

## Sozial gegen solitär – Vergleichende Beobachtungen an zwei *Cerceris*-Arten Korsikas (Hymenoptera: Sphecidae, Philanthinae)

BERNHARD JACOBI

Social versus solitary — comparative observations on two species of *Cerceris* (Hym., Sphecidae, Philanthinae) in Corsica

**Abstract:** Two species of digger wasp nesting together in hard packed loam of a dirt road, *Cerceris rubida* (Jurine 1807) and *Cerceris specularis* A.Costa 1869 (Hymenoptera: Sphecidae, Philanthinae), were observed for 17 days in northern Corsica (France). Both species preyed on seed beetles (Coleoptera: Bruchidae). Number of nests, number of female inhabitants per nest, periods of hunting activity and number of prey items taken to nests were recorded in a 3 m<sup>2</sup> plot. In addition, comparative observations on dipteran and hymenopteran parasitoids were made. The relative importance of intra- and interspecific competition for reusable nest galleries and prey, and the impact of parasitoids are discussed to further attempts at solving the issue of social evolution in Hymenoptera. This paper is a print version of a talk given on the 6th of October 2002 to the 5th Hymenopterists Congress in Stuttgart (Germany).

**Zusammenfassung:** Zwei auf einer festgefahrenen Lehmpiste im nördlichen Teil Korsikas (Frankreich) gemeinsam nistende Grabwespenarten der Gattung *Cerceris*, *C. rubida* (Jurine 1807) und *C. specularis* A.Costa 1869 (Hymenoptera: Sphecidae, Philanthinae), wurden 17 Tage lang beobachtet. Beide Arten trugen Samenkäfer (Coleoptera: Bruchidae) als Larvenfutter ein. Die Anzahl der auf einer mehrere Quadratmeter großen Probefläche befindlichen aktiven Nester, die Zahl der pro Nest aktiven ♀, die Perioden der Jagdaktivität und die Anzahl der pro Nest und Stunde eingetragenen Beutetiere wurde registriert. Es werden ebenfalls vergleichende Beobachtungen zu den Parasitoiden (Diptera & Hymenoptera) mitgeteilt.

Die relative Bedeutung der durch intra- bzw. interspezifische Konkurrenz um wiederverwendbare Nestgänge und Beute bzw. die Parasitoide ausgeübten Selektionsdrücke für die Evolution sozialer Organisationsform wird diskutiert. Dies ist die (geringfügig erweiterte) schriftliche Fassung eines Vortrages, gehalten am 6. Oktober 2002 anlässlich der 5. Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart.

bembix 17 (2003): 18–31; Bielefeld.

**Anschrift des Autors:** Bernhard Jacobi,  
Dieckerstr. 26 D-46047 Oberhausen  
E-Mail: H.B.Jacobi@gmx.de

### Einleitung

Die Entdeckung sozialer Organisationsform bei Grabwespen gelang GRANDI (1926) an einer der in der vorliegenden Untersuchung behandelten Art, *Cerceris rubida*. GRANDI kehrte später noch in mehreren Schriften (1944, 1954 und 1961) zu dem Thema zurück. Seither wurden durch TSUNEKI in Asien (1965) und EVANS & MATTHEWS (1970), ALCOCK (1980), EVANS & HOOK (1982a,b) und (1986), EVANS (1988) und MCCORQUODALE (1988a,b) und (1989a,b,c) in Australien weitere (i.w.S.) soziale Arten der Gattung entdeckt. Auch für Nordamerika liegen entsprechende Beobachtungen von ALCOCK (1975), SALBERT & ELLIOT (1979), ELLIOT & al.(1986), HOOK (1987) und MUELLER & al. (1992) vor. WILLMER (1985a,b) untersuchte die paläarktische Art *Cerceris arenaria* und stellte eine Hypothese zur Entstehung kommunalen Verhaltens in der Gattung auf. Diese Hypothese hielt aber einer Untersuchung an derselben Art durch FIELD & FOSTER (1995) nicht stand. BROCKMANN & DAWKINS (1979) und ENQUIST & LEIMAR (1993) stellten die bisher bekannten Beispiele von Nestkookkupation bei Grabwespen zusammen. Letztere Autoren kamen zu dem Ergebnis, dass im Artvergleich kleine Nestansammlungen mit größerer Wahrscheinlichkeit von Nestkookkupation korrelieren.

Da die betreffenden Arten verschiedenen Subgenera angehören, ist von einer mehrfachen (konvergenten) Evolution der sozialen Organisationsform innerhalb der Gattung auszugehen. So erscheint der Versuch, Bedingungen zu identifizieren, die die Kooperation von Weibchen einer Art begünstigen, in dieser Gattung aussichtsreich, zumal eine große Zahl von solitären Arten zu

: Vergleichszwecken zur Verfügung steht.  
: Bei den parallel gelagerten Fällen unter  
: den Hautflüglern (Soziale Faltenwespen  
: und soziale Bienen) existiert eine um-  
: fangreiche Literatur, so dass hier Model-  
: le entlehnt bzw. geprüft werden können.  
: Zum Aufspüren möglicher Ausgangs-  
: szenarien sind auch solitäre Arten der  
: Gattung untersucht worden: *Cerceris*  
: *arenaria* durch WILLMER (1985a + b) und  
: FIELD & FOSTER (1995).

In der hier vorliegenden Untersu-  
: chung kam der Zufall zur Hilfe. Zwei Ar-  
: ten mit ähnlichem Beutespektrum am  
: gleichen Ort zur gleichen Zeit aktiv an-  
: zutreffen und ihre Konkurrenz um  
: Beutetiere bzw. vorhandene Nestgänge  
: untersuchen, sowie die Aktivität der je-  
: weiligen Parasitoide beobachten zu kön-  
: nen, ist sicher ein Glücksfall. Die Unter-  
: suchung wurde im Urlaub unvorbereitet  
: durchgeführt, so dass mit erweiterter  
: Technik (Farbmarkierungen, Genanalyse  
: und Nestinhaltsanalysen) noch aussage-  
: kräftigere Ergebnisse zu erwarten sind.

### Beutefamilien-Spektrum (Coleoptera) der untersuchten Arten laut Literatur

#### *Cerceris rubida* (JURINE 1807)

FABRE (1879) gibt für *C. rubida* für  
: Südfrankreich *Bruchus* (Bruchidae) und  
: *Apion* (Apionidae) als Beutetiere an.  
: GRANDI (1926) führt für eine italienische  
: Population neben *Meligethes* (Nitiduli-  
: dae) und *Olibrus* (Phalacridae) vor allem  
: Rüsselkäfer i.w.S. an, die heute zum klei-  
: neren Teil (*Tychius* und *Miccotrogus*) zu  
: den Curculionidae, überwiegend aber zu  
: den Apionidae gerechnet werden  
: (*Exapion*, *Apion*). 38 Beutekäfer fand er  
: in einer der untersuchten Brutzellen an-  
: gehäuft. APTEL (1931) ergänzte um Spe-  
: zies der Genera *Epithrix*, *Mantura*,  
: *Longitarsus*, *Chaetocnema* (Chryso-



**Bild 1** *Cerceris rubida* ♀ beim Abflug vom Nest. Im Nesteingang ist ein weiteres Weibchen (Wächterin) sichtbar.

**Bild 2** *Cerceris specularis* ♀ beim Abflug vom Nest (spe.N1)

melidae, Halticinae), *Pria* (Nitidulidae), *Cryptocephalus* (Chrysomelidae, Cryptocephalinae), *Nanophyes* (Curculionidae, Nanophyinae) und *Bruchidius* (Bruchidae), das Spektrum der genutzten Käferfamilien damit auf sechs erhöhend. GRANDI (1954) nennt als zusätzliche Beute-Gattung *Psylliodes* (Chrysomelidae, Halticinae). BITSCH & al. (1997) geben für *C. rubida* das oben genannte Beutespektrum an. Insgesamt sind heute Arten aus sechs Käferfamilien als Beutetiere bekannt:

- Nitidulidae, Phalacridae, Chrysomelidae, Bruchidae, Curculionidae & Apionidae

#### ***Cerceris specularis* A.COSTA 1869**

In BITSCH & al. (1997) werden Beobachtungen bezüglich der Art *C. specularis* von FERTON (1901) zusammengefasst, der in Südfrankreich *Spermophagus* (Bruchidae), *Sitona* und *Tychius* (Curculionidae) sowie *Apion* (Apionidae) als Beutetiere feststellte. In einer Brutzelle (fertig verproviantiert?) fand FERTON 20 Käfer aus drei Familien:

- Bruchidae, Curculionidae & Apionidae

### **Methode**

Zunächst wurden Nester einzeln, später bis zu 9 dicht beieinander gelegene Nester (oft beider Arten parallel) je 60 Minuten beobachtet. Abflüge (/) und Einschlüpfen (\) von ♀, z.T. deren Größenklasse (gr, kl) Zahl der eingetragenen Käfer (K), im Nesteingang sichtbare Wächterinnen (G), das Fliegen von Merkschleifen (S), die Anwesenheit von Satellitenfliegen (Sat), Goldwespen (Hedy) und Ameisen (A), das Abwehren (>) von potentiellen Eindringlingen, wie z.B. nestfremden ♀ (frW), wurde in Form von Kürzeln (s.o.) Minutenintervallweise registriert.

Die einzelnen Nester erhielten Kennnummern, z.B. rub.N2 oder spe.N1 und wurden im Verlauf von 17 Tagen, in jeweils einstündigen Sitzungen, in der Summe bis zu 14 Stunden beobachtet (die Daten sind in den Abb.2 bis 4 zusammengefasst). Den jeweiligen Beginn der Sitzungen streute ich zunächst, zur Orientierung über mögliche Tagesgänge der Aktivitäten. Später konzentrierte ich die Sitzungen auf den Zeitraum zwischen 8:30 Uhr und 10:30 Uhr, in dem

der weit überwiegende Teil der Beutetiere eingetragen wurde.

Da eine individuelle Markierung der ♀ nicht angewandt wurde, musste die Zahl der Nestbewohnerinnen aus der Anzahl der Abflugbilanz ermittelt werden. Fliegen beispielsweise nacheinander zwei Tiere zur Jagd ab und es erschien bei Abflug des zweiten Tieres der Kopf einer Wächterin im Nesteingang, konnte von einer (Mindest-)Anzahl von drei ♀ in diesem Nest ausgegangen werden.

### **Ergebnisse**

#### *Nestanzahl auf der Probefläche*

In der ausgewählten Probefläche (ca. 1×3 m) befanden sich 17 Nester von *C. rubida* und 3 von *C. specularis*.

#### *Blütenbesuch*

*C. rubida* und *C. specularis* waren am Ort der Untersuchung oft gemeinsam auf den Blüten einer Minze-Art (*Mentha* sp.) bei der Nektaraufnahme zu beobachten. Die ♂ beider Arten waren regelmäßig auf den Blüten, nie dagegen auf der Nistfläche anzutreffen. Daneben besuchte *C. rubida* auch die hängenden Blütenstände von *Gomphocarpus fruticosus* (Asclepidaceae, Neophyt aus Südafrika). Ich traf wiederholt ♀ mit angeklebten Pollinien dieser Art an den Tarsen auf der Nistfläche an. Daneben wurde ein Tier auf *Eryngium maritimum* beobachtet.

#### *Größe und relative Anzahl der Männchen*

Die beobachteten ♂ schienen in manchen Fällen in der Größe den großen ♀ zu entsprechen, so dass die Erzeugung von Söhnen nicht als grundsätzlich preiswertere Alternative zu Töchtern er-

scheint. Auch schienen die ♂ allgemein weniger zahlreich zu sein als die ♀.

#### *Duftmarkieren und Kopulation*

Die ♂ beider Arten wurden beim gattungstypischen Duftmarkieren von Grashalmen u.ä. in der Nähe der von den ♀ aufgesuchten Nektarquellen beobachtet.

Bei *C. rubida* konnte eine Kopulation eines kleinen (!) ♀ mit einem größeren ♂ auf einem Minze-Blütenstand dokumentiert werden. Die Tiere paarten sich in der für die Unterfamilie typischen Weise (voneinander abgewandte Stellung).

#### *Begleitfauna (nur Philanthinae)*

Bemerkenswert ist, dass noch eine dritte Samenkäfer (Bruchidae) nutzende Art, *C. quadricincta* (♀ und ♂), im Untersuchungsgebiet anwesend war. Nester dieser Art wurden nicht gefunden, so dass über das lokale Beutespektrum der Art (was auch Apionidae umfasst) nichts ausgesagt werden kann. Auf der Minze waren regelmäßig (nur ♂) von *Philanthus triangulum*, *Ph. venustus* und *C. arena-ria* (Beginn der Flugzeit?) bei der Nektaraufnahme anzutreffen. Die ♀ der letzteren Art erbeuten größere Rüsselkäfer (Curculionidae). Ein *C. sabulosa* ♀ landete einmal mit erbeuteter Furchenbiene auf der Probefläche und schlüpfte in eine außerhalb der Probefläche gelegenes Nest. *C. rybyensis* jagte nur 100 m entfernt an *Centaurea calcitrapa*.

#### *Grasnester und Erdnester*

Ein Teil der Nester von *C. rubida* lagen im Schutze von kleinen und kleinsten Horsten völlig vertrockneten Grases. Die übrigen befanden sich völlig frei auf vegetationsloser Lehmfäche.

Die Grasnester waren einerseits störungsanfällig, da Autos, Fußgänger, Pferde und Wind die Anflugmarken erheblich verändern konnten. Die ♀ mussten dann einige Zeit nach dem Eingang suchen. Die Satellitenfliegen hatten in den Grashalmen gute Anwartheplätze. Dafür wurde die Nestöffnung fast nie zugeedrückt, wegen der Festigung durch die Graswurzeln. Eine Wächterin war in diesen Nestern seltener zu sehen, sie saßen z.T. tiefer. Die Erdnester erhielten auch seltener Besuch durch Goldwespen.

Umgekehrt wurden die offenen Erdnester öfter zugetreten oder -gefahren und mussten freigegeben werden, was manchmal einen ganzen Tag Jagdaktivität kostete. Diese Nester wurden seltener von Satellitenfliegen aufgesucht, häufiger dagegen von Ameisen und Goldwespen. Die Wächterinnen waren hier regelmäßig im Eingang mit dem Kopf auf Bodenniveau sichtbar.

Die drei Nester von *C. specularis* lagen alle frei in der Fläche, das Nest spe.N1 war durch oberflächlich völlig abgetragene Reste einer kleinen Graspflanze und einen kleinen Kiesel geschützt.

#### Anzahl der Weibchen pro Nest

7 der 17 beobachteten Nester von *C. rubida* waren von mindestens drei ♀ bewohnt (N2, N3, N5, N6, N8, N10 und N12). Im Nest rub.N1 waren am 17.07. drei, bei späteren Beobachtungen aber nur zwei ♀ nachweisbar. In den Nestern rub.N4a und rub.N14 kooperierten je zwei ♀. 7 der Nester wurde nur von je einem ♀ befliegen (Abb.1 und Bild 1).

Es besteht also neben der geselligen Lebensweise eine solitäre Option. Die Aktivität an diesen Nestern war gering, obwohl gelegentlich ein Käfeintrag beobachtet wurde (1-4 im gesamten

### Anzahl der Weibchen/Nest

bei *Cerceris rubida*

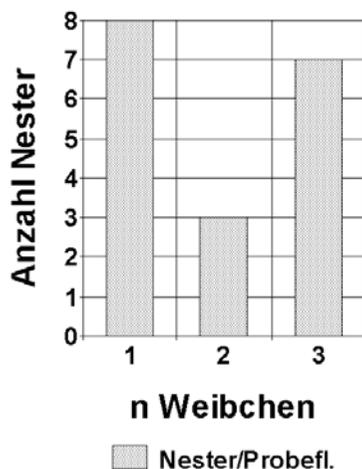


Abb. 1 *Cerceris rubida*: Anzahl der Weibchen pro Nest

Beobachtungszeitraum). Ob es sich hierbei um Neugründungen durch einzelne ♀ handelte (die evtl. nicht in einem Gemeinschaftsnest untergekommen waren) oder um letzte Überlebende einer vormals florierenden Nestgemeinschaft, ist offen.

Häufiger versuchten ♀, offenbar nestfremd, z.T. ausdauernd und z.T. mit Beute, in ein schon von mehreren ♀ bewohntes Nest einzudringen, was aber in den beobachteten Fällen stets scheiterte (siehe Diskussion).

Die ♀ von *C. specularis* führen ein typisch solitäres Leben. Die drei untersuchten Nester wurden je von nur einem ♀ befliegen (Bild 2). Die ♀ waren an der variablen Ausdehnung der hellen Gesichtszzeichnung individuell erkennbar.

#### Beutefang

Bei beiden Arten konnte der Beutefang und das Paralisieren der winzigen Samenkäfer je einmal beobachtet und fotografiert werden.

Ein *C. rubida* ♀ nahm Nektar an einem Minze-Blütenstand auf, während ich es fotografierte. Ein Samenkäfer befand sich auf derselben Infloreszenz. Beim Herumkrabbeln kam es zur Begegnung. Das ♀ ergriff den Käfer sofort in gattungstypischer Weise, begab sich in die ringförmige Abstechhaltung und flog nach ca. 1 min ab (zum Nest). Da die Imagines der Samenkäfer gerne Pollen fressen, ist möglicherweise diese Situation nicht so selten.

Ein ♀ von *C. specularis* flog in niedrigem langsamen Beutesuchflug über das eher schütterere, z.T. beweidete oder niedergetretene Gras einer an die Nistfläche angrenzenden Pferdekoppel. Plötzlich stieß das ♀ auf einen trockenen Grashalm nieder und ging in Abstechstellung. Es hatte einen von mir zunächst nicht bemerkten Samenkäfer ergriffen, paralyisierte diesen und trug ihn davon.

#### Jagderfolg

Die Nester von *C. rubida* mit drei nachgewiesenen ♀ wiesen einen entsprechend ansehnlichen Eintrag an Käfern im Beobachtungszeitraum auf. Zu der besten Jagdzeit, die vermutlich durch die Beuteaktivität (entspr. Temperatur?) bestimmt wurde, erhielten solche Nester bis zu vier Käfern pro 5-min-Intervall! In einer Beobachtungssitzung (60 Minuten) wurden maximal 19 Käfer eingetragen (rub.N10 26.07.00 8:30-9:29). Da kann, die Flugzeiten eingerechnet, kaum noch von Jagd, muss eher von „Einsammeln“ gesprochen werden.

*C. specularis* kam als Einzeljägerin, selbst unter Idealbedingungen, nicht über zwei Beutekäfer pro 5-min-Intervall hinaus. In einer Beobachtungssitzung trug ein ♀ maximal 11 Käfer ein (spe.N1 21.07.00 8:50-9:49).

#### Jagdperiode und Beuteeintrag

In Korsika konnte in der vorliegenden Untersuchung nur Samenkäfer (Bruchidae) als Beute beider Arten festgestellt werden, wobei es sich wahrscheinlich nur um einzige Art, *Spermophagus cardui*, handelte, der in großer Zahl auftrat, höchstwahrscheinlich aus den Fruchtständen großer Herden vorjähriger *Silybum marianum* (Mariendistel) schlüpfend.

Es stellte sich heraus, dass *C. rubida* um ca. 8:30 Uhr mit dem Eintragen von Beutekäfern begann, *C. specularis* dagegen erst um ca. 9:00 Uhr. Für *C. rubida* ist in der Abb. 3 ein über alle Beobachtungssitzungen gemittelter Verlauf des Beuteeintrages aller Nestbewohnerinnen (kumuliert) am Beispiel des Nestes rub.N2 dargestellt. Die Grafik der Abb. 4 beruht auf dem gleichen Datensatz, hier wurde der Beuteeintrag (linke Y-Achse) gedrittelt, um den Jagderfolg pro Nestinsassin darzustellen und so mit den Verhältnissen bei *C. specularis* (dargestellt am Beispiel des Nestes spe.N1 in der Abb. 2) vergleichen zu können. Nur synchron für beide Nester der beiden Arten erhobene Daten wurden verwendet.

Aufwärmen durch Sitzen in der Sonne auf der Nistfläche eine halbe Stunde vor Beginn der Jagdflüge konnte nur bei *C. rubida* (ab ca. 8:00 Uhr) beobachtet werden. *C. specularis* startete stets direkt zur Jagd.

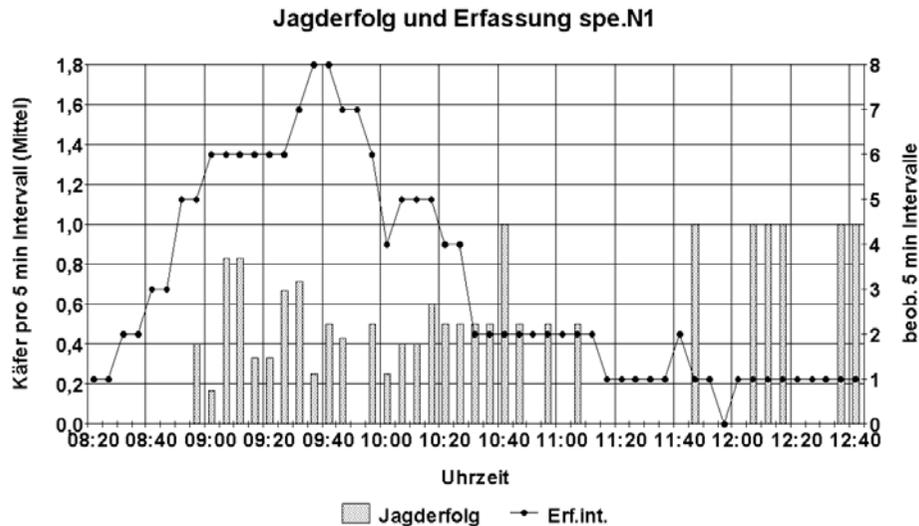


Abb. 2 *C. specularis*: Jagderfolg und Erfassung am Beispiel des Nestes spe.N1

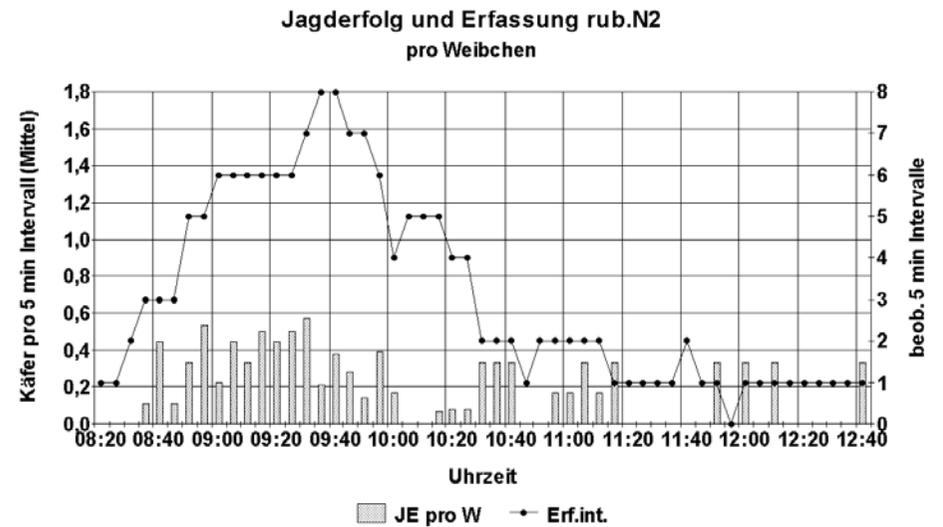


Abb. 4 *C. rubida*: Jagderfolg und Erfassung am Beispiel des Nestes rub.N2: pro Weibchen

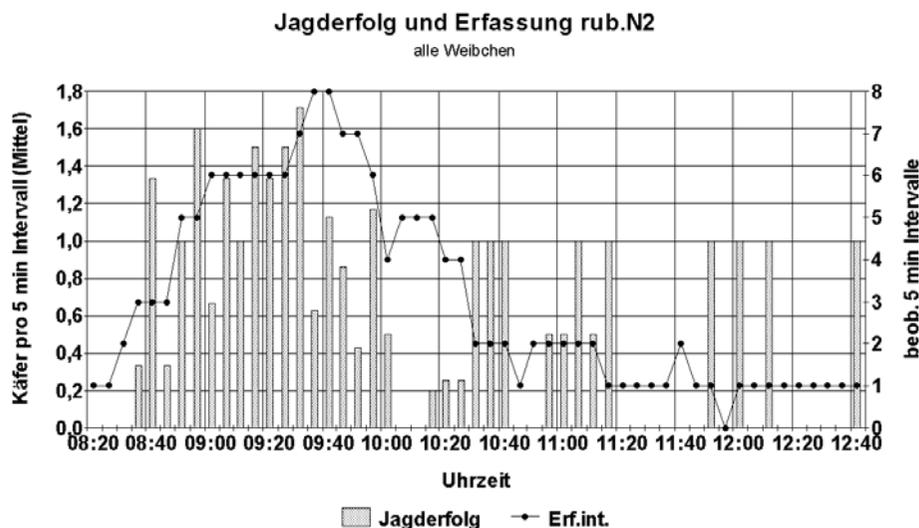


Abb. 3 *C. rubida*: Jagderfolg und Erfassung am Beispiel des Nestes rub.N2: alle Weibchen

Dafür war *C. specularis* auch noch gegen 13:30 mit vertretbarem Erfolg (6 Käfer/Stunde) jagdaktiv, während bei *C. rubida* der Beuteeintrag gegen Mittag auf maximal 3 Käfer/Stunde und Nest zurückging.

Generell war der Beuteeintrag in den meisten Nestern gegen Ende Juli/Anfang August rückläufig. Von diesem Trend gab es eine Ausnahme: am 01.08. trugen die Jägerinnen von rub.N5 in einer Stunde 18 Käfer ein.

Beim Vergleich zweier an 13 Tagen je eine Stunde parallel beobachteter Nester der beiden Arten (rub.N2 und spe.N1) wurde deutlich, dass in das Nest der sozialen *C. rubida* während der Beobachtungssitzungen im Untersuchungszeitraum eine erheblich höhere Zahl an Beutekäfern eingetragen wurde (106) als bei der solitären Art *C. specularis* (63).

Wenn man aber berücksichtigt, dass im ersten Fall drei ♀ am Ergebnis beteiligt waren (Abb. 1), von denen nur je

zwei gleichzeitig auf Jagd sein konnten, während das dritte in dieser Zeit Wächterinnendienst versah, und im zweiten Falle ein ♀ allein jagte, so wird deutlich, dass *C. specularis* zu allen Tageszeiten die erfolgreichere Jägerin ist (Abb. 3). Auf zwei Jägerinnen verteilt, beträgt der Jagderfolg bei *C. rubida* noch 53 Käfer. Da aber auch die Wächterin berücksichtigt werden muss, bleiben nur gut 35 Käfer pro ♀ als „Betriebsergebnis pro Mitarbeiterin“ (Abb. 4). Das sind lediglich 56 % dessen, was ein ♀ von *C. specularis* im gleichen Zeitraum erwirtschaftete!

#### Wächterinnen

In Nestern mit 2 oder 3 ♀ blieb meistens eins der Tiere im Nest zurück (Bild 1). Es gab seltene Ausnahmen, wo auch das letzte noch im Nest verbliebene ♀ das Nest verließ und dieses minutenweise unbewacht blieb.



**Bild 3** *Cerceris rubida* ♀ nach Inspektion das *C. specularis*-Nest spe.N1 verlassend



**Bild 4** *Hedychrum* sp. (*gerstäckeri*?) ♀ beim Verlassen des *C. specularis*-Nests spe.N1 (nach mehrminütigem Aufenhalt darin - erfolgreiche Parasitierung?)

### Große Weibchen und ihr Beitrag zum Beuteeintrag

Deutlich größere ♀ wurden in den Nestern rub.N1, N2, N8 und N10 festgestellt.

Am gut untersuchten Nest rub.N2 trug das große ♀ von den 106 in der gesamten Beobachtungszeit eingetragenen Beutekäfer nur 9 (<10%) bei. Beim Nest rub.N10 waren es von 31 beobachteten Beuteeinträgen 6 (<20%), die durch das große ♀ erfolgten.

### Parasitoide und Ameisen

Bei den insgesamt weit über hundert Nestbeobachtungsstunden konnte nie beobachtet werden, dass eine Goldwespe (*Hedychrum* sp.) in eins der Nester von *C. rubida* eindrang. Obwohl die Goldwespen häufig auf der Nistfläche anwesend waren, gelang ihnen, wegen der Wächterinnen, trotz mehrerer Versuche, ein Eindringen in die Nester von *C. rubida* während des Beobachtungssitzungen nicht.

Bei *C. specularis* konnte eine, vermutlich erfolgreiche, Parasitierung durch

eine der Goldwespen fotografisch dokumentiert werden (Bild 4).

Andererseits wiederum schien die Parasitierungsstrategie einer Tachiniden-Art (verm. *Setulia* sp., GRANDI nennt zwei Arten parasitischer Tachiniden: *Setulia melanura* und *Metopia leucocephala*) bei *C. rubida* besser aufzugehen. Diese Satellitenfliege lauerte an denjenigen Nestern, die zwischen kleinen vergilbten Grasbüscheln (s.o.) angelegt waren, häufig und mit Ausdauer. Wie oft diese Versuche von Erfolg gekrönt waren, kann ich nicht sagen. Falls die anfliegenden Jägerinnen die gut getarnte Fliege entdeckten, wurde diese angefliegen und wechselte dann ihren Sitzplatz, so dass die Wespe dann meist unbelästigt, von der Wächterin eingelassen, einschlüpfen konnte.

Wiederholt wurde beobachtet, auch fotografiert, dass eine Wächterin eines *C. rubida*-Nestes eine Goldwespe, eine Ameise, eine artfremde Grabwespe (*Tachysphex*) oder am häufigsten nestfremde ♀ derselben Art am Eindringen hinderte und teilweise mit heftiger Ag-

gression (durch Herausfahren mit dem halben Körper und mit weit geöffneten Mandibeln) vertrieb. Mitunter kam es vor, dass auch ein (vermutlich dem Nest zugehöriges) ♀ mit Beute nicht eingelassen wurde und minutenlange Warteschleifen fliegen musste. Ob möglicherweise mitunter fehlgeleitete Nachbarinnen Beute ablieferten, wie es TSUNEKI (1965) bei *C. hortivaga* beobachtete, konnte ohne Markierungen nicht entschieden werden.

Ein mit Beute anfliegendes ♀ von *C. specularis* jagte im Tiefflug eine in der Nähe des Nesteinganges befindliche Ameisenarbeiterin (potentieller Nesträuber) mehrere Dezimeter davon. Eine entsprechende Beobachtung wurde bei *C. rubida* gemacht. Merkwürdigerweise wurde eine offen in der Nähe des Nestes sitzende Goldwespe (*Hedychrum* sp.) von *C. specularis* ignoriert.

### Mortalität der Weibchen und Erlöschen von Nestern

Auf der Probefläche lagen in unmittelbarer Nähe der Nester mitunter tote ♀ von *C. rubida*. In einem Fall konnte beobachtet werden, wie ein solches von einem (überlebenden) ♀ aus dem Nesteingang entfernt wurde. Da gelegentlich (mehrmals täglich) Autos über die Nistfläche fuhren, sowie menschliche Passanten und frei grasende Pferde darüber liefen, muss auch mit einer gewissen Mortalität durch diese Faktoren gerechnet werden. Andererseits bewirkten diese, dass die Nistfläche vegetationsfrei blieb und das Nistsubstrat stets kompaktiert wurde.

### Interspezifische Nestübernahme

Von den ursprünglich drei Nestern von *C. specularis* auf der Probefläche war

nach über zwei Wochen nur noch eines im Besitz dieser Art. Die beiden anderen waren in den Besitz von *C. rubida* übergegangen! Es ist eher unwahrscheinlich, dass sie usurpiert wurden, da die *C. rubida* ♀ höchstens gleich groß, eher kleiner sind als die von *C. specularis*. Vermutlich verwaiste das Nest durch Verunglücken des ♀ oder die Nistaktivität wurde von der Inhaberin beendet.

Auch beim dritten, bis zuletzt aktiven Nest konnte ein „Informationsbesuch“ durch ein *C. rubida* ♀ dokumentiert werden (Bild 3). Da *C. rubida* ein einmal besetztes Nest in der nächsten Brutsaison mit hoher Wahrscheinlichkeit erneut nutzen wird und dann wahrscheinlich mit mehreren ♀, dürfte auch ein supersediertes *C. specularis* Nest ein für diese Art i.d.R. verlorenes Nest sein.

### Nesterweiterung, Wiederbenutzung von Brutzellen, Nestgründungen

*C. rubida* konnte ich gelegentlich beim intensiven Graben an Nestgängen bzw. Brutzellen beobachten, dies geschah außerhalb des für die Jagd bevorzugten Zeitraumes, z.B. früh morgens oder spätnachmittags. Einmal konnte ich ein ♀ dieser Art beim Ausräumen von einer oder mehreren Brutzellen (vom Vorjahr?) beobachten, in denen sich die Nachkommen vermutlich nicht entwickelt hatten. Eine große Zahl von relativ intakten Beutetieren, aber auch Bruchstücken derselben, wurde auf die Nistfläche heraufgeschafft. Dies lockte Ameisen an, die den „Müll“ beschnüffelten, diesen aber, vermutlich weil wertlos, nicht wegtrugen.

Eine regelrechte Neugründung eines Nestes konnte ich bei beiden Arten nicht beobachten. Dies geschieht wahrscheinlich nur selten, da es mit hohen Kosten

an Lebenszeit, Energie und Verschleiß der Mandibeln verbunden ist. Dennoch gab es Nester in denen offenbar nur ein einzelnes ♀ der Art *C. rubida* logierte (s.o.). Zu diesen Nestern zählten auch die von *C. specularis* übernommenen.

### Diskussion

#### Vermeidung von Beutekonkurrenz?

Die Art *C. specularis* ist auch noch mit tags bei höheren Temperaturen jagdaktiv, was auf ein gegenüber *C. rubida* erhöhtes Temperaturmaximum hindeutet. *C. rubida* nutzt die halbe Stunde morgens, wenn *C. specularis* noch inaktiv ist, bereits intensiv zur Jagd.

Unter der Annahme, dass die Beute eine begrenzte Ressource darstellt, wäre denkbar, dass *C. specularis* auch die nach dem großflächige „Abräumen“ durch die viel zahlreicheren *C. rubida* verbliebenen restlichen Samenkäfer noch mit vertretbarem Zeitaufwand aufzuspüren in der Lage sei. Für *C. rubida*, die mit ihren mehreren jagenden ♀ pro Nest vermutlich auf das Einsammeln einer Massentracht mit kurzen Suchzeiten setzen, lohnte sich die Jagd unterhalb einer bestimmten Abundanzschwelle möglicherweise dann nicht mehr.

#### Warum ist *C. rubida* im Untersuchungsgebiet die dominante Art?

Der Nutzen der Strategie, sich zu dritt zusammenzutun und das Nest gegenüber Parasitoiden, Usurpatoren und Vorratsräubern zu bewachen und zu verteidigen, scheint die Kosten der Strategie (um ein Drittel verminderter Beuteertrag pro ♀) mehr als aufzuwiegen.

#### Warum große und kleine Weibchen?

Zur Erzeugung größerer Tiere wird eine größere Menge Larvenproviand in der Brutzelle angehäuft. Ob die größeren Tiere überwinterte } sind, die möglicherweise schon im Frühsommer kleinere Töchter erzeugen, um dann mit diesen wieder große } für die nächste Überwinterung zu erzeugen (Eusozialität s.u.) ist nicht bekannt.

Alternativ wäre denkbar, dass gut florierende Nester (mit drei ♀) ihr Käferkommen statt in (mehr) kleine (evtl. zum Teil) in (weniger) große ♀ investieren, deren Fitness höher sein dürfte.

Als Argumente für eine höhere Fitness der großen ♀ (unabhängig vom zutreffenden Szenario) lassen sich anführen:

- Die Fähigkeit, im Wettbewerb mit Artgenossinnen das mütterliche (oder ein anderes) Nest zu erobern oder zu verteidigen, wird größer sein.
- Die Attraktivität eines Nestes mit einem großen ♀ dürfte für Anschluss suchende kleinere ♀ höher sein (s.u.), d.h. ein großes ♀ wird rascher eine Nestgemeinschaft um sich scharen.
- Zudem wird ein großes ♀ stärkere Mandibeln, d.h. eine stärkere Grabfähigkeit, v.a. im steinharten Oberboden haben.
- Schließlich kann es die sich ihm zugehörenden ♀, Schwestern oder nicht, leichter dominieren, d.h. einen Vorteil bei der Eiablage über diese erringen (s.u.).
- Die großen ♀ verfügen wahrscheinlich über mehr Oocyten, die in rascherer Folge reifen als die kleinen ♀.

Ein kleines ♀ könnte nach dieser Hypothese wählen, ob es sich einer existierenden, noch erweiterungsfähigen, Nestgemeinschaft anschließt, was insbeson-

dere bei näher verwandten Tieren günstig wäre, oder selbst ein Nest übernimmt bzw. neu gräbt.

Die Möglichkeit, einen Investitionsverlust bei der möglichen Übernahme des neu gegrabenen Ganges durch ein großes ♀ zu erleiden, ist sicher realistisch. Die resultierende Fitness dürfte in beiden Fällen geringer sein, als bei den großen ♀. Ob ein Ausweg aus der Solosituation darin bestehen könnte, dass ein einzelnes kleines ♀ versucht, die gesamte Käferbeute in ein oder zwei reich proviantierte Zellen zu bündeln, aus denen dann im Idealfall ein oder zwei große Töchter mit höherer Fitness schlüpfen, ist fraglich. Vermutlich dauerte die Anhäufung eines Vorrates von sicher mindestens 40 Käfern (s.o.) für eine solche Brutzelle bei nur einer Jägerin zu lange. Wenn die Haltbarkeit der Beute begrenzt ist, wären aus diesem Grunde kleine, einzeln lebende ♀ zur Erzeugung kleiner Töchter genötigt. So würde sich die Situation im nächsten Jahr reproduzieren: Die kleinen ♀, vielfach von solitären kleinen Müttern stammend, hätten wieder die Optionen, sich einem größeren ♀ (aus einem sozialen Nest gebürtig) anzuschließen, mit der Chance vielleicht eine große Tochter erzeugen zu können, oder solitär zu leben und auch im Idealfall wohl nur eine geringe Zahl kleiner Töchter zu erzeugen.

#### Subsozial, semisozial oder eusozial?

GRANDI (1926) fand beim Ausgraben eines Nestes von *C. rubida* mit drei ♀ nur eine Brutzelle im Zustande der Verproviantierung: die Art ist mindestens subsozial. Nach den o.g. Beobachtungen zum differentiellen Beitrag großer und kleiner ♀ zur Jagdstrecke liegen nun neben dem seit GRANDI (1926) bekannten

(vermutlichen) Größendimorphismus bei den ♀ erstmals Hinweise auch auf eine entsprechende Rollendifferenzierung unter diesen vor. Die beobachtete geringere Jagdbeteiligung der großen ♀, legt eine höhere Aktivität bei nestgebundenen Tätigkeiten, insbesondere einen höheren Beitrag bzgl. der Eiablage nahe. Die morphologisch und offenbar auch ethologisch differenzierten Kasten unter den ♀ und die (wegen der unterschiedlichen Jagdbeteiligung vermutete) differentielle Eiablageaktivität erfüllen die Kriterien für Semisozialität. Wäre nun das genetische Verhältnis der großen und kleinen ♀ bekannt (Mutter-Töchter oder Schwestern?), so ließe sich der soziale Status der Art genauer zuordnen. Bei Generationsüberlappung (Mutter-Töchter) und nachgewiesener differentieller Ovarialaktivität läge dann die primitiv eusoziale Stufe vor. Die dokumentierte Kopulation eines solchen kleinen ♀ macht im Falle von *C. rubida* extrem unwahrscheinlich, dass die kleinen ♀ völlig auf Eiablage verzichten.

Im Moment kann die Art *C. rubida* als semisozial (mit Kasten) bezeichnet werden.

#### Was begrenzt die Zahl der Nestbewohnerinnen?

Vermutlich wächst die Fitness des dominanten großen ♀ zunächst mit dem Hinzutreten weiterer kleinerer ♀. Auch für die kleineren Tiere ist es eine Möglichkeit, ihre Fitness, auf ohnehin niedrigerem Niveau, zu maximieren. Mit weiteren hinzukommenden ♀ sollte zwar der Jagderfolg (erbeutete Käfer pro Zeiteinheit und Nestbewohnerin) für alle Beteiligten (mit zunehmender Zahl der Nestinsassinnen immer geringer) weiter steigen, da anteilmäßig die zurückbleiben-

de Wächterin weniger ins Gewicht fällt. Andererseits dürfte sich unter den ♀ des Nestes eine Hierarchie etablieren, die nur den drei bis vier ranghöchsten Tieren eine vertretbare Beteiligung an der Eiablage erlaubt. Unter diesen Umständen dürfte für weitere hinzukommende ♀ die Fitness gegen Null gehen. Die Gefahr, dass vom großen ♀ gelegte Eier von kleineren gefressen und durch eigene ersetzt werden könnten, würde steigen und damit die Fitness auch des großen ♀ sinken. Dieses sollte also nur maximal drei Helferinnen zulassen, um die Kosten kleiner als den Nutzen zu halten.

Die Antwort lautet also wohl: die relativ geringe Maximalzahl kooperierender ♀ resultiert aus deren Fertilität. Wäre die Mehrzahl von diesen steril oder unbegattet, so ließe sich ihre Zahl pro Nest beträchtlich erhöhen.

#### Dank

Für die kritische Durchsicht früherer Fassungen des Manuskripts, viele hilfreiche Anmerkungen und die Beseitigung zahlreicher Fehler der englischen Zusammenfassung (Abstract) danke ich Dr. Robert J. Paxton (Tübingen).

#### Literatur

in ( ): Seiten betreffend *C. rubida*

- ALCOCK, J. (1975): Social interactions in the solitary wasp *Cerceris simplex* (Hym., Sphec.) Behaviour 54: 142-152  
 — (ders.) (1980): Communal nesting in an Australian solitary wasp, *Cerceris antipodes* Smith (Hym., Sphec.). J.Austr.Ent.Soc. 19: 223-228  
 APTEL, E. (1931): Liste des proies nouvellement rencontrées dans les nidifications de *Cerceris rubida* Jurine. Bull.Soc.Entomol. France, Séance de 14 octobre 1931, S.223  
 BITSCH, J. & al. (1997): Sphecidae d'Europe occidentale. Vol.2 : Ampulicinae, Sphecinae, Entomosericinae, Mellinae, Nyssoninae, Phil-

- antinae. Faune de France 82, 429 S. (356-358)  
 BROCKMANN, H.J. & R. DAWKINS (1979): Joint nesting in a digger wasp as an evolutionary stable preadaptation to social life. Behaviour 71: 203-245  
 ELLIOT, N.B., SHLOTZHAUER, T. & W.M. ELLIOT (1986): Nest use by females of the presocial wasp *Cerceris watlingensis* (Hym., Sphec.). Ann.Entomol.Soc. America, 79: 994-998  
 ENQUIST, M. & O. LEIMAR (1993): The evolution of cooperation in mobile organisms. Animal Behaviour, 45: 747-757  
 EVANS, H.E. (1988): Further studies on the systematics of Eastern Australian *Cerceris* wasps (Hym., Sphec.). Trans.Am.Ent.Soc. 114 : 1-13  
 — (ders.) & R.W. MATTHEWS (1970): Notes on the nests and prey of Australian wasps of the genus *Cerceris* (Hym., Sphec.). J.Aust.Ent.Soc. 9: 153-156  
 — (ders.) & A.W. HOOK (1982a): Communal nesting in Australian *Cerceris* diggerwasps. In: M.D. BREED, C.D. MICHENER and H.E. EVANS (eds.): The biology of social insects. Boulder, Colorado, p. 159-163  
 — (ders.) & A.W. HOOK (1982b): Communal nesting in the digger wasp *Cerceris australis* (Hym., Sphec.). Aust.J.Zool. 30: 557-568  
 — (ders.) & A.W. HOOK (1986): Nesting behavior of Australian *Cerceris* digger wasps, with special reference to nest reutilization and nest sharing (Hym., Sphec.). Sociobiology 11: 275-302  
 FABRE, J.H. (1879): Souvenirs entomologiques. CH. DELAGRAVE ed., Paris.  
 FERTON, C. (1901): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. Ann.Soc.Entomol. France, 70 : 83-148  
 FIELD, J. & W.A. FOSTER (1995): Nest co-occupation in the digger wasp *Cerceris arenaria*: cooperation or usurpation? Animal Behaviour, 50: 99-112  
 GRANDI, G. (1926): Contributi alla conoscenza della biologia e della morfologia degli Imenotteri melliferi e predatori. III. Boll. Lab. Zool. Portici XIX: 269-325 (284-290)  
 — (ders.) (1944): Un interessante caso di socialità negli Sfecidi. XX. Contributo alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. Mem.R.Acc.Sci.Ist. Bologna, Cl.Sci.Fisiche, 10 Ser.1, 1943/1944: 63-66 (63-66)

- (ders.) (1954): Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. XXVI. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna XX: 157 ff (161-166)  
 — (ders.) (1961): Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. Boll.Ist.Ent.Univ.Bologna XXV: 1 ff (174-177)  
 HOOK, A.W. (1987): Nesting behaviour of Texas *Cerceris* digger wasps with emphasis on nest reutilization and nest sharing (Hym., Sphec.). Sociobiology 13: 93-118  
 MCCORQUODALE, D.B. (1988a): A nest shared by the solitary wasp *Cerceris antipodes* Smith and *Cerceris australis* Saussure (Hym., Sphec.). J.Aust.Ent.Soc. 27: 9-10  
 — (ders.) (1988b): Relatedness among nestmates in a primitively social wasp, *Cerceris antipodes* (Hym., Sphec.). Behav.Ecol.Sociobiol. 23: 401-406  
 — (ders.) (1989a): Nest defence in single- and multifemale nests of *Cerceris antipodes* (Hym., Sphec.). J.Insect Behavior 2 (2): 267-276  
 — (ders.) (1989b): Nest sharing, nest switching, longevity and overlap of generations in *Cerceris antipodes* (Hym., Sphec.). Insectes Sociaux 36 : 42-50

- (ders.) (1989c): Soil softness, nest initiation and nest sharing in the wasp *Cerceris antipodes* (Hym., Sphec.). Ecological Entomology 14: 191-196  
 MUELLER, U.G., WARNEKE, A.F., GRAFE, T.U. & P.R. ODE (1992): Female size and nest defense in the digger wasp *Cerceris fumipennis* (Hym., Sphec.: Philanthinae). J. Kansas Ent.Soc. 65(1): 44-52  
 PAGLIANO G. (1988): Philanthinae italiani (Hym., Sphec.) Parte II. Bol.Mus.Reg.Sci.Nat. Torino, 6: 133-174 (157-158)  
 SALBERT, P. & N. ELLIOT (1979): Observations on the nesting behavior of *Cerceris watlingensis* (Hym., Sphec.: Philanthinae). Ann. Entomol. Soc. America, 72(5): 591-595  
 WILLMER (1985a): Size effects on the hygrothermal balance and foraging patterns of a sphecid wasp, *Cerceris arenaria*. Ecological Entomology 10: 469-479  
 — (ders.) (1985b): Thermal ecology, size effects, and the origins of communal behaviour in *Cerceris* wasps. Behavioral Ecology and Sociobiology 17: 151-160

bembix



***Lestiphorus bicinctus* ♀; am 29.06.2003 in Oberhausen Mitte im Hausgarten von B. Jacobi (TK 4507/1) fotografiert. Dieser Nachweis bestätigt die Ausbreitungstendenz der Art, wie sie z.B. in Blösch (2000: S. 287; Buchbesprechung s. bembix 14) beschrieben wird.**

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bembix - Zeitschrift für Hymenopterologie](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Jacobi Bernhard

Artikel/Article: [Sozial gegen solitär - Vergleichende Beobachtungen an zwei Cerceris-Arten Korsikas \(Hymenoptera: Sphecidae, Philanthinae\) 18-31](#)