

WEITERE BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE NAHRUNG VON VESPIDEN-LARVEN

von

J. O. HÜSING

Institut für Landwirtschaftl. Zoologie der Universität Halle (Deutschland).

In einer kürzlich erfolgten Veröffentlichung (Hüsing, 1954) sind bereits einige Feststellungen über die Ernährung von Vespiden-Larven niedergelegt. Es handelt sich dabei um *Vespa vulgaris* L. und eine *Dolichovespula* sp., deren Larven auf sehr verschiedenartige Weise ernährt befunden wurden.

Während in früheren Arbeiten eine Klärung der Larvenernährung bei der genannten Familie nur auf dem Wege der Beobachtung futtertragender Arbeiterinnen versucht wurde, konnte jetzt an histologischem Material eine eingehendere Beurteilung stattfinden. Dabei war es möglich, über Menge, Art und Verdauungszustand der aufgenommenen Nahrung gewisse Vorstellungen zu erlangen. Aus der Gesamtheit der vorliegenden Beobachtungen ist hinsichtlich der Ernährung der verschiedenen Altersstufen und auch der Geschlechtstypen ein klareres Bild zu geben als allein auf Grund der Rückschlüsse, die vom fütternden Tier aus zu ziehen wären. Auch gestatten die Chitinreste bis zu einem gewissen Grade ein Urteil über die Zugehörigkeit der Nahrungstiere, natürlich nicht in dem Umfange, wie die betr. Feststellungen an den Beutestücken der Arbeiterinnen getroffen werden können.

Bei den beiden oben genannten Arten ließ sich zunächst eine sehr stark ausgeprägte Spezialisierung hinsichtlich der verfütterten Beutetiere beobachten. Es ist bei der Besprechung der Ergebnisse darauf hingewiesen worden, daß von einer Verallgemeinerung der Spezialisierung noch nicht die Rede sein konnte. Es war zunächst an eine sicher vorliegende individuelle Spezialisierung gedacht. Weitere Unterlagen (Material aus verschiedenen Jahreszeiten und von den einzelnen Arten und Gattungen der *Vespidæ*) müssen zur endgültigen Klärung noch herangezogen werden.

Im Jahre 1954 konnte eine Reihe von Nestern der Arten *Vespa crabro* L., *Vespa vulgaris* L. und *Vespa germanica* F. gesammelt und die Larven der genannten Arten einer Untersuchung zugeführt werden.

Die Bemerkung von JANET (1895) über die Nahrung der Imaginalformen und der Larven bei *Vespa crabro* L., daß sich die Nahrungssubstanzen für beide Entwicklungsstufen nicht unterscheiden, kann zunächst bestätigt

werden, wenn auch mancherseits gegensätzliche Auffassungen vertreten worden sind. Es besteht natürlich für die hier wiedergegebenen Beobachtungen die Einschränkung, daß nur Larvenmaterial untersucht wurde. Man darf jedoch wohl annehmen, daß neben der Aufnahme von Pflanzensäften, gleich welcher Herkunft, die von den Arbeiterinnen eingetragenen Beutetiere auch von diesen verzehrt werden, neben der Verwertung als Larvenfutter. In Verallgemeinerung dürfte dieser Befund auch auf andere Arten übertragen werden können.

Für *Vespa crabro* L. ist vorerst die Reihe der Entwicklungsstufen noch nicht geschlossen. Bei etwa 4 mm (im Schnittpräparat) langen Larven von Arbeiterinnen ist das Darmlumen nahezu ganz mit Chitinresten erfüllt. In einem Falle erstreckt sich diese Füllung über $\frac{4}{5}$ des Lumens, so daß nur der anale Abschnitt davon frei bleibt. Dieser Befund spricht dafür,

daß Jüngstlarven mit einer Nahrung versehen werden, die, wahrscheinlich mehr oder weniger flüssig, aus Pflanzensäften oder Futtersaft besteht. Es würde dann erst mit zunehmendem Alter eine Versorgung mit fester Nahrung einsetzen. Auf diesen Umstand wird noch bei der Besprechung von *Vespa vulgaris* L. hingewiesen.

Im Hinblick darauf, daß die Kotabgabe nur einmal am Ende der larvalen Periode stattfindet, ist die mit ansteigendem Alter zunehmende Füllung mit Nahrungspartikeln (hier Chitinbruchstücken) erklärlich. Eine Beurteilung des Füllungsgrades des Darmes bei Arbeiterinnenlarven im Gegensatz zu Königinnenlarven kann daher nur auf dem Wege einer vergleichenden Betrachtung erfolgen. Unter dieser Voraussetzung ist zu sagen, daß Arbeiterinnenlarven im jugendlichen Alter die Tendenz zu einer starken Füllung des Darmes mit Chitinbruchstücken zeigen



Abb. 1. — *Vespa crabro* L. Darminhalt einer jungen Arbeiterinnenlarve. Okul. 6 ×, Obj. 24/0,42. Orig.

(Abb. 1). Die gleichen Verhältnisse liegen, natürlich in verstärktem Maße, bei adulten Larven vor.

Ein abweichendes Bild ergibt sich bei Betrachtung des Darmes von Königinnenlarven. Dort finden sich Einlagerungen von Chitin nur in

etwa mittelstarker Ausdehnung (Abb. 2). Es ist keine quantitative Auszählung der genannten Bestandteile vorgenommen worden, sondern auf Grund der vergleichswisen Betrachtung eine allgemeine Beurteilungsgrundlage gegeben. Auf dieser Basis zeigt sich zunächst, daß Königinnenlarven in geringerem Umfange mit festen Nahrungsbestandteilen ernährt werden als Arbeiterinnenlarven.

Diese unterschiedliche Fütterung kommt des weiteren dadurch zum Ausdruck, daß die Bruchstücke bei den Königinnenlarven im allgemeinen kleiner, also besser aufbereitet sind. Bei einigen Arbeiterinnenlarven sind Messungen besonders großer Chintinteile vorgenommen

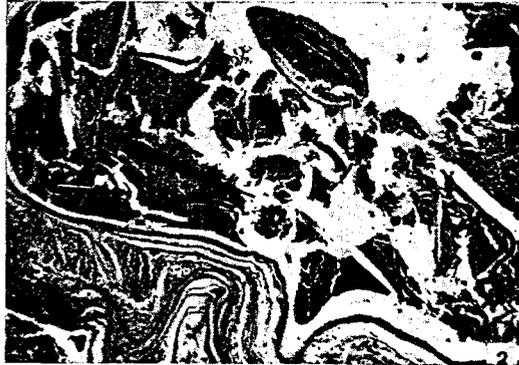


Abb. 2. — *Vespa crabo* L. Vorderer Darmabschnitt einer adulten Königinnenlarve. Okul. 6 ×, Obj. 16/0,16. Orig.

worden. Es resultieren daraus folgende Größendifferenzierungen in μ (als Beispiele) : 101×48 ; 132×70 ; 132×79 ; 154×79 ; 163×97 ; 171×48 . Einen Ausnahmefall stellt die Beobachtung eines besonders großen Bruchstückes bei einer Königinnenlarve in der Ausdehnung von $189 \times 132 \mu$ dar (Altlarve).

Als Nahrungsbestandteile konnten identifiziert werden Borsten und ganze Borstenfelder, Porenfelder, Gelenkteile, Tracheenbruchstücke, weiterhin Mandibelteile sowie Corneabereiche. Diese Befunde weisen darauf hin, daß es sich bei den Beutetieren vornehmlich um Imaginalstadien handelt.

Besonders auffallend war der Besatz an Insektenhaaren, bei denen es sich um solche von *Apis mellifica* L. handelt. Es sind also zumindest von den Insassen der beobachteten Nester häufiger Honigbienen erbeutet worden.

Bei *Vespa vulgaris* L. konnte an dem vorliegenden Larvenmaterial aller Stadien die Stufenfolge der Ernährung beobachtet werden. Zuerst finden sich naturgemäß Dotterschollen im Darm. Anschließend wird den Larven irgendwie gestaltete flüssige Nahrung zugeführt. Parallel zur Ernährung der Larven von *Apis mellifica* L. dürfte gegebenenfalls mit Futtersaft zu rechnen sein. Der Darminhalt erscheint dann flockig granuliert. Bei Larven in einer Größe von 3 mm (im Schnittpräparat) treten die ersten festen (Chitin-) Bestandteile auf. In diesem Stadium sind daher nur erst geringe Chitinmengen feststellbar, die unmittelbar hinter der Valvula cardiaca gelagert sind. Auch rund 4-4,5 mm lange Tiere zeigen eine gleiche Verteilung der Bruchstücke. Teilweise waren auch noch Chitinsplitter innerhalb der Valvula cardiaca zu finden. Man wird aus diesen Befunden

heraus nicht unmittelbar von einem Hineinstrudeln der Nahrung in den Larvenkörper sprechen können, sondern muß eine normale, mehr oder weniger langsame, Nahrungsaufnahme als gegeben betrachten. Auch bei größeren Exemplaren füllt sich das Darmlumen erst nach und nach mit festeren Bestandteilen. Abb. 3 gibt einen Ausschnitt aus dem mittleren Darmbereich einer jungen Larve. Im Bilde rechts liegt der anale Abschnitt,



Abb. 3. — *Vespa vulgaris* L. Vorderer Darmabschnitt einer jungen Königinnenlarve. Okul. 6×, Obj. 16/0,16. Orig.

in den hinein die ersten Chitinbruchstücke vorgedrungen sind.

Der Besatz an Chitin im larvalen Arbeiterinnendarm ist als stark bis sehr stark zu charakterisieren. Bei Königinnenlarven fällt auf, daß sich teilweise nur wenige Chitinstücke im Darm befinden. Der Besatz mit solchen Nahrungsteilen ist nur schwach bis mittelstark. Erst bei adulten Larven läßt sich eine mittelstarke bis starke Ansammlung beobachten. Auch hier ist die zeitliche Aueinanderfolge der Ernährungsstufen festzustellen wie bei Arbeiterinnenlarven.

Die Größe der festen Nahrungsbrocken ist bei königlichen Larven geringer als bei denen von Arbeiterinnen. Bei diesen traten Bruchstücke auf in einer Ausdehnung (in μ) von 88×88 (quadratisch); 88×61 (dreieckig); 92×40 (polymorph), wie auch

von 128×110 (polymorph) bis zu 185×70 . Im Vergleich zu *Vespa crabro* L. sind sie hier im Durchschnitt kleiner, jedoch finden sich auch vereinzelt sehr große Stücke (bis 242μ lang). Die Chitinstücke in Larven von *Vespa vulgaris* L. (Königinnen und Arbeiterinnen) erreichen bei jungen Larven nur eine geringe Größe. Die Nahrung ist also für die jugendlichen Stadien besonders aufbereitet.

Die Chitinbestandteile sind Borstenfelder, Hakenborsten, Gelenkstücke, Porenfelder, Tracheenbruchstücke, Corneateile. Es waren auch Insektenhaare, beispielsweise von *Apis mellifica* L., vorhanden. So ist also bezüglich des Charakters der Beutetiere (vornehmlich Imaginalstadien) kaum ein Unterschied gegenüber *Vespa crabro* L. gegeben. Über das Vorkommen von pflanzlichen Zellresten wird abschließend für alle beobachteten Arten zu berichten sein.

Am Beispiel von *Vespa vulgaris* L. läßt sich die Bemerkung von KIRBY und SPENCE (1843), zitiert nach DUNCAN (1939), bestätigen, daß sehr junge

Larven nur mit flüssiger Nahrung versorgt werden. Für *Vespa crabro* L. ist es nach den bisherigen Befunden zunächst wahrscheinlich, daß gleiche Verhältnisse vorliegen.

Bei der untersuchten *Dolichovespula*-Art ergaben sich völlig abweichende Befunde. Die dort auch schon bei jüngsten Larven auftretenden festen Chitinbestandteile im Darm sind evtl. so zu erklären, daß die im speziellen Beispiel eingesammelten Tiere zunächst nur von der Königin als der Nestgründerin ernährt worden waren, da noch keine Arbeiterinnen vorhanden waren.

Für *Vespa germanica* F. ist festzuhalten, daß hinsichtlich der Stärke des Besatzes mit Chitin zwischen Arbeiterinnen- und Königinnenlarven kein Unterschied besteht. Für beide Fälle gilt das Urteil mittelstark bis stark. Es treten hier häufigere pflanzliche Zellbereiche im Darmlumen auf, von pflanzenfressenden Beutetieren herkommend, sodaß die stärker mit Chitin inkrustierte Nahrung zurücktritt. Bei den Chitinteilen der Beuteobjekte handelt es sich um Borstenfelder, Porenfelder, Tracheenbruchstücke, Gelenkstücke, Insektenhaare (*Apis mellifica* L.) und Corneateile. Es ergibt sich demnach einmal gegenüber den schon wiedergegebenen Befunden bei den anderen Arten kein Unterschied und zum andern zeigt sich, daß die Nahrung wiederum hauptsächlich aus Imaginalstadien bestand.

Der Darminhalt junger Königinnenlarven besteht nur aus hyalinem, granuliertem Nahrungsbrei. Erst mit zunehmendem Alter treten Chitinbruchstücke auf. Dieser Befund gleicht sich den schon beschriebenen Gegebenheiten an, so daß zunächst der bei *Dolichovespula* sp. als gesondert zu betrachten ist, mit der oben schon dargelegten Erklärungsmöglichkeit. Zur Frage der Spezialisierung hinsichtlich der Nahrung liegt bisher eine Reihe von Befunden vor, die eine klarere Beurteilung gestatten. Die in der eingangs erwähnten Veröffentlichung (HÜSING, l. c.) gemachten Angaben beziehen sich darauf, daß z.T. zahlreiche pflanzliche Zellgewebekomplexe im Darmlumen angetroffen wurden (*Vespa vulgaris* L.) (Abb. 4), während in einem anderen Falle (*Dolichovespula* sp.) nichts derartiges aufzufinden war, sondern die betr. Larven allein mit stärker inkrustierten Beutetieren ernährt waren und dementsprechend in ihrem Darm nur Chitinbruchstücke enthielten (Abb. 5).

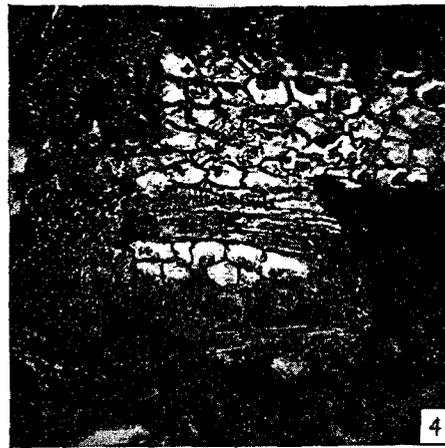


Abb. 4. — *Vespa vulgaris* L. Darminhalt einer adulten Arbeiterinnenlarve mit pflanzlichem Zellbereich. Okul. 6 ×, Obj. 24/0,42. Orig.

Gleichartige Unterschiede im Sinne einer Spezialisierung zeigen sich auch an dem jetzt vorliegenden Material. Es handelt sich jedoch nicht um eine artspezifische Spezialisierung. Diese kann sich u.U. noch, nach dem Beispiel der *Dolichovespula*-Art, an weiteren Objekten später ergeben.

Die postulierte Spezialisierung äußert sich nicht in einem entweder-oder,



Abb. 5. — *Dolichovespula* sp. Darminhalt einer jungen Arbeiterinnenlarve. Okul. 6 ×, Obj. 24/0,42, Orig.

sondern darin, daß eine Bevorzugung bestimmter Nahrungsquellen bemerkbar ist. Die Larven von *Vespa vulgaris* L. zeigten einmal, am Beispiel des Nestes von 1953, starken Besatz von pflanzlichen Bestandteilen im Darm. 1954 traten nur ausnahmsweise solche Darmeinschlüsse auf. Die Larven des Nestes von *Vespa germanica* F. (aus 1954) waren durchweg, abgesehen von sehr wenigen Ausnahmen, mit herbivoren Beutetieren ernährt. Ein jahreszeitlich bedingter Hinweis ist hier nicht gegeben, da die Larven von *Vespa vulgaris* L. (22. 8. erbeutet) zur gleichen Zeit aufgewachsen waren wie die von *Vespa germanica* F. (20. 8. 54).

Bei *Vespa crabro* L. hatten nur ausnahmsweise Arbeiterinnenlarven geringe pflanzliche Zellkomplexe in ihrem Darm, einmal eine junge und zum andern eine adulte Larve. Beide Tiere stammten aus einem am 8. 9. 54

gefundenen Nest. In diesem und auch einem am 16. 10. eingetragenen Nestbau enthielten die Larvendärme nur chitinige Bestandteile.

Es liegt demnach offensichtlich eine Spezialisierung bezüglich der Nahrung vor, die zunächst als individuell zu bezeichnen ist, und zwar in dem Sinne, daß bestimmte Völker der einzelnen Arten schwächer chitinisierte herbivore Beutetiere bevorzugen. Daß evtl. auch eine artspezifische Spezialisierung vorliegen könnte, ist nicht von der Hand zu weisen, wie die Untersuchungen von Wasmann (1923) über die Ernährung von Ameisenlarven gezeigt haben. Bei *Lasius* und *Tetramorium* erfolgt die Ernährung der Larven vornehmlich mit festen Beutestücken, bei *Formica* und *Polyergus* mit zerkauten Beuteklumpen. Durch neuere Untersuchungen sind diese Befunde allerdings in Zweifel gezogen.

Zusammenfassung.

1. Zur Beurteilung der Ernährung der Larven konnte Material von *Vespa crabro* L., *Vespa vulgaris* L., *Vespa germanica* F. und einer *Dolichovespula* Art herangezogen werden. Dieses Material stammt aus verschiedenen Jahren und auch z.T. aus verschiedenen Jahreszeiten.

2. Es konnte auf Grund der histologischen Unterlagen eine Differenzierung der Nahrung für die einzelnen Altersstadien der Larven und auch, bis zu einem gewissen Grade, für die verschiedenen Geschlechtstypen (zunächst Königinnen und Arbeiterinnen) festgestellt werden. Gleichzeitig waren Beobachtungen über Menge und Art der aufgenommenen Nahrung möglich.

3. Eine Spezialisierung hinsichtlich des Nahrungserwerbes ist darin gegeben, daß die Angehörigen mancher Nester bezw. Völker schwächer chitinisierte herbivore Beutetiere bevorzugen. So ist es erklärlich, daß im Darm der Larven bestimmter Nester mehr oder weniger umfangreich pflanzliche Zellgewebekomplexe auftauchen.

4. Diese Spezialisierung ist zunächst nur als individuell zu bezeichnen. Daß eine artspezifische Spezialisierung vorliegen könnte, wird vermutet auf Grund der Befunde an *Dolichovespula* sp. und im Zusammenhang mit Beobachtungen an Ameisen (WASMANN, 1923).

Summary.

In every case earlier observations on the food of *Vespidæ* larvae have been based on insects brought in as prey by the female workers. As different types of substances serve as food for Imagines and Larvae, conclusions which have been drawn from this prey brought in by the workers cannot always be considered as binding.

From histological material the speaker concludes that the food of the larvae is not the same with all wasps. In the case of *Vespa vulgaris* the contents of the larva's intestine showed a varying quantity of vegetable tissue, coming from herbivorous prey-insects. With larvae of *Dolichovespula* sp. no such constituents were found. In this case it can only be a question of specialisation with regard to the acquisition of the prey-insects.

For *Vespa vulgaris* only a few vegetable cell constituents were identified in the larva of queens. The larva of workers contained no vegetable constituents in the intestine. The quantity of chitin remains in the intestine of the larvae was seen to increase in proportion with increasing age. With *Vespa germanica* vegetable cell-remains were established several times, and moreover remains of chitin. In the larvae of *Vespa crabro* no vegetable remains were observed. A diet predominantly of herbivorous prey-insects thus far has been established only in the case of larvae in one nest of *Vespa vulgaris*. In all other cases these types of prey-insects were not a constituent of the normal diet; traces of them were only identified in isolated cases.

More precise facts about the different stages of nourishment are contained in the paper (differentiation as to time and age of the larval diet). The results up to now can be considered preliminary.

Résumé.

Les observations antérieures concernant la nourriture des larves des *Vespidæ* s'appuyaient toujours sur l'étude des insectes capturés par les ouvrières. Mais, étant donné que des matières différentes servent de nourriture aux imagos et aux larves, on ne doit pas toujours considérer comme nécessaires les conclusions que l'on a tirées de l'étude de ces captures. En s'appuyant sur des données histologiques, le rapporteur a pu prouver que la nourriture des larves n'est pas identique chez toutes les Vespides. Le contenu intestinal de la *Vespa vulgaris* présente une quantité variable de tissu végétal provenant des insectes herbivores capturés. En revanche, on ne trouve pas d'éléments analogues chez les larves de la *Dolichovespula sp.* Il ne peut donc s'agir ici que d'une spécialisation dans la capture des animaux constituant la nourriture des larves.

Pour *Vespa vulgaris* on a trouvé des éléments végétaux cellulosiques chez une seule larve de reine et en petite quantité. L'intestin des ouvrières ne contenait aucun élément végétal. Avec le vieillissement on a constaté une augmentation de la masse des restes de chitine dans l'intestin des larves. Chez *Vespa germanica* des restes cellulosiques végétaux se trouvaient souvent mêlés à d'autres restes de chitine. Chez les larves de *Vespa crabro* on n'a observé aucun reste végétal. On n'a jusqu'alors déterminé de nette prédominance des animaux herbivores dans l'alimentation que chez les larves d'un nid de *Vespa vulgaris*. Dans tous les autres cas, ces captures d'animaux herbivores ne constituaient pas l'alimentation normale; leurs traces n'étaient, en effet, relevées qu'isolément. Le rapport apporte des détails plus précis sur les différents stades de l'alimentation (différenciation de la nourriture des larves dépendant du temps et de l'âge). Les résultats acquis jusqu'à maintenant ont un caractère purement indicatif.

LITERATUR.

1952. BRIAN (M. V.), BRIAN (A. D.). — The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli : feeding, foraging and colony development (*Transact. Royal Entom. Soc. London*, **103**, 1).
1939. DUNCAN (C. D.). — A Contribution to Biology of North American Vespine Wasps (*Stanford Univ. Publ., Univ. Ser. Biol. Sci.*, **8**, 1).
1954. HÜSING (J. O.). — Über die Larvennahrung einiger Vespiden (*Insecta, Hymenoptera*) (*Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.*, **4** [2], 331) (Dort weitere Literatur).
1895. JANET (Ch.). — Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Neuvième note. Sur *Vespa crabro* L. Histoire d'un nid depuis son origine (*Mem. Soc. Zool. France*).
1843. KIRBY (W.), SPENCE (W.). — Introduction to Entomology. 6. Aufl.
1923. WASMANN (E.). — Die Larvenernährung der Ameisen (*Mem. Pont. Acc. Rom. Lincei*, **6**, 67).