HUMMELN ALS BLÜTENBESUCHER

Von **Bruno Pittioni,**
Kgl. Naturhist. Museum, Sofia.

Einleitung

Früher einmal teilten die Botaniker die Anthophyten (Phanerogamen, Blütenpflanzen) nach der Art ihrer vorherrschenden Bestäubungsform in anemophile und zoidophile Pflanzen ein, also in wind- und tierblütige Blütenpflanzen. Später ist man von dieser Einteilungsform abgekommen, da mit Recht darauf hingewiesen wurde, dass viele anfangs tierblütige Pflanzen nach Ausbleiben einer Bestäubung — sei es nun durch Insekten oder andere Tiere, wie etwa Vögel etz. — zu windblütigen werden, d. h. der Pollen wird nunmehr durch die Luftströmungen zu den Narben benachbarter Blüten der gleichen Art hinbefördert. Es ist einleuchtend, dass dies ausnahmslos nur bei solchen Pflanzen eintreten kann, die in grosser Zahl auf verhältnismässig kleinem Raume beisammen wachsen. Unter unseren heimischen Blütenpflanzengattungen sind die Gattungen *Lathraea, Erica* und *Calluna* besonders hervorzuheben. Aus dem eben Gesagten geht daher hervor, dass die Anzahl der windblütigen Pflanzen eigentlich wesentlich grösser ist, als man gemeinhin anzunehmen gewillt wäre. Als Regel kann jedoch gesagt werden, dass mit zunehmender Differenzierung im Bau der Blütenpflanzen eine immer stärkere Abhängigkeit von den die Bestäubung vollziehenden Tieren erfolgt. So sind die Gymnospermen fast ausnahmslos Windblütler, während die bereits höher entwickelten Angiospermen bereits zu einem grossen Teil Tierblütler sind.

Weitaus die grösste Rolle unter den tierischen Bestäubern spielen die Insekten. Ja, die Palaeontologie lehrt sogar ganz eindeutig, dass zwischen dem Auftreten der Insekten und der Angiospermen ein sicherlich nicht zufälliges zeitliches Zusammentreffen besteht. Innerhalb der Insekten sind es die verschiedensten Ordnungen, die bei der Bestäubung der Blütenpflanzen eine mehr oder minder bedeutende Rolle spielen; in erster Linie sind es Vertreter der *Coleoptera, Diptera, Lepidoptera* und *Hymenoptera*, die unter den Insekten als Blütenbestäuber in Betracht kommen. In diesem Zusammenhange ist es nicht uninteressant, einen Blick auf die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der genannten Insektenordnungen und

der Gymnospermen, bzw. Angiospermen zu werfen. Die Coleopteren und die Dipteren sind die ersten der vier genannten Ordnungen; Coleopteren sind bereits aus der oberen Trias bekannt und Dipteren aus dem Lias. In jenen Erdepochen fehlten aber die Angiospermen noch vollständig; in jener Zeit waren die Coniferen die höchstentwickelten Pflanzenformen. In der Zeit des ersten Auftretens von Coleopteren und Dipteren haben wir die Blütezeit der Cycadeen und Ginkgogewächse, während etwa gleichzeitig mit den Dipteren (also etwa im Lias) die ersten Angehörigen der *Abietaceae* erscheinen. Es besteht wohl kein Zweifel, dass diese ersten Käfer- und Zweiflüglerformen jener Zeitepochen noch in sehr geringer Abhängigkeit von der damaligen Pflanzenwelt standen, d. h. die Coleopteren z. B. gehörten noch zum überwiegenden Teil der primitiveren Unterordnung der *Adephaga* an, von denen bereits eine Anzahl Vertreter der Familie der *Carabidae* aus dem oberen Trias bekannt sind, und bei den Dipteren liegen die Verhältnisse noch krasser. Von diesen sind im Mesozoicum überhaupt erst Angehörige der Unterordnungen *Orthorrapha Nematocera* und *Orthorrapha Brachycera* entwikkelt, während die eigentlichen Fliegen *(Cyclorrapha)* erst im Alttertiär auftreten. Aus dem Dogger haben wir die ersten sicheren Lepidopteren-Reste erhalten. Sie gehören bereits verhältnismässig ziemlich hoch entwickelten Formen an und erinnern in mancher Beziehung stark an die Limacodiden. Diese Limacodiden sind aber durch ihren auffallend kurzen und ursprünglichen Rüssel ausgezeichnet, sie haben es noch nicht bis zum Nektarsaugen gebracht. Es ist daher sicher, dass auch die *Palaeontinidae* (eben jene ältesten bekannten Lepidopteren) noch nicht nektarsaugend waren; es fehlte damals ja noch an nektarabscheidenden Angiospermen. Erst im Malm treten die ersten Hymenopteren auf; es sind aber noch durchwegs Angehörige der Unterordnung *Symphyta,* während erst im Eozän die ersten sicheren *Terebrantes* und auch schon die ersten Aculeaten (nämlich *Formicinae, Myrmicinae* und *Sphegidae)* auftreten. Und es ist auffallend: Auf das erste Auftreten von Hymenopteren im Malm folgt bereits in der Unterkreide das erste Auftreten von Angiospermen. Und mit dem immer stärkeren Auftreten der aculeaten Hymenopteren im Alttertiär beginnen auch die Angiospermen den Gymnospermen immer mehr den Vorrang abzulaufen und die Herrschaft im Pflanzenreiche anzutreten. Mit der Erringung dieser Herrschaft aber haben auch die für die Blütenbestäubung so ungemein wichtigen *Apidae* unter den Hymenopteren ihre höchste bisherige Entwicklung erreicht. Es muss allerdings an diesem Orte auch erwähnt werden, dass gleichzeitig mit den Apiden auch die für die Blütenbestäubung kaum weniger wichtigen Lepidopteren den Höhepunkt ihrer bisherigen Entwicklung erreicht haben.

So sehen wir ein inniges Handinhandgehen zwischen der erdgeschichtlichen Entwicklung der Angiospermen und jener Insektenordnungen, die als Bestäuber derselben eine wichtige Rolle spielen. Die einen stehen in Abhängigkeit von den anderen und so kommt es, dass im Verlaufe der Jahrtausende und Jahrhunderttausende ein derart feines Aufeinanderange wiesensein die Folge wurde, dass vielfach Pflanze und bestäubendes Insekt auf Gedeih und Verderb aufeinander angewiesen sind, und der eine Teil ohne den anderen erbarmungslos dem Untergange preisgegeben ist. Wenn auch solche extreme Endfälle in der „Anpassung" auch heute noch ziemlich selten sind — und wahrscheinlich eben wegen der vielen Zufälligkeiten, die sie gefährden können, auch immer selten bleiben werden — so sind weniger krasse Fälle solcher gegenseitiger Abhängigkeit ziemlich häufig. Sie werden im nachfolgenden einen ziemlich breiten Raum in Anspruch nehmen.

Aus dem Ebengesagten wird es jetzt nicht mehr sonderlich wundenehmen, dass es gerade die differenziertesten Vertreter der Angiospermen sind, die als Bestäuber auch wieder die differenziertesten unter den aculeaten Hymenopteren, und besonders unter den hier in erster Linie in Betracht kommenden Apiden, haben. Unter den letzteren sind es zweifellos die sozialen Apiden, die eine der höchsten Entwicklungsstufen unter den jetztlebenden Angehörigen dieser Familie erreicht haben. Innerhalb dieser sozialen Apiden wiederum sind es in vorliegender Arbeit die Hummeln, die in ihren Beziehungen zu den Angiospermen — vor allem als deren Bestäuber — hier einer Betrachtung unterzogen werden sollen.

Die für einen erfolgreichen Blütenbesuch erforderlichen morphologischen, physiologischen und biologischen Voraussetzungen seitens der Hummeln

Es sind vor allem zwei Faktorenkomplexe, die von grösster Bedeutung für die gegenseitigen Beziehungen zwischen Angiospermen und Hummeln sind. Der eine Faktorenkomplex ist von den Pflanzen, der andere aber von den diese Pflanzen besuchenden Hummeln abhängig. Wenden wir uns vorerst den Hummeln selbst zu.

Die Hummeln sind soziale Apiden, d. h. also es befinden sich auf kleinem Raume immer gleich eine ganze Anzahl von Individuen einer Art, nämlich die Insassen einunddesselben Nestes. Ob mehrere Nester der gleichen oder verschiedener Arten in nächster Nähe vorhanden sind, das hängt ausser von dem Vorhandensein der nötigen Futterpflanzen ganz besonders auch von geographischen Bedingungen ab, die uns aber hier nicht näher interessieren sollen. Diese Tatsache nun, dass bereits auf kleinem Raume eine verhältnis-

mässig grosse Anzahl von Einzelindividuen einer Hummelart Lebensmöglichkeiten finden muss, macht die Hummeln ganz besonders konkurrenzempfindlich. Es ist klar: Eine solitäre Bienenart wird immer — auch in dichtbevölkerten Gebieten — noch Lebensmöglichkeit finden, ganz besonders dann, wenn sie nicht auf ganz besondere Futterpflanzen angewiesen ist. Ein Hummelstaat wird aber immer ein nicht zu unterschätzender Faktor im Gleichgewicht zwischen Futtersuchern und Futterbietern darstellen. Es wäre naheliegend, da den Hummeln als den staatenbildenden Hymenopteren das höhere Lebenspotential zuzubilligen und anzunehmen, dass eben die Insassen eines Hummelstaates alle Futterkonkurrenten aus ihrem Lebensbereich verdrängen würden. Das wäre vielleicht so, wenn die Hummelstaaten perennierend wären. Dem ist aber bekanntlich nicht so; die Hummelkönigin, die im Frühjahr eine Kolonie gründet und in der ersten Zeit allein versorgt, hat in dieser Zeit kaum noch mit ernstlicher Konkurrenz zu rechnen. Der Hummelstaat entwickelt sich aber ziemlich langsam und in der gleichen Zeit tauchen alle die anderen Spätfrühlings- und Frühsommerapiden auf, die nun als ernsthafte Konkurrenten eine ausschlaggebende Rolle zu spielen beginnen. Ist daher die natürliche Bevölkerungsdichte in der Umgebung des heranwachsenden Hummelstaates eine sehr hohe, so wird dadurch die Entwicklung nicht etwa der übrigen Bienenarten, sondern vielmehr diejenige des Hummelstaates selbst aufs äusserste gefährdet und unter Umständen überhaupt unmöglich gemacht. Die Kolonie kümmert und — wenn sie schon nicht überhaupt infolge Aushungerns zu Grunde geht — bleibt unansehnlich und vermag es nicht, sich der Konkurrenz gegenüber durchzusetzen. Praktisch macht sich dies in der Faunenzusammensetzung dadurch bemerkbar, dass die Hummeln zahlenmässig nur geringen Anteil an ihr haben. Aus dem Gesagten geht mit genügender Deutlichkeit hervor, dass die Hummeln ausserordentlich empfindlich sind gegen jede Futterkonkurrenz seitens anderer Apiden. Eine natürliche Folge davon ist, dass wir in Gegenden mit reicher Apidenfauna die Hummeln immer nur vereinzelt in verschwindendem Prozentverhältnis antreffen werden, wenngleich klimatische und andere Faktoren sogar sehr günstig für eine reiche Hummelfauna scheinen. So ist es jedem Hummelkenner eine bekannte Tatsache, dass — obwohl eine grosse Zahl von Hummelarten als typische Steppentiere bezeichnet werden kann — dennoch in Steppen die Hummeln verhältnismässig ziemlich spärlich anzutreffen sind. Sie sind meist über weite Gebiete zerstreut, ziemlich artenreich, aber auffallend individuenarm vertreten und vermögen sich nur an vereinzelten Orten, die aus irgendwelchen Gründen für andere Apiden keine derart günstigen Lebensmöglichkeiten aufweisen, in grosser Arten- und Individuenzahl anzusammeln. Solche in die

Steppengebiete eingestreute „Hummelinseln" können dann allerdings von ungeahnter Ergiebigkeit für den Sammler und Forscher sein. Solches lokal gehäuftes Auftreten von Hummeln in ansonsten von anderen Apiden dicht bevölkerten Gebieten hat nicht selten seine Ursache im Vorhandensein ausgesprochener „Hummelpflanzen", also Pflanzenarten, deren Besuch durch andere Insekten nicht oder nur unter grossen Schwierigkeiten möglich ist, die also ihren ganzen Nektarvorrat für die Hummeln zu reservieren vermögen, die aus weiter unten zu erörternden Gründen diesen Nektar verhältnismässig leicht zu erreichen vermögen. Da diese Pflanzen zumeist auch nur durch die Hummeln erfolgreich bestäubt werden können, bilden sie eines der prächtigsten Beispiele dafür, dass eine Pflanzen- und eine Insektenart, unbekümmert um das Vorhandensein eventueller Konkurrenz, mitten in dichtest bevölkerter Umgebung dennoch Lebensmöglichkeit finden. Allerdings ist eine Störung dieses Gleichgewichtes zumeist auch für den anderen Teil von vernichtenden Folgen begleitet.

Haben wir als einen der wichtigsten Faktoren des die Hummeln betreffenden Faktorenkomplexes das örtlich gehäufte Vorkommen der Hummeln erkannt, so sind weiterhin gewisse morphologische und physiologische Eigenheiten der Hummeln nicht weniger bedeutungsvoll. Von den hier wichtigeren morphologischen Besonderheiten der Hummeln kommen vor allem drei in Frage, nämlich die Rüssellänge, die dichte Behaarung und die Körpergrösse mit dem infolgedessen ziemlich bedeutenden Körpergewicht.

Die Rüssellänge ist zwar bei den einzelnen Arten ausserordentlich verschieden, bei der Gattung *Bombus* aber im Vergleich zu den übrigen Apiden ganz besonders stark entwickelt. Es sind nur wenige paläarktische Apiden, die an absoluter Rüssellänge einen Vergleich mit den Hummeln nicht zu scheuen brauchen, und das meist nur mit kurz- oder mittellangrüsseligen Hummelarten. An erster Stelle wären diesbezüglich die Arten der Gattungen *Anthophora*, *Eucera*, *Tetralonia* und *Megachile* zu nennen. In diesem Zusammenhang scheint es mir wichtig darauf hinzuweisen, dass diese vier zuletzt genannten Apidengenera vorwiegend Steppenformen enthalten, also Arten, die gerade in Steppengebieten als sehr ernst zu nehmende Futterkonkurrenten der Hummeln in Betracht kommen. Demgegenüber fehlen Vertreter dieser Genera so gut wie völlig in höheren Gebirgslagen, worauf andernorts noch einmal zurückgekommen werden soll. Arten mit relativ sehr langem Rüssel treffen wir ferner in den Genera *Camptopoeum*, *Rhophites*, *Systropha*, *Ceratina*, *Melitturga*, *Eriades*, *Osmia*, *Trachusa*, *Anthidium*, *Nomada* und *Melecta*. Die Angehörigen dieser Genera sind aber entweder bedeutend kleiner, so dass die Rüssellänge absolut stark selbst

hinter kurzen Hummelrüsseln zurückbleibt, oder sie sind verhältnismässig selten und spielen daher als Futterkonkurrenten keine Rolle. Wie schon erwähnt, ist die Rüssellänge bei den verschiedenen Hummelarten sehr verschieden. Dies hat zur natürlichen Folge, dass manche Hummelarten vom regelrechten Blütenbesuch bei besonders tief- und engschlündigen Blüten ausgeschlossen bleiben, während andere noch ohne Schwierigkeiten zum gesuchten Nektar gelangen können. Die Langrüsseligkeit der Hummeln kommt in der Mehrzahl der Fälle bereits am äusseren Kopfbau insofern zum Ausdruck, als langrüsselige Arten auch einen mehrweniger langen Kopf, kurzrüsselige hingegen einen mehr breiten Kopf besitzen. Über die Rüssellänge der wichtigsten bulgarischen Hummelarten gibt nachfolgende Zusammenstellung genügend Aufschluss (vergl. auch Abb. 1).[1]

	Krüger	Werth	Pittioni
terrestris	12—15 mm	8—11 mm	10 mm (7·5 mm)
pratorum		9—14·5 mm	11 mm (8 mm)
agrorum	12—15 mm	12—15 mm	10 mm (9 mm)
mastrucatus		9—12·5 mm	9·5 mm (9·5 mm)
lapidarius	12—15 mm	10—14 mm	10 mm (10 mm)
hortorum	16—22 mm	14—21 mm	16·5 mm (12 mm)

Vergleichen wir die hier gefundenen Masse mit den Rüssellängen der wichtigsten Futterkonkurrenten, so sehen wir, dass den bei den Hummeln gefundenen Massen eigentlich nur dei Rüssellängen einiger *Anthophora*-Arten nahe- bzw. gleichkommen. Die Honigbiene selbst, die örtlich infolge ihres Vorkommens auch noch hoch in die Bergländer hinauf ein sehr ernsthafter Futterkonkurrent der Hummeln werden kann, bleibt mit ihren Rüsselmassen ziemlich deutlich hinter den bei den Hummel-♀♀ gefundenen zurück. Skorikov[2] hat an russischen Bienenrassen festgestellt, dass sie bei südlichen im allgemeinen grösser ist als bei nördlichen Rassen, bzw. bei Steppenrassen meist etwas kürzer als bei Waldrassen. Die grössten Rüssellängen wurden bei der mingrelischen Honigbiene aus dem Kaukasus gefunden, deren Rüssel eine mittlere Länge

[1] Da die gemessenen Längen bei verschiedenen Autoren recht verschiedene Masse erreichen, seien im nachfolgenden die Masse bei Krüger und Werth den eigenen gegenübergestellt, wobei zum Verständnis der eigenen Messungen hinzugefügt sei, dass sich die erste Zahl auf die wirksame Länge des Saugrüssels (Mentum + Glossa), die in Klammern stehende auf die Länge der äusseren Rüsselhülle, der I. Maxille (Stipes + Aussenlade), bezieht.

[2] A. Skorikov: Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Honigbienenrassen — Rep. Bur. Appl. Entomology IV/1, p. 56 (1929) Leningrad.

bis zu 7·10 mm erreicht, während die Rüssellänge der nördlichsten russischen Bienenrassen (etwa aus der Umgebung Leningrads) bloss Mittelwerte von 5·73 mm zeigt. Damit erreichen die Rüssellängen der Honigbienenrassen nur die Werte, die wir bei kurzrüsseligen Hummel-☿☿ finden. Daraus ergibt sich, dass den Honigbienen viele Blüten mit engem Schlund zu tief sind, um den Nektar erreichen zu können, und sie müssen sich diesen, falls sie auf ihn nicht verzichten können oder wollen, auf einem Umwege — soweit dies überhaupt möglich ist — aneignen, eine Methode, die wir auch bei kurzrüsseligen Hummelarten wiederholt beobachten können und die an anderem Orte gesondert zur Besprechung gelangen soll.

In diesem Zusammenhange muss ein weiterer nicht unwichtiger Umstand erwähnt werden, nämlich die Empfindlichkeit der Zunge bei den Honigsaugenden Insekten im allgemeinen, bei den Apiden und insbesondere bei den Hummeln im besonderen. Insbesondere ist es die von den Maxillen, bzw. Maxillarpalpen ungeschützte freie Spitze der Zunge, die meist ziemlich empfindlich ist und von den Bienen in der Regel sehr vorsorglich behandelt wird. Der eigentliche Saugapparat wird hier bekanntlich durch die inneren Kauladen des 3. Kieferpaares (2. Maxillen), die zu einem langen, biegsamen und mit allerlei Tastorganen versehenen schlauchartigen Schöpfrüssel verwachsen sind, gebildet, der von den scheideartig entwickelten 1. Maxillen und den Tastern der 2. Maxillen geschützt wird (vergl. Abb. 1). Dieser Schöpfrüssel (Zunge) selbst ist besonders am Ende reichlich mit Sinneshärchen besetzt, ebenso wie auch die Spitzen der Maxillartaster. Nur die ersten Maxillen sind ziemlich unempfindlich und dienen zum Wegbahnen durch die oft dichte Behaarung und Beborstung

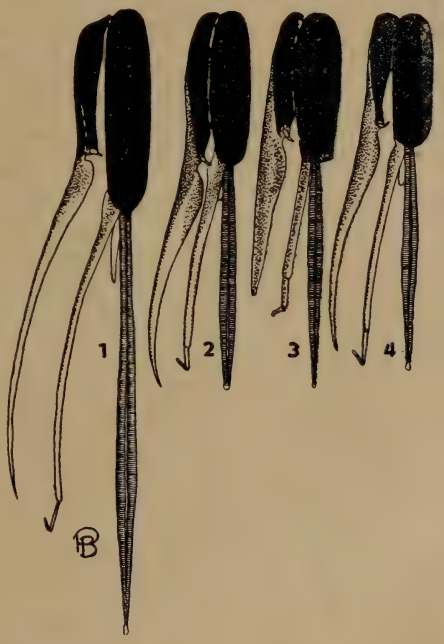


Abb. 1. Rechte Hälfte des Saugrüssels von *Bombus hortorum* (1), *B. lapidarius* (2), *B. lucorum* (3) und *B. mastrucatus* (4). (Die am stärksten chitinisierten Teile sind schwarz, die weniger chitinisierten punktiert und die am schwächsten chitinisierten weiss dargestellt).

des Blütenschlundes. Diese 1. Maxillen schützen aber nicht den ganzen so sehr empfindlichen Saugapparat, und so kommt es, dass alle Bienenarten, also auch die Hummeln, sehr ängstlich darauf bedacht sind, mit dieser empfindlichen Rüsselspitze allen steiferen Haaren, Borsten oder gar Dornen sorgsamst auszuweichen. Diese Tatsache wird uns des öfteren als wichtiges Moment bei der Blütenwahl, bzw. innerhalb der eigentlichen Blüte bei der Wahl des Weges, den der Saugrüssel nimmt, beschäftigen. Der Umstand aber, dass die Hummeln zu jenen paläarktischen Apiden gehören, die die längsten Saugrüssel besitzen, hat noch eine weitere sehr wesentliche Folge. Infolge der Länge des gesamten Rüssels sind auch die 1. Maxillen, die ja einen bedeutenden Teil des Saugapparates hüllenartig umgeben, stark verlängert. Diese Maxillen sind ziemlich steif und fest und nur an ihrer Basis gelenkartig knickbar, um den Rüssel im Ruhezustand, eng an die Kopfunterseite gepresst, einschlagen zu können. Sie sind aber infolge ihrer Steifheit ein fast unüberwindbares Hindernis in solchen Fällen, wo es sich darum handeln könnte, den Blütennektar aus einer Entfernung aufzulecken, die geringer ist als die Länge dieser ersten Maxillen. Auch dieser Umstand spielt eine hervorragende Rolle bei der Auswahl jener Blüten, die von den Hummelarten besucht werden. Dieses Moment hat Werth[1] augenscheinlich übersehen, da er auf Seite 545 wörtlich schreibt: „Ist ein überlanger Rüssel aber niemals ein Behinderungsgrund zur Honiggewinnung, so kann..."

Die dichte Behaarung der Hummeln spielt im Zusammenhang mit ihrem Blütenbesuch eine zweifache Rolle: Erstens als Schutz der Hummeln vor Benetzung und zweitens als wichtigster Helfer bei der Bestäubung der besuchten Pflanzen. Eine Durchnässung des Hummelpelzes kann nämlich auch bei schönstem Wetter sehr leicht dadurch erfolgen, dass die Tiere sich in enge Blütenöffnungen oder in dichte Infloreszenzen eindrängen müssen, die oft noch vom Morgentau triefendnass sind. In solchen Fällen ist die dichte Behaarung der Hummeln ein recht wirksamer Faktor, der vor allzu starker Benetzung schützt, die ja auf verschiedenste Weise recht schädigend sein kann. Ganz abgesehen davon, dass bei starker Benetzung infolge der hohen Gewichtszunahme die Flugfähigkeit ganz ausserordentlich vermindert werden kann, kann auch die durch die Verdunstung der im Pelz befindlichen Nässe entstehende Verdunstungskälte unter Umständen verhängnisvoll werden, da wir es bei den Hummeln ja mit wechselwarmen Tieren zu tun haben, die zwar imstande sind, ihre Körpertemperatur durch intensive Bewegung (Flug) wesentlich über die

[1] E. Werth: Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen — Ber. Dtsch. Bot. Ges. LVIII (1941), p. 527—546.

Temperatur der Umgebung zu erhöhen, die aber gerade bei starker Benetzung und die dadurch verminderte oder völlig aufgehobene Flugfähigkeit ausserstande sind, den durch die Verdunstungskälte bedingten Wärmeverlust aufzuheben, was gelegentlich auch ihren Tod zur Folge haben kann. Aber selbst wenn die Flugfähigkeit so weit erhalten bliebe, dass die Tiere noch ihr Nest wieder erreichen können, dann würde diese ins Nest gebrachte Feuchtigkeit die Luftfeuchtigkeit im Nestinneren derart stark steigern, dass dies für das Gedeihen der Kolonie äusserst schädlich werden könnte, insbesondere dadurch, dass ein Überhandnehmen der in den Hummelnestern ohnedies fast nicht zu unterdrückenden Schimmelbildung die Folge wäre.

Ausser als Feuchtigkeitsschutz wird die Behaarung der Hummeln aber auch sehr wichtig bei der Bestäubung der von ihnen besuchten Pflanzen. Die Haare, aus denen sich das Haarkleid der Hummeln zusammensetzt und die in demselben zahlenmässig eine vorherrschende Rolle spielen, können im wesentlichen in zwei Hauptkategorien eingeteilt werden, nämlich in ausgesprochen langgefiederte etwas kürzere Haare und in kurz- bis mittellangfiederige etwas längere Haare[1]. Die Verteilung dieser Haare auf den einzelnen Körperabschnitten ist nicht uninteressant. Es zeigt sich nämlich, dass auf Kopf und Thorax und auf den Tergiten 3, 4 und 5 beide Haartypen auftreten, und zwar derart, dass sie auf Kopf und Thorax etwa in gleicher Anzahl, aber ohne Übergänge angetroffen werden, auf den Tergiten 3–5 jedoch in allen erdenklichen Übergängen. Die stärkste Häufung der langfiedrigen Haare finden wir am Scutellum. Hingegen fehlt dieser Typ auf den Tergiten 1 und 2 völlig. Wenn auch gar kein Zweifel darüber bestehen dürfte, dass insbesondere diese langfiedrigen Haare nicht nur durch ihre Langfiedrigkeit, sondern auch durch ihre lokale Verteilung am Körper der Hummeln eine sehr wesentliche Rolle bei der Blütenbestäubung spielen, so bin ich selbstverständlich doch weit davon entfernt, diesen Umstand als Ursache für das Vorhandensein dieser Haare gerade an diesen Körperstellen anzunehmen. Ganz besonders das Fehlen der langfiedrigen Haare auf den beiden ersten Tergiten spricht dafür, dass es sich bei ihnen vorwiegend um einen Schutz gegen Nässe handelt. Diese beiden Tergite sind nämlich bei der sitzenden und kriechenden Hummel am besten durch die nach rückwärts zusammengelegten Flügel geschützt und bedürfen infolgedessen keines anderen Schutzes mehr gegen Benetzung. Es ist vielleicht nur ein zufälliges Zusammentreffen,

[1] Vergl. diesbezüglich W. F. Reinig: Über die Verteilung der Haartypen bei Hummeln und ihre mutmassliche Bedeutung für die Färbung — Sb. Ges. naturf. Fr. Berlin (1933), p. 102—110.

dass durch dieses Nachrückwärtszusammenlegen der Flügel die beiden ersten Tergite auch für eine Übertragung des Blütenstaubes kaum in Frage kommen, da sie mit solchem — gedeckt von den Flügeln — nur selten oder gar nicht in Berührung kommen. Hingegen sind die langfiedrigen Haare, die gerade auf Kopf und Thorax einen so hohen Prozentsatz unter den Haartypen einnehmen, ganz besonders geeignet zur Übertragung des Pollens von einer Blüte zur anderen. Tatsächlich sind es ja auch bei den meisten Blumenbesuchern unter den Apiden gerade Kopf und Thorax, die mit Pollen beladen werden — zumindest ist dies der Fall bei vielen ausgesprochenen „Hummelpflanzen". Wir sehen hier einen Fall vor uns, der nur allzu leicht dazu verleiten könnte, teleologichen Gedankengängen zu huldigen, wobei allerdings nicht geleugnet werden soll, dass diese auffallende Übereinstimmung des Nützlichkeitsfaktors sowohl für die Hummeln als solche wie auch für die von Hummeln besuchten Pflanzen sehr leicht dazu verleiten könnte. Die Verhältnisse liegen hier sicherlich so, dass die Art der Behaarung und der sie zusammensetzenden Haartypen lediglich in einer gewissen Abhängigkeit steht von den Klimaverhältnissen, unter denen die Hummeln leben, zumindest jener Klimvaerhältnisse, die auf die unmittelbaren Stammformen unserer heutigen Hummelarten eingewirkt haben. Dass die durch Klimaeinflüsse bedingte Art der Hummelbehaarung dann auch bei der Bestäubung von vielen Blütenpflanzen sich als weitgehend praktisch erwiesen hat, mag unter Umständen sich günstig auf die Weiterentwicklung dieser Pflanzen ausgewirkt, keinesfalls aber auf die Behaarung selbst in irgend einer Weise rückgewirkt haben.

Als dritten morphologischen Faktor des die Hummeln betreffenden Faktorenkomplexes habe ich die Körpergrösse und das damit zusammenhängende Körpergewicht, bzw. die darauf zurückzuführende Körperkraft genannt. Körpergrösse und Körpergewicht können von positiver und negativer Bedeutung sein. Negativ dann, wenn durch die Grösse und das hohe Gewicht der Hummeln der Besuch kleiner und zarter Blüten — auch dann, wenn die Erreichung des Nektars für die Hummeln möglich wäre (d. h. also, wenn trotz der Kleinheit der Blüten der Nektar z. B. so tief geborgen wäre, dass die ersten Maxillen infolge ihrer Länge nicht mehr hinderlich wären) — ausgeschlossen ist. Durch diesen Faktor werden die Hummeln vom Besuch einer grossen Zahl von Angiospermen mehr oder weniger vollständig ausgeschlossen. Demgegenüber kann Körpergrösse, Körpergewicht und Körperkraft aber auch einen positiven Faktor für den Blumenbesuch der Hummeln darstellen: In allen jenen Fällen nämlich, in denen entweder erst durch die Körpergrösse der besuchenden Hummeln eine Bestäubung der Futterpflanzen gewährleistet

wird, oder in denen durch Körpergewicht und Körperkraft erst ein Eröffnen des Blüteneinganges möglich wird. Wir werden in Nachfolgendem für beide Möglichkeiten eine ganze Reihe von Beispielen kennen lernen. Treten letztere Faktoren mehr-weniger miteinander gekoppelt auf, so können wir mit gutem Recht von ausgesprochenen „Hummelpflanzen" sprechen, da sie weitgehend von einer Bestäubung anlässlich des Besuches der einzigen für sie in Frage kommenden Besucher — nämlich der Hummeln — abhängig sind. Ich sage absichtlich „weitgehend", da wir ebenfalls später noch sehen werden, dass gerade solch hochspezialisierte Blüten häufig bei Ausbleiben einer Fremdbestäubung durch ihre Hummelbesucher Selbstbestäubung (Autogamie) vollziehen.

Nachdem wir die morphologischen Faktoren, die seitens der Hummeln wichtige Vorbedingungen für Wechselbeziehungen zwischen diesen Insekten und ihren Futterpflanzen darstellen, einer kurzen Besprechung unterzogen haben, wenden wir uns hiemit den eine ähnliche Rolle spielenden physiologischen Faktoren zu.

Unter diesen physiologischen Faktoren sind es wieder in erster Linie drei, die von einschneidender Bedeutung für die Wechselbeziehungen zwischen Hummeln und Blüten sind, nämlich die Bevorzugung gewisser Blumendüfte und Blütenfarben seitens der Hummeln und die sogenannte Blumenstetigkeit dieser Insektengruppe.

Was die Bevorzugung gewisser Blumendüfte anbetrifft, so haben die Untersuchungen Kuglers[1] in diese Frage manches Licht gebracht. Vor allem gelang es ihm nachzuweisen, dass auch die sogenannten „duftlosen" Blüten zahlreicher Blütenpflanzen, die aber dennoch von Bienenarten—und eben auch von Hummeln—aufgesucht werden, einen—allerdings für unsere Geruchsnerven nicht mehr wahrnehmbaren — Duft ausströmen, der von den Hummeln noch sehr gut wahrgenommen wird. Ja noch mehr, er wird nicht allein wahrgenommen als Duft schlechthin, sondern auch sehr fein von anderen, andersartigen Düften—auch solchen pflanzlicher Herkunft—unterschieden. Allerdings kommt dem Duft nur mehr eine Bedeutung als „Nahfaktor" zu, also als Richtungsweiser für den eigentli-

---

[1] H. Kugler: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln, III — Planta, XVI/2 (1932), p. 227—276; ders.: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln, IV — ibid. XVI/3 (1932), p. 534—553; ders.: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln, VII — ibid. XXIII/5 (1935), p. 692—714; ders.: Hummeln als Blütenbesucher — Die Naturwissenschaften XXIV (1936), p. 356—360.

chen Blütenbesuch[1]. Hingegen scheint aus Kuglers Versuchen hervorzugehen, dass die Hummeln nicht gewisse Blütendüfte — wie etwa den sogenannten „Honigduft" u. ä. — bevorzugen, sondern lediglich gewisse Blütendüfte meiden, die auf sie irgendwie abstossend wirken, wie dies beim Geruch verschiedener chemischer Substanzen der Fall ist, die an manchen Blütendüften mehrweniger stark mitbeteiligt sind. Wir können somit zusammenfassend sagen, dass die Hummeln alle jene Blüten anfliegen, auf die sie durch Farbe — wie wir gleich sehen werden insbesondere durch Farbkontrast und Tiefenwirkung — bereits aus der Ferne angelockt wurden, und deren Blütenduft nun in unmittelbarer Nähe — mag er auch noch so schwach und für menschliche Geruchsorgane nicht mehr wahrnehmbar sein — auf sie nicht abstossend wirkt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bezüglich der Bevorzugung gewisser Blütenfarben. Die Farben der Blüten sind vor allem wichtig für die Fernanlockung der Hummeln. Und da hat es sich gezeigt, dass die Hummeln bei den Versuchen Kuglers verschiedenfarbige und verschiedengeformte Papiermodelle anflogen. Daraus scheint sich zu ergeben, dass es vor allem der Farbkontrast des Objektes (also der Blüte, bzw. des künstlichen Modells) gegenüber der Umgebung ist, der einen Lockreiz auf die nahrungsuchenden Hummeln ausübt.

Wie verhält es sich aber nun mit der Bevorzugung gewisser Blütenfarben? Diese Frage kann man von zwei Gesichtspunkten her angehen: Erstens dadurch, dass man untersucht, ob gewisse Farben von den Hummeln im allgemeinen vor anderen bevorzugt oder vernachlässigt werden, und zweitens dadurch, dass man die einzelnen Hummelarten daraufhin prüft, ob sie sich — und zwar noch als „Neulinge" (also noch nicht ausgeflogen gewesene Tiere) — den verschiedenen Farben gegenüber gleich oder verschieden verhalten. Vom ersten Gesichtspunkt ausgehend, wurden sowohl von v. Frisch[2] wie auch von Kugler[3] an Hand von Versuchen und von tabellarischen Zusammenstellungen verschiedene Gründe dafür geltend gemacht, dass eine derartige Bevorzugung nicht

[1] Die Sinnesorgane für die Aufnahme dieser Geruchswahrnehmung haben wir aller Wahrscheinlichkeit nach in den Riechkegeln der Taster zu suchen. Sie scheinen nur für Geruchswahrnehmung aus geringer Entfernung geeignet zu sein. Hingegen scheinen für das Riechen aus grosser und grösster Entfernung die adäquaten Sinnesorgane die Riechgruben auf den Antennen zu sein, deren die Hummeln an die 10.000 besitzen.

[2] K. v. Frisch: Der Farbensinn und Formensinn der Biene — Zool. Jhrb. Physiol. XXXV (1915).

[3] H. Kugler: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln VII — Planta XXIII/5.

bzw. nur scheinbar besteht. Die schon von Müller[1] erwähnte Bevorzugung rot-blau-violetter Farben sei nicht so sehr auf den Umstand zurückzuführen, dass diese Farbkategorien von den Hummeln bevorzugt würden, sondern vielmehr darauf, dass die meisten mehrweniger ausgesprochenen Hummelpflanzen zumeist gerade durch ihre rot-blau-violetten Farben ausgezeichnet sind, dass es sich hier also nicht um eine Bevorzugung der Farben durch die Hummeln handelt, sondern um eine Bevorzugung der Blütengestalt, denn diese ist es in erster Linie, durch die eine Blüte zu einer Hummelblume wird. Der zur Stützung dieser Anschauung eingeschlagene Weg scheint mir aber — zumindest bezüglich der von Kugler gegebenen Tabelle (p. 696) — nicht sehr überzeugend zu sein. Gegen die Versuche kann — soweit natürlich von gewissen, bei Versuchen immer wieder auftretenden Fehlern abgesehen wird — nichts eingewendet werden, hingegen wurden in der erwähnten Tabelle von Kugler die verschiedenfarbigen Blüten einiger Pflanzenfamilien in entomophile schlechthin und in Hummelblumen eingeteilt, wobei er den Begriff „Hummelblumen" wie folgt definiert: „Unter Hummelblumen verstehe ich im Sinne der älteren Literatur Blumen, deren Honig so tief geborgen ist, dass ein über 7 mm langer Rüssel zur Gewinnung nötig ist, und die von Hummeln regelrecht bestäubt werden können". Diese Definition ist aber anfechtbar, da der Umstand, dass eine Blume von Hummeln besucht und bestäubt werden kann, diese Blume noch nicht als „Hummelblume" legitimiert, da erst die Feldbeobachtung beweisen muss, dass diese Blume auch tatsächlich von Hummeln besucht und bestäubt wird. Ich lege dabei ganz besonderen Wert auf die Feldbeobachtung, da ausschliesslich nur diese es ist, die ein durch keinerlei Versuchsanordnung beeinflusstes, von den natürlichen Hummelgewohnheiten abweichendes Resultat ergibt. Tatsache ist denn auch, dass meine eigenen Feldbeobachtungen mit denjenigen Müllers weitgehend übereinstimmen, obgleicht diese nur in den Alpen, jene aber ausser in den Alpen auch in den Steppengebieten des deutsch-ungarischen Grenzgebietes und in den Flach- und Gebirgsländern Bulgariens angestellt wurden. Diese Divergenz in den Ergebnissen der Untersuchungen Müller-Pittioni einerseits und Frisch-Kugler andererseits glaube ich restlos auf den Umstand buchen zu müssen, dass es sich bei jenen um Freilandbeobachtungen, bei diesen aber vielfach um Laboratoriumsbeobachtungen handelt.

Kugler kommt auf Grund seiner Versuche zu einem Resultat, das kurz zusammengefasst folgendes besagt: Unter-

[1] H. Müller: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben — Leipzig 1881.

sucht wurden die Familien *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Papilionaceae*, *Borraginaceae*, *Labiatae* und *Scrophulariaceae*. Von den insgesamt 248 entomophilen Pflanzen mit weiss-grüngelber Blütenfarbe waren 37 (15%) Hummelblumen, von den insgesamt 216 entomophilen Pflanzen mit rot-purpur-blauvioletter Blütenfarbe waren 63 (29%) Hummelpflanzen. Er hat dann weiters die einzeln Farbengruppen einander gegenübergestellt und kommt zu dem Resultat, dass unter den gelb blühenden Pflanzen der oben genannten Familien 23%, unter den rot-purpur Blühenden 28% und unter den blau-violett blühenden 30% Hummelpflanzen zu finden seien, und schreibt dann wörtlich: „Die Differenz zwischen 23 und 30 scheint mir nicht so gross zu sein, dass sie als Ergebnis einer gerichteten Züchtung erkannt werden müsste."

Dagegen lässt sich in der Tat nichts einwenden; die Frage liegt aber vielmehr so, ob der eingeschlagene Einteilungsweg nicht etwa allzugrosse Fehlerquellen in sich schliesst. Wie schon oben ausgeführt wurde, verhalten sich nicht alle Hummeln beim Blütenbesuch in gleicher Weise; es kann daher durch vorwiegende oder vielleicht sogar ausschliessliche Berücksichtigung nur weniger oder gar nur einer einzigen Hummelart ein im allgemeinen gänzlich falsches Bild entstehen. So ist z. B. die Aufnahme der *Caryophyllaceen* unter die Hummelblumen bereits anfechtbar. Wenn auch z. B. *Silene inflata* eine stark von Hummeln besuchte Pflanze ist (übrigens entzieht es sich meiner Kenntnis, ob es diese Art ist, die von Kugler unter den weissblühenden Arten als Hummelblume bezeichnet wird, da er die Arten ja nicht namentlich anführt), so wird sie erstens doch nur von einer ganz beschränkten Zahl von Hummelarten besucht, von anderen am gleichen Orte fliegenden jedoch regelmässig gemieden, zweitens aber auch sehr häufig von einer dritten Gruppe von Hummelbesuchern regelmässig ihres Nektars beraubt, kann also wohl nach der von Kugler gegebenen Definition nicht als „Hummelblume" angesprochen werden.[1] Desgleichen geht die hohe Zahl der gelben von Kugler angeführten Scrophulariaceen sicherlich unter anderem auch auf die *Alectorolophus*- und *Melampyrum*-Arten zurück, beides

[1] Es ist dies ein weiterer Beweis dafür, dass auf diesem Wege ein wirklich zufriedenstellendes Resultat wohl nie wird erreicht werden können. Meiner Meinung nach müssen, um diese Frage objektiv auf statistischem Wege zu klären, die Hümmelarten einzeln und unabhängig voneinander — und zwar auf Grund von Freilandbeobachtungen — im Hinblick auf die Bevorzugung der verschiedenfarbigen von ihnen besuchten Futterpflanzen untersucht werden. Erst dann wird die Frage nach der Bevorzugung der einen oder anderen Blütenfarbe eindeutig für die einzelnen Hummelarten im besonderen und für alle — z. B. mitteleuropäischen — Arten im allgemeinen beantwortet werden können.

unbestreitbare Hummelpflanzen, die aber auch wieder nur von einer beschränkten Zahl von Hummelarten besucht zu werden pflegen. Aus all dem vorstehend Angeführten will es mir daher scheinen, dass die von Kugler in seiner Tabelle angeführten Zahlen keinen Vergleichswert besitzen, da anscheinend auch solche entomophile Pflanzen mitberüchsichtigt wurden, die für Hummelbesuch überhaupt nicht oder nur für einzelne Arten davon in Betracht kommen. Es müssten also alle diese Pflanzen vorerst ausgeschieden werden. Das sich dann ergebende Resultat würde sicherlich noch deutlicher als das Verhältnis 15: 29% sprechen. Auf jeden Fall scheint mir in dieser Frage das letzte Wort noch nicht gefallen zu sein.

Der zweite bereits erwähnte Gesichtspunkt, von dem aus man eine eventuelle Bevorzugung gewisser Blütenfarben untersuchen kann, ist nun der, ob nicht die einzelnen Hummelarten bestimmten Blütenfarben deutlich vor anderen den Vorzug geben. Wie ich schon andernorts gezeigt habe[1], scheint mir tatsächlich sehr viel dafür zu sprechen, dass eine derartige artspezifische Bevorzugung gewisser Blütenfarben seitens der einzelnen Hummelarten tatsächlich besteht. So viel mir bekannt ist, sind derartige Versuche noch nicht unternommen worden, also Versuche mit nur einer einzigen Hummelart, die systematisch durch Heranziehung nur wirklicher Neulinge, also noch nicht ausgeflogener und mit Blüten zusammengetroffener Individuen, auf eventuelle angeborene Hinneigung zu gewissen Blütenfarben geprüft werden soll.

Schliesslich ist im Zusammenhang mit der Bedeutung der Blütenfarben noch die Frage von Interesse, aus welcher Entfernung die Blüten, bzw. ihre Farbe noch von den Hummeln wahrgenommen werden können. Auch hier stütze ich mich im wesentlichen auf die Versuche Kuglers, aus denen hervorgeht, dass selbstverständlich die Grösse der Blüte, bzw. der auf ihr wirkenden Farbfläche von ausschlaggebender Bedeutung ist. Trotzdem ist die Entfernung, auf welche die Farbe noch deutlich wahrgenommen wird, bzw. die noch einen Richtungsreflex bei der nahrungsuchenden Hummel auslöst, erstaunlich gering und beträgt bei grossen Blüten (50 mm Durchmesser) bloss 50 cm, meist sogar noch weniger.

In engstem Zusammenhange mit den beiden eben kurz erwähnten Faktoren steht nun der dritte wichtige Faktor im Komplex der gegenseitigen Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Hummeln, nämlich die sogenannte Blumenstetigkeit der Hummeln, also der Umstand, dass die mit dem Pollensammeln beschäftigten Hummeln weitgehend eine Vermischung

[1] B. Pittioni: Analytische Untersuchugen an den Hummelfaunen des Witoscha- und Ljulin-Gebirges in Bulgarien — Mitt. Bulg. ent. Ges. XI (1940), p. 101—137.

des Pollens verschiedenartiger Pflanzen vermeiden und ziemlich konsequent — zumindest während einunddesselben Sammelausfluges — nur Blüten der gleichen Pflanzenart besuchen. Selbstverständlich bestätigen auch hier wie andernorts Ausnahmen die Regel und man findet manchmal auch Hummelindividuen, die in ihren Körbchen deutlich den Pollen verschiedener Pflanzen tragen, was manchmal leicht an der Verschiedenfarbigkeit des Pollenklümpchens festgestellt werden kann. Als Regel können wir jedoch wohl annehmen (und die Pollenuntersuchungen, die z. B. von Hœg[2] an Hummeln durchgeführt wurden, bestätigen diese Annahme weitgehend), dass während eines Sammelausfluges in erster Linie nur Blüten der gleichen Art besucht werden. Hiezu sei allerdings bemerkt, dass die Hummeln bei ihrer Nahrungssuche, also im Bestreben, möglichst rasch möglichst viel Nektar aufzunehmen, nicht so wählerisch sind, und dabei auch Blüten verschiedener Pflanzenarten kurz hintereinander befliegen mögen; dieser Fall tritt aber nur dort auffallender in Erscheinung, wo eine starke Häufung gleichartiger Pflanzen auf verhältnismässig kleinem Raume fehlt, was aber — wie wir später noch sehen werden — gerade bei typischen Hummelfutterpflanzen verhältnismässig selten zutrifft. Mit diesem Bestreben, möglichst nur gleichartigen Pollen zu sammeln, steht in auffallendem Einklang der Umstand, dass gerade in Gebieten, wo die Hummeln einen hohen Prozentsatz der Apidenfauna ausmachen — also z. B. im Hochgebirge —, eine derartige starke Häufung von Hummelfutterpflanzen beinahe als das Normale angesehen werden kann. Damit drängt sich einem aber unwillkürlich der Gedanke auf, dass die sogenannte „Blumenstetigkeit" der Hummeln vielfach gar nicht den Hummeln zugeschrieben zu werden braucht, sondern vielmehr dem Umstand, dass die floristischen Verhältnisse ihres Fluggebietes — also das massenhafte Vorkommen jeweils nur weniger Futterpflanzenarten — diese Blumenstetigkeit als natürliche Folge nach sich ziehen. Diese Frage prinzipiell zu klären bleibt auch im wesentlichen neben eingehenden Freilandbeobachtungen dem Experimente vorbehalten. Ausgenommen sind dabei jene auch bei Hummeln bekannt gewordenen Fälle, in denen tatsächlich eine so weit gehende Abhängigkeit zwischen gewissen Pflanzen und ihren Hummelbestäubern sich herausgebildet hat, dass der eine Teil ohne den anderen nicht oder nur sehr kümmerlich zu gedeihen vermag. In diesen Fällen haben wir es also zweifellos mit einer ausserordentlich spezialisierten Blumenstetigkeit zu tun, einer Blumenstetigkeit, die bereits der Monophagie vieler Bienenarten nahekommt.

---

[2] P. Hœg: Pollen on Humble-Bees from Novaya Zemlya — Rep. Scient. Res. Norw. Exped. Novaya Zemlya 1921, Kristiania 1924.

Die für einen erfolgreichen Hummelbesuch erforderlichen morphologischen, physiologischen und biologischen Voraussetzungen seitens der Pflanzen

Nachdem wir im vorhergehenden Abschnitt die grundlegendsten die Hummeln betreffenden Faktoren kennen gelernt haben, die als wichtige Voraussetzung für das Zustandekommen der vielfach so innigen Wechselbeziehungen zwischen den Hummelpflanzen und ihren Hummelbesuchern erkannt werden mussten, wollen wir uns jetzt den entsprechenden Faktoren, soweit sie sich auf die bevorzugten Futterpflanzen der Hummeln beziehen, zuwenden.

Bevor wir aber auf die verschiedenen Einzelfaktoren zu sprechen kommen, möchte ich bereits an diesem Orte auf eine überraschende Tatsache verweisen, nämlich auf den Umstand, dass als wichtigste Hummelfutterpflanzen solche Arten erkannt werden, die — wenn auch oft über weite Strecken ziemlich selten auftretend — manchenorts in grosser Menge vorkommen. Damit sehen wir uns hier einem interessanten Analogon in Bezug auf die staatenbildenden — und daher auch auf kleinem Gebiete zahlenmässig stark gehäuften — Hummeln gegenüber. Fast alle der nachstehend in dieser Arbeit behandelten Hummelpflanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie — zumindest örtlich — massenhaft auftreten. Mit dem massenhaften Vorkommen einer einzigen Art an einunddemselben Orte ist aber noch nichts getan. Der Hummelstaat überdauert im Verlauf einer Saison mehr als bloss eine einzige Blüteperiode. Eine wichtige Voraussetzung für das Gedeihen des Hummelstaates ist daher, dass in erreichbarer Nähe (und die Hummeln scheinen bei weitem nicht so weite Sammelausflüge zu unternehmen wie die Honigbienen[1] im Verlauf der Saison verschiedene massenhaft blühende Hummelpflanzen mit aufeinanderfolgenden Blütezeiten vorhanden sind, um eine gleichmässige Versorgung der Kolonie mit Nahrung zu gewährleisten. Diesbezüglich von mir angestellte Untersuchungen haben die überraschende Tatsache ergeben, dass manche Hummelpflanzen nur wenige Tage als Hummelfutterpflanzen in Betracht kommen, und dass nach dieser Zeit eine andere Pflanze, die bisher von den Hummeln fast nicht beachtet wurde, an Stelle der ersten tritt.

Somit haben wir als vielleicht die wichtigste Voraussetzung, die an eine für Hummeln als Futterpflanze in Betracht

---

[1] Molitor (A. Molitor: Versuche, betreffend das „Orts- (bzw. Gegenstands-) Gedächtnis" von Apiden, Sphegiden und Vespiden — Zool. Anz. CXVII/3-4 (1937)) stellte derartige Versuche mit *lapidarius* - ☿☿ an und fand, dass Entfernungen von mehr als 2 km (die die Hummeln von ihrem Neste weggeschafft worden waren) nicht mehr zurückgefunden wurden

kommende Blütenpflanze gestellt werden muss, die erkannt, dass sie — nebst den im Folgenden noch aufzuzählenden Eigenschaften — vor allem in ausreichender Menge zur Verfügung stehen muss. Dabei muss eine Pflanzenart absolut nicht selten sein, trotzdem aber braucht sie — auch wenn alle sonstigen Voraussetzungen für eine Hummelpflanze gegeben scheinen — noch lange nicht als Hummelfutterpflanze in Betracht zu kommen. Es genügt, dass sie bloss in Einzelexemplaren über grössere Flächen (Wiesen, Waldblössen, Steppen, Gebirgsmatten etz.) verstreut auftritt, um sie bereits als wichtigere Futterpflanze für Hummeln ausscheiden zu lassen. Damit steht auch im Zusammenhang, dass manche Pflanzen von dem einen Autor als ausgesprochene Hummelfutterpflanzen genannt werden, von einem anderen Autor dies aber in Abrede gestellt wird. Dies ist lediglich eine Folge davon, dass der erste Autor seine Beobachtungen in einer Gegend angestellt hat, wo diese Pflanzen lokal derart häufig anzutreffen waren, dass sie eben als Futterpflanzen für die Hnmmeln in Betracht kamen, während im Forschungsgebiet des zweiten Autors diese Voraussetzung nicht zutraf. So bin ich z. B. überzeugt, dass manche *Muscari*-Arten in Gebieten, wo diese Pflanzen mehr-weniger massenhaft auftreten, sicherlich stark von Hummeln besucht werden, ähnlich wie ich es in den Rhodopen erstmalig bei *Allium* beobachten konnte. Nie in meiner langjährigen Beobachtungstätigkeit konnte ich Hummelbesuch an *Allium*-Arten feststellen: Am Bel Meken in den Rhodopen flog die Hummelart *Bombus pyrenaeus* Pér. gemeinsam mit dem ihr so täuschend ähnlich sehenden *B. alticola* Kriechb. massenhaft an dem dort — nur auf einer Fläche von wenigen hundert Quadratmetern — zu Abertausenden vorkommenden *Allium sibiricum*. Und derartige Beispiele könnten noch zahlreiche angeführt werden.

Ist die erste und wichtigste Voraussetzung erfüllt, dann werden seitens der Hummeln noch eine Reihe Anforderungen an die von ihnen zu besuchenden Pflanzen gestellt. Auch diese Faktoren können wir wiederum in solche morphologischer und physiologischer Art zusammenfassen.

Unter den morphologischen Faktoren spielt — wie bereits erwähnt — die Blütenfarbe eine hervorragende Rolle als Anlockungsmittel. Diese Anlockung durch die Farbe wird von den Blütenökologen als sogenannte „Fernanlockung" bezeichnet und der „Nahanlockung" durch den Blütenduft gegenübergestellt. Wir haben schon weiter oben gesehen, dass die Hummel selbst bei grossen Blüten durch deren Farbe aus nicht grösserer Entfernung als aus der eines halben Meters angelockt werden. Diesen durch Versuche erwiesenen Tatsachen ist nichts entgegenzuhalten. Hingegen sind wir zweifellos genötigt, eine noch weiter reichende „Fernanlockung" an-

zunehmen, die sicherlich auf dem Wege über die Geruchswahrnehmung erfolgt. Es ist als nahezu sicher anzunehmen, dass für diese Fernwahrnehmung die Riechgruben und Riechkegel an den Fühlern, für die Nahwahrnehmung hingegen die Sinnesorgane an den Tastern in Betracht kommen. Anders liesse sich das Auffinden ergiebiger Weideplätze oft aus sehr grossen Entfernungen wohl nicht erklären.

Wie ich bereits weiter oben auseinandergesetzt habe, scheinen im allgemeinen die uns dunkel erscheinenden — also rot-purpur-blau-violetten — Farben einen grösseren Anlockungsreiz auf die Hummeln auszuüben als die hellen — weissgrünlich-gelben. Drängt sich einem diese Vermutung bereits bei Betrachtung der Hummeln als Gesamtheit auf, so gewinnt sie noch mehr Gestalt bei Untersuchung der bevorzugten Blütenfarben seitens der einzelnen Hummelarten. Tabelle 1 zeigt diese Verhältnisse in überzeugender Deutlichkeit. Aus ihr geht hervor, dass sich nicht nur die verschiedenen Hummelarten ziemlich verschieden verhalten, es ist auch aus ihr ersichtlich, dass selbst die Hummelfauna Bulgariens als Gesamtheit betrachtet ganz ausserordentlich stark die blauvioletten Farben allen anderen bevorzugt. Der Tabelle wurde das im Jahre 1939 gesammelte Material, soweit es mit Futterpflanzenangaben versehen war, zugrundegelegt; es handelt sich dabei um 1389 Exemplare, die an 27 verschiedenen Futterpflanzen erbeutet wurden. Wir sehen, dass an weissblühenden Pflanzen statt der auf Grund der Pflanzenanzahl zu erwartenden 15% nur 5·30%, an den gelbblühenden statt 19% nur 10·50%, an den rot-purpurblühenden statt 26% nur 19·10%, aber an den violettblaublühenden statt 40% sogar 65·10% erbeutet wurden. Dass dies kein Zufallsergebnis ist, geht aus den Resultaten zahlreicher anderer aber analoger Untersuchungen hervor, die ich anderwärts angestellt habe.

Nachdem ich glaube, in Vorstehendem mit ziemlicher Deutlichkeit die nicht geringe Bedeutung der Blütenfarbe nachgewiesen zu haben, möchte ich als zweiten bedeutungsvollen morphologischen Faktor die Grösse der Blüte (des Blütenstandes), bzw. ihre Festigkeit hervorheben. Dabei spielt nicht so sehr die Kleinheit der Blüte eine Rolle als ihre geringe Tiefe. Wir haben schon weiter oben gesehen, dass die Blüte so gebaut sein muss, dass die sitzende Hummel bei vorgestrecktem Rüssel mindestens so hoch über dem nektarführenden Blütenteil sitzen muss, dass die steife Rüsselscheide dabei nicht hindert. Sind die Blüten daher so flach gebaut, dass diese Minimalentfernung nicht erreicht wird, dann kommen sie als Futterpflanzen für Hummeln nicht in Betracht. Daher kommt es, dass Blüten bzw. Infloreszenzen, die von anderen Insekten — und auch Apiden — sehr stark besucht werden, von Hummeln niemals beachtet werden; hierher

| | weiss | | | | gelb | | | | | rot-purpur | | | | | | | violett-blau | | | | | | |

gehören neben vielen anderen die meisten Cruciferen, Umbelliferen (Ausnahme ist nur das sehr tragfähige und ziemlich tiefblütige *Eryngium*), Euphorbien und die *Reseda*- und viele *Veronica*-Arten (welch letztere auch von kleinen Apiden sehr stark besucht werden). Bei letzteren allerdings kommt noch hinzu, dass viele dieser Arten derart zart gebaut sind, dass sie eine Hummel gar nicht zu tragen vermöchten. Damit aber kommen wir zur nächsten Voraussetzung, nämlich zur Festigkeit der Blüte oder der Infloreszenz. Es ist klar, dass so schwere Tiere wie die Hummeln auch einer ziemlich tragfähigen Unterlage befürfen, um sich daran beim Saugakt festklammern zu können. Kleine und zarte Pflanzen mit schwachen Blütenstielen oder Infloreszenzträgern kommen daher auch dann für den Hummelbesuch nicht in Betracht, wenn die Einzelblüte die ebenerwähnte erforderliche Tiefe besässe.

Aus dem Ebengesagten geht hervor, dass von den Hummeln grössere und stärkere Blüten (Blütenstände) mit etwas tieferen Blüten entschieden bevorzugt werden. Die Tiefe spielt dabei nicht die ausschlaggebende Rolle, da die Mehrzahl der Hummelarten genügend lange Rüssel besitzt, um auch aus bis 2 cm tiefen Blütenschlünden, in die sie höchstens noch mit dem Kopf einzudringen brauchen, mit Erfolg den Nektar zu schöpfen. Ist diese Blütenmündung noch weiter, so dass die Hummel auch noch mit dem Thorax (manche Scrophulariaceen, Labiaten, Ranunculaceen und Papilionaceen) einzudringen vermögen, dann kann der Blütenschlund entsprechend tiefer sein; ist die Blütenmündung aber noch weiter und gestattet sie das Einschlüpfen des ganzen Tieres (viele Scrophulariaceen, Ranunculaceen, Liliaceen, Gentianaceen und Campanulaceen), dann können die Hummeln selbstredend in noch grössere Blütentiefen vordringen. Daher kommt es, dass Blüten mit Spornbildungen sehr häufig ganz besonders gerne von den Hummeln bevorzugt werden, wobei es ziemlich gleichgültig ist, ob diese „Spornbildung" eine äusserliche (*Linaria, Corydalis, Delphinium* etz.) ist oder eine innere wie bei den Aconiten usw.

Haben wir somit die wichtigsten morphologischen Faktoren, die seitens der Pflanzen als Voraussetzung für günstigen Hummelbesuch wichtig sind, kennen gelernt, so bleibt uns zum Schluss nur mehr, auch noch einen physiologischen Faktor zu enwähnen, den wir im Verlauf der bisherigen Auseinandersetzungen schon verschiedentlich gestreift haben, nämlich den Blütenduft. Wie bereits erwähnt, scheiden alle Blumendüfte, die auf Apiden im allgemeinen und auf die Hummeln im besonderen abstossend wirken, von vornherein aus. Hierher gehören vor allem jene Blumendüfte, die manchen Fliegen- und Käferblumen eigentümlich sind, nämlich an in Verwesung befindliche organische Substanzen gemahnende

Blumendüfte. Diese sogenannten „indoloiden" Düfte[1] sind unter unseren Pflanzen vor allem den Aroideen und Aristolochiaceen, also durchwegs von Hymenopteren gemiedenen Blüten, eigen. Weiteres werden alle jene Blüten von den Hummeln gemieden, deren Duft aminoiden Charakter hat. Zu den aminoiden Düften rechnet man jene sich in der Luft verbreitenden Riechstoffe, denen entweder primäre, sekundäre oder tertiäre Amine zugrunde liegen, und bei denen entweder ein, zwei oder alle drei Wasserstoffatome des Ammoniaks durch ein Alkoholradikal ersetzt sind. Vor allem spielt hier das Trimethylamin eine Rolle, das ausser in den Weissdornblüten wahrscheinlich auch in den ähnlich duftenden Blüten von *Pirus, Mespilus, Sorbus, Spiraea, Cornus, Viburnum, Sambucus, Clematis* und *Berberis* enthalten ist. Die meisten dieser Blüten werden sehr stark von Coleopteren besucht, aber nur sehr selten von Hymenopteren, insbesondere Apiden, und fast niemals von Hummeln. Ferner sind Blüten, die paraffinoide Düfte ausströmen sehr selten von Hummeln besucht. Zu diesen Düften gehören höchstwahrscheinlich diejenigen, die hervorgerufen werden durch Valeriansäure (*Valeriana*), Pelargonsäure (*Rosa*), Önanthäther (*Vitis, Gleditschia*), aber auch der Lindenduft (*Tilia*), Nachtschattenduft (*Datura, Mandragora*) etz. Viele dieser Blütendüfte sind für andere Apiden von ausserordentlich anlockender Wirkung, auf die Hummeln üben sie keinerlei Anziehungskraft aus. Endlich werden auch die meisten Blüten, die einen der sogenannten benzoloiden Düfte ausströmen, zumeist von den Hummeln gemieden. Hierher gehören ziemlich viele Verbindungen, wie das Eugenol (*Dianthus*), der Cynnamylalkohol, das Salicylaldehyd (*Spiraea*), das Kumarin (*Asperula*) und das Vanillin (*Heliotropium*), ferner wahrscheinlich aber auch die Düfte von *Syringa* und *Cyclamen*, zumeist Pflanzen, die sehr wohl als Hummelpflanzen in Betracht kämen, aber dennoch von ihnen nie oder nur gelegentlich (*Syringa*) aufgesucht werden. Ich stehe nicht an, die Ursachen hiefür in den chemischen Eigenschaften des Duftes zu sehen, der unserem menschlichen Geruchsorgan meist sogar sehr angenehm, den Hummeln wahrscheinlich unangenehm ist.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass eigentlich eine unerwartet grosse Zahl von Blütendüften von den Hummeln gemieden wird. Es scheiden also aus den für Hummelbesuch ansonsten geeigneten Blütenpflanzen neuerlich eine ziemlich grosse Anzahl aus. Damit mag es wohl auch zusammenhängen, dass viele Pflanzenarten, die nach Bau und Farbe

[1] Diese Düfte entstehen durch die Zersetzung eiweissartiger Verbindungen; in ihnen werden ein oder mehrere Benzolkerne angenommen und auch Stickstoff, also wie das Leucin, Tyrosin, Skatol und Indol (daher die Bezeichnung „indoloid").

sehr wohl als Hummelfutterpflanzen geeignet schienen, dennoch kaum dafür in Betracht kommen. Besonders auffallend ist dies dann, wenn nächstverwandte Arten der gleichen Familie oder sogar der gleichen Gattung einerseits Hummelpflanzen sind, andererseits von Hummeln kaum beachtet werden. So ist es wahrscheinlich zu erklären, dass z. B. unter den Compositen einige Gattungen ganz ausserordentlich stark von Hummeln besucht werden; hierher gehören besonders die Gattungen *Carduus* und *Cirsium,* hingegen wird im Gegensatz hiezu z. B. *Arctium*, dessen Blüten doch ziemlich ähnlich gebaut sind, fast niemals von *Bombus*-Arten besucht. Ähnlich verhält es sich bei der Gattung *Centaurea;* die meisten Arten dieser Gattung werden so gut wie nie von Hummeln besucht, einige darunter aber sind ausserordentlich stark beflogen. Ebenso sind absolut nicht alle Gattungen, bzw. Arten der Papilionaceen Hummelfutterpflanzen. Den stark besuchten Gattungen *Anthyllis, Trifolium, Lotus, Oxytropis, Astragalus* etz. steht als Gegensatz z. B. *Robinia* gegenüber, die nur äusserst selten von Hummeln besucht wird. Und so könnten fast aus allen Gattungen und Familien, die zahlreiche Hummelfutterpflanzen in sich schliessen, entsprechende Beispiele erbracht werden.

Zussammenfassend können wir also feststellen, dass die morphologischen Voraussetzungen seitens der Hummel- und seitens der Pflanzenarten ebenso wie die physiologischen Voraussetzungen der beiden Lebensformen und endlich gewisse biologische Umstände (wie gehäuftes lokales Vorkommen) entscheidend dafür sind, ob es zu Wechselbeziehungen zwischen den beiden Lebensformen kommen kann. Die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der hiebei in Betracht kommenden Faktoren hat aber zur Folge, dass aus der ungeheuren Zahl der Blütenpflanzen nur ein ganz geringer Teil als regelmässige Futterpflanzen für Hummeln in Frage kommt, und von diesen ist es wieder nur ein kleiner Teil, der so weitgehend auf seine Hummelbesucher eingestellt erscheint, dass wir die ihn repräsentierenden Pflanzen als Hummelpflanzen bezeichnen können. Wir müssen also bei den Hummelfutterpflanzen eigentlich zwischen zwei Pflanzengruppen unterscheiden, zwischen Hummelfutterpflanzen, die auch anderen Apiden — und vielleicht sogar auch noch anderen Insektenfamilien und -ordnungen — zugänglich sind und für sie als mehrweniger regelmässige Futterpflanzen in Betracht kommen, und zwischen solchen, die fast ausschliesslich nur mehr von Hummeln und höchstens noch von einigen wenigen anderen, durch besonders lange Saugwerkzeuge ausgezeichnete Insektengruppen regelmässig und mit beiderseitigem Erfolg besucht werden können. Ich teile demnach die Hummelfutterpflanzen ein in eurybomboide und stenobomboide Hummelfutterpflanzen.

Die eurybomboiden Hummelfutterpflanzen

Die eurybomboiden Hummelfutterpflanzen sind in diesem Zusammenhang nur in einem einzigen Belange interessant. Da sie nämlich aus morphologischen und physiologischen Gründen auch von anderen Insekten mit Erfolg bestäubt werden können, stellen sie zumeist nur gelegentliche Futterpflanzen für die Hummeln. Es ist jedoch interessant, dass die überwiegende Mehrzahl der von mir dieser Gruppe zugezählten Pflanzen unter gewissen Bedingungen zu den wichtigsten Hummelfutterpflanzen aufrücken können.

Als eurybomboide Pflanzengattungen betrachte ich vor allem folgende: *Salix, Silene, Helleborus, Helianthemum, Sedum, Ribes, Rubus, Geum, Prunus, Epilobium, Geranium, Eryngium, Rhododendron, Loiseleuria, Vaccinium, Anchusa, Pulmonaria, Echium, Euphrasia, Thymus, Origanum, Stachys, Ballota, Diervilla, Scabiosa, Campanula, Adenophora, Solidago, Carduus, Cirsium, Centaurea, Leontodon, Mulgidium, Carlina, Onopordon, Allium, Polygonatum, Crocus, Orchis* und *Nigritella.* Die meisten dieser Gattungen wurden von mir auch hier in Bulgarien (die exotischen in Gartenanlagen) als ziemlich regelmässig von Hummeln besucht beobachtet. Trotzdem wäre es weit gefehlt, eine dieser Gattungen auf Hummeln irgendwie angewiesen anzusehen. So ist es allgemein bekannt, dass *Salix* ganz besonders von den ersten Frühlingsbienen *(Andrena, Nomada* etz.), *Helleborus* ebenfalls von Andrenen besucht und bestäubt wird, *Eryngium* zählt ausser vielen Bienenarten ganz besonders auch Grabwespen und andere Hymenopteren, insbesondere aber auch Fliegen zu seinen Besuchern, *Anchusa* wird von einer ausserordentlichen Zahl von Bienen besucht, *Pulmonaria* hat neben den *Bombus*-Arten vor allem auch einige *Anthophora*-Arten als ständige Besucher, *Echium* wird von vielen Bienen, darunter besonders auch von Osmien aufgesucht, *Euphrasia* ist in einzelnen Arten eng an *Melitta*-Arten gebunden, die Labiaten unter den oben genannten eurybomboiden Pflanzen sind bevorzugte Futterpflanzen für die verschiedensten Bienengenera und die Compositen zählen zu ihren regelmässigen Bestäubern die grössten Bienen-Gattungen unseres Faunengebietes, wie Andrenen, Nomaden, Halicten, Osmien und besonders auch *Megachile*-Arten. Und doch sind viele der oben genannten Pflanzengattungen unter gewissen geographischen Voraussetzungen nahezu ausschliesslich auf die Bestäubungstätigkeit der Hummeln angewiesen. Dies möge im folgenden eingehender dargelegt werden.

Salix wird überall von den zur Blütezeit fliegenden Hummelköniginnen gern besucht; besonders Arten der Subgenera *Bombus* und *Pratobombus* sind stets eifrige Besucher. Ausser diesen Hummelbesuchern, die sich meist gegenüber den ande-

ren Insektenbestäubern in einer verschwindenden Minderheit befinden, sind es vor allem die oben genannten Apidengattungen und Fliegen, die mit Erfolg die Bestäubung herbeiführen können. Ganz anders jedoch liegen die Verhältnisse in höheren Gebirgslagen und im hohen Norden; hier nehmen die Besucher aus anderen Insektengruppen immer mehr ab, aber an ihre Stelle treten die Hummeln, die nun eine hervorragende Rolle in der Bestäubung der *Salix*-Arten dieser Gebiete übernehmen. Viel deutlicher aber wird dieses Verhältnis bei Pflanzengattungen wie *Silene, Epilobium, Rhododendron, Vaccinium, Campanula, Carduus, Cirsium, Centaurea* und *Leontodon*. Die meisten dieser Gattungen sind weltweit verbreitet und sowohl in den Gebirgen wie auch in den Tiefländern durch Arten vertreten. Während aber in den tieferen Lagen des gemässigten Europas Hummeln nur sehr selten an *Silene, Epilobium, Campanula* und *Leontodon* angetroffen werden können, spielen diese Gattungen in höheren Gebirgslagen dieses Gebietes nicht selten eine ungemein wichtige Rolle als Futterpflanzen für die Hummeln. Worauf ist dies zurückzuführen?

Ich glaube, die Erklärung mit einem Rückverweis auf meine Ausführungen weiter oben einwandfrei geben zu können. Erstens fallen im Norden bzw. in den höheren Gebirgslagen immer mehr Futterkonkurrenten der Hummeln weg. Diese Pflanzengattungen besitzen daher infolge des Geringerwerdens ihrer Besucherzahl aus anderen Insektengruppen ständig grössere Nektar- bzw. Blütenstaubmengen, die von den Hummeln nunmehr ausgenützt zu werden vermögen. Zweitens aber — und dieser Umstand scheint mir der noch wichtigere zu sein — treten alle die hier genannten Gattungen in den höheren Gebirgslagen zumeist in wesentlich grösserer Individuenzahl auf, überdies zumeist auch noch zahlenmässig auf kleinen Flächen gehäuft. Man denke nur an die *Silene*-Wiesen im Hochgebirge, an die grosse Häufigkeit etwa von *Campanula barbata* oder gar an die weithin leuchtenden Hochmatten, ganz gelb von *Leontodon montanum*. Hier tritt neben den Wegfall der Konkurrenz die ungeheure Häufigkeit dieser Pflanzen in den Vordergrund, ein Umstand, den ich bereits weiter oben als für die Hummeln von grundlegender Wichtigkeit dargelegt habe. Genau das gleiche aber gilt für Pflanzen, die zwar auch in tiefen Lagen gerne von Hummeln besucht werden *(Carduus, Cirsium)*, die aber hier auch von zahlreichen anderen Bienen und anderen Insekten aufgesucht werden. Auch diese Pflanzen treten im Gebirge an geeigneten Biotopen oft in ungeheurer Menge auf bereits geringer Fläche auf und auch hier fallen wiederum die Konkurrenten nahezu gänzlich weg. Letzterer Umstand ist wohl auch der ausschlaggebende dafür, dass die Hochgebirgsarten der Gattung *Bombus* als die wichtigsten Bestäuber der *Rhododendron*-Arten bezeichnet werden

müssen. *Rhododendron* ist ohne weiteres auch für andere Bienen- und Insekten-Arten zugänglich und könnte von diesen in den meisten Fällen auch ohne weiteres bestäubt werden; die Bienenarten sind aber in jenen Höhen, in denen *Rhododendron* einen wesentlichen Bestandteil der Vegetationsdecke darzustellen beginnt, bereits in derartiger Minderheit[1], dass sie für die Bestäubung der Alpenrosen kaum mehr eine nennenswerte Rolle zu spielen vermögen. Und so bleibt auch diese Pflanzengattung dank ihrer Verbreitung fast ausschliesslicher Nahrungsspender für die Hummeln des gleichen Verbreitungsgebietes, ohne jedoch durch eine andere Tatsache als eben die gleiche Verbreitung an die Hummeln gebunden zu sein. Derartige Pflanzen können wir daher, wenngleich sie in Wirklichkeit fast ausschliesslich nur von Hummeln bestänbt werden, trotzdem nicht als stenobomboide Pflanzen bezeichnen, da kein Grund zur Annahme vorliegt, dass nicht auch andere Insekten und sogar Bienen (*Andrena lapponica* Zett. ist z. B. eine der wenigen in derartiger Höhe noch vorkommenden Bienenarten, die infolgedessen auch ein häufiger Besucher und Bestäuber des Rhododendrons ist) sie erfolgreich bestäuben könnten. Hier ist es lediglich die gemeinsame Verbreitung, die den fast ausschliesslichen Hummelbesuch bewirkt, wobei allerdings bemerkt werden muss, dass die obere Verbreitungsgrenze des Rhododendrons unter Umständen sehr stark durch die entsprechende Verbreitungsgrenze von Hochgebirgshummeln beeinflusst werden könnte. Ich sage „unter Umständen", weil wohl in allen Fällen die obere Verbreitungsgrenze der Hochgebirgshummeln um ein ziemlich Bedeutendes höher liegen dürfte als die entsprechende Verbreitungsgrenze der *Rhododendron*-Arten. Es ist somit die obere Verbreitungsgrenze der letzteren lediglich klimatisch bedingt und nicht etwa durch die Verbreitung der Hummeln bewirkt oder auch nur beeinflusst. Das gleiche gilt natürlich noch viel mehr für die untere Verbreitungsgrenze dieser Pflanzengattung, da ja hier neben Hummelarten auch noch andere Insektenarten als Bestäuber hinzukommen.

Aus dem bisher Gesagten geht ohne weiteres hervor, dass die eurybomboiden Pflanzen gelegentlich oder auch regelmässig von Hummeln besuchte Pflanzen sind, die jedoch in gar keiner Weise morphologisch oder physiologisch mehrweniger ausschliesslich auf diese Bienengattung als Bestäuber angewiesen sind. Dass sich unter ihnen dennoch viele der wichtigsten Hummelfutterpflanzen befinden (*Salix*, *Rhododendron*, *Anchusa*, *Pulmonaria*, *Echium*, *Stachys*, *Ballota*,

[1] Vergl. diesbezüglich auch B. Pittioni: Die Hummelfauna des Kalsbachtales in Ost-Tirol — Festschrift E. Strand III (1937), p. 94.

Campanula und besonders *Carduus* und *Cirsium)*, darf an der hier gewählten Einteilung nichts ändern, da wir streng unterscheiden müssen zwischen Hummelfutterpflanzen und auf den Hummelbesuch aus morphologisch oder physiologischen Gründen mehrweniger ausschliesslich angewiesenen Pflanzen.

Die stenobomboiden Hummelfutterpflanzen

Unter diesen Pflanzen will ich im weiteren alle jene verstehen, die ganz besonders erfolgreich von Hummeln besucht und bestäubt werden, wobei auch morphologische und physiologische Verhältnisse ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis von den Hummeln bewirken, wenn damit auch nicht gesagt werden soll, dass bei allen nachfolgend angeführten Pflanzen ausschliesslich nur Hummeln als legitime Bestäuber in Betracht kommen. Derartige auf Gedeih und Verderb auf Hummelbesuch angewiesene Pflanzen sind wohl ausserordentlich selten, wenn sie überhaupt existieren; die meisten der nachfolgend besprochenen Pflanzen sind nämlich bei Ausbleiben einer Bestäubung durch Hummeln (oder eventuell auch anderer langrüsseliger Insekten) in der Lage, durch Autogamie dennoch die Samenbildung zu ermöglichen.

Aus dem in den ersten Abschnitten Gesagten geht bereits hervor, dass wir unter den stenobomboiden Pflanzen vor allem solche antreffen werden, die durch Grösse und Festigkeit, meist aber auch durch einen mehr oder weniger langen und engen Blütenschlund ausgezeichnet sind. Sehr viele dieser typischen Hummelpflanzen aber sind ausserdem ganz oder fast ganz geschlossen und müssen — um eine regelrechte Bestäubung zu ermöglichen — erst mehrweniger gewaltsam geöffnet werden. Dabei wird selbstverständlich immer in der Lage der einzelnen Blütenteile zueinander eine — oft nur vorübergehende — Änderung bewirkt, die häufig in sehr wichtigem Zusammenhang mit dem Bestäubungsvorgang steht. Nur verhältnismässig selten sind derartige Lageänderungen bei offenen Blüten in kausalem Zusammenhang mit der Bestäubung. Wir können demnach die stenobomboiden Pflanzen in zwei Hauptgruppen einteilen: in solche, bei denen beim Besuch der Hummel keine zwangsläufigen Lageänderungen von Blütenteilen erfolgen und in solche, bei denen der Hummelbesuch notwendigerweise irgendwelche Bewegungen von Blütenteilen auslöst, die ihrerseits eine unumgängliche Voraussetzung für eine normale Bestäubung darstellen.

Es wäre gefehlt, wollte man annehmen, dass die am stärksten auf die Hummeln angewiesenen Pflanzen alle in der

zweiten Gruppe zu suchen wären. Fast das Gegenteil trifft zu. So werden wir im folgenden sehen, dass die ungemein kompliziert funktionierenden Bestäubungsvorrichtungen der meisten hier in Betracht kommenden Papilionaceen z. B. auch beim Besuch wesentlich kleinerer Insekten ganz normal funktionieren, Bedingung ist bloss, dass diese kleinen Insekten über derart grosse Körperkräfte verfügen, dass sie sich den normalen Zugang zum Nektar verschaffen können. Hingegen finden wir gerade unter den Pflanzen der ersten Gruppe — also unter denjenigen, bei denen keinerlei Bewegungen ausgelöst werden — zahlreiche, die wirklich fast ausschliesslich auf den Besuch gerade der Hummeln angewiesen sind. Nicht etwa, weil nicht auch andere Insekten zum Nektar gelangen könnten, sondern deshalb, weil nur die Hummeln die erforderliche Grösse besitzen, um beim normalen Blütenbesuch auch die Geschlechtsteile der Blüte derart ausgiebig zu berühren, dass es zur Befruchtung kommt.

1. Beim Hummelbesuch erfolgen keinerlei Bewegungen von Blütenteilen zu Gunsten der Bestäubung

Innerhalb dieser Gruppe können wir eine Dreiteilung vornehmen im Hinblick darauf, welche Körperteile bzw. Körperseite der besuchenden Hummel mit dem Blütenstaub bzw. der zu belegenden Narbe in Berührung kommen. Es bestehen im wesentlichen drei Möglichkeiten, die nachfolgend gesondert besprochen werden sollen.

a) Die Bestäubung erfolgt an der Unterseite der Hummel

Aconitum. Wie aus der Abb. 2, Fig. 1—2 zu ersehen ist, befinden sich die nektarabsondernden Blütenteile bei dieser Pflanzengattung in einem mehrweniger hohen und bei den verschiedenen Arten auch verschieden weiten Helm. Da die Helmöffnung bei den einzelnen Arten ebenfalls ganz verschiedene Weite zeigt, ist es einleuchtend, dass die verschiedenen *Aconitum*-Arten auch von meist ganz verschiedenen *Bombus*-Arten besucht, bzw. erfolgreich bestäubt werden können. Wir müssen daher im folgenden einen Unterschied machen zwischen den *Aconitum*-Arten mit weitem Helm (*paniculatum, tauricum, neomontanum*[1] etz.) und denen mit engem Helm (*vulparia, ranunculifolium* etz.).

Bei den Arten mit weitem Helm ist ein viel tieferes Eindringen auch grosser Hummel-♀♀ möglich, die infolgedes-

[1] Die beiden letzteren Arten werden meist als *napellus* zusammengefasst.



Abb. 2 — Hummelblumen (etwas schematisiert): *Aconitum napellus* (1), *Aconitum vulparia* (2), *Delphinium elatum* (3), *Digitalis ambigua* (4), *Atropa belladonna* (5), *Symphytum officinale* (6), *Linaria vulgaris* (7), *Alectorolophus angustifolius* (8), *Salvia glutinosa* (9), *Corydalis cava* (10 vor, 11 nach dem Insektenbesuch), *Genista* sp. (12 vor, 13 nach dem Insektenbesuch), *Vicia* sp. (14), *Lotus corniculatus* (15 vor, 16 während der ersten, 17 während der letzten Insektenbesuche vor dem Verblühen).

sen mit ihrem Kopf dem eigentlichen Nektarbehälter ziemlich nahe kommen können und daher keines sonderlich langen Rüssels bedürfen, um aus den Nektarien den Nektar zu schlürfen. Tatsächlich werden auch diese *Aconitum*-Arten von einer ganzen Reihe sowohl lang- wie auch mittellangrüsseliger Hummelarten *(consobrinus, gerstaeckeri, hortorum, subterra-*

neus, agrorum, soroeensis, lucorum, pratorum und *mastrucatus)* regelmässig besucht. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint auch letztgenannte Art, die im folgenden Abschnitte noch eine grosse Rolle spielen wird, ein regelmässiger und die Bestäubung auf normalem Wege herbeiführender Besucher dieser weithelmigen *Aconitum*-Arten zu sein.

Die Arten mit engem Helm hingegen gestatten kein tieferes Eindringen des Hummelkörpers. Die Besucher müssen daher einen Rüssel besitzen, der an Länge etwa dem Nektarienstiel entspricht. Da dieser Stiel aber etwa 2 cm Länge besitzt, muss auch der Rüssel der regulären Blütenbesucher dieser Länge annähernd entsprechen. Dies trifft aber bei den europäischen Hummeln nur beim arktischen *consobrinus*, dem alpinen *gerstaeckeri*, dem eurosibirischen *hortorum*, dem westmediterranen *ruderatus* und dem ostmediterranen *argillaceus* zu, also durchwegs Arten des Subgenus *Hortobombus*. Von diesen Arten sind auf Grund ihrer Verbreitung *B. gerstaeckeri* und *hortorum*, für die skandinavischen *Aconitum*-Arten auch *consobrinus* die wichtigsten Bestäuber. Daran wird auch durch den Umstand nichts geändert, dass in einem grossen Teile des Verbreitungsgebietes der enghelmigen *Aconitum*-Arten der tatsächlich häufigste Besucher *B. mastrucatus* ist, der jedoch in der Regel keine Bestäubung bewirkt, da sein Rüssel für die reguläre Nektaraufnahme zu kurz ist und er daher regelmässig Nektarraub betreibt (siehe nächsten Abschnitt).

Alle *Aconitum*-Arten sind proterandrisch, die Narbe wird sonach erst belegungsfähig, sobald die Staubgefässe verblüht sind und keinen Pollen mehr führen; eine Autogamie ist daher in der Regel ausgeschlossen. Die *Aconitum*-Arten sind demnach auf Fremdbestäubung durch Insektenvermittlung angewiesen und da nur die Hummeln die erforderliche Grösse für eine erfolgreiche Herbeiführung von Xenogamie besitzen, sind es auch in erster Linie diese, die als Bestäuber dieser Pflanzengattung eine grosse Rolle spielen. Wie bedeutend diese Rolle ist, geht daraus hervor, dass das Verbreitungsgebiet der Gattung *Aconitum* (Nordamerika, Südgrönland, Island, Europa und Asien) zur Gänze in dasjenige der Gattung *Bombus* fällt. So wie aber die Verbreitung der Gattung *Aconitum* in engster Abhängigkeit von der Verbreitung der Gattung *Bombus* steht, so steht auch das Vorkommen der enghelmigen *Aconitum*-Arten in engster Beziehung zum Vorkommen von Vertretern aus dem Subgenus *Hortobombus*. Und es ist kein Zufall, dass z. *B. Aconitum vulparia* in den Alpen bis über 2000 m hoch aufsteigt — also bis in Höhen, die normalerweise von *B. hortorum* nicht mehr erreicht werden, in denen er zumindest nur mehr sehr sporadisch aufzutreten pflegt. Gerade in diesen Höhenlagen aber fliegt der *B. gerstaeckeri*, dem in diesen Höhen eigentlich als einziger

Futterkonkurrent nur mehr der „Räuber" *mastrucatus* im Wege steht. So sehen wir, dass auch die Verbreitung der *Aconitum*-Arten in strenger Abhängigkeit von der Verbreitung ihrer wichtigsten Hummelbestäuber steht.

Delphinium (Abb. 2, Fig. 3). Ähnlich wie bei den Aconiten liegen die Verhältnisse bei einer anderen Ranunculaceen-Gattung, nämlich bei *Delphinium*. Hier ist es nicht die Enge eines Blütenhelmes, die ausschlaggebend ist für die Möglichkeit oder Unmöglichkeit eines regulären Blütenbesuches, hier ist es die Entwicklung eines engen und ziemlich langen Sporns an den Perianthblättern, in dessen Höhlung sich die entsprechend geformten Nektarien der Honigblätter erstrecken, während der Blüteneingang ähnlich wie bei *Aconitum* durch ein Antherenbüschel eingeengt erscheint. Auch hier muss der reguläre Besucher infolge seiner Körpergrösse die Antheren, bzw. die belegungsfähige Narbe mit seiner Unterseite streifen, während etwaige kleine und kleinste Nektarräuber bis in den Sporn vorzudringen vermögen, ohne in der Regel dabei eine Bestäubung durchführen zu können. Da auch die *Delphinium*-Arten höchstwahrscheinlich alle selbststeril sind, ist die Bedeutung der Hummeln für ihre Bestäubung ausserordentlich. Besonders deutlich wird dies, wenn wir die Untersuchungen amerikanischer Forscher berücksichtigen. So schreibt Plath[1] auf p. 117: „In order to determine the effect of the exclusion of bumblebees on the fertility of *D. cultorum*, I enclosed five lage plants, each having quite a number of racemes in various stages of development, in one-sixteenth inch mesh wire cages, after the number of flowers and buds on each raceme had been recorded on cards. On August 25, 1923, when the experiment was started, many of the racemes were in full bloom; on others, the lower flowers had opened, while thirty-five bore only buds. When the five plants were harvested on September 29, each follicle of the racemes which were in bloom at the time they were enclosed contained an average of twenty-two seeds, as did those which had not been placed in cages. This was also true of the lower follicles of the racemes which had just recently begun to flower, but no seeds were present in the upper follicles. On the other hand, from the thirty-five racemes which were enclosed when they were still in bud, a total of only twenty-one seeds was produced instead of 27.720 which should have been harvested, estimating at the rate of twenty-two seeds per follicle and thirty-six follicles per raceme." Weiters führt Plath die wenigen fruchtenden Blüten der im Knospenstadium eingetragenen Zweige auf die zufällige Tätigkeit von Ameisen zurück, die an diesen Blütenständen während des Versuches beobachtet wurden.

[1] O. E. Plath: Bumblebees and their ways — The Macmillan Company Publishers, New York 1934.

Ganz ähnlich wie bei *Delphinium* liegen die Verhältnisse auch bei *Aquilegia*, ebenfalls einer Ranunculacee, deren Bestäubung vorzugsweise duch Hummeln besorgt wird.

Tropaeolum. Bei den Arten dieser Gattung ist es ebenfalls ein Sporn, der den Nektar enthält; zum Unterschied aber von den bisher besprochenen Ranunculaceen, bei denen die sporn- oder helmartigen Bildungen Perianthgebilde sind, während die Nektarien umgewandelte Staubgefässe darstellen, ist bei der Gattung *Tropaeolum* der den Nektar absondernde Sporn eine Bildung des Blütenbodens. Diese vor allem in den Anden Südamerikas beheimatete Pflanzengattung wird ebenfalls vorwiegend durch *Bombus*-Arten bestäubt (bei verwandten Genera auch Vogelbestäubung); auch in unseren Gärten, wo verschiedene Arten dieser Gattung häufig als beliebte Ziergewächse gehalten werden, sind es neben einzelnen Schmetterlingsbesuchern (durch die aber eine Bestäubung nur in Ausnahmsfällen bewirkt wird) vor allem Hummeln, die die Bestäubung besorgen. Ähnlich wie bei den vorher besprochenen Gattungen *Delphinium* und *Aquilegia* stellt sich auch hier der nektarsuchenden Hummel kein Hindernis in Form eines besonders engen Blüteneinganges entgegen, hingegen sind es auch hier die Staubgefässe, die beim Einkriechen der Hummel an ihrer Unterseite anstreifen und dabei ihren Pollen abgeben müssen. Da der Sporn jedoch sehr eng und vor allem sehr lang ist, sind auch hier nur langrüsselige Hummeln zu regulärem Blütenbesuch befähigt. Ob bei uns auch Nektarraub ausgeführt wird, ist nicht bekannt, ebenso sind Beobachtungen aus der Heimat dieser Pflanzen über die normalen Bestäuber nicht bekannt geworden. Das eine jedenfalls steht fest: Trotz reichlichster Blüte meiner *Tropaeolum majus*-Pflanzen in meinem Hausgarten und trotz wiederholten Besuches an diesen Blüten durch verschiedene Tagfalterarten wurden fast keine Samen angesetzt. Tatsächlich beobachtete ich im Garten nur äusserst selten einmal eine Hummel, und die wenigen gesichteten Exemplare waren ausschliesslich *B. terrestris*, eine Art, die zufolge ihres kurzen Rüssels zu einem erfolgreichen Besuch absolut ungeeignet erscheinen muss. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass die wenigen Samen, die in gar keinem Verhältnis zur Anzahl der Blüten standen, durch Autogamie entstanden sind, was mit der bekannten Stellungsänderung des Griffels zur Zeit des Abblühens der Antheren erklärt werden könnte.

Aesculus. Ausser von Syrphiden nnd Honigbienen werden die Blüten dieses stattlichen Baumes vor allem auch von *Bombus*-Arten besucht, die auch die wichtigsten Bestäuber darstellen, da *Apis mellifica* z. B. den Nektar saugen kann, ohne infolge ihrer Kleinheit unter allen Umständen eine Bestäubung herbeiführen zu können. *Aesculus* besitzt in seinen Blütenstän-

den sowohl eingeschlechtlich (durch „Abortus") männliche wie auch — meist etwas später erblühende — zwitterige Blüten. Auffallend ist, dass das gelbe Saftmal der beiden oberen anfangs schmutzigweissen Blütenblätter nach der Abstäubung der Antheren und dem damit Hand in Hand gehenden Versiegen des Nektars in rote Farbe umschlägt und die Blütenblätter selbst jetzt rein weiss werden. Diese sicherlich lediglich auf einen chemischen Prozess zurückzuführende Farbänderung der Blütenblätter und ihrer Saftmale wird von Heineck[1] wohl allzu teleologisch erklärt, wenn er auf p. 268 schreibt: „Damit nun die *Bombus*-Arten, die es mit ihrem Saugen eilig haben, nicht lange nach dem Nektar suchen müssen, tragen die beiden anfangs schmutzig-weissen oberen Blütenblätter je einen gelben Fleck, zwischen denen das Insekt seinen Saugapparat in den Blütengrund einführen muss, um zum Nektar zu gelangen. Haben nun alle Stamina ihren Pollen angeboten, so werden die Blütenblätter rein weiss und die gelben Flecken ändern ihre Farbe in rot ab, zum Zeichen für die Insekten, dass hier nichts mehr zu holen ist; denn die Nektarabsonderung hat aufgehört." Selbst bei Annahme, dass die Insekten — in diesem Falle also in erster Linie die *Bombus*-Arten — den Farbunterschied gelb-rot tatsächlich wahrnehmen, müsste erst nachgewiesen werden, dass sie sich nach derartigen Saftmalen auch wirklich zu richten pflegen. Kugler[2] konnte sehr wahrscheinlich machen, dass dem Saftmal an den Blüten — wenigstens im Hinblick auf den Besuch durch *Bombus*-Arten — keinerlei besondere Bedeutung zukommt, da diese trotz des Vorhandenseins eines Saftmales stets auch an anderen Blütenstellen nach einem möglichen Zugang zum Nektar suchen. Bleibt von dem oben zitierten Erklärungsversuch Heinecks also nur die eine Hälfte vielleicht zu Recht bestehen, dass nämlich die *Bombus*-Arten — vorausgesetzt, dass der erwähnte Farbunterschied tatsächlich wahrgenommen wird — die Blüten mit roten Flecken nach einigen vergeblichen Versuchen nicht mehr anfliegen. Diesbezügliche Versuche sind aber meines Wissens mit *Aesculus* noch nicht angestellt worden, so dass wir es hier bis auf weiteres bloss mit einer Vermutung zu tun haben.

Phyteuma. Die meisten hochalpinen Angehörigen dieser Gattung werden fast ausschliesslich nur von *Bombus*-Arten befruchtet. Da die Blüten nur klein sind, genügen bereits kurze Rüssel zur Ausbeutung des Nektars. Tatsächlich werden die hochalpinen *Phyteuma*-Arten vorwiegend nur von kurz-

[1] O. Heineck in Handbuch der Entomologie II: Die Bedeutung der Insekten im Haushalt der Pflanzen — Jena 1929.

[2] H. Kugler: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln V — Planta XIX/2, p. 284.

und mittellangrüsseligen Hummeln, nach meinen Beobachtungen aber niemals von langrüsseligen besucht. Der Bestäubungsmechanismus ist bei den *Phyteuma*-Arten besonders interessant. Die Blüten öffnen sich nämlich nicht wie üblich an der Spitze zuerst, sondern im Gegenteil zuerst in der Nähe des Blütengrundes, während sie an der Spitze zu einer Röhre vereinigt bleiben. In dieser Röhre, die nur am Ende eine kleine Öffnung aufweist, steckt der Griffel, eng umgeben von den ihm dicht anliegenden Staubgefässen. Die Staubbeutel derselben öffnen sich an der Innenseite und heften den ausfallenden Pollen der äusserst klebrigen Griffelsäule rundum an. Nach dem Ausstäuben der Pollensäcke verwelken die Antheren sehr rasch und sinken gegen den Blütenboden zurück. Der Griffel aber wächst mit seinem Mantel von Blütenstaub aus der Endöffnung der Blütenröhre heraus und streift den Pollen an der Unterseite der besuchenden Hummeln ab. Da die Blüten sehr pollenreich sind, werden sie auch von den pollensammelnden Hummeln (insbesondere den Arten *soroeensis, pyrenaeus, pratorum, alticola, alpinus)* sehr gerne besucht, die dann in ihren Körbchen den violetten Pollen tragen und schon dadurch die von ihnen bevorzugten Futterpflanzen verraten. Bleibt ein Hummelbesuch aus, dann kann bei den *Phyteuma*-Arten immer noch durch Zurückkrümmung der belegungsfähigen Griffeläste Autogamie stattfinden.

b) Die Bestäubung erfolgt an der Oberseite der Hummel

Digitalis (Abb. 2, Fig 4). Die meisten *Digitalis*-Arten (besonders *purpurea, ambigua* und *viridiflora*) sind zur Fremdbestäubung fast ausschliesslich auf *Bombus*-Besucher angewiesen. Weniger ausgeprägt ist dies bei kleinblütigeren Arten tieferer Lagen (z. B. *lanata)* der Fall, die auch von anderen Bienen — *lanata* vorwiegend von Anthidien — bestäubt werden. Die grossen und weiten Blütenglocken mit den unter dem Blütendach stehenden Antheren, bzw. Griffel bieten auch grossen Hummeln ein bequemes Einschlüpfen (ausgenommen sind hier die kleineren und engeren Blüten von *viridiflora,* die infolgedessen ausschliesslich nur von langrüsseligen Hummeln — in erster Linie *hortorum* — mit gegenseitigem Erfolg besucht werden können). Selbstverständlich vermögen auch kleine Insekten (Apiden, Dipteren und Coleopteren) zu dem am Fruchtknoten abgeschiedenen Nektar zu gelangen; diese Besucher vermögen aber keine Bestäubung herbeizuführen, da sie nicht gross und dick genug sind, um beim Hineinkriechen in die Blüte auch die hochliegenden Antheren, bzw. die Narbe zu berühren. Da die Blüten der beiden zuerst genannten *Digitalis*-Arten so weit gebaut sind, dass sie ein völliges Eindringen auch dicker Hummel-♀♀ gestatten, stellen sie im Hinblick auf

eine Bestäubung keinerlei Anforderungen an die Rüssellänge. Tatsächlich gehören zu den regelmässigen Besuchern und Bestäubern des *Digitalis purpurea* und *ambigua* sowohl kurzrüsselige, mittellangrüsselige und — infolge der Tiefe der Blüte, die auch bei nicht völligem Eindringen genügend Sitzgelegenheit abgibt — auch langrüsselige Hummeln. Umso interessanter aber ist es, dass uns *Digitalis ambigua* weiter unten nochmals interessieren wird, da auch an deren Blüten regelmässiger Nektarraub seitens des *B. mastrucatus* ausgeführt wird, obgleich diese Hummel ohne weiteres ebenso wie auch alle anderen in der Lage wäre, den Nektar auf normalem, auch der Pflanze nützlichem Wege zu saugen.

Nigella. Wenngleich als der wichtigste Bestäuber dieser Pflanze *Apis mellifica* zu gelten hat, so wurde dennoch auch *B. lapidarius* als sehr häufiger und erfolgreicher Befruchter beobachtet. Da zur Blütezeit von *Nigella* vor allem die ☿☿ dieser Hummelart als Besucher in Betracht kommen, die in ihrer Körpergrösse die Honigbienen nicht so sehr übertreffen, dass der Bestäubungsmechanismus dadurch nicht mehr funktionieren könnte, so ist tatsächlich anzunehmen, dass *B. lapidarius* mit zu den wichtigsten Befruchtern dieser Pflanzenart gehört, weshalb sie hier auch mitaufgenommen erscheint. Die ausserordentlich kompliziert gebauten Nektarbehälter sind mittels eines Deckels verschlossen, der durch den nicht allzu kurzen — und schwachen — Rüssel der Besucher gehoben werden muss, um den Weg zum Nektar freizugeben. Dabei werden die auf den blumenkronartig gefärbten Kelchblättern ruhenden Besucher von den sich von der Mitte gegen aussen zurückbiegenden Staubgefässen am Rücken oder am Kopf gestreift und dort mit Pollen beladen. Kommen die derart eingepuderten Bienen dann an ältere Blüten, an denen bereits alle Staubbeutel nach aussen gerichtet und ausgestäubt sind, treffen sie an entsprechender Stelle jetzt die belegungsfähigen Narben, an denen der Blütenstaub abgestreift werden kann. Auch hier kann im Falle des Ausbleibens — ebenso wie bei der vorhergehenden Gattung — durch Berührung der Narben mit den letzten, vielleicht noch etwas Pollen enthaltenden Antheren Selbstbestäubung erfolgen.

Impatiens. Die regulären Bestäuber dieser interessanten Pflanzengattung scheinen noch nicht einwandfrei nachgewiesen zu sein, wenngleich mittel- bis langrüsselige Hummeln (z. *B. lapidarius* und *hortorum)* gelegentlich bei normalem Blütenbesuch beobachtet wurden. Die lokale Verbreitung jedoch der *Impatiens*-Arten an schattigen und feuchten Waldstellen würde fast dafür sprechen, dass *Bombus*-Arten nicht die regulären Bestäuber sind; wahrscheinlich spielt bei *Impatiens* die Selbstbestäubung — sei es in den normal entwickelten Blüten durch an der Narbe kleben bleibende Pollenkörner der

Staubblatt-Kapuze, sei es aber durch Selbstbefruchtung in den besonders an dunklen Lokalitäten in grosser Zahl auftretenden kleistogamen Blüten — eine grössere Rolle als die Fremdbestäubung. Immerhin veranlasst mich der Umstand, dass *Bombus*-Arten neben *Apis mellifica* (die aber bisher nur als Nektarräuber beobachtet wurde) als reguläre Besucher beobachtet wurden, *Impatiens* mit zu den Hummelpflanzen zu zählen. Beim regulären Besuch, der allerdings nur langrüsseligen Apiden möglich ist, streifen die Besucher bei jungen Blüten die Schutzhaube, die von den Staubbeuteln über der Narbe gebildet wird, und bestäuben sich dabei am Rücken. An älteren Blüten, bei denen diese Schutzhaube bereits verwelkt und abgefallen ist, wird dann der Pollen an der Narbe abgegeben, die infolgedessen im Verlauf der Blüteperiode keine Stellungsänderung vornehmen muss.

Lamium. Die verschiedenen Arten dieser Gattung werden zwar auch von anderen langrüsseligen Insekten besucht, die wichtigsten Bestäuber aber bleiben doch immer noch die Hummeln. Bei den langröhrigeren *Lamium*-Arten kommen als Bestäuber überdies nur lang-, bestenfalls auch mittellangrüsselige Hummeln in Betracht.

Galeopsis. Auch diese langröhrigste unserer Labiaten-Gattungen (insbesondere *G. speciosa)* hat ihre wichtigsten Bestäuber unter den Hummeln. Je nach der Langröhrigkeit der einzelnen Arten sind auch die möglichen Bestäuber verschieden. *G. speciosa* mit 18—24 mm langer Röhre (von der allerdings die ersten 6—8 mm etwas weiter gebaut sind, was ein weiteres Eindringen des Hummelkopfes gestattet) kann nur von *B. gerstaeckeri* (von mir einmal in Südkärnten in nur 600 m Meereshöhe an dieser Pflanze erbeutet), *hortorum* und einigen Arten des Subgenus *Agrobombus* enfolgreich besucht und bestäubt werden. Ausser diesen Hummelarten beobachtete ich wiederholt auch *Anthophora*-Arten als Besucher, die aber wegen ihrer grösseren Seltenheit wohl kaum die gleiche Bedeutung als Bestäuber beanspruchen können. Durch das tiefe Eindringen in die enge Blütenöffnung wird bei *Galeopsis* ebenso wie bei *Lamium* am sichersten erreicht, dass der Rükken des besuchenden Insekts sich an den unter der Oberlippe befindlichen Staubbeuteln mit Pollen belädt, der dann an einer anderen Blüte an der an der gleichen Stelle befindlichen Narbe wieder abgestreift wird. Die mit den Staubbeuteln gleichzeitig reifende Narbe ragt derart in die Blütenöffnung hinein, dass sie vom besuchenden Insekt früher berührt werden muss als die Staubbeutel, wodurch Fremdbestäubung begünstigt wird. Beim Ausbleiben eines Besuches kann aber selbstverständlich — besonders gegen Ende der Blüteperiode — auch Selbstbefruchtung eintreten.

Gentiana. Auch in dieser Pflanzengattung treffen wir zahlreiche Arten, die vorwiegend von *Bombus*-Arten bestäubt werden. Um eine Bestäubung herbeizuführen, müssen die Hummeln in die — meist sogar durch Faltenbildung und Borsten noch stärker eingeengte — Blütenröhre hinabkriechen, wobei sie mit dem Rücken an die den Griffel umgebende Röhre der Staubgefässe streifen und sich mit dem Pollen beladen, der dann an einer älteren Blüte mit bereits geöffneten Narbenlappen wieder abgegeben werden kann. Auch die Gentianen können bei Ausbleiben von Xenogamie auf bei verschiedenen Arten verschiedene Weise Autogamie herbeiführen und daher z. B. auch bei dauerndem Regenwetter, ohne dass sich die Blüten je geöffnet haben, Früchte ansetzen.

c) Die Bestäubung der Hummeln erfolgt rundherum

Atropa belladonna (Abb. 2, Fig. 5) ist eine fast ausschliesslich auf Hummelbestäubung angewiesene Pflanze, die nur am Ende der Blüteperiode auch von kleineren Insekten bestäubt werden kann, ja selbst durch Autogamie Fruchtansatz ermöglichen kann. Normalerweise jedoch sind nur grosse und dicke Besucher wie die Hummeln in der Lage, den Pollen, den sie meist ringsum am Körper mit sich tragen (die Antheren stehen rundum in den Blütenglocken) beim Anstreifen an der anfangs unter dem Glockendach und später in der Mitte des Blüteneinganges stehenden Narbe wieder abzugeben und so eine Befruchtung herbeizuführen. Erst gegen das Ende der Blüteperiode, wenn die oberen und seitlichen Antheren bereits ausgestäubt haben, sinkt der Griffel an die untere Glockenwand und jetzt kann die Narbe auch durch kleinere Bienenarten, die infolge ihrer Kleinheit Pollen nur an der Unterseite tragen können, bestäubt werden. Erst wenn auch diese Möglichkeit unerfüllt bleibt, kann es durch Selbstbestäubung durch die untersten Staubbeutel auch zu Selbstbefruchtung kommen.

Colchicum autumnale wird ausser durch Schwebfliegen und Papilioniden vor allem durch Hummeln bestäubt. Die Nektarien befinden sich an der Ansatzstelle der Antheren am oberen Ende der Blütenröhre. So kommt es, dass auch mittellangrüsselige Hummeln zum Nektar zu gelangen vermögen. Dabei streifen sie die nur nach aussen stäubenden Staubbeutel und beladen sich mit Pollen, den sie an einer anderen, etwas älteren Blüte, bei der die drei Griffel schon in die volle Höhe der bereits ausgestäubten Antheren herangewachsen sind, wieder abgeben können. Da sich die Blüten des Nachts schliessen, wobei der Pollen der Innenseite der Blütenblätter angeklebt wird, kann es nach Heranwachsen der Griffel auch beim nächtlichen Schliessen — vorausgesetzt, dass Fremdbestäubung nicht eingetreten ist — zu Autogamie kommen.

2) Beim Hummelbesuch erfolgen Bewegungen von Blütenteilen, durch die die Bestäubung ausgelöst wird

Die Art, in der Blütenteile beim Hummelbesuch bewegt werden können, ist ausserordentlich verschieden. Wir wollen uns hier mit der Nennung von jenen sechs verschiedenen Bewegungsvorgängen begnügen, die gerade bei Hummelblumen besonders häufig auftreten, bzw. die fast ausschliesslich nur durch Hummeln ausgelöst zu werden pflegen. Die einfachste derartige Bewegungsart ist wohl diejenige, wie wir sie in den „Streuwerken" verschiedener Blüten verwirklicht finden. Die

Streuwerke

bestehen im wesentlichen darin, dass der mehlartige und nicht klebrige Pollen aus den Antherenfächern durch eigene Öffnungen oder dadurch, dass die Fächer der Länge nach sich spalten, infolge schon geringfügiger Erschütterungen zum Ausstreuen gebracht wird, wobei es im Prinzip gleichgültig ist, ob die auslösende Bewegung an den Staubfäden, an den Staubbeuteln oder durch eine andere Berührungsübertragung wirksam wird, wenngleich die beiden zuerst genannten Möglichkeiten die weitaus häufigsten sind. Beispiele für Hummelblumen mit Streumechanismus finden wir sowohl unter offen gebauten Blütenformen wie auch unter solchen mit mehrweniger geschlossenem Blüteneingang. Zu ersteren gehören:

Symphytum (Abb. 2, Fig. 6). Wenngleich die Arten dieser Gattung durchaus nicht als ausschliesslich auf Hummelbesuch angewiesen anzusehen sind, so stellen die Hummeln doch sehr häufige und vor allem auch sehr erfolgreiche Bestäuber. Die Antheren der *Symphytum*-Arten (wie auch der Arten anderer Borraginaceen-Gattungen) sind rings um den Griffel in der Weise angeordnet, dass immer ein Staubblatt mit einer bedornten Schuppe abwechselt, die in ihrer Gesamtheit einen an der Spitze offenen Kegel bilden, durch welche Öffnung der Griffel herausragt und auch der Rüssel der besuchenden Insekten eingeführt werden muss, da letzteres zwischen den Staubblättern durch die bedornten Schuppen verhindert wird. Infolge der Einführung des Rüssels jedoch durch die vorgesehene Öffnung werden notwendigerweise die eng anliegenden Staubbeutel etwas auseinandergedrückt, was sofort ein Ausrieseln des feinen Pollens auf den Kopf der Hummel auslöst. Dieser Kopf ist es aber auch, der bei der nächsten Blüte noch vor den Staubbeuteln die Narbe berührt und dadurch eine Fremdbestäubung herbeiführt.

Solanum tuberosum. Auch die Kartoffel wird nicht ausschliesslich durch *Bombus*-Arten bestäubt, sondern neben die-

sen auch durch andere Hymenopteren und sogar Syrphiden. Aus den gleichen Gründen wie die vorhergehende Gattung wird aber auch *Solanum tuberosum* unter den Hummelpflanzen hier aufgezählt. Der Bestäubungsmechanismus ist fast der gleiche, nur sind hier nicht die ganzen Staubbeutel aufgesprungen, sondern nur deren Spitzen.

Im Gegensatz zu den eben genannten zwei Gattungen mit offenem Blüteneingang, die infolge ihres Baues auch für andere Insektengruppen zugänglich waren, und keine sonderlich weitgehenden Anforderungen an ihre Besucher stellten, sind die geschlossenen Blüten mit Streumechanismus tatsächlich fast ausschliesslich auf Hummelbesucher angewiessen, da nur diese die erforderliche Körpergrösse und Körperkraft besitzen, um bei der Suche nach dem Nektar sich den Zugang durch den Blüteneingang erzwingen zu können. Hierher gehören:

Linaria (Abb. 2, Fig. 7) und *Antirrhinum*. Der Bestäubungsmechanismus ist bei diesen beiden Scrophulariaceen-Gattungen ganz der gleiche. Beide besitzen auf der als Anflugplatz dienenden Unterlippe zwei kleine Höcker gleichsam als Halt für die besuchenden Hummeln. Durch das Gewicht der Hummel wird die Unterlippe herabgedrückt und gibt den ansonsten versperrten Weg zum Nektar frei. Das Öffnen wird oft durch Einstemmen des Kopfes gegen die Oberlippe der Blüte noch unterstützt. Jetzt kann die Hummel in der Blütenröhre verschwinden, was je nach Rüssellänge in mehrweniger hohem Masse der Fall ist, um Nektar zu saugen. Dabei aber stösst sie mit dem Rücken an die Staubgefässe, die den ebenfalls mehlartigen Pollen auf den Rücken der Hummel rieseln lassen. Da fast nur die Hummeln über das erforderliche Körpergewicht, bzw. über die nötigen Körperkräfte verfügen, um sich den Zugang zum Nektar zu verschaffen, sind sie auch die wichtigsten Bestäuber dieser tatsächlich weitgehend stenobomboiden Pflanzen.

Ähnlich weitgehend sind auch die Wechselbeziehungen zwischen der Gattung *Calceolaria* und den Hummeln. Letztgenannte Scrophulariaceen-Gattung hat ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Anden Süd- und Zentralamerikas, wo tatsächlich die Hummeln ihre wichtigsten Bestäuber sind. Ausserdem aber kommen Calceolarien auch in Neuseeland vor, wo Hummeln fehlen. Sicherlich besorgen dort die Bestäubung ähnlich grosse und schwere Insektenarten wie es im sonstigen Verbreitungsgebiet der Gattung *Calceolaria* die Hummeln sind. Der Bestäubungsvorgang ist zwar im wesentlichen recht ähnlich demjenigen bei den beiden vorgenannten Gattungen, er wird jedoch durch eine weitere Einrichtung ergänzt und vervollständigt. Kerner v. Marilaun[1] beschreibt den Bestäubungs-

[1] K. v. Marilaun: Pflanzenleben II (1891), p. 225.

vorgang mit folgenden Worten: „Die Hummel setzt sich auf den Rücken der pantoffelförmig ausgehöhlten Unterlippe und bringt es durch geringes Andrücken an die Oberlippe dahin, dass der Rachen weit aufgesperrt wird. Dabei kommt rückwärts ein in der pantoffelförmigen Höhlung bisher versteckter Honigbehälter zum Vorscheine, ein Lappen, der grubig vertieft und reichlich mit Honig gefüllt ist. Dieser Honigbehälter wird tatsächlich der auf die Unterlippe angeflogenen Hummel wie eine gefüllte Schale vor den Mund gesetzt. Allerdings nur so lange, als der pantoffelförmige Teil der Unterlippe hinabgedrückt bleibt; sobald die Blüte von der Hummel verlassen wird, schnellt die Unterlippe wieder in die Höhe, die Blüte schliesst sich, und der Honigbehälter ist wieder in der Aushöhlung versenkt". Diesen Worten sei noch hinzugefügt, dass beim Niederlassen auf der Unterlippe und bei dem darauffolgenden leichten Andrücken der Hummel gegen die Oberlippe die Antheren zur Abgabe ihres Pollens veranlasst werden.

Alectorolophus (Abb. 2, Fig. 8). Etwas weniger kompliziert ist der Bestäubungsvorgang bei den Arten der Scrophulariaceen-Gattung *Alectorolophus*, die fast ausschliesslich nur von Hummeln bestäubt werden. Auch hier sind die Staubgefässe ebenso wie der Griffel mit der Narbe unter dem Schutze einer gewölbten Oberlippe geborgen. Die anfliegende Hummel, die sich an der Unterlippe festhält, drückt dieselbe hinunter und erweitert sich auf diese Art den ansonsten fast völlig geschlossenen Blüteneingang. Die Staubbeutel sind als sogenannte Pollenschalen entwickelt, d. h. sie sind im reifen Zustand offene, einander mit der offenen Seite zugekehrte Behälter, aus denen jedoch normalerweise der mehlartige Pollen nicht herausfallen kann, da sich je zwei der vier Staubblätter derartig gegenüberstehen, dass sich die beiden Pollenschalen der einen Seite mit denjenigen der gegenüberliegenden zu einem geschlossenen Behälter verbinden. Die Staubfäden selbst, die an der Unterlippe angewachsen sind, und daher die Blüteneinfahrt der Quere nach versperren, sind mit scharfen Dornen versehen, die ein Vorbeiführen des zarten Bienenrüssels nahezu unmöglich machen. So sind die Hummeln gezwungen, ihren Rüssel dort durchzuführen, wo ihnen der geringste Widerstand geleistet wird, und das ist gerade knapp unterhalb der aneinanderschliessenden Pollenschalen. Wird aber hier der Rüssel durch die unbewehrten Staubfäden hindurchgezwängt, dann müssen die Pollenschalen auseinanderweichen und ihren Pollen auf die darunter befindliche Zunge bzw. auf den Kopf der Hummel rieseln lassen. Da aber unmittelbar vor den Staubbeuteln die Narbe liegt, berühren derart bestäubte Hummeln bei der nächsten Blüte mit nahezu absoluter Sicherheit die reife Narbe und führen auf diese Art

Wechselbestäubung herbei. Trotz dieser anscheinend weitgehenden „Anpassung" an den Insektenbesuch ist der Fruchtansatz der *Alectorolophus*-Arten auch bei Ausbleiben desselben gewährleistet. In diesem Falle wächst nämlich die Blumenkronröhre noch ein Stück nach und mit ihr werden die an ihr angewachsenen Staubgefässe ebenfalls ein Stück nach vor geschoben. Dabei erreichen sie aber die sich nicht verlängernde Griffelspitze und belegen das immer noch belegungsfähige Narbengewebe mit ihrem Pollen. So ist im Falle nicht eingetretener Fremdbestäubung Autogamie gewährleistet.

Melampyrum. Auch die Arten dieser Scrophulariaceen-Gattung werden sehr stark von Hummeln besucht, wenn auch nicht so ausschliesslich wie dies bei *Alectorolophus* der Fall ist. Der Bestäubungsvorgang ähnelt sehr dem vorstehend und nachfolgend beschriebenen. Der Vorgang bei der Selbstbestäubung (bei Ausbleiben eines erfolgreichen Insektenbesuches) wird dadurch herbeigeführt, dass sich am Ende der Blüteperiode der Griffel an seinem Ende nach unten biegt und die Narbe auf diese Weise unter die Staubbeutel zu liegen kommt. Durch die infolge Verwelkens eintretende Lockerung der Pollenschalen kann dann der Blütenstaub auf die darunter liegende Narbe fallen und diese befruchten.

Pedicularis. Ähnlich *Alectorolophus* haben wir es auch bei den *Pedicularis*-Arten mit einer weitgehend stenobomboiden Scrophulariaceen-Gattung zu tun. Bei den Arten dieser Gattung gehen die „Anpassungen" noch weiter als bei *Alectorolophus* und ausserdem haben wir bei den einzelnen Arten eine förmlich fortschreitende Vervollkommnung dieser ausschliesslichen „Anpassung" an den Hummelbesuch vor uns. Bei jener Artengruppe, deren wichtigster Vertreter etwa *Pedicularis rostrata* ist, sind die Staubbeutel derart gut unter der Oberlippe verborgen, dass eine direkte Berührung durch die eindringende Hummel ausgeschlossen erscheint. Diese muss aber ihren Rüssel zwischen den elastischen Staubfäden hindurchzwängen, die bei dieser Gattung keinerlei Dornenschutz besitzen, wodurch die Pollenschalen auseinandergeschoben werden und eine Bestäubung ähnlich wie bei *Alectorolophus* eintreten kann. Bei der Artengruppe der *Pedicularis recutita* hingegen ist die Verengung der Oberlippe so weit gediehen, dass ein Auseinanderweichen der Pollenschalen auch bei stärkstem Zerren an den Staubfäden nicht mehr eintreten kann, da diese Pollenschalen durch die beiden Seitenwände der Oberlippe selbst aneinandergepresst werden. Hier muss also die Oberlippe selbst erweitert werden, um ein Ausstäuben des Pollens zu ermöglichen; diese Erweiterung der Oberlippe erfolgt aber in äusserst sinnreicher Weise durch Vermittlung eines Hebelwerkes dadurch, dass die anfliegende Hummel durch ihr Eigengewicht die Oberlippe herunterbiegt, wobei die Knickung an

einer ganz bestimmten Stelle an der Basis der Oberlippe erfolgt. Durch diese Knickung aber werden nicht nur die bisher straff gespannt gewesenen Seitenwände der Oberlippe nach aussen gebaucht, sondern auch die Staubfäden gebogen und die nun nicht mehr eingezwängten Pollenschalen auseinandergezogen. Da aber die Hummeln nur in einer ganz bestimmten Stellung diesen Mechanismus auszulösen vermögen — sie müssen nämlich ihren Rüssel durch einen besonderen Spalt einführen, da alle anderen Einführungsmöglichkeiten durch spitze Dornen und ähnliche Bildungen verhindert erscheinen — müssen sie auch immer die gleiche Körperstelle der Bestäubung mit Pollen aussetzen (in diesem Falle ihren Kopf), wodurch eine Wechselbestäubung fast absolut gesichert ist, da sie beim Besuch einer anderen Blüte der gleichen Art, bevor sie noch die Pollenschalen zum Ausstäuben veranlassen können, bereits die belegungsfähige Narbe berühren und befruchten. Interessant ist aber, dass selbst bei derart raffiniert erscheinenden „Anpassungen" der Pflanzen an den Hummelbesuch immer noch die Möglichkeit einer Selbstbestäubung gewährleistet ist. Dadurch nämlich, dass sich alle *Pedicularis*-Blüten bei Ausbleiben einer Fremdbestäubung am Ende der Blüteperiode winkelartig (bis zu 60, ja sogar 90°) nach unten biegen, d. h. also die gleiche Bewegung vollführen, die bei ihnen durch das Gewicht der besuchenden Hummel ausgelöst wird, gelangt das Griffelende mit der ausserordentlich klebrigen Narbe nun unter die Pollenschalen, die sich infolge der Krümmung der Blumenkronröhre gelockert haben und ihren Pollen ausstäuben lassen. Da aber die *Pedicularis*-Blüten stets in ziemlich dichten Blütenständen stehen und der ausfallende Pollen sehr leicht und trocken ist, besteht ziemlich grosse Wahrscheinlichkeit, dass nicht allein die Narbe der gleichen Blüte, sondern auch solche benachbarter Blüten des gleichen Blütenstandes, ja vielleicht sogar auch solche anderer, in der Nähe befindlicher Pflanzen bestäubt werden, dass also auch ohne Insektenbesuch nicht bloss Autogamie, sondern sogar Xenogamie stattfinden kann. Gerade dort also, wo uns die „Anpassung" besonders weit fortgeschritten erscheint, müssen wir schliesslich zu unserem Erstaunen feststellen, dass sie eigentlich ganz überflüssig ist: Bei Ausbleiben des Insektenbesuches bei einem der am stärksten „angepassten" Insektenblütler erfolgt einfach schlagartig eine Umstellung auf einen Windblütler! Ein Grund mehr, um bei Erklärungsversuchen derartiger „Anpassungserscheinungen" sehr vorsichtig zu sein!

Zum Unterschiede von den Streuwerken, bei denen der Pollen mehlartig trocken ist, zeigen die nächstfolgenden Bestäubungseinrichtungen klebrigen Pollen. Eine der bekanntesten Bestäubungseinrichtungen sind die sogenannten

Schlagwerke

bei der Gattung *Salvia* (Abb. 2, Fig. 9). Unter den Arten dieser Labiaten-Gattung sind manche, die von Hummeln ganz besonders stark besucht werden (z. B. *verticillata* und *glutinosa)* und daher mit Recht zu den stenobomboiden Pflanzen gezählt werden können. Während die zuerst genannte Art auch den kurzrüsseligsten Hummelarten erreichbaren Nektar besitzt, ist dieser bei *glutinosa* nur den langrüsseligen Hummeln zugänglich. Bei beiden aber ist die Bewegungseinrichtung bei normalem Besuch (Nektarraub ist besonders bei *glutinosa* sehr stark verbreitet) die gleiche. Die an dem der Unterlippe entsprechenden Teil der Blumenkronröhre angewachsenen Staubgefässe (bloss 2 an Zahl) besitzen etwas oberhalb der Anwachsungsstelle einen nach innen und unten gerichteten, am Ende verbreiterten Fortsatz, der dermassen die Einfahrt in die Blumenkronröhre versperrt. Dringt nun eine Hummel mit ihrem Kopf in die Röhre vor und drückt dabei die beiden Fortsätze in der Röhre gegen hinten, dann schlägt infolge der Hebelwirkung der lange und freie Hebelarm mit dem Staubbeutel auf den Rücken der Hummel herunter und bestäubt ihn. Besucht eine derart eingepuderte Hummel eine ältere Blüte, bei der die Staubblätter bereits berwelkt sind, deren Griffel aber dafür unter der Oberlippe bogenartig hervorgewachsen ist, so dass seine zweilappige Narbe annähernd an die gleiche Stelle kommt, die von dem Hummelrücken passiert werden muss, dann tritt Wechselbestäubung ein. Um hier eine erfolgreiche Befruchtung herbeizuführen, muss tatsächlich das besuchende Insekt einen sehr dicken Körper besitzen, da der Rücken andernfalls die Narben nicht berühren könnte. Tatsächlich kommen z. B. für derart grossblumige *Salvia*-Arten wie *glutinosa* nur grosse und dicke Hummeln in Betracht, da bereits der Besuch kleinerer ☿☿ zwar den Schlagmechanismus auszulösen vermag, aber keine Bestäubung bewirken kann. Dass trotzdem in der Mehrzahl der Fälle Fruchtansatz erfolgt, ist bei *glutinosa* nicht etwa auf eine mögliche Autogamie zurückzuführen (eine solche dürfte wohl ausgeschlossen sein), sondern darauf, dass bei der relativen Häufigkeit der Hummeln im Verbreitungsgebiete der *Salvia glutinosa* die meisten Blüten im Verlaufe einer Blüteperiode früher oder später einmal den Besuch einer grossen und die Bestäubung bewirkenden Hummel erhalten. Ausserdem darf nicht ausseracht gelassen werden, dass im Augenblicke des Anfluges selbst auch von kleineren Hummeln durch gelegentliche Berührung mit den Narben eine Bestäubung herbeigeführt werden könnte. Damit dürften wir es aber bei *Salvia glutinosa* noch mehr als bei den kleinblütigeren *Salvia*-Arten tatsächlich mit einer ausschliesslich auf Hummelbesuch angewiesenen Pflanze zu tun haben, da die ausserdem beobachteten Besucher, unter denen

vor allem Honigbienen und Taubenschwänze *(Macroglossum stellatarum)* zu nennen sind, Nektarraub betreiben, ohne den Bestäubungsmechanismus erfolgreich in Aktion treten lassen zu können.

Die nunmehr zur Besprechung gelangenden

Klappwerke

treten uns unter den vorwiegend von Hummeln besuchten Pflanzen vor allem bei einigen Papaveraceen- und Papilionaceen Gattungen entgegen.

Corydalis (Abb. 2, Fig. 10 u. 11). Wenngleich sich der Blütenbau der *Corydalis*-Arten insbesondere im Hinblick auf die Entwicklung des nektarbergenden Spornes einigermassen unterscheidet, so ist doch bei allen im Prinzip der Bestäubungsmechanismus der gleiche. Bei allen Arten sind die vier Blumenblätter derart angeordnet, dass ein grosses eine dachartige Oberlippe, ein kleines eine schwache Unterlippe und zwei seitliche einen dicht unter der Oberlippe liegenden, wie aus zwei zusammengelegten Händen gebildeten Hohlraum bilden, in dem sich Griffel und Antheren befinden. Setzt sich nun ein Insekt auf diese beiden zusammengelegten Blätter, um den Rüssel unter der Oberlippe in den Sporn einzuführen, und verfügt dieses Insekt über das nötige Körpergewicht, um diese Blütenblätter nach unten zu drücken (eine Forderung, der nur durch grössere Hymenopteren, am besten durch Hummeln entsprochen wird), dann schnellt der Griffel empor und überträgt den Blütenstaub, der von den Antheren auf die eigene Narbe gelegt worden war, auf den Bauch des Insekts. Autogamie ist dabei trotzdem ausgeschlossen, da die Narben einer Blüte für den Blütenstaub der eigenen sowie aller anderen Blüten des gleichen Pflanzenstockes unempfänglich sind.

Dicentra spectabilis. Der Bau der *Dicentra*-Blüte lässt sich ohne weiteres von dem der *Corydalis*-Blüte ableiten. Nehmen wir an, dass bei dieser Ober- und Unterlippe in gleicher Stärke entwickelt und mächtig ausgebaucht, dabei aber spornlos sind, so haben wir bereits im wesentlichen den Blütenbau von *Dicentra* erreicht. Auch hier liegen die beiden seitlichen Blütenblätter einander eng an und bergen Griffel und Staubblätter. In der Funktion dieser Blüte besteht nur insofern eine Abweichung von *Corydalis*, als das besuchende Insekt seinen Rüssel zu beiden Seiten der miteinander verbundenen kleinen Blütenblätter einführen kann, wobei diese zur Seite gedrückt werden und die Narbe — ganz ebenso wie bei *Corydalis* — den Blütenstaub dem Insekt an die Unterseite heftet. Da der Blüteneingang ausserordentlich eng ist, kommen als Bestäuber nur langrüsselige und kräftige Hymenopteren in Betracht, vor allem *Bombus*-Arten, aber auch manchmal *Anthophora*-Arten. Bei uns ist der wichtigste Bestäuber

Bombus hortorum; wer in der ostasiatischen Heimat dieser Pflanze die Bestäubung in der Regel vollzieht, ist nicht bekannt, doch ist anzunehmen, dass es auch dort vorwiegend die Hummeln sind, deren es auch in Ostasien zahlreiche langrüsselige gibt.

Cytisus. Bei dieser und den nachfolgend erwähnten Papilionaceen-Gattungen ist der Bestäubungsmechanismus ganz ähnlich eingerichtet wie bei *Corydalis*. Hier finden wir statt einer Oberlippe die sogenannte Fahne, die beiden die Geschlechtsorgane seitlich eng umschliessenden Blütenblätter bei *Corydalis* aber sind hier durch die ebenfalls teilweise verwachsenen Blätter des Schiffchens, an denen noch die beiden Flügel sitzen, ersetzt. Dieses Schiffchen lässt oben bloss einen schmalen Spalt offen, der aber bei ruhender Blüte fast gänzlich geschlossen erscheint. Kommt nun ein genügend schweres bzw. kräftiges Insekt und setzt sich auf das Schiffchen und die Flügel — eine andere geeignete Anflugsgelegenheit fehlt — so werden diese hinabgedrückt und aus dem sich infolge des Abbiegens erweiternden Spalt schnellt die aus den 10 z. T. verwachsenen Antheren gebildete Röhre, die den Stempel umschliesst, gegen den Bauch des besuchenden Insekts und klebt ihm den Pollen an. Die Narbe ist während dieser Blüteperiode noch von steifen Härchen geschützt und nicht belegungsfähig; sie wird dies erst, bis die Staubgefässe und die schützenden Griffelhärchen verwelkt sind, wodurch Autogamie ausgeschlossen wird. Dieser Vorgang wiederholt sich einigemale und hört erst auf, wenn die Blüte zu verwelken beginnt.

Trifolium. Der Bestäubungsmechanismus ist der gleiche wie bei *Cytisus*. Infolge der ausserordentlichen Enge der Blütenröhre, die verhältnismässig — im Vergleich etwa zu *Cytisus* — bedeutend länger ist, kommen nur langrüsselige Hymenopteren als Bestäuber in Betracht, wobei die erforderliche Rüssellänge selbstverständlich von der betreffenden Kleeart abhängig ist, da die verschiedenen Arten sehr verschieden lange Blütenröhren besitzen. Während die kleinblütigeren Kleearten auch von kleineren Apiden (insbesondere *Eucera*- und *Tetralonia*-Arten spielen hier als Bestäuber keine geringe Rolle) mit Erfolg besucht werden können, kann insbesondere *Trifolium pratense* — der Rote Klee —, der als eines der wichtigsten Futtermittel von grösster wirtschaftlicher Bedeutung ist, nur von einigen langrüsseligeren Honigbienenrassen und von den meisten Hummelarten bestäubt werden. Es ist genugsam bekannt, welch ungeheure Rolle die Hummeln gerade bei der Bestäubung des Roten Klees spielen, es sei daher in diesem Zusammenhange nur daran erinnert, dass im Zuge der Kolonisierung Australiens bzw. Neuseelands auch der Versuch unternommen wurde, Hummeln in diesem hummellosen Kontinent anzusiedeln, da der gesamte Kleebau gefährdet war. Wenn es

zweifellos auch richtig sein mag, dass auch andere Bienenarten, ja selbst Schmetterlinge gelegentlich eine Bestäubung des *Trifolium pratense* herbeizuführen in der Lage sind, so sind diese Fälle dennoch derart selten, dass sie praktisch für die Wirtschaft völlig unzureichend bleiben müssen. Es gilt daher vor wie nach trotz mehrfacher — heute übrigens durch praktische Erfahrung und vor allem durch die systematischen Versuche seitens der angewandten Entomologie längst widerlegter — Einwände das klassische Wort Charles Darwin's: „The more humble-bees, the more fertile red clover".

Onobrychis. Auch diese Papilionaceen-Gattung wird sehr stark von *Bombus*-Arten bestäubt; der Bestäubungsvorgang ist der gleiche wie bei den beiden vorhergehenden Gattungen.

Nicht unähnlich den hier besprochenen Klappwerken sind die nachfolgend erwähnten

Schnellwerke.

Auch diese treffen wir bei Hummelpflanzen nur bei Papilionaceen.

Genista (Abb. 2, Fig. 12 u. 13). Der Bestäubungsmechanismus unterscheidet sich von demjenigen der Klappwerke dadurch, dass die Befruchtungssäule (Staubblätter und Stempel) im Schiffchen unter derartiger Spannung eingeklemmt sind, dass bei einem Herabdrücken desselben zuerst der Griffel mit der belegungsfähigen Narbe, unmittelbar hernach aber auch die Staubgefässe dem Besucher gegen den Bauch schlagen. Durch die vorhergehende Berührung mit der Narbe wird stets Xenogamie hervorgerufen, Autogamie ist jedoch nicht ausgeschlossen und auch erfolgreich. Ausser Hummeln können auch andere grössere Bienenarten als Bestäuber fungieren.

Astragalus. Je nach der Grösse der Blüten kommen auch verschiedene Bestäuber in Betracht, doch spielen bei sehr vielen Arten dieser Gattung auch die Hummeln eine ganz hervorragende Rolle. In Betracht kommen meist jedoch nur mittel- und langrüsselige Arten. Der Bestäubungsvorgang ist der gleiche wie bei *Genista.*

Etwas verschieden von den bisher genannten Bestäubungseinrichtungen funktionieren die sogenannten

Bürstwerke

verschiedener Papilionaceen-Gattungen.

Vicia (Abb. 2, Fig. 14). Während manche Arten dieser Gattung auch von Arten aus anderen Apidengattungen mit Erfolg bestäubt werden können, kommen dennoch für einige Arten (z. B. *Vicia cracca*) ausschliesslich nur *Bombus*-Arten als Bestäuber in Frage, was die Nennung dieser Papilionaceen-Gattung unter den Hummelpflanzen im engeren Sinne rechtfertigt. Auch bei dieser Gattung liegt die Befruchtungssäule

im Schiffchen geborgen. Der rings von den Staubgefässen umgebene Griffel aber, der mit seiner Narbe die Staubgefässe um ein Geringes überragt, ist mit nach oben gerichteten, steifen Haaren besetzt, die knapp unterhalb der Narbe einen ziemlich dichten Borstenring bilden. Diese sogenannte Griffelbürste fegt den bereits im Knospenzustand aus den Staubbeuteln ausgefallenen Pollen, der zwischen den nach oben gerichteten Griffelhaaren hängen geblieben ist, bei einem Insektenbesuch, durch den das Schiffchen mehrweniger stark nach unten gedrückt wird, aus der Spitze des Schiffchens nach aussen und an den Bauch des Insekts. Dabei berührt allerdings die Narbe den Bauch der Biene zuerst und kann dabei mit mitgebrachtem Pollen belegt werden. Hingegen erscheint Autogamie infolge des oben geschilderten dichten Schutzkranzes aus Borsten ausgeschlossen. Als Bestäuber der auf Hummelbesuch angewiesenen *Vicia* Arten kommen bei uns zahlreiche *Bombus*-Arten in Betracht, interessanterweise aber scheint in manchen Gegenden besonders *B. confusus* ein auffallend häufiger Besucher an *Vicia* zu sein, eine Hummelart, die bei uns wohl als Tertiärrelikt anzusehen ist.

Lathyrus ist eine andere Papilionaceen-Gattung, deren Arten — wenn auch nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend — von *Bombus*-Arten bestäubt zu werden pflegen, wobei im wesentlichen ein analoger Bestäubungsmechanismus ausgelöst wird wie bei *Vicia*.

Eine komplizierte Weiterbildung der Bürstwerke könnte man den letzten hier zur Besprechung gelangenden Bestäubungsmechanismus, der ebenfalls bei Hummelpflanzen nur bei den Papilionaceen entwickelt ist, nennen, den man unter dem Begriff der

Pumpwerke

zusammenfassen kann.

Lotus (Abb. 2, Fig. 15, 16 u. 17). Wie die meisten bisher genannten und noch weiterhin zu nennenden Papilionaceen-Gattungen ist auch die Gattung *Lotus* nicht in allen ihren Arten ausschliesslich auf Hummelbesuch angewiesen. Dennoch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich sie hier unter den Hummelpflanzen anführe, da z. *B. Lotus corniculatus* — besonders in Gebirgsgegenden — fast ausschliesslich nur von *Bombus*-Arten bestäubt wird. In noch jungen Knospen kann man feststellen, dass die 10 Staubgefässe in zwei Ringen zu je 5 rund um den Griffel in zwei aufeinanderfolgenden Kreisen angeordnet sind. Erst zur Zeit des Ausstäubens des Pollens, was noch im Knospenstadium erfolgt, sind alle 10 Staubgefässe auf gleiche Länge herangewachsen. Zwischen dem freien Ende der Staubbeutel und der dieselben nicht wenig überragenden Narbe befindet sich ein enger Hohlraum, der der hohlen Spitze

des Schiffchens entspricht, deren Endöffnung durch die Narbe selbst verschlossen erscheint. Dieser Hohlraum wird nun von dem ausfallenden Pollen ausgefüllt, worauf die Antheren zu welken beginnen. Bei dem nun erfolgenden Aufblühen der Blüte, dem ein Heranwachsen der Blütenblätter vorausgeht, wachsen nur die 5 äusseren Staubfäden mit, die sich gleichzeitig damit am Ende keulig verdicken. Dadurch aber wird der schon erwähnte, mit Pollen gefüllte Hohlraum gegen unten und hinten vollständig dicht verschlossen. Setzt sich nun ein Insekt auf das Schiffchen und drückt es durch sein Gewicht nach unten, so üben die angeschwollenen Staubfäden auf den im Hohlraum befindlichen Pollen einen starken Druck aus und quetschen ihn durch die enge schlitzförmige Öffnung des Schiffchens wie der Kolben einer Pumpe gegen den Bauch des besuchenden Insekts. Dieser Prozess kann sich einigemale wiederholen, wobei bei besonders tiefem Herabdrücken auch die Narbe aus der Öffnung herausgepresst wird und fremden Pollen von der Unterseite der Hummel abnimmt. Dabei scheint auch Autogamie erfolgen zu können, doch ist anzunehmen, dass der eigene Pollen auf der Narbe nicht so wirksam ist wie der fremde und daher — ausser bei Ausbleiben von Fremdbestäubung — nicht zur Befruchtung gelangt.

Anthyllis und *Ononis* sind zwei weitere Papilionaceen-Gattungen mit dem gleichen Bestäubungsmechanismus. Beide werden vorwiegend — wenn nicht fast ausschliesslich — von *Bombus*-Arten bestäubt, besonders gilt dies bei ersterer Gattung für höher liegende Gebiete. *Ononis* wird vorzugsweise von *B. lapidarius* und *silvarum* besucht und bestäubt.

* * *

Werfen wir zusammenfassend einen Blick auf die in diesem Abschnitt behandelten Hummelpflanzen im engeren Sinne, so müssen wir zu unserer Überraschung feststellen, dass mit Ausnahme weniger Arten der aufgezählten Gattungen *(Linaria vulgaris, Salvia glutinosa, Trifolium pratense, Vicia cracca)* gerade die durch komplizierte Bewegungsmechanismen am meisten auf Hummelbesuch angewiesen erscheinenden Formen gar nicht so exklusiv von diesem Hummelbesuch abhängen, sondern entweder teilweise auch von anderen Insekten — zumindest örtlich — erfolgreich bestäubt zu werden vermögen oder überhaupt durch Autogamie eine ausbleibende Xenogamie wirkungslos gestalten können.

Hingegen treffen wir gerade unter jenen Hummelpflanzen, die uns in ihrem Bau keine derart weitgehenden „Anpassungserscheinungen" sichtbar werden lassen, die besonders keinerlei Bewegungsmechanismen aufweisen, die wir ja so gerne geneigt sind, als besonders weitgehende derartige „Anpassungen" anzusehen, sehr häufig solche, die tatsächlich auf Gedeih

und Verderb auf Hummelbesuch angewiesen sind. Ich nenne hier nur die Gattungen *Aconitum*, *Delphinium*, *Aquilegia*, *Tropaeolum*, *Aesculus* und *Digitalis*. Viele Arten dieser Gattungen können fast nur durch Hummeln bestäubt werden, ohne dass sie irgendwelche „Anpassungen" zeigen. Es ist lediglich die Weite ihres Blüteneinganges bei gleichzeitiger Tiefe der Blüte, die sie als ausgesprochene Hummelblumen charakterisiert, da nur grosse und dicke Insekten — wie es bei uns eben auch nur die Hummeln sind — imstande sind, den Nektar zu saugen und dabei gleichzeitig die Bestäubung vorzunehmen. Ich glaube aber, es wäre sehr fehlgeschlagen, wollten wir annehmen, dass eben jene Blütengrösse die gesuchte „Anpassung" an die Hummeln darstelle. Viel wahrscheinlicher ist jene Anschauung, die da annimmt, dass es sich bei diesen grossblumigen und tiefkelchigen Blüten um Seitensprünge im Entwicklungszuge handelt, die nur deswegen nicht zum Untergang verurteilt waren, weil sich zufälligerweise ein geeigneter Bestäuber gefunden hat. Wir dürfen uns keinem Zweifel hingeben: Diese angeblich so sehr „angepassten" Blüten sind ganz im Gegenteil ausgesprochene Fehlschläge, die sich nur dort und zu jener Zeit erhalten konnten, wo geeignete Bestäuber — in diesem Falle die Hummeln — vorkamen, woraus sich auch die gegenseitige Deckung der Verbreitungsgebiete erklärt. Dass diese Hummeln dann so besonders gerne gerade diese Blüten besuchen, ist nicht etwa ein Folge davon, weil diese Blüten von anderen Insekten nicht bestäubt werden können, denn sie können zwar nicht bestäubt, wohl aber in den meisten Fällen mit Erfolg besucht und ihres Nektars beraubt werden, sondern wohl einzig und allein deshalb, weil die Hummeln gemäss den vorbildlichen Versuchen Kuglers anscheinend Blüten mit starker Tiefenwirkung allen anderen vorzuziehen pflegen. Gerade der Umstand, dass diese Blüten (man denke an *Aconitum*, *Aesculus*, *Digitalis* etz.) auch von kleinen und kleinsten Insekten oft massenhaft besucht und ihres Nektars beraubt werden und dass sogar — wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden — einige *Bombus*-Arten fleissig an ihnen Nektarraub verüben, müsste zur Folge haben, dass diese Blüten stets nektarärmer sind, als etwa solche, deren Öffnungsmechanismus ein Eindringen kleinerer Insekten verhindert, und dass sie daher bei den nektarsuchenden Hummeln gar nicht so sehr beliebt sein dürften. Trotz der starken Futterkonkurrenz aber werden diese Blüten immer wieder von Hummeln aufgesucht und dabei bestäubt.

Auf letztere Tatsachen wollte ich an diesem Orte ganz besonders nachdrücklich hinweisen, weil die häufig zu allen möglichen „Anpassungs"-Theorien missbrauchten Hummelpflanzen in Wahrheit zur Stützung derartiger Theorien nichts weniger als geeignet sind. Die Blüten selbst der oben ge-

nannten ausgesprochenen Hummelpflanzen müssen wir als — höchst unzweckmässige und für die Pflanze selbst schädliche — Naturspiele betrachten, die nur deshalb nicht sofort wieder ausgemerzt wurden, weil zufälligerweise grosse und daher bestäubungsfähige Insekten, die obendrein noch eine ganz besondere Schwäche für Blüten mit starker Tiefenwirkung besitzen, zur Stelle waren. Diese ganze „Anpassungs"-Herrlichkeit ist somit nichts anderes als ein seltsames Spiel des Zufalles, das jedoch deswegen um nichts weniger interessant ist. Und gerade jene Pflanzen, deren Blüten uns dank ihres raffinierten Bestäubungsmechanismus so ausschliesslich auf Insektenbesuch — in vielen Fällen sogar speziell auf Hummelbesuch — angewiesen erscheinen mussten, gerade die überraschen uns schliesslich damit, dass sie sich sogar sehr grosszügig über einen ausgebliebenen Insektenbesuch hinwegsetzen und durch Selbstbestäubung das nachholen, was ihre „hohe Anpassung" — verhinderte!

Hummeln als Nektarräuber

Wenn wir uns endlich diesem vielleicht interessantesten Kapitel des Blumenbesuches seitens der Hummeln zuwenden, dann müssen wir von vornherein versuchen, ein für allemal eine scharfe Trennungslinie zu ziehen zwischen jenen Fällen, in denen sich Hummeln tatsächlich und häufig oder sogar regelmässig den Zugang zum Nektar auf gewaltsame Weise und auf einem vom normalem abweichenden Wege zu erzwingen wissen und jenen meist viel selteneren Fällen, in denen Hummeln, die zwar normalerweise niemals gewaltsam einbrechen, dennoch bereits vorhandene Einbruchslöcher dazu verwenden, um durch sie zum Nektar zu gelangen.

Fassen wir vorerst diesen letzteren Fall ins Auge, so beziehen sich auf ihn zweifellos eine ganze Reihe von Literaturangaben, in denen zwar machmal sogar auch von „Aufbeissen" die Rede ist, die aber dennoch bisher nicht überprüft bzw. bestätigt wurden, andererseits aber auf Angaben über „Einbruch" seitens Arten, die dazu von Natur aus gar nicht befähigt sind und auch von mir, der seit mehr als einem Jahrzehnt mit grösster Aufmerksamkeit dem Problem des Nektarraubes auf die Spur zu kommen trachtet, niemals als Nektarräuber bestätigt werden konnten. Als solche gelegentliche Nektarräuber werden *B. pratorum* (an *Melampyrum pratense), alticola (Aconitum vulparia), hortorum (Aconitum vulparia)* und *lapidarius (Gentiana germanica, asclepiadea, Melampyrum pratense, Salvia glutinosa, Galeopsis speciosa* und *Aconitum vulparia)* genannt. Ich gebe ohne weiteres zu, dass alle diese Arten in Ausnahmsfällen von bereits vorhandenen Einbruchslöchern Gebrauch machen können. Es wäre zu weit gegangen,

wollte man diese Beobachtungen einfach übersehen. Ich bezweifle aber (mit eventueller Ausnahme des *B. pratorum*), dass die oben angeführten Arten das Einbruchsloch selbst geschaffen haben. Ich begründe diesen meinen Zweifel auf Grund mehrfacher Überlegungen. Erstens verfügen die oben genannten Arten (mit Ausnahme vielleicht des *B. pratorum*) nicht über die zu einem gewaltsamen Einbruch wirklich gut geeigneten Einbruchswerkzeuge (vergl. Abb. 1 und 3), zweitens ist es mir trotz der jahrelangen Beobachtungszeit, die ich speziell dieser Frage gewidmet habe nicht ein einzigesmal gelungen, eine der oben angeführten Arten bei gewaltsamem Einbruch, ja nicht einmal bei Benützung eines schon vorhandenen Einbruchsloches zu beobachten, und drittens hege ich in den meisten Fällen über Einbruchsangaben durch *B. lapidarius* den schwerwiegenden Verdacht, dass es sich hiebei um Bestimmungsfehler handelt, und nicht *lapidarius*, sondern der diesem ziemlich ähnliche *mastrucatus* der wahre Täter ist. Dies umso mehr, als alle Angaben über *lapidarius* als Nektarräuber ausnahmslos nur von Botanikern gemacht werden, und es mir nicht nur persönlich niemals gelungen ist, den derart Verdächtigten tatsächlich beim Einbruch zu erwischen, sondern auch keinerlei Angaben von Apidologen kenne, die dies aus eigener Beobachtung bestätigen würden. Dies soll keineswegs ein Ausdruck des Misstrauens den Botanikern gegenüber sein! Tatsächlich wurde und wird *lapidarius* und *mastrucatus* auch von Apidologen noch gelegentlich verwechselt (wie jede Museal-sammlung zu beweisen vermag); in diesem Zusammenhang genügt vielleicht auch der Hinweis darauf, dass der *B. lefebvrei* Lep. z. T. als *mastrucatus*, z. T. aber auch als *lapidarius* aufgefasst wird und es heute noch nicht einwandfrei geklärt ist, welche der beiden Arten der Autor Lepeletier eigentlich gemeint hat[1]. Ganz besonders begründet erscheint mein Verdacht einer Fehlbestimmung im Falle *lapidarius* aber deshalb, weil z. B. die Schilderungen des Einbruches durch diese Hummel, die Werth[2] in seiner Arbeit gibt, bis ins kleinste Detail ganz genau mit dem Benehmen, das *mastrucatus* dabei an den Tag zu legen pflegt, übereinstimmen. Aber nicht allein das Benehmen ist das gleiche (und gerade *mastrucatus* zeigt beim Einbruch deutlich abweichendes Benehmen etwa von demjenigen der Art *terrestris*!), auch die Pflanzen, an denen der angebliche *lapidarius* einbricht, sind (mit Ausnahme des

[1] Dies ist auch der Grund weshalb ich vor wie nach in meinen Veröffentlichungen den sicheren und übrigens auch allgemein eingebürgerten Namen *B. mastrucatus* Gerst. verwende und nicht den ausgegrabenen und nicht völlig sichergestellten Namen *levebvrei* Lep.

[2] E. Werth: Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. LVIII (1941), p. 527—546.

Gentiana germanica, bei der ich Einbruch noch nicht beobachtet habe) ausnahmslos solche, die mir als sehr beliebte „Einbruchspflanzen" des *mastrucatus* bekannt sind.

Ich glaube daher, der Sache einen besseren Dienst zu erweisen, wenn ich die diese oben genannten vier Arten betreffenden Angaben als nicht überprüft vorläufig zur Seite stelle und nicht weiter berücksichtige. Wobei ich aber — trotzdem ich es noch niemals selbst beobachtet habe — es ohne weiteres für möglich halte, dass alle diese Arten (und auch noch die meisten anderen!) von bereits vorhandenen Einbruchslöchern gelegentlich Gebrauch machen.

Ganz anders liegen die Dinge nun bei jenen Hummeln, die sich tatsächlich oft mit gewaltsamen Mitteln einen Weg zum Nektar zu bahnen wissen. Interessanterweise sind es ausschliesslich Arten von nur zwei Untergattungen — *Bombus* s. str. und *Alpigenobombus* —, die nicht selten als Nektarräuber aufzutreten pflegen. Noch interessanter aber wird diese Tatsache dadurch, dass es bei den Arten dieser beiden Uergattungen normalerweise zweierlei Methoden sind, die zur Erreichung des Zieles—in diesem Falle des verborgenen Nektars — angewendet werden. Die Arten des Subgenus *Bombus* (bisher beobachtet bei *terrestris, lucorum, affinis* und *terricola)* pflegen die Blüten mit Hilfe ihrer Maxillen anzustechen und nur in seltenen Ausnahmsfällen, wenn erstere Methode ausnahmsweise versagt, auch die Mandibeln zu Hilfe zu nehmen (was allerdings nicht immer von Erfolg begleitet zu sein pflegt), hingegen ist letzterer Vorgang das Normale bei *B. mastrucatus*, dem einzigen bisher studierten Angehörigen des Subgenus *Alpigenobombus*. Da aber gerade dieses Subgenus vor allen anderen durch den Besitz von ausserordentlich verstärkten, schaufelartig gebogenen und stark gezähnten Mandibeln (Abb.3) ausgezeichnet ist, ist die Annahme wohl berechtigt, dass auch die anderen Arten dieser Untergattung von ihren für Einbruch so geeigneten Beisswerkzeugen Gebrauch machen werden.



Abb. 3 — Linke Mandibeln von *Bombus hortorum* (1), *B. lapidarius* (2), *B. lucorum* (3) und *B. mastrucatus* (4).

Wenden wir uns vorerst den Arten des Subgenus *Bombus* s. str. zu. Ausser über Freilandbeobachtungen verfügen wir zumindest bei *terrestris* auch über ausgezeichnete Laboratoriumsversuche. Letztere wurden von Kugler[1] unter stän-

[1] H. Kugler: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln — Planta XIX/2 (1933), p. 279—298.

digen Kontrollversuchen mit der *Agrobombus*-Art *agrorum* vorgenommen und führten zu einer ganzen Reihe von Feststellungen, die wohl in analoger Weise auch für die anderen Arten dieser Untergattung Gültigkeit haben dürften. Die wichtigsten dieser Feststellungen sind nach Kugler: „*B. terrester* bricht sowohl bei Blüten, deren Honig ihm erreichbar ist, als auch bei solchen, deren Honig ihm nicht erreichbar ist, ein. Er tastet, wenn er sich auf der Nahrungssuche befindet, fremde Blüten mit dem Rüssel ab und sucht seinen Saugapparat unter ziemlichem Kraftaufwand in sie einzuführen. Gelangt er dabei zufällig durch den Eingang zum Honig, so liegt ein normaler Besuch vor, kommt es dabei zu einer Durchstossung der Krone, so erfolgt ein „Einbruch". — *B. terrester* versucht zunächst mit dem Rüssel in die Blüten zu stechen. Wenn dies nicht gelingt, können die Mandibeln zu Hilfe genommen werden. Wenn *B. terrester* viel „einbricht", so liegt dies in seinen kurzen und kräftigen Mundwerkzeugen begründet, die ihm das Einstechen erst ermöglichen. Langrüsselige Formen, wie *B. hortorum*, besitzen zu lange und zu schwache Maxillen, die sich bei Stechversuchen durchbiegen und so rein technisch keine Durchbohrungen ausführen können. — Zum Honigstehlen geeignete Stellen an Blüten findet *B. terrester* durch „Erfahrungen", die er beim regellosen Einstechen in Kronen macht. Diese „Erfahrungen" leiten ihn bei seinen künftigen „Einbrüchen"."

Zu den am stärksten besuchten Futterpflanzen des *B. terrestris* gehören für die ♂♂ *Echium vulgare, Anchusa officinalis, Melampyrum silvaticum, Carduus nutans* und *acanthoides*, für die ♀♀ *Salix caprea, Pulmonaria officinalis, Lamium maculatum, purpureum* und *Melampyrum silvaticum* und für die ☿☿ *Echium vulgare, Anchusa officinalis* und *Melampyrum silvaticum*. Ausser diesen genannten Pflanzen fliegen die ♂♂ noch an folgenden weniger stark besuchten Pflanzen: *Teleckia speciosa, Centaura* sp., *Carduus carduelis, Cirsium ligulare* und *pannonicum*, die ♀♀ an *Syringa vulgaris, Viola odorata, Cytisus hirsutus* und *Vinca minor* und die ☿☿ an *Onosma arenarium, Stachys recta, Carduus carduelis, Cirsium ligulare* und *pannonicum*. An allen diesen Pflanzen erfolgt der Blütenbesuch in der Regel auf normale Weise (Ausnahmen kommen bei *Stachys recta, Melampyrum silvaticum* und *Onosma arenarium* gelegentlich vor).

Ausser den vorerwähnten hat *B. terrestris* aber auch noch andere, z. T. sogar sehr stark bevorzugte Futterpflanzen, die aber in der Regel in der Weise besucht werden, dass nicht der vorgesehene Blüteneingang verwendet wird, sondern ein selbst geschaffenes Loch, mehrweniger in der Nähe des honigbergenden Blütengrundes. Derartige sehr stark beflogene und fast stets ihres Nektars beraubte Futterpflanzen sind für die



♀♀ *Corydalis lutea, cava* nnd *solida* und *Melampyrum nemorosum*, für die ☿☿ insbesondere *Silene inflata* und *Melampyrum nemorosum;* weniger stark beflogene, dabei aber auch fast regelmässig durch Einbruch ihres Nektars beraubte Futterpflanzen sind für die ♀♀ *Melampyrum pratense* und für die ☿☿ *Aquilegia vulgaris, Impatiens noli tangere, Linaria vulgaris* und *Melampyrum pratense.*

Bombus lucorum L. besucht im männlichen Geschlecht vorwiegend *Helianthemum grandiflorum, Echium vulgare, Ballota nigra, Alectorolophus subalpinus, Phyteuma confusum, Teleckia speciosa, Centaurea nervosa, Cirsium appendiculatum* und *Carduus acanthoides;* die ♀♀ fliegen vor allem an *Salix caprea, Anthyllis vulneraria, Pulmonaria officinalis, Lamium maculatum* und *Melampyrum silvaticum,* die ☿☿ an *Potentilla haynaldyana, Oxytropis campestris, Anthyllis vulneraria, Rhododendron hirsutum, ferrugineum, Helianthemum grandiflorum, Echium vulgare, Ballota nigra, Melampyrum silvaticum, Alectorolophus subalpinus, Phyteuma confusum, Centaurea nervosa* und *Cirsium appendiculatum.* Weitere — nicht so häufig, aber stets auf normalem Wege besuchte — Futterpflanzen sind für die ♂♂ *Aconitum napellus, Epilobium angustifolium, Calluna vulgaris, Origanum vulgare, Centaurea jacea. Centaurea* sp., *Carduus carduelis, armatus* und *Cirsium oleraceum,* für die ☿☿ *Aconitum napellus, Epilobium angustifolium, Diervilla rosea, Rubus idaeus, Vaccinium uliginosum, Calluna vulgaris, Adenophora infundibuliformis, Phyteuma hemisphaericum, pauciflorum, betonicifolium, Campanula barbata, Centaurea jacea, Centaurea* sp., *Carduus carduelis, armatus, Cirsium spinosissimum, heterophyllum, oleraceum* und *Leontodon montanum.*

Während bei den bisher erwähnten Futterpflanzen der Besuch in der Regel immer auf dem natürlichen Wege erfolgt, wobei also die besuchte Pflanze auch erfolgreich bestäubt wird, verübt *B. lucorum* bei nachfolgenden Pflanzen in der Regel Nektarraub. Die ♀♀ an *Corydalis cava* und *solida* und *Melampyrum nemorosum* und die ☿☿ an *Silene inflata, Gentiana solstitialis, Aconitum vulparia, Impatiens noli tangere, Trifolium pratense (?), Galeopsis speciosa* und *Melampyrum nemorosum.*

Bei dieser Gelegenheit sei nochmals auf die Frage der Bevorzugung bestimmter Blütenfarben durch Hummeln hingewiesen. Aus der von mir gegebenen Tabelle geht hervor, dass an gelbblühenden Pflanzen statt der dem Zahlenverhältnis dieser zu den anderen Blütenfarben entsprechenden 19% ein Besuch von nur 10·50% festgestellt werden konnte. Jener Tabelle lagen aber die Angaben über den Gesamtbesuch aller beobachteten Hummelarten zugrunde. Wenn wir hingegen die vorstehende Art auf ihren Blumenbesuch hin ansehen und untersuchen, welche Blütenfarbe unter den von ihr bevorzugten

Blumen vorherrscht, dann kommen wir zu dem sehr überraschenden Ergebnis, dass von den 18 bevorzugten Futterpflanzen nicht weniger als 8 (das sind also fast 50%) Gelbblüher sind. Ich habe bereits andernorts[1] auf diese eigenartige Bevorzugung gelber Blüten durch die Artengruppe *terrestris-lucorum* hingewiesen, allerdings damals, ohne statistische Unterlagen zu geben. Die dort gemachte Bemerkung stützte sich lediglich auf sich aufdrängende Feststellungen bei Freilandbeobachtungen. Noch krasser aber wird die augenscheinliche Bevorzugung von gelbblühenden Pflanzen, wenn wir feststellen, dass von den 20 weniger stark besuchten Futterpflanzen nur eine einzige ein Gelbblüher ist, also nur 5%. Vielleicht aber spricht auch der Besuch mit Nektarraub für diese Bevorzugung gelbblühender Futterpflanzen. Während von den von mir beobachteten 38 normal besuchten Pflanzenarten 9 (ca. 25%) Gelbblüher sind, sind es von den 9 durch Einbruch ausgebeuteten sogar 4 (also fast 50%).

Zur Vervollkommnung seien hier kurz noch die Futterpflanzen der beiden amerikanischen Arten dieses Subgenus, von denen Fälle des Nektarraubes tatsächlich beobachtet wurden (höchstwahrscheinlich haben wir gelegentlichen Nektarraub bei allen Angehörigen dieses Subgenus anzunehmen) angegeben, soweit mir Grundlagen dafür bekannt geworden sind.

Bombus affinis Cress. besucht vorwiegend und auf normalem Wege *Rhododendron* sp., *Aesculus hippocastanum*, *Rosa humilis*, *Hypericum* sp., *Rhus* sp., *Cephalanthus* sp., *Clethra* sp., *Carduus* sp., *Eupatorium perfoliatum* und *purpureum*. Nektarraub wurde ausser an anderen „langröhrigen Blüten" auch an *Delphinium* sp., *Impatiens* sp. und *Linaria* sp. beobachtet. Nicht nur, dass die „beraubten" Pflanzengattungen weitgehend die gleichen sind wie bei uns, auch die gelbblühenden Futterpflanzen scheinen — soweit dies aus den fragmentarisch vorliegenden Mitteilungen zu entnehmen ist — bei *affinis* eine nicht geringe Rolle zu spielen.

Bombus terricola K. besucht auf normalem Wege *Salix discolor* und *lebbiana*, *Crocus* sp., *Ribes* sp., *Rhododendron* sp., *Diervilla* sp., *Rosa humilis*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*, *Clethra* sp., *Eupatorium purpureum*, *Eupatorium perfoliatum*, *Carduus* sp., *Aralia hispida*, *Solidago bicolor*, *Gaultheria procumbens*, *Rhodora canadensis*, *Aesculus hippocastanum*, *Cornus alternifolia*, *Viburnum alnifolium*, *Gaylussacia resinosa*, *Epilobium angustifolium* und *Rhus* sp. Auch bei dieser Art wurde „Einbruch" an „langröhrigen Blüten" wiederholt beobachtet, spezielle Angaben liegen jedoch nicht vor.

---

[1] B. Pittioni: Analytische Untersuchungen an den Hummelfaunen des Witoscha- und Ljulin-Gebirges in Bulgarien — Mitt. Bulg. ent. Ges. XI (1940), p. 130.

Fassen wir die Ergebnisse der bisher angestellten Beobachtungen an den Arten des Subgenus *Bombus* zusammen, so kommen wir zu dem Resultat, dass — ganz in Übereinstimmung mit Kugler — der „Nektarraub" bei den Arten dieses Subgenus praktisch nicht vom normalen Blütenbesuch zu trennen geht, da die Art des Besuches bei Blüten mit tiefer verborgenem Nektar einzig und allein davon abhängig ist, ob ein Individuum beim ersten Saugversuch die vorgesehene Blütenöffnung gefunden oder beim Suchen nach derselben die Kronenröhre irgendwo erfolgreich durchstossen hat. Daher können wir auch feststellen, dass bei manchen Pflanzen, bei denen der Nektar zwar gut verschlossen, aber doch nicht zu tief verborgen liegt, manche Individuen normal saugen (sie haben eben den gut verschlossenen Eingang zur Blüte schon gleich bei den ersten Saugversuchen gefunden und ihn sich gemerkt), andere wiederum — obgleich derselben Art angehörig — stets den Nektar durch Einbruch gewinnen. Selbstverständlich gibt es auch Blüten, bei denen diese Arten stets einbrechen müssen, da der Nektar so tief geborgen liegt, dass er für den kurzen Rüssel unerreichbar bleibt. Es scheint aber, dass derartige Blüten nicht von allen Individuen einer Art in gleichem Ausmasse besucht würden, sondern nur von jenen, die bei einem der ersten Versuche durch Durchstossung der Blütenhülle mit Erfolg zum Nektar gelangten, während andere, denen dies nach einigen vergeblichen Versuchen nicht gelungen war, weitere Besuche an solchen Blüten aufgeben. Daher ist es meines Erachtens auch zu erklären, dass manchenorts z. *B. terrestris* bzw. *lucorum* als Besucher von *Impatiens noli tangere* oder von *Aconitum vulparia* beobachtet werden, an anderen Orten jedoch nicht oder wenigstens nicht mit derartiger Regelmässigkeit.

Die Tatsache aber, dass diese *Bombus*-Arten wahllos überall nach einem Zugang suchen, ist ein weiterer Beweis dafür, dass sie sich weder nach optischen noch nach chemischen Wegweisern richten. Die Bedeutung der Saftmale an vielen Blüten ist — zumindest in ihrer Beziehung zum Hummelbesuch — sicherlich sehr überschätzt worden. Würden diese Saftmale tatsächlich die Bedeutung besitzen, die ihnen von vielen teleologisch veranlagten Forschern zugeschrieben wird, dann könnte es überhaupt niemals zu Nektarraub kommen. Hingegen soll natürlich nicht in Abrede gestellt werden, dass in jenen Fällen, wo die besuchenden Hummeln den richtigen Blüteneingang gefunden haben, bei weiteren Besuchen dann ein eventuell vorhandenes Saftmal das neuerliche Auffinden des Eingangs erleichtern könnte. An den Hummeln noch fremden Blüten jedenfalls übt das Saftmal keinerlei Anreiz aus, was schon das Suchen nach einem Blüteneingang trotz Vorhandenseins eines Saftmales beweist.

Aber auch der Nektarduft kann nicht als Wegweiser in Betracht kommen, da dieser ja in unmittelbarer Nähe der Blütenöffnung und nicht etwa — oft mehrere Zentimeter davon entfernt — an der Helmspitze oder am Sporn hinter der Blüte am stärksten sein muss. Dass dennoch die Einbruchstellen meist an bestimmten Blütenstellen anzutreffen sind, ist wohl lediglich auf zwei Umstände zurückzuführen: Erstens auf eine geringere Widerstandskraft der Blütenhülle an dieser betreffenden Stelle und zweitens auf die gemachte Erfahrung, dass durch Löcher in dieser Blütengegend der Nektar erreichbar ist.

Ganz anders aber liegen nun die Verhältnisse bei dem einzigen bisher systematisch untersuchten Vertreter des Subgenus *Alpigenobombus*.

Bombus mastrucatus Gerst., dessen Blütenbesuch ich durch viele Jahre mein ganz besonderes Augenmerk zugewendet habe, besucht ebenfalls — ganz so wie die bisher genannten Arten — seine Futterpflanzen auf zweierlei Weise: Entweder auf dem von der Natur vorgesehenen normalen Wege unter Herbeiführung von Blütenbestäubung oder durch Einbruch unter Umgehung der für die Bestäubung notwendigen Wege. Dieser Einbruch erfolgt jedoch in einer von den Arten des Subgenus *Bombus* s. str. abweichenden Weise. Hier werden die Blüten nicht angestochen, sondern regelrecht mit Hilfe der ausserordentlich starken Mandibeln angebissen. Aber nicht dieser andere Vorgang des Einbruches an und für sich ist es, der den *mastrucatus* zu einer unserer interessantesten Hummeln macht, sondern vielmehr das psychologische Moment des Einbrechens, da — wie wir sehen werden — auch bei solchen Blüten regelmässig eingebrochen wird, die sehr gut — ja sogar viel leichter — auf normalem Wege besucht werden könnten.

Vorzugsweise normal besucht *mastrucatus* folgende Futterpflanzen. Die ♂♂ *Epilobium angustifolium, Origanum vulgare, Cirsium heterophyllum, spinosissimum* und *appendiculatum*, die ♀♀ *Anthyllis vulneraria* und *Cirsium heterophyllum*, und die ☿☿ *Anthyllis vulneraria, Epilobium angustifolium, Vaccinium uliginosum, Origanum vulgare, Campanula barbata, Cirsium heterophyllum, spinosissimum* und *appendiculatum*. Weitere, nicht so intensiv — aber auf normale Weise — besuchte Pflanzen sind für die ♂♂ *Carduus carduelis* und *Cirsium oleraceum*, für die ♀♀ *Aconitum paniculatum, Rhododendron ferrugineum* und *hirsutum* und für die ☿☿ *Aconitum paniculatum, Potentilla haynaldyana, Trifolium badium, Geranium macrorrhizum, Rhododendron ferrugineum, hirsutum, Phyteuma pauciflorum* (nur ein einziges Mal beobachtet), *Adenophora infundibuliformis, Centaurea jacea* und *Carduus carduelis*.

Diesen 19 Pflanzenarten, die von *mastrucatus* normalerweise besucht und daher in den meisten Fällen auch bestäubt

werden, stehen 22 andere Arten gegenüber, bei denen sich diese Hummel wohl immer nur durch Einbruch den Nektar aneignet, bei denen somit eine Bestäubung in der Regel nicht erfolgt. Für den Blütenbesuch mittels Einbruchs kommen ausschliesslich nur ♀♀ und ☿☿ in Bestracht, da bei ♂♂ bisher ein aktiver Einbruch nicht beobachtet werden konnte — tatsächlich dürften ihre Mandibeln dazu auch nicht befähigt sein. Dieser Umstand aber steht in weiterem schönen Einklang zu der von mir bereits mehrfach betonten Präponderanz der ♀♀ und z. T. auch der ☿☿ gegenüber den weitaus konservativeren ♂♂. Während es sich bei meinen bisherigen Hinweisen immer nur um morphologische Merkmale handelte, sehen wir hier im Falle der *mastrucatus* ♂♂, dass das konservative Festhalten an ursprünglicheren morphologischen Merkmalen (einfach gebaute Mandibeln) auch ein Beibehalten der ursprünglichen Blütenbesuchsgewohnheiten nach sich zieht, dass also auch in ihren Lebensgewohnheiten die *mastrucatus*-♀♀ und -☿☿ gegenüber den ♂♂ deutlich präponderieren. Von diesen eben erwähnten 22 Futterpflanzenarten werden von den ♀♀ besonders bevorzugt *Aconitum vulparia, ranunculifolium, Alectorolophus ellipticus, subalpinus, angustifolius, Digitalis viridiflora* und *ambigua,* von den ☿☿ *Silene inflata, Gentiana asclepiadea, Aconitum vulparia, ranunculifolium, Delphinium elatum, Alectorolophus ellipticus, subalpinus, angustifolius, Digitalis viridiflora* und *ambigua.* Ausserdem werden von ☿☿ noch folgende Pflanzen mittels Einbruches ihres Nektars beraubt: *Impatiens noli tangere, Gentiana acaulis, verna, ciliata, campestris, obtusifolia, Trifolium pratense (?), Salvia glutinosa, Galeopsis speciosa, Melampyrum nemorosum* und *pratense.*

Von diesen Pflanzen könnten — infolge deren geringerer Körpergrösse zumindest von den *mastrucatus*-☿☿ — aber nachfolgende auch auf dem normalem Wege (durch den Blüteneingang) besucht werden: *Silene inflata, Gentiana asclepiadea, acaulis, verna, ciliata, campestris, obtusifolia* (diese *Gentiana*-Arten ausserdem auch von den meisten ♀♀). *Trifolium pratense, Alectorolophus ellipticus, subalpinus, angustifolius, Melampyrum nemorosum, pratense* und *Digitalis ambigua* (letzterer auch von den ♀♀). Wir sehen somit, dass von diesen 22 Arten nicht weniger als 14 auch besucht werden könnten, wie es von Natur aus vorgesehen ist, wobei auch die für die Pflanze zumeist so wichtige Fremdbestäubung gewährleistet würde.

Der mir aber am schwerwiegendsten erscheinende Unterschied gegenüber den weiter oben besprochenen Arten des Subgenus *Bombus* s. str. besteht darin, dass von *mastrucatus* regelmässig auch Blüten mit weit offen stehendem Blüteneingang *(Gentiana*-Arten und besonders *Digitalis ambigua)* durch

Einbruch ihres Nektars beraubt werden, während bekanntlich die Arten *terrestris, lucorum, affinis* und *terricola* nur dann zum Einbruch schreiten, wenn der Nektar entweder in unerreichbarer Tiefe oder hinter gut verschlossenem Blüteneingang liegt. Diese Tatsache aber erscheint mir nun von grundlegender Bedeutung, sehen wir doch daraus, dass sich bei *mastrucatus* — und wahrscheinlich auch bei den anderen Arten des Subgenus *Alpigenobombus* — ein ganz neuartiger Vorgang des Blütenbesuches herausgebildet hat, der anscheinend in innigem Zusammenhang mit der morphologischen Eigentümlichkeit der starken Kiefer dieser Arten steht. Es ist dabei hochinteressant, das Verhalten der anfliegenden Tiere zu beobachten. Während es an Pflanzen wie *Aconitum vulparia* und *ranunculifolium* oder *Brunella alba* und *Digitalis viridiflora* weiters nicht verwunderlich ist, dass die Tiere in ihrem Unvermögen, auf natürlichem Wege zum Nektar zu gelangen, es im Laufe der Zeit gelernt haben, ihn auf Umwegen (die aber für *mastrucatus* in Wirklichkeit gar keine sind!) zu erlangen, und dabei eine erstaunliche Sicherheit an den Tag legen: Ohne viel Herumsuchen und ohne sich im geringsten um die Blütenöffnung zu kümmern (trotz Saftmalen und Nektarduft!) fliegen sie schnurgerade die Helmspitze *(Aconitum)* oder den Blütengrund *(Brunella* und *Digitalis)* an, um dort entweder durch ein vorhandenes Bissloch den Nektar zu entwenden oder ein derartiges Loch erst anzubringen. Es erschiene ohne weiteres erklärlich, dass diese Gewohnheiten beim Besuch der eben genannten Pflanzen von jedem einzelnen Individuum erst neu gelernt werden müssen, wenngleich die frappierende Sicherheit, mit der alles ausgeführt wird, bemerkenswert ist. Unmöglich aber ist es, den regelmässigen Einbruch bei Pflanzen wie *Digitalis ambigua* durch individuelles Erlernen jedes einzelnen Tieres zu erklären! Wäre dem so, dann müssten unter den vielen Hunderten von Beobachtungen, die von mir besonders im Zentralbalkan durchgeführt wurden, wenigstens einige sein, die einen normalen Blütenbesuch registrieren hätten können, denn es wäre unverständlich, dass beim Erlernen des Nektarsuchens kein einziges der sammelnden Individuen den weitaus einfacheren Weg in die Blüte gefunden haben sollte, und alle nur durch den dem Blütenboden zunächstgelegenen Teil der Blütenröhre einbrechen. Und dies nach meinen Feststellungen immer nur an den seitlichen, dem Kelchrand zunächstgelegenen, etwas faltigen und durch braune Flecken gekennzeichneten Stellen der untersten Blütenröhre. Die anfliegenden *mastrucatus* fassen in der Nähe des Blüteneinganges Fuss und klettern rasch hinauf gegen den Kelch, wo sie in etwas seitlicher Lage durch dass Bissloch ihren

Saugrüssel einführen. Auch bei dem Hinüberklettern auf benachbarte Blüten wird dem Blüteneingang nicht die geringste Beachtung geschenkt. Dass es keinerlei Hindernisse im Blüteninneren sein können, die *mastrucatus* am normalen Besuch hindern, beweist der Umstand, dass sowohl die langrüsseligen *B. hortorum* wie die mittellangrüsseligen *agrorum* und sogar die kleinen ♀♀ von *pratorum*, deren Rüssel kürzer ist als der des *mastrucatus*, die *ambigua*-Blüten immer normal besuchen und dabei auch bestäuben. Es kann aber auch nicht eine „angeborene Scheu" vor dem Einkriechen in ein Blüteninneres sein, das hier ausschlaggebend ist, denn der Blütenbesuch an *Aconitum paniculatum*-Blüten spielt sich gemäss meinen Beobachtungen immer normal ab und auch der Besuch an *Campanula barbata* dürfte wohl immer ein normaler sein, ebenso wie an den *Rhododendron*-Arten und an *Adenophora infundibuliformis*, die alle ein mehrweniger weites Eindringen in das Blüteninnere erfordern.

In diesem Zusammenhange könnte vielleicht eine andere Beobachtung einen Fingerzeig zu einem Erklärungsweg geben: Fast alle Knospen von *Aconitum vulparia, ranunculifolium* und *Digitalis ambigua* waren bereits in geschlossenem Zustande aufgebissen und wurden — wie ich selbst wiederholt feststellen konnte — ständig besucht. Tatsache ist, dass die Blüten im Knospenzustande in der Nähe des Blütengrundes den geringsten Widerstand gegen ein Aufbeissen zu leisten vermögen. Es bestände also die Möglichkeit, dass bei diesen Pflanzen — insbesondere bei *Digitalis ambigua* — bereits die Knospen angebissen werden und die *mastrucatus*-Exemplare dann diesen ersten gewählten Weg auch bei den bereits erblühten Blüten beibehalten. Eine Schwierigkeit steht aber auch diesem Erklärungsversuch entgegen. Warum besuchen dann nicht jene *mastrucatus*-Individuen, die erst später schlüpfen und bereits beim ersten Ausflug offene Blüten vorfinden, diese Blüten nicht auf normalem Wege? Wie schon erwähnt, konnte ich solchen normalen Besuch auch bei ganz frischen ♀♀ nicht beobachten.

Eines jedenfalls scheint klar zu sein: Noch weniger als dies bei den Arten des Subgenus *Bombus* s. str. der Fall war, kann man bei *mastrucatus* von einer Abhängigkeit von optischen oder chemischen Wegweisern sprechen (will man nicht etwa die braunen Flecken an den Seiten der Blütenröhrenbasis bei *Digitalis ambigua* als „Saftmale" bezeichnen, allerdings als solche, durch die einem Dieb der beste Weg zum Einbruch gewiesen wird!), denn der Besuch richtet sich weder nach Nektarduft, wie die absolute Nichtbeachtung der Blüteneingänge bei *Digitalis ambigua* beweist, noch nach Saftmalen, wie sie etwa die Fleckung an der Unterlippe der *ambigua*-Blüten darstellen

könnten. Ich glaube, dass wir es hier denn doch bereits mit einer phylogenetisch zu erklärenden Instinkthandlung zu tun haben, die das *mastrucatus*-Individuum veranlasst, an der von der Anflugsrichtung am weitesten entfernten Stelle der meist hellen Blütenröhre (oder Helm etz.) ein Bissloch anzubringen, da erfahrungsgemäss dahinter der Nektar verborgen zu sein pflegt. Nur dort, wo eine derartige Tiefenwirkung der Blüte fehlt — wie insbesondere bei den Kompositen *(Cirsium, Carduus, Centaurea* etz.), die mit zu den wichtigsten Futterpflanzen des *mastrucatus* zählen — erfolgt der Anflug auf dem eigentlichen Plateau der Blüte, wo aber auch ein Aufbeissen von Blütenröhren überflüssig ist, da der Nektar bereits direkt, dem Rüssel erreichbar ist. Nur so ist es meines Erachtens zu erklären, dass auch bei Blüten, deren Nektar dem *mastrucatus* ohne weiteres auf normalem Wege zugänglich wäre, infolge deren ausserordentlicher Tiefenwirkung die Instinkthandlung des Aufbeissens ausgelöst wird.

Eine Frage ist es nun, ob durch dieses privilegierte Einbrechen seitens des *mastrucatus* die von ihm besuchten Pflanzen nicht in ihrem Bestande gefährdet werden. Soweit es sich um Pflanzen handelt, die auch von anderen Hummelarten besucht werden — was wohl bei den allermeisten zutreffen dürfte, — besteht diesbezüglich wohl keine Gefahr. Hingegen könnte man z. B. bei den beiden *Aconitum*-Arten *vulparia* und *ranunculifolium* ernste Bedenken hegen. Diese werden ausschliesslich nur mehr von Hummelarten des Subgenus *Hortobombus* bestäubt. Ich glaube aber, dass selbst dann, wenn keine *Hortobombus*-Art zu einer Bestäubung zur Stelle wäre, der Bestand dieser *Aconitum*-Arten immer noch nicht absolut gefährdet zu sein braucht, da bei dem Blütenbau dieser Arten auch durch die anfliegenden *mastrucatus* eine Berührung mit den Staubbeuteln bzw. mit den Narben — zumindest ausnahmsweise — erfolgen und dadurch eine Wechselbestäubung eingeleitet werden kann. Da aber *mastrucatus* an Orten seines Vorkommens ausserordentlich häufig zu sein pflegt und ausserdem ein sehr stürmischer Blütenbesucher ist, so ist anzunehmen, dass bei den zahlreichen Besuchen, die jede einzelne Blüte erhält, der eben erwähnte Ausnahmsfall ziemlich oft eintreten dürfte. Immerhin ist beachtenswert, dass mir keine Gegend bekannt ist, wo derartige enghelmige Aconiten vorkommen, in der es nicht auch Arten des Subgenus *Hortobombus gäbe,* die eine Bestäubung vollziehen und dadurch die Erhaltung der Art gewährleisten können.

* * *

Haben wir aber bereits im vorhergehenden Abschnitt erkennen müssen, dass viele der anscheinend geradezu raffinier-

ten „Anpassungen" im Blütenbau vieler Hummelpflanzen bloss Zufallserscheinungen darstellen, bzw. von dem „zweckmässig" denkenden Menschen als „Anpassungen" gedeutet wurden, obgleich sich die Pflanze gleichsam als Endtrumpf die Möglichkeit der Autogamie gesichert hatte, so müssen wir jetzt sehen, dass auch seitens der Hummeln nicht selten derartige „Umgehungen des Naturgemässen", die jeder „Anpassung" geradezu ins Gesicht schlagen, eingeschlagen werden. Sicherlich sind die kurzen Rüssel der *Bombus*-Arten s. str. und die starken Kiefer der *Alpigenobombus*-Arten auf phylogenetisches Geschehen zurückzuführen—inwieweit letztere auf einen Mutationsvorgang zurückzuführen sind, wird heute schwerlich nachzuweisen sein — aber ebenso gewiss sind beide für die betreffenden Arten nichts Entwicklungshemmendes gewesen, ja die Kiefer der *Alpigenobombus*-Arten können im Gegenteil als ein sehr praktischer Erwerb angesehen werden, denn die glücklichen Besitzer sind dadurch imstande, sich auch dort leicht den gewünschten Nektar zu holen, wo nur eine geringe Anzahl von Futterkonkurrenten zu befürchten ist. Diese starken Kiefer des *mastrucatus* und seiner Verwandten aber als eine „Anpassung" etwa gerade an solche enge und tiefschlündige Blüten ansehen zu wollen, wäre sicherlich ganz gefehlt. Wir haben es in beiden Fällen — sowohl bei den „hochangepassten" Pflanzen (die schliesslich doch autogam sind), wie bei den kurzrüsseligen Hummeln (die sich den Nektar durch Raub erwerben können) — ganz im Gegenteil nicht mit Anpassungen zu tun, sondern mit folgerichtiger Ausnützung vorhandener Gegebenheiten. Denn es ist ebenso klar wie unbestreitbar, dass die Autogamie, bzw. die Fähigkeit dazu das Primäre war im Gegensatz zu dem komplizierten und uns als weitgehende „Anpassung" erscheinenden Blütenbau, ebenso wie der kurze Rüssel bzw. die starken Kiefer das Primäre sind, die erst die Möglichkeit zur Nektargewinnung auch auf anderem als dem üblichen Wege boten. Gewiss kann ein Stadium eintreten, wo z. B. der Pflanze die Fähigkeit zur Autogamie verloren geht und sie uns jetzt auf Gedeih und Verderb auf jene Besucher angewiesen erscheint, an die sie am besten oder ausschliesslich „angepasst" zu sein scheint. Ebenso könnte theoretisch natürlich auch einmal der Fall eintreten, dass es keinen für mittellangrüsselige Hummeln erreichbanen Nektar mehr gäbe. Da dieselben mit diesem immerhin langen und schwachen Rüssel aber nicht mehr einstechen können, andererseits aber auch nicht über die nötigen starken Kiefer verfügen, um sich durch Aufbeissen der Blütenhülle Zugang zum Nektar verschaffen zu können, so müssten diese Hummelarten ebenfalls notwendigerweise aussterben — erhalten könnten sich nur be-

sonders langrüsselige oder starkkieferige Arten. Ein „Anpassen" im Sinne eines Daraufhinentwickelns aber ist in beiden Fällen ausgeschlossen, es sei denn, dass durch einen Zufall — und eine Mutation wäre in diesem Falle ein derartiger Zufall — auch die mittellangrüsseligen Hummeln nun starke, zum Beissen geeignete Kiefer erhielten oder einen besonders langen Rüssel.

Wir haben es bei den sogenannten „Anpassungen" sonach mit augenblicklich gültigen Tatsachenkomplexen zu tun, deren weitgehende Sinngemässheit uns eine gemeinsame Heraus- und Aufwärtsentwicklung aus der frühen Vergangenheit bis zur Gegenwart als Voraussetzung vortäuscht, in Wahrheit haben wir es dabei aber nur mit einem zufälligen Entwicklungsschritte zu tun, der nur deshalb für die betreffende Pflanze (in unserem Falle z. B. für die enghelmigen Aconiten) nicht verhängnisvoll war, weil sich zufälligerweise geeignete Bestäuber vorfanden. Wir haben es also bei diesen „Anpassungen" nicht mit sinngemässer und schrittweiser Evolution, sondern eher mit einer plötzlichen Revolution zu tun, deren Ergebnis aber sich in vielen Fällen nur in engster Abhängigkeit von jenem Teil, an den die (zufällige) „Anpassung" erfolgte, weiter erhalten kann. Es wäre demnach viel richtiger, statt von „Anpassungserscheinungen", in deren Werden etwas Konvergentes gesehen werden muss, von „Abhängigkeitserscheinungen" zu sprechen, also von Erscheinungen, deren Werden in der Vergangenleit nicht zweckmässig gebunden war, deren Erhaltung für die Zukunft aber schicksalhaft mit dem Abgängigkeitspartner verknüpft ist, gleichgültig, ob dieser Partner in einem ebensolchen irreversiblen Abhängigkeitsverhältnis steht oder nicht. Während also „Anpassungserscheinungen" etwas aus der Vergangenheit geborenes und auf konvergenten Bahnen gewordenes wären, sind „Abhängigkeitserscheinungen" mehrweniger schlagartig Entstandenes und sich vom Augenblick des Entstehens bis in alle Zukunft nur mehr auf paralleler Bahn Weitererhaltendes, wobei jede Divergenz in dieser parallelen Entwicklung wenigstens für einen der Abhängigkeitspartner verhängnisvoll sein muss.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, bleiben uns nur verschwindend wenige Hummelblumen als solche erhalten, die tatsächlich in einer absoluten Abhängigkeit von den sie bestäubenden Hummeln stehen. Die überwiegende Mehrzahl derselben hat dieses verhängnisvolle Stadium der Entwicklung noch nicht erreicht. Denn es birgt jede derart gesteigerte Abhängigkeit bereits den Keim des Todes in sich, da die ge-

ringste Veränderung seitens des Abhängigkeitspartners — zumindest in jenen Belangen, die zu diesem Abhängigkeitsverhältnis in irgend einer Beziehung stehen — unweigerlich den Artuntergang bedeutet, es sei denn, dass durch einen parallelen Mutationsschritt die Parallelität der Entwicklung gewahrt bliebe — eine Erscheinung, deren Wahrscheinlichkeit jedoch derart gering ist, dass sie praktisch ausscheidet.