Verh. Westd. Entom. Tag 1999, S. 139-146, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2000

Paarungsverhalten und Anatomie von *Lestica*-Arten (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae)

Jacobi, Bernhard

Abstract

The aberrant anterior morphology of *Lestica clypeata* males is interpreted functionally in the context of nesting biology and mating behaviour. The species nests above ground in dead wood, preferably in old borings of other xylophagus insects. The consequences of possible in-nest-copulation are considered. Special features of the male certainly do play a major role in mate-recognition and may have shaped forms of head and prothorax in *L. clypeata* males too.

Zusammenfassung

Die unter den einheimischen Grabwespen einmalige, vom üblichen stark abweichende Morphologie des Vorderkörpers von *Lestica clypeata*-Männchen wird im Zusammenhang mit der epigäisch-xylobionten Nistweise und der möglicherweise z.T. in den von anderen holzbewohnenden Insekten übernommenen Nistgängen stattfindenden Kopulation funktionell gedeutet. Spezielle Merkmale der Männchen dienen der Partnererkennung bei der Kopulation und haben wahrscheinlich die Gestalt des Kopfes und des Prothorax maßgeblich beeinflußt.

1. Die Gattung *Lestica* Billberg,1820

ist eine Gattung kleiner bis mittelgroßer Grabwespenarten der Unterfanilie Crabronidae. Etwa 30 Arten sind weltweit bekannt, 11 Arten für die Paläarktis nachgewiesen. Die Gattung ist morphologisch und ethologisch gut definiert (MARKASHOV, 1975). Alle Arten, bei denen entsprechende Beobachtungen vorliegen, erbeuten Kleinschmetterlinge, u.a. Zünsler. Die meisten paläarktischen Arten sind Holznister (H), wobei wohl vorgefundene Fraß- und Nistgänge anderer Insektenarten bevorzugt werden. Eine geringe Zahl von Arten sind Bodennister (B). In Deutschland sind bisher 3 Arten nachgewiesen: *L. clypeata* (H), *L. alata* (B) und *L. subterranea* (B).

1.1. Morphologische Kennzeichen der *Lestica clypeata*-Männchen (Männchen)

In den folgenden Merkmalen weicht die Anatomie des Vorderkörpers von *L. clypeata*-Männchen von der der zugehörigen Weibchen (Weibchen) bzw. fast ebenso stark von den Männchen der verwandten endogäisch nistenden Arten *L. alata* und *L. subterranea* ab:

1. Die Kopfbreite ist erheblich geringer als die Kopfhöhe (Br<<H)
2. Von oben betrachtet erscheint der Hinterkopf halsartig schmal
3. Die Kompressionszone ist lateral mit langen Haaren besetzt

4. Das Pronotum ist verlängert und cephalad zunehmend lateral kompress
5. Die Basitarsen der Vorderbeine sind subquadratisch vergrößert (Tarsalschilde)
6. Die Innnenflächen der Schilde tragen distal ein Muster aus drei parallelen dunklen Horizontalstreifen

Zusätzlich sind bei *L. clypeata* die Männchen wahrscheinlich (die statistische Absicherung steht noch aus) im Durchchnitt relativ kleiner als die von *L. alata* und *L. subterranea.*

1.2. Kopulationsstellung bei *Lestica*-Arten

Ende Juli 1998 wurde im LSG Steller Heide (bei Bremen) die Kopulationsstellung der Art Lestica alata beobachtet und fotografiert. Dabei ergab sich, dass der Kopf des Männchen über dem des Weibchens liegt und die Vordertarsen des Männchen dem Augenhinterrand des Weibchen aufliegen. Eine vergleichbare Haltung ist unter den Grabwespen von *Crabro* spp. und unter die Bienen von *Megachile* spp. bekannt (s. WITTMANN & BLOCHTEIN, 1995). Das Männchen fixierte seine Position auf dem Weibchen, indem es die Flügelwurzeln des Weibchen zwischen Femur und Tibia der Mittelbeine einklemmte. Dadurch kamen die Tegulae von Weibchen und Männchen genau übereinander zu liegen. Der im beobachteten Falle geringe Größenunterschied zwischen Männchen und Weibchen wurde durch teleskopartige Streckung des Abdomens (Männchen) ausgeglichen. Auf den Fotos ist zu erkennen, dass das Männchen sein Genital vorstreckte und zu kopulieren versuchte. Das Weibchen verhielt sich jedoch nicht entgegenkommend und krümmte sein Abdomen wiederholt ventral ein. Das Männchen folgte diesen Bewegungen nicht mit seinem Abdomen, es behielt die gestreckte Haltung über den geschlossenen Flügeln des Weibchen bei. Nach mehreren Minuten vergeblicher Versuche flog das Männchen davon. Das Weibchen erwies sich, obwohl äußerlich unversehrt, als flugunfähig und wurde konserviert.

2. Hautflüglermännchen "auf dem Prokrustesbett"

Die Weibchen solitärer Aculeaten (der meisten Arten) neigen dazu, Brutzellen, die mit einem unbefruchteten Ei bestiftet werden und also ein Männchen ergeben sollen, mit einer geringeren Menge an Larvenproviant auszustatten. Das führt zu der bekannten Erscheinung, daß Männchen einer Art kleiner sind als die Weibchen. Das maßgebliche Kriterium ist hierbei die Körpermasse (nicht unbedingt die Länge).

Andererseits ist für die erfolgreiche Paarung mit zumindest einem Teil der untereinander ebenfalls größenvariablen Weibchen ein gewisses "Gardemaß" erforderlich. Oft muß im Rahmen des Paarungsvorspiels, der Kopf des Weibchen mit optischen, taktilen und/oder olfaktorischen Signalen versorgt werden, das Männchen muß sich mittig festhalten und das Abdomenende muß das weibliche Genital erreichen.

Aus diesem Dilemma (Männchen-Körper werden durch zurückhaltende Investition der Mutter verkürzt, müssen aber dennoch zur erfolgreichen Fortpflanzung alles Wesentliche an den größeren Weibchen erreichen) führen verschiedene in der Morphologie von Aculeaten-Männchen realisierte Lösungen. Verlängerte Fühler (*Eucera*) oder Mitteltarsen (*Anthophora*) können die Signalüberttragung vorn übernehmen, die Körperbreite kann zugunsten der Körperlänge reduziert werden (Elongation, Halictidae) oder das Abdomen kann stark teleskopisch verlängert werden (*Melecta*).

2.1. Ist die spezifische Morphologie der *L. clypeata* Männchen eine Lösung des Prokrustes-Dilemmas ?

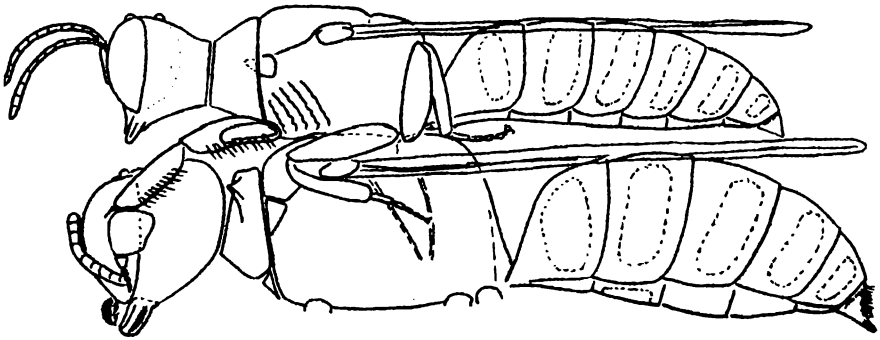

Abb. 1.: Hypothetische Kopulationsstellung (Seitenansicht) von *Lestica clypeata*, gezeichnet nach Beobachtungen an *L. alata*. Beim größeren Weibchen sind die Beine weggelassen. Beachte die Lage des Tarsenschildes des Männchens auf dem Komplexauge des Weibchens.

Höchstwahrscheinlich gilt die an *L. alata* beobachtete Kopulationsstellung mit dem Femur-Tibia-Griff um die Flügelbasis des Weibchen auch für *L. clypeata* (Abb. 1). Dann wäre auch hier die Position der Geschlechtspartner während der Kopula mittig fixiert. D.h. für das Prokrustes-Dilemma müßte vorn und hinten eine separate Lösung gesucht werden. Das Abdomen der Aculeaten-Männchen verfügt ohnehin über ein (äußerlich sichtbares) Segment mehr als das des Weibchen. An *L. alata* konnte eine gute teleskopische Beweglichkeit der Abdomensegmente beobachtet und fotografiert werden. Auch lebende *L. clypeata*-Männchen haben (im Gegensatz zu manchen nach getrockneten Exemplaren gezeichneten Abbildungen) einen relativ langes Abdomen. Hinten liegt also der *Melecta*-Typ vor. Nach vorn übernehmen offenbar die Vorderbeine und hier speziell die besonders gestalteten Tarsenglieder (i.W. Basitarsus) die Funktion der Signalgeber im Kontext der Partnererkennung (Abb. 2). Dadurch, dass die Aufgabe der Elongation hier einem vorstreckbaren Element übertragen wurde, könnte eigentlich auf eine Elongation des Prothorax-Kopf-

Bereiches aus Gründen der Signalübermittlung verzichtet werden. Dennoch ist in diesem Bereich ein Element, der Pronotalkragen, deutlich verlängert. Es stellen sich zwei Fragen: Warum überhaupt Verlängerung in diesem Bereich und warum gerade das Thorakalsegment I ? Die zweite Frage soll zuerst untersucht werden. Im Thoraxbereich sind die Elongationsmöglichkeiten wegen z.T. enger anderweitiger funktioneller Einbindung der Segmente eng begrenzt. Die flügeltragenden Thorakalsegmente II und III kommen daher kaum in Frage. Das bei den meisten Aculeaten nur sehr gering entwickelte Thorakalsegment I (mit dem Pronotum) bietet sich an. Tatsächlich ist dieses bei *L. clypeata*-Männchen stark verlängert und cephalad zunehmend lateral kompress (Näheres dazu und zur Beantwortung der ersten Frage siehe weiter unten). Auch der Kopf des Männchen wirkt auf den ersten Blick verlängert (und wird auch so in der Literatur beschrieben). Ein Blick von der Seite allerdings bietet gegenüber z.B. L. alata-Männchen keine Besonderheit. Es liegt also hier lediglich eine laterale Kompression vor. Diese ist bei den Männchen möglich, da der Raum innerhalb des hinteren Teils der Kopfkapsel nicht wie bei den Weibchen zur Unterbringung der mächtig entwickelten Mandibeladduktoren benötigt wird. Von vorn betrachtet ergibt sich als Resultat der lateralen Kompression eine unter den Spheciden einmalig schmale Kopfform (H >> Br).

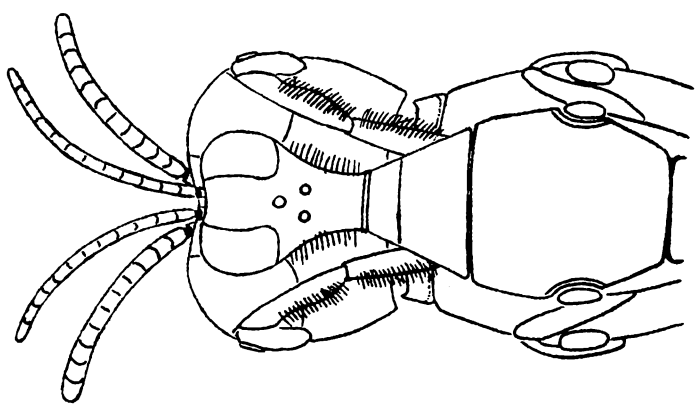

Abb. 2.: Wie Abb. 1 (Ansicht von oben). Die Flügel und die Abdomen sind weggelassen. Beachte den enormen Unterschied der Kopfprojektionen und die Stellung der Vorderbeine des Männchens.

3. Warum laterale Kompression und z.T. Elongation im Thorax-Kopfbereich ?

Nachdem doch eigentlich das Kardinalproblem mit seinen drei Teilen der Signalübertragung, der Fixierung und des räumlich realisierbaren Kontakts der Genitalien durch die Vorderbeine, die Mittelbeine und das protraktile Abdomen gelöst ist, stellt sich die schon oben erwähnte Frage, warum überhaupt noch zusätzliche

morphologische Modifizierungen des Vorderkörpers erforderlich waren. Zwei mögliche Gründe dafür bieten sich an:

3.1. Räumliche Einschränkungen bei möglichen Kopulationen in Nestgängen

Zunächst ist denkbar (wenn auch nicht nachgewiesen), daß *L. clypeata*-Männchen jungfäuliche Weibchen in ihren Schlupfnestern aufsuchen und in den Nestgängen/ Brutzellen mit ihnen kopulieren. Dadurch wäre eine von Gang-/Zellenquerschnitt abhängige Begrenzung auf Gesamthöhe und Bewegungsfreiheit des kopulierenden Paares gegeben. Um die Tarsenschilde in die richtige Position auf die Augen des Weibchen zu bringen, ist eine Vorstreckbewegung von Femora und Tibiae der Vorderbeine erforderlich. Die wahrscheinlichste Ausgangsstellung dafür ist die Ruhehaltung der Vorderbeine (ohne Tarsalkontakt). In dieser stehen die Femora mehr oder weniger senkreckt nach oben, die Femur-Tibialgelenke sind maximal gebeugt, so dass die Tibiae nach unten weisen. Das so zusammengeklappte Bein liegt lateral dem Thorakalsegment I an. Eine Protraktion erfolgt aus dieser Stellung durch Pronation der Femora bei gleichzeitiger Streckung der Femur-Tibialgelenke. Bei räumlicher Begrenzung durch den Nistgang wäre gut vorstellbar, dass diese Vorstreckbewegung durch den eigenen Vorderkörper erschwert und behindert wird. Eine Nach-vorn-Verlagerung des Kopfes durch Elongation und laterale Kompression des Pronotalkragens und eine allgemeine, hinten verstärkte laterale Kompression des Kopfes schafft hier den nötigen Bewegungsspielraum.

3.2. Physiologisch-morphologische Vorgaben bei der Präsentation artspezifischer Streifenmuster

Bei den Männchen der näher untersuchten Arten *L. clypeata* und *L alata* tragen die konkaven Innenflächen der Tarsalschilde (Basitarsen der Vorderbeine) ein artspezifisches Streifenmuster. Die subquadratischen Schilde bei *L clypeata* weisen einen stark gebräunten distalen Saum und dazu parallel zwei weitere ähnlich breite braunschwarze Querstreifen in der unteren Hälfte auf, die Zwischenräume sind z.T. karamellfarben. Der Rest der Schilde ist mehr oder weniger durchscheinen paraffinfarbig, vor dem Hinterand liegt eine Reihe kleiner schwarzer Punkte. Diese Merkmale sind mehr oder weniger deutlich in der Literatur abgebildet worden (de Beaumont, 1964 , Lomholdt, 1984 , Richards, 1980) (Abb. 3).

Auf den viel geringer verbreiterten (längs rechteckigen) Schilden bei *L. alata* ist die Unterseite mit einem mittig verlaufendem dunklen Längsstreifen versehen. Die nach hinten weisende Lamelle ist wie bei *L. clypeata* von hoher Transparenz (Abb. 4).

Bei *L. subterranea*-Männchen sind keine entsprechende Schilde oder Streifenmuster ausgebildet, ob die Vordertarsen der Männchen auch hier bei der Paarung den Weibchen-Augen aufgelegt werden ist unbekannt (aber durchaus möglich).

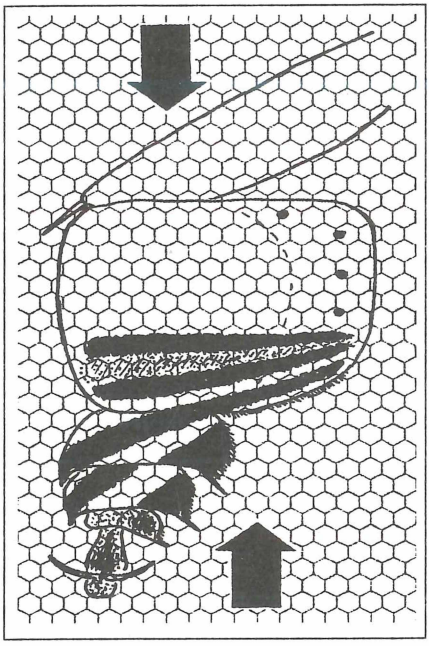

Abb. 3.: Distaler Abschnitt des rechten Vorderbeins eines *Lestica clypeata*-Männchens (Ansicht auf die Innnenfläche), überlegt mit einem schematisierten Ommatidienmuster des weiblichen Komplexauges (nicht maßstäblich). Beachte das i. Weibchen. horizontal orientierte kontrastreiche Streifenmuster. Die schwarzen Pfeile deuten die wirksamste Bewegungsrich tung an.

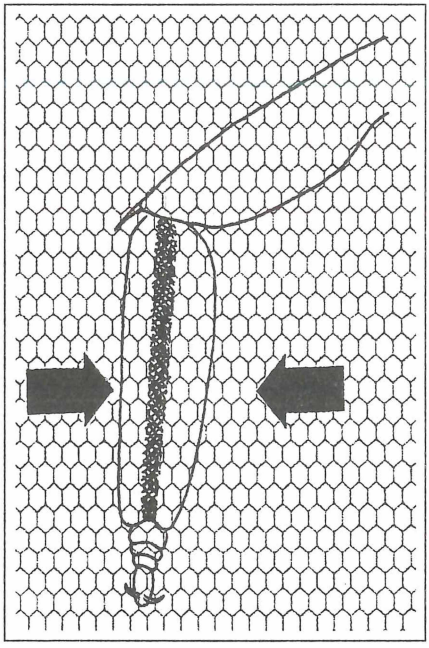

Abb. 4.: Distaler Abschnitt (Tibia, Tarsen) des rechten Vorderbeins eines *Lestica alata*-Männchens (Overlay-Muster wie in Abb. 3). Beachte den vertikalen dunklen Streifen auf dem wesentlich schmaleren Basitarsus (Pfeile wie in Abb. 3).

Wenn ein hell-dunkles Streifenmuster relativ zu einem Facettenauge bewegt wird, so wirkt es optimal erregend auf die Rezeptorzellen, wenn die Bewegung senkrecht zur Musterlängsrichtung erfolgt. Legt man diese Regel zugrunde, so wäre das Schildmuster von *L. clypeata* am wirksamsten, wenn es vertikal mit einer gewissen Amplitude (beim Aufsetzvorgang) die Ommatidien des Weibchen überstreichen würde. Eine derartige Vertikalbewegung hätte bei fast maximal gestreckten Vorderbeinen des Männchen einen Raumbedarf so nahe an der Körperlängsachse, dass dieser Raumanspruch als Selektionsdruck für die oben erwähnte differentielle

laterale Kompression bzw. Elongation im Kopf-Thorax-Bereich der *L. clypeata*-Männchen. sehr wohl in Betracht käme. Die Breite des Schildes, sowie das Vorhandensein mehrerer paralleler Streifen, die sich z.T. auf den distalen Tarsengliedern noch fortsetzen, steht ebenfalls im Dienste erhöhter Signalwirksamkeit.

Bei *L. alata* ist eine starke Verbreiterung des Schildes wegen der senkrechten Orientierung des Längsstreifens nicht erforderlich. Hier gelangt das Signal bei horizontaler Bewegung (Aufsetzvorgang) zu maximaler Wirkung, so dass eine raumgreifende Auf-ab-Bewegung sich erübrigt. Dies steht im Einklang mit der weitgehend fehlenden Verschmälerung des Vorderkörpers bei den *L. alata*-Männchen. Falls auch *L. alata* in Nestgängen kopulieren sollte, wäre in diesem Falle eine räumliche Einengung nicht so gravierend wie bei *L. clypeata*, da die Wände der Gänge aus rieselfähigem Sand bestehen.

Kopulationen in vollkommener Dunkelheit sind aber bei beiden Arten aufgrund der Schildmuster unwahrscheinlich. Die hohe Transparenz der Schilde und der hohe Musterkontrast deuten aber, besonders bei *L. clypeata*, auf eine Paarung unter Schwachlichtbedingungen, z.B. im noch schwach erhellten Eingangsbereich der Nestgänge hin.

4. Lassen sich die Hypothesen prüfen ? Testfall *Crabro cribrarius*

Oben wurden zwei Hypothesen zur funktionellen Deutung der spezifischen Morphologie der *L. clypeata*-Männchen. aufgestellt. Die erste postuliert den formenden Einfluß von Nestgängen im Holz, die zweite einen entsprechenden Einfluß der Darbietung horizontaler Tarsalmuster. Beide können an ähnlich gelagerten Fällen überprüft werden. Hier bietet sich die Gattung *Crabro* (zu der zu F. F. Kohls Zeiten auch die *Lestica*-Arten noch gezählt wurden), insbesondere die Art *C. cribrarius* an. Bei dieser weisen die Männchen ähnlich gestaltete Schilde mit analoger Funktion an der Vorderbeinen auf.

Die Hypothese 1 sagt voraus, dass Bodennister, insbesondere solche mit Männchen von Weibchen-ähnlicher Größe (Prokrustes- Dilemma, s.o.), weder eine laterale Kopfkompression noch eine Elongation des Prothorax aufweisen. Das trifft bei *C. cribrarius*-Männchen, die in der Regel fast weibchengroß sind, zu. Interessanterweise scheint bei kleinen Individuen aber doch andeutungsweise eine Hinterkopfeinziehung vorzuliegen.

Die Hypothese 2 fordert, dass das Auftreten einer solchen Verschmälerung und Verlängerng im Kopf-Thoraxbereich von der Art des auf den Schilden der Männchen befindlichen Musters, speziell von dessen optimal wirksamer Präsentationsrichtung abhängig sei. *C. cribrarius*-Männchen haben ein Muster heller durchscheinender Punkte auf stark pigmeniertem Grund. Ein solches "Sternenhimmel"-Muster hat keine bevorzugte Präsentationsrichtung, erfordert also nach H 2 auch keine morphologischen Konsequenzen im Kopf-Thoraxbereich. Es dürfte (im

Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Lestica clypeata*) unter Starklichtbedingungen am wirksamsten sein.

Bei *C. cribrarius* konnte ich zudem beobachten wie sehr rasch in 2-3 Meter Höhe suchfliegende Männchen sich auf am Boden (z.B. Maulwurfshügel, liegende alte Bretter) ruhende Artgenossen beiderlei Geschlechts herabstürzten (vermutlich in Paarungsabsicht). Es resultierte ein "Handgemenge", aus dem sich die Tiere jedoch sehr rasch befreiten und davonflogen. Diese Beobachtung macht wahrscheinlich, dass *C. cribrarius* außerhalb von Nestgängen kopuliert.

Bei dieser Art scheinen die Weibchen die männlichen Nachkommen nicht so stark zu benachteiligen, so dass das Prokrustes-Dilemma bei dieser Art kaum zum Tragen kommt. Auch die Tatsache, dass nicht die mehr distalen Basitarsen der Vorderbeine sondern die (mehr basalen) Tibien derselben zu Schilden umgestaltet wurden, deutet in die gleiche Richtung. *L. clypeata*-Männchen. dagegen könnten bei ihrer relativ geringeren Körpergröße mit Tibienschilden die Augen ihrer Weibchen nicht erreichen. Bei *C. cribrarius* ist (als Bodennister) die Vertexregion bei den Weibchen auch nicht massiv vergrössert, so dass die im Kopfbereich der Weibchen zu überbrückende Distanz bei *C. cribrarius* auch relativ geringer ist.

5. Literatur:

BEAUMONT, J. de (1964): Hymenoptera Sphecidae. Insecta Helvetica 3, Lausanne.

JACOBI, B. (1997): Beinarbeit statt Fühlerspiel - Beobachtungen und Gedanken zur Kopulation. Pelzbienen. Bembix 5 (9):22-24.

LOMHOLDT, O. (1984): The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna. Ent. Scand. 4, 2nd ed., Leiden / Kopenhagen.

MARKASHOV, V.G.(1975): A review of the genera of the tribe Crabronini (Hym., Sphecidae) of the USSR. The genus *Lestica* Billberg, 1920 , Rev. Ent. USSR 54: 108-116.

MERISUO, A.K. (1943): Die im Holz und im Boden nistenden finnischen Raubwespen (Hym., Sphecidae), ihre Nesttypen und Proviantiere. Ann. Entomol. Fennici 9 (4): 219-260.

RICHARDS, O.Weibchen. (1980): Scolioidea, Vespoidea and Sphecoidea (Hymenoptera, Aculeata). Handbooks Ident. Brit. Insects 6 (36), Roy. Ent. Society.

WITTMANN, D. & BLOCHTEIN, B. (1995): Why males of leafcutter bees hold the females' antennae with their front legs during mating. Apidologie 26: 181-195.

Bernhard Jacobi
Dieckerstr. 26
D 46047 Oberhausen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 1999

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

Artikel/Article: Paarungsverhalten und Anatomie von L estica-Arten (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) 139-146