

ETHOLOGISCHE ERGEBNISSE AN HYMENOPTEREN

L. MÓCZÁR

Zoologisches Institut der Attila József Universität, Szeged
(Eingegangen 8. 7. 1970)

Die überaus abwechslungsreiche Lebensweise der Hymenopteren bietet — unter allen Insekten — die ergiebigsten Möglichkeiten für ökologische und ethologische Studien. Im Laufe der Beobachtungen an dem Verhalten zahlreicher Arten der Unterordnung *Aculeata* und im Verlauf der mit ihnen angestellten Versuche trachtete ich Antwort auf die folgenden Fragen zu erhalten:

I. Wie verhalten sich die *Aculeaten* gegenüber äusseren Einflüssen im allgemeinen?

II. Passen sie sich den äusseren Umständen, ökologischen Einflüssen an?

III. Das Verhalten einer noch solitären, aber bereits in Gruppen nistenden *Hymenoptere* habe ich zwecks Klarstellung folgender Fragen eingehend analysiert:

1. Aus welchen Einheiten oder Einzelheiten besteht ihre Tätigkeit?

2. In welchem Verhältnis stehen diese zueinander? Sind sie locker oder fest miteinander gekoppelt?

3. Wie verhält sich die Wespe oder Wildbiene, wenn sie in ihrer Betätigungsserie durch exogene Faktoren gestört wird?

4. Ist das gruppenweise Nisten lediglich eine günstige lokale Gegebenheit oder eine Möglichkeit dazu, dass die Wespe oder Wildbiene, in ein anderes Nest eindringend, dort ihre unterbrochene Tätigkeit fortsetzt?

5. Setzt sie in dem fremden Nest die unterbrochene Handlungsreihe fort, oder aber diejenige die sich aus dem Zustand des neuen Nestes ergibt?

Der Kern Frage befindet sich eigentlich darin, ob im Laufe der genannten Vorgänge aus der solitären Lebensweise der Ansatz zu einem Gemeinschaftsleben hervorgehen kann, ob die Wespe sich in irgendwelche Arbeit des nicht-eigenen, d. h. fremden Nesten einfügt.

IV. Ein Beispiel für die praktischen Ergebnisse der Verhaltensstudien.

I. Jeder Sammler weiss, dass — wenngleich es auch weniger wachsame *Hymenopteren* gibt — der grössere Teil der *Aculeaten* während der Nahrungsaufnahme ziemlich wachsam ist. Bereits aus einer Entfernung von einigen Metern begeben sie sich in die Flucht. Die nach dem Nistplatz suchende *Odynerus*-Wespe irrt stundenlang an der Lösswand herum und beginnt wiederholt ein Loch auszuscharren. Es genügt jedoch eine raschere Annäherung oder eine plötzliche Bewegung, um sie von dem begonnenen Nestbau wegzuscheuchen. Lässt man sich aber in der Nähe einer nestbauenden Wespe nieder, während diese bereits die Röhre verfertigt, so wird sie bei einer Bewegung zwar aufgescheucht, fliegt jedoch bald zurück und setzt ihre Arbeit fort. Den einen Fuss einer gelähmten Spinne hielt ich mit einer Pinzette, den anderen Fuss hielt die Wespe! Ich habe sogar mit der Hand einem *Odynerus* die als Larvenfutter eingebrachte Afterraupen weggenommen, ohne dass dieser sich in seiner Arbeit

hätte stören lassen. Wenn jedoch das Ei bereits abgelegt und das Nest verschlossen ist, wird die Wespe wachsamer. Mehr als einmal geschah es, dass die Wespe endgültig ihr halbwegs verschlossenes Nest verliess, wenn ich während der Fotoaufnahme der letzten Etappe der Nestverschliessung eine zu rasche Bewegung machte. Die Wespe reagiert also elastisch auf äussere Reize. Je näher der Zeitpunkt der Eiablage heranrückt, um so stärker wird das Abwehrvermögen gegen äussere Reize zurückgedrängt. Ihre Reaktion steht also im umgekehrten Verhältnis zu der Nähe der Eiablage.

II. An der Lösswand zu Tihany nistet massenhaft auch *Anthophora parietina* var. *fulvocinerea* DOURS. Im Mai 1960 fand ich ein *Anthophora*-Nest, das auf ein *Paragymnomerus spiricornis* SPIN.-Nest, auf dessen abgebrochene, stummelhafte Röhre, aufgebaut war (MÓCZÁR 1961c). Als Beleg habe



Fig. 1. *Anthophora parietina* var. *fulvocinerea* DOURS. baute die Flugröhre seines Nestes am Lösswand in Tihany auf eine abgebrochene, stummelhafte Röhre eines *Paragymnomerus spiricornis* SPIN.—Nestes.

ich auch die hineinfliegende *Anthophora* fotografiert (Fig. 1). Nachdem ich die Wandpartie geöffnet hatte, gelang es mir auch, die *Paragymnomerus*-Brutwiegen zu finden, die in einen gemeinsam benützten Hauptgang mündeten. Mit der Benützung der fremden Baute hat sich die eingewurzelte, herkömmliche Bauart der *Anthophora* gründlich umgestaltet. Sie baute die Röhre ihres Vorbaues anfangs nach oben, baute ausserdem das Gefüge fester, indem sie die Lehmklümpchen dicht nebeneinanderkittete, dann wurde die Röhre allmählich umgebogen und zuletzt gewohnheitsgemäss nach unten herabhängend vollendet. Die Basis musste fester gestaltet werden, um den hinabhängenden Teil halten zu können. Es liegt die Vermutung nahe, dass die *Anthophora* bereits beim Bau des aufwärtsragenden Teiles wissen dürfte, dass dieser Teil fester gebaut werden muss. Hätte sich die *Anthophora* nicht den Gegebenheiten der *Paragymnomerus*-Röhre anpassen können, so würde sie ihr regelrechtes Nest an irgendeiner anderen Stelle der Lösswand errichtet haben. Ein andere *Anthophora* fand sein Schmarotzer: *Trichodes apiarius* L. (*Cleridae*) in seinem Nest als sie nach Nahrungsaufnahme zurückkehrte. Ein solches Zusammentreffen dürfte sich im Leben bereits vorhergehender Generationen von *Anthophora*-Arten ereignet haben, weil das von mir beobachtete *Anthophora*-Exemplar das Feind ohne Verzug zu entfernen begann (Fig. 3).

Ein Beispiel für die Anpassungsfähigkeit stellt auch der folgende Versuch dar: *Sceliphron destillatorium* ILLIG. baut ihr Nest aus Lehmklümpchen nebeneinander in den vor Regen geschützten Spalten und Rissen der Lösswand. Ich möchte hier nicht auf Einzelheiten eingehen und beschränke nicht auf die Bekanntgabe eines Versuchsergebnisses. — Ein Weibchen entfernte sich, nachdem es in dem eben fertiggestellten Nest die erste Spinne untergebracht und auch ein Ei darauf gelegt hat. Nun habe ich aus einem anderen Nest vier weitere Spinnen in das Nest gesetzt, so dass die zurückkehrende Wespe nur mehr eine Spinne in das Nest zu pressen vermochte. Als sie nochmals erschien, brachte sie nicht mehr eine Spinne mit sich, sondern ein Lehmklümpchen, mit dem sie das Nest verschloss. Anstatt sechs Spinnen brachte sie also nur zwei.

III. Da ich mich mit der Beobachtung von *Paragymnomerus spiricornis* SPIN.-Art am eingehendsten beschäftigt habe (MÓCZÁR 1960a,b, 1961a, 1962), kann ich im weiteren über die Tätigkeit dieser Art berichten.

Um meinen speziellen Zielsetzungen gerecht zu werden, habe ich auf der Lösswand in Tihany eine Reihe von Tieren mit täglich geänderten Lackfarben und ihre Röhren mit Flaggen bezeichnet, die kleine Nummer trugen, in der Absicht, mehr Einzelheiten in Erfahrung zu bringen. Die Tiere wurden im abgekühlten Zustand bezeichnet und es stellte sich heraus, dass sie auf diese Weise ihre Reflexhandlungen später ungehindert fortsetzen. Eine Betäubung mit Aether ist nicht zu empfehlen, denn dann flüchten die Tiere zumeist und kommen an demselben Tage nur vereinzelt zurück. Im Laufe meiner Beobachtungen gelangte ich unter anderem in den Besitz der folgenden konkreten Daten:

Zwecks Nahrungsaufnahme entfernten sich die Tiere täglich 2–3-mal, durchschnittlich je 62 Minuten lang — ausnahmsweise 2 oder gar 20 Tage lang — aufgesucht, d. h. weiter ausgebaut. In rund jeder 5 Minute entfernten sie sich, um Wasser zu holen und verbrachten damit eine Minute. Mit dem herbeigeschafften Wasser wurden 5 Lehmklümpchen gefertigt, ein Lehmklümpchen innerhalb von 23 Sekunden. Auffallend ist, dass die Wespe die feuchten

Lehmklümpchen nicht dicht nebeneinander setzt, sondern immer kleine Zwischenräume frei lässt. Dadurch können die Klümpchen schneller trocknen. Später werden dann auch die Lücken durch weitere Lehmklümpchen ausgefüllt. In 6 Stunden und 40 Minuten wurde ein Gang von 63 mm Länge fertiggestellt; 30 mm davon entfielen auf den Vorbau. Das Material der später ausgescharrten Zellen wurde teils zur Erhöhung der Röhre, teils zur Glättung des Ganges verwendet und der Rest mit einem kurzen Rundflug weggeschafft. Eine Zelle wurde durchschnittlich in zwei Stunden fertiggestellt. In die Zellen wurden durchschnittlich je 7 Afterraupen getragen. Aus dem Ei schlüpfte binnen 3–6 Tagen die Larve, die sich in 7–12 Tagen zu einer graugefärbten, ausgewachsenen Larve mit glänzend straffer Haut entwickelte. Nach 1–2 Tagen begann die vollentwickelte Larve ihren Kokon zu spinnen, der in etwa 9 Tagen vollendet war. Nach weiteren 11 Tagen verfärbte sich die Larve gelblich und ihr Leib schrumpfte ein wenig zusammen, verpuppte sich im April des folgenden Jahres und nach 2,5–3 Wochen schlüpfte das Männchen, im Juli das Weibchen aus. Somit umfasst die Gesamtentwicklungsdauer 10 Monate. Die Weibchen haben eine Lebensdauer von etwa anderthalb Monaten; die betätigen sich durchschnittlich bis Ende Juli.

Zur Veranschaulichung der Handlungen der Wespe haben IWATA (1942) und TSUNEKI (1957) eine Formel ausgearbeitet, in der die selbständigen Handlungseinheiten mit grossen Anfangsbuchstaben gezeichnet werden. Aufgrund dieser teilweise modifizierten Methode habe ich in der Tätigkeit von *Paragymnomerus* zwei Gruppen unterschieden, und zwar die der Selbsterhaltung und die der Arterhaltung.

Die Selbsterhaltung ist durch folgende Einzelhandlungen gekennzeichnet: Warten, Nahrungsaufnahme und Verteidigung. Die Artenhaltungstätigkeit dagegen besteht aus: Befruchtung, Suche nach einem geeigneten Nistplatz, Nestbau, Eiablage, Herbeischaffung des Futters, Schliessung des Nestes. Die angeführten Handlungsweisen lassen sich natürlich weiter unterteilen. Das sei an einem Beispiel veranschaulicht. Der Vorgang des Nestbaues umfasst folgende Handlungen: Scharren, Gangbau, Errichtung des Vorbaues (der Röhre); dem Scharren geht wiederum das Kneten des Lehmklümpchens und seine Herbeischaffung voran. Das Wesentliche dabei ist der Umstand, dass die Wespe diese Handlungseinheiten hintereinander durchführt und dass die eine Tätigkeit die nachfolgende sozusagen induziert. Das Verhalten der Wespe gestaltet sich so in einer Reihenfolge, in der eine Handlung kettengliedartig der vorangehenden folgt. Die neue Tätigkeit wird also durch einen Reiz ausgelöst, der aus der Gesamtheit der Reize der vorhergehenden Tätigkeiten, der ererbten Reflexe entsteht, in geringerem oder höherem Masse aber auch von der Umgebung beeinflusst wird. Lange Zeit fand ich keine Erklärung dafür, warum die Wespe ein eben ausgegrabenes Loch wieder zustopft, anstatt dieses für den eigenen Gebrauch weiter zu vertiefen, oder warum das Suchen nach dem Nistplatz einen Zeitraum beansprucht, der von einigen Stunden bis zu 2 Tagen dauert. All dies hängt mit den momentanen ökologischen Reizen und Wirkungen zusammen.

Bezüglich der Frage, ob äussere Umstände die Handlungsreihe der Wespe zu stören vermögen und wie sie sich dazu verhält, liefern ausser dem hinsichtlich der über *Anthophora* und *Sceliphron* mitgeteilten die folgenden Beobachtungen Aufschluss. (Dieser Versuch beantwortet übrigens teilweise auch Punkt

4 und 5 der Fragengruppe III.) *Paragymnomerus spiricornis* baut an der Tihanyer Lösswand dicht beieinander seine Nester. Es interessierte uns, wie sich die Wespe verhält, wenn unter natürlichen Verhältnissen der Regen einen Teil der Röhren durchnässt und dadurch die Eingangsöffnung verstopft. Versucht sie ihre eigene zu öffnen oder doch die Einschaltung einer ganz anderen Handlungsreihe erfordern würde. — Oder dringt sie eventuell in ein anderes Nest hinein? Und welche Tätigkeitsreihe beginnt sie dort? Um dies zu ergründen, habe ich die Röhre der Wespe, die vorher schon dreimal Nahrungsraupen eingetragen hat, in ihrer Abwesenheit zunächst mit Watte und später mit einem Lehmkügelchen verstopft. Die Einzelheiten dieser Prozedur habe ich bereits an anderer Stelle erörtert und will deshalb hier nur das Endergebnis schildern, nämlich dass das Tier, solange die Öffnung nur mit einem Wattebausch verstopft war, anderthalb Stunden lang die verschiedensten Handlungsreihen be-



Fig. 2. *Paragymnomerus spiricornis* SPIN. fing an ein neues Nest zu scharren.

gann: bald fing es an ein neues Nest zu scharren (Fig. 2), bald flog es fort. Sobald aber das Loch mit Lehm verstopft war, stellte die Wespe das weitere Suchen ein und verschwand in einer benachbarten Röhre. Sie begab sich also endgültig in ein anderes, ihr bis dahin fremdes Nest, wo sie — nach längerem Verweilen im dessen Innere — zunächst die Röhre zu errichten begann (richtiger gesagt scharrte sie zuerst Brutwiegen in dem Gang, um dann mit dem erhaltenen Material die Röhre zu bauen) und nicht Nahrungsraupen holte, wie sie es bei ihrem vorigen Nest getan hatte. Hier würde also einwandfrei bewiesen, dass das Tier in ein anderes, in ein fremdes Nest eindrang und dort seine Tätigkeit fortsetzte — allerdings nicht die, in der sie durch äussere Umstände unterbrochen worden war, sondern jene Handlungsreihe, die sich aus dem Zustande des neuen Nestes ergab. Leider hatte ich wegen der bereits fortgeschrittenen Zeit keine Gelegenheit mehr, ihre weiteren Handlungen — ganz bis zur Nestschliessung mitsamt der Larvenbeförderung — zu verfolgen. Ich habe aber der öfteren beobachtet, dass *Paragymnomerus* auch das andere Mal in fremde Nester eindrang. Mehr als einmal sah ich, wie *Odynerus* Individuen vor dem einen oder anderen Röhreneingang stritten, und einander fortjagen

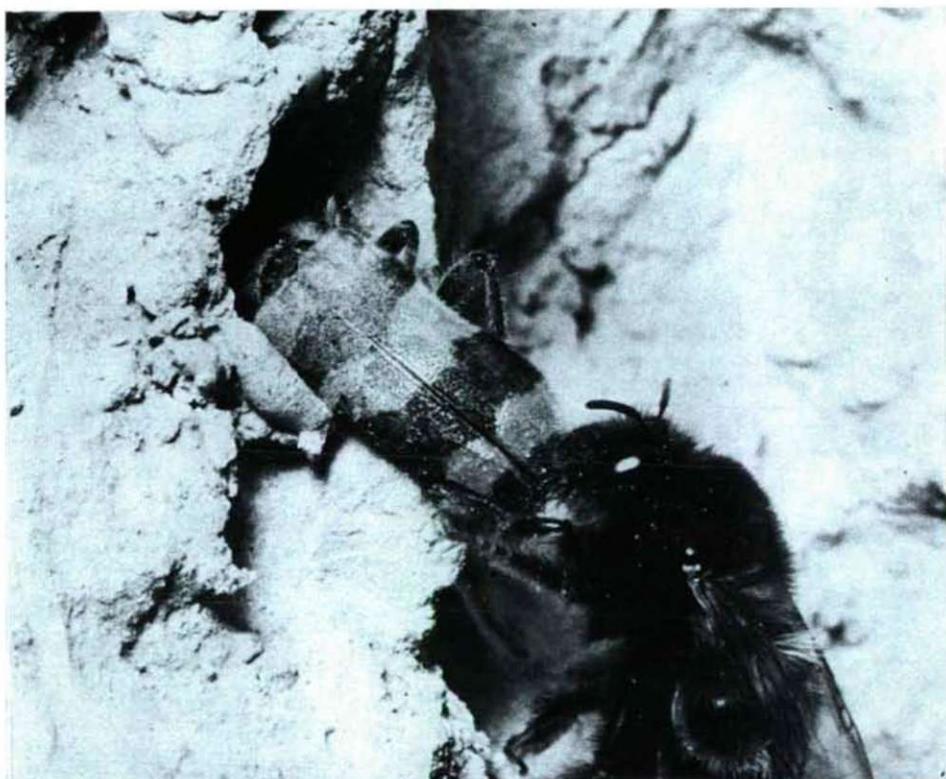


Fig. 3. *Anthophora parietina* entfernt seinen Schmarotzer: *Trichodes apiarius* L. aus seinem Nest.

wollten. Offensichtlich ereignet sich diese Erscheinung nur in dem Falle, wenn ein *Paragymnomerus* aus irgendeinem Grunde in eine andere, bewohnte Brutwiege eindringt und dort dem Eigentümer begegnet. Auch konnte ich beobachten, wie es einem *Paragymnomerus* mislang, beim Heimtschaffen der Futterraupe auf den ersten Anhieb in ihre eigene Röhre hinein zu fliegen, und mitsamt der Beute herunterrollte und mit seinem schweren Last erneut einen Versuch unternahm, flog dann auch auf die Röhre eines anderen Nestes, drang in die eine fremde Röhre ein, aus der er aber flugs wieder herauskam, die für seine Nachkommenschaft bestimmte Raupe, mit sich schleppend und dann nach einigen orientierenden Rundflügen auf dem Rande des eigenen Röhrchens aufsitzend, wieder nachhause fand.

Es ist offensichtlich, dass *Paragymnomerus* — und wahrscheinlich auch andere gruppenweise lebende Wespen und Wildbienen — sich am Weiterbau und an der Weiterentwicklung eines nachbarlichen, fremden Nestes zu beteiligen vermögen. Das Eindringen in fremde Nester hatte bereits 1964 auch LIN als hochwichtige — natürlich noch primitive — Voraussetzung zum Übergang von der solitären Lebensweise zum Gemeinschaftsleben bezeichnet. Dies ist allerdings noch weit entfernt von einem kontinuierlichen Füttern der Nachkommen bzw. von der simultanen Anwesenheit zweier Generationen: von Eltern und Jungen, die bereits einem wirklichen typischen Gemeinschaftsleben entspricht.

V. Auf den letzten Punkt unserer Fragenstellung, nämlich auf Punkt IV., auf die Frage, ob die Erforschung des Verhaltens der Insekten über die theoretischen Ergebnisse hinaus auch praktische Beziehungen aufweist, erlaube ich mir mit einer kurzen Zusammenfassung unserer Befunde bei der Luzerne-Forschungen antworten. Die wichtige Rolle der Luzerne die sie als Futterpflanze bekleidet ist allbekannt. Die Grundlage hierfür ist ein sicherer Samenertrag, maximale Insektenbestäubung der den speziellen Anbaugebieten entsprechenden Luzernebestände und — nicht zuletzt die Bekämpfung der Schädlinge. Dies hat in den 50-er Jahren die Aufmerksamkeit in aller Welt auf die *Apoiden* gelenkt und hat mich veranlasst, zur Lösung der ökologisch-ethologischen Probleme dieser Insekten auf Ersuchen der ungarischen Luzerneveredler eine Landesaufnahme durchzuführen. Im Laufe von 3 Jahren haben wir 9200 *Apoiden* eingesammelt, auf 26 000 m² Fläche 33 000 Exemplare registriert und von 16 000 Blütenbesuchsdaten innerhalb 1500 Minuten eine Antwort auf folgende Fragen gesucht:

1. Welche *Apoiden*-Arten leben auf unseren Luzernefeldern?
2. In welcher Abundanz und Dominant-Verteilung kommen sie während der Blütezeit vor?
3. Welchen Wert weist ihre Blütenbesuchs-, Nektar- und Pollensammel-tätigkeit auf hinsichtlich Blütenöffnung und Bestäubung?

Die Aufmessung führte zu unerwarteten Ergebnissen. Zunächst habe ich die Dominanz Verteilung der die Luzernefelder der verschiedenen Anbaugebiete aufsuchenden Wildbienenarten (MÓCZÁR 1961d) ferner die Abundanz der einzelnen Arten festgestellt (MÓCZÁR 1961b). Anschliessend ermittelte ich die Aktivität der wichtigsten Arten, d. h. den Prozentsatz der geöffneten unter den 100 besuchten Blüten (MÓCZÁR 1959). Auf Grund dieser Beobachtungen konnte auch die Anzahl der Blüten festgestellt werden die Wildbienen pro Minute aufbrechen.

Alle diese genauen Daten waren nötig, denn es ist keineswegs indifferent, ob die, den riesigen Samenertrag sichernde, maximale Bestäubungstätigkeit von den nur in niedriger Individuenzahl vorhandenen, über eine ausgezeichnete Aktivität verfügenden, d. h. Blüten besuchenden und öffnenden, oder aber von Populationen der individuenreichsten, dominanten und noch befriedigend aktiven Arten mit hohem Öffnungsprozentsatz erwartet werden kann.

Um ein richtiges Bild über die wahre Tätigkeit der Wildbienen zu verschaffen muss einerseits die Zahl der geöffneten Blüten mit den Minuten der Beobachtungszeit dividiert und andererseits der Quotient mit der Individuendichte der entsprechenden Wildbienenpopulation multipliziert werden. Auf diese Weise ist ein klares Bild über die Bestäubung geleistete Arbeit für sämtliche Arten erhältlich (Fig. 4).



Fig. 4. *Melitta leporina* Pz. leistet fast die erfolgreichste Arbeit bei der Bestäubung der Luzernen-Blüten. (Alle Aufnahmen von Verfasser).

In den verschiedenen zoogeographischen Landschaftseinheiten Ungarns haben wir naturgemäss unterschiedlich zusammengesetzte Wildbienenbevölkerungen vorgefunden. Anderen Ökologischen Bedingungen entsprechen andere Wildbienenfaunen. Als Ergebnis unserer Forschungen ist es uns aber gelungen, jene Stellen festzusetzen, wo die Wildbienen eine optimale Bestäubungsaktivität entfalten und wo die von der Luzerneveredlern entwickelten, prominenten Luzernesorten hochaktive Bestäuber vorfinden, so dass auch der Samenertrag ein maximaler werden kann. In praktischer Hinsicht haben sich meine wichtigsten ökologisch-zönologischen und ethologischen Forschungen auch auf die Nistverhältnisse der wichtigsten Wildbienenarten erstreckt und sogar ihre künstliche Ansiedlung auf Luzernefeldern habe ich erfolgreich versucht.

Aus den Angeführten geht deutlich hervor, wie kompliziert sich die Tätigkeit der Wespen und Wildbienen gestaltet und dass sie nicht eine unauflösbare, geschlossene Einheit einer einzigen Handlungsserie darstellt, sondern dass er sich um eine dem Einfluss von Umweltfaktoren unterworfenene, diesen sich nicht selten anpassende, elastisch veränderliche, instinktive Handlungsreihe handelt. Die *Aculeaten* reagieren auf äussere Einwirkungen träger, je näher der Termin der Eiablage rückt. Das erste Kettenglied des Überganges vom solitären zum Gemeinschaftsleben dürfte das Eindringen in ein fremdes Nest und die dort fortgesetzte Brutwiegenbereitung gewesen sein.

Schriftenverzeichnis

- IWATA, K. (1942): Comparative studies on the habits of solitary wasps. *Tenthredo*, Kyoto 6, 1—146.
- MÓCZÁR, L. (1959): The Activity of the Wild Bees (*Hym.*, *Apoidea*) in Hungarian Lucerna Fields. — *Acta Agronomica* 9, 237—289.
- MÓCZÁR, L. (1960a): Az *Odynerus spiricornis* SPIN. (*Hym.*, *Eumen.*) tevékenysége. — *Állatt. Közlem.* 47, 119—123.
- MÓCZÁR, L. (1960b): The Loess Wall of Tihany and the Nesting of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymenoptera, Eumenidae). — *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 52, 383—403.
- MÓCZÁR, L. (1961a): Kísérletek *Odynerus spiricornis* SPIN.-nal (Hymenoptera: Eumenidae). — *Állatt. Közlem.* 48, 91—94.
- MÓCZÁR, L. (1961b): A hazai lucernások vadméheinek mennyisége. — *Állatt. Közlem.* 48, 95—105.
- MÓCZÁR, L. (1961c): Gemeinsame Nester verschiedener Hymenopteren (*Trypoxylon*, *Odynerus*, *Anthoph.* sp.) — *Zool. Anzeiger* 167, 448—455.
- MÓCZÁR, L. (1961d): The Distribution of Wild Bees in the Lucerna Fields of Hungary (Hymenoptera, Apoidea). — *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 53, 451—461.
- MÓCZÁR, L. (1962): Data on the Development of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymenoptera, Eumenidae). — *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 54, 339—349.
- TSUNEKI, K. (1957): On the Releasing Mechanism of the Behaviour System of Some Hunting Wasps (Hymenoptera). — *Journ. Fas. Sci. Hokkaido Uni.* 13, 214—217.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. L. MÓCZÁR
Zoologisches Institut der A. J. Universität,
Szeged, Ungarn