© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

FEB 23 1983
HARVARD
UNIVERSITY

EXPERIMENTELLE ANALYSE DES VERHALTENS VON *SCARABAEUS SACER* L. BEIM NAHRUNGSERWERB

von
EHRFRIED MARSCH

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 17
1982

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den ,,Bonner Zoologischen Beiträgen'' zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in ,,Bonner Zoologische Beiträge''.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les ,,Bonner Zoologische Beiträge''.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 17, 1982
Preis 15,— DM
Schriftleitung/Editor:
G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn

ISSN 0302 — 671 X

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

EXPERIMENTELLE ANALYSE DES VERHALTENS VON *SCARABAEUS SACER* L. BEIM NAHRUNGSERWERB

von

EHRFRIED MARSCH

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 17
1982

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	5
Das Untersuchungsgebiet bei Tarifa	7
Versuchstiere und Methoden	9
Ergebnisse	12
1. Annäherung an die Duftquelle	12
2. Arbeit am Mist	18
3. Rollen der Pille	40
4. Vergraben der Pille	46
Ausschaltversuche	61
Ökologische Aspekte	64
Diskussion	67
Zusammenfassung	76
Literaturverzeichnis	78

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

EINLEITUNG

Der Heilige Pillendreher *Scarabaeus sacer* ernährt sich in erster Linie von den Faeces großer Pflanzenfresser. In der Regel erfolgt die Nahrungsaufnahme nicht am Dung, sondern der Käfer formt eine Pille, rollt diese eine Mindestentfernung und gräbt sich mit ihr in den Untergrund ein. Die Pille wird dann unterirdisch in ein bis mehreren Tagen aufgefressen. Anschließend begibt sich das Tier erneut auf Nahrungssuche.

Das auffällige Verhalten der Pillendreher hat schon früh die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. So führte bereits J. H. Fabre (1891) systematische Beobachtungen zum Verhalten und zur Fortpflanzungsbiologie der Scarabaeen durch. Die Beschreibungen Fabre's wurden durch Freilandstudien von Heymons (1927) ergänzt, der in Norditalien vor allem *Scarabaeus semipunctatus* beobachtete. Auf dieser Arbeit aufbauend wurden von Heymons & v. Lengerken (1929) Fortpflanzung und Entwicklung der Käfer eingehender untersucht. In neuerer Zeit unternahm Puzanowa-Malyschewa (1956) grundlegende Versuche zur experimentellen Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer*. Eine gute Zusammenfassung aller bisherigen Ergebnisse findet sich bei Halffter & Matthews (1966).

Trotz der zum Teil intensiven Bearbeitung durch die genannten Autoren waren unsere Kenntnisse vom Verhalten der Käfer beim Nahrungserwerb noch recht lückenhaft. Die Handlungskette von der Annäherung an die Duftquelle bis zum Vergraben der Pille war nur in einigen Bereichen genauer analysiert worden — nie in ihrem Gesamtzusammenhang. Die dabei auftretenden Verhaltensweisen waren nur teilweise im Hinblick auf die Auslösebedingungen, die beteiligten Rezeptoren und auf die Starrheit ihrer Kopplung mit vorausgegangenen oder nachfolgenden Elementen des Gesamtverhaltens untersucht worden. Vor allem aber fehlte eine Erfassung quantitativer Daten zu den einzelnen Verhaltensweisen.

Diese noch bestehenden Lücken so gut wie möglich zu schließen, war das Ziel der vorliegenden Arbeit. Die Untersuchung sollte dabei nicht nur unmittelbar zur Klärung offener Fragen beitragen, sondern mittelbar auch eine Grundlage für weitere Arbeiten, vor allem in sinnesphysiologischer, orientierungs-physiologischer und öko-ethologischer Richtung schaffen.

Daneben soll die Arbeit ein grundsätzlicher Beitrag zur Ethologie von Arthropoden sein, bei denen komplexe Verhaltenssequenzen bislang noch relativ selten experimentell aufgeklärt wurden.

Während der Freilandarbeiten in Andalusien wurden zusätzlich Daten über die Verbreitung der Art, ihre Aktivitätsrhythmik und das Vorkommen möglicher Nahrungskonkurrenten gesammelt. Hiermit werden einige kleinere Beiträge zur Ökologie von *Scarabaeus sacer* geleistet, von der bisher nur wenig bekannt ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Ich danke Herrn Prof. Dr. Karl Eduard Linsenmair, unter dessen Anleitung diese Arbeit entstanden ist, für die Überlassung des Themas, zahlreiche anregende Diskussionen und das große Interesse, mit dem er den Fortgang der Arbeit verfolgt hat.

Ich danke allen Mitarbeitern des Instituts für Diskussionen und Anregungen.

Mein besonderer Dank gilt der Studienstiftung des Deutschen Volkes, die diese Arbeit durch ein Promotionsstipendium gefördert hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET BEI TARIFA

Die Freilanduntersuchungen zum Verhalten der Heiligen Pillendreher wurden in den Monaten Mai und Juni 1975 in Andalusien durchgeführt.

Entlang der Nationalstraße N 340 von Almeria im Osten bis Cadiz im Westen erwies sich der Raum zwischen Tarifa, der südlichsten Spitze Spaniens, und der Punta Paloma (beide Provinz Cadiz) aufgrund der hohen Populationsdichte von *Scarabaeus sacer* als besonders geeignet. Das Vorkommen der Tiere ist dort auf einen einige hundert Meter breiten Streifen mit Feinsand-Boden beschränkt (Abb. 1). Dieser zieht sich unmittelbar an der Küste hin und entstand dadurch, daß der Spülsand des Meeres bei starkem Wind landeinwärts geblasen wurde. (Entsprechendes teilt E. Carrion 1961 über die Provinz Almeria mit. Auch dort ist die Küste der Lebensraum von *Scarabaeus sacer*). Weiter landeinwärts, wo der Sandboden in einen festen, fruchtbaren Lehmboden übergeht, konnten trotz großer Viehherden und trotz — im Vergleich zum Küstenstreifen — größeren Mistangebotes keine Scarabaeen mehr beobachtet oder in Fallen gefangen werden.

Abb. 1: Untersuchungsgebiet bei Tarifa. Der Sandstreifen im Vordergrund ist der Lebensraum der Scarabaeen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Abb. 2: Typische Vegetation des Sandstreifens an der Küste; *Ononis natrix* (kleine Büsche) und *Lygos monosperma* (größere Büsche). Große Teile der Bodenoberfläche sind vegetationslos.

Zur typischen Vegetation des Sandstreifens an der Küste gehören *Ononis natrix, Lygos monosperma* und vereinzelt Oleander (Abb. 2). Große Teile der Bodenoberfläche sind vegetationslos. Die auf diesem kargen Boden weidenden Pferde, Esel, Maultiere und Rinder sind Nahrungslieferanten für die hier lebenden Scarabaeen. Während der gesamten Dauer meines Aufenthaltes in dieser Gegend waren die Pillendreher in erster Linie nachtaktiv, sie suchten nachts nach Futter und fertigten nachts Pillen. (Eine analoge Beobachtung teilt Heymons 1927 aus Südrußland mit). Nur ein kleiner Teil der Tiere war tagaktiv, deren Zahl reichte aber für die Verhaltensuntersuchungen aus. Nachtbeobachtungen gestalteten sich sehr schwierig, weil die Tiere bereits durch Anleuchten mit einer schwachen Taschenlampe stark gestört wurden. Beobachtungen in hellen Vollmondnächten zeigten aber, daß zumindest zwischen diesen Nächten und den Tagen keine Verhaltensunterschiede bestehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

VERSUCHSTIERE UND METHODEN

Für die Arbeiten im Labor standen mir insgesamt 298 Käfer der Art *Scarabaeus sacer* zur Verfügung. 32 Tiere stammten aus Tunesien, 266 wurden in Andalusien gesammelt, davon 245 nach Abschluß der Freilandstudien bei Tarifa. Zu Vergleichszwecken hielt ich außerdem 36 *Scarabaeus semipunctatus,* die in der Umgebung von Sète (Südfrankreich) gefangen wurden.

Die Tiere lebten in Aquarien und Plastikwannen (120 cm x 60 cm x 40 cm), die 20 cm hoch mit feinem Flußsand gefüllt waren. Dieser wurde regelmäßig befeuchtet. Die Raumtemperatur schwankte zwischen 20° C und 25° C tags, zwischen 15° C und 20° C nachts. Weil die Tiere bei den niedrigen, zunächst im Labor herrschenden Lichtintensitäten (Tagesmittel 560 Lux) ihre Aktivität stark reduzierten, wurden alle Behälter zusätzlich mit zwei Tageslicht-Leuchtstoffröhren ausgerüstet (Tagesmittel 2400 Lux) und mit einer Schaltuhr über das ganze Jahr ein Licht-Dunkel-Wechsel von 14 : 10 Stunden eingestellt. Bis Juli 1975 fütterte ich ausschließlich Pferdemist, von da ab vor allem Kuhmist. Jeweils ein Tag nach der Fütterung wurde übriggebliebener alter Mist entfernt und dann am folgenden Tag erneut mit frischem Mist gefüttert. Unter diesen Bedingungen — weitgehend konstante Temperatur und Feuchte, ausreichende Beleuchtung, gleichbleibender Lichtrhythmus und regelmäßige Fütterung — ließen sich die Käfer gut halten. Beim Vergleich ihres Verhaltens im Labor mit dem im Freiland gezeigten konnten keine auffallenden Unterschiede festgestellt werden. In den Wintermonaten legten die Tiere eine — bei den konstanten Haltungsbedingungen offenbar endogen bedingte — Winterruhe ein, wie sie dies — zumindest in einigen Verbreitungsgebieten — auch im Freiland tun (Puzanowa-Malyschewa 1956). Die Käfer blieben bis zu 3 Monate im Boden vergraben, ohne Nahrung zu sich zu nehmen.

Einige Tiere lebten bis zu 2 Jahre im Labor. In den Monaten April und Mai fertigten die Scarabaeen aus Kuhmist Brutbirnen, aus denen in den beiden genau kontrollierten Fällen nach 95 bzw. 96 Tagen Jungkäfer hervorkamen. Die erfolgreiche Fortpflanzung der Käfer kann als weiterer Hinweis auf einen relativ geringen Störeinfluß der Laborhaltung gewertet werden.

Zur Beobachtung der Pillenformung beließ ich die Käfer im Haltungsgefäß. Die Tiere zeigten in der bekannten Umgebung ungestörtes Verhalten, wogegen sie nach dem Herausnehmen und Einsetzen in andere Behälter meist nur ,,aufgeregt'' umherliefen und den zur Formung angebotenen Mist nicht beachteten. Versuche zum Studium des Verhaltens beim Pillenrollen und Vergraben führte ich in einer Sandarena (2 m x 2 m) durch, die 15 cm hoch mit feinem Flußsand gefüllt war und den Tieren den notwendigen Raum bot. Beim Umsetzen der Tiere aus den Haltungsgefäßen in die Arena ließen sich die Versuchstiere bei Anwendung folgender Methode am wenigsten stören: Kurz nach Rollbeginn ließ ich die Käfer ihre Pille in eine kleine Schachtel rollen und brachte dann mit dieser Schachtel Käfer und Pille in die Arena. Um die unterirdische Tätigkeit der Tiere verfolgen zu können, baute ich 2 Beobachtungsgefäße nach Teichert (1957) (Abb. 3).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

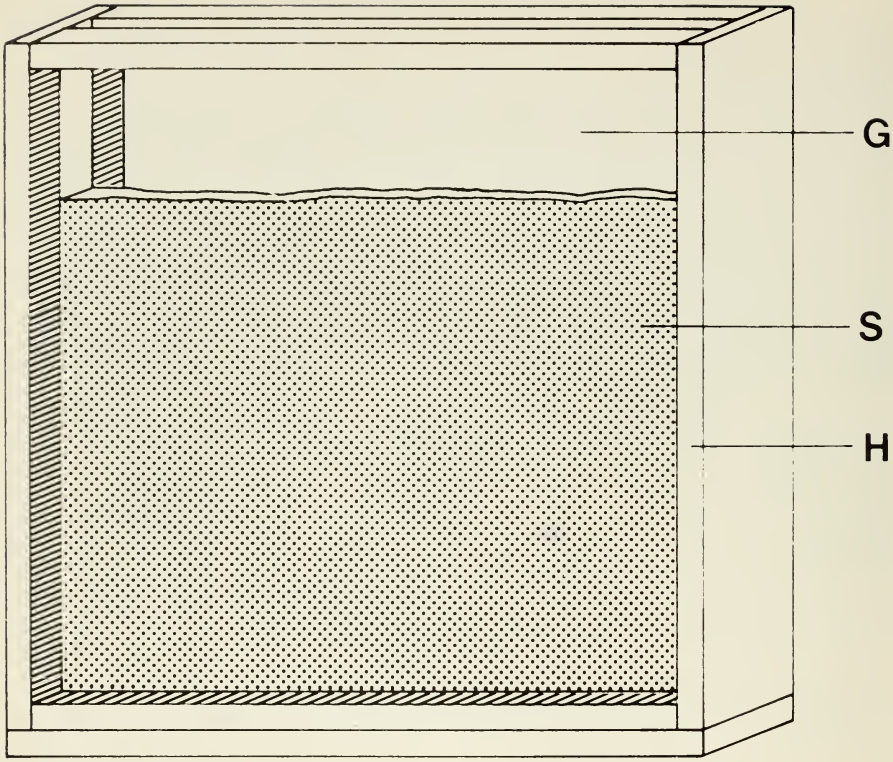


Abb. 3: Beobachtungsgefäß nach Teichert (1957), geändert. H = Holzrahmen, G = parallele Glasscheiben, S = Sandfüllung. Maße: Höhe und Länge der Holzrahmens 52 cm, Breite des Holzrahmens 10 cm, Distanz der parallelen Glasscheiben 3,5 cm.

Zur Aufzeichnung rascher Bewegungsabläufe, wie sie beim Start zum Flug, beim Graben und bei der Aktion der Mundwerkzeuge auftreten, setzte ich eine Beaulieu R 16 „Automatic"-Kamera mit einer Bildgeschwindigkeit von 24 B/sec oder 64 B/sec ein und wertete die Filme durch Einzelbildprojektion aus. Zur genauen Untersuchung der Pillenformung benützte ich einen IVC-Nivico-Video Tape Recorder. Mehrere Formvorgänge wurden mit einer TV-Kamera (JVC-Nivico TV Camera TK 210) auf Band aufgezeichnet und dann beim wiederholten Abspielen ausgewertet.

Gewichte von Käfern und Pillen bestimmte ich mit Federwaagen (Phywe), ihre Größen mit einer Schieblehre. Dabei wurde zur Festlegung der Scarabaeen-Größe der Thorax an seiner breitesten Stelle gemessen. Diese Größe läßt sich auch im Gelände ohne Schwierigkeiten exakt bestimmen und ist nicht so variabel wie die Länge des Käfers, die sich je nach Verhalten des Tieres ändert. Zur Ermittlung der Pillengröße bestimmte ich durch mehrere Messungen die unterschiedlichen Durchmesser der nie ganz symmetrischen Pillen und errechnete daraus das arithmetische Mittel.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Vor den Ausschaltversuchen wurden die Tiere möglichst kurz in CO_2 narkotisiert und dann operiert. Die Operationsstellen wurden mit 96 % Äthanol betupft. So wurde durch Koagulation das Austreten größerer Mengen Hämolymphe vermieden und zugleich die Stelle desinfiziert. Nach der Operation wurden die Tiere mit Preßluft angeblasen, um das Abdiffundieren des CO_2 zu fördern. Nach einigen Minuten waren die Tiere dann wieder aktiv und zeigten nach dem Umsetzen in die Sandarena, wo sie sich vom Operationsschock erholen konnten, keine größeren Beeinträchtigungen ihres Verhaltens. Frühestens 2 Tage nach der Operation wurden wieder ausgewertete Versuche durchgeführt.

Zur Untersuchung von Morphologie und Struktur der Mundwerkzeuge stand mir ein Rasterelektronenmikroskop[1]) (S 4—10 Cambridge Stereoscan) zur Verfügung. Die Präparate wurden an Luft getrocknet. Wegen der starken Chitinisierung der Käfer trat dabei keine zu große Schrumpfung auf.

Während der Freilandarbeiten wurden die klimatologischen Werte im Biotop mit 3 Laborthermometern, 2 Schleuderthermometern, 1 Bodenthermometer, einem Anemometer (Lambrecht) und Feuchte-Indikatorstreifen (Dippel & Götze) bestimmt.

Zur statistischen Prüfung der Daten wurde der Vierfelder-χ^2-Test (2.2.) und der Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummen-Test (2.5.2.) angewandt. Dabei wurde $p < 0{,}05$ als schwach signifikant, $p \leqq 0{,}01$ als signifikant gewertet.

---

[1]) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft Al 56/6

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

ERGEBNISSE

1. Annäherung an die Duftquelle

Nach Halffter & Matthews (1966) suchen die Käfer der Unterfamilie Scarabaeinae in der Regel fliegend nach Nahrung. Bei Freilandbeobachtungen in Andalusien konnte diese Aussage für *Scarabaeus sacer* bestätigt werden.

1.1 Start und Flug

Im Labor durchgeführte Beobachtungen zum Start und Flug von *Scarabaeus sacer* ergaben folgendes:

Der Käfer zeigt vor dem Start ähnliche Verhaltensweisen, wie sie von Prasse (1960) für *Sisyphus schaefferi* beschrieben wurden. Vor dem Abflug läuft das Tier mit erhobenem Kopf und gespreizten Antennen unruhig umher. Dabei versucht es, seine Vorderbeine auf kleine Erhebungen zu stützen. Wenn dies gelingt, kann der Käfer beim Start den Körper vorn steil aufrichten. Dies gestattet eine größere Schlagamplitude während der ersten Flügelschläge, weil die Schlagbahn der Alae von hinten oben nach vorn unten gerichtet ist. Hat das Tier eine für den Start geeignete Stelle gefunden, so hält es im Laufen inne. Nun folgen schnelle, trippelnde Bewegungen aller Beinpaare auf der Stelle. Dann hebt der Käfer die Elytren an — sie werden dabei in der Suturalverfalzung etwas

Abb. 4: Startender Scarabaeus; die Flügel befinden sich in Aufschlagposition.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

gespreizt —, faltet die Alae aus und bringt sie nacheinander in Flugstellung. Noch während des Entfaltens und Vorschwenkens der Alae werden die Mittelbeine an die Seiten des Prothorax hochgeschlagen. Die Reihenfolge der Einzelhandlungen bei den Startvorbereitungen ist die gleiche wie von Prasse (1960) für *Gymnopleurus, Onthophagus* und *Caccobius* beschrieben. Nun folgen einige Flügelschläge und das Tier hebt vom Boden ab (Abb. 4). Die Startdauer vom Anheben der Elytren bis zum Abheben des Tieres ist in den 3 untersuchten Fällen annähernd gleich lang und beträgt im Mittel 0,36 ± 0,01 sec (Abb. 5).

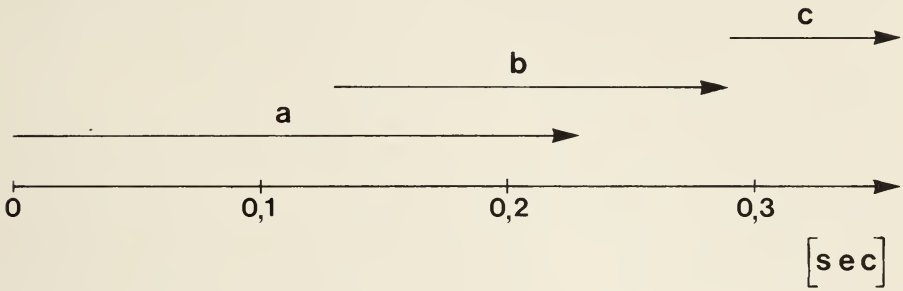


Abb. 5: Zeitbedarf der Startvorbereitungen (insgesamt 0,36 sec). a = Flügel ausklappen, b = Mittelbeine in Position bringen, c = Schlagen der Alae.

Nach den ersten Flügelschlägen, welche den Käfer steil nach vorn aufwärts heben, geht das Tier in einen mehr horizontalen Flug über. Dabei werden die beim Start nach vorn gehaltenen Vorderbeine unter den Thorax gezogen und die Hinterbeine parallel zur Körperlängsachse nach hinten weggestreckt (Abb. 6). Dadurch erzielt der Käfer eine Verringerung seines Formwiderstandes. Die Position der Mittelbeine bleibt unverän-

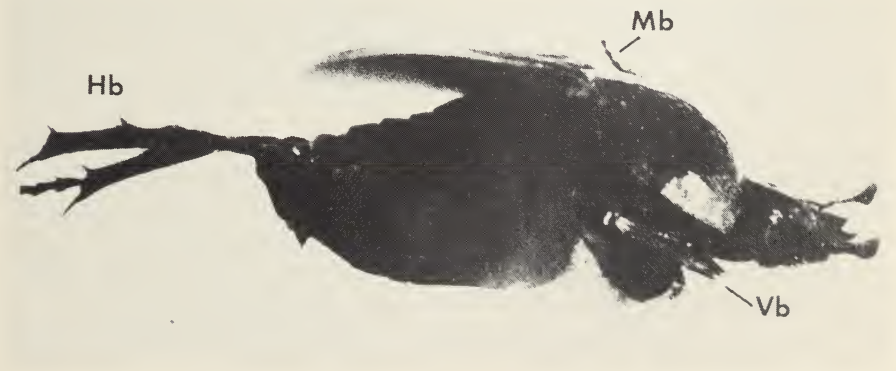


Abb. 6: Fixiert fliegender Scarabaeus in typischer Flughaltung. Die Vorderbeine (Vb) sind unter den Thorax gezogen, die Mittelbeine (Mb) am Thorax hochgeschlagen, die Hinterbeine (Hb) parallel zur Körperlängsachse nach hinten weggestreckt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

dert. Während des Fluges schwingen die Elytren synchron mit den Alae. Am oberen Umkehrpunkt der Alae sind die Elytren maximal vom Abdomen abgehoben und in der Sutura geschlossen, beim Abschlag werden die Elytren zunehmend gesenkt und dabei in der Suturalverfalzung etwas gespreizt.

1.2 Verschiedene Flugphasen

An in freier Natur fliegenden Scarabaeen kann man im Zusammenhang mit der Nahrungsappetenz verschiedene Flugphasen beobachten, die sich nach den Kriterien Flughöhe und Richtung zum Wind unterscheiden lassen. Auch beim Heiligen Pillendreher können — wie von Steiner (1953) für *Geotrupes stercorarius* beschrieben — Suchflug, Anflug und Landung unterschieden werden.

Bei entsprechender Tages- und Jahreszeit und trockenem Wetter lösen innere Faktoren wie ,,Hunger'' das Appetenzverhalten, den Suchflug, aus. Während des Suchfluges fliegt der Käfer Schleifen und Achterfiguren von 20 m bis 50 m Breite quer zum Wind. Dabei wechseln bei den Gegenwendungen fast regelmäßig Rechtskurven mit Linkskurven ab. Die Flughöhe bleibt über weite Strecken konstant. Sie ist vegetationsabhängig und beträgt über einer Wiese etwa 1 Meter. In einem bestimmten Gebiet fliegt der Käfer mehrere Schleifen bzw. Achterfiguren. Danach beobachtet man, daß das Tier plötzlich sein Verhalten ändert und vom Schleifenflug zu mehr oder weniger geradlinigem Flug übergeht. Diese Verhaltensänderung wird vermutlich durch ,,mangelnden Erfolg'' des Schleifenfluges quer zum Wind ausgelöst. Welches Kriterium der Käfer zur Feststellung des mangelnden Erfolges benutzt (Dauer, Wegstrecke o.ä.), kann ich nach meinen Beobachtungen nicht angeben. Dieser mehr oder weniger geradlinige Flug, bei dem größere Strecken (bis zu 200 m) zurückgelegt werden und den ich deshalb Ortsveränderungsflug nenne, ist durch größere mittlere Flughöhe, Flug mit dem Wind oder in einem spitzen Winkel mit dem Wind charakterisiert und bringt den Käfer rasch an einen anderen Ort. Außerdem kann Ortsveränderungsflug nach — offensichtlich versehentlichem — Überfliegen einer Duftquelle ausgelöst werden. Der Käfer fliegt ein größeres Stück mit dem Wind zurück und beginnt wieder mit Schleifenflügen quer zum Wind. In den meisten Fällen findet er dann die schon vorher wahrgenommene aber danach verfehlte Duftquelle.

Man kann aber auch noch ein anderes Flugverhalten beobachten. Der Käfer fliegt dabei in Schleifen mit deutlich kleiner werdender Amplitude und in kleiner werdenden Winkeln zum Wind gegen diesen an. Während dieses Zick-Zack-Fluges wird die Flughöhe kontinuierlich gesenkt. Die Beobachtungen zeigten, daß es sich um den Anflug auf eine Duftquelle handelt. Dieser wird anscheinend dann ausgelöst, wenn der Käfer während des Suchfluges Mistgeruch wahrnimmt. Das Verhalten der Tiere deutet darauf hin, daß *Scarabaeus sacer* im Duftgradienten schräg gegen den Wind anfliegt und bei seitlichem Verlassen der Duftfahne osmoklinotaktische Wendungen ausführt. Die letzte Phase des Anfluges (0,5—1 m) wird in einem niedrigen (0,1—0,2 m), geradlinigen, langsamen Flug gegen den Wind, direkt auf die Duftquelle zu, zurückgelegt. Die Beobachtungen von Comignan (1928), Heymons & v. Lengerken (1929), Warnke (1931),

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Halffter & Matthews (1966) und eigene Ausschaltversuche zeigten, daß die Antennen die wichtigsten Organe für die Geruchs-Fernorientierung sind (vgl. Ausschaltversuche).

Auch optische Reize wurden von mir auf ihre Auslösewirkung hin im Freiland überprüft. Als Attrappen verwendete ich größere, mit brauner Farbe besprühte Steine und Knäuel von dunklem Sackleinen, die im hellen Sand gut sichtbar waren. In keinem Fall konnte ich damit Anflug auslösen. Bot ich zusätzlich noch in etwa 1 m Entfernung geruchliche Reize (Mist in vergrabenen Plastikbechern), so zeigte sich, daß auch bei der Orientierung in der Nähe der Futterquelle optische Reize unwirksam sind. Gegen eine auslösende Wirkung letzterer spricht auch das gelegentliche Überfliegen der Faeces durch *Scarabaeus sacer* beim Anflug.

Tabelle 1: Verschiedene Flugphasen, die im Zusammenhang mit der Nahrungsappetenz beobachtet werden können.

Art des Fluges		Flughöhe	Richtung zum Wind	Flugverhalten
Such-flug	Ortsveränderungsflug	vegetationsabhängig ∅ 2 m max. 5 m min. 0,5 m	mit dem Wind	geradliniger Flug (bis 200 m weit)
	Schleifenflug	vegetationsabhängig ∅ 1 m max. 2 m min. 0,5 m Flughöhe über weite strecken konstant	quer zum Wind	Flug in Schleifen- und Achterfiguren mit Gegenwendungen, Breite der Schleifen 20 m—50 m
Anflug		∅ 0,5 m max. 1 m min. 0,1 m Flughöhe und Fluggeschwindigkeit nehmen während des Anfluges ab	gegen den Wind	beim Flug im Duftgradienten vermutlich osmoklinotaktische Wendungen an den Rändern der Duftfahne, übergehend in geraden Anflug

Tabelle 1 zeigt, daß ein Zusammenhang zwischen Fluggeschwindigkeit und Flughöhe besteht. Naheliegend ist eine optische Steuerung, wie sie Steiner (1953) für *Geotrupes stercorarius* annimmt, und wie sie unter anderem für die Flugsteuerung der Biene — besonders deutlich bei der optisch geregelten Wind-Verdriftungs-Kompensation — beschrieben ist (v. Frisch & Lindauer 1955; Heran 1956). Die Winkelgeschwindigkeit, mit der unter dem Tier optische Muster vorbeiziehen, hängt bei konstanter Flughöhe von der Fluggeschwindigkeit gegenüber dem Untergrund ab. Diese aber wird ihrerseits von der Richtung zum Wind beeinflußt. Wenn das Tier nun die Winkelgeschwindigkeit konstant hält, muß es bei unveränderter Eigengeschwindigkeit seine Flughöhe variieren. Vermutlich ist diese Art der Flugsteuerung auch bei *Scarabaeus sacer* verwirklicht. Der Käfer fliegt mit zunehmender Annäherung niedriger und langsamer. Unge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

klärt bleibt dabei aber, wie der Käfer nachts bei Neumond und bedecktem Himmel in völliger Dunkelheit seinen Flug steuert.

1.3 Landung und Lauf zur Duftquelle

Die Landung erfolgt im Mittel 0,86 ± 1,42 m (n = 14) vor dem Mist (maximal 5 m, minimal 0 m). Der Käfer läßt sich dabei durch Zusammenklappen der Flügel fallen. Landen nach Überfliegen der Duftquelle (vgl. Steiner 1953) konnte ich nur einmal beobachten. Nach der Landung richtet sich das Tier auf, zeigt die von Heymons & v. Lengerken (1929) beschriebene „Witterstellung" und läuft dann aus bis zu 5 m Entfernung mit gehobenen Antennen und weit gespreizten Fühlerkeulen geradlinig auf die Duftquelle zu. Ein Verfehlen derselben konnte ich im Freiland beim Anlauf nie beobachten. Diese sichere Orientierung zur Duftquelle hin wird bei den Scarabaeen durch positiv-anemotaktisches Verhalten gewährleistet, welches über die Geruchsrezeptoren der Antennen ausgelöst und vom Luftstrom gerichtet wird, vermutlich über die Johnston'schen Organe (Linsenmair 1973).

Wenige Zentimeter vor der Duftquelle zeigen alle Tiere das von Heymons & v. Lengerken (1929) beobachtete Palpenfächeln, das Warnke (1931) auch bei *Geotrupes silvaticus* fand. Dabei werden die beiden äußeren Segmente der viergliedrigen Maxillarpalpen

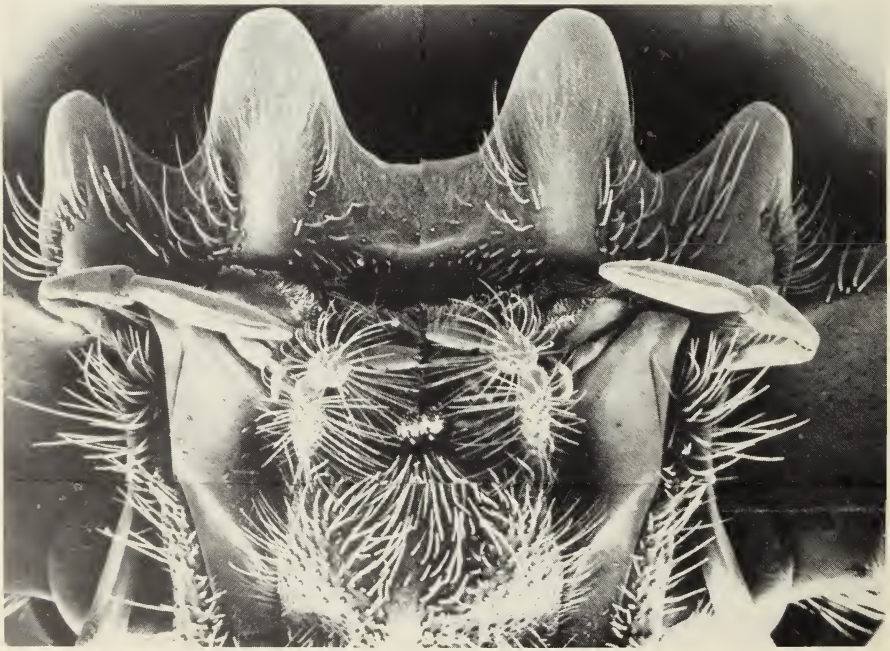
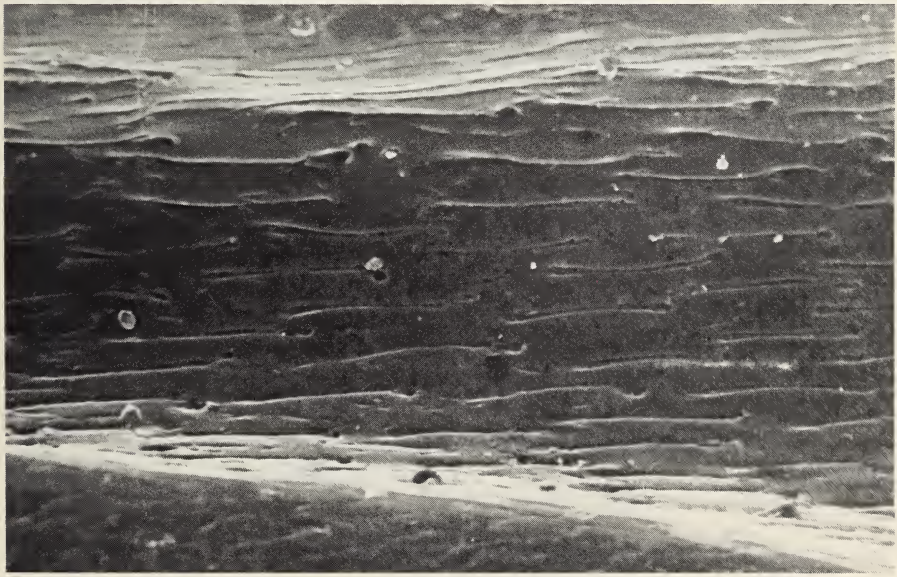


Abb. 7: Aufnahme eines Scarabaeen-Kopfes von der Unterseite (Montage aus 4 Stereoscan-Bildern). Der Ausschnitt zeigt die Region der Mundwerkzeuge (20fach).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Abb. 8: Palpus maxillaris, distales Glied. Die Oberfläche ist an der Unterseite löffelartig vertieft und bildet eine nach distal schmaler werdende Rinne, in der etwa 600 versenkte Haare liegen (110fach).

Abb. 9: In Gruben versenkte Haare in der Rinne auf dem distalen Glied des Palpus maxillaris (800fach).



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

(Abb. 7) rasch (etwa 50 mal/sec) in der Ebene des Kopfschildes horizontal hin- und hergefächelt, ohne dabei das Substrat zu berühren. Dieses Verhalten dient nach Warnke (1931) der Geruchs-Nahrezeption. Er vermutet in den 60—70 ,,niedergelegten und versenkten Haaren'' auf den distalen Gliedern der Maxillarpalpen von *Geotrupes silvaticus* Geruchsrezeptoren.

Abweichend von *Geotrupes* ist beim Heiligen Pillendreher die Oberfläche des distalen Palpengliedes an der Unterseite löffelartig vertieft und bildet nach distal eine Rinne, deren Ränder in der Mitte stark überwölbt sind und nach distal und proximal flacher werden (Abb. 8). In dieser Rinne liegen etwa 600 Haare, die stets in Gruben versenkt sind (Abb. 9). Ihre Funktion besteht, wie eigene Ausschaltversuche sehr wahrscheinlich machten, in einer Geruchsperzeption.

2. Arbeit am Mist

2.1 Verhalten nach der Landung

Wenn die Scarabaeen den Mist erreicht haben, erklettern sie diesen und laufen rasch auf seiner Oberfläche umher. Dabei werden die beiden distalen Segmente der Maxillarpalpen synchron vertikal auf und ab bewegt. Diese Aktion der Palpen verläuft langsam (etwa 2mal je sec) und unterscheidet sich deutlich vom Palpenfächeln. (Auch während

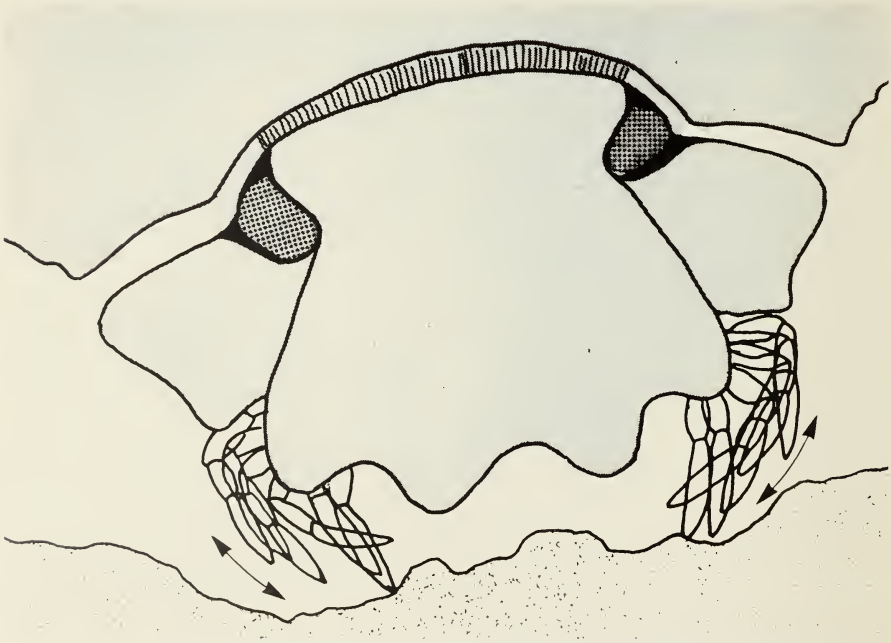


Abb. 10: Rekonstruktion der Palpenbewegung bei Kontakt mit Mist nach Einzelbildauswertung eines 16 mm Films (Bildgeschwindigkeit 24 Bilder/sec).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

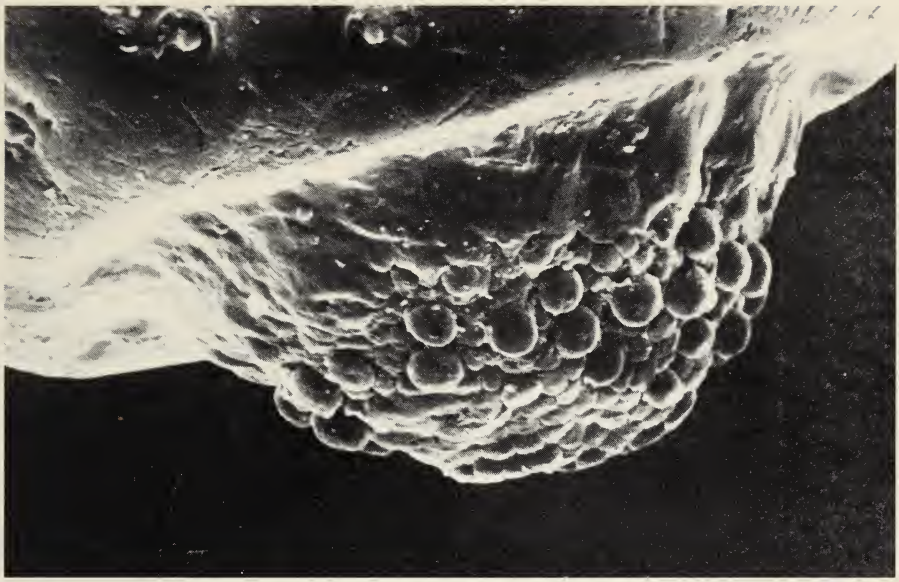


Abb. 11: Spitze des distalen Palpengliedes des Palpus maxillaris. Auf der Spitze befinden sich etwa 50 kugelige Strukturen (2200fach).

der gesamten Pillenformung bewegt der Heilige Pillendreher die Palpen in der eben beschriebenen Weise. Vgl. 2.5.2).

Durch Einzelbildanalyse von Filmaufnahmen konnte ich ermitteln, daß dabei die Spitze des distalen Maxillarpalpengliedes mit dem Mist in Kontakt gebracht wird (Abb. 10).

Eine Untersuchung der Maxillar- und Labialpalpenspitzen von *Scarabaeus sacer* unter dem Rasterelektronenmikroskop zeigte auf den Palpenspitzen Strukturen von kugeliger Gestalt, die morphologisch den in derselben Position bei *Geotrupes* beschriebenen Rezeptoren (Warnke 1931; Winking-Nikolay 1975) ähneln (Abb. 11).

Wie aus der Arbeit von Warnke (1931) hervorgeht, dienen die Spitzen der Maxillar- und Labialpalpen bei *Geotrupes* der Kontaktchemorezeption. Dies gilt auch für andere

Tabelle 2: Anzahl vergleichbarer Strukturen auf den Palpen von *Geotrupes silvaticus* (Warnke 1931) und *Scarabaeus sacer*

		Geotrupes	Scarabaeus
Maxillarpalpen	kugelige Strukturen auf der Palpenspitze	20	50
	versenkte Haare auf dem distalen Glied	60—70	600
Labialpalpen	kugelige Strukturen auf der Palpenspitze	20	20

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Coleopteren. Bei *Galerita janus* (Fam. Carabidae), *Epicauta pennsylvanica* (Fam. Meloidae), *Cauliognathus pennsylvanicus* (Fam. Cantharidae) und *Tetraopes tetraophthalmus* (Fam. Cerambycidae) kommen Frings & Frings (1949) zu demselben Ergebnis. Eigene Ausschaltversuche lassen ebenfalls die Aussage zu, daß bei *Scarabaeus sacer* unter anderem die Spitzen der distalen Glieder beider Palpenpaare Kontaktchemorezeptoren tragen.

Durch das vorher geschilderte Verhalten wird vom Heiligen Pillendreher also zunächst die Mistoberfläche „abgeschmeckt". Danach verhalten sich die Scarabaeen von Fall zu Fall unterschiedlich.

Tabelle 2 zeigt, daß *Scarabaeus sacer* auf den Maxillarpalpen wesentlich mehr von den verglichenen Strukturen besitzt.

2.2 Auslösung der Pillenformung

Im Freiland kann man beobachten, daß Scarabaeen von frischem Kuhmist stark angezogen werden. Sie laufen zunächst auf den Fladen umher, verlassen sie aber nach wenigen Minuten wieder und beginnen erneut mit Suchflügen. Ist der Kuhmist dagegen etwas angetrocknet, so löst er Formung aus. Zu ausgetrockneter, fester Mist wirkt vermutlich nicht mehr anziehend (Heymons 1927). Ich nahm aufgrund dieser Beobachtungen an, daß eine bestimmte Konsistenz einen der auslösenden Reize für die Pillenformung darstellt. Im Labor konnte ich durch Zumischen von Sägemehl zu frischem Kuhmist Formung auslösen. Die Menge des Sägemehls variierte dabei je nach Flüssigkeitsgehalt des frischen Mists. Am besten ließ sich Pillenformung auslösen, wenn ich soviel zugab, daß das Gemisch gerade gut zusammenklebte. Vermutlich prüft *Scarabaeus sacer* die Konsistenz beim normalen Laufen über den Mist mit den Extremitäten. Spezielle, prüfende Bewegungen oder Formversuche konnte ich bei falscher Konsistenz des Mists nie beobachten.

Aber auch, wenn die Konsistenz Pillenformung ermöglichen würde, formen nicht alle Scarabaeen. So traf ich von 107 im Freiland am Mist beobachteten Heiligen Pillendrehern 70 formende Käfer an, während 37 Tiere an der Oberfläche oft stundenlang nur fraßen. Da vor allem die Pillenformung im Labor genauer analysiert werden sollte, untersuchte ich im Freiland alle meßbaren Faktoren, die als mögliche auslösende Reize für eine der beiden beobachteten Reaktionsweisen in Frage kamen.

Während der Monate Mai und Juni 1975 konnte keine allmähliche Veränderung der Häufigkeit von Fressen am Mist und Formung beobachtet werden. Somit können für diese Monate jahresrhythmische Einflüsse ausgeschlossen werden. Ebenso zeigte ein Vergleich der Daten verschiedener Tageszeiten — man könnte an tagesrhythmische Abhängigkeit der Reaktionsweisen denken — keine Unterschiede. Dies gilt aber nur für Beobachtungen an tagsüber aktiven Scarabaeen; über das Verhältnis von formenden Tieren unter den in der Nacht aktiven Käfern kann ich keine ausreichend genauen Aussagen machen.

Dagegen ergaben die Beobachtungen der Scarabaeen im Freiland, daß das Wetter das Verhalten der Tiere beeinflußt. So vergruben sich die Käfer bei regnerischem, feuchtem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Wetter oder blieben vergraben. Durch spezielle Untersuchungen sollten die klimatischen Einzelfaktoren ermittelt werden, deren Veränderung eine der beiden Reaktionsweisen auslöst.

Ein Vergleich der Lufttemperatur 1,5 m über dem Boden (Flughöhe), der Lufttemperatur 1 cm über dem Boden (Laufhöhe) und der Misttemperatur (in 2 cm Tiefe) jeweils für formende und fressende Scarabaeen ergab keine Korrelation mit der Formaktivität. Wie Abbildung 12 zeigt, war die Temperatur der Umgebung oder des Mists für die bevorzugte Auslösung einer der beiden Verhaltensweisen in den angegebenen Bereichen unerheblich. Auch ein Vergleich der während der Formung bzw. des Fressens gemessenen Werte von Luftdruck, Dampfdruck und relativer Luftfeuchte zeigt keine mit einer der Verhaltensweisen korrelierbaren Unterschiede.

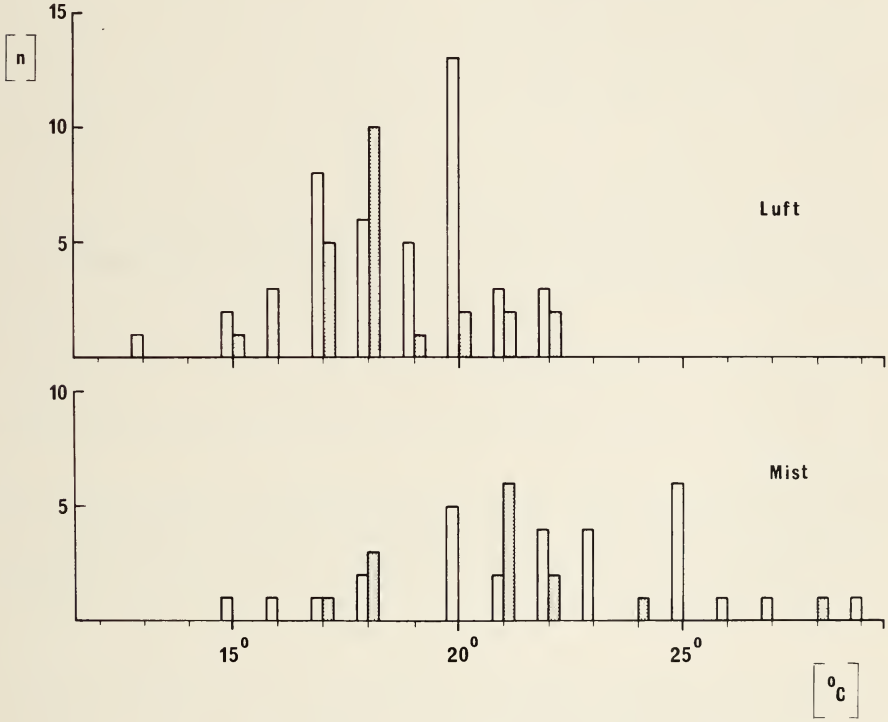


Abb. 12: Anzahl formender (weiße Säulen) und fressender (graue Säulen) Scarabaeen bei unterschiedlicher Luft- und Misttemperatur.

Wahrscheinlich spielt aber der Bewölkungsgrad eine Rolle (Tab. 3). Bei sonnigem Wetter war das Verhältnis zugunsten der formenden Käfer verschoben. Da bei direkter Sonnenbestrahlung eine höhere Austrocknungsgefahr für den Dung besteht, könnte das Verhalten der Käfer darauf in sinnvoller Weise eingestellt sein. In heißeren Gegenden wie in Tunesien findet man nämlich von Frühsommer bis Spätherbst ausschließlich Pillen formende Scarabaeen (Linsenmair, mdl.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Die Beobachtungen bei sonnigem und bewölktem Wetter schließen frischen und älteren Mist ein, die Beobachtungen an frischem und älterem Mist sowohl sonniges als auch bewölktes Wetter.

Tabelle 3: Anzahl der Beobachtungen von Fressen und Formung bei (a) sonnigem und bewölktem Wetter, (b) frischem (bis 2 Stunden alt) und älterem Mist.

Die Daten wurden bei einer mittleren
Misttemperatur = 21,5 ± 3,17 °C
Lufttemperatur = 18,5 ± 1,94 °C
relativen Luftfeuchte = 82 ± 4,1 %
gewonnen.

(a)	Fressen	Formung
sonnig	17	39
bewölkt	25	24

$p < 0{,}05$

(b)	Fressen	Formung
frisch	4	56
älter	38	7

$p < 0{,}001$

Die Daten wurden nach dem Vierfelder-χ^2-Test auf signifikante Abweichung von einer Gleichverteilung geprüft. Im ersteren Fall kann die Unabhängigkeitshypothese mit $p < 0{,}05$ abgelehnt werden, im zweiten Fall mit $p < 0{,}001$.

Aus Tabelle 3 ergibt sich, daß frischer Mist (bis zu 2 Stunden alt) Formung auslöst, älterer Mist hingegen vermehrt Fressen an der Oberfläche. Hierbei spielen anscheinend die Veränderungen an der Mistoberfläche eine wesentliche Rolle. So konnte ich in einem Fall durch Umwenden eines Kothaufens bei einem fressenden Scarabaeus Pillenformung auslösen.

Puzanowa-Malyschewa (1956) nimmt an, daß die Intensität des Mistgeruchs für die Auslösung der Formung wichtig ist. Sie konnte zeigen, daß durch systematisches Verdünnen des angebotenen Mists mit grüner Mastix (es wird nicht klar, was damit gemeint ist) Formung immer seltener ausgelöst wird und bei weniger als 50 % Mistanteil sogar ganz unterbleibt.

Die Tatsache, daß ich beide Verhaltensweisen auch gleichzeitig an demselben Kothaufen beobachten konnte, kann darauf zurückzuführen sein, daß endogene Komponenten („Stimmungen") beteiligt sind oder daß individuelle Unterschiede der Reaktionsnorm existieren. Es wären dann Bedingungen gegeben, die bei einem Käfer gerade noch Formung auslösen, bei anderen Tieren dagegen nur noch Fressen am Mist.

Ein im Freiland nicht faßbarer Faktor war das Alter der Tiere. Der Abnutzungsgrad der Zähne des Kopfschildes und der Vordertibien ist m.E. kein hinreichend exaktes Kriterium zur Altersbestimmung, da er nicht nur altersabhängig, sondern auch substratabhängig ist. Nach eigenen Laborbeobachtungen beeinflußt das Lebensalter das Verhalten der Tiere merklich. Käfer, die älter als 1 Jahr sind, fertigen kaum noch Pillen und fressen in erster Linie direkt am Mist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

2.3 Ablauf der Pillenformung

Wenn die endogene Handlungsbereitschaft vorhanden ist und äußere Faktoren wie sonniges Wetter und frischer Mist von richtiger Konsistenz als Auslöser hinzukommen, beginnen die Heiligen Pillendreher eine Pille zu formen. Bereits J. H. Fabre (1891) gab davon eine gute Beschreibung, die durch Beobachtungen von Comignan (1928) und v. Lengerken (1951) ergänzt wurde. Von Lengerken (1951) schildert die Formung einer Pille durch *Scarabaeus sacer*: ,,Wir sehen, wie er den gezackten Rand seines Kopfschildes immer von neuem in den weichen Stoff hineindrückt, den Kopf dann in die Horizontalebene hebt und durch diese Bewegung etwas Dung nach vorn aufwärts schiebt. Zur gleichen Zeit greifen die Vorderbeine jedesmal in den entstandenen Spalt ein und scharren schnell etwas Stoff unter die Bauchseite. Indem sich der Käfer auf seiner Arbeitsstelle dauernd hin und her wendet und dabei das eben geschilderte Verfahren ständig wiederholt, entsteht zunächst eine Kugelkalotte aus Dung, die von einem ringförmigen Graben umgeben ist. Infolge des gleichmäßigen Abstechens von Mistbrocken wird der Ringgraben proportional zum Anwachsen des Ballens schnell tiefer. Der Ballen unter dem Käfer gestaltet sich langsam zur Kugel, zur ,,Pille'', die ihm seinen deutschen Namen ,,Pillendreher'' eingetragen hat. Um den dem Boden aufliegenden Teil der entstehenden Pille der Kugeloberfläche einzupassen, zwängt sich das Tier von allen Seiten her unter das Gebilde, wobei es die Kugel jeweilig etwas anhebt und für einen kurzen Augenblick aus ihrer zentralen Lage in der inzwischen entstandenen Mulde herauskippt, da sein Körper wie ein Keil wirkt. Niemals aber wird die Pille gedreht, gerollt oder irgendwie von der Stelle bewegt.''

2.4 Dauer der Pillenformung

Die Heiligen Pillendreher benötigten in Andalusien zur Herstellung einer Pille im Mittel 32 ± 25 Minuten (n = 23). Die längste von mir beobachtete Zeit, 85 Minuten, formte ein Scarabaeus am 22. Mai 1975. Der Käfer arbeitete bei kühlem Wetter und bedecktem Himmel (Lufttemperatur in 1 m Höhe 22° C) von 12.55 bis 14.20 Uhr an einer Pille aus Pferdemist. Die fertige Pille war sehr regelmäßig, wurde aber dennoch von dem Tier während des Rollens mehrmals verbessert (vgl. 3.2).

Am selben Tag konnte ich auch die kürzeste Formzeit, 7 Minuten, messen. Von 23.43 bis 23.50 Uhr formte ein Scarabaeus bei sternklarer, mondheller Nacht (Lufttemperatur in 1 m Höhe nur 13° C) ebenfalls eine Pferdemist-Pille. Diese hatte durchschnittliche Größe und war etwas unregelmäßig, ihre Form wurde aber während des Rollens nicht weiter verbessert. Beide Tiere arbeiteten ungestört, die gemessenen Zeiten entfallen deshalb ganz auf die Formung.

Diese und andere Freiland- und Laborbeobachtungen zeigen, daß die Temperatur in weiten Grenzen keinen signifikanten Einfluß auf die Formdauer ausübt (Abb. 13). Dagegen stellt die innerartliche Konkurrenz einen Faktor dar, der die Formdauer verkürzen kann (vgl. 3.1).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

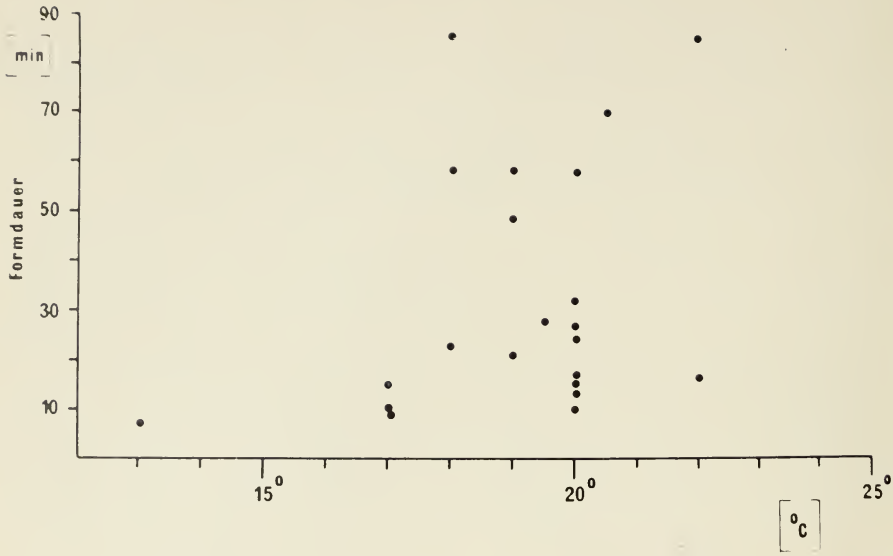


Abb. 13: Dauer der Pillenformung bei verschiedenen Temperaturen. In weiten Grenzen übt die Temperatur keinen signifikanten Einfluß aus (Korrelationskoeffizient: 0,2783; $p > 0,05$).

2.5 Verhaltenselemente der Pillenformung

Wie schafft es der Heilige Pillendreher nun, die typische symmetrische Kugelform zu erreichen? Ein Grund liegt nach v. Lengerken (1951) in der Anatomie des Käfers. Er schreibt dazu:

,,Die Fähigkeit, Körper von Kugelgestalt zu formen, ist in der Organisation des Käfers begründet. Die Hinterbeine sind sehr weit hinten am Körper eingelenkt und die Hüften der Vorderbeine erweisen sich als erheblich nach dem Kopf hin verlagert. Im Verhältnis zur relativen Kleinheit des Körpers wird der Aktionsradius der Beine auf diese Weise stark vergrößert. Von Bedeutung sind ferner die Länge der Hinterbeine sowie die Gesamtgestaltung der einzelnen Extremität. Sowohl Ober- als auch Unterschenkel aller Beine sind bogig gekrümmt.''

Obwohl der Heilige Pillendreher zur Pillenformung verschiedenes Material verwendet, erreicht er jedesmal eine nahezu symmetrische Kugelgestalt. Genügt hierzu ein völlig starres Instinktprogramm oder ist das Programm, das heißt die Kombination einzelner Bewegungskoordinationen mehr oder weniger flexibel? Um dieser Frage nachzugehen, wurde die Formung der Pillen eingehender analysiert. Wie genaue Videoaufzeichnungen zeigten, setzt sich jeder Formvorgang aus 7 verschiedenen, immer wiederkehrenden Verhaltenselementen zusammen (Abb. 14):

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

— Festdrücken — Der Käfer sitzt auf der Pille und drückt mit den Vordertibien alternierend Mist an die Pille. Die Extremitäten liegen dabei symmetrisch auf der Kalotte. Durch den Druck der Vorderbeine entsteht gleichzeitig — als Gegenkraft — Zug auf Mittel- und Hinterbeine, so daß sich der Mist unter dem Tier hochwölbt. Die Pille wächst so über die ursprüngliche Mistoberfläche hinaus. Festdrück-Bewegungen charakterisieren den Beginn jeder Formung.

— Sammeln — Der Pillendreher streckt sich weit nach vorn, nur die Hintertibien umklammern noch die Pille. Mit den Vorderbeinen scharrt das Tier Mist unter seinen Körper. Größere Halme werden dabei durch ,,Zerpflücken'' und ,,Wegschieben'' (siehe unten) aussortiert. Dann zieht der Käfer den Mist durch Zurückverlagern des Körpers mit den Vordertibien an die Pille, hebt ihn manchmal noch ein Stück an der Kugeloberfläche hoch und drückt ihn fest. Auf ,,Sammeln'' folgen immer Festdrück-Bewegungen. Dabei wird der Mist stets in dem Sektor festgedrückt, wo er gesammelt wurde. Eine Verlagerung an andere Stelle kommt nie vor. Diese ergibt sich aber passiv durch das ,,Festdrücken'' mit den Vordertibien, wobei Material zu den Seiten hin ausweicht.

— Sich drehen — Alle Drehbewegungen erfolgen auf dem oberen Pol der Pille um die Hochachse des Tieres, entweder nach links oder nach rechts. Durch eine Schrittfolge ändert ein sich drehender Käfer bei ,,normaler'' Pillenoberfläche (vgl. 2.5.2) seine Position um etwa 30°, bei großen Schritten etwa um 60°. Größere Winkelbeträge werden durch mehrere Schrittfolgen erreicht.

— Zerpflücken — Befinden sich einzelne, längere Halme an der Oberfläche der entstehenden Pille, so werden diese entfernt. Hierzu steckt der Scarabaeus die gezähnten Vordertibien nebeneinander an der Stelle, wo sich ein Halm befindet, in den Mist. Dann zieht er sie seitlich so auseinander, daß dadurch der Halm herausgezogen wird. Oft folgt eine ,,Wegschiebe''-Bewegung.

— Wegschieben — Der Käfer schiebt mit dem Kopfschild oder den Vordertibien Mist, der nicht festgedrückt oder gesammelt wird, weg. Diese Bewegung dient besonders der Schaffung freien Raumes zwischen der entstehenden Pille und dem restlichen Mist. Der daraus resultierende Ringgraben ermöglicht dem Scarabaeus das ,,Unterkriechen''.

— Unterkriechen — Dieser Ausdruck beschreibt das kopfüber nach vornunten Kriechen des Tieres, das vom oberen Pol der Pille aus erfolgt und besonders am Ende der Formung von ,,Festdrücken'' begleitet wird. Anschließend führt die umgekehrte Bewegung zurück zum oberen Pol.

— Pille kippen — In der Endphase der Formung, wenn die Pille bereits weitgehend Kugelgestalt hat, kriecht der Pillendreher unter die Pille, stemmt seinen Kopfschild zwischen Pille und Boden und kippt die Pille mit den Hinterbeinen aus ihrer Lage. Er kann so auch die Schichten am unteren Pol der Pille festdrücken. Dieser Vorgang wird mehrfach an verschiedenen Stellen wiederholt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

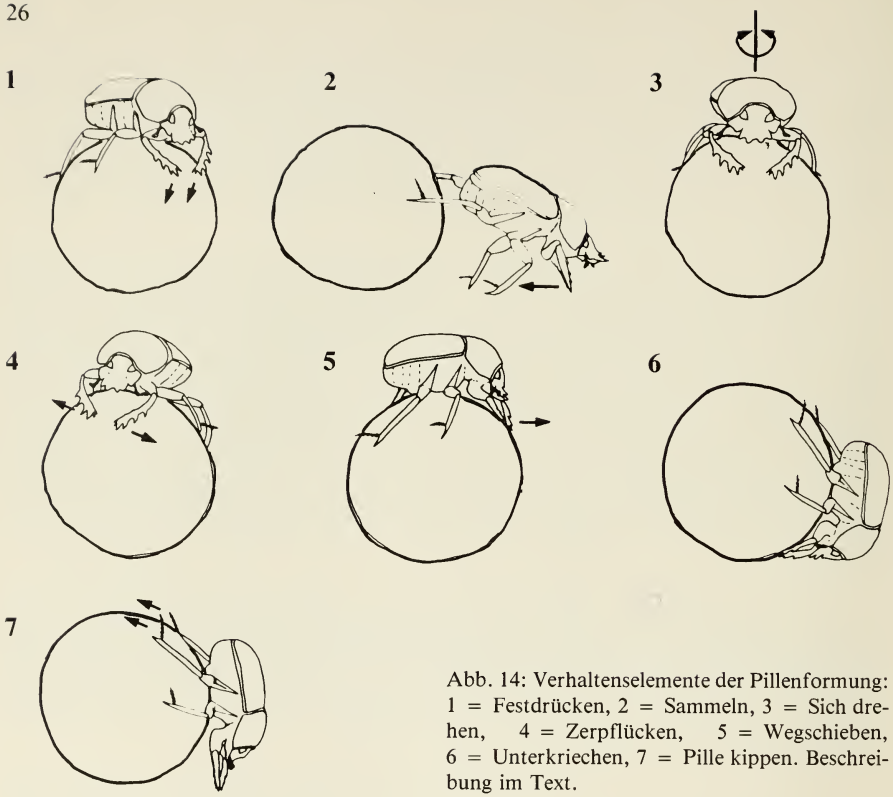


Abb. 14: Verhaltenselemente der Pillenformung: 1 = Festdrücken, 2 = Sammeln, 3 = Sich drehen, 4 = Zerpflücken, 5 = Wegschieben, 6 = Unterkriechen, 7 = Pille kippen. Beschreibung im Text.

Aus dieser Bewegung heraus erfolgt für den Beobachter übergangslos das Rollen der Pille. Der Käfer nimmt beim ,,Pille kippen'' bereits die für das Rollen typische Position ein.

2.5.1 Häufigkeit von Verhaltenselement-Wechseln und Zeitbedarf der Verhaltenselemente

Nachdem die verschiedenen Verhaltenselemente definiert worden waren, konnte bestimmt werden, wie oft der Käfer im Gesamtablauf einer Pillenformung von einem Verhaltenselement zu einem anderen wechselt. (Ein Verhaltenselement wird also jeweils von zwei anderen Verhaltenselementen ,,eingerahmt''. Die Dauer der einzelnen Verhaltenselemente bleibt dabei unberücksichtigt.) Im folgenden wird die Häufigkeit der Verhaltenselement-Wechsel kurz als ,,Häufigkeit der Verhaltenselemente'' bezeichnet.

Um auch über Änderungen der Häufigkeit der Verhaltenselemente während einer einzelnen Pillenformung eine Aussage machen zu können, faßte ich die Zahl der Wechsel für Abschnitte von jeweils 5 Minuten zusammen und verglich intervallweise die Häufigkeit der Verhaltenselemente vom Anfang bis zum Ende der Formung.

Zur Bestimmung des Zeitbedarfs der einzelnen Verhaltenselemente wurde mit einer Stoppuhr die Dauer eines jeden Verhaltenselements — also jeweils die Zeit zwischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

zwei Wechseln — gemessen. Auch in diesem Fall wurde ein Formvorgang in 5-Minuten-Intervalle zerlegt und die für die einzelnen Verhaltenselemente gemessenen Zeiten innerhalb dieser Intervalle aufsummiert.

Die Auswertung der gewonnenen Daten ergibt folgendes: Ein Vergleich von Häufigkeit bzw. Zeitbedarf eines Verhaltenselements in den 5-Minuten-Abschnitten einer einzel-

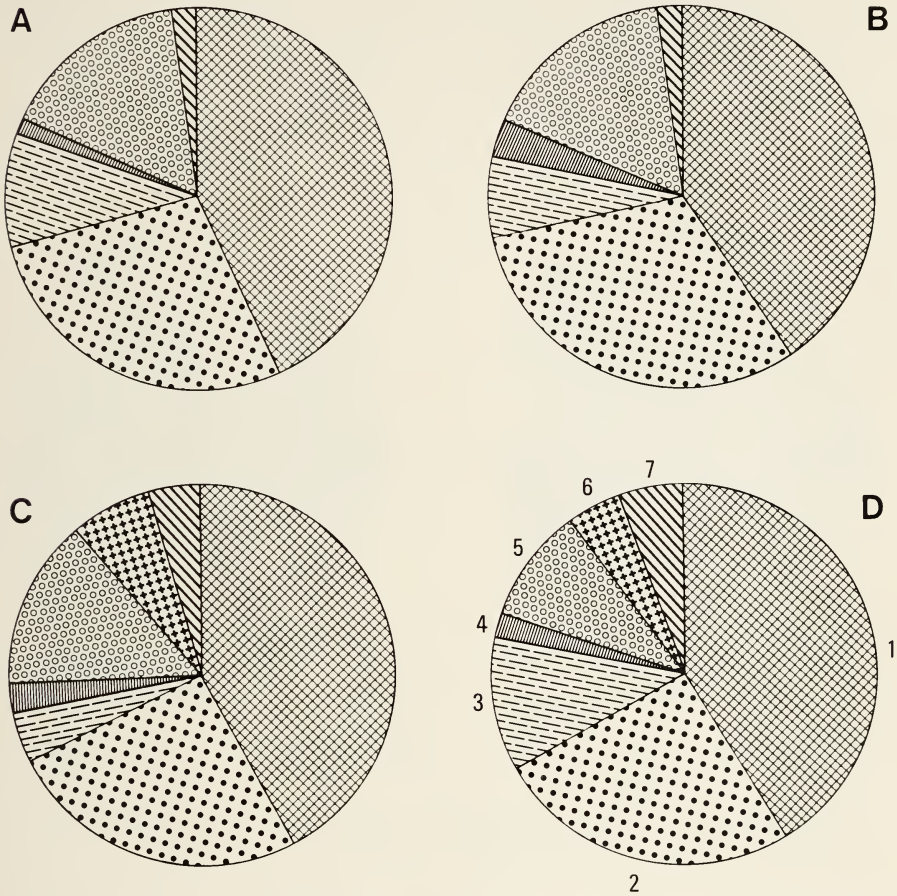


Abb. 15: Häufigkeit der Verhaltenselement-Wechsel für 4 Formvorgänge verschiedener Käfer (Gesamtzahl der Wechsel = 100 % = 360°).

A = Formung einer Pille aus Kuhmist; Formdauer: 22,5 Minuten
B = Formung einer Pille aus Kuhmist; Formdauer: 20,0 Minuten
C = Formung einer Pille aus Pferdemist; Formdauer: 22,0 Minuten
D = Formung einer Pille aus Pferdemist; Formdauer: 85,0 Minuten

Bei Pferdemist kommen „Zerpflücken" und „Wegschieben" wegen der Halmbestandteile häufiger vor als bei Kuhmist.

1 = Festdrücken 2 = Sich drehen 3 = Unterkriechen
4 = Pille kippen 5 = Sammeln 6 = Zerpflücken
7 = Wegschieben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

nen Formung zeigt große Variabilität. Dagegen zeigt der Gesamtablauf verschiedener Formungen unterschiedlicher bzw. auch gleicher Tiere weitgehende Übereinstimmung. Für alle (n = 11) untersuchten Formvorgänge (Kuh-und Pferdemist) sind die relativen Anteile der einzelnen Verhaltenselemente annähernd gleich groß und unabhängig vom Zeitaufwand für die gesamte Formung (Abb. 15).

Die Käfer wechselten bei der Formung ihrer Pillen am häufigsten zum Verhaltenselement ,,Festdrücken''. ,,Sich drehen'' und ,,Sammeln'' folgten in ihren Häufigkeiten (Abb. 16.A). Auch bei der Analyse des Zeitbedarfs ergab sich, daß ein Scarabaeus während der Pillenformung mehr als die Hälfte der Zeit für das ,,Festdrücken'' des Mists aufwendet (Abb. 16.B), etwa ⅕ der Zeit nimmt das ,,Sammeln'' in Anspruch. Alle übrigen Verhaltenselemente laufen relativ rasch ab, ihr Zeitbedarf ist vergleichsweise gering. Am deutlichsten wird der Unterschied zwischen Häufigkeit und Zeitbedarf bei den Drehungen des Heiligen Pillendrehers auf der Pille. Während ,,Sich drehen'' das zweithäufigste Verhaltenselement ist, beansprucht es nur etwa 1/20 der Zeit für eine vollständige Formung. Drehungen erfolgen also häufig und rasch (Abb. 16.A, B).

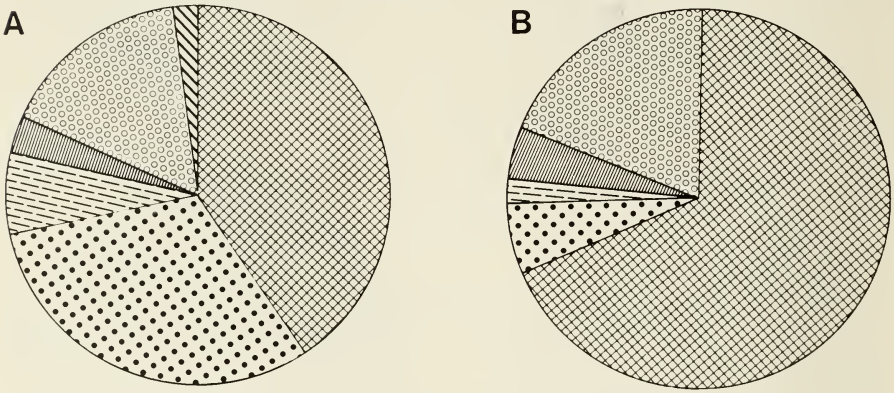


Abb. 16: Vergleich von Wechselhäufigkeit ,,A'' (Gesamtzahl der Wechsel = 100 % = 360°) und Zeitbedarf ,,B'' (Gesamt-Zeitdauer = 100 % = 360°) der Verhaltenselemente für ein und denselben Formvorgang. ,,Sich drehen'' ist das zweithäufigste Verhaltenselement, beansprucht aber nur etwa 1/20 der gesamten Formzeit. (Der Zeitbedarf von ,,Wegschieben'' ist so gering, daß er in der Graphik nicht darstellbar ist.) Legende siehe Abbildung 15.

Vergleicht man die Häufigkeit und den Zeitbedarf der Verhaltenselemente in den aufeinander folgenden 5-Minuten-Abschnitten einer Formung, so zeigt sich, daß in allen beobachteten Fällen ,,Sammeln'' von Mist seltener wird, das ,,Unterkriechen'' aber häufiger.

,,Pille kippen'' ist typisch für die Endphase der Formung und kommt nur in dieser vor. Alle übrigen Verhaltenselemente treten unterschiedlich häufig auf und zeigen keine systematische Häufigkeitsänderung im Verlauf der von mir untersuchten Formvorgänge (Abb. 17).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

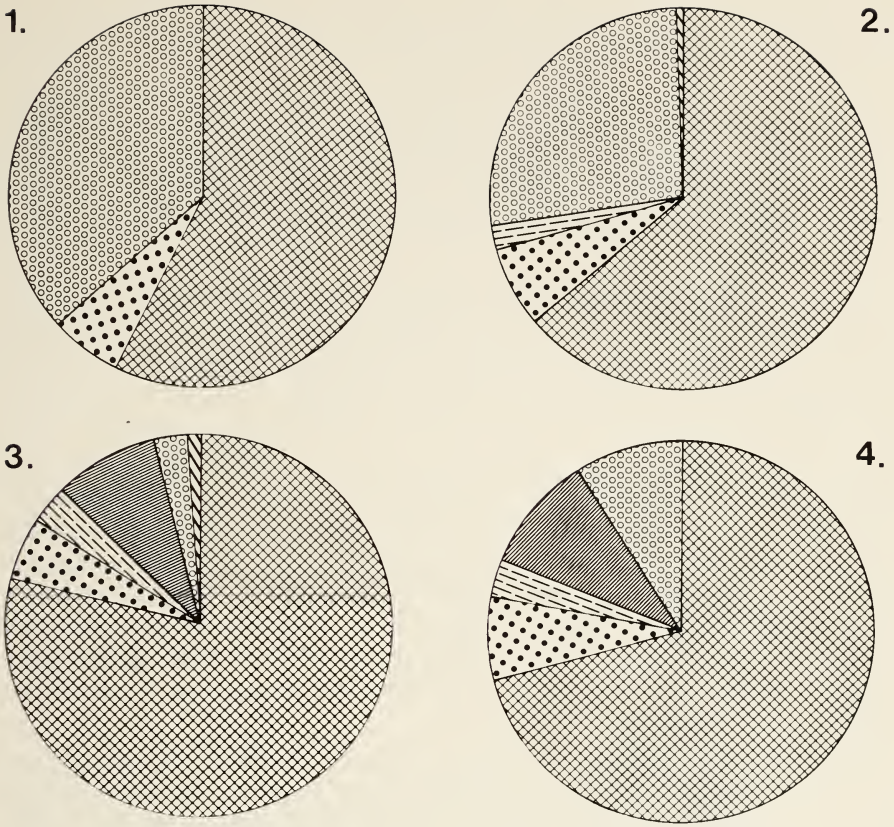


Abb. 17: Zeitbedarf der Verhaltenselemente in den einzelnen 5-Minuten-Abschnitten einer Pillenformung, wie sie sich als typisch bei der Analyse von (n = 11) Formvorgängen erwiesen haben. (Teile von Abbildung 16 ,,B''; Gesamtformdauer = 20 Min.). ,,Sammeln'' nimmt ab; ,,Unterkriechen'' nimmt zu; ,,Pille kippen'' ist typisch für die Endphase; ,,Sich drehen'' ist annähernd gleich verteilt. Legende siehe Abbildung 15.

Eine Zweiteilung in ,,cutting phase'' und ,,shaping phase'', wie sie von Matthews (1963) für *Canthon pilularius* beschrieben wird, läßt sich bei der Pillenformung durch *Scarabaeus sacer* nicht erkennen.

2.5.2 Die Drehbewegungen des Scarabaeus auf der Pille und deren Steuerung

Eine der wichtigsten Fragen, die sich bei der Untersuchung der Formung stellt, ist die, wie die symmetrische Kugelgestalt der Pille entsteht. Da die Drehbewegungen des Käfers um die eigene Achse bereits zu einem Kreis führen, der ein wichtiges Element der Kugelform darstellt, wurde diese Verhaltensweise besonders genau untersucht. Um das Instinktprogramm dabei auf das Ausmaß der Starrheit bzw. Flexibilität zu prüfen, wurde folgenden Fragen nachgegangen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

— Ist die Auslösung einer Drehbewegung abhängig von der Dauer (Zeitprogramm) oder Zahl der unmittelbar vorangegangenen Bewegungen?

— Erfolgen Drehungen zufällig, d. h. unabhängig von vorausgegangenen Drehungen oder sonstigen Verhaltenselementen, oder haben Drehungen in eine Richtung Gegenwendungen (um mehr oder weniger genau denselben Winkelbetrag) in die andere Richtung zur Folge bzw. treten bevorzugt Drehungen in einer Richtung auf (d. h.: liegt ein „Drehprogramm" vor, das eine gleichmäßige Bearbeitung der gesamten Kugel garantiert)?

Dazu wurden Formvorgänge von Tieren untersucht, von denen mehrere Formungsprotokolle vorlagen. Es zeigte sich, daß die Auslösung einer Drehbewegung keine Beziehung zu Dauer und Zahl der vorhergegangenen Handlungen erkennen läßt. Die Drehbewegungen erfolgen statistisch verteilt nach links oder rechts, wie eine Prüfung mit dem Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummen-Test (Weber 1972) ergab (Abb. 18).

Aufgrund dieser Beobachtungen vermutete ich, daß weder ein Zeitprogramm noch ein Drehprogramm die Drehbewegungen des formenden Scarabaeus steuert. Vielmehr legen die Ergebnisse nahe, daß der Käfer sich nach dem Zustand der Pillenoberfläche richtet. Das Tier würde sich demnach dann weiterdrehen, wenn diese einem endogenen Sollwert entspricht. Das Abstoppen der Drehbewegung aber würde umgekehrt durch Unebenheiten der Kugeloberfläche ausgelöst werden. Dazu wäre es notwendig, daß *Scarabaeus sacer* Vertiefungen und Erhebungen der Pillenoberfläche wahrnehmen kann. Um dies zu überprüfen, schloß ich eine Reihe von Versuchen an, bei der ich die Pillenoberfläche veränderte.

Die Wirkung von Vertiefungen untersuchte ich, indem ich während der Formung mit einem Bleistift Löcher von 8 mm Durchmesser und 20 mm Tiefe in die Pillenoberfläche stach. Dies geschah stets zwischen den Hinterbeinen des formenden Käfers, da er bei Anwendung dieser Methode am wenigsten gestört wurde. Wenn der Scarabaeus mit den Hinterbeinen oder Mittelbeinen in die Löcher hineinfaßte, war keine Reaktion beobachtbar. Die Löcher schlossen sich im Laufe der Festdrück- und Drehbewegungen entweder durch den Zug der Hinter- und Mittelbeine oder durch Druck mit den Vorderbeinen. Spezielle Arbeiten an einem Loch erfolgten nicht. Die Formungsstrategie des Scarabaeus macht spezielle Arbeiten an Vertiefungen anscheinend überflüssig.

Zur Simulierung von Erhebungen wurden Möbelknöpfe und halbierte Zahnstocher verwendet. Diese steckte ich zwischen den Hinterbeinen des formenden Scarabaeus in die entstehende Pille. Auch hier war nach Berühren mit den Hinterbeinen oder Mittelbeinen keine Reaktion des Tieres feststellbar. In allen Fällen formte der Käfer ungestört weiter. Erst wenn er nach Drehbewegungen zufällig mit den Vorderbeinen einen Möbelknopf oder Zahnstocher berührte, wurde die Unebenheit wahrgenommen und durch Zerpflück- und Wegschiebebewegungen der Vorderbeine entfernt.

Hinter- und Mittelbeine spielen demnach bei der Beurteilung der Pillenoberfläche eine untergeordnete Rolle. Vielmehr machen die Versuche die Annahme wahrscheinlich, daß *Scarabaeus sacer* bei der Formung allein mit den Vorderbeinen die Pillenoberfläche prüft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

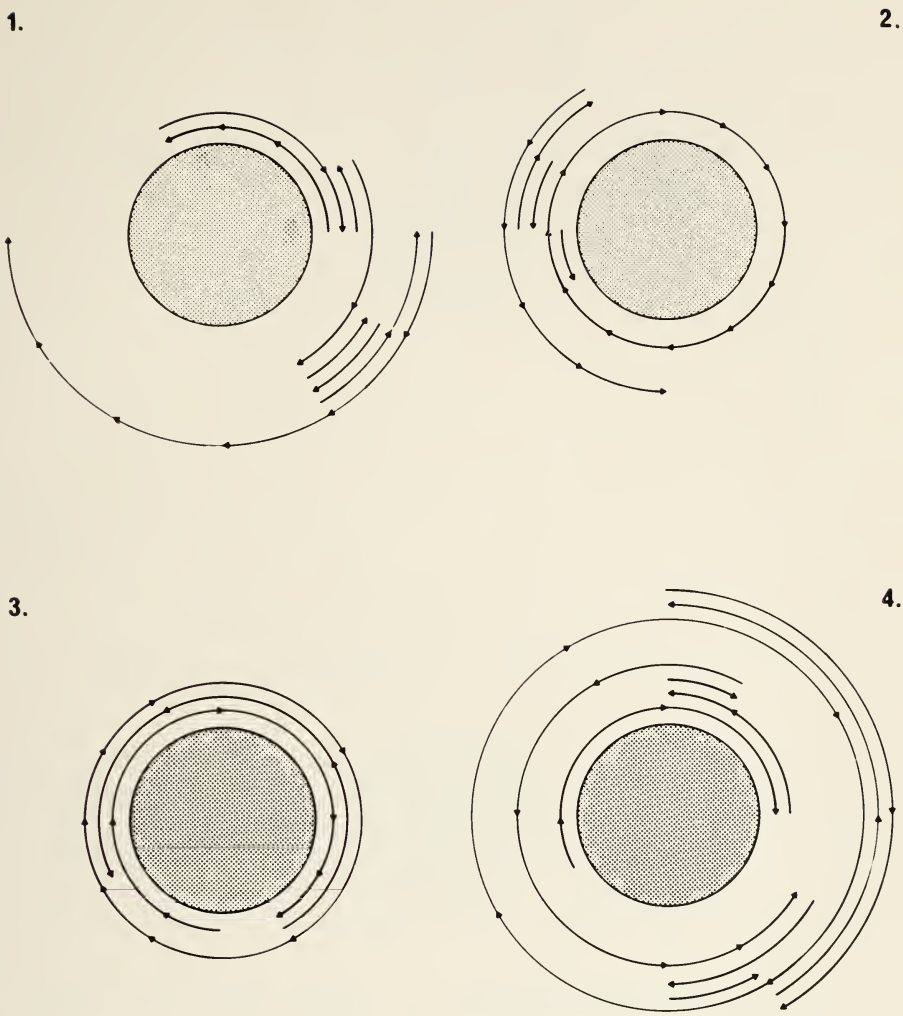


Abb. 18: Drehungen eines Scarabaeus um seine Hochachse auf der Kugel während einer Formung in den einzelnen 5-Minuten-Abschnitten. Die Drehbewegungen sind in ihrer zeitlichen Abfolge von innen nach außen aufgetragen. Sie erfolgen im allgemeinen um Winkelbeträge von etwa 30° oder 60°. (Da eine genauere Messung der Drehwinkel nicht möglich war, sind hier und im folgenden Winkel von genau 30° bzw. 60° dargestellt.)

Der Heilige Pillendreher müßte daher über Rezeptoren an den Vorderbeinen verfügen, die ihm den Zustand der Pillenoberfläche melden können.

Drehbewegungen des Käfers können außer durch Unebenheiten auf der Pillenoberfläche auch durch das Angebot von formbarem Mist unterbrochen werden, wie die Auswertung der Protokolle von Formvorgängen zeigte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

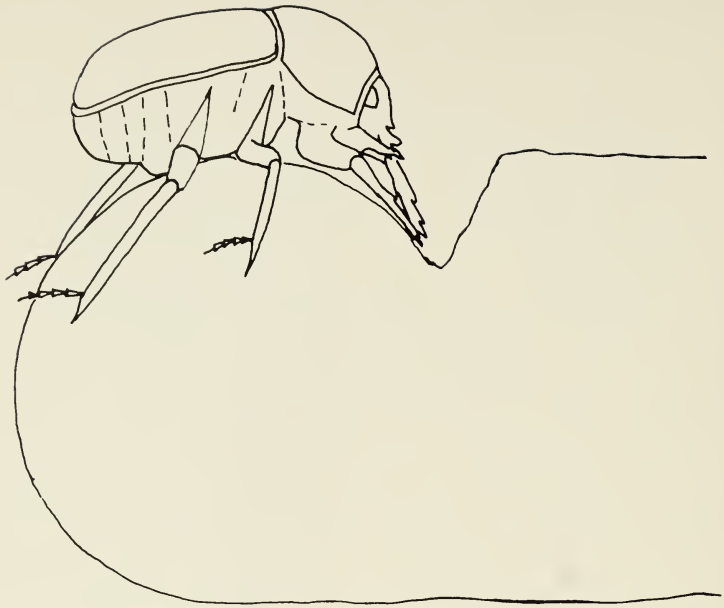


Abb. 19: Scarabaeus bei der Formung einer Pille aus einer vorgegebenen Mist-Wurst.

Um diesem Problem näher zu kommen, wurde den Tieren eine wurstförmige Rolle Kuhmist von 10 cm Länge und 3 cm Durchmesser vorgelegt. Die Käfer formten meist an einem Ende der Mistwurst (Abb. 19), manchmal aber auch in einem mittleren Abschnitt. Die Versuche ergaben, daß alle für die Formung typischen Bewegungen wesentlich öfter dort ausgeführt wurden, wo die entstehende Pille an die Mistwurst anschloß. Drehbewegungen endeten vermehrt an diesen Stellen und häuften sich in diesen Sektoren (Abb. 20).

Zur weiteren Überprüfung des Ergebnisses, daß Drehbewegungen eines Scarabaeus durch das Mistangebot gesteuert werden können, wurde den Tieren Mist zur Formung angeboten, der aus direkt nebeneinander liegenden 10 cm langen Streifen aus abwechselnd Pferde- und Kuhmist bestand. Die Käfer fertigten nur aus einer Mistart Pillen, in 11 Fällen aus Kuhmist, in einem Fall ausschließlich aus Pferdemist. Dabei verarbeiteten manche Tiere einen ganzen Streifen zu einer Pille, ohne den näherliegenden, aber andersartigen Mist zu verwenden. Die Auswahl trifft der Käfer anscheinend mit den Palpen, die den Mist ständig ,,abschmecken''. Auch in diesem Experiment waren vermehrt Drehbewegungen bis zum Wiedererreichen des betreffenden Miststreifens zu beobachten.

Drehbewegungen werden anscheinend durch Oberflächenstrukturen, die dem endogenen Sollwert nicht entsprechen, oder ein Mistangebot, das ,,Sammeln'' oder ,,Festdrücken'' auslöst, unterbrochen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

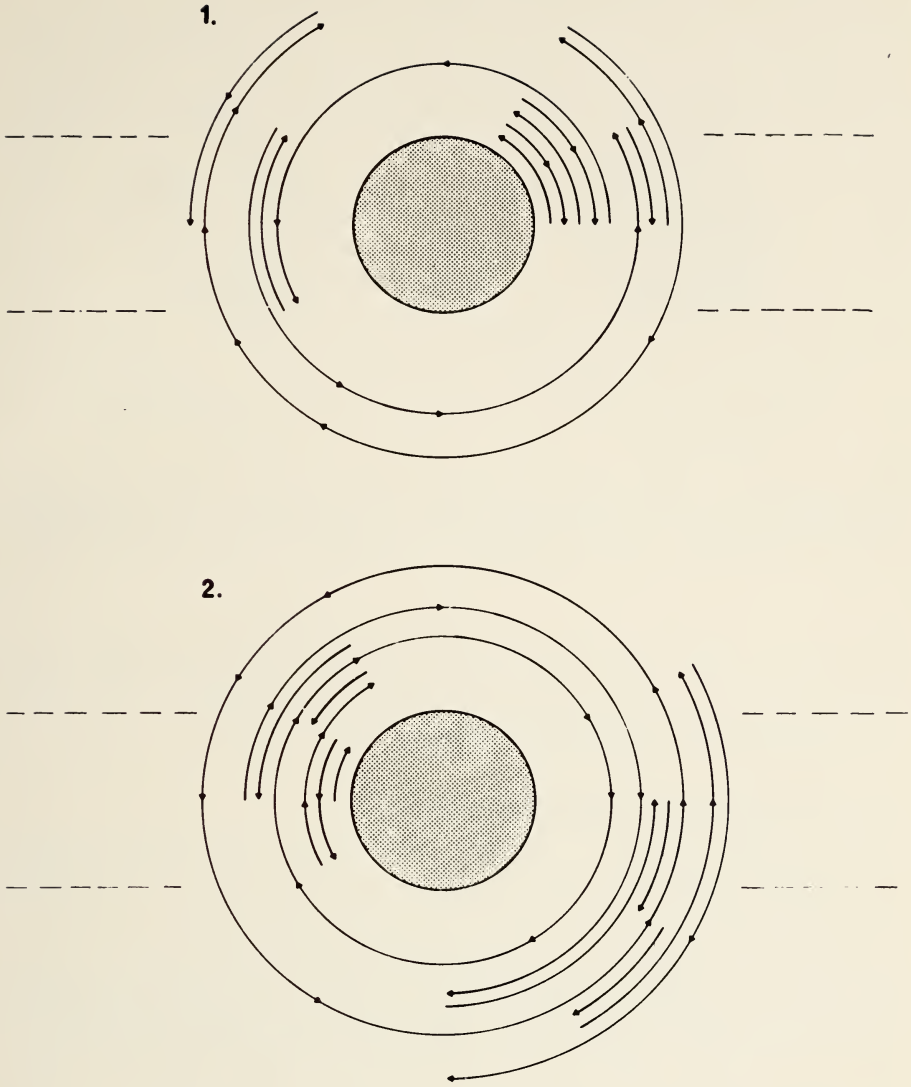


Abb. 20: Drehbewegungen bei Mistangebot in Form einer Mistwurst (gestrichelte Linien), dargestellt in Abschnitten von jeweils 5 Minuten. Der Käfer nützt die vorgegebene Form und ist bereits — in diesem Fall — nach 10 Minuten mit der Pillenformung fertig.

Als deutlicher Hinweis darauf, daß eine dem endogenen Muster entsprechende Gestalt der Pillenoberfläche Drehbewegungen auslöst, kann die Tatsache gewertet werden, daß man am Ende der Formung, wenn die Pille ihre Sollform (und wohl auch Sollgröße) besitzt, in zunehmendem Maße volle Umdrehungen beobachtet (Abb. 21). Der Käfer dreht sich dann statistisch verteilt nach links oder rechts, kriecht zwischendurch kopf-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

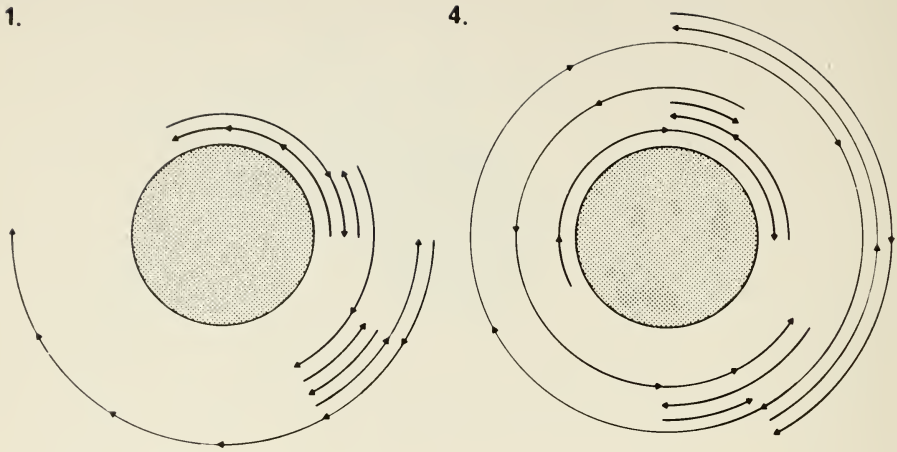


Abb. 21: Drehungen eines Scarabaeus während des ersten und letzten 5-Minuten-Abschnittes einer Formung (vgl. Abb. 18). Während der Käfer zunächst vermehrt in bestimmten Sektoren arbeitet (1.), verteilen sich die Drehbewegungen in der Endphase (4.) über alle Sektoren der Pille.

über unter die Pille, drückt dabei ständig Mist fest und kontrolliert so vermutlich die Oberflächenstruktur. Durch zahlreiche solche von ,,Unterkriechen'' und ,,Festdrücken'' begleiteten Drehbewegungen gibt der Heilige Pillendreher in der Endphase der Formung der Pille ihre endgültige Form.

2.5.3 Entstehung der symmetrischen Kugelform

Nun war die Frage zu prüfen, ob trotz der nur statistisch erfolgenden Drehbewegungen bei allseitigem Mistangebot annähernd gleiche Verteilung des Mists erfolgt und ob allein gleichmäßige Verteilung ausreicht, oder ob zusätzlich besondere Verhaltensweisen zur Kontrolle und Regulation der Form hinzukommen müssen.

Dazu wurden die Verhaltenselemente, wie sie beobachtet wurden, von oben auf den Kugeläquator projiziert (Abb. 22). Der besseren Übersicht wegen berücksichtigte ich nur die wichtigsten Verhaltenselemente ,,Sammeln'', ,,Festdrücken'', ,,Sich drehen'' und ,,Unterkriechen'', wobei ich von der Beobachtung ausging, daß der Käfer allein durch Kombination der Verhaltenselemente ,,Sammeln'', ,,Festdrücken'' und ,,Sich drehen'' eine Kalotte formen kann. Sofern der Pillendreher Stellung und Spreizung seiner Extremitäten beibehält, wenn er sich bogenförmig nach vorn unten bewegt (,,Unterkriechen''), muß daraus, wenn er diese Bewegung an nahe genug benachbarten Stellen der Pillenoberfläche wiederholt, eine Kugelform resultieren.

Abbildung 22 zeigt, daß auf diese Weise und mit nur statistisch erfolgenden Drehbewegungen bei allseitigem Mistangebot annähernd gleichmäßige Verteilung des Mists auf der Pille erfolgt. Beim ,,Festdrücken'' weicht immer Material zur Seite hin aus, das bei späterer Bearbeitung noch weiter verteilt wird. Aus diesem Grund ist das ,,Sammeln''

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

von Mist ohne nachteiligen Einfluß auf die Formgebung räumlich auch auf einen engen Sektor einschränkbar.

Diese Tatsache ermöglicht es dem Käfer auch bei Nicht-Gleichverteilung des Mists (vgl. Versuche mit vorgegebener Mistwurst) eine symmetrische Pille zu formen.

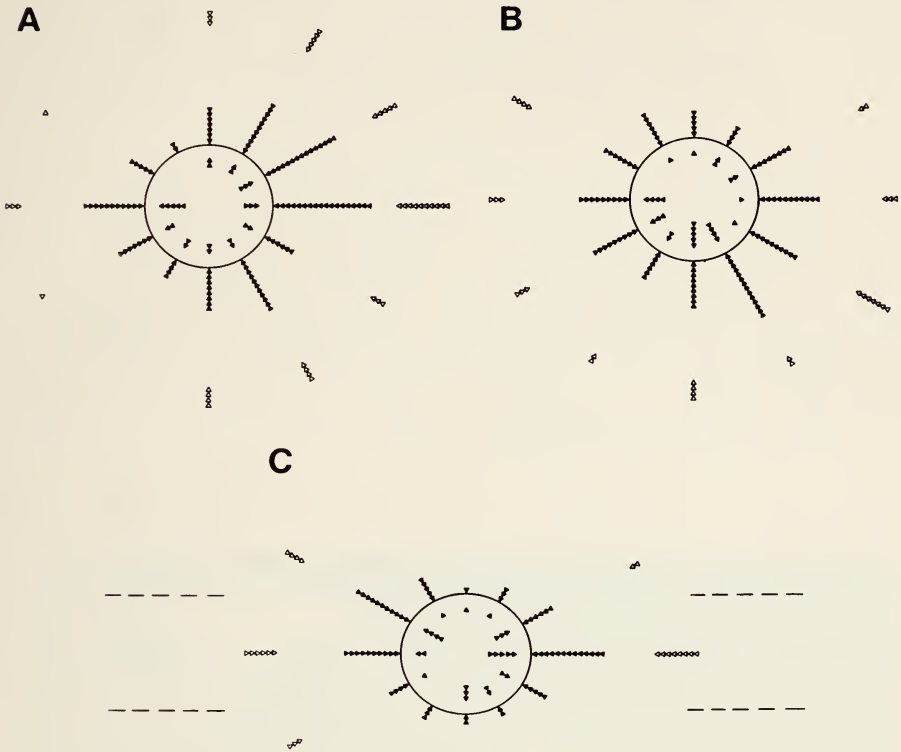


Abb. 22: Projektion der Verhaltenselemente ,,Sammeln'' (◁), ,,Festdrücken'' (▶ am Kreis) und ,,Unterkriechen'' (◀ im Kreis) auf den Kugeläquator. Aus der Lage dieser Verhaltenselemente ergibt sich, wo Drehungen geendet haben. ,,A'' und ,,B'' stellen normale Formvorgänge dar. In ,,C'' wurde dem Käfer ein wurstförmiges Dungstück (gestrichelte Linien) angeboten. Man beobachtet Häufung der Verhaltenselemente an gegenüberliegenden Stellen.

Wie in Kapitel 2.5.2 dargelegt, spielen die Vorderbeine des Käfers bei der Beurteilung der Oberflächenstruktur der Pille eine wesentliche Rolle. Nun lag die Frage nahe, ob die Vorderbeine auch bei der Messung der Wölbung der Pillenoberfläche insgesamt die Hauptrolle spielen.

Auf der dorsalen Seite des Vorderfemurs befindet sich bei *Scarabaeus sacer* ein auffälliges, etwa 2 mm großes Feld dichtstehender rotbrauner Haare (Abb. 23). Wenn bei Bewegung der Vorderbeine der Femur nach seitlich hinten ausgelenkt wird, gleitet er dicht unter die Coxa. Dabei werden die Haare des Feldes an der Vorderkante der Coxa, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

ihrerseits kammartig beborstet ist, ausgelenkt. Da die histologische Untersuchung ergab, daß die Haare auf dem Femur innerviert sind — ihre Position legt die Vermutung nahe, daß es sich um proprioreceptive Mechanorezeptoren handelt — vermutete ich, daß diese bei der Beurteilung stärkerer Abweichungen von der symmetrischen Kugeloberfläche bzw. starker Unterschiede im Umfang von Teilsektoren beteiligt sein könnten.

Durch ein- und beidseitige Ausschaltung des Haarfeldes (Abrasieren mit dem Skalpell) versuchte ich diese Frage zu klären. Die Käfer, die die Operation sehr gut überstanden, zeigten aber keinerlei beobachtbare Störungen bei der Herstellung von Pillen.

Eine Wölbungsmessung ausschließlich mit den Hinterbeinen erwähnte schon Fabre (1891) nur mit großem Vorbehalt. Gestützt wird Fabre's Einschränkung durch Versuche von Puzanowa-Malyschewa (1956), die zur Klärung dieser Frage die Hinterbeine von *Scarabaeus sacer* mit einer Wachshülle umgab und mit Garn verband. Dies blieb ohne Auswirkungen: ,,Der Käfer beendete die Arbeit mit Erfolg, obwohl er versuchte, sich von dem Hindernis zu befreien.'' Ebenso zeigten eigene Freiland-Beobachtungen an Scarabaeen, die ein Hinterbein verloren hatten, daß solche Tiere symmetrische Pillen formen können.

Diese Ergebnisse legen die Vermutung nahe, daß *Scarabaeus sacer* mit allen Beinpaaren die Wölbung der Pillenoberfläche mißt.

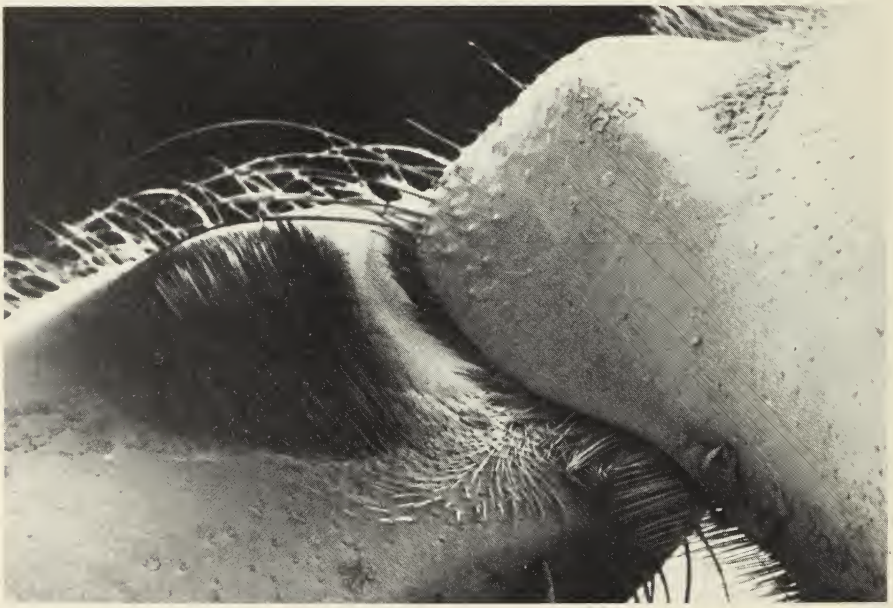


Abb. 23: Haarfeld auf dem Vorderfemur (dorsale Seite des proximalen Teils). Bei Auslenkung des Femurs gleitet das Haarfeld unter die kammartig beborstete Coxa (40fach).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Da sich die beschriebenen Haarfelder nicht nur bei *Scarabaeus sacer*, sondern auch bei der Gattung *Geotrupes* (Verf.), innerhalb der Familie Scarabaeidae in der Unterfamilie Scarabaeinae bei *Scarabaeus* und bei *Canthon laevis* (Mohr 1930), in der Unterfamilie Coprinae bei *Copris lunaris* (Verf.), *Onitis belial* (Verf.) und *Phanaeus vindex* (Edmonds 1972) — also auch bei nicht Pillen formenden Arten — finden, ist es nach dem negativen Ergebnis der Ausschaltversuche denkbar, daß sie bei einem allen diesen Arten gemeinsamen Verhalten von Bedeutung sind.

2.6 Festlegung der Pillengröße

Ein weiterer Aspekt der Pillenformung ist die Festlegung der Pillengröße. Nach Vorversuchen im Labor wurden im Freiland Scarabaeen und die von ihnen gefertigten Pillen gemessen und gewogen (n = 14). Dabei stellte sich heraus, daß in dem von mir untersuchten Material keine deutliche positive Korrelation zwischen Größe oder Gewicht der Pillen und Größe oder Gewicht der formenden Scarabaeen besteht, wie dies von Halffter & Matthews (1966) vermutet wird. Die Werte streuten erheblich (Abb. 24). Deshalb wurde zusätzlich die Abhängigkeit der Pillengröße von den Parametern Formdauer (13—58 Minuten), Tageszeit (11.00—22.00 Uhr) und Temperatur (17,5—20° C, im Labor bis 27° C) untersucht. Aber auch hier ließ sich kein Zusammenhang aufzeigen. Le-

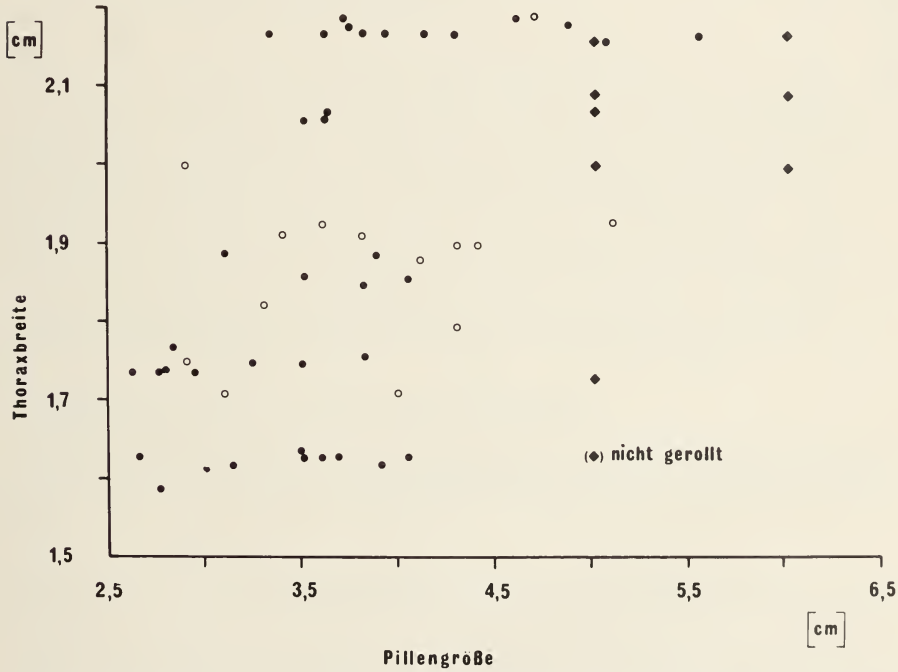


Abb. 24: Pillengrößen in Abhängigkeit von den Scarabaeen-Größen. Laborwerte ○, Freilandwerte ●, vom Experimentator vorgelegte Pillen ◆, (◆) nicht gerollt = zu große, nicht mehr gerollte Pille.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

diglich die Werte für die Pillendurchmesser und die zugehörigen Gewichte zeigten — wie zu erwarten — eine deutliche positive Korrelation (Abb. 25). Daraus ergibt sich, daß große Pillen dieselbe Dichte besitzen wie kleinere, also nicht lockerer geformt sind (es handelt sich durchweg um Esel- oder Pferdemist-Pillen).

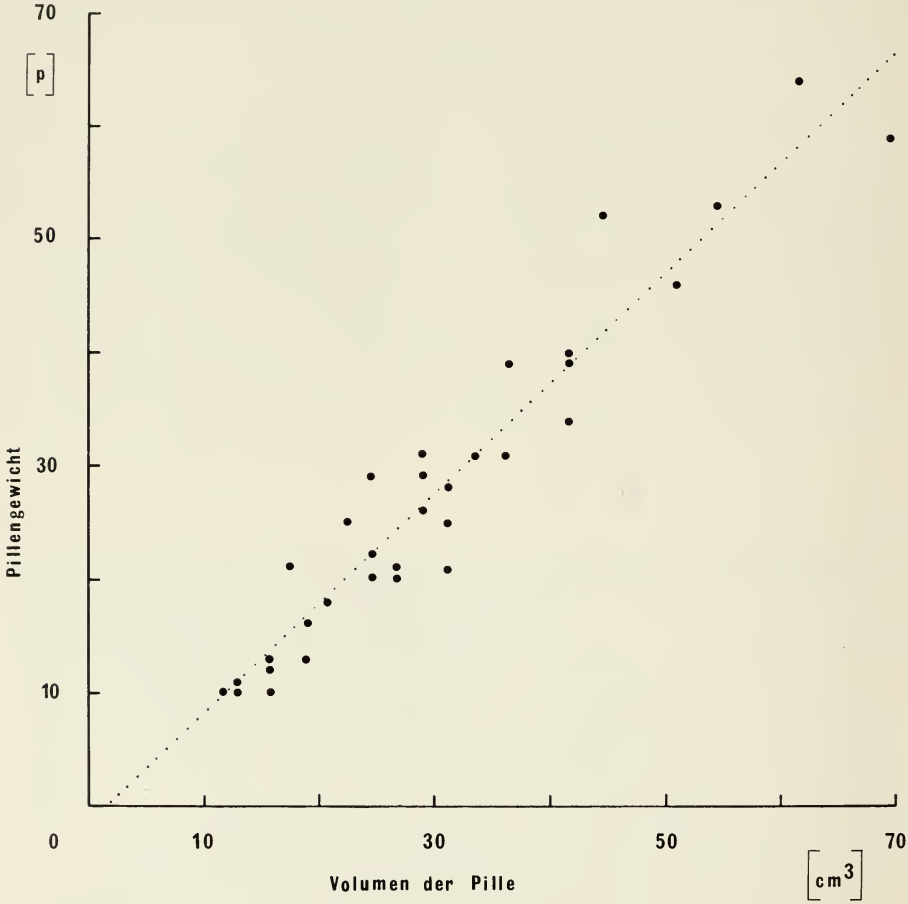


Abb. 25: Abhängigkeit zwischen Volumen und Gewicht der Pillen (Korrelationskoeffizient: 0,9591; $p < 0{,}001$; gepunktet: berechnete Regressionsgerade).

Bei anschließenden Laborversuchen zeigte sich, daß das Pillengewicht auch vom Hungerzustand der Tiere unabhängig ist (Abb. 26).

Demnach scheint keine klare Korrelation zwischen Pillengröße und Scarabaeen-Größe zu bestehen. Aufgrund der anatomischen Gegebenheiten kann aber jeder Käfer bei der Pillenformung nur eine bestimmte maximale Pillengröße erreichen. Ich führte deshalb Versuche durch, bei denen Scarabaeen-Pillen während des Rollens gegen künstliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

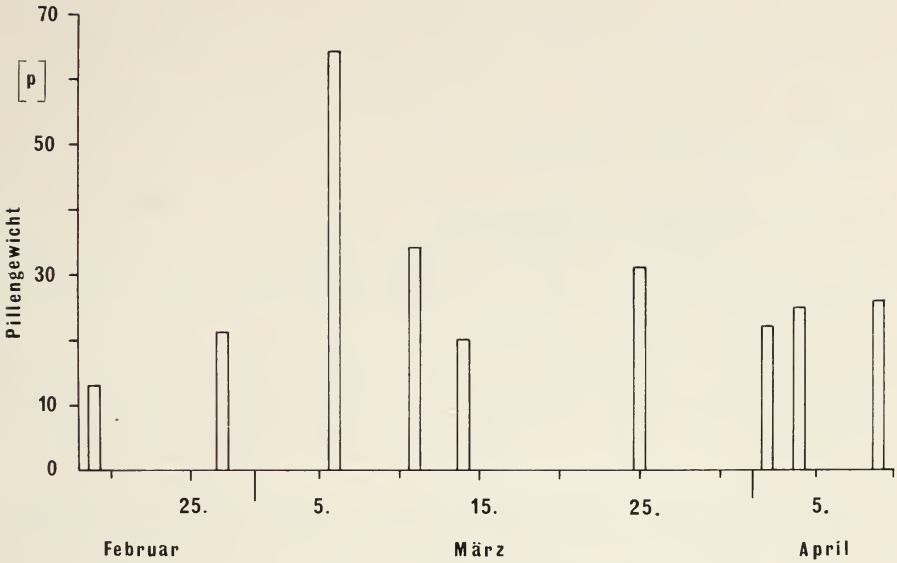


Abb. 26: Gewichte der Pillen eines Käfers nach unterschiedlichen Hungerzeiten; (Hungerzeiten = Horizontaler Abstand der Säulen voneinander).

Pillen unterschiedlichen Durchmessers ausgetauscht wurden (vgl. 3.2). So konnte in einem Fall die Größe der Pille ermittelt werden, die das betreffende Tier gerade noch erklettern und rollen kann (Abb. 24). Solche maximalen Werte werden von den Käfern im Freiland äußerst selten erreicht. In fast allen Fällen formen die Scarabaeen auch bei ausreichendem Mistangebot und ohne störende Einflüsse kleinere Pillen.

Die Frage, welche Gründe hierfür verantwortlich sind, läßt sich nach meinen Beobachtungen nicht beantworten. Vielleicht ist eine mittlere Pillengröße deshalb günstiger, weil der Energieaufwand für große Pillen bei Formung, Rollen und Vergraben unverhältnismäßig groß wird (vgl. 4.3, Schwierigkeiten beim Vergraben sehr großer Pillen).

2.7 Beziehungen zwischen Pillengröße und Pillengewicht

Da die Scarabaeen unterschiedlich große und daher auch unterschiedlich schwere Pillen formen und rollen, prüfte ich noch, ob die Käfer ein Maß für das Verhältnis von Pillengewicht zu Pillengröße besitzen, wie dies von Puzanowa-Malyschewa (1956) vermutet wird.

Hierzu wurden den Tieren künstliche Pillen aus unterschiedlichem Material vorgelegt. Leichte Styroporkugeln von 0,5 p Gewicht rollten die Tiere ebenso wie selbstgeformte Mistpillen entsprechender Größe, die im Mittel 31 p wogen, obwohl die Styroporkugeln wegen ihres geringen Gewichtes schneller rollten und schwerer zu dirigieren waren.

Heymons (1927) hatte bereits Versuche in umgekehrter Richtung durchgeführt. Er bot *Scarabaeus semipunctatus* in Leinen eingenähte Bleikugeln (15 p) an, die diese eben-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

falls wegrollten und sogar in einem Fall vergruben. Eine Wiederholung seiner Versuche mit einer Pille von 6 cm Durchmesser und 87 p Gewicht — eine normale Mistpille entsprechender Größe wiegt 58 p — führte bei *Scarabaeus sacer* zum selben Ergebnis.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß das Pillengewicht in sehr weiten Grenzen offensichtlich überhaupt keine Rolle spielt.

2.8 Mehrfaches Auslösen der Pillenformung

Nach Puzanowa-Malyschewa (1956) ist die Pillenformung mehrfach auslösbar. (Sie konnte bei *Scarabaeus sacer* bis zu 11mal nacheinander die Formung einer Pille auslösen.) Diese Angabe konnte ich bestätigen.

Ein Vergleich der aufeinander folgenden Formvorgänge zeigt, daß die Käfer nach Wegnahme von zweiten und dritten Pillen die Formzeit nicht verkürzen und alle Verhaltenselemente ungefähr in der für die erste Pille typischen Häufigkeit und Reihenfolge beibehalten.

Bei häufigerem Verlust der Pille reagierten die Tiere individuell sehr unterschiedlich. Die meisten Scarabaeen reduzierten Zahl und Dauer der Formbewegungen. Sie trennten rasch einen Mistklumpen passender Größe ab und rollten ihn weg. Dabei traten vermehrt die Verhaltenselemente ,,Festdrücken'', ,,Wegschieben'' und ,,Unterkriechen'' auf. Solche Pillen wurden manchmal während des Rollens noch verbessert. Einem *Scarabaeus sacer* nahm ich 5 Pillen weg. Dieser rollte daraufhin einen ungeformten Mistklumpen weg, ohne noch irgendwelche Formbewegungen zu zeigen. Ein anderer Käfer aber formte auch nach Wegnahme von 5 Pillen eine weitere etwa ebenso lang und sorgfältig wie seine erste.

Deutlich konnte ich beobachten, daß mit der Zahl der weggenommenen Pillen die Aggressivität der Käfer gegenüber Artgenossen steigt. Die Scarabaeen fielen nach Verlust der Pille in zunehmendem Maße wahllos über den nächsten Artgenossen her. Dabei zeigten sie dasselbe Aggressionsverhalten, das man in der Natur beobachten kann, wenn ihnen von einem Artgenossen eine Pille ,,gestohlen'' wird, was relativ häufig geschieht.

3. Rollen der Pille

Der Heilige Pillendreher beendet die Pillenformung, indem er mehrmals von verschiedenen Seiten unter die Pille kriecht, sie mit den Hinterbeinen aus ihrer stabilen Lage stemmt und die Unebenheiten der Oberfläche am unteren Pol glättet. Aus dieser Bewegung heraus folgt — wie schon beschrieben — übergangslos das Rollen. Der Scarabaeus hat bereits die für das Rollen typische Haltung inne.

Kopfüber auf die Vordertibien gestützt rollt er die Pille mit den Hinterbeinen nach rückwärts weg (Abb. 27). Dabei stößt sich der Käfer mit den Vorderbeinen abwechselnd am Substrat ab, während die Hinterbeine alternierend die Pille nach rückwärts treiben. Die Mittelbeine berühren im Wechsel Pille und Substrat, wirken also bei den Bewegungen der beiden anderen Beinpaare mit. Aus der Antriebsbewegung resultiert,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

daß sich die Pille beim Rollen nicht nur um ihre Horizontal-, sondern auch um ihre Vertikalachse dreht.

3.1 Auslösung des Rollens

Ich vermutete in der während der Formung zunehmenden Instabilität der Pille einen möglichen auslösenden Reiz für den Beginn des Rollens. Zur Überprüfung steckte ich einige Pillen noch während der Formung mit 20 cm langen Holzspießen fest, um so die Auslösung des Rollens zu verhindern. In allen Versuchen begannen die Käfer, nachdem das Formverhalten zu einer regelmäßigen Kugelform geführt hatte, mit Rollbewegungen. Teilweise schoben sie mit solcher Kraft an den Pillen, daß diese nicht nur um den Holzspieß rotierten, sondern daß der Stab sogar durch die Pille gedrückt wurde. Diese Versuche machen sehr wahrscheinlich, daß hier das Erreichen einer bestimmten geometrischen Form für die Auslösung einer Folgehandlung ausschlaggebend ist. Der Beginn des Rollens wird nicht durch zunehmende Instabilität der Pille, sondern anscheinend durch Erreichen einer kugelförmigen Gestalt ausgelöst.

Schon Heymons (1927) beobachtete, daß sich mit allen kugelförmigen Körpern entsprechender Größe Rollen auslösen läßt, sofern diesen Mistgeschmack anhaftet. Im

Abb. 27: Scarabaeus beim Rollen seiner Pille. Der Käfer stößt sich mit den Vorderbeinen vom Substrat ab, während die Hinterbeine alternierend die Pille nach rückwärts treiben. Die Mittelbeine berühren im Wechsel Pille und Substrat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Freiland kann man sehen, daß Scarabaeen außer von Kothaufen auch durch den Geruch fertiger Pillen, die Artgenossen rollen, angezogen werden. Solche Pillen werden, wenn der Neuankömmling den Kampf um die Pille gewinnt, dann von diesem weitergerollt. Auf diese Art wechseln manche Pillen mehrfach ihren Besitzer.

Konkurrenten, die sich am gleichen Kothaufen einfinden und einen Käfer bei der Formung stören, indem sie zum Beispiel zur Formung der eigenen Pille Mist von dessen Pille stehlen oder ihm seine Pille streitig machen, können dadurch ebenfalls Rollen auslösen. Die Pillenformung wird dann vorzeitig abgebrochen und eine unregelmäßig geformte Pille weggerollt, die in den meisten Fällen unterwegs noch verbessert wird (vgl. 3.3).

3.2 Pillentausch und Wiedererkennen der Pille

Nach den vorher dargelegten Befunden ist es nicht überraschend, daß man während des Rollens unter den Tieren Pillen vertauschen kann, ohne daß sie dabei erkennbar gestört würden. In Versuchsreihen bot ich einem Scarabaeus wahlweise seine eigene Pille gegen eine aus demselben Mist vom Experimentator geformte an. Die Käfer wählten immer die Scarabaeen-Pille. Sie sind aber nicht in der Lage, ihre eigene Pille von einer anderen Scarabaeen-Pille zu unterscheiden, wie Auswahlexperimente zeigten. Woran die Käfer eine von Scarabaeen geformte Pille erkennen, konnte ich nicht ermitteln. Vermutlich wird bei der Formung Sekret zugesetzt, das *Scarabaeus sacer* mit Chemorezeptoren wahrnimmt.

3.3 Ausbessern der Pille während des Rollens

Wenn der Widerstand während des Rollens der Pille zunimmt — zum Beispiel wenn sich die Pille in der Vegetation verhakt hat oder wenn sie eine unregelmäßige Form aufweist — unterbricht der Käfer seine Tätigkeit, erklettert die Pille und führt die Bewegungen ,,Unterkriechen'', ,,Festdrücken'' und ,,Sich drehen'' aus. Obwohl der Scarabaeus bereits mit dem Rollen der Pille begonnen hat, beobachtet man dann Verhaltenselemente, die für die Endphase der Pillenformung charakteristisch sind und dazu dienen, der Pille ihre endgültige symmetrische Kugelform zu geben. Experimentell läßt sich das Verbessern der Pille während des Rollens immer durch Flachdrücken der Pille zu einer Scheibe oder durch Hineinstecken eines Fremdkörpers z. B. eines Zahnstochers in die Pille auslösen. In beiden Fällen wird das Rollen erheblich behindert und durch den erhöhten Rollwiderstand das Ausbessern der Oberfläche ausgelöst.

3.4 Grabversuche während des Rollens im Freiland

Ich beobachtete bei keinem Scarabaeus, daß dieser seine Pille unmittelbar am Mist vergraben hätte. Die Käfer rollten die Pillen in jedem Fall vom Kothaufen weg. Nach einiger Zeit des Rollens hält der Scarabaeus unvermittelt inne, verläßt seine Pille und beginnt in wenigen Zentimetern Entfernung mit Grabbewegungen. Selten wird das Vergraben der Pille durch bestimmte Eigenschaften des Untergrundes schon an dieser ersten Grabstelle ausgelöst. Meistens kehrt der Käfer nach kurzer Überprüfung des Bodens zu seiner Pille zurück und setzt das Rollen fort. Solches gelegentliche Graben im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Substrat, dem kein endgültiges Vergraben der Pille folgt, wird von mir als ,,Grabversuch'' bezeichnet.

Mißt man die Entfernungen, die die Käfer zurücklegen, bis sie den ersten Grabversuch unternehmen, so zeigt sich, daß diese sehr unterschiedlich sind. Manche Tiere versuchen nach 0,8 m die Pille zu vergraben, andere unternehmen erst nach 11 m den ersten Grabversuch (Mittelwert = 5,02 ± 3,6 m, n = 11).

Aus allen Beobachtungen ergibt sich, daß das Rollen einer bestimmten Mindestentfernung sicherlich endogen bedingt ist. Ob nach dem Abstoppen endgültiges Vergraben folgt, oder ob der Käfer nur einen Grabversuch unternimmt und dann wieder weiterrollt, hängt anscheinend in erster Linie von Eigenschaften des Untergrundes ab.

3.5 Rollweite, Rolldauer und Rollgeschwindigkeit

Die kürzeste von mir gemessene Rollweite (Entfernung des Ortes der Pillenformung vom Ort des endgültigen Vergrabens) waren 90 cm. Eine so kurze Rollweite war nur selten zu beobachten, einmal nachts und zweimal in solchen Fällen, in denen männliche Weidetiere außer Kot auch Harn abgesetzt hatten. An dadurch befeuchteten Stellen wurden Pillen vergraben, nachdem die Käfer ihre Pillen darauf gerollt hatten. Im Mittel betrug die Rollweite 8,4 ± 6,3 m (n = 30). Ich konnte aber auch einen Scarabaeus beobachten, der eine Pille auf einer Viehweide 28,4 m weit rollte. In dem festgebackenen, von Trockenrissen durchzogenen Lehmboden fand er trotz zweier Grabversuche keine geeignete Stelle zum Eingraben der Pille. Dieser Käfer verzehrte seine Pille anschließend an der Oberfläche im Schatten eines Grasbüschels. Die Rollweite war nach meinen Beobachtungen in allen Fällen von der Tageszeit (11.00—24.00 Uhr) und Temperatur (17°—22° C) unabhängig. Hinweise auf eine Beeinflussung der Rollweite durch Konkurrenten am Mist bzw. während des Rollens erhielt ich nicht.

Ähnlich unterschiedlich wie die Werte für die Rollweiten waren auch die Zeiten für die Rolldauer, wobei als Rolldauer der Zeitabschnitt vom Ende der Formung bis zum Beginn des endgültigen Vergrabens der Pille unter Einschluß von Zeiten für die Verbesserung der Pillen und Grabversuche gewertet wurde. Die Käfer rollten in Andalusien im Mittel 13 ± 10 Minuten (n = 32). Ein Scarabaeus benötigte 50 Minuten für 14,4 m. Das war die längste von mir gemessene Zeit für das Rollen einer Pille. Dagegen benötigte der Käfer, der mit 28,4 m die größte Rollweite zurücklegte, für diese Distanz nur 19 Minuten. Die kürzeste Rollzeit betrug in Andalusien 5 Minuten. In dieser Zeit rollten Scarabaeen 0,9 m, 2,1 m, 2,3 m, 4,8 m und 5,1 m weit. Die Rolldauer schwankt für eine gegebene Entfernung stark, weil sie von verschiedenen Faktoren abhängt. Tageszeit (11.00—24.00 Uhr) und Temperatur (17°—22° C) beeinflussen die Rolldauer nicht.

Dagegen wird sie beeinflußt von der Zahl der unterwegs durchgeführten Grabversuche. In 30 von mir beobachteten Fällen unternahmen 21 Käfer im Mittel je 2 Grabversuche (maximal 4). Außerdem verbesserte fast die Hälfte der Käfer (n = 14) ihre Pillen während des Rollens. Aber auch dichtere Vegetation und die Neigung des Geländes — von den 30 beobachteten Tieren mußten 14 ihre Pillen streckenweise hangauf rollen — ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

längerten die Rolldauer. Aus der Beziehung zwischen Rolldauer und der in dieser Zeit zurückgelegten Rollweite ergeben sich die Werte für die durchschnittliche Rollgeschwindigkeit (67 ± 34 cm/Minute, n = 30). Diese schwanken — wie selbstverständlich zu erwarten — aus denselben Gründen wie die Werte für die Rolldauer. Mit zunehmender Rollgeschwindigkeit nahm die Rollweite signifikant zu (Abb. 28). Da die Auswertung der Daten erst im Labor erfolgte, konnte ich nicht ermitteln, ob dies daraus resultiert, daß Tiere, die längere Zeit keine Gelegenheit zum Vergraben ihrer Pille finden, die Rollgeschwindigkeit dann steigern, oder ob die Geschwindigkeit von Anfang an konstant bleibt und der Käfer deshalb bei höherer Geschwindigkeit und gleicher Zeit weiter rollt.

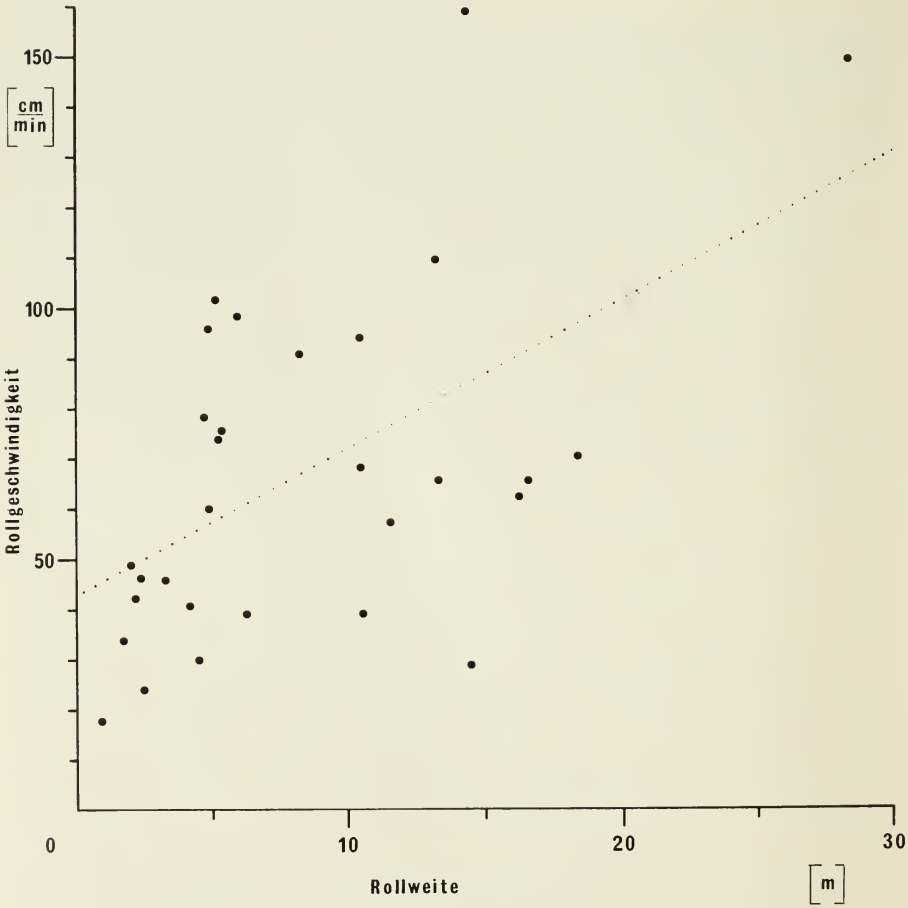


Abb. 28: Zusammenhang zwischen Rollgeschwindigkeit und Rollweite. Mit größerer Weite nimmt die Rollgeschwindigkeit signifikant zu. (Korrelationskoeffizient: 0,544; $p < 0{,}01$; gepunktet: berechnete Regressionsgerade).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

3.6 Orientierung beim Rollen

Wenn man im Freiland Pillen rollende Scarabaeen beobachtet, sieht man, daß diese größere Strecken geradlinig zurücklegen, dann innehalten, ihre Pille verlassen und in einigen Zentimetern Entfernung durch einen Grabversuch den Untergrund prüfen. Sofern nicht weiteres Graben ausgelöst wird, kehren die Käfer zu ihrer Pille zurück. Sie erklettern diese, orientieren sich, indem sie sich einmal auf dem oberen Pol drehen, und setzen dann das Rollen in der vorher festgelegten Richtung fort. Ebenso verhalten sich die Scarabaeen, wenn sie ihre Pille zwischendurch verbessern. Auch nach erzwungenen Kursänderungen rollen die Tiere ihre Pillen, sobald sie sich wieder frei einstellen können, in der vorher eingeschlagenen Richtung fort. Öfter ändern die Scarabaeen unvermittelt die Richtung während des Rollens um 90° mit nur geringen Abweichungen von diesem Wert. Einen exogenen Grund hierfür konnte ich in keinem Fall erkennen.

Die auffallend geraden Rollwege der Käfer weisen darauf hin, daß die Richtung beim Rollen durch Orientierungsmechanismen kontrolliert wird. Die Einstellung auf einen richtenden Reiz verhindert Kreisläufe und gewährleistet eine geradlinige Entfernung von der Nahrungsquelle. Aus der Beobachtung der Heiligen Pillendreher ergaben sich einige Hinweise auf Reize, die die Fortbewegung des Tieres beim Rollen einer Pille rich-

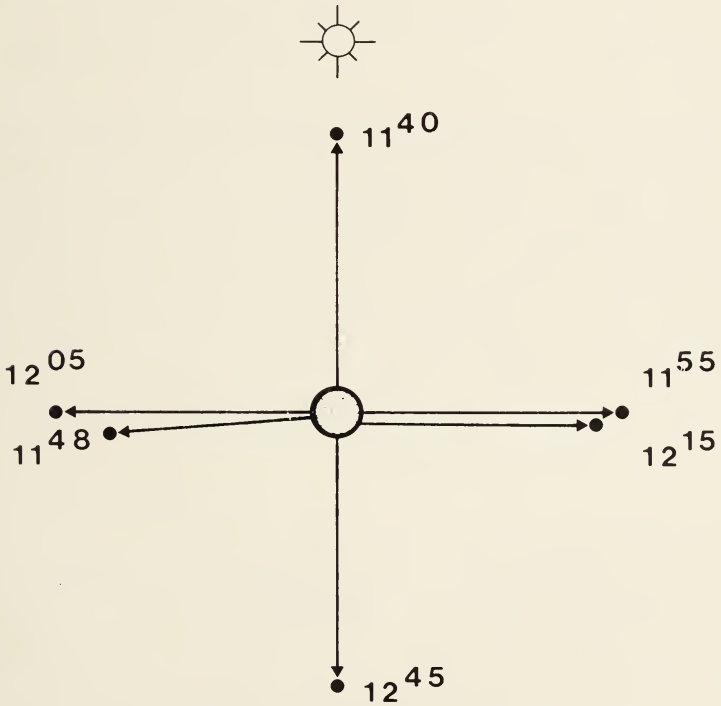


Abb. 29: Rollrichtungen von 6 Scarabaeen bei normiertem Sonnenstand. (Die Käfer formten ihre Pillen nacheinander an einem Dunghaufen.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

ten können. So wirkt sehr wahrscheinlich die Position der Sonne richtend, ebenso nachts die des Mondes (in 2 Fällen beobachtet). Die Scarabaeen rollten entweder zur Sonne (n = 13), von dieser weg (n = 9) oder 90° Winkel zu dieser Richtung nach einer der beiden Seiten (n = 34) (vgl. Abb. 29).

Für den Fall, daß das Gelände, in dem die Scarabaeen rollten, eine Neigung aufwies, zeigte sich eine eindeutig richtende Wirkung. Die Käfer rollten unabhängig von allen anderen möglichen richtenden Reizen stets mehr oder weniger genau negativ geotaktisch hangauf. Dies ist biologisch sinnvoll, denn nur so können sie die Pille beim Rollen gut dirigieren und unter Kontrolle behalten.

In einigen wenigen Fällen (n = 6) wirkte auch die Vegetation richtend. Vor allem bei Tieren, die nachts formten und rollten, konnte ich beobachten, daß sie in mondhellen Nächten beim Rollen ihrer Pillen zwischen sich und den einzelnen *Ononis natrix*-Büschen etwa gleiche Abstände hielten.

Von laufenden Scarabaeen ist bekannt, daß sie sich anemomenotaktisch orientieren (Linsenmair 1969). Ob dieser Orientierungsmechanismus beim Rollen der Pille von Bedeutung ist, kann ich aufgrund meiner Freilanduntersuchungen nicht entscheiden. Die Wirkung anderer Reize (z. B. polarisiertes Licht, Birukow 1953) konnte ich nicht überprüfen. Auch die Frage nach der Hierarchie bzw. dem möglichen Zusammenwirken verschiedener richtender Reize muß vorläufig unbeantwortet bleiben.

4. Vergraben der Pille

Erst wenn der Scarabaeus seine Pille eine bestimmte Mindestentfernung gerollt hat, beginnt er zu graben. Da dies ziemlich abrupt geschieht, vermuteten frühere Beobachter, daß der Käfer die Eigenschaften des Untergrundes vorher nicht prüft. Von Lengerken (1951) schreibt: „Eben noch rollt er so hastig die Kugel davon, als ob er einen weiten Weg schnellstens zurücklegen müsse. Plötzlich macht er Halt, läßt die Dungkugel los und beginnt sofort mit dem Eingraben der Pille. Auffällig ist, daß er niemals die Stelle, an der er seine Kostbarkeit einbuddeln will, daraufhin prüft, ob sie für sein Vorhaben geeignet sei. Er sucht auch nicht etwa umher, ob dieser oder jener Platz ihm mehr Vorteile verspricht. Er geht vielmehr blindlings ans Werk."

Da ich im Labor beobachten konnte, daß die Pillendreher vermehrt an bestimmten Stellen ihre Pillen vergruben, versuchte ich im Freiland und Labor mögliche auslösende Reize für das Vergraben der Pille zu finden.

4.1 Auslösende Reize für das Vergraben der Pille

Einen deutlichen Hinweis auf einen möglichen auslösenden Reiz ergab die Beobachtung, daß Scarabaeen ihre Pillen nahezu ausschließlich in den Ecken oder an den Seitenkanten der Haltungsgefäße vergruben, fast nie in der Mitte des Beckens, es sei denn, der Boden wäre dort feucht gewesen. Auch in Andalusien fand ich steile Hindernisse als auslösenden Reiz für das Vergraben der Pille. Im Freiland vergruben von 30 beim Graben genauer beobachteten Tieren 7 ihre Pillen vor einem steilen Hang (45°—90°), 8 am Fuß eines Pflanzenbüschels.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Durch diese Hindernisse wurde das Rollen entweder stark erschwert oder gar unmöglich gemacht. Zur Überprüfung im Labor modellierte ich in die Ecken der Versuchsarena 4 Hänge (Neigungswinkel 40°) und protokollierte in den folgenden Versuchen die Orte der Grabversuche und des Vergrabens der Pille. Die Käfer führten 29 Grabversuche durch, von denen 28 vor mehr oder weniger vertikalen Hindernissen (Ecke 90°, Hang 40°, Seitenkante 90°) stattfanden. 18 Scarabaeen vergruben in diesen Versuchen 17 Pillen, davon 16 ebenfalls an diesen Stellen.

Die übrigen 15 von den 30 in Andalusien beobachteten Käfern vergruben die Pillen in kleinen Mulden. Diese Mulden von etwa 10 cm Durchmesser drücken die weidenden Kühe und Pferde mit ihren Hufen in den lockeren Untergrund. Die Pillen lagen jeweils am tiefsten Punkt solch einer Mulde, während der Heilige Pillendreher unmittelbar daneben grub. Eine Überprüfung im Labor, bei der solche Mulden imitiert wurden, bestätigte die Beobachtung. In allen Fällen (n = 32) gruben die Scarabaeen ihre Pillen in den Mulden ein. Daraus folgerte ich, daß eine stabile Lage der Pille ein wirksamer, auslösender Reiz für das Vergraben der Pille ist. In Laborversuchen (n = 14), bei denen an Pillen, die Käfer vergraben wollten, möglichst gleichmäßig gezogen oder geschoben wurde, konnte stets weiteres Rollen ausgelöst werden. (Es ist unwahrscheinlich, daß die Manipulation einen Konkurrenten vortäuschte, der sich an der Pille zu schaffen macht und deshalb weiteres Rollen auslöst.)

Das beobachtete Verhalten ist sehr sinnvoll: Der Scarabaeus muß zum Graben die Pille loslassen. Bei instabiler Lage bestünde dann die Gefahr, daß er seine Pille verliert.

Wie schon erwähnt, stellt auch die Bodenfeuchte einen wichtigen auslösenden Reiz dar. Die kürzesten Rollentfernungen fand ich im Freiland bei 2 Tieren, die sich an Stellen, die durch Urin befeuchtet waren, vergruben. Zur genaueren Überprüfung der Rolle der Bodenfeuchte für das Vergraben der Pille führte ich einige Versuchsserien im Labor durch. Bot ich Scarabaeen ein zur Hälfte befeuchtetes Versuchsgefäß an, so vergruben alle untersuchten Tiere (n = 17) ihre Pillen in mehreren Versuchsreihen nur im feuchten Teil (38mal). Auch als die Grabhandlung fortführender Reiz ist die Bodenfeuchte von ausschlaggebender Bedeutung. In Becken zur Beobachtung der Grabtätigkeit, die von oben befeuchtet wurden, gruben sich 7 Versuchstiere mit ihren Pillen bis zur unteren Grenzschicht des feuchten Sandes ein. Wenn der Boden von unten her austrocknete, verlagerten die Scarabaeen ihre Pillen nach oben in den feuchten Teil.

Um festzustellen, ob die Bodenfeuchte an der Oberfläche über Verdunstungskälte durch Temperaturrezeptoren gemessen wird, führte ich Versuche mit abgekühltem Sand durch. In der Versuchsarena wurden Streifen mit abgekühltem Sand so angelegt, daß die Scarabaeen (n = 18) ihre Pillen darüber rollten. Das negative Ergebnis dieser Versuche deutet darauf hin, daß die Heiligen Pillendreher die Bodenfeuchte entweder direkt durch Feuchterezeptoren oder die veränderte Bodenkonsistenz durch Mechanorezeptoren wahrnehmen.

Auch bei der sonstigen Grabtätigkeit der Scarabaeen ohne Pillen — manche Käfer vergraben sich abends, viele bei feuchter Witterung — lösen offenbar dieselben Faktoren Grabhandlungen aus. Im Labor wurden in 3 Versuchsreihen 12 Käfer für jeweils 1

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Stunde an 5 aufeinanderfolgenden Tagen in die Versuchsarena gesetzt und ihre Grabtätigkeit registriert. Zunächst blieb die Arena überall trocken (Versuch I), wurde dann teilweise befeuchtet (Versuch II) und schließlich ganz durchfeuchtet (Versuch III). Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 4 wiedergegeben.

Tabelle 4: Grabtätigkeit der Scarabaeen ohne Pille (n = 12)

Versuchsbedingungen:
Versuch I : Versuchsarena überall trocken
Versuch II : Versuchsarena teilweise befeuchtet
Versuch III: Versuchsarena ganz durchfeuchtet

	Versuchsarena	
	trocken	feucht
Versuch I		
1. Grabhandlungen (%)	100 %	
2. Mittlere Anzahl der Grabversuche pro grabendes Tier pro Tag	2,1	
3. Graben vor vertikalen Hindernissen	100 %	
Versuch II		
1. Grabhandlungen (%)	22 %	78 %
2. Mittlere Anzahl der Grabversuche pro grabendes Tier pro Tag	1,2	1,2
3. Graben vor vertikalen Hindernissen	22 %	71 %
Versuch III		
1. Grabhandlungen (%)		100 %
2. Mittlere Anzahl der Grabversuche pro grabendes Tier pro Tag		1,0
3. Graben vor vertikalen Hindernissen		100 %

4.2 Grabmethoden

An Käfern, bei denen das Vergraben der Pille ausgelöst wurde, kann man 2 Arten des Vergrabens der Pille beobachten. In einem Fall wird die Pille unterwühlt, im anderen Fall durch einen 2phasigen Grabvorgang in den Boden gebracht.

4.2.1 Unterwühlen der Pille

Nach meinen Freilandbeobachtungen wird die Pille in festem Boden (n = 1) oder in feuchtem Sandboden (n = 7), der durch die Feuchte verfestigt ist und deshalb nicht nachrieselt, unterwühlt. Der Käfer scharrt zunächst mit den Vorderbeinen Substrat unter der Pille weg und gräbt sich so kopfvoran unter der Pille ein. Mit dem Kopfschild drückt er dabei Bodenteilchen rings um die Pille hoch. Das weitere Verhalten des Scarabaeus schildert v. Lengerken (1951) so: ,,Pausenlos befördert der Käfer in der Höhlung mit Hilfe des Kopfschildes und der Vorderbeine lastenweise Sand weg. Er bewegt sich dabei im Kreise um die Basis der Kugel herum und drückt mit dem Kopf jeweilig einen 'Armvoll' Erdreich von unten nach oben gegen den Rand der entstehenden Grube.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Nach ein paar Minuten sinkt die unterwühlte Pille infolge ihrer eigenen Schwere ruckartig ein. Ist das Loch groß genug, so verschwindet sie mit einem Schlage völlig. Über ihr entsteht eine kleine Öffnung, die mit fortschreitendem Einsinken aber auch bald nicht mehr zu sehen ist. Manchmal, besonders wenn die Kugel auf nassem Sand liegt, versinkt diese Schritt für Schritt. Um sie herum bildet sich dabei ein ringförmiger Wall aufgeworfenen Materials."

Die Grabgänge (Abb. 30) sind in diesen Fällen notwendigerweise vertikal und auffallend kurz (5—6,5 cm). Diese Tiefe erreicht der Scarabaeus nach 10—50 Minuten Grabdauer. Die Dauer des Grabens ist stark vom Untergrund abhängig. Wenn die Pille unter die Oberfläche gebracht ist, liegt sie bereits in der feuchten Bodenschicht und ist so vor Austrocknung geschützt. In einem Fall schloß ein Käfer, der zunächst seine Pille unterwühlt hatte, nach stärkerer Austrocknung der Bodenoberfläche noch weiteres Vergraben nach Phase 2 der 2. Methode an und brachte so seine Pille in tiefere, feuchte Bodenschichten.

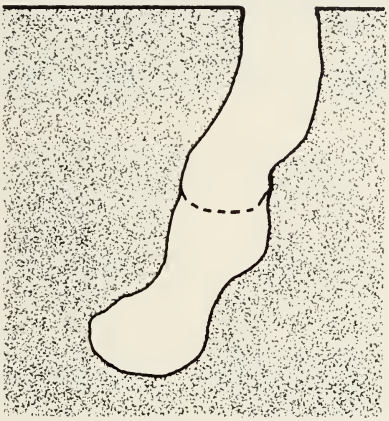


Abb. 30: Grabgang nach Unterwühlen der Pille. Der Grabgang wurde nach Austrocknung der Bodenoberfläche nachträglich verlängert.

4.2.2 Anlegen eines Grabganges

In trockenem, lockerem Boden wenden die Pillendreher eine andere Grabmethode an. Diese gliedert sich in zwei Phasen:

1. Anlegen eines Ganges in einiger Entfernung (2—10 cm) von der Ablegestelle der Pille. Dieser führt schräg in den Boden.
2. Einrollen der Pille in diesen Gang und weiteres Vergraben der Pille unter der Erde.

Das Vergraben der Pille nach dieser 2phasigen Methode war während meiner Freilanduntersuchungen wesentlich häufiger. Ich untersuchte es in Andalusien in 27 Fällen näher.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

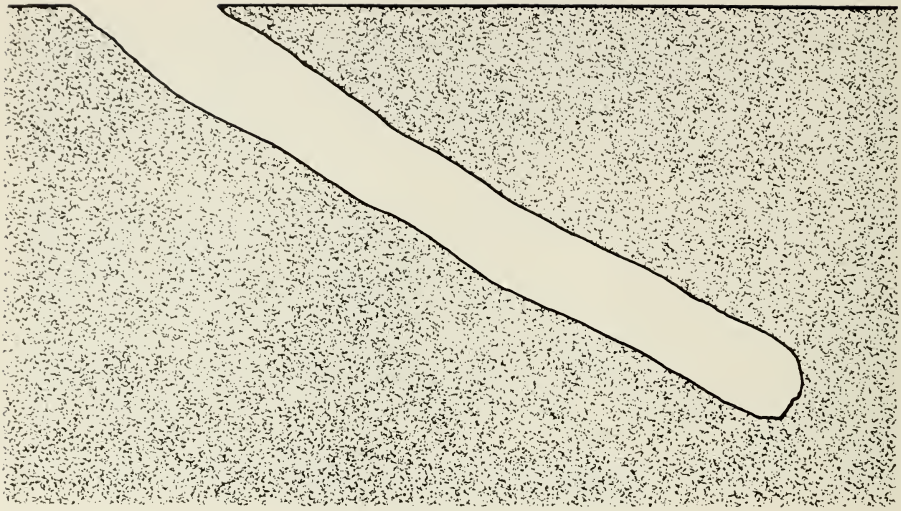


Abb. 31: Grabgang, angelegt nach der 2. Methode. Der Gang führt mit nahezu konstantem Winkel von 32° schräg in den Boden.

In der 1. Phase verfährt *Scarabaeus sacer* wie folgt: An der von ihm erwählten Stelle scharrt er das Substrat mit beiden Vorderbeinen gleichzeitig los und löst grobe und feste Teile mit dem Kopfschild. (Diesen setzt er als Grabwerkzeug immer dann ein, wenn die grabenden Vorderbeine auf starken Widerstand stoßen.) Anschließend schiebt er das gelöste Material unter den Vorderkörper (mit beiden Vorderbeinen synchron). Dort übernehmen die Mittelbeine das Material und transportieren es weiter nach hinten bis etwa zur Mitte des Abdomens. Diese Verhaltensteile werden je nach Substrat ein- bis mehrmals wiederholt. Dann folgt der Weitertransport des gelösten Materials mit einem Ruck hinter den Körper. Dabei duckt sich der Scarabaeus mit seinem Körper nach vorn, winkelt die Vorderbeine an und zieht gleichzeitig die Mittel- und Hinterbeine an, die mit abgespreizten Tarsen in das gelöste Substrat greifen. Nun streckt der Käfer Vorder-, Mittel- und Hinterbeine. Das gelöste Material wird zwischen Abdomen (das sich durch Streckung der Vorderbeine nach hinten bewegt), Mittel- und Hinterbeinen hinter den Körper geschoben. Beine, Körperunterseite und Untergrund bilden beim Graben eine Art Röhre, durch die das gelöste Material nach hinten transportiert wird. Von Zeit zu Zeit wendet das Tier um 180°, duckt sich mit seinem Vorderkörper nach unten und schiebt das gelöste Material mit Kopfschild und Thorax aus dem Gang (Abb. 32), schleudert es durch ruckartiges Heben des Kopfes weg, wendet wieder um 180° und gräbt weiter.

Den Gesamtablauf beschreibt v. Lengerken (1951): ,,Derselbe Vorgang wiederholt sich mehrmals hintereinander. Bisweilen entsteht auf diese Weise eine ziemlich weite Öffnung im Sand. Unerwartet kommt der Käfer schließlich ohne Last mit dem Vorderkörper zum Vorschein, packt die in Reichweite liegende Kugel mit den Vorderbeinen und zieht sie in den Gang hinein (Abb. 33). Befindet sich die Pille in etwas weiterer Entfer-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Abb. 32: Grabender Scarabaeus (2. Grabmethode) beim Herausschieben des gelösten Materials mit dem Kopfschild. Die Hinterbeine des Käfers sind weit gespreizt (1. Grabphase).

Abb. 33: Der Heilige Pillendreher hat die 1. Grabphase beendet und rollt seine Pille in den vorher angelegten Gang. Die Pille paßt genau in diesen Gang.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

nung, so kommt der Scarabaeus heraus, läuft auf die Kugel zu, packt sie mit den Hinterbeinen und dirigiert sie rückwärts laufend in das Loch hinein. Nicht selten stemmt er sich auch mit dem Kopf gegen die Pille und drückt sie vorwärts gehend in den Tunnel hinein. Dann kriecht er hinterdrein, wühlt sich unter dem Dungball hindurch und schachtet in der Tiefe weiter aus. Er schafft den losgearbeiteten Sand in den ,,Hals'' des Ganges und verstopft so ziemlich schnell das ursprüngliche Eingangsloch. Gleichzeitig drückt er das Ausschachtungsmaterial empor, wobei ihm der Kopfschild als Kelle dient. Es entsteht oberflächlich ein flacher, etwa 1—2 cm hoher Bodenaufwurf. Er markiert im Freien auf sandigem Gelände sehr deutlich die Stelle, an der sich ein Pillendreher mitsamt seinem Futtervorrat eingegraben hat'' (Abb. 34).

Abb. 34: Grabstelle eines Scarabaeus, der nach der 2. Grabmethode grub. Deutlich sind die herausgeschobenen Portionen des im Grabgang gelösten Materials zu sehen.

Die nach dieser 2. Methode angelegten Grabgänge führten in den von mir beobachteten Fällen mit nahezu konstanten Winkeln zur Oberfläche (Mittelwert = 30 ± 9°) in den Boden (Abb. 31). Das bedeutet, daß Gänge an 30° geneigten Flächen meist horizontal in den Boden führen. An stärker geneigten Stellen führen die Gänge aber nie nach oben, sondern bleiben horizontal. Die Tiefe, in der sich die Pille nach dem Vergraben fand, war unterschiedlich je nach Eigenschaft des Untergrundes. Dabei spielt, wie schon beschrieben, die Bodenfeuchte eine wesentliche Rolle. In jedem Fall lagen die nach dieser Methode vergrabenen Pillen tiefer als die unterwühlten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Tabelle 5: Daten von Grabgängen, die nach der 2. Grabmethode angelegt wurden

	n	Variations-breite	$\bar{x} \pm s$
Winkel zur Oberfläche (°)			
— Labor	9	15—45	30 ±9,4
— Freiland	23	18—46	29 ±9,1
Grabgang-Tiefe (cm)	24	5—18	12,3 ±3,6
Grabgang-Länge (cm)	23	9—31	18,9 ±5,5
Grabgang-Durchmesser (cm)	26	3—5,5	3,8 ±0,6

Tabelle 5 zeigt eine Zusammenfassung der wichtigsten Daten über die nach der 2. Methode angelegten Grabgänge. Wie lange das Graben nach dieser 2. Methode insgesamt dauert, konnte ich wegen der unterirdischen 2. Phase nicht bestimmen. Für die 1. Phase einschließlich Einrollen der Pille benötigten die Scarabaeen 10—56, im Mittel 31 ± 14 Minuten (n = 20). Auch hier ist die Länge der Zeitspanne bis zum Einrollen der Pille in erster Linie abhängig vom Untergrund.

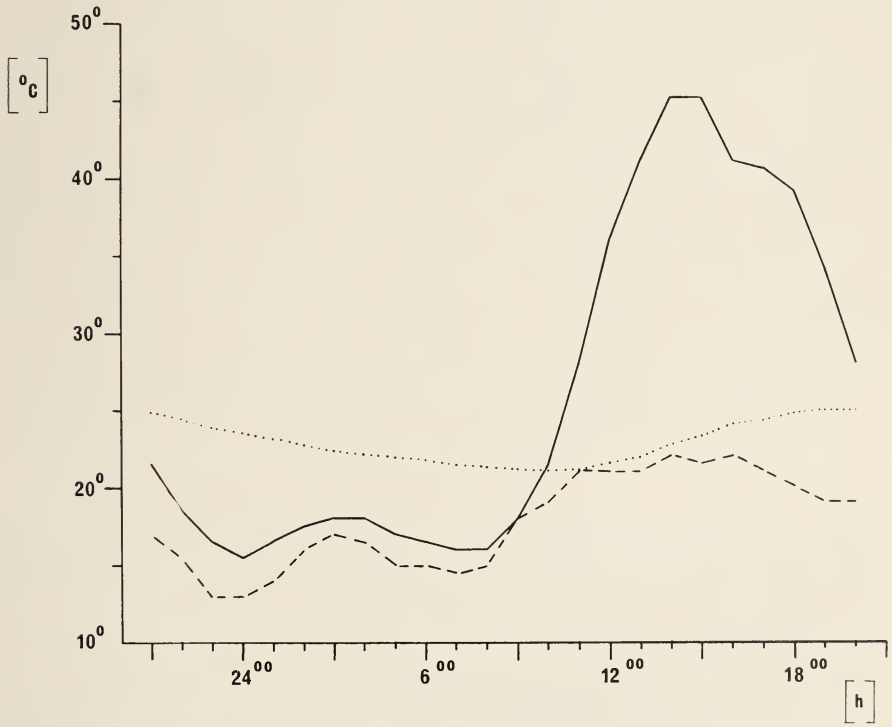


Abb. 35: Lufttemperatur (gestrichelt), Temperatur der Bodenoberfläche (ausgezogen) und in 20 cm Tiefe (gepunktet) in Abhängigkeit von der Tageszeit. Die Bodentemperatur in 20 cm Tiefe schwankt mit sehr geringer Amplitude phasenverschoben zur Oberflächentemperatur.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Durch das Vergraben bringt der Scarabaeus seine Pille in ein sehr günstiges, klimatisch stabiles Milieu. Die tagesperiodischen Temperaturschwankungen sind bereits in einigen Zentimetern Tiefe gering, die relative Luftfeuchte liegt bei konstant 100 % (Abb. 35, 36). Unter diesen Bedingungen bleibt die Pille für den Pillendreher wenigstens mehrere Stunden, meist aber einige Tage verwertbar (vgl. 4.5). Wegen des geringen Nährstoffgehaltes des Dungs — nach Halffter & Matthews (1966) ernähren sich die adulten Käfer in erster Linie von flüssigen und kolloidalen Bestandteilen (Mikroorganismen und unverdauten Nahrungspartikeln), wogegen die Larven in erster Linie feste Bestandteile fressen — muß der Käfer nämlich große Mengen Nahrung aufnehmen. (Die Pillen wiegen im Schnitt etwa das 10fache des Tieres.)

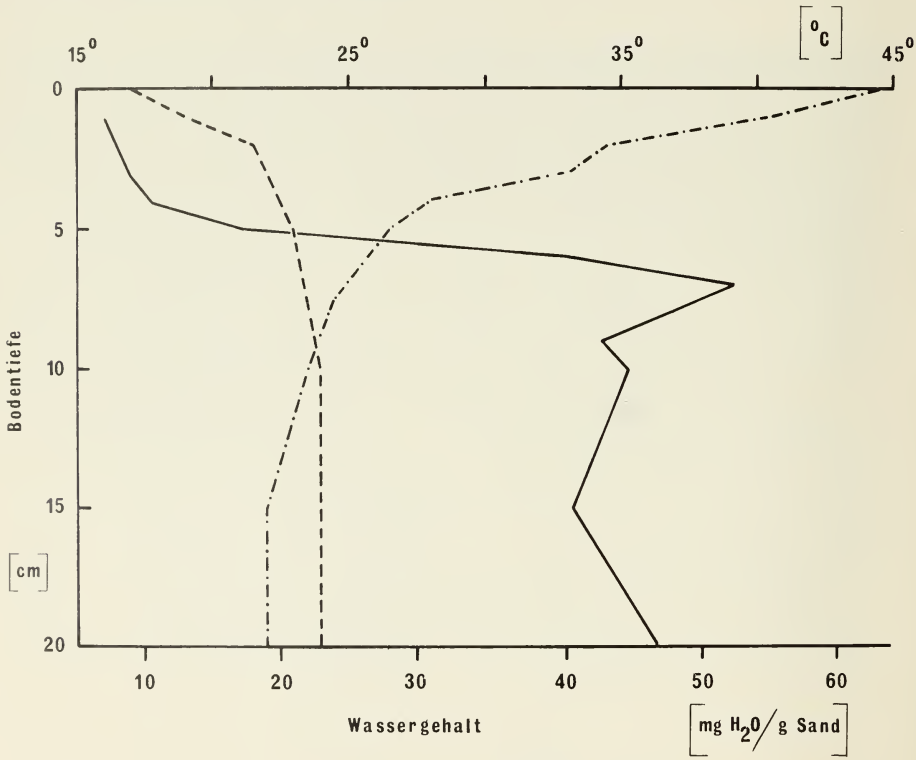


Abb. 36: Bodenklima in Abhängigkeit von der Bodentiefe. Bodentemperatur um 13.00 Uhr (strichpunktiert) und um 24.00 Uhr (gestrichelt). Wassergehalt von Bodenproben (ausgezogen). Ab 10 cm Tiefe herrschen weitgehend konstante Verhältnisse.

4.3 Messung von Pillengröße und Grabgangdurchmesser durch den Scarabaeus

Beobachtet man einen Scarabaeus, der seine Pille nach dieser 2. Methode vergräbt, so fällt auf, daß die Pille, wenn der Grabgang fertiggestellt ist, meist genau in diesen hineinpaßt (Abb. 33). Wenn die Pillen aber so erstaunlich genau in die Gänge passen, muß man annehmen, daß der Käfer die Pillengröße mißt, weil ein und derselbe Scarabaeus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

unterschiedlich große Pillen formt und für diese anscheinend Grabgänge entsprechender Weite herstellt.

Um diese Annahme zu überprüfen, korrelierte ich Käfergrößen (n = 22) und Gangdurchmesser sowie Pillengrößen und Gangdurchmesser. Da mich besonders die Pillengröße relativ zur Körpergröße des grabenden Käfers interessierte, berechnete ich als Maß für die ,,relative Pillengröße'' das Verhältnis aus Pillengröße zu Thoraxbreite.

Es zeigte sich, daß von einem Scarabaeus Gänge mit verschiedenen Durchmessern angefertigt werden. Außerdem kann man für unterschiedlich große Pillen zu große, passende und zu kleine Durchmesser der Grabgänge registrieren (Abb. 37).

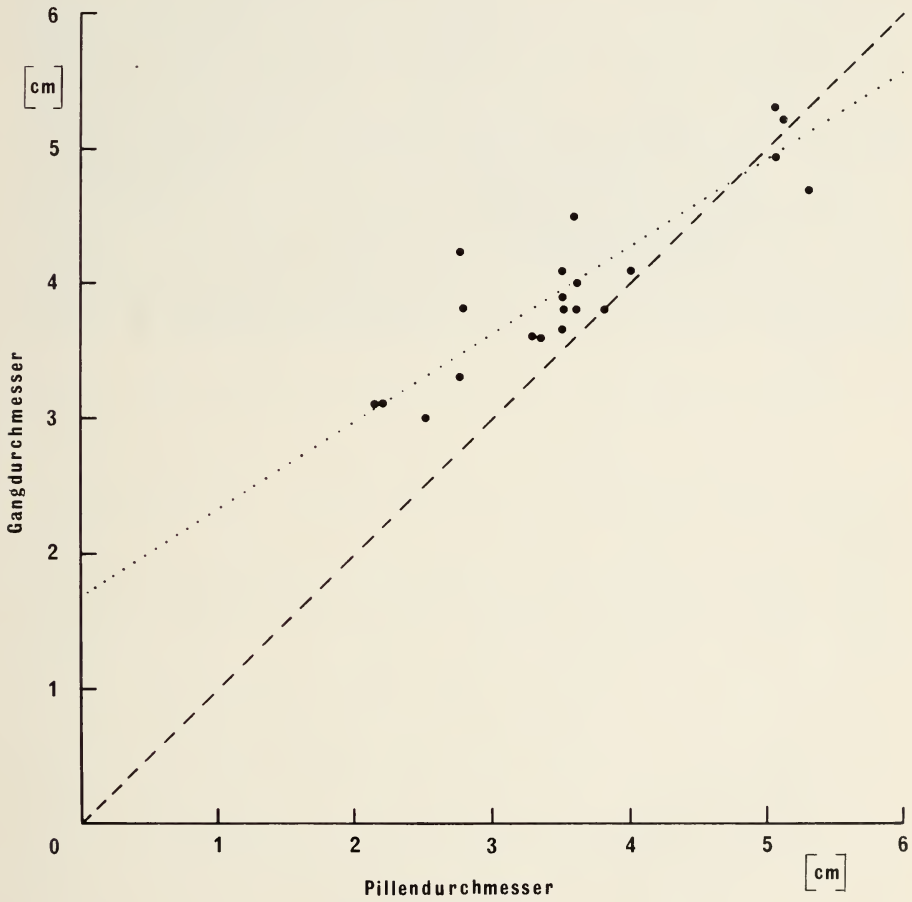


Abb. 37: Abhängigkeit des Gangdurchmessers vom Pillendurchmesser. Die gestrichelte Linie gibt das Verhältnis Gangdurchmesser : Pillendurchmesser = 1 : 1 wieder. Die Daten weisen darauf hin, daß für kleine Pillen relativ weite, für große Pillen dagegen relativ enge Gänge angelegt werden. r = 0,9019; $p < 0{,}001$; gepunktet: berechnete Regressionsgerade).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Zu weit waren die Gänge, wenn das Verhältnis von Pillendurchmesser zu Thoraxbreite (relative Pillengröße) kleiner oder gleich 1,6 war (Pille klein im Verhältnis zum Käfer). In diesen Fällen (n = 5) war der Gangdurchmesser im Mittel 1,4mal größer als der Pillendurchmesser. Für Pillen, die 1,6 bis 2,35mal größer waren als die Thoraxbreite des betreffenden Käfers, stimmten Gangdurchmesser und Pillendurchmesser gut überein (Verhältnis im Mittel 1,08). Pillen, die dreimal so groß waren wie die Thoraxbreite, waren zu groß, die Käfer legten dann zu enge Gänge an. Ich fand in diesem Fall eine Relation von 0,88 für Gangdurchmesser zu Pillendurchmesser (Abb. 38). Beim Auswerten der Meßdaten, die beim Vergraben solcher relativ zu großer Pillen gewonnen wurden, fiel mir auf, daß der Wert für die Breite der Grabgänge größer war (7, 10, 12 und 19 mm) als der für die Höhe, also ersterer den wahren Pillenmaßen näher kam. Dies wertete ich als Hinweis auf eine Gangbreiten-Messung durch den Scarabaeus. Die Beobachtung der Käfer ergab, daß diese Messung vermutlich mit den Hinterbeinen erfolgt, da diese im Grabgang auffallend weit gespreizt werden.

Bei der Auswertung von Aufnahmen — genau senkrecht von oben fotografiert, um Paralaxenfehler zu vermeiden — zeigte sich, daß bei grabenden Scarabaeen (n = 7) zwei

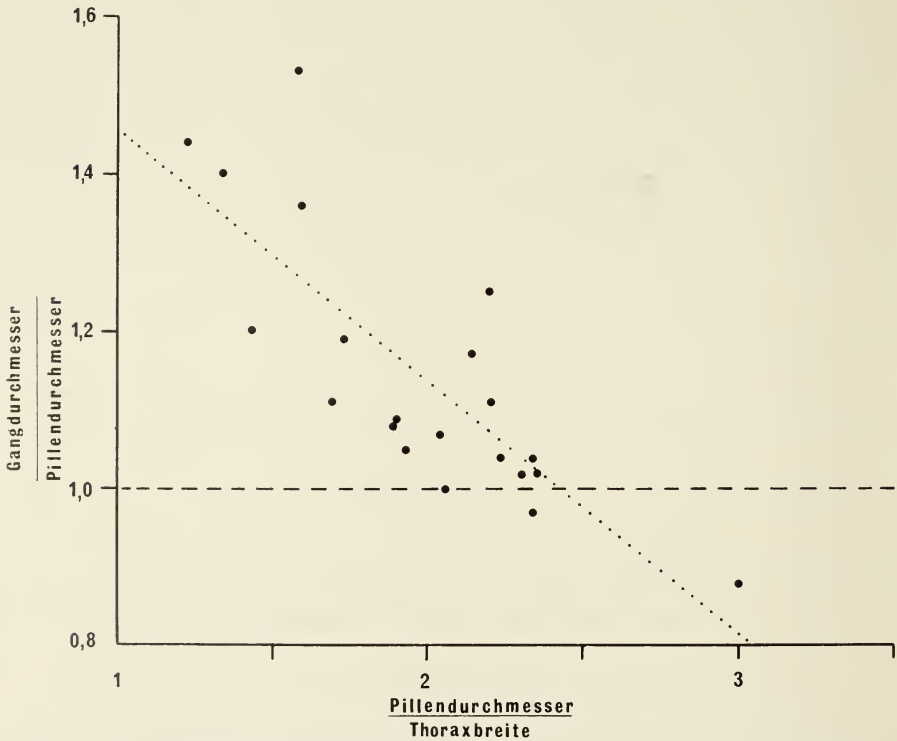


Abb. 38: Abhängigkeit des Verhältnisses Gangdurchmesser : Pillendurchmesser von der „relativen Pillengröße". Die gestrichelte Linie gibt das Verhältnis Gangdurchmesser : Pillendurchmesser = 1 : 1 wieder. r = 0,8038; p < 0,001; gepunktet: berechnete Regressionsgerade).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Abb. 39: Grabender Scarabaeus bei normalem Lauf zurück in den Grabgang (Hinterbeine normal gespreizt).

— situationsspezifisch — unterschiedliche Spreizweiten der Hinterbeine beobachtet werden können:

1. Spreizung bei normalem Lauf (zum Beispiel zurück in den Grabgang; Abb. 39).
2. Spreizung während des Herausschiebens von gelöstem Material (wobei die Hintertibien dem Grabgang beiderseits an seiner breitesten Stelle mit dem Enddorn anliegen; Abb. 40).

Durch Ausmessen der Fotos ermittelte ich die jeweiligen Werte für Pillengröße, Hinterbeinspreizung und Grabgangdurchmesser. Die dabei gefundenen Daten lassen sich wie folgt interpretieren: Ein laufender *Scarabaeus sacer* hat eine definierte Spreizung der Hinterbeine (Abb. 39). Wenn ein Tier eine Pille fertigt, deren Durchmesser kleiner ist als der Abstand der Hintertibien beim Laufen, kann es diese Pille zwar rollen, aber es resultiert ein zu großer Gangdurchmesser, weil der Scarabaeus seine Hinterbeine beim Graben nicht weniger spreizt als bei normalem Lauf. Für Pillen, deren Größe zwischen der Spreizweite bei normalem Lauf und der maximalen Streckungsweite der Hinterbeine liegt, legen die Heiligen Pillendreher Grabgänge mit entsprechendem Durchmesser an. Ist die Pille aber größer als die maximale Streckungsweite der Hinterbeine, kann sie zwar noch gerollt werden, wie die Versuche mit künstlichen Pillen (vgl. 2.6) zeigten (die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Hinterbeine umfassen die Pille nicht an ihrer breitesten Stelle), aber der vom Pillendreher gegrabene Gang ist zu eng.

Besonders die fotografischen Aufnahmen von grabenden Scarabaeen weisen deutlich darauf hin, daß der Pillendreher mit den beim Graben gespreizten Beinen (Abb. 40) die Gangweite kontrolliert. Da der Käfer beim Rollen die Pille mit den Hinterbeinen umfaßt, liegt die Vermutung nahe, daß er so mit den Hinterbeinen die Pillengröße mißt. Weil sich die Position des Femurs bei verschieden großen Pillen kaum ändert, die Hintertibia aber bei größeren Pillen weiter abgespreizt wird, liegt es nahe, Rezeptoren im Femur-Tibia-Gelenk für die Größenmessung verantwortlich zu machen (Abb. 39, 40).

Um diese Annahme zu überprüfen, klebte ich Scarabaeen konische Hölzchen außen an die Hintertibien. Die Versuche führten aber nicht zum gewünschten Erfolg, weil sich die Scarabaeen bald aktiv der Hölzer entledigten und sichtlich gestörtes Verhalten zeigten.

4.4 Bedeutung der Pille für den grabenden Scarabaeus

Schließlich untersuchte ich noch die Bedeutung der Pille für den grabenden Pillendreher. Vertauscht man eine Pille, die ein Scarabaeus gerade unterwühlt, gegen einen

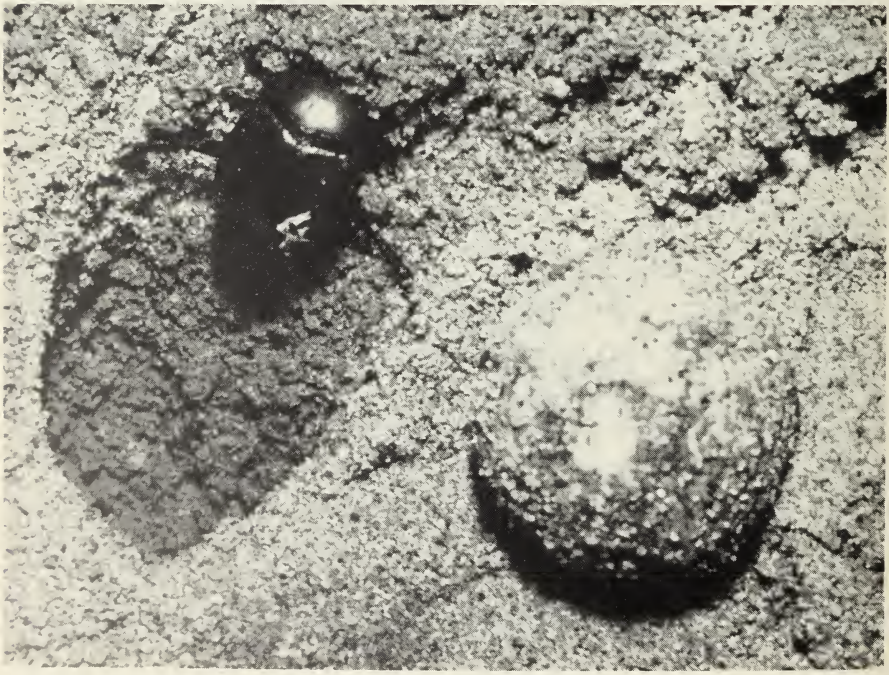


Abb. 40: Grabender Scarabaeus beim Herausschieben des gelösten Materials (Hinterbeine weit gespreizt, die Hintertibien liegen dem Grabgang beiderseits an seiner breitesten Stelle an).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

gleich großen und etwa gleich schweren anderen Gegenstand (Holzkugel), so kommt der Käfer nach kürzester Zeit hervor und sucht nach seiner Pille. In der 1. Phase des Vergrabens nach der 2. Methode, wenn der Käfer neben seiner Pille einen Grabgang anlegt, scheint diese aber — wenigstens zunächst — ohne Bedeutung zu sein. Im Freiland wird die Pille in dieser ,,Endphase'' öfter gestohlen. Hier liegt ein schwacher Punkt in der sonst so hervorragend angepaßten Verhaltenskette.

Welche Möglichkeiten hat der Käfer, sich von der Anwesenheit der Pille zu überzeugen? Er könnte sie jedesmal beim Vorbeilaufen kurz berühren. Die Beobachtung des grabenden Käfers zeigt, daß dies nicht der Fall ist.

Es ist auch gleichgültig, ob man die Pille einmal links oder rechts vom Eingang des Grabloches plaziert, oder gar entfernt. Eine optische Kontrolle durch den Käfer entfällt also ebenfalls. Nimmt man die Pille ganz weg, so arbeitet der Käfer zunächst normal weiter, schafft Material aus dem Gang, wendet und verschwindet wieder im Grabgang. Dies wiederholt sich bis zu 8mal. Dann kommt der Heilige Pillendreher hervor und sucht seine Pille.

Es gelang mir nicht, den auslösenden Reiz für die Beendigung der 1. Grabphase und den Beginn der 2. Phase zu ermitteln. Die Verhältnisse im Boden sind sehr unterschiedlich und führen zu stark differierenden Zeiten für die 1. Phase des Grabens. Im Labor stoppte ich einmal 8, dann 28 Minuten bei demselben Versuchstier und einheitlichem Substrat. In einigen Fällen kommen Scarabaeen auch hervor, erklettern ihre Pille, rol-

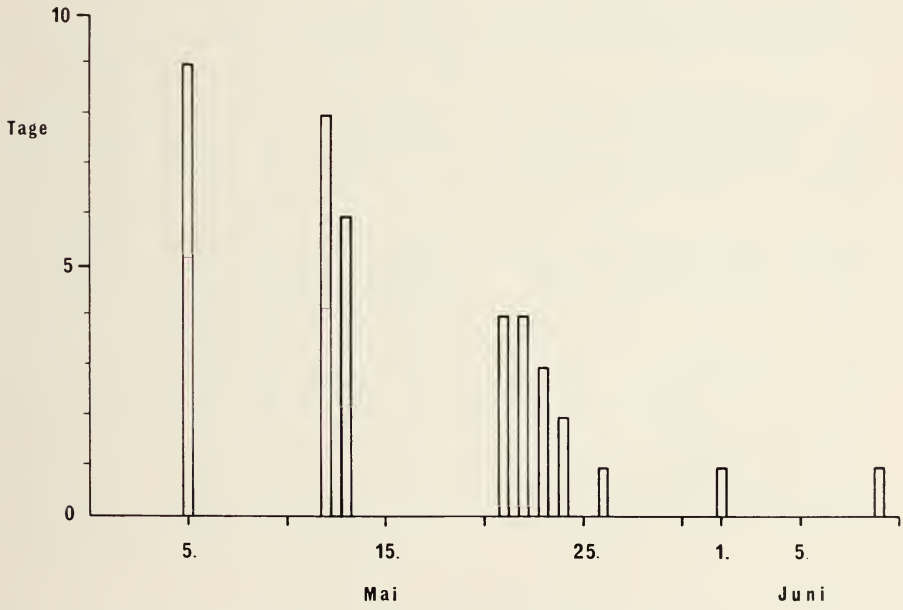


Abb. 41: Verweildauer der Scarabaeen bei ihren Pillen im Boden während des angegebenen Zeitraumes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

len sie etwas näher in Richtung Grabloch und setzen dann das Graben in der 1. Grabphase fort (Abb. 32). Es ist deshalb für den Beobachter unmöglich, zu entscheiden, ob etwa fehlender Duft einer Pille den Scarabaeus aus dem Gang treibt oder ein anderer Reiz das Einrollen auslöst. Auch aus dem bei fehlender Pille gezeigten Suchverhalten lassen sich keine dahingehenden Schlüsse ableiten. Die Bedeutung der Pille für das Graben nach der 2. Methode muß deshalb zunächst ungeklärt bleiben.

4.5 Verweildauer im Boden

Die Scarabaeen fraßen in Andalusien Anfang Mai mehrere Tage unterirdisch an ihren Pillen, bis sie wieder an die Oberfläche kamen (Abb. 41). Mitte Juni dagegen — bei wesentlich höheren Temperaturen und trockenem Wetter — hielten sie sich weniger als 2 Tage bei ihren Pillen auf. Sie ließen dann größere Mengen nicht mehr verwerteten Pillenmaterials im Boden zurück. So fand ich in mehreren Kammern Pillenreste, die — ohne den Scarabaeenkot — bis zur Hälfte des Pillengewichtes wogen, das ich nach der Formung gemessen hatte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

AUSSCHALTVERSUCHE

Das Studium des Normalverhaltens von *Scarabaeus sacer* zeigte, daß die Antennen und bestimmte Teile der Mundwerkzeuge beim Nahrungserwerb eine wesentliche Rolle spielen. Aus den Beobachtungen ergaben sich zahlreiche Hinweise auf die vermutliche Funktion einzelner Teile. Um deren Bedeutung genauer festzustellen führte ich Ausschaltversuche durch. Das Verhalten der Tiere bei der Fern- und Nahorientierung[1]) (Warnke 1931), beim Fressen und bei der Pillenformung wurde beobachtet.

Die Ergebnisse der Ausschaltversuche werden im folgenden kurz dargelegt (vgl. Tabelle 6):

— Beidseitige Ausschaltung der Fühlerkeulen: Schon die Beobachtungen von Comignan (1928), Heymons & v. Lengerken (1929), Warnke (1931) und Halffter & Matthews (1966) zeigten, daß die Antennen die wichtigsten Organe für die geruchliche Orientierung auf größere Entfernungen (Fernorientierung) sind. Diese Aussage wurde durch eigene Versuche für *Scarabaeus sacer* bestätigt. Nach Ausschaltung der Fühlerkeulen — diese tragen nach Meinecke (1975) haarförmige Sensillen (*Scarabaeus sacer* fällt in Gruppe III seiner Sensillenform-Gruppen) — fehlte die Fernorientierung zum Mist in allen Fällen. Bei wenigen Zentimetern Entfernung aber zeigten alle Scarabaeen das bereits beschriebene Palpenfächeln und liefen gezielt zur Duftquelle (Nahorientierung). Dort fraßen die Käfer, einige formten Pillen.

— Beidseitige Ausschaltung der Endglieder der Maxillarpalpen: Nach Ausschaltung dieser Organe war keine Störung der beobachteten Verhaltensweisen feststellbar. Die Versuchstiere verhielten sich wie intakte Käfer.

— Beidseitige Ausschaltung von Fühlerkeulen und Endgliedern der Maxillarpalpen: In diesen Versuchen fielen Fern- und Nahorientierung aus. Auf kürzeste Distanz (weniger als 1 cm) wendeten sich die Käfer aber dem Mist zu, fraßen am Mist und formten in einigen Fällen sogar Pillen.

— Beidseitige Ausschaltung der Endglieder der Labialpalpen: Nach Ausschaltung dieser Organe war keine Störung der beobachteten Verhaltensweisen feststellbar. Die Versuchstiere verhielten sich wie intakte Käfer.

— Beidseitige Ausschaltung der Endglieder der Labialpalpen und der Spitzen der Endglieder der Maxillarpalpen: In diesen Versuchen waren sowohl Fern- als auch Nahorientierung ungestört. Die Tiere fraßen am Mist und formten Pillen.

— Beidseitige Ausschaltung von Fühlerkeulen und Endgliedern der Maxillar- und Labialpalpen: Nach Ausschaltung dieser Organe fielen Fern- und Nahorientierung aus. Bei zufälligem Kontakt mit dem Mist fraßen die Käfer in einigen Fällen. Bei keinem der Tiere konnte ich Pillenformung beobachten.

---

[1]) Nach Warnke (1931) sollen die Ausdrücke „Fernorientierung" und „Nahorientierung" nur eine starke Herabsetzung der Riechschärfe nach Ausfall der Mehrzahl der Geruchsorgane auf den Antennen, nicht etwa eine Duplizität des Geruchssinnes zum Ausdruck bringen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Tabelle 6: Ergebnisse der Ausschaltversuche bei *Scarabaeus sacer:*

Beidseitig ausgeschaltetes Organ	Fern-orien-tierung	Nah-orien-tierung	Fressen	For-mung	Zahl d. Ver-suchs-tiere	Anzahl der Versuche
Fühlerkeulen	—	+ [1])	+	+	2	10
Endglieder der Maxillarpalpen	+	(—)	+	+	1	5
Fühlerkeulen und Endglieder der Maxillarpalpen	—	— [2])	+	+	2	18
Endglieder der Labialpalpen	+	(+)	+	+	2	10
Endglieder der Labialpalpen und Spitze der Endglieder der Maxillarpalpen	+	+ [3])	+	+	3	24
Fühlerkeulen, Endglieder der Maxillar- und Labialpalpen	—	—	+ [4])	—	5	12

1) Orientierung im Nahbereich möglich, Palpenfächeln
2) Nur bei kurzer Distanz (< 1 cm) Reaktion auf Mist
3) Tiere zeigen Palpenfächeln
4) Fressen bei zufälligem Kontakt mit Mist

Die Ausschaltversuche zeigen, daß sich *Scarabaeus sacer* vor allem mit den Antennen zur Duftquelle und an der Duftquelle orientiert. Zusätzlich ermöglichen die Endglieder der Maxillarpalpen eine sichere Orientierung zur Duftquelle über kurze Distanz (Nahorientierung).

Bei gleichzeitigem Verlust von Antennen und Endgliedern der Maxillarpalpen war Zuwendung zum Mist nur in unmittelbarer Nähe beobachtbar.

Kontaktchemorezeptoren scheinen sich bei *Scarabaeus sacer* unter anderem auf den Spitzen der distalen Glieder beider Palpenpaare zu befinden. Ein Hinweis darauf ist folgende Beobachtung: Wie bei *Geotrupes stercorarius* (Winking-Nikolay 1975), so wird auch bei *Scarabaeus sacer* das Geschlecht durch Betasten mit den Palpenspitzen festgestellt. Ein formender oder seine Pille rollender Scarabaeus erkennt so das Geschlecht eines sich nähernden Artgenossen und zeigt Tieren des gleichen Geschlechts gegenüber stets aggressives Verhalten. Ein Scarabaeus ♂, dem die Palpenspitzen operativ entfernt worden waren, rollte aber eine Pille, an der sich 3 weitere Scarabaeen, davon 2 ♂♂, anklammerten, ohne das typische Abwehrverhalten zu zeigen. (Das Scarabaeus ♂ verhielt sich so, als wären die Artgenossen nicht vorhanden.) Das ungestörte Freß- und Formverhalten der Scarabaeen nach Ausschaltung der Spitzen der distalen Glieder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

beider Palpenpaare könnte darauf beruhen, daß in diesem speziellen Fall die Antennenrezeptoren eventuell die Funktion von Palpenrezeptoren übernehmen können.

Das gelegentliche Fressen der Käfer nach beidseitiger Ausschaltung von Fühlerkeulen und Endgliedern der Maxillar- und Labialpalpen ist ein deutlicher Hinweis darauf, daß sich noch weitere Chemorezeptoren im Bereich der Mundwerkzeuge befinden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

ÖKOLOGISCHE ASPEKTE

Das Vorhandensein von Weidetieren ist eine Grundvoraussetzung für das Vorkommen von Scarabaeen. Da Herden großer Pflanzenfresser vor allem in den Steppengürteln vorkommen, ist dieses auch das Hauptverbreitungsgebiet der Pillendreher.

Wie bereits geschildert, fand ich den Heiligen Pillendreher in Spanien nur im südlichen Andalusien. Die Käfer waren dort rein psammophil (vgl. Balthasar 1963), außerhalb des Sandstreifens an der Küste fand ich keine Tiere. Dies hängt vermutlich mit der Grabtätigkeit der Tiere zusammen, die von lockerem Boden begünstigt wird.

Wenn ein Scarabaeus seine Nahrungspille unterirdisch verzehrt hat und wieder an die Oberfläche kommt, muß er unter Umständen größere Distanzen zurücklegen, um wieder an frischen Mist zu gelangen, weil die weidenden Huftiere oft ausgedehnte Wanderungen durchführen. Der Käfer müßte also sehr mobil sein.

Um etwas über die Mobilität der Tiere zu erfahren, markierte ich am 31. 5. 1975 121 in meinem Arbeitsgebiet in Fallen (Abb. 42) gefangene Scarabaeen mit Autolackstiften. In der Folgezeit führte ich weiterhin täglich Beobachtungen in diesem Gebiet durch sowie in der Zeit vom 16. 6. bis 21. 6. 1975 Kontroll-Fallenfänge. Innerhalb meines Ar-

Abb. 42: Bodenfalle; die Falle ist ebenerdig eingegraben, 15 cm tief, hat 8,5 cm Durchmesser und enthält mit Wasser versetzten, frischen Pferdemist als Köder.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

beitsgebietes (500 m x 500 m) tauchten nur 6 markierte Pillendreher wieder auf. (Mit den Fallen fing ich vom 16. 6. bis 21. 6. insgesamt 245 Scarabaeen, wovon nur 1 Käfer markiert war.) Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die übrigen markierten Tiere über den ganzen Fangzeitraum gerade alle vergraben waren. Ich folgere deshalb aus dem Fangergebnis, daß *Scarabaeus sacer* ein sehr mobiler Käfer ist und sich nicht in einem bestimmten, eng begrenzten Gebiet aufhält, sondern bei der Nahrungssuche sehr weit fliegt.

Neben *Scarabaeus sacer* konnte ich bei Tarifa auch *Scarabaeus semipunctatus* in größerer Zahl beobachten. Wenn zwei nah verwandte Arten so eng nebeneinander vorkommen, ist nach dem Konkurrenzausschlußprinzip zu erwarten, daß sie sich in ihren Ansprüchen an den Lebensraum unterscheiden.

Tatsächlich fand ich bei Tarifa folgende Verhältnisse: Die Arten unterscheiden sich erstens in ihrer Aktivitätsrhythmik (Abb. 43). Während *Scarabaeus sacer* vorwiegend nachts aktiv war, war *Sc. semipunctatus* im Beobachtungszeitraum rein tagaktiv, wie zahlreiche Beobachtungen und alle Fallenfänge zeigten. Außerdem verwendete *sacer*

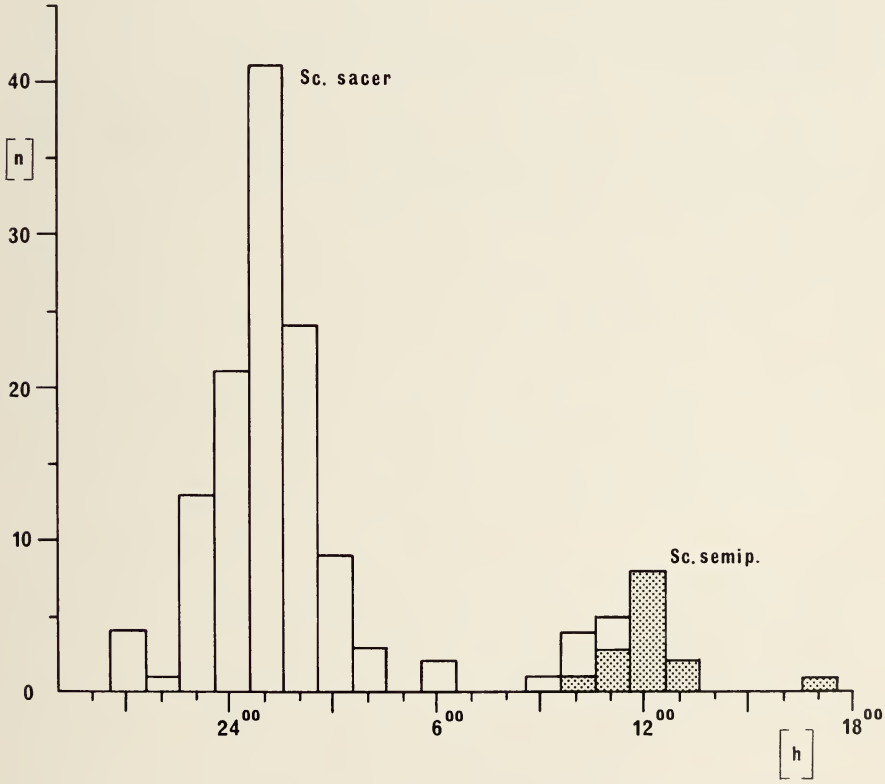


Abb. 43: Lokomotorische Aktivität bei der Nahrungssuche (Fallenfänge) von *Scarabaeus sacer* und *Sc. semipunctatus* in Abhängigkeit von der Tageszeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

bei der Pillenformung vor allem Pferde- und Eselmist (Schaf- und Ziegenmist nur in je einem Fall), *semipunctatus* aber bevorzugte umgekehrt gerade Schaf- und Ziegenmist und verwendete nur selten Esel- oder Pferdemist (vgl. Abb. 43). Während *sacer* vor allem auf Pferde- und Eselweiden zu beobachten war, fand ich weitaus die meisten *semipunctatus* bei Schaf- und Ziegenweiden, wo ich einmal in wenigen Minuten über 50 Tiere zählen konnte.

Scarabaeus semipunctatus stellt also in dem von mir untersuchten Gebiet keinen Nahrungskonkurrenten für *sacer* dar. Auch alle anderen sich am Dung einfindenden Tiere wie *Onitis belial, Copris lunaris,* verschiedene Arten *Aphodius* und diverse Fliegen waren entweder zahlenmäßig zu gering *(Onitis, Copris)* oder fallen wegen ihrer geringen Größe als Konkurrenten nicht ins Gewicht, weil sie innerhalb der Zeit, in der Mist bei Scarabaeen Formung auslöst (etwa 2 Stunden), keine größeren Nahrungsmengen fressen. Daraus folgt, daß sich *Scarabaeus sacer* vor allem innerhalb der Art selbst Konkurrenz macht.

Daß diese innerartliche Konkurrenz bei der relativ hohen Populationsdichte und bei geringem Nahrungsangebot zu einem echten Problem wird, belegen die Fallenfänge (in 4 Fallen, die auf 100 m Länge mit ungefähr gleichen Abständen hintereinander aufgestellt waren, wurden innerhalb von 24 Stunden 125 Käfer gefangen). Während der Hauptaktivitätszeit (zwischen 23.00 und 2.00 Uhr) fing ich innerhalb einer Stunde im Mittel 8 Käfer pro Falle, einmal zwischen 24.00 und 1.00 21 Scarabaeen in einer einzigen Falle, die 7 cm hoch mit Mist gefüllt war und 50,2 cm^2 Mistoberfläche bot. (Diese Oberfläche entspricht etwa ⅛ der Oberfläche eines Dunghaufens, die Misthöhe in der Falle etwa der Höhe des Mists in einem Kothaufen.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

DISKUSSION

Einzelheiten des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* beim Nahrungserwerb und die daraus resultierende funktionelle Bedeutung der Einzelelemente wurden in den vorangehenden Abschnitten ausführlich dargelegt. Hier soll der Gesamtkomplex des Verhaltens beim Nahrungserwerb diskutiert werden, und zwar unter den Gesichtspunkten Evolution des Verhaltens und Flexibilität bzw. Starrheit von Verhaltensabfolgen.

Wie konnte ein so komplexes Verhalten im Laufe der Evolution entstehen und welches sind die selektierenden Faktoren? Mist stellt ein Biochorion dar, das durch die Tätigkeit der Bewohner und durch klimatische Faktoren in kurzer Zeit entscheidend verändert wird. Im Sommer herrscht in den Verbreitungsgebieten von *Scarabaeus sacer* heißes, trockenes Wetter vor. Deshalb trocknet frischer Dung innerhalb weniger Stunden aus. Der Käfer muß deshalb rasch möglichst viel Dung in Sicherheit bringen. Wegen der Nahrungsarmut des Mists — die adulten Käfer fressen in erster Linie nur die kolloidalen Bestandteile des Dungs — benötigt der Käfer große Nahrungsmengen (eine Pille wiegt im Schnitt das 10fache des Tieres). Zum Verzehren so großer Nahrungsmengen braucht der Käfer einige Tage. Die sich daraus ergebenden Probleme (zu rasche Austrocknung der flüssigen Bestandteile des Mists beim Fressen an der Oberfläche) wurden unterschiedlich gelöst.

Kleine Arten (z. B. Aphodiinae) graben sich in den Mist ein und fressen im Dung. Größere Arten dagegen schaffen Mist in den Boden. Dieses Vergraben des Dungs im Boden, das man auch bei nicht-pillenformenden Arten *(Copris, Geotrupes)* findet, dient wohl in erster Linie dem Schutz der Nahrung vor Austrocknung. (Fast alle Scarabaeinae und Geotrupinae vergraben ihre Nahrung.) Durch die günstigen Verhältnisse im Boden — weitgehend konstante Temperatur und Feuchtigkeit (meist 100 %) — bleibt der eingebrachte Dung für die Tiere über längere Zeit verwertbar.

Da sich das Vergraben der Nahrung — in verschiedener Form — bei nahezu allen Scarabaeinae findet, handelt es sich vermutlich um einen früh evoluierten Verhaltensteil. Das direkte Vergraben unter dem Mist kann man als besonders ursprünglich auffassen. Vom Eingraben in den Mist dürfte es kein sehr weiter Schritt dazu sein, sich noch etwas tiefer in die Erde einzugraben. Möglicherweise geschah dies zunächst nur vorübergehend, um hohen Temperaturen auszuweichen.

Das Vergraben unmittelbar am Mist, wie man es zum Beispiel bei *Geotrupes* findet, ist bei kleineren Kotmengen problemlos. Diese sind bald vergraben und ziehen dann keine Konkurrenten mehr an. Größere Kotmengen dagegen, wie sie von den Nahrungslieferanten der Scarabaeen produziert werden, bieten mehreren Artgenossen Nahrung. Daraus können Schwierigkeiten resultieren, weil sich die Grabgänge unter den Kothaufen möglicherweise überschneiden. Die Sicherstellung einer bestimmten Nahrungsmenge wäre dann für den einzelnen Käfer nicht mehr gewährleistet.

Die ausgeprägte innerartliche Konkurrenz ist daher sehr wahrscheinlich einer der selektierenden Faktoren für die Entwicklung verschiedener Verhaltensweisen, durch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Mist vom Kothaufen wegtransportiert wird. Zweifellos ist aber auch die Tatsache von Bedeutung, daß die Stelle, an der ein Dunghaufen liegt, in manchen Fällen zum Vergraben des Mists völlig ungeeignet ist.

Käfer, die sich unmittelbar unter dem Mist oder am Mist eingraben, müssen nämlich nicht nur Mist entsprechender Frische finden, sondern zusätzlich auch noch solchen, der auf geeignetem Boden liegt.

Bei den heute lebenden Scarabaeinae finden sich 3 grundverschiedene Möglichkeiten des Wegtransportes von Mist ohne Pillenformung, dazu der bei den Scarabaeen verwirklichte Fall der Pillenformung mit anschließendem Wegrollen.

— Mist wird — rückwärts gehend — „armweise" vom Käfer in einen Grabgang geschafft, bei *Copris hispanus* bis zu 25 cm weit (Rommel 1961).

— Ungeformte Mistbrocken werden von einem vorwärtsgehenden Käfer durch Stoßen mit Kopf und Vordertibien weggerollt. *Phanaeus mexicanus* rollt so Dungbrocken, die größer als entsprechende Pillen eines Pillendrehers sind, bis zu 18 m weit weg (Halffter & Matthews 1966).

— Der Käfer faßt Mist zwischen Vorderbeine und Kopf, hebt den Vorderkörper und läuft mit den verbleibenden 4 Beinen rasch vorwärts. Dieses Verhalten wurde 1861 von Burmeister an *Eucranium* in Argentinien beobachtet (zitiert in Kolbe 1905).

Nach Halffter & Matthews (1966) entstand das Form- und Rollverhalten der Scarabaeen vermutlich sehr früh unabhängig von diesen 3 Möglichkeiten des Misttransportes.

Durch das Wegrollen einer bestimmten Dungportion entzieht sich *Scarabaeus sacer* vor allem der Konkurrenz anderer Artgenossen. Das Rollen der Pille ermöglicht es dem Käfer aber auch, eine geeignete Grabstelle aufzusuchen.

Die experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* beim Nahrungserwerb ergab, daß hier eine Kette instinktiver Handlungen vorliegt, deren Glieder (Suchflug, Anflug und Anlauf, Formung, Rollen, Grabversuch und Graben) durch unterschiedliche exogene Reize und endogene Bedingungen ausgelöst werden. Jedes dieser Glieder besteht aus verschiedenen Verhaltenselementen (7 im Falle der Pillenformung), die flexibel kombiniert werden können. Auch Puzanowa-Malyschewa (1956) beobachtete, daß die Kette der instinktiven Handlungen nicht starr ist, sondern daß „*Scarabaeus sacer* die Fähigkeit besitzt, die übliche Reihenfolge der Handlungen zu unterbrechen."

Nach meinen Untersuchungen ergibt sich eine Verhaltenskette, die mehrere Möglichkeiten eines Rückgriffes auf bereits abgeschlossene Verhaltensweisen bietet, daneben aber auch in einem Fall die Möglichkeit eines Vorgriffes. Im Folgenden werden diese Situationen kurz beschrieben.

— Rückkehr zu einem bereits abgeschlossenen Glied innerhalb der Handlungskette:

1. Falls der geruchlich angelockte Scarabaeus Mist falscher Konsistenz vorfindet, kommt es erneut zu Suchflug (Appetenzverhalten).
2. Findet der Käfer nach Rollbeginn geeigneten Dung vor, so kann dieser erneut Pillenformung auslösen. Der Käfer fügt dann zusätzlich Mist an die Pille an.

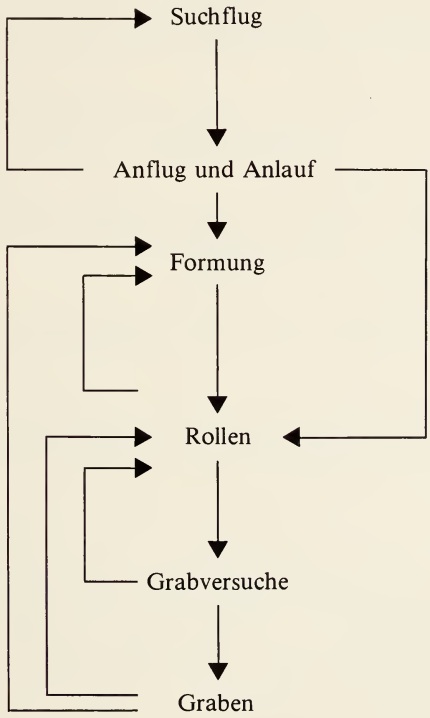
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

3. Wenn beim Rollen der Pille der Rollwiderstand zu groß wird, überprüft der Heilige Pillendreher die Oberfläche seiner Pille und verbessert sie gegebenenfalls, wobei wieder Verhaltenselemente der Pillenformung auftreten.
4. Nach einem erfolglosen Grabversuch wird die Pille erneut gerollt.
5. Wird endgültiges Vergraben der Pille behindert (z. B. durch Steine im Boden), so wird dadurch weiteres Rollen ausgelöst.
6. In einem Fall konnte ich beobachten, daß ein Scarabaeus nach Anlegen eines Grabganges (Grabphase I der 2. Grabmethode abgeschlossen) seine sehr unregelmäßige Pille, die nicht in den Gang hineinpaßte, durch Verhaltenselemente der Pillenformung verbesserte, bevor er sie in den Gang einrollte.

— Vorgriff auf in der Handlungskette später folgende Verhaltensweisen:

Trifft der Käfer — vom Mistgeruch angelockt — auf eine bereits fertige Pille, so wird das Kettenglied ,,Formung'' übersprungen. Der Käfer beginnt — sofern er den Kampf um die Pille gewinnt — mit dem Rollen.

Das nachstehende Schema verdeutlicht noch einmal die genannten Möglichkeiten:



Bisher existieren nur wenige vergleichbare Untersuchungen ähnlich komplexer Handlungsketten von Arthropoden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Als Beispiel für genetisch starr programmierte Verhaltensfolgen sei zunächst das Verhalten der Spinne *Cupiennius salei* wiedergegeben (Melchers 1963). Beim Kokonbau spinnt die Spinne zuerst eine Basalplatte und danach einen erhöhten Rand, der die Öffnung für die Eiablage abgibt. Hat das Weibchen die Eier abgelegt, spinnt es diese Öffnung zu. Stört man die Spinne beim Kokonbau, nachdem sie die Basalplatte angefertigt hat, so spinnt sie beim eine halbe Stunde später begonnenen Ersatzbau keine Basalplatte mehr, sondern nur einige Fäden und widmet sich ganz der Randzone, so daß der Kokonboden in der Mitte offenbleibt. Die Spinne wird also nicht vom Erfolg her gesteuert. Zählt man zusammen, wie viele Spinnbewegungen sie für die alte Basalplatte und für den neuen Ersatzkokon ausführte, erhält man insgesamt etwa so viele, wie sie normalerweise für einen einzigen Kokon brauchen würde. Es steht der Spinne also eine relativ genau festgelegte Anzahl von Spinnbewegungen zur Verfügung.

Baerends (1939) fand bei der Analyse des Beutefangverhaltens von *Notonecta* (Hemiptera) eine Verhaltenskette, bei der jedes Glied durch eine andere Reizqualität ausgelöst wird. Die hier beobachtete Instinktkette, die durch Vibrationsreiz (löst Anschwimmen aus), optischen Reiz (Zustoßen und Ergreifen), Tastreiz (Festhalten) und chemischen Reiz (Anstechen) nacheinander ausgelöst wird, ist aber auf ihre situationsspezifische Flexibilität hin nicht näher untersucht. Ebenso sind von der Yuccamotte *Pronuba* (= *Tegeticula*) *yuccasella* (Lepidoptera) zwar die einzelnen Glieder der Instinktkette bekannt (Powell & Mackie 1966):

1. Von offenen Staubbeuteln Pollen sammeln und diesen zu einer Kugel formen,
2. Mit Pollenball zu anderen Blüten der selben Art fliegen,
3. Ei in Fruchtknoten ablegen,
4. Am Stengel hinauf zur Narbe des Griffels wandern, dort Kugel in trichterförmige Narbe auf dem Griffel der Blüte drücken,
5. Vorgang an mehreren Blüten wiederholen,

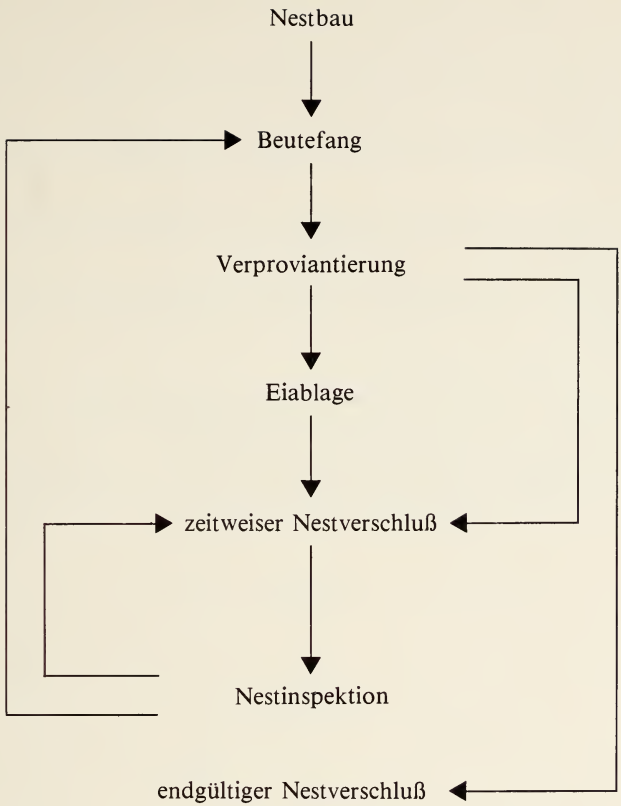
aber eine experimentelle Analyse über die Beeinflußbarkeit dieser Verhaltenskette existiert nicht.

Eine genauer untersuchte Verhaltenskette stellt das Fortpflanzungsverhalten der Grabwespe *Ammophila campestris* (Baerends 1941) dar. Dieses setzt sich aus folgenden Gliedern zusammen: (Schema s. nächste Seite)

Vom Nestbau bis zum zeitweisen Nestverschluß nach der Eiablage läuft das Verhalten im Hinblick auf die Abfolge der Kettenglieder starr ab. (Innerhalb der Kettenglieder beobachtet man aber große Flexibilität im Verhalten der Grabwespe.) Bei den folgenden Nestinspektionen wird Beutefang, Verproviantierung und wieder zeitweiser Nestverschluß ausgelöst. Bei der letzten Nestinspektion wird nach Beutefang und Verproviantierung der endgültige Nestverschluß ausgelöst. Nach dem endgültigen Nestverschluß gräbt die Wespe wieder ein neues Nest.

Hier ist folgendes Prinzip wirksam: In einer kurzen sensiblen Phase (Nestinspektion) wird festgelegt, was zu geschehen hat. Eine danach veränderte Situation übt auf das Verhalten der Grabwespe keinen Einfluß mehr aus. Die verschiedenen beobachteten In-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at



stinkthandlungen resultieren hier aus einer hohen Spezifität auslösender Situationen. Nahezu identische Verhältnisse fand Evans (1957) beim Brutpflegeverhalten der Gattung *Bembix*.

Eine weitere Instinktkette mit einer gewissen Flexibilität fand Buck (1952) bei der Untersuchung des Brutfürsorgeverhaltens des Trichterwicklers *Deporaus betulae* (Coleoptera, Curculionidae). Nachfolgend eine kurze Schilderung des Verhaltens des Trichterwicklers:

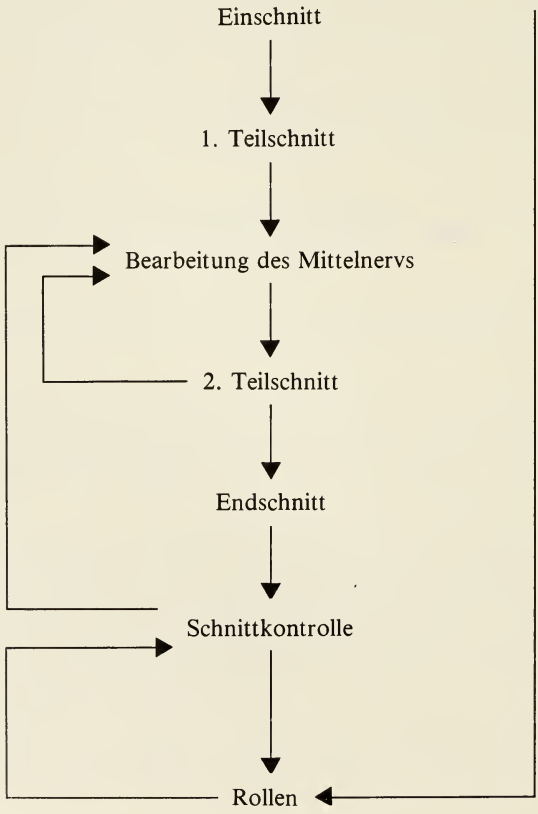
Die Brutfürsorgetätigkeit beginnt bei *Deporaus betulae* damit, daß das Weibchen vom Blattrand her zunächst eine S-förmige Kurve bis zur Mittelrippe in den oberen Teil des Blattes (Birke, Erle, Rotbuche) hineinschneidet. An der Mittelrippe macht das Tier halt, führt eine leichte, schräg aufwärts verlaufende Kerbung aus und schneidet unmittelbar im Anschluß daran die andere Spreitenhälfte annähernd in Gestalt eines liegenden „S" ein. Dieser Schnitt führt von der Hauptrippe zum Blattrand. Zum Einrollen begibt sich das Weibchen auf die Unterseite des Blattes und rollt den abgetrennten Blatteil lose trichterartig ein. Im Innern dieses Trichters legt das Weibchen seine Eier ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Die hier von Buck (1952) beobachtete Instinktkette setzt sich aus folgenden Einzelgliedern zusammen:

1. Einschnitt (ausgelöst durch Deformierbarkeit der Blattfläche, Nähe der Blattbasis und Blattrand),
2. erster Teilschnitt (ausgelöst durch endogene Quertendenz und zunehmende Leitbündelstärke),
3. Bearbeitung des Mittelnerven (ausgelöst durch Leitbündelstärke und Größe des Auftreffwinkels),
4. zweiter Teilschnitt (ausgelöst durch endogene Quertendenz und abnehmende Leitbündelstärke),
5. Endschnitt (ausgelöst durch Blattrand),
6. Schnittkontrolle (ausgelöst durch Beendigung des Schneidens),
7. Rollen (ausgelöst durch Schlaffheit der Blattlamelle).

Bei experimenteller Unterbrechung der Kette setzt der Käfer die Bearbeitung an der entsprechenden Stelle fort, beginnt also nicht wieder von vorne. Auch bei diesem Käfer

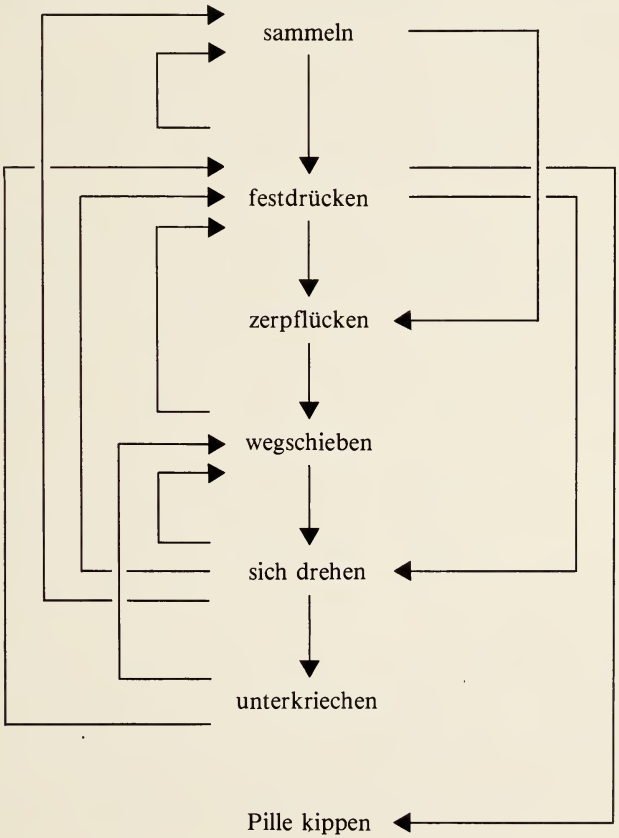


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

können bereits abgeschlossene Handlungen erneut ausgelöst werden. So läßt sich die Bearbeitung des Mittelnervs im Experiment ein zweites Mal auslösen, auch wenn der Käfer bereits einen Mittelnerv durchtrennt hat und bereits am 2. Teilschnitt arbeitet. (Dieses Verhalten ist biologisch sinnvoll, weil der Käfer manchmal einen dickeren Seitennerv in der Nähe des Hauptnervs ,,versehentlich'' vorher durchtrennt. Der eigentliche Hauptnerv bliebe dann unbearbeitet.)

Wenn das Rollen der abgeschnittenen Blattspreite erschwert ist, führt der Käfer — nach Beginn des Rollens — erneut eine Schnittkontrolle durch und bearbeitet in manchen Fällen noch einmal die Mittelrippe. Umgekehrt kann das Rollen des Blattes (auch ohne vorheriges Schneiden) durch veränderten Festigkeitszustand der Blattlamelle ausgelöst werden. Der vorhergehende Teil der Verhaltenskette wird dann übersprungen.

Da die Brutfürsorgetätigkeit von *Deporaus betulae* auf einem niedrigeren Niveau der Instinkthierarchie (Tinbergen 1964) liegt und nur einem Glied der Verhaltenskette von *Scarabaeus sacer* entspricht, soll sie hier mit dem Kettenglied ,,Formung'' verglichen werden. Die 7 Verhaltenselemente der Pillenformung stehen in folgenden Beziehungen zueinander:



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Die 7 Verhaltenselemente können flexibel kombiniert werden. So kürzt ein Käfer, der eine noch nicht ganz fertige Pille übernimmt, die Formung meist ab. Das Verhaltenselement ,,Sammeln'' fällt dann zum Beispiel aus. Auch bei mehrfachem Verlust der Pille können Verhaltenselemente der Pillenformung übersprungen werden (vgl. 2.8).

Vergleicht man die Verhaltensketten von *Cupiennius, Ammophila, Deporaus* und *Scarabaeus sacer*, so fällt auf, daß die Instinktkette des Pillendrehers am wenigsten starr ist. Sie zeigt bei weitem die meisten Möglichkeiten von Rückgriffen auf bereits abgelaufene Handlungskomplexe. Da zu den Verhaltensketten von *Ammophila* und *Deporaus* quantitative Angaben z. B. über die Häufigkeit der Rückkehr zu schon abgelaufenen Handlungen fehlen, ist ein Vergleich in dieser Hinsicht nicht möglich. Vermutlich wird auch unter diesem Aspekt die Flexibilität von *Scarabaeus sacer* nicht erreicht.

Unter welchem Selektionsdruck könnte die hier dargelegte Flexibilität im Verhalten von *Scarabaeus sacer* entstanden sein? Um diese Frage beantworten zu können, müssen die biologischen Situationen verglichen werden, in denen die geschilderten Verhaltensweisen der verschiedenen Arten ablaufen.

Der Kokonbau der Spinne *Cupiennius* wird durch ungünstige Umweltbedingungen oder Konkurrenten so wenig beeinträchtigt, daß hier ein genetisch starr festgelegtes Programm völlig ausreicht.

Beim Brutfürsorgeverhalten der Grabwespe *Ammophila* genügt es zur Erhaltung der Art anscheinend, wenn das Verhalten der Grabwespe nahezu ausschließlich über die bei der Nestinspektion wirksamen, auslösenden Reize gesteuert wird. Intraspezifische Konkurrenz spielt auch bei diesen Tieren keine Rollen.

Der Trichterwickler *Deporaus* ist auf das Vorhandensein junger Blätter angewiesen. Die Möglichkeiten der Brutfürsorge sind offenbar erheblich erweitert, wenn aus den unterschiedlich geformten Blättern verschiedener Bäume Trichter angelegt werden können. Eine gewisse Flexibilität im Verhalten von *Deporaus* ermöglicht dies dem Tier. Auch beim Trichterwickler ist die Vermeidung intraspezifischer Konkurrenz — bei dem großen Angebot an Blättern — praktisch ohne Bedeutung. Nur in einem Fall konnte Buck (1952) beobachten, daß 2 Weibchen auf einem Blatt 2 Trichter anlegten.

Ganz andere Verhältnisse finden wir bei *Scarabaeus sacer*. Der Heilige Pillendreher lebt in Gegenden mit starker Sonneneinstrahlung. Seine flüssige Nahrung wird daher durch Umwelteinflüsse schon nach kurzer Zeit unbrauchbar. Mist stellt ein schnell veränderliches Biochorion dar. Außerdem findet er sich nur vereinzelt. Daraus ergibt sich zwangsläufig, daß sich zahlreiche Konkurrenten an der Nahrungsquelle einfinden, und zwar sowohl artfremde *(Copris, Geotrupes)* als auch vor allem arteigene.

Betrachtet man unter diesem Aspekt noch einmal das Schema der Verhaltenskette beim Nahrungserwerb, so wird deutlich, warum häufig der Verhaltensteil ,,Formung'' erneut ausgelöst wird, obwohl der Käfer bereits zu anderen Tätigkeiten übergegangen ist. Die Konkurrenz an der Nahrungsquelle zwingt den Käfer nämlich öfter, die Formung vorzeitig abzubrechen und mit dem Rollen der Pille zu beginnen (vgl. 3.1). Da eine möglichst exakte Kugelform dem Käfer das Rollen und Vergraben der Pille wesentlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

erleichtert, ist es biologisch sinnvoll, daß das Tier zu Verhaltenselementen der Formung zurückkehrt, wenn eine der beiden Tätigkeiten erheblich erschwert ist.

Der Heilige Pillendreher muß sich also unter stark variierenden Ausgangsbedingungen zunächst einen gewissen Nahrungsanteil sichern und dann die Nahrung optimal nutzen. Dies geschieht zum Beispiel indem er sie — wenn möglich — an solchen Stellen vergräbt, wo sie vor Austrocknung geschützt ist. Die kurze Verwertbarkeit der Nahrung und die ausgeprägte intraspezifische Konkurrenz stellen somit den Selektionsdruck dar, der die hohe Flexibilität im Verhalten von *Scarabaeus sacer* bewirkt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

ZUSAMMENFASSUNG

Das Verhalten von *Scarabaeus sacer* beim Nahrungserwerb wurde im Labor und im Freiland (Tarifa, Andalusien) untersucht.

Ergebnisse:

1. *Scarabaeus sacer* geht fliegend auf Nahrungssuche. Dabei können die verschiedenen Flugphasen Suchflug, Anflug und Landung unterschieden werden. Die Landung erfolgt im Mittel 0,86 ± 1,42 m (n = 14) vor dem Mist. Die Käfer laufen dann anemotaktisch orientiert zum Mist. In der Nähe der Nahrungsquelle (wenige Zentimeter davor) zeigen die Tiere das ,,Palpenfächeln'', das vermutlich der Geruchs-Nahrezeption dient.
2. Am Mist angekommen, erklettern die Käfer den Dunghaufen und laufen rasch auf seiner Oberfläche umher. Dabei bringen sie die Spitzen der Maxillarpalpen — die vermutlich Kontaktchemorezeptoren tragen — mit dem Mist in Berührung. Für die Auslösung der Pillenformung sind Konsistenz und Frische des Mistes, möglicherweise auch der Bewölkungsgrad von Bedeutung. Lufttemperatur, Bodentemperatur, Misttemperatur, Luftdruck, Dampfdruck und relative Luftfeuchte wurden ebenfalls auf ihre auslösende Wirkung hin untersucht, waren aber mit der Formaktivität nicht nachweisbar korreliert.
3. Die Pillenformung dauerte im Beobachtungsgebiet von Tarifa 32 ± 25 Minuten (n = 23). Sie setzt sich aus den 7 Verhaltenselementen Sammeln, Festdrücken, Sich drehen, Zerpflücken, Wegschieben, Unterkriechen und Pille kippen zusammen, die genau beschrieben werden. Durch Auswertung von Video-Aufnahmen wurde die Häufigkeit der Verhaltenselements-Wechsel und der Zeitbedarf der Verhaltenselemente bestimmt. Der Gesamtablauf verschiedener Formungen zeigt weitgehende Übereinstimmung, dagegen beobachtet man innerhalb der einzelnen Formungen große Variabilität. Festdrücken, Sich drehen und Sammeln sind die häufigsten Verhaltenselemente. Während einer Pillenformung wendet *Scarabaeus sacer* mehr als die Hälfte der Zeit für das Festdrücken des Mists auf.
4. Die Drehbewegungen des Scarabaeus auf der Pille erfolgen statistisch verteilt nach links und rechts. Es finden sich keine Anhaltspunkte, daß ein Zeitprogramm oder ein Drehprogramm die Drehbewegungen steuert. Vielmehr legen die Ergebnisse nahe, daß der Käfer sich nach dem Zustand der Pillenoberfläche richtet.
5. Vermutlich prüft *Scarabaeus sacer* die Pillenoberfläche bei der Formung mit den Vorderbeinen.
6. Durch die spezielle Formstrategie des Käfers — Mist weicht beim ,,Festdrücken'' zur Seite hin aus und wird bei späterer Bearbeitung noch weiter verteilt — entsteht auch bei einseitigem Mistangebot eine symmetrische Kugelform.
7. *Scarabaeus sacer* mißt die Wölbung der Pillenoberfläche vermutlich mit allen Beinpaaren.
8. Scarabaeen formen unterschiedlich große Pillen. Zwischen Scarabaeen-Größe und Pillengröße besteht ein Zusammenhang nur für den Wert der maximalen Pillengröße. Die Heiligen Pillendreher stellen keine Beziehung zwischen Pillengröße und Pillengewicht her.
9. Die Pillenformung ist mehrfach auslösbar.
10. Das Rollen der Pille wird durch kugelförmige Oberfläche und/oder zahlreiche Konkurrenten ausgelöst. Während des Rollens wird die Oberfläche der Pille verbessert, wenn der Rollwiderstand zunimmt. Die Rollweite betrug im Freiland 8,4 ± 6,3 m (n = 30). Rolldauer und Rollgeschwindigkeit sind stark vom Untergrund abhängig. Nach dem Rollen einer Mindestentfernung unternimmt *Scarabaeus sacer* Grabversuche.
11. Als orientierende Reize wirken auf das rollende Tier die Hangneigung, die Vegetation und sehr wahrscheinlich auch der Sonnen- bzw. Mondstand.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

12. Das Vergraben der Pille wird durch Eigenschaften des Untergrundes (vertikale Hindernisse, stabile Lage der Pille, Bodenfeuchte) ausgelöst. Je nach Substrat wird die Pille entweder unterwühlt oder ein Grabgang angelegt.
13. *Scarabaeus sacer* mißt die Pillengröße und legt für diese einen entsprechend dimensionierten Grabgang an. Die Messung erfolgt vermutlich mit Rezeptoren im Femur-Tibia-Gelenk der Hinterbeine.
14. Durch Ausschaltversuche wird die Bedeutung der Antennen für die Fernorientierung, der Maxillar- und Labialpalpen für die Nahorientierung zur Nahrungsquelle und an der Nahrungsquelle festgestellt.
15. Die Art *Scarabaeus sacer* ist im Untersuchungsgebiet rein psammophil. Die Käfer sind vermutlich sehr mobil. Das Maximum der lokomotorischen Aktivität bei der Nahrungssuche liegt um Mitternacht, dagegen das der im selben Lebensraum vorkommenden Art *Scarabaeus semipunctatus* um die Mittagszeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

LITERATURVERZEICHNIS

Baerends, G. P. (1939): Allgemeinverhalten von *Notonecta glauca*. — De levende Natur 44: 11—17, 45—57.

— (1941): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. — Tijdschr. voor. Entom. 84: 71—275.

Balthasar, V. (1963): Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. 1. — Tschechoslowak. Akad. d. Wissensch. Prag.

Birukow, G. (1953): Menotaxis im polarisierten Licht bei *Geotrupes silvaticus* Panz. — Naturwiss. 40: 611.

Buck, H. (1952): Untersuchungen und Beobachtungen über den Lebenslauf und das Verhalten des Trichterwicklers *Deporaus betulae*. — Zool. Jahrb. Physiol. 63: 153—235.

Carrion, E. (1961): Scarabaeoidea de Almeria y su provincia. — Instituto de Aclimatacion, Almeria Vol. 10.

Comignan, J. (1928): Etude du fouissement des Scarabées en rapport avec leur activité général. — Soc. Biol. 98: 1410—1412.

Edmonds, W. D. (1972): Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the phanaeine dung beetles (Col. Scar.). — Kansas Univ. Sci. Bull. 49: 733—874.

Evans, H. E. (1957): Studies on the comparative ethology of digger wasps of the Genus *Bembix*. — Comst. Publish. Assoc. 246 p.

Fabre, J. H. (1891—97): Souvenirs entomologiques. — Ser. 1—5, Paris.

Frings, H., &. Frings, M. (1949): The loci of contact chemoreceptors in insects. — Amer. Midland Nat. 41, 3.

Frisch, K. von, & M. Lindauer (1955): Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. — Naturwiss. 42: 377—385.

Halffter, G., & E. G. Matthews (1966): The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Col. Scar.). — Folia entom. mexicana 12—14: 1—312.

Heran, H. (1956): Ein Beitrag zur Frage nach der Wahrnehmungsgrundlage der Entfernungsweisung der Bienen (*Apis mellifica* L.). — Z. vergl. Physiol. 38: 168—218.

Heymons, R. (1927): Biologische Beobachtungen am Pillendreherkäfer *Scarabaeus*. — Biol. Zentralbl. 1927: 164—187.

Heymons, R., & H. von Lengerken (1929): Biologische Untersuchungen an coprophagen Lamellicorniern. I. Nahrungserwerb und Fortpflanzungsbiologie der Gattung *Scarabaeus* L. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 14: 531—613.

Kolbe, H. J. (1905): Über die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. — Zool. Jahrb. Suppl. 8: 475—594.

Lengerken, H. von (1951): Der Pillendreher *(Scarabaeus)*. — Die Neue Brehm Bücherei 38, Ziemsen, Wittenberg.

Linsenmair, K. E. (1969): Anemomenotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (Insecta, Coleoptera). — Z. vergl. Physiol. 64: 154—211.

— (1973): Die Windorientierung laufender Insekten. — Fortschr. Zool. 21: 59—79.

Matthews, E. G. (1963): Observations on the ball-rolling behavior of *Canthon pilularius* L. (Col. Scar.). — Psyche 70: 75—93.

Meinecke, C. C. (1975): Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insekta, Coleopt.). — Zoomorphologie 82: 1—42.

Melchers, M. (1963): Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (Keyserling), einer amerikanischen Ctenide. — Zool. Jahrb. Syst. 91: 1—90.

Mohr, C. O. (1930): Morphological comparisons of Coprinae, Aphodiinae and Geotrupinae. — Trans. Illinois State Academy Sci. 22: 263—284.

Powell, J. A., R. A. Mackie (1966): Biological interrelationship of Moths and *Yucca whipplei*. — University of California Press, Berkley.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zoologicalbulletin.de; www.zobodat.at

Prasse, J. (1960): Über den Start und Flug des *Sisyphus schaefferi* L. — Beitr. Entom. 10: 168—183.

Puzanova-Malyschewa, E.V. (1956): Povedenie zhuka skarabeya — *Scarabaeus sacer* L. (Col. Scar.). — Trudy vsesoyuznogo Entom. Obschestva 45: 51—71.

Rommel, R. (1961): Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* (L.). — Biol. Zentralbl. 80: 327—346.

Steiner, G. (1953): Zur Duftorientierung fliegender Insekten. — Naturwiss. 40: 514—515.

Teichert, M. (1957): Brutfürsorgeverhalten einheimischer Geotrupini. — Ber. 8. Wanderversammlung Dtsch. Entom., Tagungsber. 11: 163—169.

Tinbergen, N. (1964): Instinktlehre. — Parey, Berlin und Hamburg.

Warnke, G. (1931): Experimentelle Untersuchungen über den Geruchssinn von *Geotrupes silvaticus* Panz. und *Geotrupes vernalis* L. — Z. vergl. Physiol. 14: 121—199.

Weber, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. — 7. Aufl., VEB G. Fischer, Jena.

Winking-Nikolay, A. (1975): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Waldmistkäfers *Geotrupes stercorarius* Scriba. — Zeitschr. Tierpsychol. 37: 515—541.

Anschrift des Verfassers: Dr. Ehrfried Marsch, Haidbachstr. 23, 8490 Cham-Janahof.