

Beobachtungen über das brutbiologische Verhalten von *Sphex albisectus*, Lepeletier (Hym. Sphegidae)

Von

GEORG BENZ (USA)

(Mit 5 Abbildungen im Text)

I. Einleitung

Im Juli des vergangenen Jahres hatte ich anlässlich eines Studienlagers des Zoologischen Institutes Bern unter Leitung von Herrn Professor S. ROSIN Gelegenheit, in der Gegend des Pfynwaldes (Wallis) das brutbiologische Verhalten von *Sphex albisectus* zu studieren. Dabei sind mir viele Erfahrungen aus mehreren am gleichen Ort durchgeführten Lagern der Berner Zoologen zugute gekommen. Beobachtungen verschiedener Teilnehmer dieser Studienlager (die Herren Dr. H. EYMANN und Dr. W. NEF haben sich schon früher eingehend mit der Biologie von *Sphex albisectus* beschäftigt) sollen noch publiziert werden. Eine grosse Erleichterung für meine Beobachtungen bot auch der Umstand, dass einige Teilnehmer des letztjährigen Studienlagers viele Sphexweibchen mit farbigen Lacktupfen markiert haben, so dass sehr viele Individuen leicht erkannt und auseinandergehalten werden konnten.

Sphex albisectus gehört wie die von BAERENDS (1941) analysierte *Ammophila campestris* zur Familie der Sphegidae. Das komplizierte Verhalten der Grabwespen hat schon früh die Aufmerksamkeit der Entomologen erregt. Die ersten derartigen Beschreibungen verdanken wir vor allem FABRE (1856, 1879—1891). Die Sphegiden graben mehr oder weniger komplizierte Gänge in trockenen, wenig bewachsenen und der Sonnenbestrahlung stark ausgesetzten sandigen Böden. In die Höhle werden, je nach der Art, durch Stich gelähmte Insekten oder Spinnen eingetragen, ein Ei dazugelegt und die Höhle wieder verschlossen. Die aus dem Ei schlüpfenden Sphegidenlarven ernähren sich von den eingetragenen Beutetieren (BERLAND, 1951).

II. Allgemeine Beobachtungen

1. Beschreibung des Biotops

Die von mir beobachteten Sphex gruben ihre Bruthöhlen in den Boden eines schwach geneigten, lehmig-sandigen Weges, der zum Teil mit niedrigem Vogelknöterich (*Polygonum aviculare*) bewachsen war. Die Sonne konnte das Strassenstück während des ganzen Tages bestrahlen. Der etwa 1,5 m breite, in S-N-

Richtung verlaufende Weg wurde gegen Osten von einem ehemaligen Acker begrenzt, auf dem hauptsächlich *Artemisia campestris* und *Scabiosa gramuntia* wuchsen. Im Westen lag eine kleine Magerwiese mit *Trifolium repens*, *Coronilla varia*, *Astragalus Onobrychis*, *Anthyllis Vulneraria*, *Ononis natrix*, *Galium verum* usw. Während meiner Beobachtungszeit ernährten sich die *Sphex* ausschliesslich vom Nektar von *Trifolium repens*.

2. Das Graben der Bruthöhlen

Die *Sphex*weibchen erscheinen am Morgen erst auf dem Weg, wenn dieser trocken und von der Sonne bereits etwas aufgewärmt worden ist (nach einer Regennacht erschienen sie erst um 10.30 Uhr). Sie beginnen ihre Arbeit auf dem Weg sofort. Die Erde wird mit den Kiefern gepackt und durch Vibration gelockert; dabei zittert die Erde rund um die Kiefer. Die Tiere strecken während dieser Arbeit das Abdomen schräg in die Höhe. Die Vibrationen sind von hoher Frequenz und erzeugen einen eigentümlichen hohen Ton, der sehr gut hörbar ist. Das Abdomen wird in rascher Frequenz ausgedehnt und zusammengezogen, doch dient die Abdomenbewegung wahrscheinlich nur der verstärkten Atmung. Am Morgen und gegen Abend, wenn die Luft nicht sehr warm ist, presst sich das Tier von Zeit zu Zeit flach auf den warmen Boden, offensichtlich um die Körperwärme zu steigern. Wahrscheinlich kann die hohe Vibrationsfrequenz nur erreicht werden, wenn der Körper eine erhöhte Temperatur aufweist. Die gelockerte Erde wird mit den Vorderbeinen rückwärts aus dem Loch gehoben und bis zu 5 cm vom Loch entfernt deponiert. Die Grabarbeiten gehen je nach der Härte des Bodens verschieden rasch vor sich. In hartem, sandigem Boden ohne Steinchen konnte ich beobachten, dass in 7 Minuten ein 1 cm tiefes Loch ausgehoben wurde; für den nächsten Zentimeter brauchte das Tier allerdings 22 Minuten. Steinchen werden mit den Kiefern gepackt, durch Vibration gelockert und weggetragen. Diese Arbeit benötigt gewöhnlich viel mehr Zeit, vor allem, wenn die Steinchen relativ gross sind und die Kiefer nicht gut zupacken können.

Gewöhnlich gräbt *Sphex albisectus* einen 3 bis 4 cm tiefen Schacht senkrecht in den Boden und darauf einen etwa 4 cm langen Querstollen (Abb. 1). Einzelne von mir beobachtete *Sphex* gruben auch in *Halictus*-Löchern. Ob die Wespen in solchen bis zu 20 cm schräg in den Boden laufenden Gängen in die Tiefe graben oder ob sie in geringer Tiefe einen Querstollen errichten, habe ich nicht untersucht.

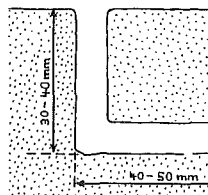


Abb. 1 Bruthöhle von *Sphex albisectus* mit senkrechtem Schacht und horizontalem Querstollen (schematisch).

3. Der provisorische Verschluss der Bruthöhle

Sobald die Bruthöhle vollendet ist, beginnt *Sphex* die Öffnung provisorisch zu verschliessen. Dazu benötigt das Tier ein grösseres Steinchen, das in die Öffnung passt und doch nicht in den Schacht fällt. Gewöhnlich wählt *Sphex* Steinchen, die ungefähr das Loch decken, doch kommt es öfter vor, dass ein zu kleines Steinchen in den Schacht stürzt. In diesem Falle wird es sofort wieder heraufgeholt und weggeworfen. *Sphex* sucht so lange Steinchen, bis eines passt. Wenn der gewählte Stein die Schachthöhle nicht vollständig schliesst, werden die verbleibenden Ritzen mit kleineren Steinchen aufgefüllt. So entsteht eine ebene Verschlussplatte. Nun scharrt die Wespe Sand über die Steinchen, bis die Lochstelle kaum mehr erkennbar ist. Häufig gräbt *Sphex* vor dem Wegflug noch ein zweites, kleineres Loch (höchstens $\frac{1}{2}$ cm tief) in 4 bis 6 cm Entfernung vom Grabloch. In vielen Fällen gewinnt man den Eindruck, dass dieses zweite Loch als optisches Merkmal dienen soll, doch sind solche Markierlöcher auch bei optisch gut markierten Bruthöhlen erstellt worden (vgl. S. 314 und Abb. 4).

4. Der Beutefang

Nachdem eine Bruthöhle provisorisch verschlossen worden ist, fliegt der *Sphex* auf Beutefang. *Sphex albisectus* versorgt die Brut nur mit gelähmten Heuschrecken. Auf den Magerwiesen des Biotops waren Heuschrecken in grosser Zahl vorhanden. Gewöhnlich griffen die *Sphex* aber nur Heuschrecken an, die sich auf dem Weg aufhielten (da die Beutetiere viel schwerer sind als die *Sphex* selber, würde das Abschleppen der Beute durch das Gras wahrscheinlich zu grosse Mühe verursachen).

Beim Angriff stürzt sich *Sphex* steil auf das Opfer und packt es mit den Beinen, vor allem mit dem vorderen Beinpaar. Das Abdomen wird dann hochgestellt, der Stachel nach vorn gebogen, und der Heuschrecke werden ein, hin und wieder auch mehrere Stiche in den Thorax versetzt, was zur raschen Lähmung des Opfers führt.

Das Gift, womit *Sphex* seine Beute lähmt, scheint auf die eigenen Artgenossen tödlich zu wirken. Zweimal konnte ich beobachten, wie zwei *Sphex* sich gleichzeitig auf dieselbe Heuschrecke stürzten. In beiden Fällen konnte die Heuschrecke flüchten, während die *Sphex* miteinander kämpften, und jedesmal lag nach wenigen Sekunden eine der beiden Kämpferinnen zuckend am Boden und gab eine Minute später keine Lebenszeichen mehr von sich. Wahrscheinlich ist die Giftmenge, die zur Lähmung einer Heuschrecke nötig ist, für den kleinen *Sphex*organismus viel zu gross und wirkt deshalb tödlich. Der ganze Vorgang wickelte sich beide Male so rasch ab, dass nicht mit Sicherheit ausgesagt werden kann, ob ein *Sphex* wirklich den andern *Sphex* treffen wollte oder ob der Angreifer gar nicht wahrnahm, dass die Beute schon entflohen war. Für die Annahme, dass in beiden Fällen nur zufällig ein Artgenosse getötet worden ist, spricht die Beobachtung, dass bei einem längeren Kampf zweier *Sphex*weibchen um eine bereits gelähmte Heuschrecke nicht gestochen wurde.

Wenn die Beute gelähmt ist, setzt sich der *Sphex* daneben und beginnt, den ganzen Körper, vor allem aber die Beine, lange und eifrig zu putzen. Schliesslich stellt sich die Wespe mit ihren hohen Beinen so über die Beute, dass sie den Kopf der Heuschrecke mit den Kiefern packen und vorwärts schreitend mit dem Abschleppen beginnen kann. Dabei wird sofort die Richtung nach der pro-

visorisch verschlossenen Bruthöhle eingeschlagen. Einmal konnte ich beobachten, wie eine Heuschrecke aus 14 m Entfernung fast ohne Abweichung vom geraden Weg zur Bruthöhle herangeschleppt wurde. Der Orientierungssinn von *Sphex* ist ausserordentlich. Während ich bei *Ammophila sabulosa* L. feststellte, dass sie ihre Beute über Stock und Stein, wie von einem Kompass gesteuert, geradewegs zu ihrer Bruthöhle schleppte, vermag *Sphex albisectus* Hindernisse zu umgehen, ohne dabei die Richtung zu verlieren (Abb. 2). Der *Sphex* erweckt im Beobachter den Eindruck, die «Geographie» seines Gebietes sehr genau zu kennen.

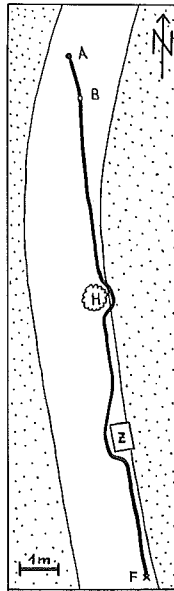


Abb. 2 Weg eines Beute eintragenden *Sphex*weibchens auf einem Feldweg.

A Bruthöhle F Fangplatz Z Zeitung H grössere Pflanze

Die Beute wurde von F bis zum Platz B geschleppt und dort deponiert. Nachdem das *Sphex*-weibchen den Lochplatz A rekognosziert hatte, holte es die Beute bei B und schleppte diese in die Nähe von A (weitere Erklärungen im Text).

Das Gedächtnis für die Lage einer Bruthöhle ist zeitlich kaum beschränkt. *Sphex* findet sein Brutloch, auch wenn er länger als eine Stunde auf der Heuschreckenjagd geblieben ist. In drei Fällen konnte ich sogar feststellen, dass *Sphex*weibchen am Morgen eine Bruthöhle mit Heuschrecken versahen, die sie am Vorabend provisorisch verschlossen hatten.

Das *Sphex*weibchen schleppt seine Beute bis nahe an den Lochplatz. Nähert es sich mit einer Heuschrecke der Bruthöhle aus sehr grosser Distanz, fliegt es meist hoch und sucht den Lochplatz, wenn es noch 1 bis 1,5 m davon entfernt ist. Sobald es die Höhle gefunden hat, kehrt es geradewegs zur Beute zurück und holt sie. Das sichere Gedächtnis für den Ort, wo die Beute deponiert wurde

(der *Sphex* findet den Platz unverzüglich, selbst wenn die Beute unter einer Pflanze versteckt liegt oder sogar entfernt worden ist), ist faszinierend.

5. Das Einziehen der Beute in die Bruthöhle und die Eiablage

Sphex beginnt nun, die provisorisch verschlossene Bruthöhle zu öffnen und, falls nötig, noch etwas zu erweitern. Die Heuschrecke wird hierauf am Kopf gepackt und rückwärts in die Höhle gezogen. Die der *Sphex*larve bereitgestellte Nahrungsmenge muss einem Mindestmass entsprechen. Erst wenn «genug» Futter in der Bruthöhle deponiert worden ist, wird ein Ei abgelegt. Erweist sich die eingeschleppte Heuschrecke als zu klein, wird die Höhle noch einmal provisorisch verschlossen, und die Jagd nach einer Heuschrecke beginnt aufs neue. Die Eiablage erfolgt dann erst, nachdem die zweite Heuschrecke eingezogen worden ist (S. 318).

Sofern das *Sphex*weibchen schon auf dem ersten Jagdausflug eine grosse Heuschrecke erbeutet, legt es unmittelbar nach dem Einziehen der Beute ein Ei ab. In zwei von mir untersuchten Fällen wurde das Ei der Heuschrecke auf einer Seite des Thorax, oberhalb des Hinterbeinansatzes, angeklebt.

Die *Sphex*eier sind sehr dünnhäutig, etwa 4 mm lang und 1 mm dick. Die Bruthöhle wird so tief gebaut, dass der Querstollen in feuchte Erde zu liegen kommt. Ein ausgegrabenes *Sphex*eier trocknete an der freien Luft innerhalb einer Stunde vollständig ein. Umgekehrt wird der Querstollen so dicht unter der Wegoberfläche angelegt, dass die Temperatur an sonnigen Tagen wahrscheinlich recht hoch steigt und eine rasche Entwicklung der *Sphex*larve gewährleistet wird.

Nach meinen Beobachtungen scheiden gelähmte, in einem Glasröhrchen aufbewahrte Heuschrecken noch während mindestens einer Woche kleine Kotklümpchen aus (sehr oft ist dies das einzige Lebenszeichen, das die Beutetiere von sich geben). *Sphex*larven ernähren sich also wirklich von lebendigem Futter. Die Heuschrecken werden von den Larven vollständig ausgehöhlt; zurück bleiben nur die Chitinteile.

6. Der definitive Verschluss

Nach der Eiablage verlässt das *Sphex*weibchen die Bruthöhle und beginnt, Steinchen in den Schacht zu tragen. Darauf scharrt es Sand in das Loch, den es durch Kiefervibration festsintert. Scharren und Sintern erfolgen abwechselungsweise, bis der Schacht nahezu ausgefüllt ist. Diese Arbeit schreitet sehr rasch fort: innerhalb von 10 Minuten wurde einmal ein 8 cm tiefer Schacht bis auf die üblichen 3 bis 4 mm gefüllt. In die verbleibende Mulde setzt *Sphex* Steinchen, von denen jedes einzelne durch Vibration fest im Sand eingebettet wird, bis ein flaches, mosaikartiges Pflaster den Schachteingang verschliesst. Zuletzt scharrt das *Sphex*weibchen Sand über das Pflaster, bis nichts mehr davon sichtbar bleibt. (Der definitive Bau der Bruthöhle ist in Abb. 3 dargestellt.) Nun verlässt die Wespe den Arbeitsplatz und fliegt auf *Trifolium repens* zu einer Nektarmahlzeit. Bald aber beginnt es mit dem Bau der nächsten Bruthöhle.

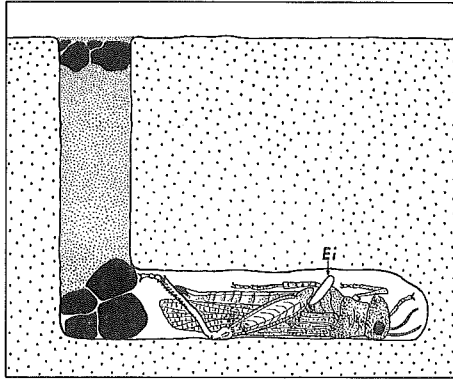


Abb. 3 Der fertige Brutbau von *Sphecx albisectus*. Im Querstollen liegt eine grosse Heuschrecke mit angeklebtem Sphecx-
ei.

Signaturen: grob punktiert = sandiger Boden des Weges; fein punktiert = Sand und Staub, mit dem das Sphecxweibchen den Schacht aufgefüllt und die Verschlussplatte zugedeckt hat; schwarz = Steinchen.

Vermutlich soll das Verschlusspflaster das Futter der Sphecxlarve vor Parasiten schützen. Immer wieder konnte ich beobachten, wie sich etwa 6 mm grosse Raupenfliegen dem Sphecx während der Abschlussarbeit näherten, von ihm jedoch heftig abgewehrt wurden. Da andere, zufällig vorbeikrabbelnde Insekten nicht angegriffen wurden, scheint es, dass die kleinen Tachininen einem Sphecx angeborenen Feindschema entsprechen. Als sich ein Sphecx einmal kurze Zeit von einem fast vollständig aufgefüllten Brutloch entfernt hatte, konnte ich beobachten, dass sich ein Tachininchen rasch dem Loch näherte und drei Eier hinunterfallen liess, aus denen in wenigen Sekunden kleine Larven ausschlüpfen. Die Lärven gruben sich augenblicklich in den Schacht ein. Wenn es solchen Parasitenlarven gelingt, bis zur gelähmten Heuschrecke vorzudringen, haben sie dem Sphecx gegenüber einen grossen Entwicklungsvorsprung. Tachininenlarven können sich aber kaum mehr in die Tiefe bohren, wenn sie auf das fertig erstellte Pflaster abgelegt worden sind.

III. Spezielle Untersuchungen und Beobachtungen

1. Das Beuteschema

Das Schema der Heuschrecke als Beutetier muss dem Sphecxweibchen angeboren sein, doch wirkt die Heuschrecke nur als Schlüsselreiz für die Auslösung der Handlungen «Angreifen» und «Einbringen der Beute in die Bruthöhle», wenn Sphecx in der dazugehörigen Stimmung ist (Beutestimmung). Eine gelähmte Heuschrecke, die ich neben das Loch eines grabenden Sphecx legte, wurde vom Sphecx mehrmals weggeschleppt, da sie ihn beim Graben behinderte. Selbst als die Bruthöhle fertig war und Sphecx mit dem provisorischen Verschluss des Schachtes begann, wurde die Heuschrecke noch weggeschoben. Ein anderer Sphecx, der im Begriffe war, eine Bruthöhle definitiv zu verschliessen, verwendete eine hingelegte kleine Heuschrecke nebst verschiedenen Steinchen zum Bau des Verschlusspflasters.

Sobald *Sphex* in Beutestimmung ist, wirkt die Heuschreckengestalt als Auslöser. Eine reglose Heuschrecke wirkt ebenso stark wie eine, die sich bewegt; doch unterscheidet *Sphex* tote Heuschrecken von gelähmten. So wurde die etwa 15 cm vom Loch entfernt deponierte Beute eines *Sphex*-Weibchens von einer jagenden Artgenossin ergriffen und abgeschleppt. Die Grabwespen akzeptierten auch gelähmte Heuschrecken, die ich ihnen in die Nähe ihres Loches legte, tote dagegen nie.

2. Die optische Orientierung von *Sphex*

Wie wir bereits auf S. 310 gesehen haben, besitzt *Sphex* eine sehr gute Kenntnis ihres Lebensraumes. Daneben zeigt sie ein ausserordentliches Gedächtnis für kleine optische Merkmale rund um eine Bruthöhle. Sehr wahrscheinlich lernt *Sphex* ihren Lebensraum im Verlaufe ihres Lebens immer besser kennen. Experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung sind wohl noch nie gemacht worden. Bei den von mir beobachteten *Sphex* liess sich das Orientierungsverhalten an der Bruthöhle sehr leicht experimentell untersuchen. Es zeigte sich, dass ein *Sphex* ausserordentlich grosse Mühe hatte, das Loch wieder zu finden, wenn die Erde rund um das Loch in seiner Abwesenheit mit einem Holzstäbchen aufgekratzt worden war. Zwar flog dann die Wespe den Lochplatz richtig an, suchte aber meist lange Zeit vergeblich nach dem Loch. Nur wenn das Tier die Öffnung zufällig anging (oft rannte es vorher mehrere Male bis zu 1 cm nahe am Loch vorbei), kroch es hinein. Von diesem Augenblick an hatte das Tier keine Mühe mehr, die Öffnung wiederzufinden. Dies deutet darauf hin, dass *Sphex* sich eine neue Situation augenblicklich merken kann.

Das Aufkratzen der Erde rund um das Brutloch hat natürlich nicht nur die optischen, sondern auch die geruchlichen Gegebenheiten verändert. Doch scheinen geruchliche Merkmale kaum eine Rolle zu spielen: Der *Sphex* fand seine Bruthöhle mühelos und akzeptierte sie, nachdem in seiner Abwesenheit die Erde rund um das Loch mit Alkohol übergossen und angezündet worden war. Frühere Versuche mit brennendem Alkohol auf einer Strasse der Ameise *Lasius fuliginosus* hatten gezeigt, dass dieses Vorgehen die Geruchspuren der Ameisen auf dem Boden vollständig vernichtet.

Wurde eine Papiermaske (ein Stück Papier mit einem Loch in der Mitte, das den Höhleneingang freilässt) in Abwesenheit des *Sphex* über die Öffnung seiner Bruthöhle gelegt, so fand er das Loch nicht mehr. Dagegen irritierte ihn die Maske beim späteren Auffinden des Loches wenig, wenn sie während seines Aufenthaltes in der Bruthöhle um das Loch gelegt worden war, da er sie dann beim Verlassen der Höhle wahrgenommen hatte. Mehrfach durchgeführte Versuche mit kleinen Astgabeln, die so über Bruthöhlen gelegt wurden, dass die Öffnung zwischen den Schenkeln der Gabel lag, zeigten ebenfalls, dass das Bild eines Brutloches bei *Sphex* nicht endgültig fixiert ist, sondern dass die optische Situation beim Verlassen des Brutloches jedesmal neu eingepägt wird.

Dieses Verhalten von *Sphex* liess folgende Versuchsreihe zu: Ein rot markiertes Tier hatte am Vorabend eine Bruthöhle fertig erstellt und provisorisch verschlossen (Abb. 4a: B), sie aber am Morgen nicht mehr gefunden (Ausnahme).

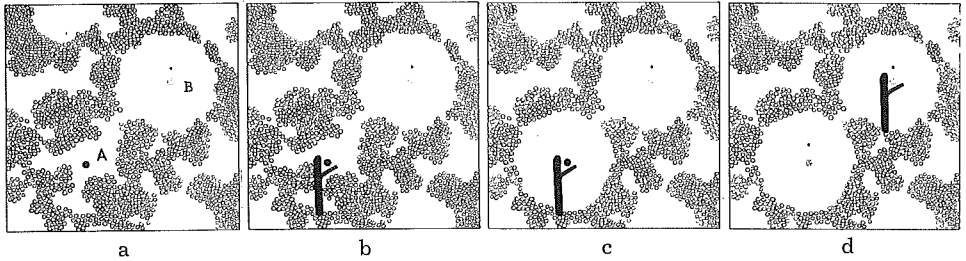


Abb. 4

a Situationsplan der «Astgabel-Versuche» (Erklärung im Text). A = Platz, auf dem ein rot markiertes Sphecxweibchen eine Bruthöhle gräbt (Bruthöhlenöffnung schwarz). B = Platz, auf dem das gleiche Tier am Vortag eine Höhle gegraben hat, diese am Abend provisorisch verschlossen und am folgenden Tag nicht mehr gefunden hat. Neben der provisorisch verschlossenen Bruthöhle (punktiert) findet sich ein kleines «Markierloch». Die kleinen Kreise auf der Fläche markieren die Verteilung von Vogelknöterich-Pflänzchen.

b Eine Astgabel ist neben Loch A gelegt worden.

c Rings um die Öffnung A sind die Pflanzen entfernt worden, so dass Platz A nun ähnlich aussieht wie Platz B.

d Das Sphecxweibchen hat die Bruthöhle A provisorisch verschlossen, daneben ein kleines «Markierloch» gegraben und ist auf Beutefang geflogen. Die Astgabel ist hierauf zur provisorisch verschlossenen Öffnung B verschoben worden.

Es grub nun in 20 cm Entfernung von der provisorisch verschlossenen Bruthöhle B ein neues Loch (Abb. 4a: A). Während Rot im Loch grub, legte ich eine kleine Astgabel zum Loch A (Abb. 4b). Das Tier grub vorerst weiter, entdeckte auf einmal die Gabel, stutzte einen Augenblick, fuhr aber bald zu graben fort. Nun befreite ich langsam und vorsichtig den Platz um das Loch A herum von *Polygonum aviculare*, so dass er nach einiger Zeit ähnlich aussah wie der Platz rund um das provisorisch verschlossene Loch B (Abb. 4c). Als Bruthöhle A vollendet war, wurde deren Öffnung von Rot provisorisch verschlossen. 6 cm daneben grub die Wespe ein kleineres «Markierloch» (Abb. 4d) und flog dann davon. Nun wechselte ich die Astgabel zu Platz B hinüber und wartete. Nach einiger Zeit kam Rot dahergeflogen und landete bei der Astgabel auf Platz B, flog hernach hoch und hinüber zu Platz A, kehrte jedoch sofort zu Platz B zurück. Hier trippelte die Wespe kurze Zeit herum und flog wieder weg. Bald darauf schleppte sie eine kleine Heuschrecke gegen Loch B und deckte den provisorischen Verschluss ab. Hierauf holte sie die Heuschrecke. Als sich Rot mit der Beute bis auf 3 cm dem Loch B genähert hatte, wechselte ich die Astgabel rasch zum provisorisch verschlossenen Loch A hinüber. Rot stoppte, flog hoch und begann sofort, die Beute gegen Loch A zu ziehen. 5 cm von A entfernt liess Rot die Beute liegen und flog zur Astgabel. Das Tier fand kein Loch. Sofort fing es an, den provisorischen Verschluss abzudecken. Hierauf rannte es zur Heuschrecke und zog sie gegen das Loch A. In diesem Augenblick schob ich die Astgabel zu Loch B hinüber. Rot hielt an (etwa 3 cm vor Loch A), flog hoch und zog nun die Beute gegen Loch B. Nach mehrmaligem Wechseln der Astgabel

von A zu B, wobei die Wespe jedesmal nahe vor einem Loch kehrt machte, liess ich die Astgabel schliesslich bei Platz A liegen: Rot zog die Heuschrecke ins Loch, verschloss aber nur provisorisch, weil die Heuschrecke zu klein war. (Ich habe nach Abschluss dieser Versuche diese Bruthöhle geöffnet. Die Heuschrecke war nicht mit einem Ei belegt worden. Vgl. unten.) Während Rot Sand über den Verschluss scharrte, wechselte ich die Astgabel zum offenen Loch B zurück: Das Tier stutzte, flog hoch, dann zu Platz B hinüber und verschloss Loch B provisorisch. Darauf flog es weg. Die Astgabel liess ich bei B liegen.

Nach kurzer Zeit kam Rot mit einer grossen Heuschrecke zum Platz B zurück und öffnete den Verschluss. Nun wechselte ich die Astgabel nach Platz A. Als bald schleppte Rot die Beute gegen A und begann, auch Loch A abzudecken. Hierauf wollte das Tier die Heuschrecke in das Loch A einziehen; ich schob aber die Astgabel zum Loch B, worauf sich Rot mit der Beute gegen Loch B wandte und sie in die Bruthöhle einzog. (Beim nachträglichen Eröffnen dieser Bruthöhle stellte ich fest, dass die Heuschrecke mit einem Ei belegt worden war.)

Sofort begann Rot, die Höhle definitiv zu verschliessen. Bald wechselte ich die Astgabel zu Loch A. Rot flog hoch, dann zu A und begann, A definitiv zu verschliessen. Ich verschob hernach die Astgabel zehnmal, immer deckte Rot dort zu, wo die Astgabel lag. Zuletzt legte ich die Astgabel noch neben das kleine Markierloch auf Platz B: Auch dort scharrte die Wespe Sand ein. Als sie Loch B bis auf 4 mm aufgefüllt hatte, legte sie das erste Steinchen für das Verschlusspflaster hin. Ich wechselte hierauf die Astgabel zu Loch A. Obwohl Loch A noch 1 cm tief war, trug die Wespe auch hier Steinchen ein und legte ein vollständiges Verschlusspflaster an. Darauf schob ich die Astgabel zu Loch B: Auch hier wurde ein lückenloses Pflaster erstellt. Zuletzt setzte ich die Astgabel neben das Markierloch auf Platz A, worauf die Wespe auch das dritte Loch mit einem Abschlusspflaster deckte.

3. Die Tarnung

Wenn ein *Sphex* seine Bruthöhle definitiv verschliesst, überscharrt er das Abschlusspflaster zuletzt mit Sand, so dass der Platz vollständig getarnt ist. Wie wir auf S. 311 erwähnt haben, wird der *Sphex* nicht stark irritiert, wenn eine Papiermaske über das Loch gelegt wird, während er sich in der Höhle befindet. Die folgenden Papiermaskenversuche mit definitiv verschliessenden *Sphex* sollten zeigen, ob *Sphex* den Bruthöhlenverschluss wirklich tarne oder ob das Sandscharren am Schluss (das unter Normalbedingungen tatsächlich zu einer Tarnung des Höhlenverschlusses führt) eine blosser Instinkthandlung sei, deren Ergebnis vom *Sphex* gar nicht beurteilt werden kann. Sehr oft kann man nämlich beobachten, dass der *Sphex*, nachdem er Sand über das Verschlusspflaster gescharrt hat, auf einen erhöhten Standort fliegt, den Brutplatz betrachtet und dann wieder Sand scharrt. Diese Handlungsfolge kann mehrmals wiederholt werden, so dass der Beobachter den Eindruck gewinnt, das Tier begutachte die Tarnung. Da die Umgebung des Loches bei meiner Versuchsanordnung ganz weiss war (Abb. 5a), müsste *Sphex* das Papier mit Sand bestreuen, falls er wirk-

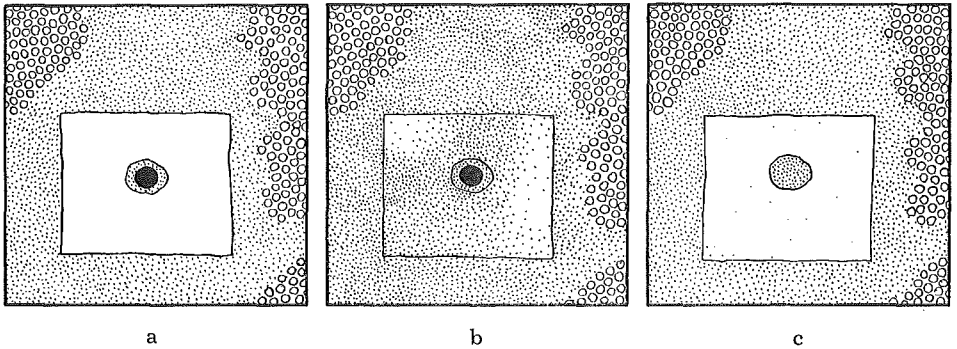


Abb. 5 Versuche mit Papiermasken (Erklärungen im Text).

- a Die Papiermaske (weiss) mit einem Loch ungefähr in der Mitte der Fläche, ist über die Bruthöhlenöffnung eines definitiv verschliessenden Sphexweibchens gelegt worden.
- b Das Sphexweibchen hat ausserhalb der Papiermaske Sand gescharrt, so dass die Papiermaske mehr oder weniger stark mit Sand bedeckt ist.
- c Der Sphex hat die Bruthöhle definitiv geschlossen und zuletzt die Verschlusssteinchen mit Sand «getarnt». Dazu hat das Tier den Sand von der Papiermaske auf das Verschlusspflaster gescharrt.

lich tarnen wollte. Ein derartiges Verhalten, das eine grosse Plastizität voraussetzen würde, kann offensichtlich nicht festgestellt werden.

Zwei verschiedenen Sphexweibchen legte ich Papiermasken über das Loch, das sie eben definitiv verschlossen. In beiden Fällen begannen die Sphex auf dem Papier zu scharren, rannten dann ins Loch und sinterten den Sand fest (obwohl natürlich vom sauberen Papier kein Sand ins Loch gescharrt worden war). Dies wiederholten sie mehrere Male, bis sie endlich merkten, dass etwas nicht stimme. Immer weiter vom Loch entfernt begannen sie nun, ihre Scharrbewegungen auszuführen, schliesslich auch ausserhalb der Papiermaske (dazwischen wurde immer wieder im Schacht vibriert). Durch die Scharrtätigkeit ausserhalb der Papiermaske wurde Sand auf das Papier geschleudert (Abb. 5b), so dass langsam immer mehr Sand in das Loch eingescharrt werden konnte. Nachdem auf die gewöhnliche Weise die Verschlusspflaster aus Steinchen verfertigt worden waren, scharrten beide Wespen Sand vom Papier auf das Pflaster, bis die Steinchen nicht mehr sichtbar waren und die Papiermaske wieder rein und weiss dalag. Dass dabei die ehemalige Bruthöhlenöffnung nur um so deutlicher sichtbar blieb (Abb. 5c), störte die Tiere nicht.

IV. Analyse des brutbiologischen Verhaltens

Nach der Begattung erfährt die allgemeine Stimmungslage des Sphexweibchens eine Veränderung. Die neue Stimmungslage bedingt das brutbiologische Verhalten des Tieres. Verschiedene Stimmungen, wie zum Beispiel die Schlafstimmung, die Ernährungsstimmung usw., werden durch die neue Stimmungslage kaum beeinflusst, hingegen bedingt sie das Auftreten einer grossen Zahl neuer Stimmungen, die ihrerseits eine komplizierte Folge scheinbar bewusst

logischer Handlungen auslösen, die wir als das brutbiologische Verhalten bezeichnen können. Obwohl dieses Verhalten den Eindruck einer Folge durchdachter Handlungen erweckt, zeigt die genauere Beobachtung doch rasch, dass der ganze komplexe Handlungsablauf auf einer instinktiv gesteuerten Folge von Stimmungen und Schlüsselreizen beruht. Im folgenden soll daher versucht werden, das brutbiologische Verhalten von *Sphex albisectus*, wenigstens soweit die vorliegenden Beobachtungen es zulassen, zu analysieren.

Wenn das Sphexweibchen am Morgen erwacht, fliegt es zu *Trifolium repens* und nährt sich. Nun wirkt die trockene Wegfläche als Schlüsselreiz zur Auslösung der «Grabstimmung». Das Tier beginnt, eine Bruthöhle zu graben. Diese Handlung ist nicht streng fixiert: nicht nur kann die Tiefe des senkrechten Schachtes zwischen 3 und 8 cm Tiefe variieren, oft werden vom Sphex auch *Halictus*-Löcher ausgebaut. Ist eine Bruthöhle vollendet, kommt die Grabwespe in eine neue Stimmung: die Höhlenöffnung wird provisorisch verschlossen und getarnt. Die auf S. 314 beschriebenen Versuche zeigen, dass in dieser Stimmung jedes Loch, das die optischen Merkmale des eigenen Brutloches besitzt, mit Steinchen verschlossen wird. Auch die Handlung des Tarnens läuft, wie die Versuche mit Papiermasken gezeigt haben, rein instinktmässig ab. Darum konnte die Grabwespe in den Versuchen mit der Astgabel (Verschieben der Astgabel von einem Loch zum andern) auch ohne weiteres veranlasst werden, zwei Verschlüsse gut zu tarnen. Wir dürfen annehmen, dass das offene Loch in der «Stimmung für provisorischen Verschluss» einen Schlüsselreiz bedeutet, der die Handlung «Steinchen auf die Öffnung legen» auslöst, und dass die sichtbaren Steinchen wiederum als Schlüsselreiz für die Scharrbewegungen (Tarnhandlung) wirken.

Nachdem die Schlüsselreize für diese Handlungen verschwunden sind, tritt häufig eine Stimmung auf, die schwierig zu deuten ist, da die darauf folgende Handlung mehrere Erklärungen zulässt: Nahe dem getarnten Brutloch wird von der Grabwespe ein kleineres Loch gegraben. Man kann annehmen, dass die glatte Sandfläche über dem Brutloch eine erneute «Grabstimmung» auslöst oder dass das zweite Loch als optische Marke gesetzt wird. Da Sphex nicht immer ein zweites Loch gräbt, dagegen neben das durch eine Astgabel optisch gut markierte Loch A (Abb. 4d) zusätzlich eine «Grabmarke» gesetzt wurde, erscheint die zweite Annahme wenig wahrscheinlich. Die nicht regelmässig vorkommende Handlung könnte aber auch als Übersprungshandlung (TINBERGEN, 1940) betrachtet werden. Nach der Definition von TINBERGEN (1952) resultiert eine Übersprungshandlung immer aus einem Triebkonflikt. Im vorliegenden Fall könnte man sich vorstellen, dass die nach dem provisorischen Verschluss aufkommende Beutestimmung, die das Tier vom Brutplatz wegführt, anfänglich noch schwach ist und mit dem Trieb, den Brutplatz nicht aus den Augen zu lassen, in Konflikt gerät. Die Folge wäre ein «Übersprung-Lochen». Dass Sphex eine gewisse Tendenz hat, den Brutplatz nicht aus den Augen zu verlieren, zeigt die Tatsache, dass die Tiere in unregelmässigen Abständen stets wieder zum Lochplatz zurückkehren und ihn sozusagen inspizieren, wenn sie nicht bald eine Heuschrecke erbeuten können.

Sobald die Wespe in «Beutestimmung» ist, fliegt sie auf die Jagd. Erst in dieser Stimmung erscheint die Heuschrecke dem Sphex als Beuteobjekt. Wie auf S. 312 beschrieben worden ist, interessiert sich Sphex sonst nicht für Heuschrecken. Die Gestalt der lebenden Heuschrecke wirkt in der «Beutestimmung» als Schlüsselreiz zur Angriffshandlung: Packen der Beute, Lähmen der Beute, sich Putzen. Ziel der «Beutestimmung» ist die gelähmte Heuschrecke. Wie der beobachtete Raub fremder Beute zeigt, sind die Angriffshandlungen nicht nötig für den weiteren Handlungsablauf. Eine gelähmte (nicht aber eine tote) Heuschrecke wirkt als Schlüsselreiz für das Eintragen in die Bruthöhle, deren Lage durch optische Merkmale streng definiert ist (S. 310). Falls die optischen Merkmale des Brutplatzes an einen anderen Platz verschoben werden, nachdem Sphex den provisorischen Verschluss geöffnet hat, wird Sphex am neuen Platz noch einmal öffnen. Die Wespe weiss also nicht, ob sie die Höhle schon geöffnet hat. Die optischen Merkmale und der unberührte Boden wirken in der «Beuteeinbring-Stimmung» als Schlüsselreiz zum Öffnen. Sobald die Höhle freigelegt ist, wird die Heuschrecke eingezogen, sofern die optischen Merkmale rund um das Loch stimmen. Das Loch selber wird nicht erkannt, wenn die optischen Marken in der Umgebung verändert worden sind. Es muss also ein komplexes optisches Merkschema erfüllt sein, damit die Heuschrecke in die Bruthöhle eingezogen werden kann (biologische Sicherung, die verhindert, dass fremde Löcher gefüllt werden).

Wenn die eingebrachte Heuschrecke klein ist, bleibt Sphex in «Beutestimmung»; das Loch wird nur provisorisch verschlossen. Erst zwei kleine Heuschrecken oder ein grosses Beutetier wirken als Schlüsselreiz zur Eiablage. Sobald das Ei gelegt ist, schlägt die Stimmung des Tieres um; es folgt die komplizierte Handlung des definitiven Verschliessens. Zuerst werden Steinchen in den Schachtgrund getragen, so dass der feine Sand, der nachher in den Schacht eingeschart und mit den Kiefern festgesintert wird, nicht in den Querstellen eindringen kann. Die Handlungen des Sandscharrrens und Festsinterns folgen einander abwechselungsweise, zwangsläufig, reflexartig. (In den Versuchen mit der Papiermaske auf S. 316 wurde daher auch Sand festgesintert, wenn bei den Scharrbewegungen gar kein Sand in den Schacht geschleudert worden war.) Hingegen merkt die Wespe, ob der Schacht der Arbeitsleistung entsprechend gefüllt wird. Wenn der Schacht trotz eifriger Arbeit stets gleich tief bleibt, beginnt das Tier, die Scharrbewegungen in immer grösserer Entfernung vom Loch auszuführen, so dass schliesslich doch Sand in die Nähe des Loches zu liegen kommt.

Sobald der Schacht bis auf etwa 4 mm aufgefüllt ist, beginnt Sphex, Steinchen für das Verschlusspflaster herbeizuschleppen. Der annähernd gefüllte Schacht scheint ein absoluter Schlüsselreiz zu dieser Handlung zu sein. Ist nämlich diese Handlung einmal ausgelöst worden, trägt Sphex auch Steinchen ein, wenn der Schacht noch tief ist (vgl. Astgabelversuch S. 314). Die Wespe trägt Steinchen ein, bis die ehemalige Öffnung, oder was dafür gehalten wird (vgl. Auffüllen des Markierloches S. 315), flach und dicht mit einem Steinpflaster versehen ist. Der Anblick des Steinpflasters löst die letzte Handlung, das Sand-

scharren zur «Tarnung» aus. Dass die «Tarnung» selber vom *Sphex* nicht begutachtet werden kann, haben die Papiermaskenversuche auf S. 316 klar demonstriert.

Die Analyse des brutbiologischen Verhaltens des *Sphex*weibchens zeigt, dass die einzelnen Handlungen des Tieres nicht frei sind, sondern durch bestimmte, sich meist notwendig folgende Schlüsselreize in eine «richtige» Reihenfolge geordnet werden. Ist durch den ersten Schlüsselreiz (trockener, sandiger Weg) die erste Handlung ausgelöst worden, so folgen unter normalen Bedingungen die übrigen Handlungen zwangsläufig. Die Handlungsfolge ist nicht als ganzes im Zentralnervensystem des Tieres fixiert; sie zeigt daher (vor allem unter experimentellen Bedingungen) im Detail eine gewisse Plastizität. So können der Angriff auf eine Heuschrecke mit anschliessendem Lähmen der Beute und das darauf folgende Putzen der Gliedmassen ohne weiteres übersprungen werden, wenn dem Tier eine bereits gelähmte Heuschrecke zur Verfügung gestellt wird. Ferner können einzelne Handlungen, wie das Abdecken und provisorische Verschliessen der Bruthöhle und anderes, unter experimentellen Bedingungen öfters wiederholt werden (letztere Handlung hin und wieder sogar unter natürlichen Bedingungen). Wenn *Sphex* einen provisorischen Verschluss auf der Bruthöhlenöffnung anbringt, folgt auf den Steinverschluss das Sandscharren (Tarnung). Werden vom Beobachter die Steinchen entfernt, beginnt *Sphex* nochmals mit der vorangegangenen Handlung: ein neuer Steinverschluss wird angebracht. Die Plastizität dieser Handlungsfolge hat sicher auch unter normalen Bedingungen ihren guten Sinn. Da der provisorische Verschluss in der Regel nicht sehr fest ist, kommt es wahrscheinlich hin und wieder vor, dass ein etwas knapp dimensioniertes Verschlusssteinchen während des Sandscharrens in den Schacht hinunterfällt. Umgekehrt kann das *Sphex*weibchen nicht zum Sandscharren zurückkehren, wenn es einmal mit dem Bau des definitiven Verschlusspflasters begonnen hat (S. 317), ebensowenig kann es das Eintragen von Steinchen abbrechen, bevor das Steinpflaster lückenlos und eben ist. Die Starrheit dieses Handlungsablaufes ist biologisch sinnvoll, denn beim definitiven Verschluss kann nie ein Verschlusssteinchen in den (mit Sand aufgefüllten) Schacht hinunterfallen.

Literaturverzeichnis

- BAERENDS, G. P. (1941): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe. *Ammodiplosoma campestris*. Tijdschr. Entomol., 84, 68—275.
- BERLAND, L. (1951): Sphecoidea. In: *Traité de Zoologie* (Édit. P.-P. Grassé), 10, 1175—1197 (Masson, Paris).
- FABRE, H. J. (1856): *Études sur l'instinct et les mœurs des Spéziens*. Ann. sc. nat., Zool., 4^e série, 6, 137—183.
- (1879—1903): *Souvenirs Entomologiques*. Vol. 1—8 (Delagrave, Paris).
- TINBERGEN, N. (1940): Die Übersprungbewegung. Z. Tierpsychol., 4, 1—40.
- (1952): Derived Activities: their Causation, Biological Significance, Origin, and Emanicipation during Evolution. Quart. Rev. Biol., 27, 1—32.