr ähnlichem Massenspektrum. Im Gegensatz dazu findet sich bei 314 s ein völlig anderes Spektrum, das charakteristisch für das 2,5- oder 2,6-Dimethyl-3-ethylpyrazin ist. Eine genaue Klärung, welche Stellungsisomere der einzelnen Pyrazine vorliegen, ist erst möglich, wenn wieder lebende *Tropidotilla litoralis* und entsprechende Referenzsubstanzen vorliegen. Eine Synthese der einzelnen Stellungsisomere ist nach der Methode von Klein und Spoerri möglich (CAVILL & HOUGHTON 1974a).

Über die Identität der Substanz bei 491 s (Abb. 15, links von B) kann derzeit noch nicht viel ausgesagt werden. Das Massenspektrum hat charakteristische Peaks bei folgenden Massenzahlen: 164 (6%), 163 (45%), 162 (100%), 147 (13%), 135 (8%), 120 (25%), 91 (12%), 77 (12%), 65 (6%) und 51 (5%). Nimmt man an, daß die Gesamtmasse der Substanz 163 ist, dann könnte es sich um ein Alkyl-2-Ethylpyridin handeln. Dafür kann man folgende Gründe anführen. Erstens deutet die ungerade Masse zunächst auf eine ungerade Anzahl an Stickstoffatomen hin (MCLAFFERTY & TUREČEK 1995). Zweitens könnte man eine Ringstruktur, wie zum Beispiel die des Pyridins annehmen, da das Molekül sehr stabil ist. Drittens ruft bei einem Pyridin, ähnlich wie bei den Alkyl-2-ethylpyrazinen, nur eine Ethylgruppe an Position 2 entsprechende Massenspektren hervor. Die Spektren zeichnen sich durch einen etwa 50% hohen Peak bei der Masse M und einen Basispeak bei M-1 aus (HEJDA & VYMĚTAL 1978). Offen bleibt, an welchen Positionen sich die restlichen vier Methylgruppen befinden. Denkbar sind natürlich auch andere Kombinationen mit einer Propyl- oder Ethylgruppe. Hier gibt es leider sehr viele Möglichkeiten. Die Suche nach einem entsprechenden Massenspektrum in den verwendeten Datenbanken und in der Literatur (ARNAUD et al. 1979, BUDZIKIEWICZ & BESLER 1976, BUTTERY et al. 1977, HEJDA & VYMĚTAL 1978, TERENCEV et al. 1975) blieb bisher erfolglos.

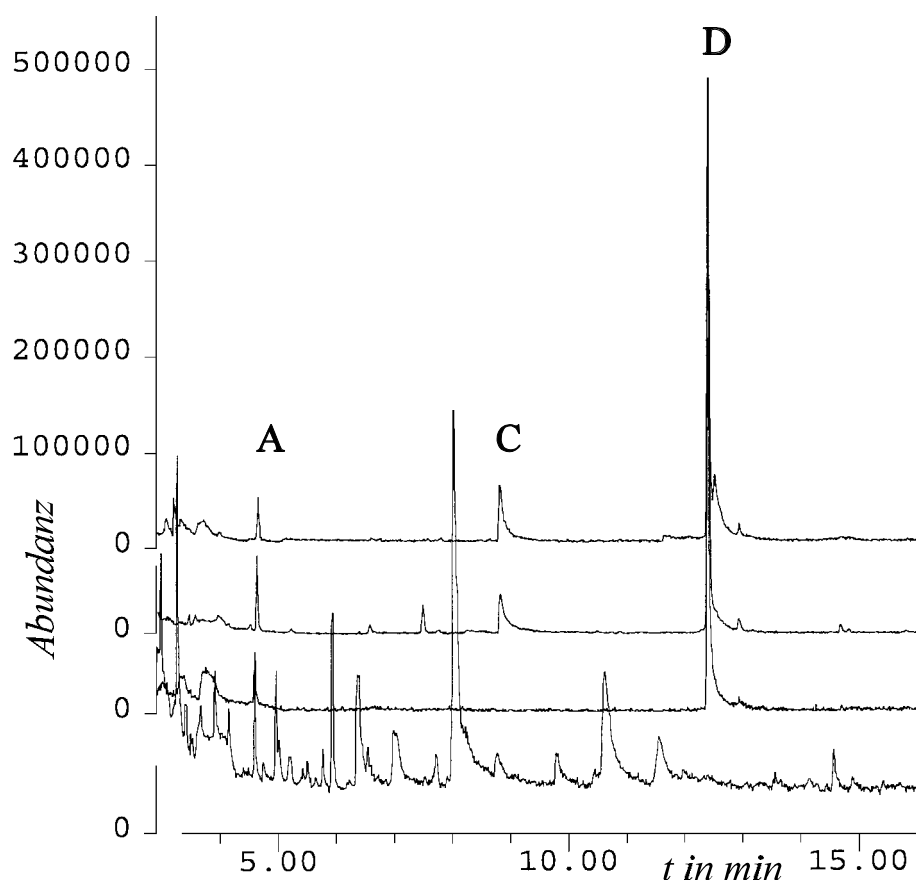


Abbildung 18: Total-Ionenchromatogramme der Mandibeldrüsensekrete von vier unterschiedlichen afrikanischen Mutilliden-Arten (von oben nach unten: *Trogaspidia themis*, *Pristomutilla* sp., *Seriatospidia junodi* und *Dasylabris celimene*). Aufgetragen ist die Abundanz gegen die Retentionszeit in Minuten.

Die Total-Ionenchromatogramme der vier untersuchten afrikanischen Arten sind in Abb. 18 zusammengefasst. Auf den ersten Blick erkennt man die Unterschiede zwischen den drei Mutillinen in den oberen Diagrammen und der *Dasylabris* (Spharophthalminae) in der unteren Darstellung. Eine Vielzahl der Substanzen der *Dasylabris* sind bekannte und unbekannte Ketone und Alkohole. Die Hauptkomponente ist noch nicht endgültig ausgewertet. Nur soviel steht fest: Es wurde keins der oben behandelten Pyrazine gefunden. Die Komponente A ist auf jeden Fall wieder eindeutig 4-Methyl-3-Heptanon.

Die Chromatogramme der drei Vertreter der Unterfamilie Mutillinae sehen gegenüber dem der *Dasylabris* auffallend ähnlich und einfach aus. Sie besitzen, neben dem allgegenwärtigen 4-Methyl-3-heptanon (A), scheinbar alle die gleiche Hauptkomponente D. *Trogaspidia* und *Pristomutilla* zeigen außerdem bei etwa 9 min Retentionszeit einen Peak C, der durch Einspritzen der synthetischen Referenzsubstanz eindeutig dem Acetophenon zugeordnet werden konnte (Abb. 19).



Abbildung 19: Acetophenon.

Weitaus mehr Schwierigkeiten bereitet nach wie vor die Identifikation der Hauptkomponente D. Nach Durchsicht der üblichen Datenbanken und der Literatur (SWIGAR & SILVERSTEIN 1981, LIU et al. 1995) wurden einige Substanzen synthetisiert, von denen anhand theoretischer Überlegungen ein ähnliches Massenspektrum vermutet wurde. Es waren dies die Methylester folgender zyklischer Carbonsäuren: Pinononsäure (2,2-Dimethyl-3-acetylcyclobutancarbonsäure), Hexahydrothujasäure (4,4-Dimethylcycloheptancarbonsäure) und Hexahydrocuminsäure (4-Isopropylcyclohexancarbonsäure). Desweiteren wurden für Vergleiche der Massenspektren herangezogen: Isopinocamphon, Pinocamphon (zwei Diastereomere des 2,6,6-Trimethylbicyclo[3.1.1]-3-heptanon), Verbanon (4,6,6-Trimethylbicyclo[3.1.1]-2-heptanon) und Herbavert (3,3,5-Trimethylcyclohexyl-ethylether). Keine der bisher untersuchten Substanzen erfüllte die Erwartungen. Die nachfolgende Analyse der erhaltenen Massenspektren konkretisierte jedoch die Vorstellungen über die Struktur der noch unbekannt Substanz. Nach bisherigen Erkenntnissen handelt es sich bei der gesuchten Verbindung vermutlich um ein Stellungsisomer des Methylesters der Trimethylcyclohexancarbonsäure. Als Beispiel sei in Abb. 20, ohne damit etwas festlegen zu wollen, das 3,3,5-Isomer dargestellt.

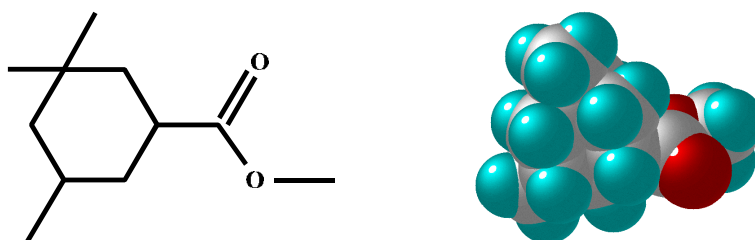


Abbildung 20: 3,3,5-Trimethylcyclohexancarbonsäuremethylester.

Eine endgültige Klärung der Identität der Komponente D konnte im Rahmen der zur Verfügung stehenden Zeit noch nicht erfolgen. Individuelle Unterschiede in der Zusammensetzung des Mandibeldrüsen-Sekrets konnten bei den drei untersuchten *Trogaspidia* und den zwei *Dasylabris* nicht gefunden werden. Statistische Aussagen sind bei der geringen Zahl der untersuchten Tiere noch nicht möglich. Interessant wären natürlich außerdem Untersuchungen verschiedener Populationen und Generationen.

5. Diskussion

5.1. Mechanische Signale

Die auffälligen Ähnlichkeiten der Stridulationslaute, die sowohl Mutilliden, als auch einige Coleopteren und andere Arthropoden bei Beunruhigung aussenden (FRINGS & FRINGS 1958, ALEXANDER et al. 1963, EWING 1989, ACOSTA & MAURY 1990), werden immer wieder als Müllersche Ähnlichkeiten diskutiert (LANE & ROTHSCHILD 1965, MASTERS 1980). Einen Hinweis in die gleiche Richtung gab auch schon CARPENTER (1936), der die Batesche Mimikry oder Müllersche Ähnlichkeit eines Carabiden mit einer Mutilliden fand. Der beschriebene Carabide war nicht nur optisch ähnlich, sondern er erzeugte auch entsprechende Stridulationslaute, die für Carabiden nicht üblich sind. Die meisten der bisher bei Landarthropoden gefundenen Stridulationsorgane (DUMORTIER 1963, CONSTANTINOU & CLOUDSLEY-THOMPSON 1984, SCHMITT & TRAUE 1990) dürften hauptsächlich im Dienste der Erzeugung diffuser Laute stehen. Insekten wie beispielsweise Singzikaden (Cicadidae) oder Springschrecken (Saltatoria), die Schallsignale zur Anlockung ihrer Geschlechtspartner benutzen, sind in einigen Fällen in der Lage, bei Beunruhigung einen auffällig anders klingenden Laut hervorzubringen. ROCES & MANRIQUE (1996) beschreiben sogar eine Wanze (*Triatoma infesta*, Reduviidae) mit unterschiedlichen Stridulationen und Vibrationen beim Sexualverhalten und bei Störung. Die Stridulationsorgane der Arachniden dienen, soweit bekannt, ausschließlich zur Erzeugung von Warnsignalen. Bei vielen Spinnen, zum Beispiel den Vogelspinnen (Mygalomorphae), sind Stridulationsorgane in beiden Geschlechtern ausgebildet. Nach FOELIX (1992) erzeugen sie "bei Bedrohung ein zischendes Geräusch, das - ähnlich dem Zischen der Schlangen - abschreckend wirken dürfte". Auch bei Skorpionen sind Stridulationsorgane in mindestens zwei Familien entwickelt (CONSTANTINOU & CLOUDSLEY-THOMPSON 1984). Die aposematische Funktion der mit ihnen produzierten Laute wird von LOURENÇO & CLOUDSLEY-THOMPSON (1995) diskutiert.

Aufgrund der entwickelten Müllerschen Ähnlichkeiten haben diffuse akustische Signale bei vielen Tieren gemeinsame Eigenschaften (TEMBROCK 1971, GATTERMANN 1993):

1. Sie haben keinen Klangcharakter mit dominierenden Frequenzen, sondern es sind Geräusche mit sehr breitem Frequenzspektrum,
2. sie haben kurze Anstiegszeiten bis zur maximalen Amplitude,
3. sie sind kurz und werden rasch, oft unregelmäßig, wiederholt.

In der vorliegenden Arbeit konnte sowohl theoretisch als auch praktisch gezeigt werden, daß derartige Signale auch mit Stridulationsorganen erzeugt werden können. Das erste Merkmal bereitet dabei besondere Schwierigkeiten, denn üblicherweise wird dieser Punkt durch einen raschen Luftausstoß erfüllt, der ein Rauschen oder Zischen mit kontinuierlichem breitem Frequenzspektrum hervorruft. Mit einem speziell konstruierten Stridulationsorgan ohne Resonanzstrukturen kann Punkt 1 ebenfalls Genüge getan werden, und zwar mit einem quasikontinuierlichen Spektrum aus vielen Frequenzlinien in engem Abstand. Die

Besonderheiten bei der Abstrahlung und der Bewegung sorgen für etwa gleichbleibende Schallintensität über einen großen Frequenzbereich. Die vorliegenden Daten vieler anderer Stridulationsorgane legen die Vermutung nahe, daß auch bei deren Benutzung ganz ähnliche Spektren erzeugt werden, zum Beispiel bei Chrysomeliden (Coleoptera) (SCHMITT 1992, 1994), Scolytiden und Cleriden (LEWIS & CANE 1990) und natürlich bei vielen Formiciden (WHELDEN 1956, 1960, SPANGLER 1973). Auch bei den meisten Formiciden werden Laute sowohl bei der Ein- als auch bei der Auswärtsbewegung erzeugt (diplosyllable), es gibt aber auch Ausnahmen mit einem Puls pro Silbe (haplosyllable) (ROCES et al. 1993, DECARLI et al. 1996, PAVAN et al. 1996). Selbst die Oszillogramme der untersuchten Formiciden zeigen große Ähnlichkeiten mit denen der Mutilliden. Besonders ähnlich sind der zeitliche Abstand pro überstrichene Rille der Schrillfläche, der ebenfalls in der Größenordnung von 1 ms liegt (MASTERS 1979 b, 1980), und die von MASTERS et al. (1983) gefundenen Schwingungsmoden.

Punkt zwei läßt sich mit einem Stridulationsorgan ohne Resonanzstruktur leicht erfüllen, denn die Amplitude jedes einzelnen Spikes in einem Puls ist außer von der Bewegungsrichtung der Schrillfläche nur von der Andruckkraft abhängig. Einschwingvorgänge über mehrere Rillen hinweg gibt es nicht. Die in Punkt drei angeführte rasche und unregelmäßige Wiederholung ist für Mutilliden ebenfalls charakteristisch und wird von den Vertretern der Sphaerophthalminae in ganz besonderer Weise erfüllt. Sie schalten bei Bedarf auf Laute um, die bis zu 20 ms kurze Pulse enthalten. Die Stridulationslaute der Mutilliden erfüllen damit alle Voraussetzungen für ein typisches diffuses akustisches Signal.

Im Gegensatz dazu werden die Stridulationslaute bzw. die entsprechenden Vibrationen der Formiciden in vielen Fällen als intraspezifische Signale gedeutet (DUMPERT 1994). Hierzu gibt es jedoch viele unterschiedliche Meinungen. Auffällig ist, daß nicht alle Formiciden Stridulationsorgane besitzen. Von den bisher untersuchten Arten können fast alle Myrmicinen und Pseudomyrmecinen und etwa die Hälfte aller Ponerinen stridulieren.

Stridulation oder Stridulationsorgan können natürlich auch zusätzlich zur Erzeugung mechanischer Signale ganz andere Funktionen haben. Da die Schrillfläche aufgrund seiner Feinstruktur in Abhängigkeit von der Beleuchtung schillernde Interferenzfarben zeigt, könnten während der Stridulation gleichzeitig optische Signale erzeugt werden (HINTON et al. 1969, HINTON 1970). Die gefundenen Rillenabstände sind in vielen Fällen jedoch so groß, daß nur in sehr kleinen Raumwinkeln zur Achse des stridulierenden Insekts ein optisches Signal im sichtbaren oder nahen Infrarotbereich erzeugt wird. Eine Nutzung als Signal ist daher nicht sehr wahrscheinlich.

Weil Vibrationen möglicherweise das Graben erleichtern, wäre das Stridulationsorgan eventuell auch hierbei nützlich (SPANGLER 1973). Immerhin ist der Ort des Stridulationsorgans so gewählt, daß die stärksten Vibrationen meist an der Stelle mit dem größten Durchmesser des Insekts auftreten. Darüber hinaus können Vibrationen, ähnlich einem Vibratom, auch die Schneidwirkung der Mandibeln verbessern (TAUTZ et al. 1995). In ähnlicher Weise wäre eine Erleichterung des Eindringens des Wehrstachels in tierisches Gewebe denkbar.

5.2. Chemische Signale

5.2.1. Mandibeldrüsensekrete

Im Einklang zu den Arbeiten von FALES et al. (1980) fand sich bei allen fünf untersuchten Mutilliden-Arten das 4-Methyl-3-heptanon im Mandibeldrüsen-Sekret. Außerdem wurden mit großer Sicherheit drei weitere Substanzklassen gefunden. Eine genaue Bestimmung der Stereo- und Stellungsisomerie ist leider noch nicht in allen Fällen möglich. Trotzdem werden in den folgenden Abschnitten die im Rahmen dieser Arbeit gefundenen Bestandteile, beginnend mit den schon bekannten Ketonen, insbesondere in Hinsicht auf ihre mögliche Funktion diskutiert. Dabei wird auch darauf eingegangen, welche Hymenopteren oder andere Insekten diese oder verwandte Substanzen synthetisieren oder verwenden. Natürlich muß am Ende immer daran gedacht werden, daß bei den vorliegenden Ergebnissen teilweise noch Unsicherheiten bestehen, insbesondere bei den Pyridinen und den Monoterpenoiden. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß sich die Wirkung von Substanzgemischen nicht immer aus der Summe der aus der Literatur bekannten Einzelwirkungen ermitteln läßt. Es kann zur Verstärkung kommen, aber auch, zum Beispiel bei spezifischen Signalen, zur Verminderung der Wirksamkeit. Hierüber können nur weitere Untersuchungen Auskunft geben.

5.2.2. Aliphatische Ketone und Alkohole

Eine wichtige aliphatische Verbindung im Mandibeldrüsensekret der untersuchten *Tropidotilla litoralis* (Mutillinae) ist, neben weiteren Ketonen und Alkoholen, insbesondere das schon von einigen Sphaerophthalminen und Mutillinen bekannte 4-Methyl-3-heptanon. Alle anderen untersuchten Arten enthielten diese Substanz ebenfalls, allerdings in geringeren Konzentrationen. 4-Methyl-3-heptanon war bis zu seiner Entdeckung in sechs *Pogonomyrmex*-Arten durch MCGURK et al. (1966) auch für Chemiker eine neue, bis dahin noch nicht synthetisierte Verbindung. Seitdem ist das 4-Methyl-3-heptanon in vielen exokrinen Drüsen von Insekten, aber auch in den Duftdrüsen einiger Opilioniden (*Leiobunum*, Arachnida) gefunden worden (BLUM & EDGAR 1971, MEINWALD et al. 1971). Auch bei *Leiobunum* gibt es artspezifische Gemische, zum Teil auch aus anderen Ketonen, deren Funktion noch unbekannt ist (JONES et al. 1977).

3- und 2-Alkanone sowie Alken-2-one sind als Sekrete mit defensiver Funktion bei Insekten weit verbreitet. Bekannt sind zum Beispiel 4-Hexen-3-on und 3-Hexanon von *Nezera viridula* (Hemiptera) (BRADSHAW 1985), 4-Methyl-3-hexanon von *Staphylinus olens* (Coleoptera) (FISH & PATTENDEN 1975) und 6-Methyl-5-hepten-2-on von *Alloxysta brevis* (Alloxystidae, Hymenoptera) (VÖLKL et al. 1994). 2-Alkanonen und -Alkanole sind als Pheromone einiger Trichopteren bekannt (LÖFSTEDT et al. 1994).

Bisher am häufigsten untersucht und gefunden wurden 2- und 3-Alkanone bei Formiciden. Einige 2- und 3-Alkanone finden sich insbesondere bei Ponerinen, deren Mandibeldrüsen-Sekrete nicht die sonst für diese Unterfamilie üblichen Pyrazine enthalten. Die Mandibeldrüsen von *Bothroponera soror* produzieren beispielsweise 2-Undecanon und 2-Undecanol (LONGHURST et al. 1980) und die von *Neoponera spec.* und *Harpegnathos saltator* 4-Methyl-3-heptanon

(DUFFIELD & BLUM 1973, DONASCIMENTO et al. 1993a). Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Dorylinen, Pseudomyrmecinen, Formicinen und Ecitoninen (BRADSHAW et al. 1979a, ATTYGALLE & MORGAN 1984, DUFFIELD & BLUM 1975, KEEGANS et al. 1993). Die Vertreter der am besten untersuchten Unterfamilie Myrmicinae scheinen nach bisherigen Erkenntnissen größtenteils 3-Alkanone und 3-Alkanole ab C₇ zu erzeugen (CAMMAERTS et al. 1981, FALES et al. 1992, MORGAN et al. 1992). Bei der Gattung *Myrmica* finden sich als Hauptkomponenten 3-Octanon und (R)-(-)-3-Octanol (ATTYGALLE et al. 1983). Interessanterweise ist bei der zweiten Verbindung auch nur dieses Stereoisomer als Pheromon biologisch aktiv (ATTYGALLE & MORGAN 1984). Ähnlich sieht es bei anderen Myrmicinen aus. Das 4-Methyl-3-heptanon in *Atta texana* ist fast ausschließlich das (S)-(+)-Isomer (RILEY et al. 1974). Entsprechend findet sich bei *Tetramorium impurum* neben dem Keton hauptsächlich (3R,4S)-(-)-4-Methyl-3-heptanol (PASTEELS et al. 1981). Selbst *Leptogenys diminuata*, eine Ponerine, die diesen Alkohol als Spurpheromon verwendet und ihn daher in der Giftdrüse erzeugt, nutzt nur das (3R,4S)-Diastereomer (ATTYGALLE et al. 1988, STEGHAUS-KOVÁČ et al. 1992).

Aufgrund der noch recht geringen Datenmenge ist eine Verallgemeinerung noch nicht ratsam. Trotzdem fällt auf, daß die bisher untersuchten Myrmicinen einen immer wiederkehrenden räumlichen Aufbau ihrer 3-Alkanone und 3-Alkohole besitzen. Es gab noch keine Ausnahmen von der Regel, daß die Hauptkomponenten im Falle von Alkanolen ausschließlich (3R)-Alkanole sind. Verzweigungen sind, wenn vorhanden, bisher immer (4S)-Methylgruppen. Entsprechend angeordnet sind auch die Methylgruppen der 3-Ketone (ATTYGALLE & MORGAN 1984). Dieser Fakt schließt jedoch nicht aus, daß auch scheinbar nebenbei produzierte kleinere Mengen anderer Stereoisomere oder Diastereomere für bestimmte intraspezifische Signale von Bedeutung sind. CAMMAERTS & MORI (1987) fanden zum Beispiel für *Myrmica scabrinodis*, daß deren Alarmpheromon (R)-(-)-3- und (S)-(+)-3-Octanol im Verhältnis 9:1 enthält. Dieses Mischungsverhältnis muß eingehalten werden, denn Gemische im Verhältnis 1:1 oder reines (R)-(-)-3-Octanol sind im Verhaltenstest weit weniger wirksam. 2-Octanol lockt dagegen unabhängig von der räumlichen Struktur grundsätzlich keine arteigenen Arbeiterinnen an (CAMMAERTS et al. 1985).

Auch wenn nur bestimmte Diastereomere oder Stereoisomere in den Sekreten vorkommen, so sind Insekten durchaus in der Lage, auch andere räumliche Anordnungen der Moleküle wahrzunehmen und zu unterscheiden. Besonders deutlich wird dies an Borkenkäfern der Gattung *Scolytus* (Coleoptera). Sie benutzen unter anderem 4-Methyl-3-heptanol als Aggregationspheromon (PEARCE et al. 1975, BLIGHT et al. 1978). Sowohl Männchen als auch Weibchen werden vom (3S,4S)-(-)- und vom (3R,4S)-(-)-Diastereomer stärker angelockt, als von den beiden (+)-Isomeren (BLIGHT et al. 1979b, 1982, 1983). Die von den Tieren produzierten Mengenverhältnisse der (-)-Isomere hängen vom Geschlecht und von der jeweiligen Population ab (BLIGHT et al. 1979a). Die Elektroantennogramme von *Scolytus scolytus* (WADHAMS et al. 1982) zeigen jedoch deutlich, daß alle vier Diastereomere erkannt und teilweise über unterschiedliche Rezeptoren wahrgenommen werden. *Scolytus multistriatus* (PIGNATELLO & GRANT 1983) erkennt auch viele andere 3-Alkohole.

Einige Formiciden nutzen bestimmte 3-Alkanone neben der defensiven Funktion gleichzeitig als Alarmpheromone, so beispielsweise *Myrmica brevinodis* (CREWE & BLUM 1970), aber auch

viele Attinen (MOSER et al. 1968, CREWE & BLUM 1972). Letztere verwenden insbesondere auch 4-Methyl-3-heptanon und -ol. In einigen Fällen, wie zum Beispiel bei *Manica*, sind es Gemische aus 4-Methyl-3-heptanon, 4-Methyl-3-hexanon und 4,6-Dimethyl-4-octen-3-on, die als Alarmpheromon wirken (FALES et al. 1972).

Welchen Nutzen haben nun Mutilliden von den 3-Alkanonen? Das 4-Methyl-3-heptanon und das verwandte 3-Octanon sind gut wirkende Repellents gegen viele Arthropoden, insbesondere Hymenopteren (SCHMIDT & BLUM 1977, SCHMIDT 1990, HENNING et al. 1992). Eine ähnliche Wirkung haben auch andere Ketone, wie das schon bei *Dasymutilla occidentalis* gefundene 4,6-Dimethyl-3-nonanon (FALES et al. 1980). Das Vorhandensein solcher Verbindungen im Mandibeldrüsensekret stellt durch die Funktion als Repellent für die entsprechenden Mutilliden-Arten zweifellos einen großen Nutzen dar. Der Einsatz der Ketone gegen Formiciden-Arten, die das Gemisch als Alarmpheromon erkennen, könnte jedoch neben den reinen Herstellungskosten noch mit weiteren unerwünschten Kosten verbunden sein. Einzelne Ameisen würden zwar auf Distanz gehalten, andere Nestgenossinnen allerdings aus größerer Entfernung alarmiert und angelockt.

Eine Lösung des Problems könnte theoretisch darin bestehen, andere Ketone oder Alkohole zu verwenden oder beizumischen. Möglicherweise gelingt es durch den Einsatz von Zusätzen, das Erkennungsfiler für das Alarmpheromon zu sperren. Die Wirkung als Repellent dürfte dann aber nicht wesentlich verschlechtert werden. MEINWALD et al. (1971) vermuteten einen solchen Zusammenhang für das zusätzlich in *Leiobunum*-Sekreten gefundene 4,6-Dimethyl-6-octen-3-on. Ähnliche Spekulationen könnte man für *Tropidotilla litoralis* anstellen, deren Sekrete gleichfalls weitere Ketone und Alkohole in nicht unerheblichen Mengen enthalten. Eine zweite denkbare Lösung wäre eine veränderte Stereochemie des 4-Methyl-3-heptanon oder ein anderes Verhältnis der einzelnen Isomere zueinander. Hierfür fehlen jedoch noch Informationen darüber, welches Stereoisomer von den Mutilliden verwendet wird. Drittens wäre eine Alarmwirkung des 4-Methyl-3-heptanon natürlich auch vermeidbar, indem das Mandibeldrüsensekret gegen Ameisen gar nichts erst eingesetzt wird. Letztlich entfallen natürlich alle Probleme, wenn die entsprechenden Mutilliden-Arten ohnehin selten auf Formiciden mit 4-Methyl-3-heptanon als Alarmpheromon treffen. Zur Klärung des Phänomens sind noch viele weitere Untersuchungen nötig, welche auf jeden Fall die relevanten sympatrischen Formiciden einschließen müßten.

Weitere Kosten der Produktion der gefundenen aliphatischen Verbindungen könnten darin bestehen, daß die Substanzen zusätzlich als Kairomone wirken, und damit Prädatoren anlocken. Für Formiciden können die Kosten beachtlich werden, wie ALLAN et al. (1996) für *Iridomyrmex* zeigten. Sie fanden eine Spinne (*Habronestes bradleyi*), die durch das von den Ameisen abgegebene 6-Methyl-5-hepten-2-on angelockt wird. Mutilliden dürften solcherlei Kosten kaum zu tragen haben, da sie, außer zur Paarung, nie in Massen auftreten. Außerdem setzen sie ihr Mandibeldrüsen-Sekret nur sehr sparsam ein.

3-Alkanone und 3-Alkanole werden von einigen Insekten als Pheromone eingesetzt. Formiciden nutzen sie oft als Alarm-, aber auch als Spur- und als Rekrutierungspheromone (HÖLLDOBLER et al. 1995). Für einige Borkenkäfer-Arten sind es, wie schon erwähnt, Aggregationspheromone. Alle diese Funktionen, und auch die eines Sexualpheromons, kommen für die bisher

untersuchten Mutilliden-Arten nicht in Betracht, denn sie sind nicht sozial, sie bilden keine anonymen Gruppen, und die Substanzen werden auch dann weiter produziert und eingesetzt, wenn keine Geschlechtspartner mehr angelockt werden sollen.

Der größte Nutzen des 4-Methyl-3-heptanon dürfte darin bestehen, daß es ein sehr wirksames Allomon gegen einige Vertebraten, insbesondere Reptilien darstellt (SCHMIDT & BLUM 1977, SCHMIDT 1990). Eine Batesche Mimikry oder Müllersche Ähnlichkeit auf chemischer Basis, wie sie für manche Formiciden vermutet wird (DUFFIELD & BLUM 1973), könnte ebenfalls vorliegen. Für eine primäre Abwehrstrategie gegen Vertebraten, zum Beispiel für einen Aposematismus, ist der Geruch von 4-Methyl-3-heptanon in geringen Konzentrationen wohl nicht auffällig genug. Gegenüber Kleinsäugetern bringt die Substanz nämlich offenbar keinen Nutzen (SCHMIDT & BLUM 1977). Für Vögel, deren Rolle als Mutilliden-Prädatoren ohnehin unbekannt ist, sind noch keine Untersuchungen bekannt. Neben der Signalfunktion könnte letztlich auch die antifungale Wirkung des Ketons einen gewissen Nutzen darstellen (COLE et al. 1975).

Kosten und Nutzen der eingesetzten Ketone scheinen je nach Tierart sehr unterschiedlich verteilt zu sein. Selbst unter sympatrisch lebenden Myrmicinen gibt es Arten mit und ohne 4-Methyl-3-heptanon im Mandibeldrüsensekret (DONASCIMENTO et al. 1993b). Die hier untersuchten Mutilliden, die im Gegensatz zu anderen Arten mit weniger 4-Methyl-3-heptanon auskommen, benutzen jedoch möglicherweise eine der anderen leichtflüchtigen Gemischkomponenten als Ersatzstoff. Die oben erwähnten Ameisen kommen teilweise gänzlich ohne leichtflüchtige Komponenten aus.

5.2.3. Alkylpyrazine und andere heterocyclische Verbindungen

Naturstoffe mit einem oder mehreren, meist heterozyklisch eingebauten Stickstoffatomen sind in Pflanzen weit verbreitet. Viele Insekten benutzen solche Pflanzenstoffe zur eigenen Verteidigung. Jedoch synthetisieren nur wenige Insekten die Substanzen selbst. Die meisten heterocyclischen Verbindungen aus, in einigen Fällen nachgewiesener, eigener Synthese fanden sich bisher bei Hymenopteren. Sie sind vornehmlich enthalten in den Sekreten der Gift- und Mandibeldrüsen von Ameisen (BRADSHAW 1985). Die Mandibeldrüsen der in dieser Arbeit untersuchten *Tropidotilla litoralis* produzieren neben den im vorigen Abschnitt erwähnten Ketonen und Alkoholen hauptsächlich Alkylpyrazine, möglicherweise auch ein Pyridin.

Pyrazine wurden bei Mutilliden bisher nicht nachgewiesen. Sie sind jedoch bei Hymenopteren und anderen Insekten nicht selten anzutreffen. Die allererste Entdeckung von Alkylpyrazinen bei Tieren gelang WHEELER & BLUM (1973) an drei *Odontomachus*-Arten (Ponerinae, Formicidae). Häufig handelt es sich bei den bisher gefundenen Alkylpyrazinen um Trialkylpyrazine. Während 2,5-Dimethyl-3-alkylpyrazine und 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine häufig vorkommen, sind Trimethylpyrazin und 2,3-Dimethyl-5-alkylpyrazine wesentlich seltener. Bezüglich der Produktion und der Nutzung dieser Alkylpyrazine durch Formiciden unterscheidet sich die Unterfamilie Myrmicinae grundlegend von den anderen Unterfamilien.

Bei Myrmicinen findet sich oft 2,5-Dimethyl-3-ethylpyrazin in der Giftdrüse, zum Beispiel bei *Acromyrmex octospinosus* (ATTYGALLE & MORGAN 1984a), *Atta sexdens* (CROSS et al. 1979), *Atta* spec. (mehrere Arten, EVERSLED & MORGAN 1983), *Messor bouvieri* (JACKSON et al. 1989b), *Myrmica* spec. (mehrere Arten, EVERSLED & MORGAN 1981, EVERSLED et al. 1982), *Pheidole pallidula* (nur bei kleinen Arbeitern, ALI et al. 1988, bei denen es aber nicht als Spur-Pheromon dient, CAMMEARTS & CAMMEARTS 1994) und *Tetramorium caespitum* (ATTYGALLE & MORGAN 1983). Das 2,5-Dimethyl-3-ethylpyrazin wirkt bei den meisten untersuchten Myrmicinen über Artgrenzen hinweg und fast immer allein als Spur-Pheromon (JACKSON et al. 1989a, b). *Manica rubidia* erzeugt zwar zusätzlich noch 2,5-Dimethylpyrazin und Trimethylpyrazin. Jedoch ist auch bei dieser Art nur das 2,5-Dimethyl-3-ethylpyrazin als Spur-Pheromon wirksam (ATTYGALLE et al. 1986). Lediglich für *Tetramorium caespitum* ist ein spezielles Mischungsverhältnis von 3:7 mit 2,5-Dimethylpyrazin artspezifisch (ATTYGALLE & MORGAN 1984b). Einige Myrmicinen kommen auch ohne Pyrazine aus. Die Blattschneiderameise *Acromyrmex subterraneus subterraneus* benutzt zum Beispiel hauptsächlich den heterocyclischen Ester Methyl-4-Methylpyrrol-2-Carboxylat, eine Verbindung, die auch schon aus anderen Myrmicinen bekannt ist (CROSS et al. 1982). Eine Beimischung von Pyrazinen verringert bei dieser Art die Wirkung ihres Spur-Pheromons (DONASCIMENTO et al. 1994).

Andere Ameisen-Unterfamilien benutzen nach bisherigen Kenntnissen keine Alkylpyrazine als Trail-Pheromone (HÖLLDOBLER & WILSON 1991). Sie verwenden meist artspezifische Mixturen oder Substanzen aus dem Hinterdarm oder aus Dufour-, Gift-, Pygidial-, Rectal-, Tibial- oder Mandibeldrüsen (BLUM & HERMANN 1978, HÖLLDOBLER & WILSON 1991). Ecitoninen und Dorylinen enthalten langkettige Alkene, Alkohole und Ketone in ihren Dufour-Drüsen (OLDHAM et al. 1994b). Hochspezialisierte Dolichoderinen produzieren ihre Spur-Pheromone in der Sternal-(Pavan)-Drüse (ATTYGALLE & MORGAN 1985).

Häufiger als in anderen Drüsen kommen Alkylpyrazine in den Mandibeldrüsen vieler Ameisen vor. Meist produziert nur eine der exokrinen Drüsen Alkylpyrazine. Sie sind deshalb in den Mandibeldrüsen von Myrmicinen selten: Bisher sind nur zwei Fälle bekannt. WHEELER et al. (1982) entdeckten die sonst nicht übliche Verbindung 5-Methyl-3-n-propyl-2-(1-butenyl)pyrazin als Naturstoff in *Aphenogaster rudis*. HOWARD et al. (1982) fanden das auch sonst häufige 2,5-Dimethyl-3-isopentylpyrazin in *Wasmannia auropunctata*.

In den Mandibeldrüsen der Vertreter anderer Unterfamilien kommen üblicherweise 2,5- und 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine vor. Bei *Calomyrmex* spec. (Formicinae) fanden BROWN & MOORE (1979) ausschließlich 2,5-Dimethyl-3-alkylpyrazine: isopentyl-, (2-methylbutyl)- und isobutylpyrazin. Andere Formicinen enthalten geringe Mengen des Isopentylpyrazins oder keine Pyrazine (BROPHY et al. 1982). Ebenso sieht es bei der Unterfamilie Dolichoderinae aus: 2,5-Dimethyl-3-ethyl-, -3-propyl- und -3-butylpyrazin bei *Iridomyrmex purpureus* (CAVILL et al. 1984) und -3-propyl- und -3-isopentylpyrazin bei *Iridomyrmex humilis* (CAVILL & HOUGHTON 1974 a, b). Für die Myrmeciinae sei *Myrmecia gulosa* mit 2,5-Dimethyl-3-propylpyrazin genannt (BROPHY & NELSON 1985). Auch unter den Ponerinen gibt es Arten mit ausschließlich 2,5-Dimethyl-3-alkylpyrazinen. Hierbei handelt es sich fast ausnahmslos um das -3-isopentylpyrazin, beispielsweise bei *Odontomachus hastatus* und *clarus* (WHEELER & BLUM

1973), *Ponera pennsylvanica*, *Hypoponera opacior* (DUFFIELD et al. 1976), *Mesoponera castanea*, *Mesoponera castaneicolor* (FALES et al. 1984), *Rhytidoponera* spec. (mehrere Arten, BROPHY et al. 1981, 1983) und *Dinoponera australis* (OLDHAM & MORGAN 1993). Andere Ponerinen produzieren ausschließlich 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine wie zum Beispiel *Odontomachus brunneus* (WHEELER & BLUM 1973) und *Brachyponera sennaarensis* (LONGHURST et al. 1978), oder Gemische aus 2,5- und 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine wie zum Beispiel *Anochetus sediloti* und *Odontomachus troglodytes* (LONGHURST et al. 1978). Bei einigen Ponerinen wurden auch eine Reihe von Tetraalkylpyrazinen gefunden, zum Teil mit Hydroxy- und Alkenylketten (TECLE et al. 1987, FALES et al. 1988, OLDHAM et al. 1994a, FALES et al. 1992). *Paraponera clavata* hingegen kommt ohne Pyrazine aus. Ihr Mandibeldrüsensekret enthält 4-Methyl-3-heptanon und das entsprechende Heptanol (HERMANN et al. 1984).

Unterdessen sind allein über 17 verschiedene Trialkylpyrazine aus den Mandibeldrüsen von mehr als 30 Formiciden-Arten bekannt (BROPHY 1989). Mit ganz wenigen Ausnahmen handelt es sich um 2,5- oder 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine mit einer mindestens 3 Kohlenstoffatome umfassenden Alkylkette. Das Pyrazin hat damit mindestens die Summenformel $C_9H_{14}N_2$ und eine Massenzahl von 150. Bei 20 Arten kommt als wohl häufigstes Alkylpyrazin eines der 2,5-Dimethyl-3-isopentylpyrazine vor, wenn auch nicht bei jeder Species als Hauptkomponente.

Bei anderen aculeaten Hymenopteren fanden sich Alkylpyrazine bisher ausschließlich in der Mandibeldrüse. Leider sind viele Untersuchungsergebnisse dadurch etwas unsicher, daß häufig Extrakte des gesamten Kopfes verwendet wurden. Abgesehen von ganz speziellen Pyrazinen der Ponerinae finden sich nahezu alle Trialkylpyrazine der Mandibeldrüsen der Formicidae bei vielen Vertretern der Spheciformes, Apiformes (Apoidea) und Vespoidea wieder (BROPHY 1989). Von der Überfamilie Bethyloidea gibt es (noch?) keine Nachweise (Tab. 1). Ebenso wie bei den Formiciden gibt es auch bei solitären Hymenopteren Arten, in deren Mandibeldrüsen keine Pyrazine nachweisbar sind (TENGO et al. 1982).

Überfamilie	Familie	Anzahl der Arten				Quellen
		A	B	C	D	
Apoidea (Spheciformes)	Sphecidae	5	4	1	4	DUFFIELD et al. 1981 WHEELER et al. 1982
	Crabronidae	1	1		1	WHEELER et al. 1982
	Philanthidae	1	1		1	BORG-KARLSON & TENGÖ 1980
	Nyssonidae	4	1		4	BORG-KARLSON & TENGÖ 1980, WHEELER et al. 1982
Apoidea (Apiformes)	Anthophoridae	2	2		2	TENGÖ et al. 1982
Vespoidea	Tiphiidae	1	1		1	WHEELER et al. 1982
	Mutillidae	1	1	?	1	neu
	Eumenidae	14	13	13	10	HEFETZ & BATRA 1980 WHEELER et al. 1982

Tabelle 1: Aculeate Hymenopteren mit Alkylpyrazinen im Mandibeldrüsensekret (außer Formicidae). Anzahl der Arten A - mit Alkylpyrazinen, B - davon mit 2,5-Dimethyl-3-alkylpyrazinen, C - von A mit 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazinen und D - von B mit 2,5-Dimethyl-3-isopentylpyrazinen.

Andere Insekten benutzen nach bisherigen Kenntnissen seltener Alkylpyrazine. In der Rectaldrüse und im Abdomen einiger Dipteren der Unterfamilien Dacinae und Trypetinae fanden sich Methyl-, Trimethyl-, Tetramethyl- und 2,6-Dimethyl-3-ethylpyrazin (BAKER et al. 1982, 1985). Fruchtfliegen der Familie Tephritidae verwenden 2-Methyl-6-vinylpyrazin als Sexualpheromon (CHUMAN et al. 1987). Von einigen Lyciden (Coleoptera), Danaiden und Zygaeniden (Lepidoptera) sind 2-Methoxy-3-alkylpyrazine bekannt (MOORE & BROWN 1981, ROTHSCHILD et al. 1984, MOORE et al. 1990).

Pyrazine werden oft als Warnstoffe bezeichnet. Wahrscheinlich haben sie neben den akustischen und optischen Signalen aposematischen Charakter. Zumindest wirken Alkylpyrazine auf Haushühner (GUILFORD et al. 1987) und auf Menschen nicht generell abstoßend. Alkylpyrazine finden sich in Nahrungsmitteln wie zum Beispiel in Kaffee (FRIEDEL et al. 1971), in Portwein, in gekochtem und gebratenem Fleisch, in Kartoffelchips (PORTER 1984), und sie werden in zunehmenden Maße auch künstlich zugesetzt, zum Beispiel in Tabakprodukten und Tütensuppen. Das oben schon oft erwähnte 2,5-Dimethyl-3-isopentylpyrazin ist neben anderen Pyrazinen Bestandteil von Kakaoprodukten.

Besonders aufschlußreich sind Versuche zu Geruchsschwellen, die an dunklem irischem Bier vorgenommen wurden (MAGA & SIZER 1973): Trialkylpyrazine (2,5- und 2,6-Dimethyl-3-ethylpyrazin) werden schon ab 0,025 ppm bemerkt, eine für Mikrosmaten überraschend geringe Konzentration. Methylethyl- und Trimethylpyrazin müssen schon in Konzentrationen von einigen ppm vorkommen. Dimethyl- und Ethylpyrazin hat dann schon eine Geruchsschwelle in der Größenordnung von 10 ppm. Pyrazin, Methylpyrazin, Tetramethyl- und 2,5-Diethyl-3,6-dimethylpyrazin liegt bei 100 ppm und darüber. Geringfügig übertroffen wird die Geruchsschwelle von 2,5- und 2,6-Dimethyl-3-isopentylpyrazin nur noch durch Methoxypyrazine. Ähnlich geringe Geruchsschwellen haben auch verschiedene Vogelarten gegenüber entsprechenden Pyrazinen (AVERY & NELMS 1990). Bei solch geringen Schwellen liegt die Vermutung nahe, daß insbesondere Methoxypyrazine und die 2,5- oder 2,6-Dimethyl-3-alkylpyrazine als aposematische Signale fungieren können. Erste Versuche deuten in diese Richtung. Eine Neophobie, wie sie zum Beispiel für Haushühner gefunden wurde, kommt für die Dauer von wenigen Tagen ebenfalls in Betracht (GUILFORD et al. 1987). Die gefundenen Pyrazine sind wahrscheinlich besonders wirksam gegen Vögel und Säugetiere. *Rattus norvegicus* lernt Pyrazingerüche sehr schnell (KAYE et al. 1989). Auch viele Beuteltiere vermeiden Nahrung aufzunehmen, die mit pyrazinhaltigen Mandibeldrüsensekreten präpariert wurden (BROUGH 1978, BROWN & MOORE 1979).

Als Repellent gegen Insekten scheinen Alkylpyrazine nicht zu wirken. In einem Falle wird im Gegenteil davon berichtet, daß Fruchtfliegen (*Drosophila*) von den bei bakterieller Fermentation entstehenden Pyrazinen angelockt werden (LEE et al. 1995).

Über Pyridine als Signalstoffe ist recht wenig bekannt. 3-Alkylpyridine wurden bisher in Meeresschnecken (*Haminoea*, Cephalaspidea) als Pheromone gefunden (CIMINO et al. 1991, SPINELLA et al. 1993). Landtiere benutzen Pyridine nach bisherigen Erkenntnissen selten. Aufgrund der Unsicherheit darüber, ob es sich bei der gefundenen neuen Substanz überhaupt um ein Pyridin handelt, soll an dieser Stelle keine weitere Diskussion über Pyridine stattfinden.

5.2.4. Acetophenon

Schon FALES et al. (1980) fanden Acetophenon im Mandibeldrüsensekret von *Dasymutilla occidentalis*, allerdings in sehr kleiner Menge. Die von den Autoren noch mit einem Fragezeichen versehene Entdeckung konnte nun zweifelsfrei für einige andere Mutillidenarten bestätigt werden. Acetophenon ist seit einiger Zeit bekannt aus der Sekretion adulter Trichopteren (DETTNER et al. 1992) und einiger Coleopteren. Während *Taphrorychus bicolor* (Scolytidae, Coleoptera) und viele andere Borkenkäfer den Stoff (zusätzlich?) als Aggregationspheromon benutzen (KOHLE et al. 1987), dient er sicher hauptsächlich defensiven Zwecken und gilt als wirksames Insektizid (DETTNER et al. 1992). Die Wirkung des Acetophenons ist kaum schlechter als die kommerzieller Insektizide, und das trotz einer um rund zwei Zehnerpotenzen niedriger liegenden Sättigungskonzentration.

Im Gegensatz zu *Dasymutilla occidentalis* enthalten die hier untersuchten Tiere, die mit Acetophenon arbeiten, 4-Methyl-3-heptanon nur in kleineren Mengen. Bezüglich der Wirkung

gegen Formiciden hätte Acetophenon den Vorteil, daß es nach bisherigen Erkenntnissen kein Alarmpheromon darstellt. Die Wirkung auf Wirbeltiere ist noch nicht genau bekannt. Auf Menschen wirkt der in vielen Kosmetika und in nichtalkoholischen Nahrungs- und Genußmitteln verwendete Stoff zumindest augenreizend. Die Geruchsschwelle für Acetophenon liegt für Menschen immerhin noch bei 0,6 ppm.

5.2.5. Monoterpenoide

Die Hauptkomponente des Mandibeldrüsensekrets von *Trogaspidia themis* und zweier weiterer Arten ist mit einiger Wahrscheinlichkeit ein cyclisches Monoterpenoid. Der selbst für Menschen auffällig starke Geruch der Substanz legt die Vermutung nahe, daß es sich hier, wie bei den Pyrazinen, um ein aposematisches Signal handeln könnte. Viele Monoterpenoide wirken jedoch auch als Repellents gegen Insekten. Cyclische Monoterpene, wie zum Beispiel α -Pinen (2,6,6-Trimethylbicyclo[3.1.1]hept-2-en), werden hauptsächlich von Termiten der Familie Termitidae, aber auch von anderen Arthropoden benutzt (WHITMAN et al. 1990). *Polyzonium rosalbum*, ein Diplopede der Ordnung Colobognatha, verwendet das Monoterpenoid 6,6-Dimethyl-2-azaspiro[4,4]non-1-en gegen Ameisen und viele andere Insekten (SMOLANOFF et al. 1975). Selbst Cyclobutan-Verbindungen kommen bei Arthropoden vor. Die Citrus-Schmierlaus *Planococcus citri* erzeugt beispielsweise 2,2-Dimethyl-3-isopropenylcyclobutanmethanolacetat (CARLSEN & ODDEN 1984, LIU et al. 1995).

Ebenso wie im Falle des vermuteten Pyridins ist auch hier eine weitere Diskussion erst dann sinnvoll, wenn die Identität des gefundenen Stoffes feststeht. Dann erst kann geklärt werden, inwieweit es sich bei dieser Substanz tatsächlich um den Verursacher des sehr markanten Geruchs von *Trogaspidia themis* handelt. Als Anhaltspunkt kann gelten, daß die gesuchte Verbindung in der Lage ist, den Acetophenon-Geruch zu überdecken. Bei den gefundenen Mengenverhältnissen muß deshalb mit einer Geruchsschwelle weit unterhalb 1 ppm für Menschen gerechnet werden. Möglicherweise sind ähnliche Verhältnisse, wie bei den Alkylpyrazinen zu erwarten. Dann wäre eine neue Substanzklasse gefunden, die eine aposematische Funktion haben dürfte.

5.3. Zusammenwirken optischer, mechanischer und chemischer Signale

Ein Zusammenwirken aposematischer optischer Signale mit chemischen Substanzen wird bei Insekten sehr häufig beobachtet (HANSELL 1985). Meist handelt es sich bei den gefundenen chemischen Substanzen um Gifte, also um Bestandteile der sekundären Abwehr. Wie schon am Anfang ausgeführt, ist eine effektive sekundäre Abwehr die Bedingung dafür, daß ein aposematisches Signal entstehen und bestehen kann. Häufig wird dabei übersehen, daß zusätzlich weitere chemische Substanzen als Allomone wirken können. Sie müssen dazu nicht unbedingt aus anderen Drüsen stammen. Möglich ist auch eine Mischung aus Gift und Allomon.

Der primären Abwehr gegen ein breites Spektrum an Wirbeltieren können chemische Substanzen nur dann dienen, wenn sie leichtflüchtig sind und auch von Mikrosmaten leicht

wahrnehmbar sind. Aus diesem Grunde haben viele Pyrazine mit großer Sicherheit eine aposematische Funktion (GUILFORD et al. 1987, GUILFORD 1989, ROTHSCHILD 1989, WOOLFSON & ROTHSCHILD 1990, DETTNER & LIEPERT 1994). Ihre Bedeutung wird selbst von Vögeln leicht erlernt. Es existiert darüber hinaus ein angeborenes Meideverhalten bei Haushühnern (*Gallus gallus domesticus*), das ausgelöst wird, wenn Pyrazine zusammen mit den Farben Rot oder Gelb geboten werden (ROWE & GUILFORD 1996). Hier handelt es sich folglich um ein bimodales Signal aus einer optischen und einer chemischen Komponente, das auch von den meisten Mutilliden aufgrund ihrer Färbung genutzt werden könnte.

Auch ein Zusammenwirken chemischer Substanzen mit akustischen Signalen ist bekannt (EISNER 1980). Hier wird den akustischen Signalen meist ebenfalls eine aposematische Funktion zugeschrieben. Häufig zu finden sind aposematische Stridulationen bei Coleopteren in Verbindung mit Sekretionen aus den Pygidialdrüsen, zum Beispiel bei Tenbrioniden (EISNER et al. 1974, ALLSOPP 1978) und bei Carabiden (*Elaphrus*) (BAUER 1976). Zu nennen sind hier natürlich auch die Bombardierkäfer (*Brachynus*, *Stenaptinus*, Carabidae), deren akustisches Signal durch eine chemische Reaktion hervorgerufen wird (EISNER 1980). Ob die mit akustischen Signalen verbundenen chemischen Sekretionen zusätzlich eine aposematische Funktion haben, ist bisher nicht geklärt. Bei Formiciden zumindest scheinen sich die Anwesenheit von Pyrazinen im Mandibeldrüsensekret und die Fähigkeit zum Erzeugen akustischer Signale weitgehend gegenseitig auszuschließen.

Mutilliden sind aufgrund ihrer ausgezeichneten sekundären Abwehr prädestiniert für die Evolution einer großen Bandbreite an aposematischen Signalen. Die untersuchten Vertreter der Unterfamilie Mutillinae nutzen offenbar drei verschiedene Signalmodi: optische, akustische und chemische aposematische Signale. Letztere sind bei einer Mutillinenart Alkypyrazine, bei anderen Arten leichtflüchtige und ebenfalls auffällig riechende Monoterpenoide. Unklar bleibt, weshalb es multimodale Signale sein müssen. Es könnte sich hierbei um eine Signalverstärkung, um eine zur Erhöhung der Sicherheit eingeführte Redundanz (backup) oder um eine Maßnahme zur Vergrößerung der Bandbreite der zu erfassenden Prädatoren handeln. Ungeklärt muß auch bleiben, weshalb die untersuchten Vertreter der Unterfamilie Sphaerotalminae hauptsächlich wesentlich schlechter wahrnehmbare Ketone und Alkohole in ihren chemischen Sekreten verwenden, dafür aber im Gegensatz zu den Mutillinen mindestens zwei voneinander verschiedene akustische Signale erzeugen können.

6. Schluß

Mutilliden sind für die Untersuchung von Abwehrstrategien eine sehr geeignete Insektenfamilie. Durch die effektive sekundäre Abwehr konnten sich bei den Vertretern dieser Familie viele primäre Abwehrmechanismen, insbesondere aposematische Signale entwickeln. Die an Mutilliden gewonnenen Erkenntnisse sind jedoch nicht auf die untersuchten Tiere beschränkt, sondern sie können zur Klärung vieler anderer Fragen herangezogen werden. Viele der gefundenen Signale werden beispielsweise auch von sozialen Insekten verwendet. An den solitären und nicht in großen Gruppen auftretenden Mutilliden wird klar, daß diese Signale auch gleichzeitig artfremden Empfängern gelten können. Signale, die heute bei sozialen Insekten als Alarmsignale wirken, waren möglicherweise schon vor der Entwicklung von sozialem Verhalten vorhanden.

Die verwendeten Versuchstiere sind ein gutes Beispiel dafür, daß sich Aposematismen auch in Individualektion herausbilden können, obwohl es über diese Möglichkeit kontroverse Meinungen gibt (GUILFORD 1990a, 1990b). Zu diesem Zweck sind die weiblichen Mutilliden sehr langlebig, mechanisch sehr stabil und können mit einem hochentwickelten Stechapparat ein sehr schmerzhaftes Gift injizieren. Es konnte gezeigt werden, daß Mutilliden außerdem Strukturen besitzen, die das Zusammendrücken des Abdomens und das Eindringen eines Wehrstachels erschweren.

Ein Nachteil beim Einsatz der Mutilliden als Versuchstier oder in der angewandten Entomologie ist in den Problemen bei der Aufzucht zu sehen. Wenn die Wirte überhaupt bekannt sind, dann ist schon deren Zucht oft dadurch erschwert, daß meist größere Volumina zum freien Flug und die entsprechende Nahrung vorhanden sein müssen.

Trotz der Unterschiede zwischen den Vertretern der beiden größten Unterfamilien haben die akustischen aposematischen Signale einen typischen Aufbau, der insbesondere durch ein breites Frequenzspektrum charakterisiert ist. Sowohl theoretisch als auch durch Messungen konnte gezeigt werden, wie es möglich ist, solche Signale mit einem Stridulationsorgan zu erzeugen. Da viele Arthropoden mit ähnlichen Organen ausgerüstet sind, lassen sich einige der gewonnenen Erkenntnisse auf ein breites Artenspektrum erweitern. Zur Bestimmung der mechanischen Eigenschaften und zur Messung der Geschwindigkeit und Richtung der Bewegungen während der Stridulation ist in vielen Fällen eine Registrierung des Schalls ausreichend. Die Adapted-Optimal-Kernel-Methode nach Baraniuk & Jones und die Cepstrum-Transformation haben sich als sehr geeignete Methoden für die Schallanalyse von Signalen erwiesen, die mit Stridulationsorganen ohne Resonanzkörper erzeugt werden. Eine Abschätzung der Stärke der Vibrationen ist ebenfalls möglich. Die bei der Stridulation erzeugte Andruckkraft läßt sich am lebenden Tier mit Hilfe eines Laservibrometers messen. Der Andruck muß zur Produktion hörbaren Schalls sehr hoch sein. Dabei entstehen mechanische Belastungen, die auf ein, im Verhältnis zum Rillenabstand, sehr breites Stridulationsorgan verteilt werden müssen. Anderenfalls käme es zu einer mechanischen Zerstörung der Struktur der Schriffäche.

Die Verwendung von Alkylpyrazinen im Mandibeldrüsensekret einer der Arten ist für Mutilliden neu. Hier handelt es sich wahrscheinlich um eine Komponente mit ebenfalls aposematischer Funktion. Überraschend ist die große Anzahl an Pyrazinen mit unterschiedlich langen Alkylketten und das Auftreten von zwei Stellungsisomeren in nahezu gleichhoher Konzentration. Neben den Alkylpyrazinen existiert bei anderen Arten noch ein weiterer starker Duftstoff, vermutlich ein Monoterpenoid, der ebenfalls eine aposematische Funktion gegen Vögel und Säuger haben könnten. In den Sekretgemischen finden sich darüber hinaus Substanzen, die als Repellents gegen Arthropoden oder Reptilien bzw. als Insektizide bekannt sind. Das Zusammenwirken der einzelnen chemischen Komponenten vergrößert folglich die Zahl der möglichen Empfänger. Aus welchem Grunde multimodale Signale verwendet werden, kann noch nicht abschließend geklärt werden. Forschungen hierüber setzen eine genaue Kenntnis und die Möglichkeit der definierten synthetischen Produktion der entsprechenden akustischen und chemischen Signale voraus. Die hier erfolgte Aufklärung der Signalstrukturen ist eine wichtige Voraussetzung dafür.

7. Zusammenfassung

Zur Abwehr von Prädatoren setzen Mutilliden viele Strategien ein. Für die primäre Abwehr, die den Prädatoren auf Distanz halten soll, werden hauptsächlich aposematische Signale eingesetzt. Die akustischen und die chemischen Signale wirken bei weiblichen Mutilliden parallel zu den bekannten optischen Signalen. In der Arbeit wurden die akustischen und optischen Signale von bis zu 19 Arten aus Europa, Afrika und Südamerika analysiert und miteinander verglichen. Die Informationen aus der umfangreichen Literatur zur Biologie, zur Systematik, zur Geschichte der Mutillidenforschung und zu kulturellen und angewandten Aspekten wurden im Kapitel über die Versuchstiere zusammengestellt und kritisch gewertet.

Die akustischen Signale haben ein breites Frequenzspektrum, sind kurz und werden unregelmäßig wiederholt. Einige Unterfamilien unterscheiden sich in den Zeitmustern der Laute. Die Lauterzeugung erfolgt über ein Stridulationsorgan mit breiter Schrifffläche, aber ohne Resonanzstrukturen. Die während der Stridulation entstehenden Vibrationen wurden mit einem Laservibrometer gemessen. Aus den Vibrationsbewegungen ließen sich das Schallspektrum und die Schallintensität vorausberechnen.

Praktische Messungen zeigten, daß sich die Cepstrum-Analyse und die Methode der Frequenzabbildung nach Baraniuk & Jones für die Analyse der Schallsignale besonders eignen. Darüber hinaus konnte über mechanische Verformungen die während der Stridulation von den Muskeln aufgebrachte Kraft gemessen werden. Die Größe der gemessenen Kraft ist durch anatomischen Befunde abgesichert. Abschätzungen zeigten, daß die enormen mechanischen Belastungen der Feinstruktur des Stridulationsorgans der Grund sind für die im Verhältnis zum Rillenabstand extreme Breite der Schrifffläche. Die Methode zur Messung der im Stridulationsorgan wirkenden Kräfte war eine Eigenentwicklung für die vorliegende Untersuchung. Außerdem wurde ein von Baraniuk & Jones zur Verfügung gestelltes Programm so modifiziert, daß es nun für Schallanalysen auf einem üblichen Computer genutzt werden kann.

Als chemische aposematische Signale kommen nur leichtflüchtige Substanzen in Frage, welche sich nur in den Mandibeldrüsensekreten fanden. Neben der für Mutilliden bekannten Substanz 4-Methyl-3-heptanon benutzt eine Species Alkylpyrazine, die möglicherweise aposematisch wirken. Bei anderen Mutillidenarten wurde dagegen das als Insektizid und Repellent wirkende Acetophenon gefunden. Die stark duftenden Sekrete dreier afrikanischer Species enthielten einen völlig neuen Naturstoff, der ebenfalls eine aposematische Funktion haben könnte.

Zur Entwicklung aposematischer Signale ist eine effektive sekundäre Abwehr eine wichtige Voraussetzung. Hierz zählen unter anderem die hohe Bruchfestigkeit und der schmerzhafte Stich. Untersuchungen zu Anatomie des Abdomens zeigten neue, bisher nicht bekannte passive Schutzmechanismen. Besonders hervorzuheben ist die feste Verbindung von Tergiten und Sterniten. Zusätzlich zu Verwachsungen fanden sich hier sehr stabile Strukturen, die aus dorsoventralen Muskeln entstanden sind.

8. Danksagung

Die Arbeit wurde dankenswerterweise durch eine Sachmittel- und eine Reisebeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Ts 53/1-1 und Ts 53/1-2) gefördert. Ohne diese Unterstützung hätte die Arbeit nicht im vorliegenden Umfang durchgeführt werden können. Des weiteren sei für ihre große Hilfe besonders gedankt:

- Herrn Dr. Richard G. Baraniuk, Digital Signal Processing Group of the Rice University, Houston (Texas), für die Überlassung des C-Quelltextes und für die Hilfe beim Anpassen des Programms zur Adaptive Optimal-Kernel Time-Frequency Representation,
- Herrn Dr. Paul Bayliss, University of Natal, Pietermaritzburg, für die Mithilfe bei den Tonaufnahmen und beim Tierfang in Südafrika,
- Herrn Prof. Dr. Denis Brothers, University of Natal, Pietermaritzburg, für die Determination der südafrikanischen Tiere, für die großzügige Bereitstellung von Sammlungsmaterial und für die Diskussionen zur Biologie und Systematik der Mutilliden,
- Herrn Frank Burger, Langendembach, für den Lebendfang eines großen Teils der einheimischen Versuchstiere, für die Mitteilung einiger Freilandbeobachtungen und für die Determination der einheimischen Tiere,
- Frau Marie L. Coté, Rutgers University (New Jersey), für die Überlassung seltener Terpenoide,
- Herrn Prof. Dr. Konrad Dettner, Universität Bayreuth, für die Präparation, die Messungen und die Mithilfe bei der Auswertung erster Gas-Chromatogramme und Massenspektren der Cocktails aus den exokrinen Drüsen bei einer griechischen Mutilliden-Art,
- Herrn Prof. Dr. Norbert Elsner, Universität Göttingen, für die Möglichkeit, das Laservibrometer nutzen zu dürfen und die Duldung der dazu nötigen umfangreichen Umbauarbeiten in seinem Akustiklabor,
- dem bioakustischen Tonarchiv der Humboldt-Universität Berlin und seinem Kurator, Herrn Dr. Karl-Heinz Frommolt, für die Überlassung der dort vorhandenen Aufnahmen,
- Frau Dr. Petra Fuchs, Institut für Pflanzenbiochemie Halle, für die Hilfe bei Veresterungen,
- Herrn Dr. Hans-Wolfgang Helb, Universität Kaiserslautern, und Herrn Matthias Helb, Universität Erlangen, für den Lebendfang der südamerikanischen Tiere,

- Herrn Dr. Klaus-Gerhard Heller und Frau Marianne Volleth, Universität Erlangen, für den Lebendfang eines großen Teils der griechischen Versuchstiere und die Überlassung zahlreicher Freilandaufnahmen und Sammlungstiere,
- Herrn Dr. Gerhard Krammer, Haarmann & Reimer GmbH (Bayer AG) Holzminden, für die Überlassung einiger Naturstoff-Proben,
- Herrn Michael Kuhlmann, Ahlen, für die freundliche Überlassung zahlreicher Tiere aus Malaise-Fängen und von seiner Namibia-Exkursion,
- Frau Dr. Ute Lechner, Institut für Mikrobiologie unserer Universität, für die Unterstützung bei den nötigen Hydrierungen,
- Herrn Dr. Peter Lindemann, Institut für Pharmazeutische Biologie unserer Universität, für die Durchführung von gas-chromatographisch-massenspektrometrischen Messungen an den Mandibeldrüsen der afrikanischen Tiere,
- Herrn Dr. Gunther Marx, Institut für Tierzucht und Tierverhalten Mariensee, Außenstelle Merbitz, für die Kalibrierung der Mikrofontechnik,
- Herrn Jens Meyer, damals Institut für Zoologie der Universität Göttingen, für die umfangreiche Einführung in die Bedienung des Laservibrometers,
- dem Leiter unseres Lehrstuhls, Herrn Prof. Dr. Gerald Moritz, für die Förderung der Arbeit, die großzügig geschaffenen Freiräume, die Bereitstellung von Haushaltsmitteln, und für die Möglichkeit, umfangreiche optische und elektronenmikroskopische Technik nutzen zu dürfen,
- Herrn Horst Neugebauer, Verkehrs- und Kulturamt der Stadt Kronenberg im Taunus, für Hinweise und die Überlassung eines Buches über Johann Ludwig Christ,
- Herrn Dr. Werner Ockels, Firma Spectral Service Köln, für die Hilfe bei der Interpretation eines Massenspektrums,
- Herrn Dr. Børge Petersen †, Zoologisches Museum der Universität Kopenhagen, für die Determination einiger der griechischen Arten,
- Herrn Dr. Matthias Petzold, Fraunhofer Institut für Werkstoffmechanik, Aussenstelle Halle, für die Messungen am dynamischen Ultramikrohärtetester,
- Herrn Dr. Jürgen Schmidt, Institut für Pflanzenbiochemie Halle, für die Beratung bei der Interpretation der Massenspektren und für die Möglichkeit, seine Datenbanken nutzen zu dürfen,

-
- Herrn Dr. Marcus Schneider, Marketing Fragrances, Firma Henkel Düsseldorf, für die Überlassung einer Referenzprobe für die Massenspektrometrie,
 - meinem Kollegen Herrn Dr. Gerd Schreiter für die Hilfe bei der Lösung zahlreicher Computer-Probleme und für die Entlastung beim Aufbau und bei der Wartung der haus- und fachbereichsinternen Netzwerke,
 - Herrn Eric Seewald, University of British Columbia, Department of Wood Science, für die Überlassung seltener Terpenoide,
 - meinem Kollegen Herrn Dr. Karsten Seidelmann für die Präparationsarbeiten um die Anatomie der Muskulatur und die Mithilfe bei den Untersuchungen zum Verhalten von Mutilliden im Hummelnest, und
 - Herrn Mirko Wahab, Institut für Physikalische Chemie unserer Universität, für die Überlassung selbstgeschriebener Programme zur räumlichen Darstellung von Molekülstrukturen und die Hilfe bei Problemen zur Moleküldarstellung.

Für fruchtbringende Diskussionen sei allen oben aufgeführten Personen, meinen Kollegen in Halle und darüber hinaus folgenden Herren gedankt: Prof. Dr. Drs. h.c. Franz Huber und Dr. Hans-Ulrich Kleindienst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seewiesen, Dr. Jürgen Lindau, Institut für physikalische Chemie unserer Universität, Prof. Dr. Jürgen Tautz, Biozentrum der Universität Würzburg und Dr. Wolfgang Weißflog von der Max-Planck-Arbeitsgruppe "Flüssigkristalline Systeme" unserer Universität. Wertvolle Hinweise zu den Bernsteinfunden kamen von Herrn Dr. Rolf Keilbach, Universität Greifswald, und von Herrn Dr. Schlee, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

Weitere Anregungen und insbesondere wichtige Hinweise über Bezugsquellen seltener Chemikalien erhielt ich durch viele bekannte und unbekannte Mitglieder folgender Listserver aus dem Internet:

biacoustics-l@cornell.edu
chemecol@iqm.unicamp.br
entomo-l@listserv.uoguelph.ca
insectphysiol@listserv.ksu.edu
parahym@mailbase.ac.uk

Gleichzeitig sei auch den Betreibern dieser Listserver herzlich gedankt: Dave Mellinger, USA, Clecio Fernando Klitzke und Pedro A. M. Vazquez, Brasilien, Peter Kevan, Kanada, Sonny Ramamswamy, USA, und John Noyes und John LaSalle, Großbritannien. Ohne deren zeitaufwendigen und selbstlosen Einsatz bei der Durchsetzung der Netiquette, dem Fernhalten ausufernder Werbung und der Moderation würden diese wertvollen Bestandteile des Internets nicht existieren.

Für Mutilliden-Einzelfänge danke ich darüber hinaus den entsprechenden Studenten, Freunden und Kollegen aus Erlangen und Halle, meinen beiden Kindern Claudia und Matthias, und meiner Frau Christine. Letztendlich schulde ich all den fleißigen Familienangehörigen und Kollegen Dank, die sich um die Korrektur des Textes bemüht haben, insbesondere unserer Dokumentaristin Karin Leiding.

9. Literatur

Transliteration der belorussischen und russischen Artikel nach: Regeln für die alphabetische Katalogisierung in wissenschaftlichen Bibliotheken RAK-WB, Deutsches Bibliotheksinstitut Berlin 1995. Transliteration der chinesischen und japanischen Artikel nach den dort enthaltenen Summaries. Literaturrecherche in: DERKSEN & SCHEIDING-GÖLLNER (1963-1975), HORN & SCHENKLING (1928); Online-Datenbanken der Universitäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt über WinFrame 1.60 (Citrix) und CD-Manager III 3.0 (H+H): Ulrich's On Disk (Bowker); über WinSPIRS 2.1 (Silver Platter): Current Contents, Biological Abstracts, Zoological Record; Online-Datenbanken über das World Wide Web: Online Contents und Kataloge des Gemeinsamen Bibliotheksverbundes der Länder Bremen, Hamburg, Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen, Sachsen-Anhalt, Schleswig-Holstein und Thüringen (GBV).

ACORN, J. H.: Mimetic tiger beetles and the puzzle of cicindelid coloration (Coleoptera: Cicindelidae). *Coleopterists Bulletin* **42** (1) 28-33 (1988).

ACOSTA, L. E., MAURY, E. A.: Estridulacion en *Timogenes elegans* (Mello-Leitão) (Scorpiones, Bothriuridae). *Boletín Sociedad de Biología de Concepción, Chile* **61** 29-37 (1990).

ADLERZ, G.: *Methoca ichneumonides* Latr., dess lefnadssätt och utvecklingsstadier. *Arkiv för Zoologi* **3** (4) 1-49 (1906).

ALCOCK, J.: The nesting behaviour of *Cerceris simplex macrosticta* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Natural History* **8** 645-652 (1974).

ALCOCK, J., BARROWS, E. M., GORDH, G., HUBBARD, L. J., KIRKENDALL, L., PYLE, D. W., PONDER, T. L., ZALOM, F. G.: The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. *Zoological Journal of the Linnean Society* **64** 293-326 (1978).

ALEXANDER, R. D., MOORE, T. E., WOODRUFF, R. E.: The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles. *Animal Behaviour* **11** 111-115 (1963).

ALFONSUS, E. C.: The Mutillid wasp an enemy of the honeybee in Europe. *American Bee Journal* **70** 568-569 (1930).

ALI, M. F., MORGAN, E. D., DETRAIN, C., ATTYGALLE, A. B.: Identification of a component of the trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiological Entomology* **13** (3) 257-265 (1988).

ALLAN, R. A., ELGAR, M. A., CAPON, R. J.: Exploitation of an ant chemical alarm signal by the zodariid spider *Habronestes bradleyi* Walckenaer. *Proceedings of the Royal Society London B* **263** 69-73 (1996).

ALLSOPP, P. G.: Defensive behaviour of adult *Pterohelaeus darlingensis* Carter (Coleoptera: Tenebrionidae). Australian Entomological Magazine **5** (1) 1-4 (1978).

ANDRÉ, E.: Species des Hyménoptères d'Europa & d'Algérie (Tome 8: Les Mutillides 1899-1902; Lieferungen 68 (1899), 70 (1900): Paris, Dubosclard, Éditeur; Lieferungen 74, 76 (1901): Paris, M^{me} Froment-Dubosclard, Éditeur; Lieferungen 79, 81 (1902): Paris, Librairie Scientifique A. Hermann, Éditeur).

ARNAUD, M., PEDA, A., ROUSSEL, C., METZGER, J.: Pyrilum salts from Friedel-Crafts acetylations of isoparaffins. Journal of Organic Chemistry **44** (17) 2972-2976 (1979).

ARNHART, L.: Studien über die Honigbiene. 2. *Mutilla differens*, ein neuer Bienenfeind. Bienenvater **55** (7/8) 170-171 (1923).

ARNHART, L.: Die Bienenameise, *Mutilla europaea* & *differens*, als Bienenfeindin. Kärntner Biene (Klagenfurt) **3** 92-93 (1929).

ASIS, J. D., GAYUBO, S. F., TORMOS, J.: Notes on the natural history of *Stizus perrisii ibericus* Beaumont (Hymenoptera: Sphecidae). Journal of Natural History **25** (5) 1331-1337 (1991a).

ASIS, J. D., GAYUBO, S. F., TORMOS, J.: Comportamiento nidificador de dos especies de *Cerceris* y descripción de la larva madura de *C. bicincta* (Hymenoptera: Sphecidae). Revista Chilena de Entomología (Santiago) **19** 5-10 (1991b).

ATTYGALLE, A. B., CAMMAERTS, M.-C., CAMMAERTS, R., MORGAN, E. D., OLLETT, D. G.: Chemical and ethological studies of the trail pheromone of the ant *Manica rubida* (Hymenoptera: Formicidae). Physiological Entomology **11** (2) 125-132 (1986).

ATTYGALLE, A. B., MORGAN, E. D.: Trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. Naturwissenschaften **70** 364-365 (1983).

ATTYGALLE, A. B., MORGAN, E. D.: Chemicals from the glands of ants. Chemical Society Reviews **13** (3) 245-278 (1984a).

ATTYGALLE, A. B., MORGAN, E. D.: Identification of trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. (Hymenoptera, Myrmicinae). Journal of Chemical Ecology **10** 1453-1468 (1984b).

ATTYGALLE, A. B., MORGAN, E. D.: Ant trail pheromones. Advances in Insect Physiology **18** 1-30 (1985).

ATTYGALLE, A. B., MORGAN, E. D., EVERSLED, R. P., ROWLAND, S. J.: Comparison of three derivatives for the enantiomeric separation of chiral alcohols and the absolute configuration of *Myrmica* ant 3-octanol. Journal of Chromatography **260** (2) 411-417 (1983).

ATTYGALLE, A. B., VOSTROWSKY, O., BESTMANN, H. J., STEGHAUS-KOVAC, S., MASCHWITZ, U.: (3R, 4S)-4-methyl-3-heptanol, the trail pheromone of the ant *Leptogenys diminuta*. *Naturwissenschaften* **75** (6) 315-317 (1988).

AUSTEN, M. E. E., HEGH, E.: Tsetse-flies, their characteristics, distribution, and bionomics with some account of possible methods for their control. The Imperial Bureau of Entomology: London 1922. pp. 126-133.

AVERY, M. L., NELMS, C. O.: Food avoidance by red-winged blackbirds conditioned with a pyrazine odor. *The Auk* **107** (3) 544-549 (1990).

BACHOFEN-ECHE, A.: *Der Bernstein und seine Einschlüsse*. Springer: Wien 1949, pp. 120, 132, 133.

BAER, G.-A.: Note sur le venin de divers Arthropodes du Pérou. *Bulletin de la Société Entomologique de France* **9** 180-181 (1901).

BAKER, R., HERBERT, R. H., GRANT, G. G.: Isolation and identification of the sex pheromone of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wied). *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications* **1985** 824-825 (1985).

BAKER, R., HERBERT, R. H., LOMER, R. A.: Chemical components of the rectal gland secretions of male *Dacus cucurbitae*, the melon fly. *Experientia* **38** 232-233 (1982).

BARBIER, J.: Note sur le parasitisme de Clytrinae (Col. Chrysomelidae) par des Mutillidae (Hym.). *L'Entomologiste* **32** 163-165 (1976).

BATES, D. L., FENTON, M. B.: Aposematism or startle? Predators learn their responses to the defenses of prey. *Canadian Journal of Zoology* **68** (1) 49-52 (1990).

BAUER, T.: Experimente zur Frage der biologischen Bedeutung des Stridulationsverhaltens von Käfern. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **42** 57-65 (1976).

BAYLISS, P. S., BROTHERS, D. J.: Biology of *Tricholabiodes* Radoszkowski in southern Africa, with a new synonymy and review of recent biological literature (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of Hymenoptera Research* **5** 249-258 (1996).

BELJAVSKY, A. G.: The *Mutilla europaea* L. as a bee enemy. *The Bee World* **16** 122 (1935).

BERTKAU, P.: Die Begattung von *Mutilla ephippium*. *Biologisches Centralblatt* **3** 722-724 (1884).

BETTS, A. D.: Practical bee anatomy, with notes on the embryology, metamorphoses and physiology of the honey bee. The Apis Club: Benson, Oxon (England) 1923.

BINNINGTON, K., RETNAKARAN, A. (eds.): Physiology of the insect epidermis. CSIRO Publications: East Melbourne (Victoria) 1991.

BIRÓ, L.: Éjjel kalandozó darázs [Wasps roaming at night]. Rovartani Lapok (Budapest) **2** (7) 148 (1885).

BISCHOFF, H.: Ein interessanter Hymenopterenzwitter. Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie (Berlin) **9** (2) 53-54 (1913).

BISCHOFF, H.: Bernsteinhymenopteren. Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Preußen **56** 139-144 (1916).

BISCHOFF, H.: Monographie der Mutilliden Afrikas. Archiv für Naturgeschichte (A) **86** (1-5) 1-830 (1920).

BISCHOFF, H.: Biologie der Hymenopteren. Springer: Berlin 1927.

BISCHOFF, H.: Der Typus der *Mutilla dubia* F. - ein Gynander. Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft **2** (4) 54-56 (1931).

BLIGHT, M. M., FIELDING, N. J., KING, C. J., OTTRIDGE, A. P., WADHAMS, L. J., WENHAM, M. J.: Field response of the Dutch elm disease vectors, *Scolytus multistriatus* (Marsham) and *S. scolytus* (F.) (Coleoptera: Scolytidae) to 4-methyl-3-heptanol baits containing α -, β -, γ -, or δ -multistriatin. Journal of Chemical Ecology **9** (1) 67-84 (1983).

BLIGHT, M. M., HENDERSON, N. C., WADHAMS, L. J., FIELDING, N. J., KING, C. J.: Field response of elm bark beetles to baits containing 4-methyl-3-heptanone. Naturwissenschaften **69** (11) 554-555 (1982).

BLIGHT, M. M., WADHAMS, L. J., WENHAM, M. J.: Volatiles associated with unmated *Scolytus scolytus* beetles on English elm: differential production of α -multistriatin and 4-methyl-3-heptanol, and their activities in a laboratory bioassay. Insect Biochemistry **8** (3) 135-142 (1978).

BLIGHT, M. M., WADHAMS, L. J., WENHAM, M. J.: The stereoisomeric composition of the 4-methyl-3-heptanol produced by *Scolytus scolytus* and the preparation and biological activity of the four synthetic stereoisomers. Insect Biochemistry **9** (5) 525- 533 (1979a).

BLIGHT, M. M., WADHAMS, L. J., WENHAM, M. J., KING, C. J.: Field attraction of *Scolytus scolytus* (F.) to the enantiomers of 4-methyl-3-heptanol, the major component of the aggregation pheromone. Forestry (Eynsham) **52** (1) 83-90 (1979b).

BLUM, M. S.: Alarm pheromones. In: Kerkut, G. A., Gilbert, L. I. (eds.): Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology, Vol. 9: Behaviour. Pergamon Press: Oxford 1985. pp. 193-224.

- BLUM, M. S., EDGAR, A. L.: 4-Methyl-3-heptanone: identification and role in opilionid exocrine secretions. *Insect Biochemistry* **1** 181-188 (1971).
- BLUM, M. S., HERMANN, H. R.: Venoms and venom apparatuses of the Formicidae: Mymeciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, and Formicinae. In: Bettini, S. (ed.): *Arthropod venoms (Handbook of Experimental Pharmacology 48)*. Springer: Berlin 1978. pp. 801-869.
- BLUM, M. S., JONES, T. H., SNELLING, R. R., OVERAL, W. L., FALES, H. M., HIGHET, R. J.: Systematic implications of the exocrine chemistry of some *Hypoclinea* species. *Biochemical Systematics and Ecology* **10** (1) 91-94 (1982).
- BOASHASH, B.: Time-frequency signal analysis. In: Haykin, S. S. (ed.): *Advances in spectrum analysis and array processing*. Prentice Hall: Englewood Cliffs, N. J., 1991. pp. 418-517.
- BODE, H.: Johann Ludwig Christ: Pfarrer, Naturforscher, Ökonom, Bienenzüchter und Pomologe 1739-1813. Verlag Waldemar Kramer: Frankfurt am Main 1984.
- BOHART, G. E., MACSWAIN, J. W.: The life history of the sand wasp, *Bembix occidentalis beutenmuelleri* Fox and its parasites. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **38** 84-97 (1939).
- BOHART, R. M., MENKE, A. S.: Sphecid wasps of the world, a generic revision. University of California Press: Berkeley, California (USA) 1976.
- BORG-KARLSON, A.-K., TENGÖ, J.: Pyrazines as marking volatiles in philanthine and nyssonine wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Chemical Ecology* **6** (4) 827-835 (1980).
- BORRIES, H.: *Mutilla erythrocephala* Fabr. som parasit hos *Crabro (Solenius) rubicola* D. & P. *Entomologisk Tidskrift (Stockholm)* **13** 247-249 (1892).
- BOUWMAN, B. E.: Über die Lebensweise von *Methoca ichneumonides* Latr. *Tijdschrift voor Entomologie (s-Gravenhage)* **52** 284-294 (1909).
- BRACH, V.: *Brachynemurus nebulosus* (Neuroptera, Myrmeleontidae) - a possible Batesian mimic of Florida (USA) mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae). *Entomological News* **89** (7-8) 153-156 (1978).
- BRADSHAW, J. W. S.: Insect natural products - compound derived from acetate, shikimate and amino acids. In: Kerkut, G. A., Gilbert, L. I. (eds.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*, Vol. 11. Pergamon Press: Oxford 1985 pp. 655-703.
- BRADSHAW, J. W. S., BAKER, R., HOWSE, P. E.: Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. *Physiological Entomology* **4** 15-25 (1979 a).

BRADSHAW, J. W. S., BAKER, R., HOWSE, P. E., HIGGS, M. D.: Caste and colony variations in the chemical composition of the cephalic secretions of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. *Physiological Entomology* **4** 27-38 (1979 b).

BRAND, J. M., PRETORIUS, V.: Individual variation in the major alarm pheromone components of two *Crematogaster* species. *Biochemical Systematics and Ecology* **14** (3) 341-343 (1986).

BRANDT, M. E.: Anatomical and morphological research on the nervous system of Hymenopterous insects. *Ann. Mag. Natural History (Ser. 4)* **18** (108) 504-506 (1876).

BRAUNS, H.: Biologisches über südafrikanische Hymenopteren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie* **7** 90-92 (1911).

BRISCHKE, C. G. A.: Die Hymenopteren des Bernsteins. *Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig N. F.* **6** 278-279 (1886).

BRONGNIART, A.: Succin. In: Levrault, F. G. (ed.): *Dictionnaire des Sciences naturelles* (Vol. **51**, Sti-Systeme-L). Paris 1827, p. 234.

BROPHY, J. J.: Pyrazines obtained from insects: - their source, identification, synthesis and function. In: Atta-ur-Rahman (ed.): *Studies in natural products chemistry* (Vol. 5 Structure Elucidation (Part B)) Elsevier: Amsterdam, Tokyo 1989, pp. 221-273.

BROPHY, J. J., CAVILL, G. W. K.: Naturally occurring pyrazines and their mass spectrometric characterisation. *Heterocycles* **14** 477-504 (1980).

BROPHY, J. J., CAVILL, G. W. K., DUKE, R. K.: Volatile constituents in a methylene chloride extract of a ponerine ant, *Rhytidoponera aciculata* (Smith). *Insect Biochemistry* **13** (5) 503-505 (1983).

BROPHY, J. J., CAVILL, G. W. K., McDONALD, J. A., NELSON, D., PLANT, W. D.: Volatile constituents of two species of Australian formicine ants of the genera *Notoncus* and *Polyrhachis*. *Insect Biochemistry* **12** (2) 215-219 (1982).

BROPHY, J. J., CAVILL, G. W. K., PLANT, W. D.: Volatile constituents of an Australian ponerine ant *Rhytidoponera (metallica) chalybaea* (Arten-Korrektur in: *Insect Biochemistry* **14** 738 (1984)). *Insect Biochemistry* **11** (3) 307-310 (1981).

BROPHY, J. J., NELSON, D.: 2,5-Dimethyl-3-n-propylpyrazine from the head of the bull ant *Myrmecia gulosa* (Fabr.). *Insect Biochemistry* **15** (3) 363-365 (1985).

BROTHERS, D. J.: The genera of Mutillidae (Hymenoptera) parasitic on tsetse flies (*Glossina*: Diptera). *Journal of Entomological Society of Southern Africa* **34** 101-102 (1971).

BROTHERS, D. J.: Biology and immature stages of *Pseudomethoca f. frigida*, with notes on other species (Hymenoptera: Mutillidae). The University of Kansas Science Bulletin **50** (1) 1-38 (1972).

BROTHERS, D. J.: The first recent species of *Protomutilla* (Hymenoptera: Mutillidae; Myrmosinae). Psyche (Lexington) **81** 268-271 (1974).

BROTHERS, D. J.: Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. The University of Kansas Science Bulletin **50** (11) 483-648 (1975).

BROTHERS, D. J.: Biology and immature stages of *Myrmosula parvula* (Hymenoptera: Mutillidae). Journal of the Kansas Entomological Society **51** (4) 698-710 (1978).

BROTHERS, D. J.: Two new species of Mutillidae associated with *Halictus hesperus* (Halictidae) in Panama (Hymenoptera). Sociobiology **7** (2) 205-212 (1982).

BROTHERS, D. J.: Gregarious parasitoidism in Australian Mutillidae (Hymenoptera). Australian Entomological Magazine **11** (1) 8-10 (1984).

BROTHERS, D. J.: Alternative life-history styles of mutillid wasps (Insecta, Hymenoptera). In: Bruton, M. N. (ed.): Alternative life-history styles of animals. (Perspectives in vertebrate Science 6), Kluwer Academic Publishers: Dordrecht (NL) 1989, pp. 279-291.

BROTHERS, D. J.: A new genus and four new species of Mutillidae associated with *Brachyponera lutea* Mayr (Formicidae) in Western Australia (Hymenoptera). Journal of the Australian Entomological Society **33** (2) 143-152 (1994).

BROTHERS, D. J.: The lower vespoidea families - Introduction. In: Gauld, I., Hansen, P. (eds.): The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press: Oxford 1995a. pp. 504-512.

BROTHERS, D. J.: Mutillidae. In: Gauld, I., Hansen, P. (eds.): The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press: Oxford 1995b. pp. 541-548.

BROTHERS, D. J.: Bradynobaenidae. In: Gauld, I., Hansen, P. (eds.): The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press: Oxford 1995c. pp. 552-555.

BROTHERS, D. J.: Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Vespoidea and Apoidea). In: Ronquist, F. & Svensson, B. W.: Phylogeny of the Hymenoptera: The State of the Art (International Symposium) (in preparation) 1998.

BROTHERS, D. J., CARPENTER, J. M.: Phylogeny of Aculeata: Chrysoidea and Vespoidea (Hymenoptera). Journal of Hymenoptera Research **2** (1) 227-304 (1993).

BROUGH, E. J.: The multifunctional role of the mandibular gland secretion of an Australian desert ant, *Calomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **46** (3) 279-297 (1978).

BROWN, W. V., MOORE, B. P.: Volatile secretory products of an Australian formicine ant of the genus *Calomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Biochemistry* **9** 451-460 (1979).

BRUES, C. T.: Some new fossil parasitic Hymenoptera from Baltic amber. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **58** (8) 325-346 (1923).

BRUES, C. T.: The parasitic Hymenoptera of the Baltic amber. *Bernstein Forschungen (Berlin)* **3** 145-156, 170, plate 13 (1933).

BRYANT, A. H. R.: Cowkiller. *The American Entomologist & Botanist* (Riley & Vasey: St. Louis, MO) **2** 155 (1870a).

BRYANT, A. H. R.: More about the "Cow-killer". *The American Entomologist & Botanist* (Riley & Vasey: St. Louis, MO) **2** 337 (1870b).

BUDZIKIEWICZ, H., BESLER, U.: Massenspektroskopische Fragmentierungsreaktionen: XI - β -Spaltung von 2-Alkylpyridinen - Umlagerung zu einer Azachinodimethan-Struktur? *Organic Mass Spectrometry* **11** 398-405 (1976).

BÜRGIS, H.: Die unendliche Geschichte: Parasitische Hautflügler aus Puparien der in Asseln schmarotzenden Asselfliegen. Teil 2: Ein inhaltsreicher Fund. *Mikrokosmos* **80** (12) 368-371 (1991).

BURMEISTER, H.: Uebersicht der brasilianischen Mutillen. *Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle* **2** (Sitzungsberichte) 19-29 (1854).

BURMEISTER, H.: Mutillae Argentinae. *Boletin de la academia nacional ciencias exactas existente en la universidad de Cordova (Buenos Aires)* **1** 461-502 (1874).

BUTTERY, R. G., LING, L. C., TERANISHI, R., MON, T. R.: Roasted lamb fat: basic volatile components. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **25** (6) 1227-1229 (1977).

CALLAN, E. MCC.: Observations on *Centris rufosuffusa* (Hymenoptera, Anthophoridae) and its parasites. *Journal of Natural History* **11** (2) 127-135 (1977).

CAMMAERTS, M. C., ATTYGALLE, A. B., EVERSLED, R. P., MORGAN, E. D.: The pheromonal activity of chiral 3-octanol for *Myrmica* ants. *Physiological Entomology* **10** (1) 33-36 (1985).

CAMMEARTS, M. C., CAMMEARTS, R.: Thin-layer chromatographic isolation of the trail pheromone of the ant *Pheidole pallidula*. *Physiological Entomology* **19** (4) 258-264 (1994).

CAMMAERTS, M.-C., EVERSLED, R. P., MORGAN, E. D.: Comparative study of pheromones emitted by different species of *Myrmica*. In: Howse, P. E., Clément, J.-L. (eds.): Biosystematics of social insects (Systematics Association Special Volume 19). Academic Press: London and New York 1981. pp. 185-192.

CAMMAERTS, M.-C., MORI, K.: Behavioural activity of pure chiral 3-octanol for the ants *Myrmica scabrinodis* Nyl. and *Myrmica rubra* L. *Physiological Entomology* **12** (4) 381-385 (1987).

CARLSEN, P. H. J., ODDEN, W.: Synthesis of the female sex pheromone of the citrus mealybug, *Planococcus [Planococcus ?] citri* (Risso). *Acta Chemica Scandinavica B (Organic Chemistry and Biochemistry)* **38** (6) 501-505 (1984).

CARPENTER, G. D. H.: A musical Mutillid (Further observations on insects in Uganda). *Proceedings of the Royal Entomological Society London* **1** (1) 12 (1926).

CARPENTER, G. D. H.: *Mimicry*. Methuen & Co. Ltd.: London 1933. p. 22.

CARPENTER, G. D. H.: *Eccoptoptera cupricollis* Chd., and another coleopterous Mutillid. *Proceedings of the Royal Entomological Society London (A)* **11** (3-5) 49-50 (1936).

CAVILL, G. W. K., HOUGHTON, E.: Some pyrazine derivatives from the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *Australian Journal of Chemistry* **27** 879-889 (1974a).

CAVILL, G. W. K., HOUGHTON, E.: Volatile constituents of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *Journal of Insect Physiology* **20** 2049-2059 (1974b).

CAVILL, G. W. K., ROBERTSON, P. L., BROPHY, J. J., DUKE, R. K., McDONALD, J., PLANT, W. D.: Chemical ecology of the meat ant, *Iridomyrmex purpureus* sens. strict. *Insect Biochemistry* **14** (5) 505-513 (1984).

CHAPMAN, R. N., MICKEL, C. E., PARKER, J. R., MILLER, G. E., KELLY, E. G.: Studies in the ecology of sand dune insects. *Ecology* **7** (4) 416-426 (1926).

CHORLEY, J. K.: The bionomics of *Glossina morsitans* in the Umniati fly belt, Southern Rhodesia 1922-23. *Bulletin of Entomological Research* **20** 279-301 (1929).

CHRIST, J. L.: *Naturgeschichte, Klassifikation und Nomenclatur der Insekten vom Bienen, Wespen und Ameisengeschlecht; als der fünften Klasse fünfter Ordnung des Linneischen Natursystems von den Insekten: Hymenoptera. Mit häutigen Flügeln. I. Hauptabt. II. Abschnitt. B.: Von den Mutillen, oder ungeflügelten Bienen.* 143-153. Hermannsche Buchhandlung: Frankfurt am Main 1791.

CHUMAN, T., LANDOLT, P. J., HEATH, R. R., TUMLINSON, J. H.: Isolation, identification, and synthesis of male-produced sex pheromone of Papaya Fruit Fly, *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera, Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* **13** 1979-1992 (1987).

CIMINO, G., PASSEGGIO, A., SODANO, G., SPINELLA, A., VILLANI, G.: Alarm pheromons from the Mediterranean opisthobranch *Haminoea navicula*. *Experientia (Basel)* **47** 61-63 (1991).

CLAUSEN, C. P.: Phoresy among entomophagous insects. *Annual Review of Entomology* **21** 343-368 (1976).

CLAUSEN, L. W.: *Insect fact and folklore*. The MacMillan Company: New York 1954. pp. 120, 121.

COHEN, L.: *Time-frequency analysis*. Prentice Hall Signal Processing Series. Prentice Hall: Englewood Cliffs (New Jersey) 1995.

COLE, L. K., BLUM, M. S., RONCADORI, R. W.: Antifungal properties of the insect alarm pheromones, citral, 2-heptanone, and 4-methyl-3-heptanone. *Mycologia* **67** 701-708 (1975).

CONSTANTINO, C., CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: Stridulatory structures in scorpiones of the families Scorpionidae and Diplocentridae. *Journal of Arid Environments* **7** 359-364 (1984).

COOK, J. M.: Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity* **71** 421-435 (1993).

COOPER, M.: A stridulating sphecid. *Sphecos* **24** 17 (1993).

COOPER, M.: Addendum to note on a stridulating sphecid. *Sphecos* **30** 11 (1996).

COTTRELL, R. G.: *The biology of Dasymutilla bioculata* (Cresson). A thesis submitted to the Graduate College of the University of Minnesota as partial fulfillment of the requirements for the Master of Science Degree. University of Minnesota 1936.

CRÈVECŒUR, A.: Remarques éthologiques sur quelques hyménoptères (1) II. *Bull. Annals Société Entomologique de Belgique* **69** 358-360 (1930a).

CRÈVECŒUR, A.: Recherches biologique sur *Smicromyrme (Mutilla) rufipes* F. (Hym. Mutillidae). *Bull. Annals Société Entomologique de Belgique* **70** 271-284 (1930b).

CREWE, R. M., BLUM, M. S.: Alarm pheromones in the genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae), their composition and species specificity. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **70** 363-373 (1970).

CREWE, R. M., BLUM, M. S.: Alarm pheromones of the Attini: their phylogenetic significance. *Journal of Insect Physiology* **18** 31-42 (1972).

CROSS, A.: *Osmia saundersi* Vachal. Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique **67** 131-137 (1927).

CROSS, J. H., BYLER, R. C., RAVID, U., SILVERSTEIN, R. M., ROBINSON, S. W., BAKER, P. M., DE OLIVEIRA, J. S., JUTSUM, A. R., CHERRETT, J. M.: The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine. Journal of Chemical Ecology **5** (2) 187-203 (1979).

CROSS, J. H., WEST, J. R., SILVERSTEIN, R. M., JUTSUM, A. R., CHERRETT, J. M.: Trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Acromyrmex octospinosus* (Reich), (Formicidae, Myrmicinae). Journal of Chemical Ecology **8** 1119-1124 (1982).

CROWSON, R. A.: The Biology of the Coleoptera. Academic Press: London 1981. pp. 310, 514.

DAHLBOM, A. G.: Bekräftelse på den förmoden att Sågflugor i hungersnöd angripa och uppåla hvararandra; Galläpplen förosakade af Sågflugor; Mutillæ Europææ parasitiska lefnadssätt. Forhandlinger ved de skandinaviske Naturforskere fjerde Møde 1844 (Christiana) **3** (4) 272-277 (1847).

DALLA TORRE, K. W. v., FRIESE, H.: Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren. Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck **24** 8-9, 61-62 (1899).

DARWIN, C.: Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl (Übersetzt von J. V. Carus). 6. Auflage: Stuttgart 1902, pp. 320, 332, 346.

DAY, M. C.: The species of Hymenoptera described by Linnaeus in the genera *Sphex*, *Chrysis*, *Vespa*, *Apis* and *Mutilla*. Biological Journal of the Linnean Society **12** (1) 45-84 (1979).

DEBOLT, J. W.: Morphology and histology of the felt line and felt line organ of the mutillid wasp genera *Sphaerophthalma*, *Dasymutilla*, *Pseudomethoca*, and *Cyphotes*. Annals of the Entomological Society of America **66** (1) 100-108 (1973).

DE CARLI, P., PAVAN, G., PRIANO, M., LACHAUD, J.-P., FANFANI, A., GIOVANNOTTI, M.: Analyse comparative des stridulations émises par 4 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). Actes des Colloques Insectes Sociaux **10** 125-131 (1996).

DE JONG, D.: Insects: Hymenoptera (Ants, Wasps, and Bees). In: Morse, R. A. (ed.): Honey bee pests, predators, and diseases. Comstock: Ithaca and London 1978. pp. 154, 155.

DEGUNST, J. H.: Een fraai voorbeeld van "mimicry". Entomologische Berichten **303** (12) 142 (1950).

DERKSEN, W., SCHEIDING (GÖLLNER-SCHEIDING), U., (GAEDIKE, R.): Index Litteraturae Entomologicae. Serie II: Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie von 1864 bis 1900. Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin 1963-1975.

DETTNER, K., FETTKÖTHER, R., ANSTEG, O., DEML, R., LIEPERT, C., PETERSEN, B., HASLINGER, E., FRANKE, W.: Insecticidal fumigants from defensive glands of insects - a fumigant test with adults of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Applied Entomology* **113** 128-137 (1992).

DETTNER, K., LIEPERT, C.: Chemical mimicry and camouflage. *Annual Review in Entomology* **39** 129-154 (1994).

DEYRUP, M.: Velvet ants adaptations of a group of professional parasitoids. *Florida Scientist* **49** (Suppl. 1) 14 (1986).

DEYRUP, M.: Review of adaptations of velvet ants (Hymenoptera, Mutillidae). *The Great Lakes Entomologist* **21** (1) 1-4 (1988).

DEYRUP, M.; MANLEY, D.: Sex-biased size variation in velvet ants (Hymenoptera, Mutillidae). *Florida Entomologist* **69** (2) 327-335 (1986).

DEYRUP, M.; MANLEY, D.: Seasonal flight-activity of male velvet ants (Hymenoptera, Mutillidae) in south Florida. *Entomological News* **101** (2) 99-108 (1990).

DOLLMANN, H. C.: *Glossina morsitans*, Westw.: Some notes on the parasitisation of its pupae. *Transactions of the Entomological Society London* **1915** 394-396 & pl. LXIV (1915).

DOÑASCIMENTO, R. R., BILLEN, J., MORGAN, E. D.: The exocrine secretion of the jumping ant *Harpegnathos saltator*. *Comparative Biochemistry and Physiology B* **104** (3) 505-508 (1993a).

DOÑASCIMENTO, R. R., JACKSON, B. D., MORGAN, E. D., CLARK, W. H., BLOM, P. E.: Chemical secretions of two sympatric harvester ants, *Pogonomyrmex salinus* and *Messor lobognathus*. *Journal of Chemical Ecology* **19** (9) 1993-2005 (1993b).

DOÑASCIMENTO, R. R., MORGAN, E. D., BILLEN, J., SCHOETERS, E., DELLALUCIA, T. M. C., BENTO, J. M. S.: Variation with caste of the mandibular gland secretion in the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Journal of Chemical Ecology* **19** (5) 907-918 (1993c).

DOÑASCIMENTO, R. R., MORGAN, E. D., MOREIRA, D. D. O., DELLALUCIA, T. M. C.: Trail pheromone of leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Forel). *Journal of Chemical Ecology* **20** (7) 1719-1724 (1994).

DREWSSEN, C.: *Mutilla europaea* Linné. *Stettiner Entomologische Zeitung* **8** 210-211 (1847).

DUFFIELD, R. M., BLUM, M. S.: 4-Methyl-3-heptanone: Identification and function in *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* **66** 1357 (1973).

- DUFFIELD, R. M., BLUM, M. S.: Identification, role and systematic significance of 3-octanone in the carpenter ant, *Camponotus schaefferi* Whr. *Comparative Biochemistry and Physiology* **51B** 281-282 (1975).
- DUFFIELD, R. M., BLUM, M. S., WHEELER, J. W.: Alkylpyrazine alarm pheromones in primitive ants with small colonial units. *Comparative Biochemistry and Physiology* **54B** 439-440 (1976).
- DUFFIELD, R. M., SHAMIM, M., WHEELER, J. W., MENKE, A. S.: Alkylpyrazines in the mandibular gland secretions of *Ammophila* wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* **70B** 317-318 (1981).
- DUMORTIER, B.: Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. In: R.-G. Busnel (Ed.): *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsevier: Amsterdam 1963. pp. 277-345.
- DUMPERT, K.: *Das Sozialleben der Ameisen*. 2. Aufl. Parey: Berlin 1994. pp. 42 - 46.
- EALAND, C. A.: *Insects and man: an account of the more important harmful and beneficial insects, their habits and life-histories, being an introduction to economic entomology for students and general readers*: London 1915. p. 24, 219.
- ECKRICH, M., BOPPRÉ, M.: Chemical vs acoustic cues in the defence of arctiid moths (Lepidoptera) against small mammals. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **83** 632 (1990).
- EDMUNDS, M.: *Defence in animals. A survey of anti-predator defences*. Longman: Harlow 1974.
- EDWARDS, G. B.: Mimicry of velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae) by jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Peckhamia* **2** (4) 46-49 (1984).
- EISNER, T.: Chemistry, defense, and survival: case studies and selected topics. In: Locke, M., Smith, D. S. (eds.): *Insect biology in the future*. Academic Press: London 1980. pp. 847-878.
- EISNER, T., ANESHANSLEY, D., EISNER, M., RUTOWSKI, R., CHONG, B., MEINWALD, J.: Chemical defense and sound production in Australian tenebrionid beetles (*Adelium* spp.). *Psyche* **81** 189-208 (1974).
- EMINSON, R. A. F.: Observation on *Glossina morsitans* in northern Rhodesia. *Bulletin of Entomological Research* **5** 381-382 (1915).
- EVANS, D. A.: Wanderers on the sand - the velvet ants. *Entomology Notes (Michigan Entomological Society)* **11** (1978).
- EVANS, D. A.: Diurnal and seasonal activity of female mutillids on a Michigan sand flat (Hymenoptera: Mutillidae). *Great Lakes Entomologist* **15** (3) 213-216 (1982).

- EVANS, D. A., MILLER, B. R.: A note on adult overwintering of *Dasymutilla nigripes* in Michigan (Hymenoptera: Mutillidae). *Michigan Entomologist* **2** 74 (1969).
- EVANS, D. A., MILLER, B. R., BARTLETT, C. B.: Host searching range of *Dasymutilla nigripes* (Fabricius) as investigated by tagging (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **46** 343-346 (1973).
- EVANS, H. E.: Notes on the nesting behavior of *Philanthus lepidus* Cresson (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche* **71** (3) 142-149 (1964).
- EVANS, H. E.: The comparative ethology and evolution of the Sand Wasp. Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts 1966.
- EVANS, H. E.: Phoretic copulation in Hymenoptera. *Entomological News* **80** 113-124 (1969).
- EVERSHED, R. P., MORGAN, E. D.: Identification of the trail pheromone of the ant *Myrmica rubra* L., and related species. *Naturwissenschaften* **68** (5) 374-376 (1981).
- EVERSHED, R. P., MORGAN, E. D.: The amounts of trail pheromone substances in the venom of workers of four species of attine ants. *Insect Biochemistry* **13** (5) 469-474 (1983).
- EVERSHED, R. P., MORGAN, E. D., CAMMAERTS, M.-C.: 3-Ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the trail pheromone from the venom gland of eight species of *Myrmica* ants. *Insect Biochemistry* **12** (4) 383-391 (1982).
- EWING, A. W.: Arthropod bioacoustics: Neurobiology and behaviour. Edinburgh University Press: Edinburgh 1989.
- FALES, H. M., BLUM, M. S., CREWE, R. M., BRAND, J. M.: Alarm pheromones in the genus *Manica* derived from the mandibular gland. *Journal of Insect Physiology* **18** 1077-1088 (1972).
- FALES, H. M., BLUM, M. S., BIAN, Z., JONES, T. H., DON, A. W.: Volatile compounds from ponerine ants in the genus *Mesoponera*. *Journal of Chemical Ecology* **10** (4) 651-665 (1984).
- FALES, H. M., BLUM, M. S., SOUTHWICK, E. W., WILLIAMS, D. L., ROLLER, P. P., DON, A. W.: Structure and synthesis of tetrasubstituted pyrazines in ants in the genus *Mesoponera*. *Tetrahedron* **44** (16) 5045-5050 (1988).
- FALES, H. M., JAOUNI, T. M., SCHMIDT, J. O., BLUM, M. S.: Mandibular gland allomones of *Dasymutilla occidentalis* and other mutillid wasps. *Journal of Chemical Ecology* **6** 895-903 (1980).
- FALES, H. M., JONES, T. H., JAOUNI, T., BLUM, M. S., SCHMIDT, J. O.: Phenylalkenals in Ponerine (*Leptogenys* sp.) and Myrmicine (sp.) ants. *Journal of Chemical Ecology* **18** (6) 847-854 (1992).

- FARISH, D. J.: The evolutionary implications of qualitative variation in the grooming behaviour of the Hymenoptera (Insecta). *Animal Behaviour* **20** 662-676 (1972).
- FATTIG, P. W.: An unusual mating of Velvet Ants (Hymen.: Mutillidae). *Entomological News* **47** 51-52 (1936).
- FERGUSON, W. E.: Biological characteristics of the mutillid subgenus *Photopsis* Blake and their systematic values (Hymenoptera). *University of California Publications in Entomology* **27** (1) 1-92 (1962).
- FERGUSON, W. E.: Note on the behavior of nocturnal male mutillid wasps. *Pan-Pacific Entomologist* **39** 65-66 (1963).
- FIEDLER, O. G. H., KLUGE, E. B.: The parasites of Tsetse flies in Zululand with special reference to the influence of the host upon them. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research (Pretoria)* **26** (3) 399-404 (1954).
- FIEDLER, O. G. H., DU TOIT, R., KLUGE, E. B.: The influence of Tsetse fly eradication campaign on the breeding activity of Glossinae and their parasites in Zululand. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research (Pretoria)* **26** (3) 389-397 (1954).
- FIORI, G.: Tradizionali unsanze sarde legate al *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi), ad altri grossi ragni ed alle femmine delle Mutille. *Bollettino della Società Entomologica Italiana* **92** 109-114 (1962).
- FISH, L. J., PATTENDEN, G.: Iridodial, and a new alkanone, 4-methylhexan-3-one, in the defensive secretion of the beetle, *Staphylinus olens*. *Journal of Insect Physiology* **21** 741-744 (1975).
- FOELIX, R. F.: *Biologie der Spinnen*. Thieme: Stuttgart 1992, pp. 269-272.
- FÖRSTER, B.: Die Insekten des "Plattigen Steinmergels" von Brunstatt. *Abhandlungen zur Geologischen Specialkarte von Elsass-Lothringen* **3** (5) 335-594 (1891).
- FRIEDEL, P., KRAMPL, V., RADFORD, T., RENNER, J. A., SHEPHARD, F. W., GIANTURCO, M. A.: Some constituents of the aroma complex of coffee. *Journal of Agricultural Food Chemistry* **19** (3) 530-532 (1971).
- FRIESE, H.: Die Bienen, Wespen, Grab- und Goldwespen (Hrsg.: Schröder, C.: *Die Insekten Mitteleuropas insbesondere Deutschlands I* (1)). Franckh'sche Verlagshandlung: Stuttgart 1926.
- FRINGS, H., FRINGS, M.: Uses of sounds by insects. *Annual Revue of Entomology* **3** 87-106 (1958).

FUTTRUP, V., MILLER, L. A., DUNNING, D. C.: Prey capture by the echolocating bat, *Pipistrellus pipistrellus*, in the presence of extraneous sounds. In: Elsner, N., Schnitzler, H.-U. (eds.): Proceedings of the 24th Göttingen Neurobiology Conference 1996, Vol. 2, Thieme: Stuttgart 1996. p. 772.

GATTERMANN, R. (Hrsg.): Wörterbücher der Biologie: Verhaltensbiologie. Fischer: Jena 1993.

GAULD, I. D.: Rhopalosomatidae. In: Hansen, P. E., Gauld, I. D.: The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press: Oxford 1995. pp. 548-552.

GENISE, J. F., STRANECK, R.: Preliminary studies on the taxonomic value of stridulation and the stridulatory organ in the Mutillidae. *Sphecos* **21** 7-11 (1991).

GISTEL, J.: Die Mysterien der Insectenwelt. T. Dannheimer: Kempten 1856. p. 53, 293.

GISTEL, J.: Achthundert und zwanzig neue oder unbeschriebene wirbellose Thiere. Verlag der Schorner'schen Buchhandlung 1857. pp. 30-46.

GMELIN, P. F.: Onomatologia historiae naturalis completa, oder vollständiges Lexicon etc. Vol. 5: Frankfurt und Leipzig 1775, pp. 396-400.

GODFRAY, H. C. J.: Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press: Princeton, NJ, 1993.

GOETSCH, W.: Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten. Akademische Verlagsgesellschaft: Leipzig 1940. p. 22.

GOETZE, J. A. E. (Hrsg.): Des Herrn Baron Karl DeGeer Königlichen Hofmarschalls etc. etc. Abhandlungen zur Geschichte der Insekten aus dem Französischen übersetzt und mit Anmerkungen herausgegeben. Bd. 2/2: Nürnberg 1779. pp. 202-208.

GOUIN, F. J.: Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Insekten und der Myriapoden: Das Abdomen der Insekten. Fortschritte der Zoologie **15** 337-353 (1963).

GOULET, H., HUBER, J. T.: Hymenoptera of the world: An identification guide to families. Publication 1894/E. Research Branch Agriculture Canada: Ottawa, Ontario 1993.

GOUREAU, M.: Sur les sons produits par certains insectes. Revue Entomologique, publiée par Gustave Silbermann (Strasbourg & Paris) **3** 101-108 (1835).

GOUREAU, M.: Essai sur la stridulation des insectes. Annales de la Société Entomologique de France **6** 31-75 pl. 3, 4 (1837a).

GOUREAU, M.: Note sur la stridulation des insectes. Annales de la Société Entomologique de France **6** 397-400 (1837b).

GOUREAU, M.: Note sur les sons insensibles produits par les insectes. *Annales de la Société Entomologique de France* **6** 407-410 (1837c).

GOUREAU, M.: Notes sur la stridulation des insectes. *Annales de la Société Entomologique de France* **7** 401-407 (1838).

GOUREAU, M.: Über das Schrilla (Stridulation) der Kerfe. *Isis von Oken* **1848** (6) 432-437, 461 (1848).

GOZMÁNY, L. (ed.): *Vocabularium nominum animalium europae septem linguis redactum*. *Académiai Kiadó: Budapest* 1979.

GRANDI, G.: Studio di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Bollettino dell' Istituto di Entomologia dell' Università di Bologna* **25** 1-659 (1961).

GRAVELY, F. H.: Mimicry of a Mutillid by a spider. *Records of the Indian Museum (Calcutta)* **7** 87 (1912).

GREATHEAD, D. J.: Biological control of tsetse flies: an assessment of insect parasitoids as control agents. *Biocontrol News and Information (Commonwealth Institute of Biological Control)* **1** (2) 111-123 (1980).

GREEN, E. E.: On a remarkable mimetic spider. *Spolia Zeylanica Colombo* **8** (30) 92-93 1 pl. (1912).

GUILFORD, T.: Studying warning signals in the laboratory. In: Blanchard, R. J., Brain, P. F. (eds.): *Ethoexperimental approaches to the study of behavior*. *Nato ASI Series (Series D: Behavioural & Social Sciences 48)*, Kluwer: Dordrecht 1989. pp. 87-103.

GUILFORD, T.: Evolutionary pathways to aposematism. *Acta Oecologica* **11** (6) 835-841 (1990a).

GUILFORD, T.: The evolution of aposematism. In: Evans, D. L., Schmidt, J. O. (eds.): *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. (*Suny Series in Animal Behavior No. 3*). State University of New York Press: Albany 1990b. pp. 23-61.

GUILFORD, T., NICOL, C., ROTHSCHILD, M., MOORE, B. P.: The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function. *Biological Journal of the Linnean Society* **31** 113-128 (1987).

HANDLIRSCH, A.: *Die fossilen Insekten*. Leipzig 1908. pp. 858-859.

HANDLIRSCH, A.: *Palaeontologie*. In: Schröder, C. (Hrsg.): *Handbuch der Entomologie Bd. 3*. Fischer: Jena 1925. pp. 117-306.

HANSELL, M.: Ethology. In: Kerkut, G. A., Gilbert, L. I. (eds.): Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology, Vol. 9: Behaviour. Pergamon Press: Oxford 1985. pp. 1-93.

HASKELL, P. T.: Insect sounds. Witherby: London WC 1961.

HAWKES, P. G.: Sex ratio stability and male-female conflict over sex ratio control in hymenopteran parasitoids. Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap (South African Journal of Science) **88** 423-430 (1992).

HAYES, W. P.: Two Mutillids (Hym.) hyperparasitic on white grubs (Scarab., Col.). Bulletin of the Brooklyn Entomological Society **19** 153 (1924).

HEAVERSEDGE, R. C.: Variation in the size of insect parasites of puparia of *Glossina* ssp. Bulletin of Entomological Research **58** 153-158 (1968).

HEAVERSEDGE, R. C.: Brief notes on the reproductive morphology of *Mutilla glossinae* Turner (Hymenoptera) and the development of its immature stages. Journal of the Entomological Society of Southern Africa **32** 485-488 (1969).

HEFETZ, A., BATRA, S. W. T.: Chemistry of the cephalic secretions of eumenid wasps. Comparative Biochemistry and Physiology **65B** 455-456 (1980).

HEJDA, Z., VYMĚTAL, J.: Correlations of infrared and mass spectra with the structure of alkyipyridines. Collection of Czechoslovak Chemical Communications **43** 3035-3041 (1978).

HELM, O.: Mittheilungen über Bernstein. XIII. Über die Insecten des Bernsteins. Schriften der Naturforschenden Gesellschaft Danzig NF **6** (3) 267-277 (1886).

HENNING, J. A., PENG, Y. S., MONTAGUE, M. A., TEUBER, L. R.: Honey bee (Hymenoptera: Apidae) behavioural response to primary alfalfa (Rosales: Fabaceae) flora volatiles. Journal of Economic Entomology **85** (1) 233-239 (1992).

HENRIKSON, B.- I., STENSON, J. A. E.: Alarm substance in *Gyrinus aeratus* (Coleoptera). Oecologia (Heidelberg) **93** (2) 191-194 (1993).

HERMANN, JR., H. R.: The hymenopterous poison apparatus. IV. *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae). Journal of the Georgia Entomological Society **3** 1-10 (1968).

HERMANN, H. R.: The ant-like venom apparatus of *Typhoctes peculiaris*, a primitive Mutillid wasp. Annals of the Entomological Society of America **68** (5) 882-884 (1975).

HERMANN, H. R.: Elaboration and reduction of the venom apparatus in aculeate Hymenoptera. In: Hermann, H. R. (ed.): Defensive mechanisms in social insects. Praeger Publishers: New York 1984. pp. 201-243.

HERMANN, H. R., BLUM, M. S., WHEELER, J. W., OVERAL, W. L., SCHMIDT, J. O., CHAO, J.-T.: Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (Guérin) and *Paroponera clavata* (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America* **77** (3) 272-279 (1984).

HERMANN, H. R., CHAO, J.-T.: Furcula, a major component in the hymenopterous venom apparatus. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **12** (5/6) 321-337 (1983).

HERMANN, H. R., DOUGLAS, M. E.: Comparative survey of the sensory structures on the sting and ovipositor of Hymenopterous insects. *Journal of the Georgia Entomological Society* **11** (3) 223-239 (1976).

HERMANN, H. R., HUNT, A. N., BUREN, W. F.: Mandibular gland and mandibular groove in *Polistes annularis* (L.) and *Vespula maculata* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **1** (1) 43-49 (1971).

HERMANN, JR. H. R., MULLEN, M. A.: Stridulatory structures in *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Georgia Entomological Society* **9** 204-205 (1974).

HINTON, H. E.: Some little known surface structures. In: Neville, A. C. (ed.): *Insect ultrastructure*. Blackwell Scientific Publications: Oxford and Edinburgh 1970. pp. 41-58.

HINTON, H. E.; GIBBS, D. F.; SILBERGLIED, R.: Stridulatory files as diffraction gratings in Mutillid wasps. *Journal of Insect Physiology* **15** 549-552 (1969).

HINZMANN, G., KUTZSCHE, W., SROKA, C.: Grundlagen der Elektroakustik. In: Philippow, E. (Hrsg.): *Taschenbuch Elektrotechnik*; Bd. 2: Grundlagen der Informationstechnik, Verlag Technik: Berlin 1977. pp. 740-787.

HOFFER, E.: Zur Biologie der *Mutilla europaea* L. *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere* **1** 677-686 (1886).

HÖLLDOBLER, B., MÖGLICH, M.: The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **27** (3) 237-264 (1980).

HÖLLDOBLER, B., OLDHAM, N. J., MORGAN, E. D., KÖNIG, W. A.: Recruitment Pheromones in the ants *Aphaenogaster albisetosus* and *A. cockerelli* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Physiology* **41** (9) 739-744 (1995).

HÖLLDOBLER, B., WILSON, E. O.: *The ants*. Springer: Berlin, Heidelberg 1991.

HOOK, A. W., EVANS, H. E.: Prey and parasites of *Cerceris fumipennis* (Hymenoptera, Specidae) from central Texas USA with description of the larva of *Dasymutilla scaevola* (Hymenoptera, Mutillidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **64** (3) 257-264 (1991).

HORN, W., SCHENKLING, S.: Index Litteraturae Entomologicae. Serie I: Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie bis inklusive 1863. Walther Horn: Berlin 1928.

HOUSTEN, T. F., THORP, R. W.: Bionomics of the bee *Stenotritus graevesi* and ethological characteristics of Stenotritidae (Hymenoptera). Records of the Western Australian Museum **11** (4) 375-385 (1984).

HOWARD, D. F., BLUM, M. S., JONES, T. H., TOMALSKI, M. D.: Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. Insectes Sociaux **29** (2^{bis}) 369-374 (1982).

HURLBUTT, B.: Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. Biological Journal of the Linnean Society **30** 63-89 (1987).

INVREA, F.: Pregiudizi popolari sulle Mutille. Bollettino della Società Entomologica Italiana **57** (9-10) 140-141 (1925).

INVREA, F.: Sulla presenta velenosità delle Mutille. Bollettino della Società Entomologica Italiana **60** (5) 83-84 (1928).

INVREA, F.: Mutillidae - Myrmosidae; Fauna d'Italia Vol. 5. Edizioni Calderini: Bologna 1984.

JACKSON, B. D., MORGAN, E. D., COLLINGWOOD, C. A.: The chemical secretions of *Myrmica gallieni* Bondroit (Myrmicinae). Actes Colloques des Insectes Sociaux (Paris) **5** 315-321 (1989a).

JACKSON, B. D., WRIGHT, P. J., MORGAN, E. D.: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, a component of the trail pheromone of the ant *Messor bouvieri*. Experientia (Basel) **45** (5) 487-489 (1989b).

JEANTET, R.: Observations sur le comportement nocturne des quelques *Smicromyrme* males (Hymenoptera Mutillidae) en lumière ultraviolette. Bulletin de la Société d'Etudes des Sciences Naturelles de Nîmes et du Gard **58** 69-70 (1988).

JELLISON, W. L.: Concentrations of mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae). Entomological News **93** (1) 27-28 (1982).

JONES, D. L., BARANIUK, R. G.: An adaptive optimal-kernel time-frequency representation. IEEE Transactions on Signal Processing **43** (11) 2361-2371 (1995).

JONES, T. H., MEINWALD, J., HICKS, K., EISNER, T.: Characterization and synthesis of volatile compounds from the defensive secretions of some "daddy longlegs" (Arachnida: Opiliones: *Leiobunum* spp). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **74** (2) 419-422 (1977).

JORDAN, R.: Die Spinnenameise, *Mutilla europaea*, ein Bienenschädling! Der Deutsche Imker (Prag, Fortsetzung des "Bienenvater aus Böhmen") **48** 421-427 (1935).

KATAYAMA, E., TAKAMIZAWA, K., OCHIAI, H.: Supplementary notes on the nests of some Japanese bumblebees: III. *Bombus (Thoracobombus) deuteronymus maruhanbachi*. Japanese Journal of Entomology **61** (4) 749-761 (1993).

KATNER, W.: Das Rätsel des Tarentismus: Eine Ätiologie der italienischen Tanzkrankheit. Nova Acta Leopoldina N. F. **18** (124) 1-115 (1956).

KAYE, H., MACKINTOSH, N. J., ROTHSCHILD, M., MOORE, B. P.: Odour of pyrazine potentiates an association between environmental cues and unpalatable taste. Animal Behaviour **37** 563-568 (1989).

KEEGANS, S. J., BILLEN, J., MORGAN, E. D., GÖKCEN, O. A.: Volatile glandular secretions of three species of new world army ants, *Eciton burchelli*, *Labidus coecus*, and *Labidus predator*. Journal of Chemical Ecology **19** (11) 2705-2719 (1993).

KEILBACH, R.: Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. Deutsche Entomologische Zeitschrift N. F. **29** (1-3) 129-286, (4-5) 301-491 (1982).

KÈLER, S. VON: Entomologisches Wörterbuch. Akademie-Verlag: Berlin 1963.

KIEFFER, J. J.: Zur Lebensweise von *Oxybelus uniglumis* Dahlb. und ihrer Parasiten (Mutilliden und Musciden). Allgemeine Zeitschrift für Entomologie **7** 81-85 (1902).

KNÖTIG, F.: Das Auftreten eines wenig bekannten, aber gefährlichen Bienenfeindes. Bienenvater, Wien **66** 88-90 (1934).

KOHNLE, U., MUSSONG, M., DUBBEL, V., FRANCKE, W.: Acetophenone in the aggregation of the beech bark beetle, *Taphrorynchus bicolor* (Col., Scolytidae). Journal of Applied Entomology **103** 249-252 (1987).

KÖNIGSMANN, E.: Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). Deutsche Entomologische Zeitschrift N.F. **25** (4-5) 365-435 (1978).

KROMBEIN, K. V.: Studies in the Tiphidae (Hymenoptera Aculeata) IV. A revision of the Myrmosinae of the New World with a discussion of the Old World species. Transactions of the American Entomological Society **65** 415-465 (1940).

KROMBEIN, K. V.: A monograph of the Mutillidae of New Guinea, Bismarck Archipelago and Solomon Islands, part I: Mutillinae (Hymenoptera, Aculeata). Entomological Essays to Commemorate the Retirement of Professor K. Yasumatsu, Hokuryukan Publishing Co.: Tokyo 1971. pp. 25-60.

KROMBEIN, K. V.: Monograph of the madagascan Mutillidae (Hymenoptera) Part I: Myrmillini, Mutillini and Smicromyrmini. Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Annalen, Reeks IN-8° (Zoologische Wetenschappen), Tervuren (Belgien) **199** 1-61 (1972).

KROMBEIN, K. V.: Biosystematic studies of ceylonese wasps, IV. Kudakrumiinae, a new subfamily of primitive wasps (Hymenoptera: Mutillidae). Transactions of the American Entomological Society **105** 67-83 (1979).

KROMBEIN, K. V.: Host relationships, ethology and systematics of *Pseudomethoca ashmead* (Hymenoptera: Mutillidae, Andrenidae, Halictidae and Anthophoridae). Proceedings of the Entomological Society of Washington **94** (1) 91-106 (1992).

KROMBEIN, K. V., NORDEN, B. B.: Behavior of nesting *Episyron conterminus posterus* (Fox) and its cleptoparasite *Ephuta s. slossonae* (Fox) (Hymenoptera: Pompilidae, Mutillidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington **98** (2) 188-194 (1996).

LAMBORN, W. A.: Second report on *Glossina* investigations in Nyasaland. Bulletin of Entomological Research **6** 249-265 pl. IV & V (1915).

LAMBORN, W. A.: Third report on *Glossina* investigations in Nyasaland. Bulletin of Entomological Research **7** 29-50 (1916).

LAMBORN, W. A.: Some further notes on the tsetse-flies of Nyasaland. Bulletin of Entomological Research **11** 101-104 (1920).

LAMBORN, W. A.: A attempt to control *Glossina morsitans* by means of *Syntomosphyrum glossinae*, Waterston. Bulletin of Entomological Research **15** 303-309 (1925).

LANDOIS, H.: Thierstimmen. Herdersche Verlagsbuchhandlung: Freiburg im Breisgau 1874.

LANE, C., ROTHSCHILD, M.: A case of Mullerian mimicry of sound. Proceedings of the Royal Entomological Society London (A) **40** (10-12) 156-158 (1965).

LARSEN, O. N.; GLEFFE, G.; TENGÖ, J.: Vibration and sound communication in solitary bees and wasps. Physiological Entomology **11** 287-296 (1986).

LARSSON, S. G.: Baltic amber - a palaeobiological study (Entomonograph **1**). Scandinavian Science Press: Klampenborg (Denmark) 1978. p. 136.

LEACH, W. E.: Zoological miscellany; being descriptions of new, or interesting animals (Vol. 2). Nodder & Son: London 1815. pp. 111-112.

LEE, C.-L., DEMILO, A. B., MORENO, D. S., MARTINEZ, A. J.: Analysis of the volatile components of a bacterial fermentation that is attractive to the Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens*. Journal of Agricultural and Food Chemistry **43** (5) 1348-1351 (1995).

[LELEJ, A. S.:] Лелей, А. С.: [Gesetzmäßigkeiten in der Evolution morphologischer Strukturen bei Mutilliden] Закономерности эволюции морфологических структур у ос-немок (Hymenoptera, Mutillidae). [In: Ler, P. A., Kupjanskaja, A. N., Lelej, A. S., Fedikova, V. S.: Hautflügler des fernen Ostens] Лер, П. А., Купянская, А. Н., Лелей А. С., Федикова, В. С.: Перепончатокрылые дальнего востока. Академия наук СССР. Дальневосточный Научный Центр. Биолого-почвенный Институт. Владивосток ДВНЦ АН СССР [Akademija Nauk SSSR. Dal'nevostočnyj Naučnyj Centr. Biologo-počvennyj Institut. Vladivostk DVNC] 1981. pp. 51-71.

[LELEJ, A. S.:] Лелей, А. С.: [Männchen der Gattung *Protomutilla* aus dem Baltischen Bernstein] Самцы рода *Protomutilla* (Hymenoptera, Mutillidae) из балтийского янтаря. Палеонтологический журнал [Paleontologičeskij Žurnal] **1986** (4) 104-106 (1986).

LELUK, J., SCHMIDT, J., JONES, D.: Comparative studies on the protein composition of hymenopteran venom reservoirs. *Toxicon* (Oxford) **27** (1) 105-114 (1989).

LENKO, K.: A singular method of feeding of Mutillid wasps. *Entomological News* **81** 152 (1970).

LEWIS, E. E., CANE, J. H.: Stridulation as a primary anti-predator defence of a beetle. *Animal Behaviour* **40** (5) 1003-1004 (1990).

LIN, N.: Increased parasitic pressure as a major factor in the evolution of social behavior in Halictine bees. *Insectes Sociaux* (Paris) **11** (2) 187-192 (1964).

LINSLEY, E. G.: A fragmentary observation on the mating behavior of *Timulla*. *Pan-Pacific Entomologist* **36** (1) 36 (1960).

LINSLEY, E. G., MACSWAIN, J. W., SMITH, R. F.: Observations on the mating habits of *Dasymutilla formicalia* Rohwer (Hymenoptera: Mutillidae). *Canadian Entomologist* **87** 411-413 (1955).

LIU, C.-Y., CHEN, K.-F.: Analysis of the stomach contents of two species of frogs (*Rana limnocharis* and *Rana nigromaculata*) in the vicinity of Rashing with special reference to insects. *1932 Yearbook of the Bureau of Entomology* (Hangchow) **2** 183-191 (1933).

LIU, F.-C., LI, W.-X., WANG, Y.-C., LIN, J.: Conventional syntheses of some analogs of the sex pheromone of citrus mealybug, *Planococcus citr* (Risso). *Synthetic Communications* **25** (23) 3837-3843 (1995).

LLOYD, L. L.: Report on the investigation into the bionomics of *Glossina morsitans* in Northern Rhodesia. *Bulletin of Entomological Research* (London) **7** 67-79 figs. 1-2 pl. I (1916).

LOCKE, M.: Epidermal cells. In: Ohnishi, E., Ishizaki, H. (eds.): *Molting and Metamorphosis*, Japan Scientific Society Press/Springer: Berlin 1990. pp. 173-206.

- LÖFSTEDT, C., HANSSON, B. S., PETERSSON, E., VALEUR, P., RICHARDS, A.: Pheromonal secretions from glands on the 5th abdominal sternite of Hydropsychid and Rhyacophilid caddisflies (Trichoptera). *Journal of Chemical Ecology* **20** (1) 153-170 (1994).
- LONGHURST, C., BAKER, R., HOWSE, P. E.: A multicomponent mandibular gland secretion in the ponerine ant *Bothroponera soror* (Emery). *Journal of Insect Physiology* **26** 551-555 (1980).
- LONGHURST, C., BAKER, R., HOWSE, P. E., SPEED, W.: Alkylpyrazines in ponerine ants: Their presence in three genera, and caste specific behavioural responses to them in *Odontomachus troglodytes*. *Journal of Insect Physiology* **24** 833-837 (1978).
- LOURENÇO, W. R., CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.: Stridulatory apparatus and the evolutionary significance of sound production in *Rhopalurus* species (Sorpiones: Buthidae). *Journal of Arid Environments* **31** 423-429 (1995).
- MACSWAIN, J. W.: Taxonomic and biological observations on the genus *Hornia* (Coleoptera: Meloidae). *Annals of the Entomological Society of America* **51** 390-396 (1958).
- MAGA, J. A., SIZER, C. E.: Pyrazines in food. A review. *Journal of Agricultural Food Research* **21** (1) 22-30 (1973).
- MAINARDI, A.: Lettera del Prof. Dott. Athos Mainardi al March. Dott. Fabio Invrea intorno alla velenosità delle Mutille. *Bollettino della Società Entomologica Italiana* **60** (7) 105-108 (1928).
- MÄKLIN, F. W.: Om hermafroditism bland insekterne, samt beskrifning öfver en i Helsingfors funne hermafrodit af *Mutilla obscura* Nyl. Övfersigt af Förhandlingar, Finska Vetenskaps-Societeten, Helsingfors **3** 106-112 (1856).
- MANLEY, D. G.: Notes on the courtship and mating of *Dasymutilla* (Hymenoptera: Mutillidae) in California (USA). *Southwestern Naturalist* **21** (4) 552-554 (1977).
- MANLEY, D. G.: Predation upon velvet ants of the genus *Dasymutilla* in California (Hymenoptera: Mutillidae). *Pan-Pacific Entomologist* **60** (3) 219-226 (1984).
- MANLEY, D. G.: An aberrant female and possible new host record for *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera, Mutillidae). *Journal of Entomological Science* **21** (4) 367 (1986).
- MANLEY, D. G., DEYRUP, M. A.: Notes on the biology *Dasymutilla pyrrhus* Fox (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of Entomological Science* **24** (1) 53-56 (1989).
- MANLEY, D. G., POINAR JR., G. O.: A new species of fossil *Dasymutilla* (Hymenoptera: Mutillidae) from Dominican amber. *Pan-Pacific Entomologist* **67** (3) 200-205 (1991).
- MANLEY, D. G., SPANGLER, H. G.: Observations on daily activity patterns of Mutillid wasps of the genus *Dasymutilla*. *Journal of the Georgia Entomological Society* **18** (2) 235-239 (1983).

- MANLEY, D. G., TABER, S.: A mating aggregation of *Dasymutilla foxi* in southern Arizona (USA) (Hymenoptera: Mutillidae). *Pan-Pacific Entomologist* **54** (3) 231-235 (1978).
- MANN, W. M.: A gynandromorphous Mutillid from Montana. *Psyche* **22** 178-180 (1915).
- MARCU, O.: Zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Hymenopterengattung *Mutilla*. *Zoologischer Anzeiger* **100** (1/2) 47-48 (1932).
- MARÉCHAL, P.: Sur trois Hyménoptères se développant dans un cocon en mosaïque (*Miscophus spurius* Dahlb., *Oxybelus bipunctatus* Oliv., *Mutilla rufipes* F.). *Mémoires de la Société Entomologique de Belgique (Bruxelles)* **23** (2) 1-23, pls. 1-4 (1930a).
- MARÉCHAL, P.: Sur trois Hyménoptères se développant dans un cocon en mosaïque (Supplément). *Mémoires de la Société Entomologique de Belgique (Bruxelles)* **23** (4) 163 (1930b).
- MARKHAM, R. H.: Parasitoids of the tsetse fly. Record of research. Annual report 1982. Kenya Agricultural Research Institute 1986a. pp. 112-113.
- MARKHAM, R. H.: Biological control of tsetse: prospects and progress in the use of pupal parasites. *Insect Science and its Application* **7** (1) 1-4 (1986b).
- MASCHWITZ, U.: Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **47** 596-655 (1964).
- MASCHWITZ, U., MASCHWITZ, E.: Platzende Arbeiterinnen: Eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautflüglern. *Oecologia (Berlin)* **14** 289-294 (1974).
- MASTERS, W. M.: Irradiance modulation used to examine sound-radiating cuticular motion in insects. *Science* **203** 57-60 (1979a).
- MASTERS, W. M.: Insect disturbance stridulation: Its defense role. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **5** 187-200 (1979b).
- MASTERS, W. M.: Insect disturbance stridulation: characterization of airborne and vibrational components of the sound. *Journal of Comparative Physiology* **135** 259-268 (1980).
- MASTERS, W. M., TAUTZ, J., FLETCHER, N. H., MARKL, H.: Body vibration and sound production in an insect (*Atta sexdens*) without specialized radiating structures. *Journal of Comparative Physiology* **150** 239-249 (1983).
- MAWDSLEY, J.: Evidences of possible mimicry of Hymenoptera by Cleridae (Coleoptera). [Young Entomologists' Society] *Y E S Quarterly* **7** (2) 9-12 (1990).

- MCCORQUODALE, D. B.: Nest defense in single- and multifemale nests of *Cerceris antipodes* (Hymenoptera, Sphecidae). *Journal of Insect Behavior* **2** (2) 267-276 (1989).
- MCGURK, D. J., FROST, J., EISENBRAUN, E. J., VICK, K., DREW, W. A., YOUNG, J.: Volatile compounds in ants: identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogomyrmex* ants. *Journal of Insect Physiology* **12** 1435-1441 (1966).
- MCLAFFERTY, F. M., TUREČEK, F.: Interpretation von Massenspektren. Spektrum, Akademischer Verlag: Heidelberg, Oxford 1995.
- MEIDELL, O.: Fra dagliglivet i et homlebol. *Naturen* (Illustrert Månedsskrift for populær Naturvidenskap, Bergen) **58** (3/4) 85-95, 108-116 (1934).
- MEINWALD, J., KLUGE, A. F., CARREL, J. E., EISNER, T. : Acyclic ketones in the defensive secretion of a "Daddy Longlegs" (*Leiobunum vittatum*) (Arachnida/Opiliones). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **68** (7) 1467-1468 (1971).
- MELLOR, J. E. M.: A note on the mutillid *Ephutomma continua* Fabr. and of *Bembex mediterranea* Hdl. in Egypt with a summary of the distribution and of some previously recorded habits of the Mutillidae. *Bulletin de la Société Royale Entomologique d'Egypte* **20** 69-79 (1927).
- MENGE, A.: Lebenszeichen vorweltlicher, in Bernstein eingeschlossener Thiere. Programm, womit zu der am Montag den 17. März 1856 von 8½ Uhr Vorm. und 2½ Uhr Nachm. an stattfindenden öffentlichen Prüfung der Schüler der Petrischule: Danzig 1856. pp. 1-32.
- MERCET, D. R. G.: Sobre le emisión de sonidos por las "mutilas". *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural/Sección biológica, Madrid* **2** 309-311 (1902).
- MICHENER, C. D.: The evolution of social behavior in bees. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology: Montreal 1958*. pp. 441-447.
- MICKEL, C. E.: A analysis of a bimodal variation in size of the parasite *Dasymutilla bioculata* (Cresson.). *Entomological News* **35** -236-245 (1924).
- MICKEL, C. E.: Biological and taxonomic investigations on the Mutillid Wasps. *Bulletin of the U.S. National Museum (Smithsonian Institution)* **143** 1-351 (1928).
- MICKEL, C. E.: Two hundred years of Mutillidae research (Hymenoptera), an annotated bibliography. *University of Minnesota Agricultural Experiment Station Technical Bulletin* **217** 1-77 (1970).
- MICKEL, C. E.: Mutillidae miscellanea: taxonomy and distribution. *Annals of the Entomological Society of America* **67** 461-471 (1974).

MIYAMOTO, S.: On the nest of *Bombus diversus* Smith which collapsed before completion (Biological studies on Japanese bees XI). *Akitu* **8** (4) 85-90 (1959).

MIYAMOTO, S.: Biology of *Bombus ignitus* Smith. *Kontyû* **31** (2) 91-98 (1963).

MOORE, B. P., BROWN, W. V.: Identification of warning odour components, bitter principles and antifeedants in an aposematic beetle: *Metriorrhynchus rhipidius* (Coleoptera: Lycidae). *Insect Biochemistry* **11** (5) 493-499 (1981).

MOORE, B. P., BROWN, W. V., ROTHSCHILD, M.: Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics. *Chemoecology* **1** 43-51 (1990).

MORAWITZ, A.: Über eine neue, oder vielmehr verkannte Form von Männchen unter den Mutillen, nebst einer Übersicht der in Europa beobachteten Arten. *Mélanges biologiques* (St.-Pétersbourg) **4** (1861-1865) 671-756 (1865).

MORGAN, E. D., JACKSON, B. D., KEEGANS, S. J., NICHOLLS, D. J., ALI, M. F., CAMMAERTS, R.: Alkanols in the mandibular gland secretion of the ant *Tetramorium caespitum*. *Belgian Journal of Zoology* **122** (1) 69-74 (1992).

MORIMOTO, R., IWATA, K., YASUMATSU, U.: Observations on *Bombus diversus* Smith (Hymenoptera, Apidae). *Mushi* **22** (8) 51-58 (1951).

MORLEY, C.: Field notes on stridulation. *Entomologist's Monthly Magazine*, 2nd Ser., **38** 249-250 (1902).

MOSER, J. C., BROWNLEE, R. C., SILVERSTEIN, R.: Alarm pheromones of the ant *Atta texana*. *Journal of Insect Physiology* **14** 529-535 (1968).

MÜLLER, H.: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873. pp. 100-106.

MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Wilhelm Engelmann: Leipzig 1881. pp. 97, 116.

NACHTWEY, R.: Tonerzeugung durch schwingende Membranen bei Ameisen (*Plagiolepis*, *Leptothorax*, *Solenopsis*). *Insectes Sociaux* **8** (4) 369-381 (1961).

NAGY, C. G.: Observations ecologiques sur l'espece *Smicromyrme septentrionalis* HFFR. (Hym., Mutillidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **65** (5) 375-378 (1968).

[NAZARAŬ, U. I., BAH DASARAŬ, A. A., UR'EŬ, I. I.:] Назараў, У.І., Багдасараў, А.А., Ур'еў, І.І.: Першыя знаходкі вусякоў (Diptera, Hymenoptera) у бурштыне беларускага палесся. [Erste Insekten-Funde im Bernstein des Weißrussischen Polesje/Palesaja]. *Весті Акадэміі Навук Беларусі, Серыя Біялагічных Навук* [Vesci Akadēmii Navuk Belarusi, Seryja Bijalahičnych Navuk] **0** (2) 104-108 (1994).

NENTWIG, W.: A mimicry complex between mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) and spiders (Araneae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **20** (2) 113-116 (1985).

NEVILLE, A. C.: *Biology of the arthropod cuticle. Zoophysiology and Ecology* 4/5. Springer: Berlin 1975.

NEVILLE, A. C.: *Biology of fibrous composites (Development beyond the cell membrane)*. Cambridge University Press: Cambridge 1993.

NOCKE, H.: Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grillen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **74** 272-314 (1971).

NONVEILLER, G.: Quelle est la cause de la rareté des Mutillides? Résultats de l'étude de certains de leurs caractères biologiques et écologiques. *Memorie della Società Entomologica Italiana* **42** (Supplemento al bollettino della Società Entomologica Italiana) 24-57 (1963).

NONVEILLER, G.: Studies on African Mutillidae. XIV. *Ctenoceraea*, a new genus with pectinate antennae and description of the type-species *C. pectinella* sp. n. (Hymenoptera). *Revue française d'entomologie (N. S.)* **15** (1) 15-18 (1993).

NORDEN, B. B., KROMBEIN, K. V., BATRA, S. W. T.: Nests and enemies of *Exomalopsis (Phanamalopsis) solani* Cockrell (Hymenoptera: Apoidea, Mutillidae; Diptera: Asilidae). *Proceedings of the Entomological Society Washington* **96** (2) 350-356 (1994).

OEHLKE, J.: Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Hymenoptera - Scolioidea. *Beiträge zur Entomologie* **24** (5/8) 279-300 (1974).

OESER, R.: *Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalbasis akuleater Hymenopteren*. Habilitationsschrift. Pädagogische Hochschule Potsdam 1966.

OESER, R.: Die Abdominalbasis der sexualdimorphen *Marmosa melanocephala* (F., 1793) (Hymenoptera: Myrmosidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **46** 97-103 (1970).

OHL, M.: Eine neue Bethyridae der Gattung *Lytopsenella* Kieffer 1911 aus dem Baltischen Bernstein (Hymenoptera: Chrysididae). *Paläontologische Zeitschrift (Stuttgart)* **69** (3/4) 409-416 (1995).

OLBERG, G.: *Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Specidae)*. Deutscher Verlag der Wissenschaften: Berlin 1959.

OLDHAM, N. J., KEEGANS, S. J., MORGAN, E. D., PAIVA, R. V. S., BRANDÃO, C. R. F., SCHOETERS, E., BILLEN, J. P. J.: Mandibular gland contents of a colony of the queenless Ponerine ant *Dinoponera australis*. *Naturwissenschaften* **81** 313-316 (1994a).

- OLDHAM, N. J., MORGAN, E. D.: Structures of the pyrazines from the mandibular gland secretion of the Ponerine ant *Dinoponera australis*. Journal of the Chemical Society: Perkin Transactions I. **1993** (22) 2713-2716 (1993).
- OLDHAM, N. J., MORGAN, E. D., GOBIN, B., SCHOETERS, E., BILLEN, J.: Volatile secretions of old world army ants *Aenictus rotundatus* and chemotaxonomic implications of army ant Dufour gland chemistry. Journal of Chemical Ecology **20** (12) 3297-3305 (1994b).
- ORDWAY, E.: Aspects of the nesting behavior and nest structure of *Diadasia opuntiae* CKLL. (Hymenoptera, Anthophoridae). Journal of the Kansas Entomological Society **57** (2) 216-230 (1984).
- OSTEN, T.: Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter "Scolioidea" (Hymenoptera, Aculeata). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie) (354) 1-60 (1982).
- OSTEN, T.: Remarks on stridulatory organs in mutillids. Sphecos **23** 4-5 (1992).
- OSTEN, T.: Kritische Anmerkungen zum polyphyletischen Taxon "Scolioidea". Beiträge der 1. Hymenopterologen-Tagung: Stuttgart 1994. p.10.
- OUDEMANS, J. T.: Onze Nederlandsche Mutillidae. Entomologische Berichte uitgegeven door de Nederlandsche Entomologighe Vereeniging ('s-Gravenhage) **2** (42) 243-249 (1908).
- PAGLIANO, G.: Osservazioni sull'accoppiamento dei mutillidi. Atti del XIII congresso nazionale italiano di entomologia: Sestriere, Torino 1983. pp. 341-344.
- PASTEELS, J. M., VERHAEGHE, J.-C.: Dosage biologique de la phéromone de piste chez les fourrageuses et les reines de *Myrmica rubra*. Insectes Sociaux (Paris) **21** (2) 167-180 (1974).
- PASTEELS, J. M., VERHAEGHE, J.-C., OTTINGER, R., BRAEKMAN, J. C., DALOZE, D.: Absolute configuration of (3R, 4S)-4-methyl-3-hexanol - a pheromone from the head of the ant *Tetramorium impurum* Foerster. Insect Biochemistry **11** (6) 675-678 (1981).
- PASTEUR, G.: A classificatory review of mimicry systems. Annual review of Ecology and Systematics (Palo Alto) **13** 169-199 (1982).
- PAVAN, G., DE CARLI, P., PRIANO, M., LACHAUD, J.-P., BEUGNON, G., FANFANI, A., GIOVANNOTTI, M.: Stridulation in 5 species of neotropical Ponerinae ants (Hymenoptera, Formicidae). Insect Social Life (Italy) **1** 169-172 (1996).
- PEARCE, G. T., GORE, W. E., SILVERSTEIN, R. M., PEACOCK, J. W., CUTHBERT, R. A., LANIER, G. N., SIMEONE, J. B.: Chemical attractants for the smaller european Elm Bark beetle, *Scolytus multistriatus* (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Chemical Ecology **1** 115-124 (1975).

PÉRINGUEY, L.: A contribution to the knowledge of South African Mutillidae (Order Hymenoptera). *Annals of the South African Museum* **1** 352-378 & Pl. VIII (1899).

PETERSEN, B.: The palaeartic Mutillidae of I. C. Fabricius and some related material (Insecta, Hymenoptera, Aculeata). *Steenstrupia* **14** (6) 129-224 (1988).

PETERSEN, B.: A bibliography of the Palaeartic Mutillidae, 1753-1993 (Insecta, Hymenoptera). *Steenstrupia* **20** (8) 185-207 (1994).

PIEK, T.: Venoms of the Hymenoptera. Biochemical, Pharmacological and Behavioural Aspects. Academic Press: London 1986.

PIEK, T.: Neurotoxins from venoms of the Hymenoptera - twenty-five years of research in Amsterdam (review). *Comparative Biochemistry and Physiology C* **96** (2) 223-233 (1990).

PIEK, T., SCHMIDT, J. O., DEJONG, J. M., MANTEL, P.: Kinins in ant venoms - a comparison with venoms of related Hymenoptera. *Comparative Biochemistry and Physiology C* **92** (1) 117-124 (1989).

PIGNATELLO, J. J., GRANT, A. J.: Structure-activity correlations among analogs of 4-methyl-3-heptanol, a pheromone component of the European elm bark beetle (*Scolytus multistriatus*). *Journal of Chemical Ecology* **9** (5) 615-643 (1983).

POINAR JR., G. O.: Life in amber. Stanford University Press: Stanford, California 1992.

PORTER, A. E. A.: Pyrazines and their benzo derivatives. In: Katritzky, A. R., Rees, C. W. (eds.): *Comprehensive heterocyclic chemistry, Part 2B*. Pergamon Press: Oxford 1984. pp. 175-195.

POTTS, R. W. L., SMITH, R. F.: Hibernation of *Dasymutilla aureola pacifica*. *Pan-Pacific Entomologist* **20** 60 (1944).

POULTON, E. B.: The colours of animals. Their meaning and use. Especially considered in the case of insects (2nd edition). Kegan Paul, Trench, Trübner & Co Ltd.: London 1890.

PRESTON-MAFHAM, R.; PRESTON-MAFHAM, K.: The encyclopedia of land invertebrate behaviour. Blandford Press: London 1993. pp. 116-117.

PREYSSLER, J. D. E.: Beschreibung und Abbildung derjenigen Insekten, welche in Sammlungen nicht aufzubewahren sind, dann aller, die noch ganz neu, und solcher, von denen wir noch keine oder doch sehr schlechte Abbildungen besitzen. Kapitel 30: *Mutilla ruffipes*. Die rothfüßige Mutille. In: Mayer, J. (Hrsg.): *Sammlung physikalischer Aufsätze, besonders die Böhmisches Naturgeschichte betreffend, von einer Gesellschaft Böhmischer Naturforscher*. Waltherische Hofbuchhandlung: Dresden 1792. pp. 24-29.

PROCHNOW, O.: Die Lautapparate der Insekten. Internationale Entomologische Zeitschrift (Guben) **1** (19) 133-135, (20) 141-143, (21) 150-152, (22) 157-159, (23) 168, (Beilage zu 23) 169, (24) 173-174, (25) 181-183, (26) 190-191, (27) 198-199, (28) 207-208, (29) 214-215, (30) 221-223, (31) 229-231, (32) 237-239, (33) 245-247, (34) 253-255, (35) 261-264, (36) 269-271, (37) 277-279, (38) 285-287, (39) 293-296 (1907), (40) 301-304, (Beilage zu 40) 305, (42) 317-318, (44) 333-334, (45) 341, (46) 349-350, (47) 357-358, (48) 368, (Beilage zu 48) 369-370, (49) 373-375, (50) 377-379, (51) 386-387 (1908).

PUNZO, F.: Comparative analysis of the feeding habits of two species of Arizona blind snakes, *Leptotyphlops h. humilis* and *Leptotyphlops d. dulcis*. Journal of Herpetology **8** (2) 153-156 (1974).

QUICKE, D. L. J.: Parasitic wasps. Chapman & Hall: London 1997. pp. 211, 275, 282.

RANDALL, R.B.: Frequency analysis (3rd ed.). Brüel & Kjør: Nærum 1987.

RÄSÄNEN, V.: Stridulationsapparate bei Ameisen. Acta societatis pro fauna et flora Fennica (Helsingfors) **40** (8) 1-19 (1915).

[RASNICYN, A. P.] Расницын, А. П.: Высшие перепончатокрылые мезозоя [Hymenoptera Apocrita des Mesozoikums]. Академия Наук СССР, Труды Палеонтологического Института [Akademija Nauk SSSR, Trudy Paleontologičeskogo Instituta (Moskau)] **147** 1-140 (1975).

[RASNICYN, A. P.] Расницын, А. П.: Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых [Ursprung und Evolution der Hymenoptera]. Академия Наук СССР, Труды Палеонтологического Института [Akademija Nauk SSSR, Trudy Paleontologičeskogo Instituta (Moskau)] **174** 1-191 (1980).

RASNITSYN, A. P.: The higher-level phylogeny of the Hymenoptera: Paleontological evidence. In: Ronquist, F. & Svensson, B. W.: Phylogeny of the Hymenoptera: The State of the Art (International Symposium) (in preparation) 1998.

RATHMAYER, W.: Venoms of the Sphecidae, Pompilidae, Mutillidae, and Bethyidae. Chapter 22. In: Bettini, S. (ed.): Arthropod venoms (Handbuch der experimentellen Pharmakologie/New Series Vol. 48). Springer: Berlin 1978. pp. 661-690.

REICH, G. C.: Ueber die in Frankreich entdeckten Afterbienenarten (Mutillae), vom Abbé Latreille. Magazin des Tierreiches **1** 81-91 (1793).

REID, J. A.: The thorax of the wingless and short-winged hymenoptera. Transactions of the Royal Entomological Society of London **91** (8) 367-446 (1941).

REMYNGTON, C. L.: The relationship of *Dasymutilla permista* Mickel to *Dasymutilla quadriguttata* (Say) and behavior notes on the species. *Annals of the Entomological Society of America* **37** 198-200 (1944).

RICHARDS, O. W.: A long-lived Mutillid (exhibits). *Proceedings of the Entomological Society London* **7** (2) 25 (1932).

RILEY, R. G., SILVERSTEIN, R. M., MOSER, J. C.: Biological responses of *Atta texana* to its alarm pheromone and the enantiomer of the pheromone. *Science* **183** 760-762 (1974).

ROCES, F., MANRIQUE, G.: Different stridulatory vibrations during sexual behaviour and disturbance in the blood-sucking bug *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Insect Physiology* **42** (3) 231-238 (1996).

ROCES, F.; TAUTZ, J.; HÖLLDOBLER, B.: Stridulation in leaf-cutting ants. *Naturwissenschaften* **80** 521-524 (1993).

RONQUIST, F., RASNITSYN, A. P., ROY, A., ERIKSSON, K., LINDGREN, M.: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's 1988 hypothesis on the phylogeny of the Hymenoptera. In: Ronquist, F. & Svensson, B. W.: *Phylogeny of the Hymenoptera: The State of the Art* (International Symposium) (in preparation) 1998.

ROTHSCHILD, M.: Moths and memory. *Endeavour* **13** (1) 15-19 (1989).

ROTHSCHILD, M., MOORE, B. P., BROWN, W. V.: Pyrazines as warning odour components in the Monarch butterfly, *Danaus plexippus*, and in moths of the genera *Zygaena* and *Amata* (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **23** (4) 375-380 (1984).

ROWE, C., GUILFORD, T.: Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays. *Nature* **383** (10) 520-522 (1996).

RUCKERT, A.: A glimpse of the life history of *Mutilla vesta* Cresson. *Entomological News* **14** 75-77 (1903).

SCHMIDT, J. O.: *Dasymutilla occidentalis*: a long-lived aposomatic wasp (Hymenoptera: Mutillidae). *Entomological News* **89** 135-136 (1978).

SCHMIDT, J. O.: Hymenopteran venoms: Striving toward the ultimate defense against vertebrates. In: Evans, D. L., Schmidt, J. O. (eds.): *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. (Sunny Series in Animal Behavior No. 3). State University of New York Press: Albany 1990. pp. 387-419.

SCHMIDT, J. O.; BLUM, M. S.: Adaptions and responses of *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera, Mutillidae) to predators. *Entomologica Experimentalis et Applicata* **21** 99-111 (1977).

- SCHMIDT, J. O., BLUM, M. S., OVERAL, W. L.: Comparative lethality of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon* **18** 469-474 (1980).
- SCHMIDT, J. O., BLUM, M. S., OVERAL, W. L.: Comparative enzymology of venoms from stinging Hymenoptera. *Toxicon* **24** (9) 907-921 (1986).
- SCHMIDT, J. O., BUCHMANN, S. L.: Are mutillids scarce (Hymenoptera: Mutillidae). *Pan-Pacific Entomologist* **62** (2) 103-104 (1986).
- SCHMITT, M.: Stridulation devices of leaf beetles (Chrysomelidae) and other Coleoptera. In: Zunino, M., Bellés, X., Blas, M. (eds.): *Advances in Coleopterology*. Asociación Europea de Coleopterología: Barcelona 1992. pp. 263-280.
- SCHMITT, M.: Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). In: Jolivet, P. H., Cox, M. L., Petitpierre, E. (eds.): *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers: Kluwer: Deventer 1994. pp. 319-325.
- SCHMITT, M., TRAUER, D.: Morphological and bioacoustic aspects of stridulation in Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zoologischer Anzeiger* **225** (5/6) 225-240 (1990).
- SCHOLZ, H.: Bienenfeinde. *Deutscher Bienenfreund, Zeitung für die praktische Bienenzucht (Frankenberg)* **15** 173-175 (1879).
- SCHÖNFELD, P.: Ein noch unbekannter Bienenfeind! *Bienenzeitung (Nördlingen)* **34** 145-147 (1878).
- SCHÖNITZER, K., LAWITZKY, G.: A phylogenetic study of the antenna cleaner in Formicidae, Mutillidae, and Tiphidae (Insecta, Hymenoptera). *Zoomorphology* **107** 273-285 (1987).
- SCHWARZL, F. R.: *Polymer-Mechanik*. Springer: Berlin 1990. pp. 123-130.
- SCUDDER, S. H.: Index to the known fossil insects of the world including myriapods and arachnids. *Bulletin of the United States Geological Survey* **71** 1-744 (1891).
- SEXTON, O. J.: Differential predation by the lizard, *Anolis carolinensis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. *Animal Behaviour* **12** (1) 101-110 (1964).
- SEYRIG, A.: Un Mutillide parasite d'un lépidoptère: *Stenomutilla freyi*. *Livre Jubilaire de M. Eugene Louis Bouvier*: Paris 1936. pp. 313-316.
- SHAPPIRIO, D. G.: Observations on the biology of some mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* **42** 162-163 (1947).

SHAPPIRIO, D. G.: Observation on the biology of some Mutillid wasp (Hym.: Mutillidae) - II, with new distributional records. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* **43** 157-159 (1948).

SHELDON, J. K.: Sexual dimorphism in the head structure of Mutillidae (Hymenoptera): a possible behavioral explanation. *Entomological News* **81** (3) 57-61 (1970).

SICHEL, J., RADOSZKOVSKY, O.: Essai d'une monographie des Mutilles de l'ancien continent. *Horae societatis entomologicae rossicae* (St. Petersburg 1870) **6** 139-309 VI-XI (1869).

SIMMONDS, F. J., JORDAN, A. M., TOURÉ, S. M.: Parasitoids. In: Laird, M. (ed.): *Tsetse: The future for biological methods in integrated control*. International Development Research Centre (IDRC-077e): Ottawa 1977a. pp. 62-65.

SIMMONDS, F. J., NOLAN, R. A., BRIGGS, J. D., MYERS, R. F.: Mass production of parasitoids, parasites, and pathogens. In: Laird, M. (ed.): *Tsetse: The future for biological methods in integrated control*. International Development Research Centre (IDRC-077e): Ottawa 1977b. pp. 149-151.

SINGH, T., SINGH, B.: Comparative morphological studies on the mandibular gland and mandibular groove in apocrita hymenoptera. *Journal of Animal Morphology and Physiology* **29** (1-2) 78-84 (1982).

SMITH, F.: In: *Exhibitions: Hymenoptera*. Proceedings of the Entomological Society London 1876. p. XXVII (1876).

SMOLANOFF, J., KLUGE, A. F., MEINWALD, J., MCPHAIL, A., MILLER, R. W., HICKS, K., EISNER, T.: Polyzonamine: a novel terpenoid insect repellent produced by a millipede. *Science* **188** 734-736 (1975).

SNODGRASS, R. E.: *Anatomy and physiology of the honeybee*. McGraw-Hill: New York 1925.

SNODGRASS, R. E.: Morphology of the insect abdomen. Part I: General structure of the abdomen and its appendages. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **85** (6) 1-128 (1931).

SNODGRASS, R. E.: *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill: New York 1935.

SNODGRASS, R. E.: The skeleto-muscular mechanisms of the honey bee. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **103** (2) (1942).

SORG, M.: Zur Phylogenie und Systematik der Bethyridae (Insecta: Hymenoptera, Chrysoidea). *Sonderveröffentlichungen des Geologischen Instituts der Universität zu Köln* **63** 1-146 (1988).

SPAHR, U.: Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien - Ordnung Hymenoptera. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie) **0** (127) 1-121 (1987).

SPANGLER, H. G.: Vibration aids soil manipulation in Hymenoptera. Journal of the Kansas Entomological Society **46** 157-160 (1973).

SPANGLER, H. G.; MANLEY, D. G.: Sounds associated with the mating behavior of a Mutillid Wasp. Annals of the Entomological Society of America **71** (3) 389-392 (1978).

SPINELLA, A., ALVAREZ, L. A., PASSEGGIO, A., CIMINO, G.: New 3-alkylpyridines from three Mediterranean Cephalaspidean molluscs: structure, ecological role and taxonomic relevance. Tetrahedron **49** (6) 1307-1314 (1993).

STARRETT, A.: Adaptive resemblance: A unifying concept for mimicry and crypsis. Biological Journal of the Linnean Society **48** (4) 299-317 (1993).

STEGHAUS-KOVÁČ, S., MASCHWITZ, U., ATTYGALLE, A. B., FRIGHETTO, R. T. S., FRIGHETTO, N., VOSTROWSKY, O., BESTMANN, H. J.: Trail-following responses of *Leptogenys diminuta* to stereoisomers of 4-methyl-3-heptanol. Experientia (Basel) **48** (7) 690-694 (1992).

STORCH, H.: Was der Imker schon an der Flugöffnung und an der Fensterwabe erkennen muß. Aussig (Böhmen) 1932. pp. 148, 149.

SUDHEENDRAKUMAR, V. V.; NARENDRAN, T. C.: Biology of the immature stages of *Chalybion bengalese* (DAHLBOM) (Hymenoptera, Sphecidae). Entomon **14** (3-4) 177-181 (1989).

SWIGAR, A. A., SILVERSTEIN, R. M.: Monoterpenes. infrared, mass, ¹H NMR, and ¹³NMR spectra, and Kováts indices. Aldrich: Milwaukee 1981.

SWINTON, A. H.: On the stridulation of some Hemiptera, Hymenoptera, and Coleoptera. The Entomologist's Monthly Magazine **15** (1) 117-118 (1878).

TASCHENBERG, O.: Einige Bemerkungen zur Deutung gewisser Spinnentiere, die in den Schriften des Altertums vorkommen. Ein Beitrag zur Geschichte der Zoologie. Zoologische Annalen, Zeitschrift für Geschichte der Zoologie **2** (4) 243 (1908).

TAUTZ, J., ROCES, F., HÖLLDOBLER, B.: Use of a sound-based vibratome be leaf-cutting ants. Science **267** 84-87 (1995).

TECLE, B., SUN, C.-M., BROPHY, J. J., TOIA, R. F.: Novel pyrazines from the head of Australian ponerine ant *Rhytidoponera metallica*. Journal of Chemical Ecology **13** (8) 1811-1822 (1987).

TEMBROCK, G.: Biokommunikation, Informationsübertragung im biologischen Bereich. Teile II. Akademie-Verlag: Berlin 1971. p. 197.

TENGÖ, J., BERGSTRÖM, G., BORG-KARLSON, A.-K., GROTH, I., FRANCKE, W.: Volatile compounds from cephalic secretions of females in two cleptoparasite bee genera, *Epeolus* (Hym., Anthophoridae) and *Coelioxys* (Hym., Megachilidae). *Zeitschrift für Naturforschung* **37C** 376-380 (1982).

TERENT'EV, P. B., MODYANOVA, L. V., KOST, A. N., NAZAROVA, T. N.: Synthesis, properties, and biological action of 5-isoalkylpicolinic acids (Translated from *Khimiya Geterotsiklicheskikh Soedinenii* 12 1666-1670 (1973)). *The Chemistry of Heterocyclic Compounds/Akademija nauk Latvijas SSR* 9, Plenum Publishing Corporation: New York 1975. pp. 1507-1511.

THOMPSON, W. R.: A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Sec. 1, part. 4: Parasites of the Hymenoptera, Isopoda and Isoptera. 2nd edition. The Commonwealth Bureau of Biological Control: Ottawa 1950.

TORO, H., ELÓRTEGUI, S., CHIAPPA, E.: Compartimento de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae), III Parte: Depredación por lagartos (Iguanidae). *Acta Entomológica Chilena* **20** 7-11 (1996).

TOWNES, H.: A revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* **15** (1) 1-34 (1977).

TSCHUCH, G.: Sound production in Mutillid Wasps. *Bioacoustics* **5** (1) 123-129 (1993).

TSCHUCH, G.: Stridulationsorgane der Mutilliden (Hymenoptera). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* **9** 427-429 (1994).

TURNER, R. E.: On Mutillidae parasitic on *Glossina morsitans*. *Bulletin of Entomological Research* **7** 93-95 (1916).

TURNER, R. E.: On a new Mutillid parasite of *Glossina morsitans*. *Bulletin of Entomological Research* **10** 327-328 (1920).

URBANCZYK, G. W.: Fine structure and properties of filaments prepared from chitin derivatives. In: Goosen, M. F. A. (ed.): *Application of chitin and chitosan*. Technomic Publishing: Lancaster 1997. pp. 281-296.

URBANCZYK, G., LIPP-SYMONOWICZ, B., SZOSLAND, I., JEZIORNY, A., URBANIAK-DOMAGALA, W., DORAU, K., WRZOSEK, H., SZTAJNOWSKI, S., KOWALSKA, S., SZTAJNERT, E.: Chitin filaments from dibutrylchitin precursor: fine structure and physical and physicochemical properties. *Journal of Applied Polymer Science* **65** (4) 807-819 (1997).

VITT, L. J., COOPER, W. E. JR.: Feeding responses of skinks (*Eumeces laticeps*) to velvet ants (*Dasymutilla occidentalis*). *Journal of Herpetology* **22** (4) 485-488 (1988).

VÖLKL, W., HÜBNER, G., DETTNER, K.: Interactions between *Alloxysta brevis* (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae) and honeydew-collecting ants: how an aphid hyperparasitoid overcomes ant aggression by chemical defense. *Journal of Chemical Ecology* **20** (11) 2901-2915 (1994).

WADE, T.: Russian entomological dictionary. Bristol Classic Press: London 1996. p. 133-134.

WADHAMS, L. J., ANGST, M. E., BLIGHT, M. M.: Responses of the olfactory receptors of *Scolytus scolytus* (F.) (Coleoptera: Scolytidae) to the stereoisomers of 4-methyl-3-heptanol. *Journal of Chemical Ecology* **8** (2) 477-492 (1982).

WALTER, S.: Erstnachweis von *Myrmilla calva* (Villers, 1789) für Ostdeutschland (Hymenoptera, Mutillidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* **38** (1) 55-56 (1994).

WALTHER, J. R.: Vergleichende morphologische Betrachtungen der antennalen Sinnesfelder einiger ausgewählter Aculeaten (Insecta, Hymenoptera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **17** 30-56 (1979).

WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. Gustav Fischer: Jena 1966.

WEBER, N. A.: A new american Myrmosid (Hymenoptera, Myrmosidae). *Psyche* **41** 57-59 (1934).

WEBER, N. A.: The food of the Giant Toad, *Bufo marinus* (L.), in Trinidad and British Guiana with special reference to the ants. *Annals of the Entomological Society of America* **31** 499-503 (1938).

WESTRING, N.: Bidrag till Historien om Insekternes stridulationsorganer (Schiødte, J. E.: Forhandlingar i det skandinaviske entomologiske Selskab). *Naturhistorisk Tidsskrift (Kjøbenhavn)* **1** (2) 57-70 (1845).

WESTRING, N.: Bidrag till Historien om Insekternes Stridulations-Organer (Fortsättning). *Naturhistorisk Tidsskrift (Kjøbenhavn)* **2** (3) 334-336 (1846), (4) 337-345 (1847).

WESTRING, N.: Beskrifning på stridulations-organer hos släktena *Pachycornis* Burm. och *Scutellera* Lamarck, af Insektsordningen Hemiptera, jemte öfversigt af alla de hittills bekanta olika sätten för sådana ljuds framalstrande bland andra insekter. Göteborgs Kungliga Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälle Handlingar Ny Tidsskrift **4** 45-57 (1858).

WHEELER, G. C.: A mutillid mimic of an ant (Hymenoptera: Mutillidae and Formicidae). *Entomological News* **94** (4) 143-144 (1983).

WHEELER, J. W., AVERY, J., OLUBAJO, O., SHAMIM, M. T., STORM, C. B., DUFFIELD, R. M.: Alkylpyrazines from Hymenoptera. Isolation, identification and synthesis of 5-methyl-3-n-

propyl-2-(1-butenyl)pyrazine from *Aphaenogaster* ants (Formicidae). *Tetrahedron* **38** (13) 1939-1949 (1982).

WHEELER, J. W., BLUM, S. M.: Alkylpyrazine alarm pheromones in ponerine ants. *Science* **182** 501-503 (1973).

WHEELER, W. M.: A gynandromorphous Mutillid. *Psyche* **17** 186-190 (1910).

WHELDEN, R. M.: Notes on the anatomy of *Rhytidoponera convexa* Mayr ("violacea" Forel) (Hymenoptera, Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* **50** 271-282 (1956).

WHELDEN, R. M.: The anatomy of *Rhytidoponera metallica* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* **53** 793-808 (1960).

WHITMAN, D. W., BLUM, M. S., ALSOP, D. W.: Allomones: Chemicals for defense. In: Evans, D. L., Schmidt, J. O. (eds.): *Insect defenses: Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. (Sunny series in animal behavior 3). State University of New York Press: Albany 1990.

WIGGLESWORTH, V. B.: *The principles of insect physiology*. Methuen: London 1939.

WOOLFSON, A., ROTHSCHILD, M.: Speculating about pyrazines. *Proceedings of the Royal Society of London (Series B Biological Sciences)* **242** 113-119 (1990).

YANEGA, D.: Arboreal, ant-mimicking Mutillid wasps, *Pappognatha*; parasites of neotropical *Euglossa* (Hymenoptera: Mutillidae and Apidae). *Biotropica* **26** (4) 465-468 (1994).

ZACHARIASSEN, K. E., ANDERSEN, J., KAMAU, J. M. Z., MALOY, G. M. O.: Water loss in insects from arid and humid habitats in East Africa. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **85** (2) 81-93 (1988).

ZILLI, A.: Note su un imenottero parassita di lepidotteri adulti. *Bollettino Associazione Romana Entomologia* **36** (1981) 61-63 (1983).

10. Abkürzungen und Formelzeichen

Formelzeichen [Maßeinheit]

α	Parameter in der AOK-TFR
ϵ	Dehnung [1]
ϵ_b	Bruchdehnung [1]
ϵ_s	Streckgrenze [1]
θ	Kreisfrequenz (alternative Variable) [s^{-1}]
λ	Wellenlänge ($c \cdot f^{-1}$) [m]
ρ	Dichte (Luft etwa $1,3 \text{ kg m}^{-3}$) [kg m^{-3}]
σ	mechanische Zugspannung [N m^{-2}]
$\sigma(\psi)$	Hilfsfunktion in der AOK-TFR
τ	Zeitverschiebung, Queffrenzy [s]
$\phi(\theta, \tau)$	Kernfunktion
ψ	maßeinheitslose Variable
ω	Kreisfrequenz ($2\pi f$) [s^{-1}]
a_n	Faktor im Linienspektrum zur n-ten Harmonischen
A	Fläche [m^2]
c	Schallgeschwindigkeit (Luft etwa 340 m s^{-1}) [m s^{-1}]
C(τ)	Cepstrum
C(t, ω)	Cohens allgemeine Frequenzabbildung
E	Elastizitätsmodul [N m^{-2}]
f	Frequenz [Hz]
h(t)	Fensterfunktion
J	Schallintensität [W m^{-2}]
J_0	Bezugsschallintensität ($10^{-12} \text{ W m}^{-2}$) [W m^{-2}]
$J_1(x)$	Besselsche Funktion erster Art erster Ordnung
k	Wellenzahl ($\omega \cdot c^{-1}$) [m^{-1}]
L	absoluter Schalldruckpegel ($10 \lg (J/J_0)$) [dB]
n	Laufvariable, ganzzahlig
P	Schalleistung [W]
P(ω)	Leistungsspektrum
P(t, ω)	Spektrogrammfunktion, Sonagrammfunktion
R	Radius [m]
R(τ)	Autokorrelationsfunktion
s(t)	Zeitfunktion, unter Umständen komplex
$s^*(t)$	Zeitfunktion, zu s(t) konjugiert komplex
S(ω)	Spektrum
t	Zeit [s]
t_b	Pulsbreite des Rechteckpulses [s]
T	Periode (f^{-1}) [s]
u	Zeit (alternative Variable) [s]

$v(t)$	Geschwindigkeit [m s^{-1}]
v_0	Geschwindigkeitsamplitude des Rechetckpulses [m s^{-1}]
v_{eff}	Effektivgeschwindigkeit (Quadratwurzel aus dem Integral über v^2) [m s^{-1}]
w_r	Schallstrahlungsresistenz [kg s^{-1} , $\text{W s}^2 \text{m}^{-2}$]
$W(t, \omega)$	Wigner-Verteilung

Abkürzungen

AOK	Adapted Optimal Kernel (Angepaßter optimaler Kern)
ATRAC	Adaptive Transform Acoustic Coding
CD	Compact Disk
CP	Critical Point
DFT	Discrete Fourier Transform
FFT	Fast Fourier Transform
FTP	File Transfer Protocol
GC	Gas Chromatograph
MD	Minidisk
MS	Mass Spectrometer
NIST	National Institute of Standards and Technology
TFR	Time-Frequency Representation (Zeit-Frequenz-Abbildung)
TGA	Targa (File-Format für Rasterbilder)
WAV	Wave (Windows-File-Format für Schall)

Lebenslauf

- 4.04.1957 geboren in Räckelwitz (Kreis Kamenz) als einziges Kind des Orthopädiemechanikers Jürgen Tschuch (geb. 1931) und der Fachverkäuferin Gerda geb. Höft (geb. 1929)
- 1.09.1963 - 31.08.1975 Allgemeinbildende Schule, ab 9. Klasse Erweiterte Oberschule "Lessingschule" in Kamenz (Sachsen); Abschluß mit dem Abitur
- 1.09.1975 - 31.07.1980 Studium der Physik an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
- 28.8.1980 Diplomphysiker, Thema der Diplomarbeit: "Bau und Erprobung eines Speicherdigitalvoltmeters"
- 1.08.1980 - 31.12.1981 befristeter Assistent an der Sektion Physik der Uni Halle, Wissenschaftsbereich 4: "Thermoelektrische Halbleiter"
- 31.10.1981 Heirat mit Christine Große (geb. 1953)
- 1.01.1982 - 31.08.1985 Entwicklungsingenieur an der Sektion Physik der Uni Halle, Wissenschaftsbereich 2: "Ferroelektrische Funktionskeramiken"
- 19.07.1985 Dr. rer. nat. auf dem Gebiet der Tierphysiologie, Thema der Dissertation: "Untersuchungen zur akustischen Kommunikation bei *Gryllus bimaculatus* De Geer (Orthoptera)"
- 20.08.1985 Geburt unserer Tochter Claudia
- 1.09.1985 - 30.09.1986 unbefristeter Assistent an der Sektion Physik der Uni Halle, "Ferroelektrische Funktionskeramiken"
- 1.10.1986 - jetzt wissenschaftlicher Mitarbeiter, Sektion Biowissenschaften, Wissenschaftsbereich Zoologie (jetzt Fachbereich Biologie, Institut für Zoologie)
- 28.08.1987 Geburt unseres Sohnes Matthias

Gunther Tschuch

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, daß ich die Habilitationsschrift selbständig und ohne fremde Hilfe verfaßt, andere als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Gunther Tschuch