

Om biologien hos bombardérbiller

(Col., Carabidae, Brachinida)

af TERRY L. ERWIN

INDLEDNING

Bombardérbiller kaldes en gruppe slægter inden for løbebillernes familie (Carabidae). Den eneste bombardérbille i Skandinavien er *Brachinus crepitans* L., der i Danmark kun forekommer meget sjældent på Bornholm, hvor den er truffet ved Arnager, Soseodde og Lilleå. I Sverige findes den ret almindelig i de sydlige og mellemste dele, men til dato er denne arts udvikling ikke kendt til trods for, at der er gjort ihærdige forsøg på at klarlægge den. I denne artikel skal beskrives udviklingen hos en nærstående californisk art, *Brachinus pallipes* Erwin, ligesom der også gives oplysninger af interesse om andre arter, hvis udvikling til dels er kendt. Formålet er at give de nordiske coleopterologer nogle facts, som måske kan lede en eller anden til at klarlægge den nordiske arts levevis.

LEVESTED

I modsætning til den nordiske art, der lever på noget tørre, solåbne lokaliteter med kalkrig jordbund, lever de fleste amerikanske bombardérbiller og specielt *B. pallipes*, nær vand, enten på flodbredder opbygget af sand, grus og sten eller i sumpede områder. En undtagelse er den vingede *B. americanus* Dejean, som findes almindeligt i majs- og bomuldsmarker samt på andre dyrkede områder og som regel altid langt fra vand (Erwin, 1970). I Japan findes en anden art af bombardérbiller, *Stenaptinus jessoensis* Morawitz, ofte i rismarker. Den vil blive diskuteret senere.

IMAGINES' FØDEBIOLOGI

De nord- og mellemamerikanske arter er almindeligvis altædende. De lever af døde eller døende insekter, som falder ned fra overhængende træ- og buskvegetation, eller som skylles op langs flodbredder. Holdt i laboratoriet æder *B. pallipes* enhver slags kød, som bliver budt den. Lindroth (pers.

medd.) har holdt *B. crepitans* i ca. 18 måneder på blot vand og brød. De øvrige slægters fødebiologi er ikke kendt.

PARRING

Individerne af *B. pallipes* er natdyr, som de fleste medlemmer af slægten er det. De bliver aktive kort efter skumringen, da de forlader de steder, hvor de har skjult sig dagen igennem. På varme aftener med temperaturer på 19.5° C eller derover flyver de ofte og kommer da til lys. I tiden indtil midnat løber individerne hurtigt omkring langs flodbredderne søgende efter føde. Denne form for aktivitet finder sted i det sene forår og i sommermånederne. I perioden mellem maj og september vil – i det mellemste Californien – billerne stoppe deres fødesøgning omkring midnat, og hannerne begynder derefter at søge efter parringsvillige hunner. De gør det normalt ved at placere sig oppe på en lille sten. Når en anden bombardérbille passerer forbi, bliver hannen straks aktiv og bestiger den passerende bille på normal løbebille-facon, dvs. placerer fortarserne på forbrystet og mellem- og bagtarserne på dækvingerne af det andet dyr samtidig med, at den bearbejder modpartens antenner med sine egne antenner. Hvis den passerende bille viser sig at være en anden han, vil den søgende han straks returnere til den samme sten eller en anden sten tæt ved og der fortsætte sin venten. Den vil normalt finde adskillige hunner i løbet af natten og vil parre sig gentagne gange indtil de tidlige morgentimer, hvorefter den skjuler sig for dagslyset under en sten, et træstykke eller andet. Selve parringen er som det er typisk for løbebiller, måske dog med den forskel, at selve parringsakten er meget kortvarig og normalt kun tager få sekunder. Hunnerne vil normalt parre sig adskillige gange hver nat, og hunnen af *B. pallipes* viser da heller ingen bygningstræk, der kan tjene til opbevaring af sperma; sådanne bygningstræk karakteriserer ellers mange, måske de fleste, løbebiller.

ÆGLÆGNING

Få dage efter, at en hun første gang har parret sig, vil hun begynde at lægge æg i gruset ved flod- eller søbredden. Æglægning og parring vedvarer mindst 2 til 3 uger for det enkelte individ, som normalt vil lægge ca. 100 æg. Lige før æglægningen bliver hunnen meget voldsom i sine bevægelser og løber hurtigt omkring på stenene og grusfladerne. Når hun opdager en plet med lidt mudder, begynder hun at samle en lille mudderbolle på bagkrops-

spidsen. De to sidste bagkropsled fungerer da som en ske. Ved at rokke frem og tilbage med hele kroppen skraber hunnen en lille klump mudder af de våde sten eller af den fugtige bund. Dette arbejde står på i mindst 4 til 5 minutter, indtil hun har nok mudder til at forme en lille bolle på bagkropsspidsen. Hunnen løber så igen hurtigt omkring, og i mellemtiden presses ægget ind i mudderbollen ved hjælp af valvulae og styli omkring hunnens kønsåbning. Mudderbollen med ægget i tørrer i luften, brækker derefter af og falder til jorden. Hele denne proces foregår inden daggry eller i hvert fald inden de tidlige morgentimer. Hunnen lægger flere æg på denne måde i løbet af en nat. Den tid, det tager for hvert ægs lægning, varierer fra art til art. *B. pallipes* behøver kun få sekunder, men *B. mexicanus* Dej. bruger et helt minut. Efter denne æglægningsperiode vil hunnen trække sig tilbage til de samme dagskjulesteder under sten og træstykker, som hannen bruger.

ÆGGETS KLÆKNING

Det sarte æg ligger nu beskyttet af et lag af tørret mudder over hele sin overflade. Omkring en uge efter, at det er lagt, bryder den unge larve ud af ægget, men tidspunktet varierer fra art til art og er også afhængig af temperaturforhold. Den unge larve har ingen torn-lignende »ægtand« på panden, som det er normalt for løbebillelarver, men mandiblerne er stærkt tilspidsede, og larveembryonet ligger på en sådan måde i ægget, at mandiblernes spids bryder igennem ægmembranen på det rette tidspunkt af udviklingen. Samtidig siver noget af æggets vædske ud og opbløder det indtørrede mudder. Larven kæmper sig fri af ægget og mudderet igennem dette blødgjorte område.

LARVESTADIERNE (se fig. 1–4)

Skønt det er lykkedes flere forskere at klække æggene af adskillige arter af bombardérbiller, er det aldrig lykkedes at videreføre udviklingen af de små nyklækkede larver, der altid døde. Grunden hertil er, at de senere larvestadier af bombardérbiller synes at være parasitiske. *B. pallipes* behøver således pupper af visse vandkærer (Hydrophilidae) for at udvikle sig videre. De nyklækkede larver opsøger vandkærernes pupper i gruset og sandet nær vandkanten. En anden art kan også angribe pupper af hvirvlere (Gyrinidae). Disse pupper ligger i små kamre i jordbunden; kamrene dannes af larverne før forpupningen. Den unge bombardérbillelarve har tre dage

til at finde sig en værtspuppe. Hvis det ikke lykkes inden for denne periode, opbruger den sine næringsreserver og omkommer. Måden, hvorpå den unge larve finder sin værtspuppe, er ikke endeligt kendt, men formentlig drejer det sig om en form for kemisk tiltrækning.

Når værtspuppen er fundet, begynder larven (fig. 1) straks at æde af den prosternale del, dvs. området lige under puppehovedet. Dette område har form som en snæver sprække, og larven kiler sig fast herinde. Denne detalje er vigtig, fordi vandkærpuppen kan bevæge sig voldsomt og derved let beskadige eller dræbe den unge bombardérbillelarve, hvis denne ikke var så godt beskyttet. På dette stadium er det også vanskeligt for forskeren at iagttage den lille larve, men dens virksomhed viser sig som en rødfarvning af det angrebne sted på puppen; formentlig skyldes denne farvning et bakterielt angreb under kutikulaen. Det rødfarvede område bliver større og større, eftersom larven æder løs, og 15 timer efter, at angrebet indledtes, er hele puppen rød, mens den oprindeligt var hvid.

Efter at have ædt i ca. 10 timer skifter larven hud for første gang og går over i sit 2. stadium. Hudskiftet sker, uden at larven forlader måltidet, men på dette tidspunkt er larven allerede for stor til at kunne være i den ovennævnte sprække under hovedet. Andet stadium larven er helt ulig første stadium larven. Mens denne er ret lig andre løbebillelarver, har andet stadium larven kortere ben og reducerede munddele, ligesom bagkroppen er let opsvulmet. Andet stadium larven dræber værtspuppen ved sin æden. Denne reagerer altså ikke længere med voldsomme slagbevægelser.

Andet stadium larven skifter hud igen efter yderligere ca. 10 timers forløb, og vi har nu tredje stadium larven (fig. 2). Den æder i et endnu hurtigere tempo, og allerede efter 5–10 timers yderligere ædning sker det næste hudskifte, og med denne fjerde stadium larve er måltidet endt og hele vandkærpuppen fortæret. Larven på dette stadium er endnu mere degenereret end de to foregående stadier og har meget korte ben og stærkt reducerede munddele. Umiddelbart vil man ikke gætte på, at den repræsenterer en løbebillelarve; snarere ligner den en snudebille- eller bilarve. Der sker endnu et hudskifte, men femte stadium larven (fig. 3) optager ikke føde og er nærmest et hvilestadium.

4 til 5 dage senere sker forpupningen, stadig i det kammer, som den uheldige vandkærlarve dannede nogle dage tidligere. Puppen af bombardérbillen (fig. 4) ligger på ryggen i kammeret og er effektivt isoleret fra de våde kammervægge ved hjælp af nogle lange dorsale børster. Betydningen af denne isolering er ukendt, men lignende forhold er kendt fra mange andre løbebiller. Omkring 10 dage senere kommer den voksne bille frem.

Det tager kun nogle få timer at blive fuldt udfarvet, men adskillige dage til uger at blive udhærdet. Den voksne overvintrer og begynder en ny cyklus det følgende forår. Man skal bemærke, at der kun går 36 timer hos

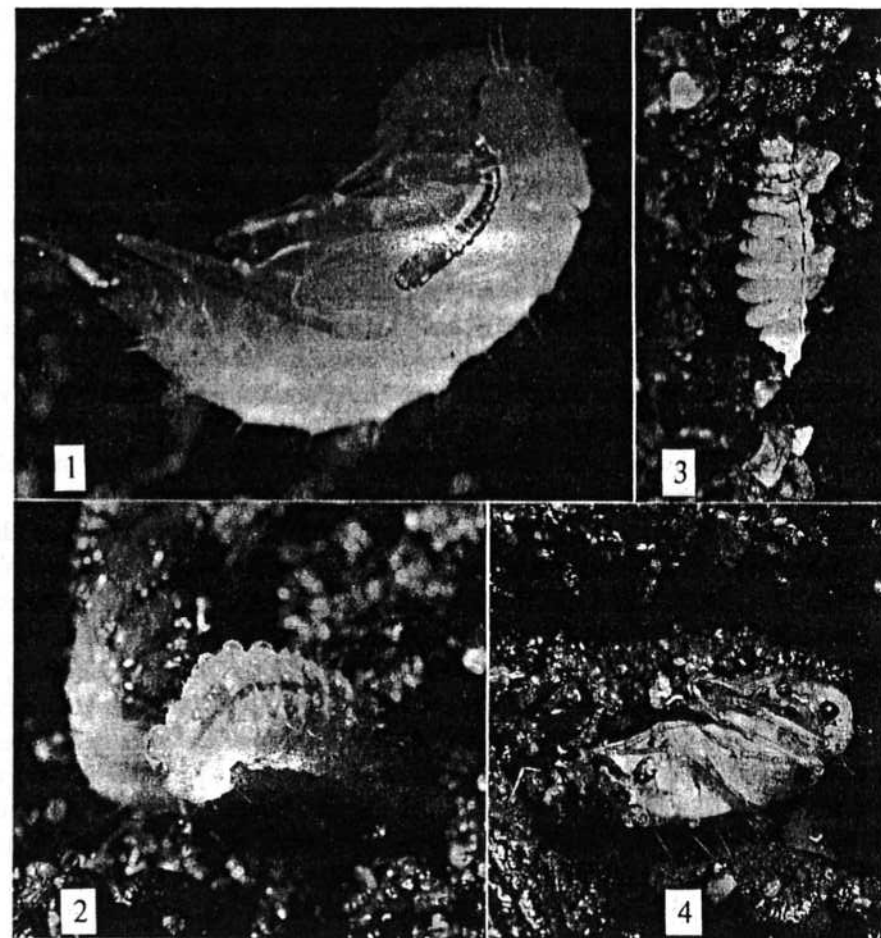


Fig. 1–4. Udviklingsstadier hos bombardérbillen *Brachinus pallidus* Erwin, alle fotos optaget af forf. i august 1965 i Californien.

Fig. 1 viser den lille første stadium larve på en puppe af vandkæren *Tropisternus ellipticus*, der endnu er levende. På fig. 2 æder tredje stadium larven løs af den nu døde vandkærpuppe. Fig. 3 viser den udvoksne femte stadium larve siddende i puppekammeret. Der er kun gået ca. 1½ døgn, siden den spæde larve angreb vandkærpuppen, der er helt fortæret. I fig. 4 ligger puppen af *Brachinus*, hvilende på sine lange rygbørster. På mindre end en uge er vandkærpuppen »forvandlet« til en bombardérbillepuppe.

B. pallidus og *B. mexicanus* fra den spæde larve begynder at æde til larven er fuldvoksen; forskeren har således kun en lille chance for at finde de mellemliggende stadier, men kan dels bemærke den parasiterede værtspupes rødfarvning og derved finde første stadium larven, eller kan dels finde de stærkt afvigende sidste stadiums larver.

Livscyklens hos den japanske art *Stenaptinus jessoensis* er delvis kendt takket være et arbejde af Habu & Sadanaga (1965). Disse forskere opdagede, at værten for denne art ikke var en vandkærpuppe, men æghobene af en jordkrebs (Gryllotalpidae). *Stenaptinus*-larven gennemgår den samme reduktion af munddele og ben som beskrevet for *Brachinus*-larven, ligesom også forholdet én larve pr. æghob bestemmer størrelsen af de voksne individer. Der er nemlig stor variation i de voksne billers størrelse, fordi der er flere eller færre æg i æghobene. Hvad angår *Brachinus*, er der større og mindre vandkærpupper, og de to arter, hvis udvikling er klarlagt, er ikke strengt monofage, men angriber i det mindste to forskellige arter af vandkærer. Det faktum, at også imagines af *B. crepitans* varierer i størrelse, indikerer at dens vært også er variabel med hensyn til størrelse.

De forskellige larvestadier af *B. pallidus* har nogle bemærkelsesværdige forskelle i opførsel. Første stadium larven opfører sig som en typisk løbebillelarve, der løber hurtigt omkring på sit levested søgende efter bytte, i dette tilfælde en vært. Andet til femte stadium larven er derimod meget inaktiv, bevæger sig ikke mere end nogle få millimeter bort fra sin vært, og forlader ikke værtspuppens kammer. Hvis disse næsten blinde, hvide larvestadier derimod udsættes for lys eller berøring, løfter de både den forreste og bageste del af kroppen på samme måde, som man kender det fra larver af Sphingidae. Hos *Sphinx*-larven er der forskellige øjepletter og andre farvemønstre, der præsenteres for forstyrrelsen for at afskrække denne; sådanne advarselssignaler findes ikke hos bombardérbillelarven.

TEORIER

Med hensyn til levevisen hos *B. crepitans* eller hos andre europæiske arter af underslægten *Brachinus s. str.*, kan der kun herske ringe tvivl om, at larvestadierne parasiterer andre insekter under en eller anden form. Siden *B. crepitans* hører til en anden underslægt end de nordamerikanske former, og siden den ikke findes i nærheden af vand, behøver den sandsynligvis ikke pupper af vandkærer til sin udvikling. Faktisk er det ikke engang sikkert, at den overhovedet behøver billepupper, skønt det nok vil være naturligt at efterprøve dette først. Den europæiske underslægt er karakteri-

seret ved at have lange, stive børster langs bagranden af vingedækkerne. Sådanne børster forekommer ikke hos andre underslægter. Det er derfor muligt, at den ovenfor beskrevne dannelse af en mudderbolle til beskyttelse for ægget ikke findes hos de europæiske *Brachinus s. str.*, fordi en sådan mudderbolle sikkert ville blive hængende i de nævnte børster, der rager ud over bagkropsspidsen. Der forekommer således nok en anden form for æglægning hos denne gruppe af *Brachinus*, skønt de hunlige styli, der er nødvendige for placeringen af ægget i mudderbollen, er udformet på samme måde som hos den amerikanske underslægt. Æglægningen sker sandsynligvis nær jordoverfladen, men ikke nødvendigvis på jorden. Hvis de nævnte børster bruges til at presse det mudderdækkede æg fast på stammen af et lille træ eller en busk, må larven vel være negativt geotropisk og klatre op i planten under sin søgen efter en værtspuppe. Det er kun én mulighed. En anden er æghobene af græshopper; sådanne æghobe findes lige under jordoverfladen. *B. crepitans* og *Agonum dorsale* (også en løbebille) findes ofte sammen, men det synes lidet sandsynligt, at *Agonum*-puppen kan være værten, da den er mindre end *Brachinus*.

Til slut vil forfatteren udtrykke håbet om, at en eller anden nordisk coleopterolog, inspireret af disse linier, vil tage problemerne op og løse den gådefulde livscyklus hos *Brachinus crepitans* Linné.

LITTERATUR

- Erwin, T. L., 1967: Bombardier beetles (Coleoptera, Carabidae) of North America: Part II. Biology and behaviour of *Brachinus pallidus* Erwin in California. *Coleopt. Bull.*, 21: 41-55.
- 1970: A reclassification of Bombardier beetles and a taxonomic revision of the North and Middle American species (Carabidae: Brachinida). *Quaest. ent.*, 6: 4-215.
- Habu, A. and K. Sadanaga, 1965: Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy fields. *Bull. natn. Inst. agric. Sci.*, Tokyo, (Series C), 3 (19): 169-177.

Forfatterens adresse/Author's address:

Division of Coleoptera, Department of Entomology,
Smithsonian Institution,
Washington, D. C. 20560, U. S. A.