

# Beutefang und Paarungsverhalten bei *Ectemnius (Clytochrysus) cavifrons* (THOMSON, 1870) (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae)

Bernhard Jacobi

## Abstract

Species of the subgenus *Clytochrysus* are long known to prey preferentially on hoverflies and to nest in branched tunnels dug into wood of rotting logs. Tunnels and brood-cells are reused and expanded for several years. Aggregations of several females are common.

Prey capture, which has not been documented in literature, has been observed and photographed. Prey handling is described and illustrated. It diverges dramatically from procedures observed in species of other subfamilies (e.g. Philanthinae), but is probably typical for Crabroninae, which all prey on rather softcuticled insects.

Mating has also been observed and photographed. Male antennae, which are modified in all *Clytochrysus* species, play an important role during copulation. A new solution to the Prokrustes-dilemma (JACOBI 2001) is found. Generally, copulatory posture is in accord with observations in *Lestica* species (same subfamily). Though not morphologically modified (as in some *Lestica* sp.) male front tarsi touch the females compound eyes during prae-, eu- and postcopula. This trait also seems to be (at least) Crabroninae-specific and has led to conspicuous modifications of front tarsi in males of many Crabroninae.

## Zusammenfassung

Schon lange ist bekannt, dass Arten der Untergattung *Clytochrysus* vorzüglich Schwebfliegen erbeuten und in selbstgenagten verzweigten Bauten in verrottendem Holz nisten. Diese werden wiederholt genutzt und von Jahr zu Jahr ausgebaut. Aggregationen von mehreren Weibchen sind häufig anzutreffen.

Der Beutefang, der in der Literatur bisher nicht beschrieben ist, wurde beobachtet und fotografiert. Die Beutebehandlung wird beschrieben und abgebildet. Sie weicht erheblich von dem bei Arten anderer Unterfamilien (z.B. Philanthinae) beobachteten ab, ist aber wohl typisch für Crabroninae, die alle relativ schwach chitinisierte Insekten erbeuten.

Auch das Paarungsverhalten wurde beobachtet und fotografiert. Dabei kommt den männlichen Antennen, die bei *Clytochrysus* besonders gestaltet sind, eine wichtige

Rolle zu. Eine neue Lösung des Prokrustes-Dilemmas (JACOBI 2001) wird für die Art beschrieben. Die Paarungsstellung stimmt im Grundsätzlichen mit der bei *Lestica*-Arten (gleiche Unterfamilie) beobachteten überein. Obwohl die männlichen Vorderbeine bei *E. cavifrons* nicht auffällig umgestaltet sind (wie etwa bei *Lestica*-Arten), sind sie dennoch während Prä-, Eu- und Postkopula in Kontakt mit dem Innenrand der weiblichen Facettenaugen. Dieses Verhaltensmerkmal ist wohl allen Crabroninae gemeinsam und hat zu auffälligen artspezifischen Modifikationen der Vorderbeine, meist der Tarsen, der Männchen vieler Arten geführt.

## 1. Einleitung

Holznistende Grabwespen der Gattung *Ectemnius* verproviantieren ihre Brutzellen mit Fliegen (Diptera, Brachycera). Fliegen besitzen in der Regel leistungsfähige Komplexaugen und ihre Flugfähigkeit ist allgemein hoch entwickelt. Viele *Ectemnius*-Arten haben innerhalb der Fliegen ein mehr oder weniger eingeschränktes Beutespektrum. Bei *E. continuus* ist dieses Spektrum besonders weit und umfasst viele Familien, während *E. cephalotes* sich weitgehend auf Calliphoriden beschränkt. Diese Bevorzungen bestimmter Familien ist z.T. kennzeichnend für bestimmte Untergattungen, so auch bei den Arten der Untergattung *Clytochrysus*, die allgemein auf Schwebfliegen spezialisiert sind. In diese Gruppe gehört auch die hier behandelte Art *E. cavifrons*.

Die Schwebfliegen (Syrphidae) gehören zu den leistungsstärksten Fliegern unter den Fliegen. Sie in großer Zahl zu erbeuten, setzt entsprechende Fähigkeiten voraus. *Ectemnius*-Arten haben riesige Augen, mit vielen nach vorn orientierten Ommatidien, die ein gutes binoculares Sehfeld erzeugen. *Ectemnius*-Arten können hubschrauberartig langsam durch Krautvegetation fliegen, schweben, rückwärts fliegen, aber auch explosiv beschleunigen.

Manche *Ectemnius*-Arten kommen auch in Gärten vor, wenn sie dort altersmürbes, nicht zu trockenes Totholz zum Nisten vorfinden. Dabei werden auch vollständig im Schatten liegende Nistplätze angenommen.

## 2. Jagdverhalten der Weibchen von *Ectemnius cavifrons*

Ein jagendes Weibchen wählt einen Sitzplatz auf z.B. einem horizontalen Blatt, der die Beobachtung von Stellen hoher Antreffwahrscheinlichkeit potentieller Beutetiere erlaubt. Meist wird dabei der Blühhorizont in der Krautvegetation observiert. Sitzwarten können tief in der Vegetation gewählt werden, wenn der Blühhorizont sich so gegen den Himmel beobachten läßt. Jedes anfliegende oder sich auf den Blüten bewegendes Insekt wird so sicher entdeckt. Bei niedrig, rasenartig wachsenden Blütenpflanzen (z.B. *Sedum album*) wird die Sitzwarte am Rande des Bestandes und etwas erhöht gewählt.

In jedem Fall bäugt das Weibchen die Umgebung sehr aufmerksam. Dabei werden die recht kurzen Antennen steif vorgereckt gehalten, vermutlich um die Sicht nicht zu behindern. Das Weibchen hebt häufig den Kopf oder richtet die Körperlängsachse vorn durch Strecken der vorderen Beinpaare auf, wenn sich über ihm etwas regt.

Jedes Weibchen hat mehrere bevorzugte Sitzwarten, die es in Abständen, zum Teil mehrere Tage in Folge, benutzt. Mehrere im gleichen Bereich jagende Weibchen benutzen manchmal dieselbe Sitzwarte, treffen dort aber nur selten zusammen. In diesem Fall greift der Neuankömmling die sitzende Wespe durch Anrempeln an, diese fliegt auf und ein face-to-face Schwebeduell ist die Folge. Eine der Wespen verläßt daraufhin den Bereich der Warte.

Seltener kommt bei der Jagd ein langsamer Suchflug durch die Krautvegetation zur Anwendung, mit häufigen Schwebestops neben Blüten.

### 3. Die Beuteerkennung durch *E. cavifrons*-Weibchen

Eine erste Reaktion jagender Weibchen kann beobachtet werden, wenn sich etwas in ihrem Gesichtsfeld bewegt (von cm-Abstand bis etwa 2 m Entfernung). Sehr kleine, dicht vorbeifliegende Insekten (z.B. Weiße Fliegen) werden mit Kopfbewegungen verfolgt. Große fliegende Insekten (z.B. Hummeln) lösen oft die Aufflug-/Annäherungsreaktion auch aus größerer Entfernung (s.o.) aus. Auch Bewegungen von Insekten auf Blüten sind reaktionsauslösend. Die Ansprache der (richtigen/falschen) Familienzugehörigkeit des in Augenschein genommenen Insekts erfolgt aus einer Entfernung von ca. 4 cm aus dem Schwebeflug. Die Körperlängsachse der Wespe zeigt dabei zielend auf die potentielle Beute. Ob dabei, wie im Falle des durch Tinbergen und Mitarbeiter gut untersuchten Bienenwolfs (*Philanthus triangulum*), olfaktorische Reize eine Rolle spielen ist bisher ungeklärt aber wahrscheinlich. Wenn die Wespe aus der Schwebeposition einige Zentimeter zurücksetzt, ist die Identifikation positiv ausgefallen und der Angriff erfolgt unmittelbar. Die Wespe beschleunigt explosiv und stürzt beim Ergreifen der Beute meist gemeinsam mit dieser ab. In Fällen anscheinender Unschlüssigkeit stößt die Wespe das Insekt im Fluge an, ohne zuvor zurückzusetzen. In diesen Fällen handelte es sich bei dem Insekt nie um eine Schwebfliege, meistens um eine Solitärbiene (z.B. *Megachile centuncularis*). Das angestoßene Insekt flog entweder davon oder ignorierte den leichten Stoß.

### 4. Beutebehandlung und Transport

Nach dem Zusammenstoß fallen Wespe und Beute gewöhnlich von der Blüte (o.ä.) und landen irgendwo tiefer auf einem Blatt (o.ä.). Den Angriffsstoß auf die Schwebfliege führen die Weibchen seitlich und stechen in die Brustseite. Beim Stechen wird die Fliege mit ihrer Längsachse senkrecht zu der der Wespe gehalten, so dass beide ein Kreuz bilden. Der Kopf der Fliege ragt auf der einen, ihr Abdomen auf der anderen Seite der Wespe hervor. Die abdominalen Sterna der Wespe liegen dem Brustrücken der Fliege auf, die beiderseits zwischen den Mittel- und Hinterbeinen der Wespe gehalten wird. Auf einem Foto ist zu erkennen, dass der Kopf der Fliege dabei um 180 Grad (im Uhrzeigersinn) verdreht wurde (Abb. 1). Die Vorderbeine der Wespe sind frei und werden zum Festhalten an der Vegetation genutzt. Dies stellt das genaue Gegenteil des Verfahrens bei den Philanthinae (z.B. *Cerceris* sp., siehe JACOBI 1996) dar, die die Beute mit den beiden vorderen Beinpaaren halten und die Hinterbeine zum Festhalten nutzen.

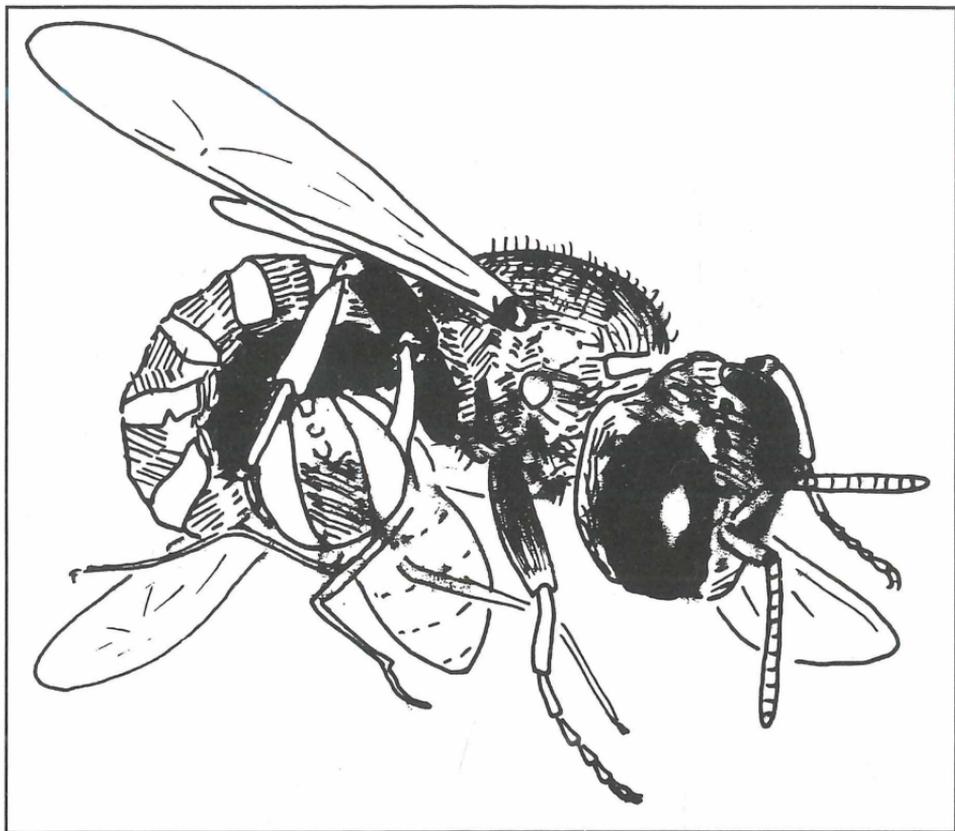


Abb. 1: Weibchen von *Ectemnius cavifrons* beim Abstechen einer Beuteschwebfliege. Beachte den um 180° verdrehten Kopf der Beute, der zwischen Hinter- und Mittelbein gehalten wird. Der Stich erfolgt in die rechte Thoraxseite der Fliege. Das linke Flügelpaar der Wespe ist im Sturz auf das Blatt nach vorne umgebogen (es handelt sich dabei nicht um einen Fliegenflügel). Gezeichnet nach einem Foto.

Nachdem die eher schwache und aussichtslose Gegenwehr der Fliege erlahmt ist, wird diese bauchab und kopfvoran unter dem Bauch der Wespe verstaut, ein bißchen nach hinten versetzt, so dass die Beute ein wenig nach hinten über das Abdomenende der Wespe herausragt. Die Beute wird zum Transport mit den Mitteltarsen im Nacken gehalten. Während des Fluges stabilisieren die Hinterbeine die Beute und verhindern so deren Pendeln. Die freien Vorderbeine erleichtern bzw. ermöglichen erst die Landung an der Nestöffnung, die oft in einer mehr oder weniger senkrechten Holzoberfläche liegt. Vor der Nestöffnung schwebend ergreift die Wespe die Schwelle mit den Vordertarsen, landet senkrecht unter der Nestöffnung und kriecht rasch ein, die Beute mit sich ziehend.

## Verhalten der Männchen von *E. cavifrons*

Die Männchen von *E. cavifrons* sind untertags überwiegend mit drei Hauptaktivitäten beschäftigt. Sie sitzen auf Blättern (die evtl. duftmarkiert wurden; am 09.06.2001 konnte das Markierungsverhalten eines *Ectemnius cavifrons*-Männchens beobachtet werden. Es landete auf Blättern von Sträuchern und Stauden in 1-1,5 m Höhe, lief zwei, drei Schritte mit schleifendem Abdomen und flog dann zum nächsten Platz, wo es den Vorgang wiederholte.) und warten auf begattungswillige Weibchen, sie patrouillieren fliegend ihnen bekannte sowie potentielle Nistplätze auf der Suche nach Weibchen und sie inspizieren abends ausdauernd potentielle Schlafplätze.

Das Blattsitzen beobachtete ich überwiegend in den späteren Morgenstunden und nur auf besonnten Blättern in weniger als 10 m Distanz zum nächsten Nistplatz und in 0,5-3 m Höhe. Die Männchen sitzen eine Weile still, anscheinend sonnend, ändern dann ihre Position oder laufen bzw. fliegen zu einem benachbarten Blatt, auf dem sich das Blattsitzen wiederholt.. Möglicherweise gibt es bei der Art ein (verglichen mit Philanthinae) unauffälliges Duftmarkieren der Blätter, da auf einem solchen Blatt die einzige beobachtete (und fotografierte Kopulation stattfand (s.u.).

Die wärmeren Tagesstunden verbrachten die Männchen mit Patrouilleflügen an Nistplätzen der Art. Diese Flüge sind vermutlich in sich geschlossene Parcours, die auch Nistplätze auf Nachbargrundstücken einschlossen, die mir nicht zugänglich waren. Die Männchen kehrten in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen aus stets derselben Richtung zurück. Darin besteht eine Ähnlichkeit zu den Parcours von *Anthophora plumipes*-Männchen (Hym., Apidae).

Abends inspizierten die Männchen (und seltener, wohl frisch geschlüpfte, noch nestlose Weibchen) Löcher von 5-7 mm Durchmesser in Hartholz-Nisthilfen, die ich für andere Hautflüglerarten (z.B. *Osmia rufa*, Hym., Megachilidae) aufgehängt hatte. Diese Holzstücke sind so hart und trocken, dass sie als Nistplatz für *E. cavifrons* ungeeignet sind. Die Untersuchung dieser Löcher erfolgt von außen und mit größter Vorsicht, wahrscheinlich um Spinnenangriffe auszuschließen. Zunächst unter der Öffnung sitzend und die Fühler in Richtung Öffnung streckend, kriecht die Wespe nun vorwärts in den Gang ein, um kurz darauf (rückwärts) wieder zu erscheinen, vor der Öffnung zu wenden und rückwärts einzukriechen. Dort bleibt das Männchen über Nacht. BRECHTEL (1986) beobachtete häufig übernachtende *Ectemnius*-Männchen (*E. cavifrons* u.a.) in seinen Acrylglas-Niströhren.

## 6. Paarungsverhalten bei *Ectemnius cavifrons*

### 6.1. Präkopula

Ein begattungswilliges Weibchen landet auf einem besonnten (duftmarkierten?) Blatt. Ein Männchen erscheint und landet auf dem Rücken des Weibchens. Dabei umgreift es deren Flügelbasen mit der aus Mittelfemora und -tibien gebildeten "Zange" (crabronidentypisch, vgl. JACOBI 2001 und BLÖSCH 2000 bzgl. *Lestica*-Arten). Sind die Flügel des Weibchens geschlossen, hält das Männchen seinen Hinterleib waagrecht gestreckt und die Hinterbeine im Femur-Tibiagelenk stark gebeugt, so dass seine Hintertarsen

die Flügel des Weibchens nicht berühren (Beschädigungsgefahr!). Die Vorderbeine werden mit den Tarsen entlang des Innenrandes der weiblichen Komplexaugen aufgelegt. Auch das ist bei Crabroniden verbreitet.

## 6.2. Kopula i.e.S.

Öffnet das Weibchen seine Flügel (in Pfeilstellung) streckt das Männchen sein Abdomen teleskopisch und evertiert sein Genital. Das Weibchen hebt nun (entgegenkommend) sein Abdomen an und der Genitalkontakt wird hergestellt. Hier wird im Hinblick auf das Prokrustesdilemma (s.u.) deutlich, dass das Weibchen durch sein Verhalten (hier: Flügelöffnen und Anheben des Abdomens) die Begattung nicht nur zulässt, sondern erst ermöglicht. Der Kontakt der Geschlechtsorgane wird etwas seitlich (im beobachteten Falle von rechts) und etwas von unten hergestellt. Der sehr dünne Stachel des Weibchens wird unterhalb ihres Pygidiums sichtbar (Abb. 2). Nun schwirrt

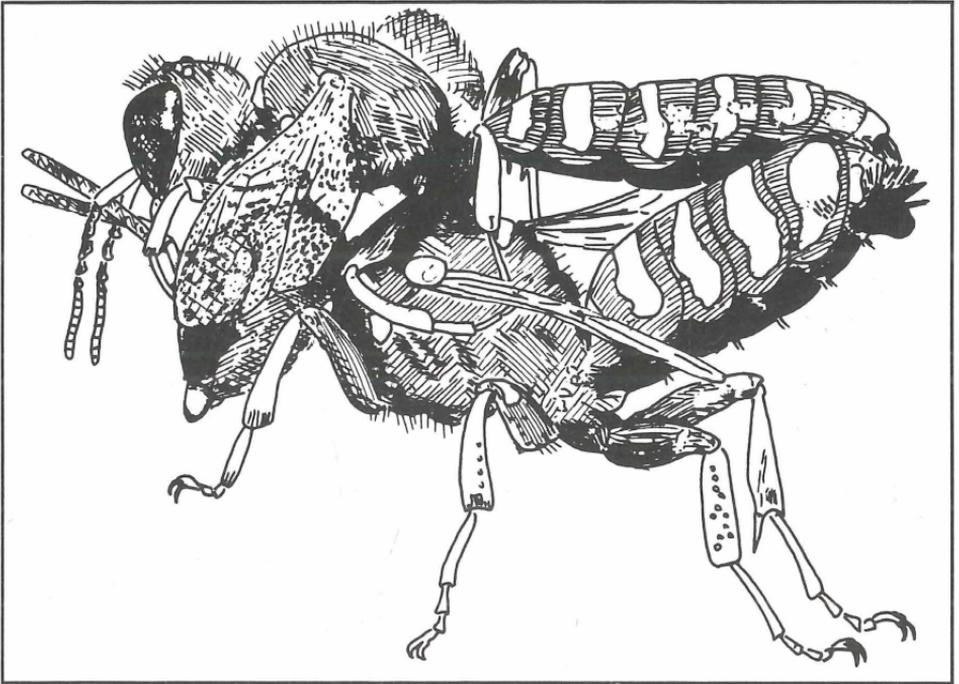


Abb. 2: Eukopula von *Ectemnius cavifrons*. Beachte beim Männchen die besonders gestalteten, abwärts gestreckten Fühler, die die des Weibchens umgreifen, die auf die Komplexaugen des Weibchens aufgesetzten Vordertarsen sowie den die weibliche Flügelbasis umfassenden Griff der Mittel- und Hinterbeine, der genügend Spielraum für Flugbewegungen lässt. Die Flügel des Männchens sind seitlich ausgebreitet und etwas abwärts geschlagen. Das männliche Abdomen ist stark teleskopisch gestreckt. Das Weibchen hat sein Abdomen empor gestreckt um den Kontakt zu ermöglichen, der hier von der rechten Seite erfolgt. Gezeichnet nach einem Foto.

das Männchen für kurze Zeit mit den Flügeln (Flügelschwirrphase sensu BLÖSCH 2000 bei *Lestica*). Vielleicht hat die Betätigung der Flugmuskeln in dieser Phase auch etwas mit der Druckerzeugung in der Hämolymphe zur Abdomenstreckung und Eversion des Genitals zu tun. Die Mandibeln des Männchens sind in dieser Phase geöffnet, die langen Taster in Kontakt mit der Stirn des Weibchens und die Vordertarsen weiterhin in Kontakt mit dem Innenrand der weiblichen Komplexaugen. Nun treten auch die besonders gestalteten Fühlergeißeln des Männchens in Funktion. Während des eigentlichen Aktes werden die männlichen Fühler parallel steil nach unten geschlagen und nehmen die vorgereckten weiblichen Antennen in ihre Mitte. Dabei ergreifen die proximalen der untergattungstypischen halbkreisförmigen Aussparungen auf den Unterseiten der männlichen Fühlergeißeln (Glieder 3-6) die weiblichen Fühler an der Gelenkstelle zwischen Pedicellus und Flagellum. Hierbei wird höchstwahrscheinlich das letzte und spezifischste Partnererkennungssignal übertragen, denn bei den vier heimischen *Clytochrysus*-Arten unterscheiden sich diese Strukturen artspezifisch (Bestimmungsmerkmal). Nach wenigen Sekunden wird der Kontakt der Geschlechtsorgane beendet.

### 6.3. Postkopula

Das Männchen führt mit seinem Abdomen laterale Streichbewegungen über das noch erhobene Abdomen des Weibchens aus. Die beiden Antennenpaare sind in heftiger Bewegung. Auch hier konnte Flügelschwirren des Männchens beobachtet werden. Danach schlossen beide Partner die Flügel über ihrem Abdomen, ansonsten ähnelt die nun eingenommene Stellung der Präkopula. Der Längenunterschiede der Partner (und damit das Prokrustes-Dilemma), ist nun wieder deutlich sichtbar. Das Abdomenende des Männchens reicht in dieser Position nicht annähernd an das des Weibchens heran. In dieser Stellung krabbeln die Tiere umher, auch wechselte das beobachtete Paar mehrfach fliegend seinen Sitzplatz.

### 7. Schlußbetrachtung zum Prokrustesdilemma

Die Tatsache, dass durch zurückhaltende materielle Investition der Aculeaten-Weibchen in ihre männlichen Nachkommen bei den weitaus meisten Arten die Männchen durchschnittlich kleiner (schlanker, leichter: kürzer) sind als ein mittelgroßes Weibchen (siehe JACOBI 2000) gilt auch für *Ectemnius cavifrons*. An dem oben geschilderten Ablauf der Kopulation wird deutlich, dass die Weibchen hierdurch Einfluß nehmen auf die Paarungsstrategie der Männchen. Einem größeren Männchen kann eine Begattung kaum verwehrt werden. Ein gutes Beispiel dafür ist *Anthidium manicatum* (Hym., Megachilidae). Hier sind die Männchen im Durchschnitt beträchtlich größer als die Weibchen. Die Flügel der Weibchen sind ständig in der begattungsfreundlichen Pfeilstellung und die Weibchen müssen beim Blütenbesuch ständig Kopulationen wenig zartfühlender Männchen über sich ergehen lassen (Überfallkopulation, s. JACOBI 1997). Sie haben so keine vom Brutfutterangebot unabhängige Möglichkeit der Partnerselektion. Anders bei dem bei *Ectemnius cavifrons* vorliegenden Typ der Rendezvouskopulation. Wie oben schon angedeutet, ermöglicht die geringere Länge der

männlichen Partner dem Weibchen zu selektieren. Die geschlossenen Flügel werden dabei als Schutzschild verwendet. Jedes Männchen, das bei einer erzwungenen Kopulation die Flügel seiner Partnerin beschädigte, erlitt ja selbst Fitnesseinbußen. Die Wichtigkeit der Signalübertragung auf Fühler und Augen des Weibchens (s.o) erlaubt den Männchen bei dieser Art nicht, zur Kopulation nach hinten zu rutschen. Am 20.06.2001 beobachtete ich eine weitere Kopulation von *Ectemnius cavifrons*, die in vielen Aufnahmen von der Präkopula an dokumentiert werden konnte. Im Unterschied zu der ersten Beobachtung hob sich das Männchen nach Herstellung des Genitalkontakts nach rückwärts vom Rücken des Weibchens. Es stand dabei auf den beiden hinteren Beinpaaren etwa in der Haltung einer säurespritzenden Ameise und berührte das Weibchen sonst nirgends. Die Vorderbeine waren angewinkelt und ohne Blattkontakt. Die Eukopula dauert diesmal fast 20 min, wobei das Paar in der Tandemstellung mehrfach fliegend den Sitzplatz wechselte. Das Weibchen hielt während des Sitzens die Flügel geschlossen. Zudem ist der Crabronidengriff mit den Mittelbeinen um die Flügelbasen des Weibchens zum Erhalt der Fluchtüchtigkeit während der Kopulation i.w.S. ebenfalls nicht aufhebbar. Die Weibchen "machen" ihre Männchen also klein, fixieren sie an zwei Punkten und behalten sich die "Entscheidung" über eine Insemination vor!

## 8. Literatur

- BLÖSCH, M. (2000): Die Grabwespen Deutschlands. Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. Tierwelt Deutschlands (Begr. v. Fr. Dahl), Teil 71. - Goecke & Evers, Keltern.
- HAMM, A.H. & O.W. Richards (1926): The Biology of the British Crabronidae. - Trans. Roy. Ent. Soc. London **74**: 297-331.
- JACOBI, B. (1996): Der Beutefang zweier *Cerceris*-Arten (Hym., Sphec., Philanthinae). - Verh. Westd. Entom. Tag **1995**: 219-226.
- JACOBI, B. (1997): Beinarbeit statt Fühlerspiel - Beobachtungen und Gedanken zur Kopulation der Pelzbienen. - *Bembix* **9**: 22-24.
- JACOBI, B. (2001): Paarungsverhalten und Anatomie von *Lestica*-Arten (Hym., Sphec., Crabroninae). - Verh. Westd. Entom. Tag 1999: (im Druck).
- WARBURTON, C. (1919): Notes on the solitary wasp *Crabro cephalotes*. - Proc. Cambridge Philos. Soc. **19**: 296-299.

Bernhard Jacobi  
Dieckerstr. 26  
D 46047 Oberhausen

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

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

Artikel/Article: [Beutefang und Paarungsverhalten bei \*Ectemnius \(Clytochrysus\) cavifrons\* \(Thomson, 1870\) \(Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae\) 81-88](#)