

Verhaltensbiologie

5. Experimente zur Brutfürsorge der Sandwespe

5.1. Ergebnisse der Experimente

1941 führte G.P. BAERENDS¹ gezielte Experimente an der Art *Ammophila pubescens* durch. Um den Inhalt der Kammer untersuchen zu können, vergrub er eine Gipssäule (7,5 cm hoch, 5 cm im Ø) als künstliches Nest. In die Säule bohrte er eine Kammer. In Höhe der Kammer schnitt er die Säule durch. Den oberen Teil konnte er an einem Draht herausziehen, so dass er in die Kammer hineinschauen konnte. Über mehrere Jahre beobachtete er 1250 Stunden lang ca. 120 Wespen mit 400 Nestern. Durch gezielte Veränderungen der Gegebenheiten versuchte er die dem Verhalten zu Grunde liegenden Mechanismen zu ergründen. Dabei machte er folgende Beobachtungen:

- E1. Werden zusätzliche Raupen in das Nest gelegt, schafft die Wespe kein weiteres Futter herbei.
- E2. Die Entfernung der Raupen führt zu einem gesteigerten Beuteeintrag.
- E3. Das Verhalten ändert sich bei a. und b. aber nur, wenn die Raupenzahl vor der Inspektion des Nestes verändert wird. Eine Veränderung nach der Inspektion hat keinen Einfluss auf das Verhalten der Wespe.
- E4. Die Wespe inspiziert am Morgen jeden Tages alle Nester, die noch nicht vollständig geschlossen sind. Entscheidend für ihre Handlungen des ganzen Tages ist der Zustand der Nester während dieser ersten Inspektion. Die Wespe behält diese Informationen bis zu 15 h!
- E5. Ein Austausch der Larve gegen eine Puppe lässt die Wespe das Nest fest verschließen und nicht wieder besuchen.
- E6. Ersetzt man das Ei durch eine Larve oder umgekehrt die Larve durch ein Ei, dann richtet sich der Futtereintrag in seiner Menge nach dem jeweiligen Entwicklungszustand.
- E7. Wird eine herbeigeschleppte Raupe entfernt, während die Wespe das Nest inspiziert, dann wird die Larve gesucht, wieder neben dem Eingang abgelegt und das Nest erneut inspiziert. Erst nach 30-40 derart gestörten Abläufen zieht sie die Beute direkt in das Nest, ohne es zuvor zu kontrollieren.
- E8. Nach einer Entfernung der Wespenlarve bringt die Wespe keine weitere Beute mehr in das Nest.
- E9. Sandgefüllte Blechdosen werden als Nestbaustelle angenommen und können leicht weggetragen werden; die Wespen suchen danach ihr Nest an der alten Stelle.
- E10. Die Tiere werden irreführt, wenn Geländemarkierungen (z.B. kleine Bäume) versetzt werden.

¹ Gerardus Pieter Baerends (1916 - 1999), niederländischer Verhaltensforscher; Schüler Niko Tinbergens und wie dieser den Feldstudien verpflichtet, jedoch mit deutlichem ökologischem Charakter.

5.2. Deutung der Ergebnisse

Die Ergebnisse können aus der Sicht des Modells gedeutet werden:

a. Schlüsselreize:

- E1, E2: „Leeres Nest“ ist Schlüsselreiz für „Beuteeintrag“; entsprechend:
- E6, E8: „Ei“ bzw. „Larve“ sind Schlüsselreize für „(gesteigerten) Beuteeintrag“;
- E5: „Puppe“ ist Schlüsselreiz für „Nest verschließen“;
- E7: „Beute am Nest“ löst „Inspektion“ aus.

b. Antrieb:

- E1, E2: Die Menge der im Nest vorhandenen Beutetiere wirkt auf den Antrieb zum Beuteeintrag, je geringer der Nahrungsvorrat ist, um so mehr wird der Beuteeintrag gesteigert (Anpassung der Nahrungsmenge an den Entwicklungsfortschritt der Larve)
- E7: Mehrfache Auslösung einer Handlung (Inspektion) verringert ihren Antrieb, so dass sie trotz vorhandenem Schlüsselreiz nicht mehr ausgelöst werden kann. Der Antrieb ist handlungsspezifisch erloschen, andere Verhaltensweisen bleiben auslösbar, es liegt keine physische Erschöpfung vor.

c. Fehlende Erfolgskontrolle:

- E3, E4: Das durch Schlüsselreiz „leeres Nest“ ausgelöste Verhalten (Beuteeintrag) läuft ohne Kontrolle des „Sinns“ der Handlung ab.

d. Verknüpfung von erlernten Elementen mit angeborenen Bewegungsabläufen:

- E3, E4: Der Zustand der (bis zu neun!) Nester wird jeden Morgen erlernt;
- E9, E10: Das Tier vermag den Ort seiner Nester über Geländemarkierungen zu lernen.

6. Instinkthierarchie

6.1. Beobachtungen zur Reihenfolge der Einzelhandlungen

a. Die Gesamthandlung ist streng vierstufig geordnet:

- Stufe 1: Nestbau.
- Stufe 2: Eintragen der ersten Raupe, Eiablage, provisorischer Verschluss.
- Stufe 3: Eintragen weiterer (weniger) Raupen.
- Stufe 4: Eintragen mehrerer Raupen, endgültiger Verschluss.

b. Jede Stufe ist durch eine bestimmte Situation gekennzeichnet, die die Wespe bei ihrer Inspektion feststellt:

- Stufe 1: noch kein Nest vorhanden.
- Stufe 2: Nest leer.
- Stufe 3: Nest mit Raupe und Junglarve.
- Stufe 4: Nest mit Altlarve.

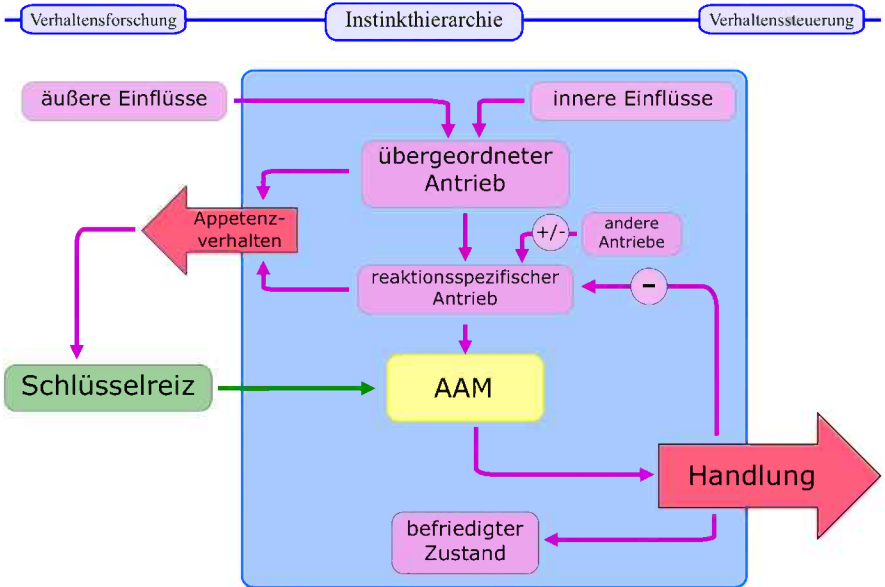
6.2. Modell „Instinkthierarchie“

Für die Einhaltung der richtigen Reihenfolge können mehrere Antriebe (Handlungsbereitschaften, Motivationen) angenommen werden, die jeweils durch den „Erfolg“ der vorhergehenden aktiviert werden.

Dabei ist „Erfolg“ nicht im Sinn eines bewusst wahrgenommenen Handlungsergebnisses zu verstehen, sondern als eines Ergebnisses der Handlung, das durch einen Schlüsselreiz erkannt wird.

Die Antriebe sind dadurch hierarchisch geordnet, für den gesamten Verhaltenskomplex der Brutfürsorge wird ein übergeordneter Antrieb angenommen, der die Handlungskette startet und die Antriebe für die weiteren Einzelhandlungen aktiviert.

Im Sinne einer negativen Rückkopplung deaktiviert der Abschluss einer Handlungsstufe ihren Antrieb, sie wird als „erledigt“ betrachtet. Als biologischer Sinn liegt dieser Vorstellung die Zielsetzung zu Grunde, dass einzelne Elemente eines zusammengehörigen Handlungskomplexes für sich allein keinen arterhaltenden Sinn haben. Es sollte daher sicher gestellt werden, dass sie nur an einer bestimmten Stelle des Gesamtablaufes auslösbar sind. Die grundsätzlichen Zusammenhänge sind im folgenden Schema dargestellt:



www.die-reise-maus.de

In Anwendung auf die Brutfürsorge der Sandwespe lassen sich die Handlungen folgendermaßen deuten:

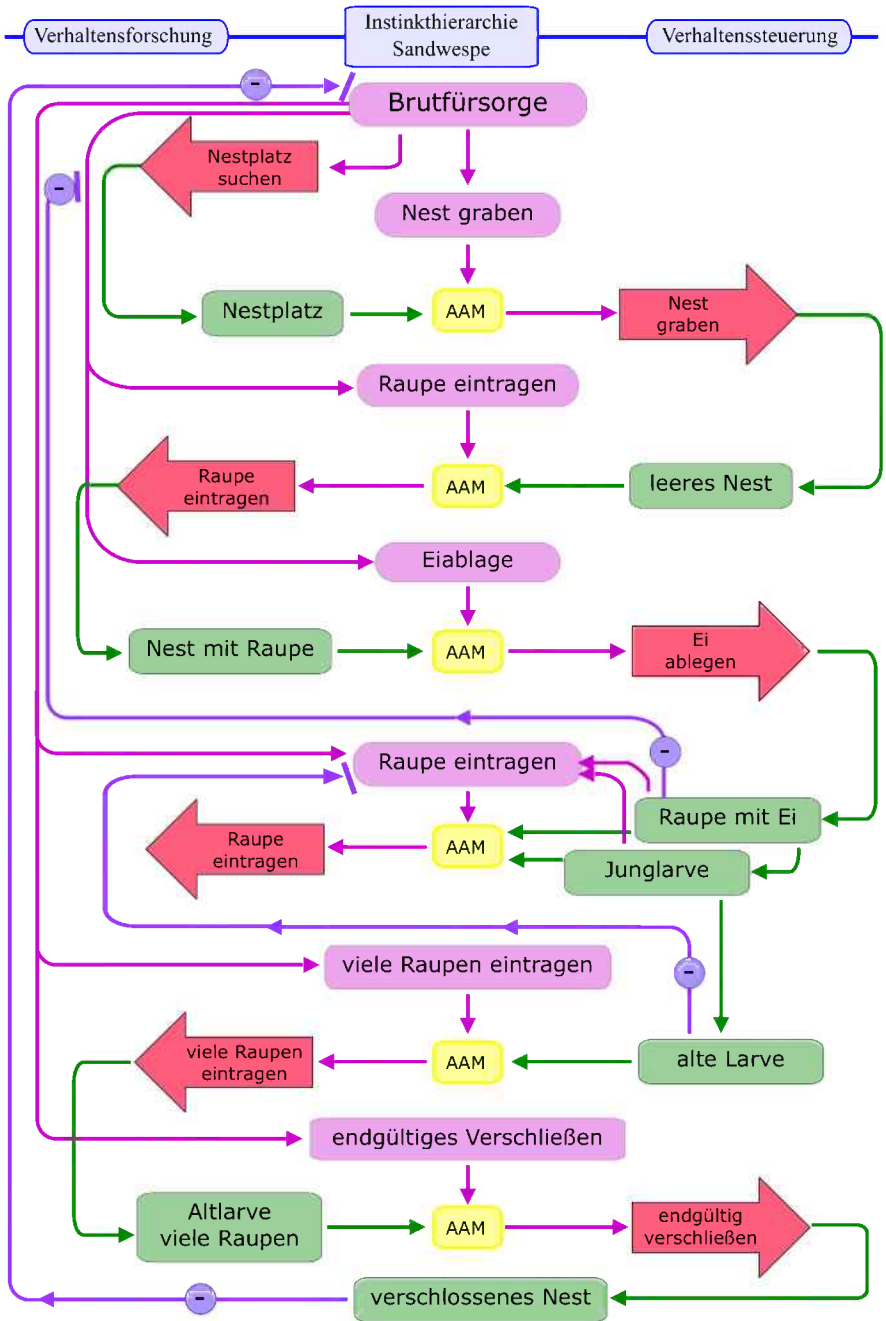
- Für Stufe 1 und 2: Antrieb zur Eiablage und übergeordneter Antrieb für die folgenden Handlungen.
- Für Stufe 1: Antrieb zum Nestbau, erfolgreicher Abschluss („leeres Nest vorhanden“) aktiviert „Beutefang“ und „Raupeneintragen“.
- Für Stufe 2: Antrieb zu „Beutefang“, „Raupeneintragen“ und „Eiablage“. Abschluss („Larve mit Ei“) lässt Antrieb zur Eiablage erlöschen und aktiviert Antrieb für Stufe 3.
- Für Stufe 3: Antrieb zu „Raupeneintragen“ wird durch Anblick der jungen Larve aufrecht erhalten. Abschluss („Altlarve“) steigert Bereitschaft zum Beutefang und aktiviert endgültiges Verschließen.
- Für Stufe 4: Antrieb für gesteigertes Raupeneintragen und endgültigen Nestverschluss. Abschluss („Altlarve mit vielen Larven, fest verschlossenes Nest“) lässt Antrieb zur weiteren Versorgung dieses Nestes erlöschen. Der Anblick einer Larve, die sich zu verpuppen beginnt oder eines fertigen Kokons blockiert den Antrieb zum Raupeneintragen und lässt nur die Handlungsbereitschaft zum endgültigen Verschließen des Nestes wirksam werden.

Jede Stufe kann wiederum in untergeordnete Antriebe aufgeteilt werden, z.B. für das Raupeneintragen:

Raupe suchen (Appetenz), Raupe töten, zum Nest tragen, vor dem Nest ablegen, Nest öffnen und inspizieren, Raupe ins Nest ziehen, Nest provisorisch verschließen.

Dieses einfache Schema muss aber durch die Tatsache ergänzt werden, dass der Grundantrieb zum Nestbau bzw. zur Eiablage bezüglich weiterer Nester aktiv bleibt und für jedes Nest die Stimmungshierarchie getrennt „verwaltet“ wird.

Die folgende Grafik stellt die Abfolge der Einzelhandlungen in ihren modellhaften Zusammenhängen dar.



www.die-reise-maus.de