

### 3 Systematische Verbreitung des Brutpflege- und Aggregationsverhaltens südostasiatischer Membracidae

#### 3.1 Einleitung

Ziel dieses Kapitels ist zu zeigen, welche Membraciden-Arten Malaysias vermutlich oder sicher subsozial sind und welche Arten in Aggregationen zusammenleben. Die überwiegende Mehrheit der Nachweise von Subsozialverhalten der Membraciden stammt von den neuweltlichen Unterfamilien sowie von den neuweltlichen Vertretern der Centrotinae (s. Übersicht in Wood 1993). Innerhalb der beiden altweltlichen Unterfamilien Oxyrhachinae und Centrotinae gab es bisher nur von zwei Arten zuverlässige Berichte über Brutpflege. Bei *Oxyrhachis taranda* (Singh und Sharma 1980) und *Gigantorhabdus enderleini* (Ushijima und Nagai 1979, Stegmann, et al. 1998) wurde beobachtet, dass Weibchen etwa bis zum Schlupf der Larven auf ihrem Gelege sitzen. Berichte über zwei weitere Brutpflege treibende Centrotinae sind umstritten (Lamborn 1914, Kitching 1974).

Ähnliches gilt für den Kenntnisstand zum Aggregationsverhalten. Über das Aggregationsverhalten neuweltlicher Arten gibt es mehrere Untersuchungen (s. Überblick in Wood 1993), wonach in groben Zügen folgende Kategorien unterschieden werden können: Der Großteil der Arten lebt solitär als Larven und Imagines (alle Tribus der Darninae; die meisten Tribus der Nessorhininae, Centrotinae, Stegaspidae und Heterotinae). Daneben gibt es subaggregierende Arten: bei ihnen teilen sich die Nachkommen eines Weibchen in mehrere kleine Gruppen auf (definiert nach Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Aggregierende Arten können sich in bis zu mehrere hundert Individuen umfassende Gruppen zusammenschließen. Je nach Art bestehen diese Gruppen aus den Nachkommen eines oder mehrerer Weibchen. Gruppen aus mehreren Arten sind von der Neotropis bekannt (Wood 1993).

Die 30 Arten umfassende Studie von Ananthasubramanian und Ananthakrishnan (1975b) über die Membraciden Indiens zeigt indes, dass allein in der Unterfamilie Centrotinae das ganze, von der Neuen Welt bekannte Spektrum des Aggregationsverhaltens vorkommt: solitäre Arten (z.B. in den Gattung *Gargara*), subaggregierende Arten (*Leptocentrus*), aggregierende Arten (*Gargara*) sowie solche Arten, deren Lebensweise sich zwischen Larvenstadien und Imaginalstadium unterscheidet. Über die Membraciden Afrikas gibt es eine summarische Bemerkung, derzufolge es unter ihnen sowohl solitäre wie auch aggregierende Arten gibt (Capener 1962). Diese Ergebnisse lassen auch für die südostasiatische Fauna eine entsprechende Vielzahl an aggregierenden/solitären Lebensweisen erwarten.

## 3.2 Methode

Während vier Aufenthalten in Malaysia wurden Membraciden durch visuelles Absuchen der Vegetation nach Imagines, Larven und Ameisen gesammelt (Orte und Zeiten s. 2.1). Pro Membraciden-Morphospecies und Wirtspflanze wurden einige Exemplare zur späteren Bestimmung in 75 %igem Ethanol konserviert. Als *Brut pflegend* galten Arten, deren Weibchen auf Gelegen gefunden wurden, ohne dass sie zugleich Eier legten. Wenn nicht anders angegeben, wurden die Weibchen für mindestens fünf aufeinander folgende Tage auf ihrem Gelege gesichtet. Außerdem wurde die Anzahl gefundener Imagines und Larven gezählt bzw. geschätzt sowie ihr Aggregationsverhalten in drei Kategorien eingeteilt. Als *aggregierend* galten Arten, wenn ihre Larven/Imagines in jeweils einer Gruppe gefunden wurden oder wenn ihre Auflösung in mehrere Gruppen oder Einzelindividuen auf unmittelbar vorangehende, externe Störungen zurückgeführt werden konnte. Waren die Larven/Imagines einer Morphospecies immer über mindestens zwei Blattachsen oder Internodien eines Zweiges verteilt, und bildeten sie dabei Gruppen von mindestens zwei Individuen, dann galten die jeweiligen Arten als *subaggregierend* (definiert nach Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Wurden die Larven/Imagines nie in Gruppen beobachtet, dann galten die jeweiligen Arten als *solitär*. Die Gesamtzahl gefundener Larven wird als Maß für die Zuverlässigkeit der Kategorisierungen mit angegeben.

Die Morphospecies wurden von mir anhand der Sammlung des Natural History Museums London identifiziert (März 1999). Da von keiner Gattung alle Typen im Museum vorhanden waren, wurden Artidentifikationen nur in den wenigen Fällen sehr großer Übereinstimmung mit einem Typus vorgenommen. Belegexemplare aller Arten wurden im Natural History Museum mit der Referenznummer 2000-86 deponiert. Duplikate der individuenreichen Arten befinden sich in der Tiersammlung des Biozentrums der Universität Würzburg.

## 3.3 Ergebnis

### 3.3.1 Brutpflege

Weibchen aller gefundenen *Pyrgauchenia*-Arten saßen auf ihrem Gelege während des Beobachtungszeitraums von mindestens 5 Tagen (Tab. 2). Diese „Gelegebewachung“ kam auch bei allen gefundenen Arten vor, die zu anderen Gattungen des Tribus Hypsaucheniini gehören (*Gigantorhabdus*, *Pyrgonota*, *Hybandoides*). Außerdem gab es Gelegebewachung bei zwei Arten der Tribus Centrochaesini (*Centrochaes ?horrifica*) und Ebhuloidesini (*Ebhul near notatum* 2). Die Arten *Pyrgauchenia colorata*, *P. ?brevinota*, *P. biuni*, *Pyrgauchenia* sp. sowie *Pyrgonota* sp. wurden, mangels weiterer Beobachtungsmöglichkeiten, nur an jeweils einem Tag auf Gelegen gesichtet.

Tab. 2: Brutpflege und Larvenaggregationen der in Malaysia gefundenen Membraciden (Centrotinae). Die Zuordnung der Arten beruht auf den insgesamt gefundenen Weibchen, Larven bzw. Imagines (inkl. Weibchen). Eine Kategorisierung der Larven wurde nur vorgenommen, wenn mindestens 5 Individuen gefunden worden waren. N – nein, J – ja; A – aggregierend, S – solitär, SU – subaggregierend.

Tribus	Art	Brutpflege	Aggregation (Larven)	gefundene Weibchen	gefundene Larven	gefundene Imagines (inkl. Weibchen)
Uroxiphini	<i>Dingkana</i> sp. 1	N	?	mind 7	0	mind 10
Leptocentrini	<i>Leptocentrus</i> sp. 2	N	?	1	0	1
	<i>Leptocentrus</i> ? <i>jacobsoni</i> 1	N	?	4	0	5
	<i>Leptocentrus</i> ? <i>jacobsoni</i> 2	?	?	0	0	1
	<i>Leptocentrus</i> ? <i>jacobsoni</i> 3	?	?	0	0	1
	<i>Leptocentrus</i> sp. 6	N	?	1	0	2
	<i>Leptocentrus</i> ? <i>jacobsoni</i> 4	N	SU	mind 19	mind. 7	mind 27
	<i>Leptocentrus</i> sp. 11	N	?	1	3	1
	<i>Telingana</i> near <i>capistrata</i>	N	?	1	0	1
	<i>Telingana</i> sp. 1	N	?	2	0	2
	<i>Telingana</i> sp. 2	N	?	6	mind. 2	9
	<i>Telingana</i> sp. 3	N	?	mind 15	0	mind 15
	<i>Telingana</i> sp. 4	N	?	mind 8	0	mind 8
	<i>Telingana</i> sp. 5	N	?	1	0	1
	<i>Centrotypus</i> ? <i>belus</i>	N	?	1	0	1
	<i>Centrotypus</i> near <i>latimargo</i>	?	?	0	0	1
	<i>Maguva</i> near <i>cornuta</i>	N	?	mind 3	mind. 2	mind 4
	<i>Maguva</i> <i>cornuta</i>	N	?	1	0	1
	<i>Maguva</i> near <i>brunnea</i>	?	?	0	0	1
	<i>Centrotypus</i> <i>laticornis</i>	N	?	1	0	1
	<i>Centrotypus</i> sp. 2	N	?	mind 6	mind 3	mind 11
	<i>Centrotypus</i> sp. 3	N	?	mind 12	0	mind 16
	<i>Centrotypus</i> ? <i>pactolus</i>	N	?	1	0	1
	<i>Centrotypus</i> sp. 4	N	?	1	0	1
	<i>Centrotypus</i> ? <i>taurus</i>	N	?	1	0	1
Centrocharesini	<i>Centrochares</i> ? <i>horrifica</i>	J	A	15	38	mind 16
Micreunini	<i>Micreune</i> <i>formidanda</i>	N	?	1	0	4
	<i>Leptobelus</i> <i>dama</i>	N	S	mind 6	mind. 5	mind 13
Centrotini	<i>Otaris</i> <i>truncaticornis</i>	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 1	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 2	N	?	2	3	5
	<i>Tricentrus</i> sp. 3	N	?	3	0	3
	<i>Tricentrus</i> sp. 4	N	?	1	0	2
	<i>Tricentrus</i> sp. 5	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 6	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 7	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> <i>nigrofrontis</i>	N	SU	mind 19	mind 42	mind 25
	<i>Tricentrus</i> ? <i>pilosus</i>	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 10	N	?	2	0	2
	<i>Tricentrus</i> near <i>nigrofrontis</i> 1	N	?	1	1	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 12	N	?	4	0	5
	<i>Tricentrus</i> sp. 13	N	S	11	5	12
	<i>Tricentrus</i> near <i>nigrofrontis</i> 2	N	?	mind 2	0	mind 1
	<i>Tricentrus</i> near <i>nigrofrontis</i> 3	N	?	3	1	4
	<i>Tricentrus</i> sp. 16	?	?	0	2	2
	<i>Tricentrus</i> sp. 17	?	S	0	5	0
	<i>Tricentrus</i> sp. 18	?	?	0	0	1

Tribus	Art	Brutpflege	Aggregation (Larven)	gefundene Weibchen	gefundene Larven	gefundene Imagines (inkl. Weibchen)
	<i>Tricentrus ?brevis</i>	?	?	0	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 20	N	?	1	0	1
	<i>Tricentrus</i> sp. 21	N	?	1	0	1
Ebhuloidesini	<i>Ebhul ?varium</i>	N	A	mind 10	mind 34	mind 12
	<i>Ebhul</i> near <i>notatum</i> 1	N	?	mind 2	0	mind 4
	<i>Ebhul</i> near <i>notatum</i> 2	J	A	mind 5	mind 75	mind 26
Gargarini	<i>Gargara</i> sp. 1	?	?	0	0	2
	<i>Gargara</i> sp. 2	?	?	0	0	1
	<i>Gargara</i> sp. 3	N	?	5	0	8
	<i>Gargara ?citrea</i>	N	?	mind 4	mind 4	mind 4
	<i>Gargara</i> near <i>citrea</i>	N	?	7	1	8
	<i>Gargara</i> near <i>albolinea</i>	N	?	2	3	9
	<i>Gargara</i> sp. 7	N	?	6	2	7
	<i>Gargara</i> sp. 8	N	?	1	1	3
	<i>Gargara semibrunnea</i>	N	S	1	10	7
	<i>Gargara</i> sp. 10	N	?	2	0	2
	<i>Gargara</i> sp. 11	?	?	0	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 1	N	?	1	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 2	N	?	6	3	11
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 3	N	?	3	0	3
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 4	N	?	mind 1	mind 1	mind 1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 5	N	SU	mind 5	mind 100	mind 12
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 6	N	?	6	0	6
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 7	N	SU	mind 1	mind 10	mind 1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 8	N	?	6	0	6
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 9	N	SU	mind 13	mind 126	mind 52
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 10	N	?	1	2	2
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 11	?	SU	0	mind 56	1
	<i>Centrotoscelus maculipennis</i>	N	?	2	0	3
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 15	N	?	mind 4	0	mind 4
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 16	N	?	2	1	2
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 17	?	?	0	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 18	N	?	1	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 19	N	?	1	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 20	N	?	5	0	6
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 21	N	?	2	0	2
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 22	N	?	1	0	1
	<i>Centrotoscelus</i> sp. 23	N	?	3	0	3
	<i>Sipylus dilatatus</i>	N	?	mind 13	0	mind 19
Hypsaucheniini	<i>Gigantorhabdus enderleini</i>	J	A, SU	mins 53	mind 612	mind 80
	<i>Pyrgauchenia pendleburyi</i>	J	A, SU	mind 44	mind 203	mind 148
	<i>Pyrgauchenia tristaniopsis</i>	J	A, SU	mind 440	mind 4589	mind 851
	<i>Pyrgauchenia colorata</i>	J	A, SU	mind 9	mind 2	mind 24
	<i>Pyrgauchenia ?brevinota</i>	J	A, SU	mind 14	mind 10	mind 26
	<i>Pyrgauchenia biuni</i>	J	A, SU	mind 10	mind 20	mind 25
	<i>Pyrgauchenia</i> sp.	J	?	1	0	1
	<i>Pyrgonota</i> sp.	?	?	0	0	1
	<i>Pyrgonota ?bulbosa</i>	J	A, SU	mind 33	mind 1060	mind 49
	<i>Hybandoides ?horizontalis</i>	J	A, SU	mind 31	mind 468	mind 125

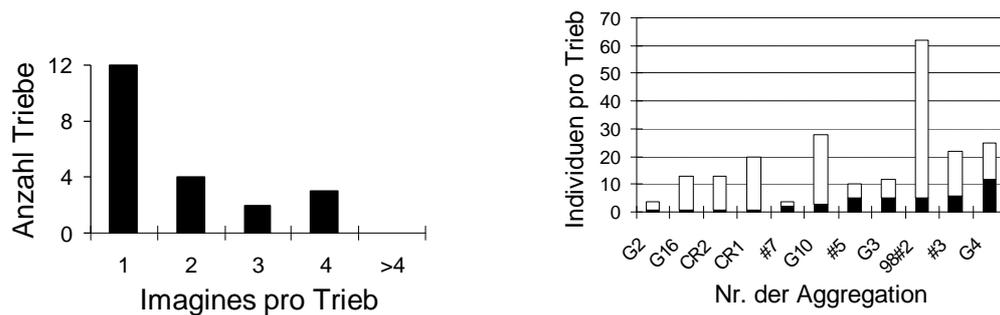


Abb. 2: (links): Anzahl Imagines auf Trieben, auf denen nur Imagines gefunden wurden (Jahre 1996-1998).

Abb. 3 (rechts): Größe solcher *G. enderleini*-Aggregationen, in denen sowohl Imagines (schwarz) als auch Larven (hell) vorkamen (Jahre 1996 – 1998).

Gelegebewachung war die einzig beobachtete Form der Brutpflege. Nie wurden Interaktionen zwischen Weibchen und Larven beobachtet. Wenn Weibchen nach Schlupfbeginn der Erstlarven (LI) auf demselben Zweig verblieben, dann nur direkt auf oder unmittelbar beim Gelege und das nicht länger als bis zum Beginn des zweiten Larvenstadiums. Solche Weibchen flogen oder liefen davon, wenn sie mit einem Stift berührt wurden.

### 3.3.2 Aggregationsverhalten

Als Larven aggregierten alle Arten des Tribus Hypsaucheniini, die beiden *Ebhul*-Arten sowie *Centrochares ?horrifica* (Tab. 2). Die Larven von *C. ?horrifica* wurden immer in einer Gruppe angetroffen, die aus den Nachkommen eines Geleges bestand. Es wurden nie mehrere Gelege dieser Art auf einem Zweig gefunden. Das galt auch für *Ebhul* near *notatum* 2, deren Larven sich aber gelegentlich in mehrere Gruppen aufteilten.

Die Grenze zur subaggregierenden Lebensweise der Larven aller gefundener Arten des Tribus Hypsaucheniini war fließend, da sich die Nachkommen einer Mutter auch gelegentlich in mehrere kleinere Gruppen aufteilten (s.a. 13.1.4). Dies galt besonders für die dritten bis fünften Larvenstadien.

Imagines aller Arten wurden entweder allein oder in Gruppen von nur wenigen Individuen gefunden, so z.B. *Gigantorhabdus enderleini*: 62 % der Triebe (21 von 34) waren ausschließlich von Imagines besucht (Details s. 13.1.4). Auf 57 % (12 von 21) von ihnen befanden sich jeweils nur ein Individuum, auf den übrigen bis zu vier Imagines (Abb. 2). Bei den in Gruppen vorkommenden Imagines aller Arten handelte sich um (1) Individuen kurz nach der Imaginalhäutung (weiches Pronotum und/oder Larven des letzten und/oder vorletzten Stadiums in derselben Gruppe), um (2) präkopulierende Paare (v.a. bei

*Hybandoides*, *Pyrgauchenia*) oder (3) um Gelege bewachende Weibchen (nur Hypsaucheniini, s.a. 5.4, 6.1.3). Wenn z.B. Imagines von *G. enderleini* nicht allein, sondern zusammen mit Larven gefunden wurden (N = 11 Triebe), dann waren es bei Trieben mit mindestens 5 Imagines (N = 5) immer Larven des vierten und/oder fünften Stadiums (Abb. 3). Larven dieser Stadien befanden sich auch auf drei (von 6) Trieben mit weniger als 5 Imagines (Abb. 3). Auf den drei übrigen Trieben waren mehrere Gelege bewachende Weibchen, und die Larven jüngerer Stadien stammten von anderen Gelegen.

Die Larven von *Leptocentrus ?jacobsoni* 4, *Tricentrus nigrofrontis* sowie die Larven aller auswertbaren Arten aus der Gattung *Centrotoscelus* wurden stets nur in mehreren kleinen Gruppen, also subaggregierend, gefunden (Tab. 2).

*Gargara semibrunnea*, *Leptobelus dama* und zwei *Tricentrus* spp. lebten als Larven (und als Imagines) solitär (Tab. 2).

### 3.4 Diskussion

#### 3.4.1 Brutpflege

Für insgesamt 11 Arten aus den Tribus Centrocharesini, Ebhuloidesini und Hypsaucheniini konnte das Vorkommen mütterlicher Brutpflege nachgewiesen werden. Bei allen diesen Arten bewachten die Weibchen das Gelege, indem sie direkt auf ihm saßen und sich mit den Tarsen an oder jenseits der Gelegeränder festhielten (s.a. Stegmann und Linsenmair, in prep., u.a. zu *Pyrgonota ?bulbosa*). Andere Formen der Brutpflege, z.B. das Verteidigen der Larven gegen Prädatoren (Wood 1993), wurden nicht gefunden.

Vier der sechs *Pyrgauchenia*-Arten und eine *Pyrgonota*-Art konnten mangels weiterer Kontrollgelegenheiten nur an einem Tag auf ihren Gelegen beobachtet werden. Es ist unwahrscheinlich, dass die Weibchen dieser Arten nur deshalb auf den Gelegen saßen, weil sie die Oviposition noch nicht abgeschlossen hatten. Ihr Sitzverhalten auf den Gelegen unterschied sich nicht erkennbar von dem der mehrere Tage lang beobachteten Arten, und keines der Individuen wurde bei der Oviposition gefunden.

Als subsozial unter den altweltlichen Membraciden galten bisher nur *Oxyrhachis taranda* (Singh und Sharma 1980) und *Gigantorhabdus enderleini* (Ushijima und Nagai 1979, Stegmann, et al. 1998). Lamborns Beobachtungen an *Leptocentrus altifrons* wurden ebenfalls als Nachweis von Brutpflege gedeutet (Hinton 1977, Wood 1993). Er erwähnte ein Assoziationsverhalten der Weibchen dieser Art mit ihren Gelegen während, aber nicht nach der Oviposition (Lamborn 1914). Dass er unter Oviposition tatsächlich nur den Akt der

Eiablage verstand – und nicht etwa jede Art räumlicher Nähe zu einem Gelege - geht aus seiner genauen Zeitangabe der Ovipositionsdauer (nämlich 36 – 48 Stunden) hervor (Lamborn 1914). Von einer vierten Art schließlich, *Sextus virescens*, wurde unter Hinweis auf Kitching (1974) behauptet, dass sie Brutpflege betreibe (Hinton 1977, Wood 1993). Aber in der entsprechenden Arbeit gibt es zu diesem Thema keine Aussagen (Kitching 1974).

Unter den in Malaysia beobachteten Centrotinae könnten weitere Gelege bewachende Arten sein, weil „nicht subsoziale“ Arten allein auf negativer Evidenz beruhen: ihre Weibchen wurden zwar nicht auf Gelegen gefunden, aber es wurde auch nicht das die Gelegebewachung ausschließende Gegenteil, die verstreute Ablage einzelner Eier, beobachtet. Allerdings ist zu erwarten, dass die Wahrscheinlichkeit, Gelege bewachende Weibchen zu finden, mit der Anzahl insgesamt gefundener Weibchen zunimmt. Von einigen subsozialen Arten wurden nie mehr als zehn Weibchen gefunden (z.B. *Pyrgauchenia* sp, *Ebhul near notatum* 2), und bei den meisten Hypsaucheniini (mit den großen Individuenzahlen in Tab. 2) waren es die Gelege bewachenden Weibchen, die als erste Individuen der jeweiligen Art angetroffen und erst daraufhin intensiv gesucht wurden. Bei Arten wie *Leptocentrus ?jacobsoni* 4 und *Tricentrus nigrofrontis*, von denen jeweils mehr als zehn Weibchen (oft in verschiedenen Lokalitäten) gefunden wurden, hätte also tatsächlich bestehende Brutpflege auch entdeckt werden sollen. Von diesen und anderen Arten (Tab. 2) darf deshalb mit einer gewissen Plausibilität angenommen werden, dass sie tatsächlich nicht subsozial sind.

### 3.4.2 Aggregationsverhalten

Wie bei den meisten neuweltlichen Tribus (Wood 1993), gründet die Feststellung einer solitären Lebensweise der hier gefundenen malaysischen Arten auf negativer Evidenz, insofern die Larven nie in Gruppen, sondern einzeln angetroffen wurden. Aussagen zur solitären Lebensweise einiger Membraciden Malaysias sind also nur unter diesem Vorbehalt möglich. Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, dass aggregierende Arten nur von einer oder von wenigen Gruppen bekannt sein könnten, die zuvor gestört wurden, deshalb auseinander liefen und darum zu Unrecht als subaggregierend klassifiziert wurden. Dieser Mangel kann gegenwärtig nur durch die Angabe der Stichprobenzahlen (Tab. 2) korrigiert werden.

Trotzdem können die Einteilungen (in aggregierende, subaggregierende und solitäre Lebensweise) als erste Orientierung für zukünftige Arbeiten dienen. Außerdem zeigte sich so, dass die malaysische Fauna ein weites Spektrum larvalen Aggregationsverhaltens abdeckt: Es gibt die Arten mit großen Aggregationen (z.B. *Gigantorhabdus enderleini*), die Arten, deren

Larven in mehreren kleinen Gruppen auftreten (z.B. *Tricentrus nigrofrontis*) und die vermutlich solitären Arten (z.B. *Gargara semibrunnea*). Das Vorkommen sowohl solitärer wie subaggregierender Arten in der Gattung *Leptocentrus* ist auch von der indischen Fauna bekannt (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Sie wurde weder in Malaysia noch in Indien (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b) in Aggregationen gefunden. Während es in Indien neben solitären auch aggregierende *Gargara*-Arten gibt (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b), wurden in Malaysia nur eine solitäre gefunden.