Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. November 1914. № 11.

Inhalt: Armbruster, Probleme des Hummelstaates. — Hirschler, Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen. — Dickel, Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. — Hinneberg, Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwickelung und ihre Ziele.

Probleme des Hummelstaates.

Von Ludwig Armbruster, Freiburg i./Br.

Mit einer Textabbildung und einer Tafel.

Inhalt.

1. Nestbauinstinkte, Anfänge unseres frühesten Hummelstaates.
2. Geschlechtsverhältnis, Geschlechtsverteilung, Geschlechtsbestimmung.
3. Ein neuer Typ des Hummelstaates?
4. Die Spezialisierung der Bauelemente
5. Zum Baumaterial.
6. Farbenvarietäten im selben Hummelnest.
7. Zum Orientierungssinn der Hummeln.
Erklärung der Figuren.

Die Honigbienen, dieses Paradigma der Biologie, geben trotz aller „Apistik“ uns noch manche Rätsel auf. So wichtige Aufschlüsse wir für eine richtige Bewertung der Bienenbiologie aus einem eingehenderen Studium der Hummeln erwarten dürfen, so lückenhaft ist — freilich relativ gesprochen — andererseits das, was wir genaueres von deren Leben und Treiben wissen.

Wenn ein früherer Beobachter meinte, es gäbe keine interessantere Tierchen als Hummeln, so sind einige zum Teil treffliche Arbeiten der letzten Zeit beinahe angetan, uns dies glaubhaft zu machen.

Es sei gestattet, im folgenden zur näheren Kenntnis einer offenbar besonders merkwürdigen Hummelart etwas beizutragen

und dabei auf einige Probleme von allgemeinerer biologischen Bedeutung hinzuweisen.

1. Nestbauinstinkte, Anfänge unseres frühesten Hummelstaates.

Ein Nest der Wiesenhummel, *Bombus pratorum* L., um die es sich zunächst handelt, fand ich am 14. Mai 1914 am Ostabhang des kalkreichen, sommerlichen Schönberges bei Freiburg in einer Höhe von annähernd 500 m. Es war im windgeschützten Winkel eines Waldsaumes, wo zeitig im Frühjahr (s. u.) in einem alten Mausloch die *Bombus pratorum*-Königin ihren Staat begründet hatte. Der kurze Abhang war von Gras nicht besonders stark überwachsen und durch das überhängende Unterholz einigermaßen auch vom Regen geschützt.

Dem Tage, an dem ich das Nest aushob, ging eine mehr als 14tägige Periode unfreundlich kalten, regnerischen Wetters voraus, am Tage selbst regnete es bereits mehrere Stunden. Wohl kam ab und zu eine der Insassen zum Vorschein, aber ich hatte begründete Aussicht, annähernd die ganze Hummelfamilie im Nest anzutreffen.

Der Nestbau sei etwas ausführlicher beschrieben, schon für das bessere Verständnis des folgenden, dann auch deswegen, weil über den Bau der Wiesenhummel nur spärliche Mitteilungen vorliegen: In der langen Reihe der Beobachtungsjahre fand der verdiente Hummelforscher Hoffer kein einziges Nest der Wiesenhummel. Schmiedeknecht gab (*Apidae Europae*, 1883) als Nistplatz Gestrüpp und Moos an, Hoffer[1]) vermutete unterirdische Nistweise. Er konnte seine Vermutung im Nachtrag seiner Arbeit noch bestätigen. Sein Sohn fand ein Nest in einem Mausloch mehrere Dezimeter tief. Nach Friese und Wagner[2]), 1910, werden die Nester „meist oberirdisch“ angelegt, einmal z. B. in einem Eichhörnchennest, ein andermal in einem hohlen Baum. Ich selbst konnte ein Nest der „Wiesen“hummel beobachten, das auf dem Boden eines Holzschuppens hier in Freiburg angelegt war. Der Flugkanal führte am Boden unter einen vierfachen Holzstoß hindurch. (Leider erwies sich eine nähere Untersuchung als unmöglich.) — In all dem brauchen wir nicht etwa Widersprüche finden. Schon bei einzelnen höheren solitären Bienen müssen wir hinsichtlich der Nistgelegenheit, weniger hinsichtlich des Baumaterials, eine große Anpassungsfähigkeit der Bauinstinkte bewundern, die nach außen den Eindruck raffinierter, ja launenhafter Findigkeit machen. Der Unterschied zwischen „oberirdischem“ und „unterirdischem“ Nest ist in der Tat für die Instinkte der Hummel nicht gar groß.

---

1) Hoffer. Die Hummeln Steiermarks, 2 Hälften, Graz 1882/3.

2) Friese und Wagner. Zoolog. Studien an Hummeln. In: Zool. Jahrb. Syst. V. 29.

Für die „Schutzhülle“ (s. u.) des oberirdischen Nestes nimmt die Hummel das Material, das gerade die nächste Umgebung vorbietet. Ist die Hummel aber in einen unterirdischen (freilich oft beträchtlich tiefgelegenen) Hohlraum geraten, der ihr ebenfalls günstiges Nestmaterial bietet (z. B. verlassene Nagerhöhlen), so beginnt sie hier den Nestbau. Sie und ihre Familie haben in diesem Falle sogar wenig Mühe aufzuwenden, um ein lichtsicheres Nestgelass herzustellen. Die Hummeln haben nämlich, wie alle typischen Vertreter der höheren Bienen (sozialen und solitären), die Grabarbeit beim Nestbau aufgegeben. (Anders beim Aufsuchen der Winterquartiere.) Eine Angabe Hoffer's, II, p. 91, dass die Nester „der unterirdisch bauenden“ Hummeln „nur in einer solchen Höhle hergestellt wird, in der sich schon Material dafür befindet“, wird nämlich durch meinen Fund bestätigt. Denn in der Nesthöhle fand ich unter dem Nestmaterial, das aus alten zerzausten Blättern bestand, auch eine einseitig angebohrte Haselnuss. Das Material war also offenbar nicht von der Hummel beigetragen. Der Verlauf des ca 35 cm langen Ganges war mannigfach gekrümmt.

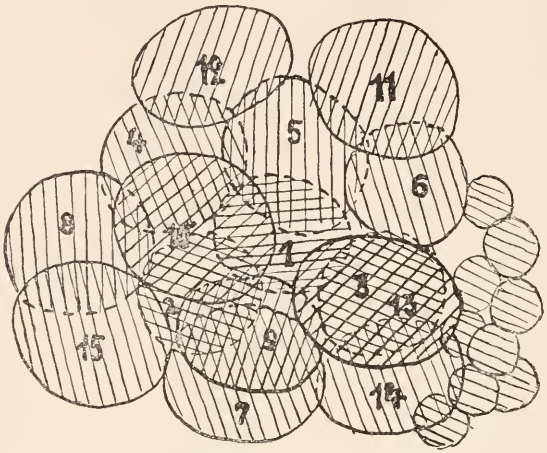
Nach einiger Grabarbeit konnte ich die Abschlusswand des Nesthohlraumes entfernen; im selben Augenblick entstand das typische Brausen des Hummelvolkes. Schleunigst wurde das Volk narkotisiert. Die erwähnte vegetabile Nesthülle war ca. 4 cm dick. Die darin eingebettete „Wabe“ herauszunehmen machte keinerlei Schwierigkeiten, sie war noch ziemlich bedeckt mit halbbetäubten Tieren. Eine Wachsdecke fand sich nicht, während nach Scholz[3]) das Nest der Wiesenhummel eine „schöne Wachsdecke“ aufweist. Auch bei der Nesthülle war kein Wachs — etwa zum Verkleben der Elemente — verwendet. Es fanden sich 24 Individuen vor; einige wenige waren mir entronnen, doch dürfte am 14. Mai die Familie nicht viel über 30 Glieder gezählt haben. Es waren nur wenig mehr als 40 Kokons aufgebrochen. Fast alles waren weibliche Tiere, doch fanden sich schon 3 Männchen. Die Königin war stark abgeflogen, der Thorax ganz von Haaren entblößt, die Flügel etwas zerschlissen, der Hinterleib stark auseinander gereckt, so dass die sonst geschlossene Behaarung desselben in einzelne Haarbinden aufgelöst erschien. Die Flügelenden erreichten gerade noch das 3. Segment (s. auch Fig. 2). Die Gestalt des allesschaffenden Hummelweibchens (der „solitären“ Hummelkönigin) ist also wesentlich anders als der von ihren Abkömmlingen bedienten Hummelkönigin und ihr auffallend verlängerter Hinterleib erinnert sehr an die Majestät im Bienenstock, wenn sie auch nicht wie diese fast ausschließlich nur zur „Eiermaschine“ wird. Unsere Königin hatte schon um diese Zeit, also Mitte Mai, wo andere erst ihre Jahres-

3) Ed. J. R. Scholz. 1913. Bienen und Wespen, Leipzig.

arbeit beginnen, höchstwahrscheinlich den größten Teil ihrer Jahresaufgabe vollendet (s. u.). Auch in dieser Hinsicht also ist unsere Art von Interesse.

Die Gestalt und den Entwickelungszustand der Hummelwabe lassen die beigegebenen Figuren einigermaßen erkennen.

Fig. 5.



Die Ziffern geben das Alter, die Schraffierung die gegenseitige Lage der Wabenstücke an. *1* ist das älteste und zu unterst liegende Wabenstück. Je höher die übrigen liegen, desto mehr dreht sich ihre Schraffierung im Sinne des Uhrzeigers. Rechts die Honigtöpfe.

Wie die Hummel„wabe" (ein Name, der streng genommen unrichtig ist) aufgebaut wurde, das ließ sich noch nachträglich feststellen. Das Ergebnis ist auf beifolgendem Schema, das mich der Beschreibung der Einzelheiten enthebt, wiedergegeben. Bei diesem Nest der Wiesenhummel findet sich also nicht etwa eine etagenförmige Anordnung der Zellen. Eher könnte man von einer spiraligen Anordnung der Kokongruppen, der „Wabenstücke" (W. Wagner[4])) sprechen, die bekanntlich aus einer einzigen „Larvenzelle" (W. Wagner) entstehen.

Das älteste Wabenstück war offenbar das unterste, es bestand aus 8 auffallend kleinen Kokons: nicht zu verwundern, denn es ist das Werk der einzelstehenden Königin, entstanden in einer Zeit, die wenig Futter bot. Während die meisten Kokons eine hellgelbe Farbe zeigten, waren diese ältesten Wabenstücke namentlich *1*, *2* und *3* wesentlich dunkler, mehr rötlichbraun gefärbt. Von den Honigtöpfen des Nestes (s. u.) steht keiner in unmittelbarer Nähe des ersten „königlichen" Wabenstückes. Nach der Ansicht W. Wag-

4) W. Wagner. 1907. Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln ... In: Zoologica, Heft 46.

ner's beginnt die Königin immer mit einer Brutzelle und einer Honigzelle ihre Nestarbeit. Auch A. Westerlund[5]), fand in Finnland bei *Bombus agrorum* Fabr. wie bei *Bombus pratorum* L. im kugelförmigen Mooszimmer (also nicht unterirdisch!) außer „einer 8—9 mm langen, 5 mm dicken, zylindrischen Larvenzelle (Wallzelle)“ „ganz für sich und lose, eine andere größere Zelle, die mehr abseits gelegen und mit einer seitwärts gehenden Öffnung versehen war. Diese Zelle (14 mm lang und 11 mm breit) war fingerhutförmig, dünnwandig und aus weichem Wachs hergestellt“. Weil kein Proviant darin sich befand, hielt Westerlund diese Zelle weniger für ein „Vorratshaus“ als für „eine zimmerförmige Menge früher abgesonderten Wachses“. Ein ähnliches für sich selbst stehendes größeres Zimmer fand Westerlund in mehr entwickelten Nestanfängen nicht mehr. Es scheint mir keineswegs zweifelhaft, dass die größeren Zellen Vorratstöpfe sind und dass also hier ein Teil der Angaben W. Wagner's ihre Stütze finden. Bedenken Westerlund's sind kaum berechtigt, denn tatsächlich bleiben die Vorratstöpfe der Hummeln nur ganz kurze Zeit gefüllt. Die Hummeln leben mehr von der Hand in den Mund. Bei meinem *pratorum*-Nest füllte ich z. B. am Abend zwei Drittel der Honigtöpfe mit Zuckerwasser, am nächsten Morgen war alles leer, dabei hatten sie an flüssiger Nahrung nie Mangel gehabt.

Von *Bombus derhamellus* K. erhielt ich durch Kollegen R. Lais eine Königin mit den ersten Anfängen ihres Nestbaues. Es war eine Larvenzelle mit fünf noch nicht halberwachsenen Larven, ein Honigtopf oder eine Honigzelle war nicht vorhanden. Das Larvenfutter war auch keineswegs flüssig, sondern füllte kompakt den oberen Hohlraum, die Hälfte der Zelle aus, so dass der Übergang von der Futterpaste zur „Wachs“wand eigentlich gar nicht festzustellen war. Das „Wachs“ dieses sicherlich „königlichen“ Banproduktes unterschied sich nicht z. B. vom „Wachs“ des fortgeschrittenen Nestes von *Bombus pratorum*, während nach W. Wagner, p. 173, das Wachs der Arbeiterinnen „weder nach Farbe noch nach Qualität, demjenigen gleich ist, das wir an den Bauten des Weibchens sehen“ (s. u.).

Die Insassen der Zellgruppe *1* müssen äußerst zierliche fliegenartige Hummeln gewesen sein, natürlich Arbeiterinnen. Nur ein solcher Zwerg fiel mir auf, als ich das Nest ausnahm, möglicherweise stammte er noch aus jener Zellgruppe. Die übrigen Arbeiterinnen, 25—30 an Zahl, entschlüpften also aus den Wabenstücken *2*, *3*, *4* und *5*, denn diese enthielten am 15. Mai gegen 30 aufgebrochene Kokons.

5) A. Westerlund. 1898. Wie *Bombus* seinen Nestbau beginnt. In: Ill. Zeitschr. Entom. V, 3, Neudamm.

In der zweiten wärme- und blütenreichen Hälfte des Monats April musste diese Schar von Hilfskräften der Königin die Arbeiten am Nest außerordentlich gefördert haben; alle übrigen Wabenstücke Nr. *6—15* sind nur wenig im Alter verschieden: Am 26. Mai, also 14—16 Tage nach Erscheinen der 3 ersten Männchen, die schwerlich den Wabenstücken *2—5* entstammen, nach einem Zeitraum mit sehr extremen Temperaturen, enthielt:

das	Wabenstück	*15*	noch	6	unaufgebrochene	Kokons
„	„	*14*	„	3	„	„
„	„	*13*	„	1	„	„
„	„	*12*	„	2	„	„
„	„	*11*	„	2	„	„
„	„	*10*	„	0	„	„
„	„	*9*	„	1?	„	„
„	„	*8*	„	1	„	„ .

Sonstige auch noch geschlossenen Kokons ließ ich unberücksichtigt, weil sie gequetscht waren (s. Fig. 2) und der lebende Inhalt sich gar nicht oder nicht normal entwickeln konnte. Ein ♂ erschien z. B. ohne (aufgetriebene) Flügel und ging bald ein.

Als Anhaltspunkt für die Dauer der Entwickelungszeit der frühesten Hummelart sei noch festgestellt, dass z. B. die Insassen von Zellgruppe *7* am 15. Mai im Stadium der schon eingesponnenen aber noch unverpuppten Larve sich befanden. Jene Zellgruppe litt etwas beim Transport (s. Fig. 2) und ihre Larven gingen ein, weil sie in diesem empfindlichen Stadium mit seiner weitgehenden Histolyse sich befanden. Es geht daraus auch hervor, dass ein großer Teil der Kokons eben erst gesponnen war und dass das Wachs schon früh von den Kokon-„Morulae“ abgetragen wird, denn keine einzige war mehr mit einer zusammenhängenden Wachsschicht bedeckt.

Seit 26. Mai schlüpfte kein Individuum mehr aus, seit dem 25. Mai blieb kein Weibchen mehr dauernd im Nest. Wohl aber suchte noch am 5. Juni eine Arbeiterin vergeblich nach demselben (s. u.) und am 7. fand sich eine wieder im Neste ein. Die Hummelfamilie nahm nämlich — ein Umstand, der für andere Beobachtungen sehr förderlich war —, ein vorzeitiges Ende.

Die nasskalte erste Hälfte des Monats Mai machte den Tierchen das Pollensammeln und damit die Bautätigkeit und Brutpflege unmöglich; es trat ein ziemlich plötzlicher Stillstand in der Vermehrung ein. Bei Stelle *a* der Fig. 1 ist eine der merkwürdigen Eizellen abgebildet, sie enthielt tote, kümmerliche Brut, die sich nicht entwickelte. Fast alle übrigen Wachsflecken, z. B. die Stellen *b*, *c*, *d* der Fig. 1 waren mehr spärliche Wachsvorräte, an denen die Arbeiterinnen in einer Weise, die planlos erschien, ihre Bauinstinkte betätigten: Bald wurden sie zu einer Wallzelle umgeformt und

diese bald von der einen Seite angebrochen. Eier wurden während der ganzen Beobachtungszeit und sicher auch eine geraume Zeit zuvor, keine gelegt.

Die Tätigkeit der Königin und des einen (wahrscheinlich jüngeren, s. u. S. 704) Teils der Arbeiterinnen bestand darin, entweder unstät über die Zellhaufen zu kriechen und dabei manchmal sich an den Honigtöpfen vollzusaugen — die Königinnen lassen sich nicht ätzen — oder mit weit gespreizten Extremitäten und eingekrümmtem Hinterleib sich an unaufgebrochene Kokons anzuschmiegen (das „Bebrüten" der früheren Autoren). Pollen konnte während des ersten Teils der Beobachtungszeit wegen anhaltender Nässe und Kälte keiner gesammelt werden. Der Nahrungsmangel mag sehr empfindlich gewesen sein, denn während eines tagelangen Regens flogen von morgens bis abends ständig gewisse Arbeiterinnen aus und schon nach etwa 5 Minuten wieder ein, um dann in typischer Hummelart geschäftig aber umständlich einen Honigtopf aufzusuchen und dort ihren Honigmagen durch öfteres, tubusartiges Verkürzen des Abdomens auszupressen. Als vorübergehend das Wetter sehr schön wurde, stürzte sich die Mehrzahl der Weibchen ins Freie, um sich großenteils nicht mehr im Neste sehen zu lassen. Die zahlreichen Vögel der nächsten Umgebung (Schwalben) mögen ihnen sehr zugesetzt haben. Auch die wenigen, welche regelrecht Vorräte eintrugen, kehrten nur in sehr langen Zwischenräumen wieder. Einmal war der Beobachtungskasten zu stark den Sonnenstrahlen ausgesetzt, das Wachs wurde glänzend und die Honigtöpfe deformierten sich, die Insassen, jetzt zumeist schon Männchen, verließen die „Wabe", und die Königin kroch durchs Flugloch aus dem Nest. Offenbar konnte sie, wie ja zu erwarten war, nicht fliegen. Sie fand sich denn auch bald darauf tot im Vorgarten ca. 3 m vom Kästchen entfernt. Sie muss kurz vorher eingegangen sein.

2. Geschlechtsverhältnis, Geschlechtsverteilung, Geschlechtsbestimmung.

Das ganze Nest enthielt ca. 132 Kokons. Es ging also schon dem Höhepunkt der Entwickelung zu. Nach Scholz, 1913, „beträgt die Zellenzahl manchmal über 200". Eine genaue Zählung und noch weniger eine genaue Abgrenzung der einzelnen Wabenstücke[6]) war nicht möglich, man hätte denn das Nest zerstören müssen. Von diesen enthielten nicht mehr als 40 weibliche Individuen, ungefähr doppelt so viele beherbergten männliche! Diese übergroße Zahl der Männchen, so früh und so kontinuierlich erzeugt, scheint mir überaus merkwürdig und ungewöhnlich für Insektenstaaten. Für *Bombus pratorum* L. ist sie aber offenbar charakte-

6) Wahrscheinlich besteht Nr. *13* der Fig. 5 S. 688 aus 2 Wabenstücken.

ristisch. Auch Scholz, 1913, findet an dieser Form „auffällig die mitunter hohe Zahl der Männer". Dieser Beobachtung nachzugehen war mit ein Hauptgrund, warum ich gerade das Nest des *Bombus pratorum* ausgrub. Denn vom 15. Mai an schlüpften nur Männchen aus. Im Gegensatze zu den ersten Wabenstücken (*1—5*) enthielten also alle späteren Wabenstücke (*6—15*) Männchen. Offenbar haben auch junge weibliche Individuen sich an der Eiablage neben der Königin beteiligt, und zwar müssen es verhältnismäßig früh ausgeschlüpfte gewesen sein, bei einigen fiel mir auch auf, wie der Hinterleib ähnlich wie bei der Königin (s. o. S. 687), nur nicht in demselben Maße, zerdehnt erschien. Auf alle Fälle waren sie aber unbefruchtet, denn vereinzelte Männchen waren eben erst im Begriff zu erscheinen.

Die gefundene Tatsache, dass die gesamte jüngste Brut, die ja dann auch die Abkömmlinge der jüngeren Eierlegerinnen enthielt, nur aus Männchen bestand, stimmt schön mit Dzierzon's Theorie der arrhenotoken Parthenogenese überein. Nach anderweitigen Angaben, z. B. Hoffer 1, p. 28, soll es vorkommen, dass im selben Wabenstück Männchen und Weibchen ausschlüpfen. Da die Hummeln in einzigartiger Weise in die Eizelle oft ganze Bündel von Eiern ablegen, die einzelnen nur kurz nacheinander (bis 24 in der Stunde), oder gar mehrere auf einmal, könnte es demnach bei der Hummel vorkommen, dass das Geschlecht der Eier in so auffallend rascher Folge sich ändert. Es wäre auch denkbar, dass aus einer „weiblichen" Zellgruppe deswegen Männchen hervorgehen, weil möglicherweise Arbeiterinnen ihre (unbefruchteten) Zellen zu den königlichen legen. Leider sind die bisherigen Beobachtungen auch hier lückenhaft. Es wäre das um so merkwürdiger, als der Grund, der bei der Bienenkönigin den Wechsel des Eigeschlechts veranlasst, die verschiedene Größe der einzelnen Zelle, in der sie gerade ihr Einzelei legt, fortfällt. Denn zur Zeit der Eiablage ist bei der Hummel nicht einmal die gemeinschaftliche Eizelle für die vielen Eier fertig, geschweige denn die späteren Einzelbrutwiegen, die „Zellen", die ja erst am Ende der Larvenzeit gesponnen werden. Wenn gar die begonnene eine Eizelle mehrere königliche Eier verschiedenen Geschlechtes aufnehmen würde, bestünden auf keinen Fall Beziehungen zwischen dem Geschlechte des Eies und der Zellgröße. Jedenfalls sind diese Verhältnisse anders als die bekannten bei der Honigbiene, aber auch anders als bei den stachellosen, und den solitären Bienen (s. Armbruster, 1913b[7]), auch Armbruster, 1913a[8])).

7) Armbruster. 1913b. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. In: Arch. Zellforsch., V. 11.

8) Ders. 1913a. Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung. In: Ber. naturf. Gesellsch., Freiburg, V. 20.

Wenn aber bei den Hummeln die Geschlechtsbestimmung mit der Zellgröße nichts zu tun hat, und wir den Zufall, schon weil es sich um Lebensfragen des Hummelstaates handelt, ausschließen, bleibt nur die Annahme übrig, dass jeweils das Geschlecht der aufeinanderfolgenden Eier durch Instinkte geregelt ist, durch Instinkte, die die Königin antreiben, bald die Eier zu befruchten, bald nicht. Dass die Hummel die nötigen anatomischen Einrichtungen besitzt, um ihre Eier willkürlich zu befruchten oder nicht, hat A. Adam, 1912[9]), gezeigt. Da beim oben beschrieben Nest der Nestzuwachs plötzlich aufhörte, war besonders leicht zu beobachten, wie bei dem Teil der Brut, der offenbar aus normalen Verhältnissen hervorging, zuerst sich eine Reihe Arbeiterinnen entwickelte, auf die dann eine ununterbrochene Reihe Männchen folgte. Diese Verhältnisse erinnern in ganz auffallender Weise an die, wie ich sie auf Grund breiteren Beobachtungsmaterials für Einsiedler- und Kuckucksbienen wie auch für Sphegiden beschreiben konnte. Diese Parallele legt einige Folgerungen für wichtige Fragen nahe. Doch sei hier darauf nicht näher eingegangen. Man darf aber nicht etwa annehmen, die Serie der „weiblichen" Eier wird von der Reihe der „männlichen" Eier deshalb abgelöst, weil der Spermienvorrat erschöpft ist, so wenig wie bei den solitären Bienen (s. Armbruster, 1913), denn zum Schluss legt die Königin sicher nochmal jene weiblichen Eier, aus denen Königinnen hervorgehen. Normalerweise tritt die alte Königin nicht eher vom Schauplatz zurück, als bis die jungen Königinnen erschienen sind.

Auch wenn wir es hier nicht mit einer zweiten weiblichen Kaste zu tun hätten, deren Abgrenzung gegenüber der Kaste der Königinnen einigermaßen schwer ist, und die offenbar auch befruchtet werden kann — nach Hoffer sollen die „großen Arbeiterinnen", von ihm auch „kleine Weibchen" genannt, sowohl ♂ als ♀ und ⚥ (!) hervorbringen — sind die Geschlechtsbestimmungsverhältnisse komplizierter als bei der Honigbiene und allen übrigen Genera der Bienenfamilie eben wegen des eigentümlichen Nestbaues. Ebensowenig wie dieser — wie ich demnächst hoffe zeigen zu können — sind die Geschlechtsbestimmung und -verteilung besonders ursprünglich und primitiv. Es muss dies m. E. wohl berücksichtigt werden, wenn man den Hummeln im natürlichen System den richtigen Platz anweisen will. Auch die Geschlechtsbestimmungsfrage verdient in dieser Sache volle Berücksichtigung, denn die Erhaltung der Art ist ja unmittelbar abhängig von der richtigen Geschlechtsverteilung, also von der richtig funktionierenden Geschlechtsbestimmung. Leider sind wir auch über diesen wichtigen Punkt bei den Hummeln nur ganz lückenhaft und spärlich orien-

9) A. Adam. 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. In: Zool. Jahrb., Anat., V. 35.

tiert, und es wären gerade hier manche interessante Nebenfragen zu erledigen. Z. B. wird bei *Apis mellifica* weniger durch die Zellgröße und Futterquantität, als durch die Futterqualität entschieden, ob ein befruchtetes Ei zur Königin wird oder zur Arbeiterin. Wie liegt aber der Fall bei den Hummeln, wenn nach Hoffer aus den Eiern ein und derselben Zelle neben Männchen auch Arbeiterinnen und Königinnen entstehen. Wann, von wem und an wen wird ein Gemisch von Honig und Pollen so wie bei den Solitären, den stachellosen Bienen und bei der erwähnten 1. „königlichen" Hummelzelle gefüttert, und wann so wie bei der Honigbiene, der weiße geléeartige Futtersaft, der nach W. Wagner auch bei Hummeln vorkommt. Gewiss würden solche Untersuchungen Licht werfen auf die noch nicht ganz geklärte Frage der Zwischenkaste der „Hilfsweibchen" oder „großen Arbeiter" und all der vielen Übergänge. Erst dann könnte man die Tragweite der Beobachtungen Hoffer's, p. 14, abschätzen, dass „kleine Weibchen Eier für alle drei Formen", ♀, ♂ und ♀ legen können.

Wenn oben vermutet wurde, die Königin werde durch (eigene) Instinkte direkt veranlasst, bald weibliche, bald männliche Eier zu legen, so könnte man schließen: bei den Honigbienen ist der diesem analoge Instinkt, nämlich der, von bestimmter Zeit ab Drohnenzellen zu bauen und dadurch Drohnenbrut zu veranlassen, auf die Arbeiterinnen übergegangen, die Arbeitsteilung ist hier fortgeschritten, die Hummeln sind also die Vorstufe der Bienen. Es hängt dies jedoch aufs innigste mit der Frage nach der Entstehung der Staatenbildung zusammen, die schwieriger ist, vielleicht auch einmal eine etwas andere Beantwortung findet, als man gemeiniglich anzunehmen scheint. So z. B. ist die naheliegende Annahme, dass die Höhe der Staatenbildung ein Maßstab der Höhe des betreffenden Tieres im natürlichen System nicht nur sicher bei den Insekten überhaupt, sondern auch bei den Hymenopteren ja auch bei der Bienenfamilie unzutreffend. Aber auch für eine klarere Beantwortung dieser Fragen fehlt noch manches Beobachtungsmaterial aus der Hummelbiologie.

3. Ein neuer Typ des Hummelstaates?

Gerade für die Wiesenhummel wäre dies Beobachtungsmaterial um so notwendiger, denn wenn sich eine Vermutung Alfkens[10]), 1913, bestätigen sollte, würde ihr Staat vielleicht der interessanteste und lehrreichste Hummelstaat unserer Breiten sein.

Er schreibt von *Bombus pratorum* L. var. *jonellus* K.: „Auffällig ist die Langlebigkeit dieser Art; man findet im Juni schon

10) Alfken. 1913. Die Bienenfauna in Bremen. In: Abh. naturw. Ver. Bremen, V. 22.

verflogene und im September noch ganz frische Arbeiter. Auf Grund dieser Tatsachen scheint mir die Vermutung gerechtfertigt, dass die jungen Weibchen, die in günstigen Jahren schon Anfang Juni entwickelt sind, noch in demselben Jahre, in dem sie auskommen, ihre Nester anlegen, dass die Art also in einem Jahre zwei Bruten hervorbringt."

Bombus pratorum L. *jonellus* K. wird von Friese und Wagner, 1910, als Varietät geführt, die als „häufige" Form Nordeuropa und den Alpen (!) angehört. Nach Alfken ist sie bei Bremen häufig und weitverbreitet, im Osten die Rasse „*Jonellus* K." viel seltener als im Westen. Ihre Schwesterform *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum* L. erscheint nach demselben Autor gleich früh wie die Rasse *jonellus* K., verschwindet aber bedeutend früher als diese. Letzterer Umstand war wohl auch der Hauptgrund, warum Alfken die Form *jonellus* K. als Rasse der Gesamtheit der übrigen „Varietäten", zusammengefasst als Rasse *pratorum* L., gegenüberstellt.

Obwohl Friese und Wagner Übergangsformen hinsichtlich der Färbung finden, z. B.: Var. *martes* Gerst., nimmt nach ihnen doch die „Varietät" „*jonellus* K." insofern eine Ausnahmestellung ein, als ihr männlicher Genitalapparat mit dem des Typus und dessen übrigen Varianten nicht mehr völlig übereinstimmt." Sie vermuten daher, dass es sich bei Var. *jonellus* K. um eine beginnende Abänderung des morphologischen Speziescharakters handelt, zu dem möglicherweise die Var. *martes* Gerst. hinleitet. Friese fand denn auch beide (Farben?-)Variationen Var. *jonellus* K. und Var. *martes* Gerst. als Abkömmlinge ein und desselben Nestes.

Es ist also u. a. nötig, genauere, womöglich auf direkte Beobachtung am Nest gegründete Daten über die Erscheinungszeiten der verschiedenen Hummelwesen bei *Bombus pratorum* L. zu erhalten. Die, welche ich von der Rasse *pratorum* L. mitzuteilen imstande bin, stellen Rekorde dar hinsichtlich der Frühzeitigkeit. Das *pratorum*-Nest vom Schönberg enthielt am 14. Mai 1913, wie bemerkt, ca. 132 Kokons. Da die Hummelentwickelung vom Ei zum Imago mindestens 1 Monat beansprucht, die vom Ei bis zum Kokon spinnende Larve ca. 1/2 Monate (zumal im zeitigen Frühjahr), da ferner die ersten (besonders kleinen) Arbeiterinnen nicht mehr im Neste waren, so werden die ersten Arbeiterinnen bald nach dem 1. April erschienen sein und die Königin muss Anfang März schon ihren Nestbau begonnen haben. In der Tat sah ich in Freiburg 1912 eine *Bombus pratorum* L. (Rasse *pratorum* L.)-Königin, die blühende Hyazinthen hinter dem Fenster schon Ende Februar aufsuchen. Hingegen fand ich im hohen Schwarzwald, nämlich im oberen Bärental am Feldberg in 1000 m Höhe, eine Königin von *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum* L., mit Höschen an *Vaccinium* sammeln noch am 31. Mai; in der Nähe des Schluchsees (Schwarzwald)

über 900 m am 4. Juni eine sammelnde Arbeiterin. Eine Tabelle mit beobachteten Flugzeiten möge Übersicht und Vergleich erleichtern:

Erscheinungszeiten von *Bombus pratorum* L.

	Alte Königin (Baubeginn)	Arbeiterinnen	Männchen	Junge Königinnen
Afken, Rasse *pratorum* L.	14.III.—2 VII.	17.V.—2.VIII.	24.VI.—16.VIII.	6.VI.—31.VII.
Afken, Rasse *jonellus* K.	22.III.—16.VI.	22.V—11.IX.	31.V.—20.IX.	7.VI.—4.VIII.
Schmiedeknecht			Ende Juni	
Hoffer	5. III; lebt 10—12 Monate	29.IV. „Anfang Mai"	30.V.—Sept.	schon im August zum Winterschlaf
Smith (bei Hoffer)			3. Maiwoche	
Friese und Wagner	Ende März		Ende Mai—Juli	
Armbruster für Schönberg 500m	(1. März)[11])	(1. April)	14. Mai	(1. Juni)
Freiburg	Ende Februar			11. Juni
Schwarzwald		4. Juni		
Hoher Schwarzwald	31. Mai			

Die erste diesjährige junge Königin von *Bombus pratorum* L. var. *fidus* Harr. beobachtete ich am 11. Juni, sie flog vom Garten in meine Wohnung und machte sich da zu suchen. Haarkleid und Flügel waren tadellos intakt. Der Sammelapparat zeigte keine Spur von Benutzung.

Aus den Daten Alfken's ergibt sich, dass seine Rasse *jonellus* K. tatsächlich später verschwindet als seine Rasse *pratorum* L., zumal er noch angibt, man finde von ersterer im September noch ganz frische „Arbeiter". Aus der Zusammenstellung geht hervor, dass die jungen Weibchen nur wenig später als die Männchen beobachtet wurden, teilweise sogar gleichzeitig, man wird deswegen annehmen müssen, dass in meinem *pratorum*-Nest die Weibchen möglicherweise schon vor dem 1. Juni zur Stelle gewesen wären. Von da bis zum Winter ist noch eine gar lange Zeit. Wenn sich auch die Ansichten über die Tätigkeiten der Weibchen bis zum Auf-

11) Über meine eingeklammerten Daten vgl. den Text oben.

suchen des Winterquartieres noch widersprechen, sicher ist bis zum August, wo sie nach Hoffer (I, p. 8, „besonders früh“) die Winterquartiere aufsuchen, noch reichlich Zeit, um zur Brutpflege zu schreiten. Ob dies im alten oder gar in einem neuen Nest geschieht, ist gleichgültig, beides wäre merkwürdig, das letztere freilich weniger wahrscheinlich. Dazu kommt, dass nach Schmiedeknecht (Hoffer gibt die Möglichkeit ebenfalls zu) die allererst ausgekrochenen Weibchen sich beim Sammelgeschäft beteiligen.

Auf der anderen Seite könnten die späten unabgeflogenen Arbeiterinnen ohne Alfken's Annahme von „zwei Bruten in einem Jahre“ erklärt werden, dadurch, dass man sie von Arbeiterinnen ableitet und zwar von offenbar befruchteten. Es ließe sich vielleicht die andere Merkwürdigkeit des *Bombus pratorum*-Staates, die auffallend große Zahl der Männchen erklären, aus einer event. nötigen, außergewöhnlich langen Mußezeit der jungen Königinnen (vom Ausschlüpfen bis zum Beziehen des Winterquartieres) und zwar auf folgende Weise:

Damit die junge Königin nicht vorzeitig, verlockt durch günstige Witterung und Tracht etc., zur Eiablage schreitet (und sich dadurch für den Winter und das Folgejahr schwächt), findet die Begattung erst spät, erst kurz vor dem Beziehen des Winterquartieres statt, es müssen aber auch noch spät, also im ganzen recht reichlich Männchen vorhanden sein. Anderseits lässt sich aber wieder einwenden, dass z. B. die Bienenkönigin nach bestimmter Zeit, auch wenn sie unbefruchtet blieb, zur Eiablage schreitet und dass das so frühe Massenauftreten der Männchen, wie es oben beschrieben ist, keineswegs erklärt wird. Um letzteres zu erklären, ließe sich schließlich auch als Erklärung anführen, dass die Arbeiterinnen gerade bei der Wiesenhummel besonders früh und zahlreich sich an der Eiablage beteiligen, und, weil zunächst unbefruchtet, die Männchen hervorbringen. Es ist das aber von vornherein bei unserer frühesten Hummel wenig wahrscheinlich. Im vorliegenden Fall könnten es doch nur die allerersten, zwerghaften Arbeiterinnen gewesen sein auf Grund der Entwickelungsdaten. Auf alle Fälle hat aber auch die Königin (die sich gewiss des Eilegegeschäftes nicht enthielt) auch Männchen gelegt, es erschienen ja gar keine weiblichen Wesen mehr.

Auch hier wieder ist es für nähere Untersuchungen, die natürlich nötig sind, störend, dass der Unterschied zwischen Königin und Arbeiterin verwischt und nicht völlig klar erkannt ist.

Es sei nur noch hervorgehoben, wie wichtig die von Alfken vermutete Erscheinung, falls sie sich auch nur zum Teil bestätigt, wäre für das Problem der Staatenbildung im Tierreich. Wir hätten dann neben typisch einjährigen Staaten, nämlich denen der allermeisten Hummelvölker auch in unseren Breiten einen Übergang

zu perennierenden[12]), und neben monogamen auch polygame Staaten, oder wir hätten dann event. Staatengebilde mit weniger als einjähriger Periode und wir gewännen Grundlagen für die Bewertung des Schwärmens.

Gewisse Übergänge im Staatenleben der Hummeln werden wir erwarten müssen, denn bekanntlich leben die Hummeln, z. B. *Bombus kirbyellus*, im hohen Norden solitär[13]), und in Korsika löst sich der Hummelstaat nicht regelmäßig und vor allem nicht im Winter auf, sondern vielfach auf kurze Zeit im Hochsommer (dem blütenlosen September)[14]). In Südamerika gar haben wir es mit regelrecht perennierenden Hummelstaaten zu tun, in denen mehrere Weibchen (Königinnen) Eier legen (Hilfsweibchen = kleine Weibchen, große Arbeiter gäbe es nicht) und die Schwärme aussenden[15]).

Zum Schlusse sei noch die Ansicht R. v. Ihering's erwähnt, „dass die Staaten von *Bombus* auch in Europa früher polygam gewesen sind", eine Annahme, die mancherlei Schwierigkeiten hat, mir aber auch aus Gründen, die hier übergangen sind, keineswegs indiskutabel erscheint[16]). Die Geschlechtsverteilung (und Geschlechtsverhältnis) gibt in diesem Problem offenbar wichtige Richtlinien.

4. Die Spezialisierung der Bauelemente.

In einer Hinsicht unterscheiden sich die Hummeln und Meliponiden von allen übrigen Bienen, auch von den Wespen, nämlich darin, dass wir in ihren Nestern die Bauelemente je nach ihrer Bestimmung deutlich verschieden ausgebildet sehen, dass wir bei ihnen hier eine Art Arbeitsteilung finden. Nur *Apis florea* bildet in einem untergeordneten Punkte eine Ausnahme. Während die Brutwiege für die verschiedenen Kasten (ziemlich parallel mit *Apis mellifica* und *florea*) mehr nur in der Größe variieren, haben bei den Meliponiden und Hummeln die Nahrungsbehälter eine von den Brutwiegen abweichende Form, ja bei Meliponiden und Hummeln kommen Arten vor, wo die Spezialisierung noch weiter greift und die Honigbehälter, die „Honigtöpfe", wiederum eine andere Form und Größe besitzen als die Pollenspeicher, die „Pollenzylinder". Die

12) Als „Nester mit zwei Bruten in einem Jahr" müssen offenbar die meisten Hummelnester gelten, soweit nur Arbeiterinnen oder „kleine Weibchen", Kinder der einen Staatenmutter, auch ihrerseits Eier legen. Insofern ist Alfken's Ausdruck wohl nicht ganz zutreffend.

13) Friese, 1902. In: Fauna Artica, V. II.

14) Siehe Ch. Ferton, 1901. In: Ann. Soc. Ent. France, V. 70 (vgl. hierzu auch H. v. Buttel-Reepen, 1903. Stammgesch. Entstehung des Bienenstaates. Leipzig).

15) Nach R. v. Ihering, 1903. Biol. Beobacht. an brasil. *Bombus*-Nestern. In: Allg. Zeitschr. Entom., V. 8.

16) Vgl. hierzu auch: H. v. Buttel-Reepen, 1904. Biolog. und soziolog. Momente aus den Insektenstaaten. In: CR. 6. Congrès internat. Zool., Berne.

Pollenzylinder sind von Hoffer, II, p. 85 für *Bombus pomorum* nachgewiesen, sonst ist ihre Verbreitung bei den Hummeln noch nicht näher bekannt. Bei dem beschriebenen Nest von *B. pratorum* fehlten sie, wenigstens in dem Stadium, bis zu dem es sich entwickelt hatte. Jedoch fanden sich an der einen Seite, unter sich enge, mit den Kokons aber nur lose verbunden, neun Honigtöpfe (s. Fig. 1—4). Sie waren schön ausgebildet, 16—20 mm lang, 10—15 mm weit. Es waren bauchige Krüge mit einer etwas aufgeworfenen, wulstig verdickten Öffnung von ungleichem Durchmesser. Wurde ein neuer Honigtopf in den Winkel zwischen zwei älteren errichtet, dann wurden nicht ringsum neue Wände aufgeführt. Die Gestalt eines solchen Topfes wird dann naturgemäß unregelmäßig, von einer Abplattung der gemeinsamen Trennungswand zwischen zwei Töpfen lässt sich ebenfalls nur wenig bemerken. Es kommen auch zierliche Wachsbalken vor, die den loser gestellten Töpfen noch Halt geben (s. z. B. Fig. 3). Solche Gebilde sind namentlich bei bestimmten Meliponen und Trigonen verbreitet. Die Honigtöpfe haben sämtlich die gleiche Farbe, ihr Material ist ebenfalls das nämliche. Nach W. Wagner[17]) (1907) ist das Wachs, das die Königin ausscheidet und das man an den ersten der von der Königin herstammenden Honigtöpfen untersuchen kann, weder der Farbe noch der Qualität nach von dem der Arbeiterinnen, ganz abgesehen davon, dass letztere noch fremde Elemente beimischen. Es ist weder wahrscheinlich, dass im vorliegenden Nest der Wiesenhummel die Bauten der Königin verschwunden sind, noch weniger, dass alle Honigtöpfe von der Königin stammen. Wenn sie demnach wahrscheinlich Bauten der Königinnen und der Arbeiterinnen enthalten, spricht ihr gleichartiges Verhalten hier gegen die Beobachtung oder gegen die Voraussetzung Wagner's. Vermutlich ist der jüngste Teil der Honigtöpfe des Nestes aus dem Wachs erbaut, das von einer Reihe von Zellgruppen fast zu gleicher Zeit entfernt worden war. Von einer Wachsverschwendung kann keineswegs die Rede sein.

Es ist auch bezeichnend, dass bei den Hummeln wie bei den Meliponiden eine deutliche Hülle um den Brutraum sich findet, die im Baumaterial von dem der „Waben" abweicht, die bei den Meliponiden wohl nach Material und Anlage reicher ausgestaltet ist, bei *Apis florea*, *dorsata* und *mellifica* aber um so gründlicher fehlt. Dabei nisten *Apis florea* und *dorsata* regelmäßig im Freien. Wenn *Apis mellifica* im Freien ihre Wabe baut, sucht sie dieselben zwar auch zu schützen, es fehlt ihr aber der Instinkt zum Bau einer kontinuierlichen, eigenen Schutzhülle. Was sie in solchen Fällen

---

17) W. Wagner. 1907. Psychobiolog. Untersuchungen an Hummeln. In: Zoologica, Heft 46, p. 173.

baut, sind nur modifizierte Waben[18]), während die Hummeln z. B. neben der vegetabilen Nesthülle in vielen Fällen, namentlich bei guter Ernährung auch noch eine Wachshülle fertigen.

5. Zum Baumaterial.

Die Hummeln stehen auch hinsichtlich des eigentlichen Zellbaumaterials den Meliponiden näher als den Honigbienen, ihr Wachs wird wie bei den ersteren, freilich mit etwas anderen Substanzen vermischt, angewendet, und zwar ist auch der Grad dieser Vermengung bei den Hummeln ein Extrem. Das beigemengte Material ist rein vegetabil, bei den Meliponiden kommen außer den vegetabilen Beimengungen auch mineralisch, nämlich humusartige Substanzen vor, die beim Kochen des Brutzellenwachses einen deutlichen, überraschenden Bodensatz bildet. Bei dem Baumaterial der übrigen bauenden (solitären) Bienen lässt sich, wie ich anderwärts zeige, eine aufsteigende Tendenz feststellen, von den erdigen zu den vegetabilen Materialien überzugehen. Diese Verwendung von Pollen findet sich sonst nirgends, soweit er bei *Apis* vorkommt, handelt es sich mehr um gelegentliche Verunreinigung. Diese Eigentümlichkeit wird auch unter anderen Lebensbedingungen in den Tropen, z. B. in Südamerika, beibehalten (nach R. v. Ihering, 1913), dem Hauptverbreitungszentrum der Meliponen. Auch in dieser Hinsicht bedeutet die Baukunst der Hummeln ein Extrem und wahrlich nicht etwa ein primitives, wie man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist.

Dass die Hummeln ihrem Wachse Pollen beimischen, wurde schon hier und da beobachtet; nach Swammerdam soll den ersten Larven die Zellwand als Futter dienen. Einmal bemerkte ich, dass einer der Honigtöpfe durch ein viereckiges, geräumiges Loch seitlich angebissen war. Da längere Zeit empfindlicher Mangel an Pollennahrung herrschte, würde es mich nicht wundern, wenn sich hier die Hummelmännchen am Wachs vergriffen hätten, eben weil es so außerordentlich stark mit Pollen durchmischt ist.

Um das schon makroskopisch unhomogen erscheinende Baumaterial auf seine Bestandteile zu untersuchen, kochte ich sowohl Material der Honigtöpfe als auch der Larvenzellen. Beide Arten unterschieden sich in nichts. Zu meiner größten Überraschung verhielt sich das „Wachs“ gar nicht wie ein bei höheren Temperaturen flüssiger Körper. Das Volum der Wachsteilchen veränderte sich selbst beim starken Sieden nicht, höchstens wurden die einzelnen Stückchen zerrissen. Die ausgekochten Stückchen getrocknet und hernach auf dem Spatel im Mikrobunsenbrenner geglüht, warfen

---

18) Siehe z. B. E. L. Bouvier, 1896. La nidification des abeilles à l'air libre. In: C. R. Acad. Sc. Paris, T. 142 u. 1907. Sur les nids aériens de l'abeille mellifique (nouveaux faits). In: Bull. Soc. entom. France 1907.

kaum Blasen, färbten die Flamme nur schwach, verkohlten alsbald mit widerlichem Qualmen und ließen eine recht bedeutende Schlacke zurück. Nur eine minimale, kaum zu erkennende Haut bildete sich auf der Oberfläche des Kochwassers beim Erkalten, bei meinen Quantitäten ließ es sich z. B. nicht einmal feststellen, bei welcher Temperatur sie entstand oder verschwand. Sie löste sich leicht in Äther. Nach starkem Sieden waren überhaupt nur die Glaswände mit einem leichten, schmierigen Schaumbelag bedeckt, der sich ebenfalls in Äther leicht löste: dies war der ganze Wachsgehalt des Baumaterials. Ein kaum wahrnehmbarer, schwerer (erdiger) Bodensatz bildete sich nur einmal: eine begreifliche Verunreinigung in einem Erdnest. In Äther ließen sich kleine Wachsstückchen unter starkem Schütteln auflösen. Die Pollenkörner bildeten einen starken, breiigen Bodensatz, dem gegenüber der in diesem Falle leicht gelbe[19]), schmierige Rückstand, den der Äther nach dem Verdunsten hinterlassen hatte, minimal war.

Ungekochte „Wachsstückchen" warfen beim Erhitzen auf dem Spatel über dem Mikrobunsenbrenner einige Blasen auf, die meist erhitzte Stelle umgab sich mit einem Hof geschmolzenen Wachses. Die Wachsstückchen brannten kürzere Zeit mit leuchtender Flamme und angenehmem Geruch, um aber bald in qualmendes Glühen überzugehen bei starkem Kohlenrückstand. Wie ich nachträglich fand, hatte E. E. Sundwik schon 1898 die Resultate chemischer Untersuchungen von Hummelwachs veröffentlicht[20]). Von 130 g „Wachspollenmasse" erhielt er durch Ausziehen mit Äther und Chloroform etwa 30 g braungelben, rohen Wachses vom Schmelzpunkt 30—40° C. Er nimmt 70% Pollengehalt an, nach ihm ist dieses Rohwachs nicht durch „verschiedene harzige und andere klebrige Stoffe vermengt" (Hoffer), sondern hauptsächlich nur durch Fette und etwas Pollenfarbstoff. Wenn man das Fett vom Rohwachs durch einen mehr als siebenfachen Umkristallisierungsprozess trennt, erhält man ein reines, nur noch wenig klebriges Produkt von wesentlich höherem Schmelzpunkt, 74—75°, das hinsichtlich der Knetbarkeit völlig dem gleicht, das Hoffer mittelst Skalpells den Bauchwachsspiegeln der Hummeln entnommen hatte. Als wahrscheinlichste, wenn auch nicht sichere Formel gibt Sundwik für reines Hummelwachs $C_{34}H_{70}O$ an.

Im einzelnen auf diese vergleichend-biologischen Fragen und ihre Tragweite, sowie über die Beziehungen des Hummelbaus zum Problem der Bienenzelle sei nicht näher eingegangen, da ich sie in eigener, ausführlicher Arbeit behandelt habe, deren Erscheinen aber durch äußere Verhältnisse sich verzögert hat.

---

19) Der Äther hatte den Pollenkörnern Farbstoffe entzogen.

20) E. E. Sundwick. 1898/99. Über das Wachs der Hummeln (*Bombus* sp.). In: Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chemie, V. 26.

6. Farbenvarietäten im selben Hummelnest.

Das Problem der Farbenveränderlichkeit wurde bei den Hummeln schon mehrfach dargestellt und in seiner Tragweite gewürdigt[21]). Doch wird es noch einmal in Angriff genommen werden müssen, und zwar auf mendelistischer Grundlage.

Die üblichsten „Farbenvarietäten" von *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum*, hat Alfken 1913 zusammengestellt. Sie seien hier wiedergegeben, zumal auch seine Bezeichnungen die Priorität besitzen.

1. Prothorax mit breiter gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   B. pratorum L. Typus = var. *dorsatus* Fr. u. W.
2. Prothorax wie bei vorig., 2. Hinterleibsring mit unterbrochener gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *subinterruptus* K. = Typus Fr. u. W.
3. Prothorax wie bei vorig., 2. Hinterleibsring mit breiter gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *fidus* Harr. = *donovanellus* K., *citrinus* Schmied.
4. Prothorax mit schmaler gelber Binde, Hinterleibsring 5—6 rot.
   var. *luctuosus* Schmied.
5. Prothorax mit einzelnen gelben Haaren, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *styriacus* Hoff.
6. Prothorax mit 2 ovalen gelben Flecken, Hinterleibsring 4—6 oder 5—6 rot.
   var. *borealis* Alfk.
7. Thorax ganz schwarz, Hinterleibsring 4—6 oder 5—6 rot.
   var. *decoloratus* Alfk. = *styriacus* Fr. u. W.
8. Prothorax mit einzelnen gelblichen Haaren, Hinterleibsring 6 rötlich.
   var. *proserpina* Fr. u. W.
9. Thorax ganz gelb, oder gelb mit schwärzlicher Binde. Hinterleibsring 1—2 gelb, 3 schwarz, 4—6 rot, manchmal 1—3 gelb.
   var. *burrellanus* K.

Von meinen Wiesenhummeln, die also alle Kinder (event. Enkel) derselben Königin waren, kamen folgende Varietäten vor:

Die Königin: var. *subinterruptus* K. = Typus Friese und Wagner.

Die Männchen: zum Teil (aber nicht selten!) var. *fidus* Harr., zum Teil: Typus = var. *dorsatus* Fr. u. W.

Die Arbeiterinnen: meist: *luctuosus* Schmied, zum Teil Var. *subinterruptus* nebst Übergängen zwischen den beiden letzten Formen.

Leider achtete ich zu spät auf die Farbenvarietäten, so dass ich ihr zahlenmäßiges Auftreten nicht mehr feststellen konnte.

---

21) S. namentlich Friese und Wagner 1910: Zool. Studien an Hummeln. Zool. Jahrb. Syst. V. 29 und O. Vogt, 1909. Studien über das Artproblem: Über das Variieren der Hummeln I. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin.

Im hohen Schwarzwald mit seinen zahlreichen Relikten alpiner und subalpiner Pflanzenwelt, fand ich bis jetzt keine anderen Färbungen als im Rheintale (Schönberg).

Die erwähnte Königin (s. o. S. 695) gehörte z. B. der Var. *subinterruptus* K. = Typus Friese und Wagner an, ebenso die erwähnte Arbeiterin vom Schluchsee.

Alle Imagines waren beim Ausschlüpfen aus dem Kokon, das sich übrigens ohne jede Beihilfe vollzog, wie schon anderwärts angegeben wurde, total farblos, nämlich hellgrau, ganz im Gegensatz zu den solitären Apiden, wo sich die Ausfärbung der Haare nicht nur vor dem Ausschlüpfen aus dem Kokon, sondern sogar vor dem Ausschlüpfen aus der Puppenhaut vollzieht, bei manchen Formen, z. B. *Osmia cornuta*, *rufa* über 6 Monate vor Ausschlüpfen aus dem Kokon.

Auf dem zweiten Ausfärbungsstadium war z. B. bei den Männchen der Var. *fidus* Harr. die Abdomspitze hellbraun, Gesicht und Thoraxbinde hellgrau mit leichtem Stich ins Gelbliche, das übrige grauschwarz, erst nach 3—6 Tagen war das prächtige Kleid mit den reinen Farben zitrongelb, samtschwarz, ziegelrot erreicht. Die Raschheit auch des Ausfärbungsprozesses scheint in der Tat von der Temperatur abzuhängen. Nicht nur hinsichtlich der Farben schlüpfen die Hummeln unfertig aus dem Kokon. Die Flügel sind noch weich und haben eingebogene Enden. Auch das Chitin hat, dem Gang der Tiere nach zu schließen, noch nicht die endgültige Festigkeit.

Waren die Männchen einmal ausgefärbt, so verließen sie bald auf Nimmerwiedersehen (bei anderen Arten anders) das Nest.

Schade, dass weitergreifende experimentelle Vererbungsstudien, wozu bei der Hummel die auffallende Farbenvariationsbreite und die prägnanten Farbenkombinationen einladen, sehr erschwert sind. Die eine Schwierigkeit, eine junge Königin mit Männchen bestimmter Rasse zu befruchten, erscheint nach meinen Beobachtungen nicht unüberwindlich. Doch gelang es nach den bisherigen Erfahrungen nicht, ein bestimmt befruchtetes Weibchen an bestimmter Stelle zur Nestanlage zu bewegen, immer suchen sie das Weite, ja verlassen unter Umständen das schon begonnene Nest. Zuverlässige Erbformeln lassen sich da schwerlich aufstellen.

7. Zum Orientierungssinn der Hummeln.

Es seien noch einige Beobachtungen zum Problem des Orientierungssinnes beigefügt, das zwar in der Grundlage allmählich für die Hymenopteren geklärt ist, aber im einzelnen noch viel Interessantes bietet.

1. Mit dem Ausgraben des Nestes beschäftigt, konnte man manche Arbeiterin beobachten, die den allgewohnten Weg ins Nest

nehmen wollte. Aber alles war da verändert, nichtsdestoweniger ließen sich die Tierchen genau an der ursprünglichen Stelle des Flugloches nieder ohne großes Zaudern, obwohl der Gesichtseindruck ein ganz anderer als der längst gewohnte war.

2. Nur im Anfang, als noch fast nichts am Nesteingang verändert war, konnten wir, mein Begleiter und ich — vielleicht standen wir zu nahe —, beobachten, wie eine Arbeiterin den Flug plötzlich kurz vor dem Nest verlangsamte, einige Zeit ganz in der Nähe suchte, dann aber wieder den Weg ins Weite nahm. Die Hummeln verblieben nach der Narkotisierung ca. 1 Tag im Transportkästchen, dann kamen sie mitsamt ihrer Wabe in ein Beobachtungskästchen mit verschließbarem Flugloch. Am nächsten Morgen, einem unfreundlichen Tag, aber begannen sie schon am frühesten Morgen ihre Ausflüge in der ihnen so ungewohnten Umgebung (Parterrefenster mit Vorgarten an belebter Straße).

3. Ein typischer allbekannter Orientierungsflug von 1—3 m im Durchmesser vermisste ich bei keinem Weibchen, das (nach anderen Umständen auch zu schließen) zum erstenmal bei mir[22]) ausflog, anders bei den Männchen. Es scheint, dass ein Tierchen seine Flugrichtung längere Zeit beibehielt, wenigstens konnte man drei Hauptflugstraßen unschwer feststellen.

4. Mein Kasten besaß oben einen abnehmbaren Holzdeckel und darunter einen Glasabschluss, gebildet aus drei Glasscheiben, die man wie Schiebfenster seitwärts bewegen konnte. Wenn ein Mitglied der Verproviantierungskolonne, die aus älteren Arbeiterinnen bestand, sich seiner Schätze entledigt hatte, sich zum Aufbruch rüstete und der Holzdeckel war gerade abgenommen, flog es alsbald dem Glasabschluss, d. h. dem Lichte zu und kroch nicht erst nach dem halbdunkeln Fluggang. Konnte sie oben durch einen offenen Spalt entwischen, flog sie alsbald ohne weitere Umstände auf ihrer Flugstraße, um wieder nach einiger Zeit durchs Flugloch heimzukehren.

5. Einmal aber wurde eine Arbeiterin durchs Öffnen des Deckels von der Wabe aufgescheucht und summte im Kästchen umher, alsbald öffnete ich rechts den Glasschieber und das Tierchen geriet ins Freie. Es war das erste Mal, denn sie machte den Erkundigungsflug. Nach geraumen 10 Minuten kehrte eine Hummel zurück, die das Flugloch ganz ignorierte und über dem Kästchen schwebte und stets von oben nach unten außen an den Kästchenwänden hinabflog, ja auch hinter dem Kästchen tastend sich zu schaffen machte.

22) Wenn einzelne von denselben, was doch wahrscheinlich ist, früher schon am alten Nestplatz ihren Beobachtungsflug gemacht hatten, machten sie ihn hier zum zweiten Male. Der Weg, wie sie zur „Erkenntnis“ kamen, dass ein weiterer notwendig sei, scheint mir nicht einfach zu sein, auch wenn man berücksichtigt, dass die Tiere narkotisiert waren.

Sachte war inzwischen der Glasabschluss geöffnet worden. Das Tierchen tauchte denn auch genau an der Stelle, wo es aufgeflogen war, hinunter in das Innere des Kästchens. Einmal nur hatte sie, halb unfreiwillig, den Weg ins Freie genommen, und trotz der mannigfachen Bilder, die sie zum ersten Male in den 10 Minuten zu verarbeiten hatte, fand sie den Weg und machte ihn rückwärts genau in der (für die übrigen Nestinsassen ganz ungewohnten) Weise, wie sie ihn vorwärts gemacht hatte.

6. Auch ein Männchen machte sich am Glasabschluss zu schaffen, als es geöffnet wurde, stürzte es sich, bezeichnend für die Art und die Fähigkeiten der Männchen, ohne Orientierungsflug davon und kam, wie alle Männchen, nicht wieder.

7. Auf der einen Seite des geräumigen Kästchens, ca. 15 cm von der Wabe entfernt, stand ein kleines Becken mit Zuckerwasser. War das Kästchen oben zugedeckt, so machten die Arbeiterinnen den Weg zwischen Becken und Honigtöpfen zwar hastig, aber zu Fuß, war aber der Deckel oben offen und volle Helligkeit im Kästchen, dann flogen sie, als hätten sie wie im Freien die Reihenfolge ihrer Handlungen abzuwickeln. Mehrere Männchen begannen gar ihre Liebesspiele bei diesen Gelegenheiten.

8. Man sollte meinen, dass die geschäftigen Hummeln mit ihrem guten Orientierungssinn auch im Nest den Weg zwischen Flugloch und Honigtopf, der gerade gefüllt werden soll, in der direkten, kürzesten Richtung zurücklegten. Es eilt aber, wie andere es schon richtig beobachteten, solch eine Hummelarbeiterin oft kreuz und quer über die Waben, um endlich nach vielem „unnötigen Umhertasten“ an ganz bestimmten Töpfen zu landen, stets ein eigenartiger Anblick, als hätte das Tierchen im Übereifer „den Kopf verloren“. Wohl stehen ihm die Nestinsassen vielfach im Wege, aber das allein klärt dieses Gebahren nicht.

9. Es kommt vor, dass eine Arbeiterin längere Zeit hindurch im selben Honigtopf schließlich ihre Beute niederlegt, plötzlich kann sie aber zu einem anderen übergehen, ohne dass der erste auch nur annähernd gefüllt wäre.

10. Am 5. Juni, also ca. 11 Tage, nachdem die letzte Arbeiterin das Nest verlassen und nachdem das Beobachtungskästchen für 2 Tage in ein anderes Zimmer gebracht worden, stand das verschlossene Kästchen für kürzere Zeit auf einem Tische in der Nähe des ursprünglichen Standortes, aber hinter beinahe geschlossenen Vorhängen. Da erschien eine Arbeiterin am Fenster, wo das Kästchen früher stand, sie flog ins Zimmer und nachdem sie das Beobachtungskästchen erreicht hatte, umflog sie dasselbe, da das Flugloch verschlossen war, längere Zeit nach allen Seiten. Und dabei standen auf demselben kleinen Tisch noch zwei andere, fast gleiche (Zigarren-)Kästchen. Nur das Nistkästchen wurde beachtet. Die

Arbeiterin erkannte es wieder, trotzdem es anders aufgestellt und beleuchtet und lange ihrem Blick entzogen war.

11. Am 7. Juni fand sich im Nistkästchen eine Arbeiterin von *B. pratorum*. Da noch Nahrungsreste sich im Neste befanden, könnte es sein, dass ein fremdes Individuum den Weg dahin gefunden hatte.

Alle die erwähnten Beobachtungen scheinen mir nur erklärlich bei der nunmehr herrschenden Annahme: die Insekten verketten die Gesichtseindrücke zu einer Reihe von Bildern. Diese Reihe, vom Gedächtnis reproduziert, ist der Ariadnefaden, der das Insekt zum Nest zurückführt. Dass diese Reproduktion nicht gar zu sklavisch vor sich geht, dafür dürften in Obigem Beispiele enthalten sein.

Der Fall 1, eine Beobachtung, wie ich sie namentlich an solitären Bienen machte, wie sie auch an Bienen und Hummeln gemacht wurden, scheint dafür zu sprechen, dass die Bienen für einen Weg, den sie sehr oft gemacht, weniger auf „optische Signale" angewiesen sind, sondern dass sie den Weg auch „blind" finden, einigermaßen ähnlich wie der geübte Klavierspieler seine Tasten.

Man darf hier m. E. von einer Art Muskelsinn bezw. „Muskelgedächtnis" reden[23]).

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Nest der Wiesenhummel (ohne die Hülle aus dürren Blättern) s. Text. Phot. 15. V. Größe $^1/_1$. Wabe halb von oben. Rechts die Honigtöpfe, einer rechts unten gequetscht. Bei *b*, *c* und *d* spärliche „Wachsansammlungen" (wohl Grundlagen für spätere „Larvenzellen"); bei *a* Larvenzelle mit spärlicher Brut (ging ein). Das übrige, die von „Wachs" entblößten Zellgruppen. Oben geöffnete Kokons hauptsächlich von der Zellgruppe 5. Auf den weißlichgelben Kokons Spuren des dunklen Wachses. Die Verbindung der Honigtöpfe mit der „Wabe" ist locker. Verschiedene Größe der Kokons.

Fig. 2. Nest der Wiesenhummel nach dem Leben phot. ca. 18. V. durch das eine Fenster des Beobachtungskästchens; genau seitl. Ansicht. Größe $^1/_1$. Höhe der Wabe; Gestalt und Größe der Honigtöpfe. Vom gequetschten Honigtopf sind nur noch die Spuren vorhanden, sie zeigen, wie ein neuer Topf in den Winkel von zwei älteren erbaut wurde. Links oben die große alte Königin über die Kokons kriechend mit mächtig verlängertem Hinterleib (vgl. die Hinterextremitäten daneben) relativ kurzen Flügeln und ganz „abgeflogenem" (haarentblößtem) Thoraxrücken. Darunter noch unausgefärbtes Männchen. Behaarung, auch an den Extremitäten, noch hell und ganz struppig, Abdomspitze hell (noch nicht rot). Rechts von beiden: eben ausgeschlüpftes Männchen, die ganze Behaarung noch weißgrau (ist unscharf wiedergegeben).

Fig. 3. Honigtopf einzelnen (vorn etwas verletzt). Seitlich ein Wachsbalken, der den Honigtopf an der Wabe festhielt (s. a. Fig. 1, oberster Honigtopf). Die rauhe, unhomogen erscheinende Oberfläche des Wachses ist noch zu erkennen.

---

23) Siehe Piéron: Bull. de l'institut général psychol. Janvier-mars 1906, p. 29 ff.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

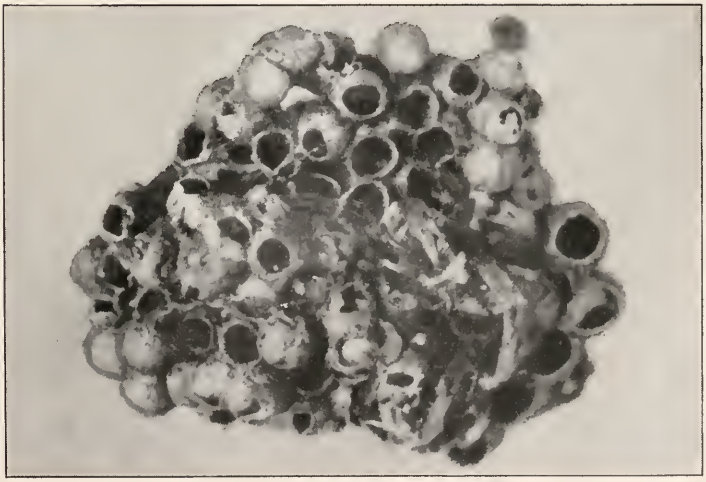


Fig. 4

Fig. 4. „Wabe“ von oben. Phot. 25. Mai n. d. Leben. Größe $^1/_1$. Der größte Teil der Kokons ist aufgebrochen. Gegenüber Fig. 1 sind hier neu ausgeschlüpft die Männchen, der männlichen Zellgruppen: *11*, *12*, *10*, *13*, zum Teil *15* und *14*, auf letzteren namentlich haben sich gerade die Männchen versammelt. Diese Figur liegt dem Schema Fig. 5 S. 688 zugrunde. Die Königin fehlte schon um diese Zeit im Nest.

Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen.

(Experimentelle Untersuchungen an Insekten-[*Dixippus*-] Larven.)

Von Prof. Dr. Jan Hirschler (Lemberg-Universität.)

1. Einleitung und Fragestellung.

Das Wachstum der Organismen wurde, wie bekannt, schon auf sehr verschiedenerlei Weise und von verschiedenen Gesichtspunkten aus analysiert und genau untersucht, wobei die Methode, welcher man sich in einem gegebenen Falle bediente, der aufgestellten Frage, die zu lösen war, angepasst werden musste. Es wurden also an wachsenden Organismen in gewissen Zeitintervallen ihre Dimensionen (z. B. Länge, Breite), ihr Volumen oder ihr Gewicht bestimmt, wodurch wir eine Einsicht in das Wachstumstempo, welches dem Verlaufe eines autokatalytischen chemischen Vorganges ähnlich ist (W. Ostwald[1])), erhalten haben. Andererseits wurde versucht, die Frage zu beantworten, welchen voluminösen Veränderungen die Substanzen, aus denen der wechselnde Organismus aufgebaut ist, in bestimmten Zeiträumen und Entwickelungsstadien unterliegen, es wurde also der Wassergehalt, die organische Trockensubstanz, die Aschenquantität und andere Bestandteile gemessen und vieles Wichtige und Interessante, hauptsächlich über die Rolle, die dem Wasser bei Wachstumsvorgängen zukommt, festgestellt (Davenport[2]), Schaper[3]), Biataszewicz[4]), Liebermann[5]), Pott[6]),

---

1) Ostwald, W.: Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwickelungsvorgänge (Vorträge und Aufsätze über die Entwickelungsmechanik der Organismen, Heft 5, 1908).

2) Davenport, C. B.: The role of water in growth (Proceed. Soc. Natur. Histor. Boston v. XXVIII, 1897).

3) Schaper, A.: Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums (Archiv f. Entwickelungsmech. Bd. 14, 1902).

4) Biataszewicz, K.: Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen (Bulletin Acad. Sc. Cracovie 1908).

5) Liebermann, L.: Embryochemische Untersuchungen (Pflüger's Arch. f. d. ges Physiologie, Bd. 43, 1888).

6) Pott, R.: Untersuchungen über die chemischen Veränderungen im Hühnerei während der Bebrütung (Landwirtschaftl. Versuchsstat., Bd. 23, 1879).