



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Winterverhalten einer neotropischen Hummel, <i>Bombus atratus</i> , innerhalb des Beobachtungskastens. : Ein Beitrag zur Biologie der Hummeln. (Mit 8 Textabbildungen und 10 Tabellen)
Author(s)	SAKAGAMI, Shōichi F.; ZUCCHI, Ronaldo
Citation	北海道大學理學部紀要, 15(4), 712-762
Issue Date	1965-12
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/27417
Type	departmental bulletin paper
File Information	15(4)_P712-762.pdf



Winterverhalten einer neotropischen Hummel, *Bombus atratus*, innerhalb des Beobachtungskastens. Ein Beitrag zur Biologie der Hummeln.¹⁾

By

Shôichi F. Sakagami und Ronaldo Zucchi

Zoologisches Institut der Hokkaido Universität, Sapporo, Japan
und Departamento de Genética, Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Brasilien

(Mit 8 Textabbildungen und 10 Tabellen)

Inhaltsübersicht

Einleitung	713
Material und Methode	715
1. Verhalten der Stockbienen	716
1.1. Individuelle Tätigkeiten	716
1.1.1. Ruhezustand	716
1.1.2. Sichputzen	716
1.1.3. Umherkriechen od. Patrouillieren	717
1.1.4. Futtereinnahme	717
1.1.5. Warn- und Verteidigungshaltung	717
1.1.6. Defäkation	719
1.2. Soziale Tätigkeiten	719
1.2.1. Bebrüten	719
1.2.2. Bautätigkeit	720
1.2.3. Inspektion und Fütterung der Bruten	721
1.2.4. Sonstige soziale Tätigkeiten	722
1.3. Verhalten der Königin mit Ausnahme von Zellenbau- u. Eiablage-Verhalten	724
2. Zellenbau und Eiablage	724
2.1. Zellenbau	724
2.2. Eiablage und Deckeln der Zelle	727

1) Beitrag Nr. 734 aus dem Zoologischen Institut der Naturw. Fakultät der Hokkaido Universität zu Sapporo, Japan. Die Arbeit wurde an der Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, Est. São Paulo, durchgeführt, zum Teil mit Unterstützung von Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro, Campanha Nacional de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Rio de Janeiro und Fundação de Amparo à Pesquisas de Estado de São Paulo, São Paulo. Auch danken wir herzlichst Herrn Prof. Dr. W.E. Kerr (Rio Claro, jetzt Ribeirão Preto) für die Anregung zu dieser Arbeit und Herrn Dr. H. Sturm (Koblenz) für Durchlesen und Korregieren des deutschen Manuskriptes.

Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 15, 1965.

2.3. Künstliche Verhinderung der Eiablage	729
2.4. Verhalten der Arbeiterinnen beim Ablage-Vorgang und Eiablage der Arbeiterinnen	732
3. Interindividuelles Verhalten	733
3.1. Interindividuelles Verhalten	735
3.2. Verhalten gegen mitbewohnende Tiere	737
4. Verhalten der Sammelbienen	738
4.1. Allgemeines zum Verhalten der heimkehrenden Arbeiterinnen	738
4.2. Verhalten beim Pollenabladen	741
4.3. Verschiedenes Verhalten während des Stockaufenthalt und Sammeln von Nektar und Pollen auf ein und demselben Ausflug	744
4.4. Zusammenhang zwischen Sammeltyp und Alter	746
5. Arbeitsteilung	747
5.1. Einfluß von Alter und Körpergröße	748
5.2. Kombination verschiedener Tätigkeiten bei einem Tier während kurzer Zeitabschnitte	750
5.3. Lebensablauf einzelner Arbeiterinnen und Arbeitsteilung	751
5.4. Ausbleiben aus dem Nest	753
Schluss	755
Zusammenfassung	756
Literatur	759

Einleitung

Unsere gegenwärtige Kenntnis der Lebensweise der Hummeln verdanken wir Untersuchungen, die hauptsächlich in gemäßigten Klimagebieten der Nordhalbkugel durchgeführt wurden. Ihr wohlbekannter Lebenszyklus,—die solitäre Nestgründung durch eine befruchtete, überwinterte Königin, die allmähliche Entwicklung der Kolonie durch sukzessives Ausschlüpfen der Arbeiterinnen und deren Beteiligung am Volksleben, Aufzucht der Geschlechtstiere im Herbst und in der Folge Auflösung der Kolonie—scheint aber in anderen Klimagebieten anders zu verlaufen. Sparre-Schneider (1905), später Richards (1931) stellten die Abnahme des Verhältnisses *Arbeiterin/Königin* in arktischen Gebieten, was auf einen Uebergang von sozialer zu solitärer Lebensweise hindeutet. Dagegen ist von manchmal behauptet worden, dass der Lebenszyklus unter tropischen Klimabedingungen nicht so einfach wie in gemäßigten Zonen sei. Allerdings wissen wir noch zu wenig über die Hummelbiologie unter solchen Klimabedingungen, obwohl deren Aufklärung unentbehrlich ist für die vergleichende Soziologie dieser interessanten Gruppe. Als eine typisch nördliche Insektengruppe, dringen die Hummeln nicht tief in tropische Gebiete vor. In der östlichen Hemisphäre fehlen sie beinahe den gesamten Tropen, mit Ausnahme der Gebirge Südostasiens. Ganz anders ist aber ihr Verbreitungsbild in der westlichen Hemisphäre. Hier fliegen sie, zweifelsohne dank der Kontinuität der nord-südlich verlaufenden Kordilleren, vom Nordkap Grönlands bis zu Strasse von Magellan. Ausserdem gibt es, einschliesslich *Bombus transversalis*, des typischen Indikators des amazonischen Regenwaldes, wenigstens

sechs Arten, die sich nur im Tief- und Hügellandklima Südamerikas auffinden lassen.

Neuerdings gab S.F.S. in der Revision der brasilianischen Hummeln (Moure & Sakagami, 1962) ein kurzes Sammelreferat über unsere bisherige Kenntnis der Biologie von Tieflandhummeln Südamerikas. Ausgenommen von zwei rezenten Arbeiten von Dias (1958, 1960) sind alle bisherigen Beobachtungen nur oberflächlich und wenig sorgfältig. Daraus ist immer wieder und allein die Arbeit von v. Ihering (1903) zitiert worden. Seine Behauptungen auf Grund der im Estado de São Paulo gemachten Beobachtungen kann man wie folgt zusammenfassen: Die südamerikanischen Hummeln weichen in ihrer Lebensweise von der Arten der gemäßigten Zone ab durch: 1) Vorkommen mehrerer befruchteter Königinnen in demselben Nest, 2) Lebensdauer der Kolonie von mehr als einem Jahr, und 3) Neugründung der Kolonie mittels Schwarmbildung. — Diese Angaben sollen hier kurz besprochen werden.

Es ist klar, dass die Flugaktivität der Hummeln in gewissen Gebieten Südamerikas jahrelang ununterbrochen ist. Z.B. bestätigten Moure & Sakagami aus den Fangdaten solche kontinuierliche Aktivität der Arbeiterinnen von *Bombus morio* (Swedrius) und *B. atratus* Franklin in Mittelbrasilien. Aber es gibt auch gegenteilige Angaben. Michener & LaBerge (1954) deuten eine abnehmende Brutproduktion von *B. medius* Cresson während der Trockenzeit in Mexico an. Dias (1958) zeigt, daß die Nester von *B. transversalis* in Amazonasgebiet nicht jahrelang auszudauern scheinen. Dies wurde auch von Moure & Sakagami bestätigt. Selbst in den Gebieten, wo die ununterbrochene Flugaktivität aus den Fangdaten bewiesen ist, wäre es gefährlich zu schließen, daß diese Tendenz in allen Nestern zu beobachten ist. S.F.S. meint also, dass in irgendeinen Gebieten manche Hummelnester nicht jahrelang zu überleben vermögen. Dagegen gibt es auch die Beweise, die das Vorkommen solches perennierenden Volkslebens unmittelbar bestätigen. V. Ihering zitiert einige Beispiele. Auch wurde ein Nest von *B. atratus* in Rio Claro von Herrn Prof. W.E. Kerr wenigstens zwei Jahre ohne Unterbrechung beobachtet (S. Moure & Sakagami). Also scheint das Vorkommen von Dauernestern in Südamerika zwar sicher aber andererseits fakultativ zu sein. Vielleicht gilt dies auch für die Frage der pleometrotischen Volkszusammensetzung, des Vorhandenseins mehrerer, befruchteter und legereifer Königinnen in demselben Nest. Wir haben keine Gründe, die Beobachtungen von v. Ihering zu bezweifeln, der solche Pleometrose entdeckte (in einem Fall sogar 45 unter 416 Gesamtnestpopulation). Doch ist die Frage noch offen, ob und wie weit solche Pleometrose sich in verschiedenen Gebieten findet. Endlich scheint die letzte Angabe von v. Ihering, die Fortpflanzung durch Schwarmbildung, noch zweifelhaft. Der Massenflug, der von ihm als ein Beweis solcher Schwarmbildung betrachtet wurde, wäre vielmehr nicht anders als eine Übersiedelung des gesamten Volkes, die auch bei der Honigbiene, besonders den asiatischen Arten, häufig beobachtet wird. Immerhin müssen weitere genaue Untersuchungen durchgeführt werden, um den noch ungelösten Fragenkomplex zu klären.

In den Jahren 1963–65, es gelang uns eine Kolonie von *Bombus (Fervidobombus) atratus* Franklin knapp zwei Jahre hindurch in einem Beobachtungskasten zu züchten und daran einige Beobachtungen zu machen. In der vorliegenden Arbeit werden nur diejenigen erwähnt, die, teils unter Mithilfe von R.Z., von S.F.S. während der Wintermonate (6. Juni–23. Juli, 1963), also während der kältesten und trockensten Jahreszeit unter Lokalklima durchgeführt wurden. Das Volksleben im Winter unter dem haplometrotischen Zustand zeigte keine wesentliche Differenz

von Frühlings- und Sommertätigkeiten bei Arten der gemässigten Zone. Doch halten wir die Beschreibung der Beobachtungen für notwendig, um das später beschriebene, komplizierte Volksverhalten zu verstehen. Eingefügt sind Betrachtungen über Besonderheiten des Verhaltens, sowie allgemeine Bemerkungen über die Biologie der sozialen Insekten in jedem Kapitel.

Material und Methode

Am 4. Juni, 1963 wurde eine mittelstarke Kolonie von *B. atratus*—bestehend aus einer Königin und 64 Arbeiterinnen am Rand von Hôrto Floresta, Rio Claro, Estado de São Paulo, ungefähr 125 km nördlich vom Wendekreis des Steinbocks, gefunden. (Näheres über Nestbau sieh. Sakagami, Zucchi & Akahira, im Druck). Die Stadt liegt auf dem Planalto Paulista und berührt die südliche Grenze der zentralbrasilianischen Cerrado-Zone. Die wichtigsten Lokalklimabedingungen sind aus Tabelle 1 ersichtlich. Die jährliche Schwankung der Lufttemperatur stimmt mehr oder minder mit dem Wechsel der Trocken- und Regenzeit überein.

Tabelle 1. Klimabedingungen von Rio Claro (1963, Laboratorio de Metereologia, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, SP)

Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Lufttemperatur (°C)												
Mittl. Maximum	29.9	30.3	31.6	30.0	27.7	25.7	28.1	29.1	33.1	31.5	31.5	31.3
Mittelwert	23.9	23.7	24.1	20.6	17.3	16.0	17.1	19.7	22.9	23.2	24.7	23.9
Mittl. Minimum	19.7	18.7	19.0	13.3	9.4	7.5	8.6	10.8	14.9	17.2	18.4	17.7
Regenfall (mm)	303.1	111.4	56.0	5.0	4.2	—	—	7.6	3.6	148.7	163.4	148.4

Nach Betäubung mit Kohlensäuregas wurde die Kolonie ins Laboratorium transportiert und dort in einen Beobachtungskasten gebracht. Vielleicht verursacht durch die zu starke Betäubung waren am 6. Juni nur noch ca. 30 Arbeiterinnen und die Königin am Leben. Diese passten sich jedoch erstaunlich gut der neuen Wohnung an. Die Königin begann ihre Eiablage schon an demselben Tag, und danach entwickelte sich die Kolonie ohne besondere Stockung.

Als Beobachtungskasten wurde von uns der bei stachellosen Bienen benutzte Typ verwandt (Sakagami & Zucchi, 1963), d.h. ein flacher, doppelwandiger Holzkasten mit Glasdeckel, elektrischem Widerstand und Flugloch, das durch einen Holzkorridor ins Freie führte. Die Abmessungen des inneren Kastens waren während des Winters 30 × 30 × 4 cm (später grösser). Die Temperatur wurde mittels des Widerstandes auf ca. 27–29°C gehalten. Da wir gleichzeitig einige Kolonien der stachellosen Bienen beobachten mussten, konnten wir die Hummelkolonie meist nur vor- und nachmittags je 30 Min. bis 3 St. beobachten. Oft mussten wir uns mit einigen gelegentlichen Inspektionen begnügen. Andererseits führten wir zuweilen Nachtbeobachtungen durch. Von den Arbeiterinnen bezeichneten wir nur eine kleinere Anzahl individuell mit Farbmarken. Also sind die Beobachtungsergebnisse mehr qualitativ als quantitativ, obgleich, wo es notwendig schien, auch quantitative Fakten registriert wurden.

1. Verhalten der Stockbienen

In bezug auf das Verhalten der Stockbienen, wurden nur qualitativ Beobachtungen gemacht. Jeder Verhaltenstyp wird zusammenhängend beschrieben, um das Verhaltensinventar der Hummeln klarer herauszustellen. Zunächst scheint es vorteilhaft sämtliche innerhalb des Nestes von sozialen Insekten gefundenen Tätigkeiten in zwei Gruppen einzuteilen: die individuellen Tätigkeiten, die hauptsächlich der Erhaltung jedes Individuums dienen, und die sozialen Tätigkeiten, die auch soziale Bedeutung haben. In der folgenden Beschreibung werden diese zwei Gruppen getrennt behandelt, obwohl wir, sowohl in ihrer biologischen Bedeutung als auch in den verhaltensphysiologischen Grundlagen, keine scharfe Grenzlinie ziehen können.

1.1. Individuelle Tätigkeiten

1.1.1. Ruhezustand: Von den Hummeln des Beobachtungsstockes waren immer wenigstens ein Viertel im Ruhezustand, entweder auf der Waben oder in deren Zwischenräumen sitzend. Diese ruhenden Bienen ducken sich, legen ihre Beine eng den Körperseiten an und lassen die Fühler nach unten hängen. Dieser Zustand dauert oft ziemlich lang, gelegentlich bis zu 1 Stunde. Während dieser Zeit tritt, die rhythmischen Hinterleibskontraktionen und gelegentliche Bewegungen der Fühler und Beine ausgenommen, keine Körperbewegung auf. Zuweilen umgreifen die ruhenden Bienen die Brutzellen mit gestreckten Beinen, und zeigen somit einen Übergang vom Ruhezustand zum *Bebrüten* (Abb. 1, H-J). Ferner gibt es immer eine Anzahl von Individuen, die nicht auf Waben, sondern auf Boden oder Seitenwänden des Kastens ruhen (Abb. 1, K). Dies sind meistens die ausruhenden Sammlerinnen, aber zum Teil auch *Müssiggänger*. Solche Individuen ruhen oft, indem sie die Vorderbeine leicht emporheben, eine bei Hummeln unter Umständen wiederholt auftretende Körperhaltung.

1.1.2. Sichputzen: Wie bei manchen Insektenarten, verwenden die Hummeln auf die Reinigung des eigenen Körpers einen nicht geringen Teil ihrer Ruhezeit. Der Modus und der zeitliche Verlauf des Sichputzens sind im allgemeinen wie bei der Honigbiene (Beecken, 1934), mit einer Ausnahme: Die Hummeln vermögen durch die Mittelbeine ihre Brustoberseite vollständiger als die Honigbiene zu reinigen. Dabei gebrauchen sie oft, ihren Körper mit Vorder- und Hinterbeinen in der Waage haltend, die beiden Mittelbeine gleichzeitig (Abb. 1, M), was bei den Honigbienen relativ selten auftritt. Ausserdem können sie bisweilen bei solchem Gebrauch beider Mittelbeine noch gleichzeitig ein der Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen reinigen, ihren Körper ganz akrobatisch haltend (Abb. 1, P).

Die Arbeiterinnen der Honigbienen haben eine eigenartige Tanzart bestehend aus rasch wiederholten Schüttelbewegungen des Körpers. Diese Bewegung löst das Putzen durch eine der Nachbarinnen aus, die auf der Oberseite der Tänzerin sitzend ihre Flügelbasen und benachbarten Körperteile, die von der Tänzerin selbst nur schwer erreicht werden können, eifrig reinigt (Beecken, 1934; Milum, 1947). Anscheinend haben sich die zunächst sozial bedeutungslosen Schüttelbewegungen sekundär zu einem Kommunikationsmittel entwickelt. Bisher gibt es keine Literaturangabe, die über das Vorkommen eines solchen

“Tanzes” bei Hummeln berichtet. Auch wir stellten niemals ein ähnliches Verhalten in unserem Völkchen fest. Das Fehlen einer solchen Kommunikation ist aus der niederen Entwicklung interindividueller Beziehung bei Hummeln (s. Abschnitt 3) verständlich. Ausserdem brauchen sie vielleicht keine Hilfe der Kameradinnen bei der Körperreinigung dank ihrer effektiveren Putzhandlung.

1.1.3. Umherkriechen od. Patrouillieren: Wie bei Honigbiene (Lindauer, 1952) nimmt das Umherkriechen, zusammen mit dem Ruhezustand, die meiste Zeit des Alltagslebens der Stockhummeln ein. Die Individuen, die aus der Ruhe erwachen, besuchen verschiedene Bezirke des Nestareals. Die verschiedenen Situationen, in die sie beim Umherkriechen gelangen, lösen die entsprechenden Reaktionen, d.h., je nach den sich bietenden Schlüsselreizen. Das Umherkriechen kann mit verschiedenen Rhythmen und Geschwindigkeiten erfolgen, gewöhnlich erregter und schneller bei heimkehrenden Sammelbienen und bei den Individuen, die von anderen angegriffen wurden.

1.1.4. Futtereinnahme: Während der ganzen Beobachtungsperiode wurde keine gegenseitige Fütterung unter den Nestgenossen beobachtet. Jede Hummel, einschliesslich der Königin, saugt von Zeit zu Zeit den Honig unmittelbar aus Vorratstöpfen, was zuweilen mehr als eine halbe Minute dauert. Auch der Pollen wird direkt aus Vorratstöpfen od. häufig auch aus den Futtertaschen der Brutzellen eingenommen, da während der Beobachtungsperiode nur relativ wenige Pollentöpfe vorhanden waren. Gelegentlich nahmen die Stockbienen sowie die Königin den Pollen direkt von den Hinterbeinen der heimkehrenden Sammlerinnen.

1.1.5. Warn- und Verteidigungshaltung: Zwei Tage nach Eingeben des Völkchens in den Beobachtungskasten, wurde die Holzdecke des Kastens abgenommen, so dass das Völkchen dem natürlichen Wechsel des Zimmerlichtes von Tag und Nacht ausgesetzt war. Die direkte Sonnenstrahlung auf den Kasten wurde vermieden. Aber der Kasten wurde bei Beobachtungen mit einer elektrischen Lampe beleuchtet. Dabei passte das Völkchen sich sehr schnell dem Wechsel der Lichtmenge an. Die meisten Bienen, gleich ob ruhend oder aktiv, zeigten keine oder nur sehr geringe Reaktionen gegenüber der plötzlichen Beleuchtung. Auch beobachteten wir niemals die bekannten “Trompeter”, die neuerdings von Haas (1961) als eine Lichtalarmreaktion festgestellt wurde.

Dagegen gelang es dem Völkchen bis zuletzt nicht, sich an mechanische Reize anzupassen. Ein leichter Schlag auf den Kasten, sogar nicht zu starke Schritte auf dem Holzboden des Versuchszimmers waren hinreichend, um sofort eine Alarmreaktion auszulösen, während einige Völker der stachellosen Bienen, die in demselben Zimmer in ähnlichen Kästen gezüchtet wurden, keine solche Reaktion zeigten.

Die Alarmreaktion besteht aus einem starken Summen, verbunden mit Heben des Vorkerkörpers, Öffnen der Oberkiefer und Ausstrecken der Fühler. Falls die Reizung noch stärker wird, nimmt das erregte Individuum eine eigenartige Haltung

an. Es liegt auf dem Rücken, die Mittel- und Hinterbeine werden ausgestreckt, die Vorderbeine an den Körper angezogen, die Oberkiefer weit geöffnet, und die Hinterleibsspitze wird nach oben gebogen. Mit dieser katzenartigen Verteidigungshaltung (Abb. 1, R) ist sie bereit, zu greifen, zu beißen und zu stechen.

Daneben gibt es eine andere Warnhaltung, die hauptsächlich bei ruhenden Individuen auftritt (Plath, 1934): Wenn eine ruhende Arbeiterin von einer Seite

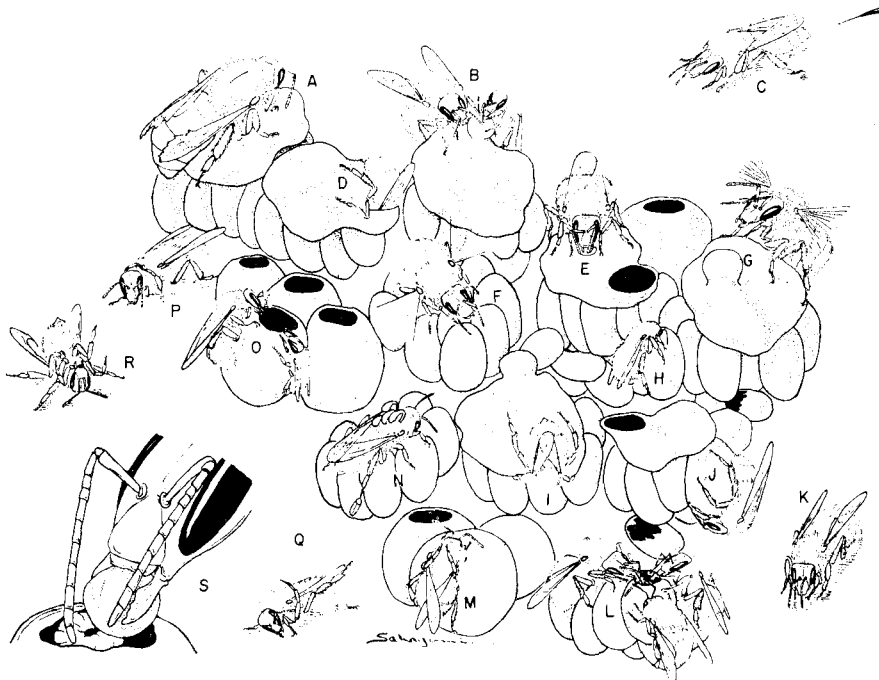


Abb. 1. Verschiedene Verhaltensweisen innerhalb des Beobachtungskastens. A. Königin im Ruhezustand (Alle andere Individuen sind Arbeiterinnen); B. Bearbeitung einer Eierzelle durch eine große und eine kleine Arbeiterin; C. Defäkation; D. Fütterung bzw. Pollenpressen an einer Pollentase; E. Inspektion einer Larvenzelle; F. Fächeln; G. Fächeln bei leichter Warnstimmung; H, I, J. Übergänge von einfachem Ruhezustand zum Bebrüten; K. Ruhe außerhalb des Nestbezirkes; L. Unterstützung einer gerade ausschließenden Arbeiterin; M. Reinigung der Brustoberseite mit den beiden Mittelbeinen; N. Heimkehrende Arbeiterin, Orchiden-Pollinien auf der Brustoberseite und einen *Antherophagus*-Käfer an einem Hinterbein tragend; O. Bearbeitung eines Honigtopfes durch eine große und eine kleine Arbeiterin; P. Gleichzeitige Reinigung der Brustoberseite mit der Mittelbeinen und eines Vorderbeins mit den Oberkiefern; Q. Warnhaltung mit einseitigem Emporstrecken des Mittel- und Hinterbeines; R. Verteidigungshaltung "Auf-dem-Rücken-liegen"; S. Fütterung der Larven durch Auswürgen von Futter (vergrößert).

sanft, z.B. mit einem Bleistift gereizt wird, streckt sie das Mittelbein derselben Seite empor, neigt den Körper zur Gegenseite und richtet den Kopf mit den Fühlern nach der Reizquelle. Verstärkte Reizung löst zunehmende Körperneigung und das Erheben des Hinterbeines der gereizten Seite aus (Abb. 1, Q). Schliesslich geht die Haltung zum oben erwähnten *Auf-dem-Rücken-liegen* über. Diese zwei Haltungen scheinen gattungstypisch, weil sie bei manchen Hummelarten wiederholt, aber bei Honigbienen und stachellosen Bienen niemals beobachtet worden sind.

1.1.6. Defäkation: Wie bei den Arten der Nordhalbkugel entleerten unsere Hummeln innerhalb des Nestraumes, aber vom Nestbezirk entfernt. Jede defäkationsbereite Biene geht in die Nestperipherie und wendet dort, indem sie das Vorderende nach der Nestmasse richtet. In dieser Stellung geht sie meistens nochmals ein wenig zurück und spritzt eine halbflüssige gelbe Kotmasse 0.5–2.0 cm von sich (Abb. 1, C). So wurde die Nestmasse im Verlauf der Beobachtungsperiode von radialen gelben Defäkationsspuren umschlossen.

Nach Plath (1934) scheinen gewisse Hummelarten dieses Spritzen auch als ein Verteidigungsmittel zu benutzen. Immerhin ist interessant, das jede der drei sozialen Bienengruppen bezüglich der Defäkation der Stocktiere,—ein bei sozialen Insekten höchst wichtiges, doch bisher relativ wenig beachtetes Problem,—jeweils verschiedene Gegenmittel entwickelte: Hummel—Spritzen an der Nestperipherie; Stachellose Bienen—Ausscheidung relativ solider Kotmassen und deren Heraustragen (bei verschiedenen Arten, Sakagami & Zucchi, unveröff.); Honigbiene—Defäkation nur im Flug.

Bei den Hummeln scheinen die Sammlerinnen meistens, aber nicht immer, im Flug zu entleeren wie aus der folgenden Beobachtung ersichtlich ist:

Indiv. Y (Eine Nektar- und Pollensammlerin, 22. Juli), Heimkehr—erregtes Umherkriechen—Defäkation an der Nestperipherie—Abladen der Pollentracht—Pollenpressen—Abgabe der Nektartracht—erregtes Umherkriechen—Hinausfliegen.

1.2. Soziale Tätigkeiten

1.2.1. Bebrüten: Wie schon in 1.1.1. erwähnt, umgreifen die ruhenden Stockhummeln oft die Brutzellen mit den ausgestreckten Beinen (Abb. 1, J). Diese Haltung, die im typischen Fall *Bebrüten* genannt wird, wurde früher dem Brüten der Henne verglichen. V. Buttler-Reepen (nach Wagner, 1907) bezweifelt die erwärmende Funktion dieser Haltung und vermutet eine umgekehrte Bedeutung, eine wärmesuchende Reaktion. Wagner lehnt solche Erklärung auf Grund folgender Beobachtungen ab: 1) Wenn kein passendes Objekt vorhanden ist, *bebrüten* die Hummeln sogar ein Stückchen Wachs oder sonstige Fremdkörper, wovon sie selbstverständlich keine Wärme empfangen, 2) Sie bebrüten auch an solchen Tagesstunden, an denen die Nesttemperatur so hoch ist, dass mehrere Individuen an der Wabenoberfläche fächeln.

Es fehlen uns unmittelbare Beweise für die Bedeutung des Bebrütens. Unsere Meinung möchten wir jedoch wie folgt zusammenfassen: 1) Das Bebrüten entwickelte

sich vielleicht aus dem einfachen Ruhezustand und hat in gewissem Grade noch diese ursprüngliche Funktion. — Es wurde schon in 1.1.1. geschildert, dass der typische Ruhezustand und das typische Bebrüten durch Uebergangshaltungen verbunden sind. Ausserdem ist bekannt, dass das Bebrüten, wie der Ruhezustand, zeitlich einen beträchtlichen Teil des Alltagslebens jeder Stockbiene einnehmen (Brian, 1952; Free & Butler, 1959). Dies deutet auf ähnliche verhaltensphysiologische Grundlagen beider Zustände hin. 2) Trotzdem ist das Bebrüten nicht ein blosser Ruhezustand, sondern hat schon eine spezialisierte Bedeutung, nämlich die, zu erwärmen. — In unserem Völkchen trat das typische Bebrüten relativ selten auf, was wahrscheinlich auf der künstlichen Heizung des Kastens beruhte. Die Differenz der Entwicklungszeiten zwischen bebrüteten und nicht bebrüteten Bruten wurde von Wagner, später auch von Meidell (1934) bestätigt. Auch die Haltung, das Greifen der Brutzelle mit den ausgestreckten Beinen, stellt eher eine weitere Differenzierung als ein blosses Sitzen auf der Brutzelle dar.

Bei den Honigbienen ist das Zusammendrängen der ruhenden Arbeiterinnen auf der Brutwabe schon ausreichend für die Temperaturregulierung. Die spezialisierte Haltung des Bebrütens ist vermutlich eine Anpassung bei den Hummeln, die ja nicht typische Kontakttiere wie die Honigbienen (Eine Analogie aus den Wirbeltieren, s. Hediger, 1941) sind, und deren Völker gewöhnlich nicht so groß sind, um ein dichtes Zusammendrängen zu erreichen.

1.2.2. Bautätigkeit: Die Brutzellen werden ausschließlich von der Königin und von den eierlegenden Arbeiterinnen kurz vor der Eiablage gebaut und nach derselben sofort geschlossen. In unserem Völkchen verliess die Königin die geschlossene Zelle nach grobem Streicheln, die weitere Bearbeitung der rauen Oberfläche den Arbeiterinnen überlassend. Dieses Bearbeiten, Glätten und vielleicht auch Befeuchten der Oberfläche, sind, wie bei den meisten Bauarbeiten der Honig- und stachellosen Bienen, *unterbrochene und zerstreute* Tätigkeiten. Es steht nämlich bei der Bautätigkeit keine Arbeiterin zu einer bestimmten Zelle in fester Beziehung, sondern sie wechselt den Arbeitsplatz häufig, wendet sich nach kurzer Zeit anderen Zellen zu, oder geht zu anderen Tätigkeiten oder in Ruhe über. Im Gegensatz zum Zellenbau durch die Königin, ist diese Tätigkeit also weder klar abgegrenzt noch entspricht sie dem einheitlichen Arbeitszyklus jeder Arbeiterin, der grundsätzlich als *Ruhe-Patrouillieren-Beteiligung-Ruhe* zu bezeichnen ist.

Die Bearbeitung der Zelloberfläche erfolgt hauptsächlich mit den Oberkiefern, begleitet von ununterbrochenem Tasten mit den Fühlern. Die Vorderbeine beteiligen sich gelegentlich an der Bearbeitung, dienen aber mehr dazu, den Vorderkörper zu stützen. Oft arbeiten zwei oder drei Individuen nebeneinander auf derselben Zelle, aber jede für sich von den benachbarten unbeeinflusst (Abb. 1, B, s. auch O). Bei den Brutzellen der Hummeln beobachtet man die eigentümliche Erscheinung, daß ihre Wände, im Gegensatz zu anderen sozialen Bienen, allmählich hochgezogen werden, und zwar der Entwicklung der enthaltenen Brut entsprechend. Das Hochziehen der Wand geschieht so kontinuierlich daß sie nur selten

zerbricht. Falls gelegentlich Löcher entstehen, werden sie schnell geschlossen. Bei der Bearbeitung wird das Baumaterial zum Teil aus den anderen Nestbezirken gesammelt, aber der Hauptvorgang ist ein Glätten und Ausziehen der Zellwände. Dies ist daraus ersichtlich, daß die Arbeiterinnen bei solchen Bautätigkeiten, anders als die Königin beim Zellenbau (s. Abschnitt 2), keine häufige Exkursionen nach verschiedenen Nestbezirken machen. Auch bestätigt die Abnahme der Dicke der Zellwände diesen Sachverhalt. Die Wanddicke ist bei Eierzellen am größten und wird im Verlauf der Brutentwicklung bei entsprechender Ausbreitung der Zelle immer dünner.

Neben dieser Bearbeitung mit den Oberkiefern, wird auch aus dem eigenen Körper ausgeschiedenes Wachs zugesetzt. In unserem Völkchen wurde das Ausscheiden von geformten Wachsplatten wie bei den Honigbienen niemals beobachtet. Die Arbeiterinnen rieben die Hinterleibsoberseite mit einem Hinterbein häufig, danach rieben sie auf der Zelloberfläche mit demselben Bein. Die Haltung ist wie beim Sichputzen, was die Entstehung des Wachsaufnahmeverhaltens aus der Putzhandlung andeutet. Daneben wurde wiederholt beobachtet, dass die Arbeiterinnen die Zelloberfläche mit der Unterseite ihres Hinterleibs rieben (Die Hummeln haben die Wachsdrüsen an Ober- und Unterseite des Hinterleibs, die Honigbienen nur an der Unterseite und die stachellosen Bienen nur an der Oberseite). Infolge dieser Tätigkeit, wird die ursprünglich raue Oberfläche der Eierzellen glatt und glänzend.

Außer der Bearbeitung der Zelloberfläche werden der Bau der Vorratstöpfe (Abb. 1, O), das Ansetzen der Futtertasche an der Brutzelle, die Umformung des leeren Kokons durch Aufsetzen des Wachskragens, sowie das Wegnehmen von Teilen der Wachswände bei den Zellen, die erwachsene und schon kokonspinnende Larven enthalten, werden unter Bautätigkeiten eingereiht. Das jeweilige Verhalten ist dem oben erwähnten gleich, nur wechseln die Reihenfolge und Dauer der Einzelarbeiten.

1.2.3. Inspektion und Fütterung der Bruten: Die Brutzellen, besonders diejenigen, die Eier oder Junglarven enthalten, werden von den Arbeiterinnen inspiziert. Unter dauerndem Tasten mit den Fühlern macht die Arbeiterin ein kleines Loch von 1.5–3.0 mm in Durchmesser in die obere Wand, führt dann einen Fühler durch das Loch in die Zelle ein und tastet die Innenseite kurz ab. Das Loch wird sofort nach dem Herausziehen des Fühlers geschlossen. Daß dieses Verhalten die Inspektion der Bruten bedeutet, wird dadurch deutlich, daß die Bildung der Futtertasche sofort nach Inspektion an solchen Brutzellen erfolgt, die schon ausgeschlüpfte Larven enthalten, aber noch nicht mit Tasche versehen waren.

Auch bei der Fütterung der Larven wird ein ähnliches Loch auf der Zelloberseite macht. Danach tritt ein Tropfen durchsichtiger Flüssigkeit zwischen den leicht geöffneten Oberkiefern aus (Abb. 1, E und S), der sofort in die Zelle fließt und schnell zur Larve herunterrinnt. Die Dauer vom Öffnen des Loches bis zum

Schliessen desselben überschreitet niemals 5 Sek. Also wurde bestätigt, daß die Larven von *B. atratus*, wie bei einigen anderen futtersackbildenden Hummelarten (s. Free & Butler, 1959) nicht allein durch die Tasche, sondern auch direkt durch die Zellwand hindurch gefüttert werden. Aber die Häufigkeit solch unmittelbarer Fütterungen ist so gering im Verhältnis zu derjenigen der Inspektionen und zum Nahrungsbedarf der Larven, dass die direkte Fütterung bei diesem Taschenbildner nur beiläufig scheint.

Wagner (1907) und Haas (1962) bilden je eine Arbeiterin ab, die durch das Loch in der Zellwand ihre ausgestreckte Zunge in die Zelle einführt. Solches Ausstrecken der Zunge wurde aber bei unserem Volk bei Fütterung niemals beobachtet. Auch beschreibt Meidell (1934) ähnlich wie wir: "through a small hole she pumps a portion of the soup". Bei der Fütterung von Arbeiterinnen der Honig- bzw. stachellosen Bienen, streckt die Bettelnde ihre Zunge aus aber die Abgebende nicht. Auch berichtet Lindauer (1952) daß bei Honigbiene die Fütterung der Larven ohne Ausstrecken der Zunge erfolgt.

1.2.4. Sonstige soziale Tätigkeiten: Nicht immer aber häufig helfen die Arbeiterinnen den jüngeren Schwestern beim Ausschlüpfen, indem sie den halbgeöffneten Kokondeckel mit den Oberkiefern wegziehen. Zuweilen beschäftigen sich zwei oder drei Individuen an derselben Zelle mit derselben Aufgabe, aber wie bei den Bautätigkeiten ohne eigentlich zusammenarbeiten (Abb. 1, L).

Das Fächeln wird häufig und in verschiedenen Nestbezirken ausgeführt und zwar immer ohne lautes Summen. Der Hinterleib liegt dabei stets horizontal oder sogar ein wenig mit der Spitze nach unten, niemals aber wie bei den Honigbienen oder einigen stachellosen Bienen mit der Spitze nach oben (Abb. 1, F). Falls man eine Arbeiterin, die auf einer Wabe fächelt, leicht reizt, so kombiniert sie oft die Fächeln mit der Warnhaltung. Ohne die Flügelvibration zu unterbrechen, öffnet die gereizte Arbeiterin ihre Oberkiefer und streckt Fühler und Vorderbeine nach der Reizquelle hinaus (Abb. 1, G). Aber solche Überlagerung zweier Verhaltensweisen läßt keine differenzierte Drohhaltung mit Flügelflattern zu, wie sie bei einigen stachellosen Biene beobachtet wird (*Nannotrigona postica* (Latreille), *Melipona seminigra merrillae* Cockerell, usw., unveröff).

Das Reinhalten des Nestes wurde gelegentlich von gewissen Individuen nur unvollkommen ausgeführt. Sie transportierten die abgestorbenen Kameradinnen oder sonstige nutzlose Dinge meistens bloß von einem Platz zum andern innerhalb des Kastens, flogen aber nur ausnahmsweise mit solchen Dingen ins Freie hinaus.

Manche Individuen setzten sich gelegentlich an der Flugkorridor und berichteten somit Wächterdienst. Aber ihre Kontrolle der ein- und ausfliegenden Bienen war sehr flüchtig, ein sanftes Betasten mit ausgestreckten Fühlern. Meistens wichen sie unter leichtem Zurückgehen den Ankömmlingen aus. Oft fächelten solche Wächterinnen auch am Korridor, dabei stets den Kopf nach außen richtend und den Hinterleib nicht wie bei Honigbienen aufstellend.

Während der Beobachtungsperiode wurde ein Stück mit Honig gefüllter Honigbienenwabe in einer Ecke des Kastens aufgestellt. Manche nahmen von Zeit zu

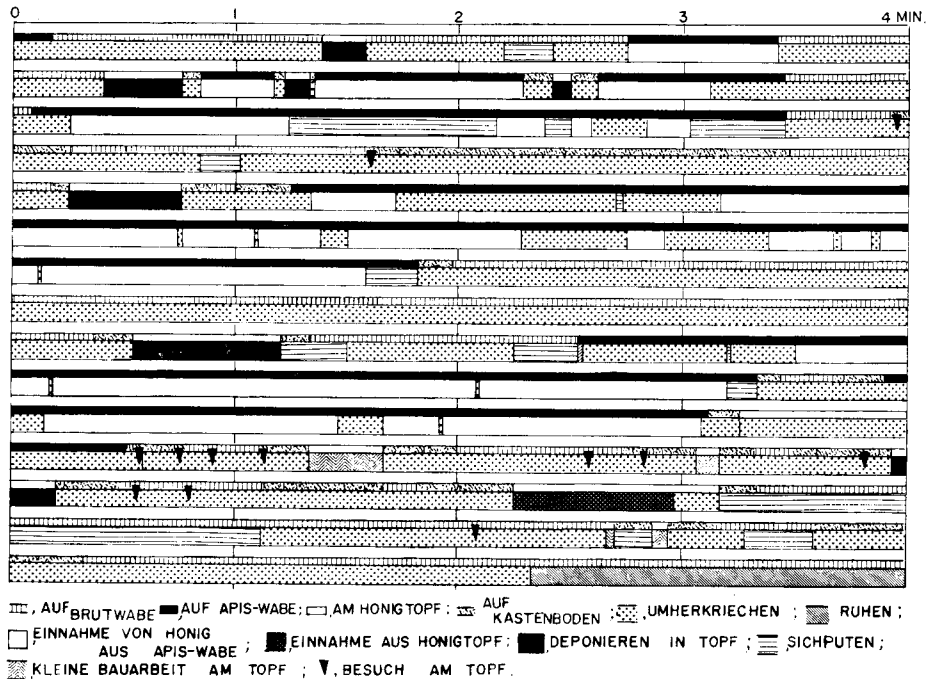


Abb. 2. Eine einstündige Dauerbeobachtung einer Arbeiterin (Tier NY, 7. Juni, 1963, 15:08), die anfangs wiederholt aus der im Kasten künstlich eingebrachten *Apis*-Wabe Honig einnahm und in einen Honigtopf innerhalb des Nestareals deponierte. In jeder Querbarre stellt der obere, dünne Teil die Bezirke dar, wo die Arbeiterin verschiedene, im unteren, dickeren Teil gezielte Tätigkeiten ausführte. Sonstige Erklärungen s. in Abbildung.

Zeit daraus Honig ein, offenbar um sich zu nähren. Bei gewissen Individuen ging aber solches Einnehmen in eine regelmäßige Sammeltätigkeit über. Solche Spezialisierung zeigte sich hauptsächlich bei den Stockbienen, aber auch bei den Arbeiterinnen, die sich schon einmal am Außendienst beteiligt, diesen aber vorübergehend unterbrochen hatten. Oft wiederholten solche Bienen das Einnehmen auf der Honigwabe und das Deponieren in die Honigtöpfe regelmäßig über 2–3 Tage hin (z. B. VX, 27.–30. TA; BY, 21. 24. TA, s. Tabelle 8). Abb. 2 stellt eine einstündige Dauerbeobachtung solcher Sammeltätigkeit einer markierten Arbeiterin dar. Während der Beobachtungszeit wiederholte sie das Einnehmen und Deponieren 7-mal, natürlich mit einer gewissen Unregelmäßigkeit, besonders hinsichtlich des Einnehmens. Fünfzig Minuten nach Beobachtungsbeginn änderte sie ihre "Stimmung", nahm aus dem Honigtopf ein, indem sie bisher fleißig deponiert hatte, und ruhte später von der Arbeit aus.

Alle bisher erwähnten Tätigkeiten, individuelle oder soziale, treten bei ein und derselben Stockbiene an ein und demselben Tag, oft sogar innerhalb kurzer Zeit

auf. Es gibt also im allgemeinen keine wesentlichen Alters- und Individualdifferenzen. Zwar zeigen bestimmte Individuen eine Neigung zur Spezialisierung oder zur Stereotypie, vor allem, zur Stockreinigung, zum Honigsammeln, usw. Auch beteiligen sich die jüngsten Arbeiterinnen 1–2 Tage nach dem Ausschlüpfen nicht so fleißig wie die Älteren an Brutpflege oder intensiver Bautätigkeit. Aber es muss betont werden, daß unter den Stockbienen alle Individuen qualitativ immer alle Stocktätigkeiten fähig sind, falls innere Stimmung und äussere Reizkonstellation zusammenfallen.

1.3. Verhalten der Königin mit Ausnahme von Zellenbau- u. Eiablage-Verhalten:

Schon bei Entdeckung des Nestes hatte die Königin unseres Völkchens eine kahle und glänzende KörpEROBERSEITE und ziemlich beschädigte Flügelsäume, was ihr relativ hohes Alter zeigt. Wenn sie nicht mit Zellenbau und Eiablage (S. Abschnitt 2) beschäftigt war, saß sie meistens ruhig auf der Wabe. Der Zyklus von Ruhe-Umherkriechen-Tätigkeit war demjenigen der Arbeiterinnen ähnlich. Ferner beteiligte sie sich mit Ausnahme von Fächeln, Wachen, Stockreinigung und Hilfe für die Ausgeschlüpfen, an allen anderen, bisher beschriebenen Tätigkeiten. Auch wurden die Bildung der Futtertasche an einer Brutzelle einmal und Fütterung der Larven durch die Zellwand zweimal beobachtet. Aber die Zeit, die sie mit solcher Arbeit verbrachte, war unvergleichlich geringer als bei Arbeiterinnen. Dabei wich ihr Verhalten, abgesehen von der allgemeinen Trägheit, im wesentlichen nicht von demjenigen der Arbeiterinnen ab. Auf mechanische Reizung antwortete sie mit Summen, das vielfach stärker als bei Arbeiterinnen war.

2. Zellenbau und Eiablage

Im Zusammenhang mit den Kämpfen zwischen Königin und (eierlegenden) Arbeiterinnen um den Besitz von Eierzellen schreibt Sladen (1912): “—(the cell) grows in height, and the queen visits it so seldom that it seems clear the workers are building it and not merely interfering with it”. Trotzdem scheint es die Regel zu sein, daß Zellenbau und Eiablage von der Königin (od. zuweilen von den eierlegenden Arbeiterin) vom Anfang bis zum Ende allein durchgeführt wird. Diese Tätigkeit hebt sich durch ihren *kontinuierlichen* und *folgerichtigen* Ablauf von anderen Bautätigkeiten ab, die, wie schon erwähnt, meistens *unterbrochen* und *zerstreut* verrichtet werden.

2.1. Zellenbau: Der Eiablage-Rhythmus unserer Königin war ziemlich regelmäßig. Während der Wintermonate baute sie täglich eine oder zwei Brutzellen und zwar fast stets abends oder nachts. Ein solcher Tagesrhythmus wird schon von Weyrauch (1934) bei *Bombus (Agrobombus) ruderarius* (Müller) (zitiert als *B. derhamellus*) berichtet. Dabei wäre eine Abhängigkeit von der Lichtmenge durchaus möglich, da unser Völkchen dem natürlichen Wechsel des Zimmerlichtes von Tag und Nacht ausgesetzt war. Die mit dem Zellenbau

beginnende Königin wird jedoch durch die plötzliche Beleuchtung einer Taschenlampe nicht beeinflußt. Genaue Daten über Brutzelle und die Struktur der Nestbestandteile werden in einer anderen Arbeit mitgeteilt (Sakagami, Zucchi & Akahira, im Druck).

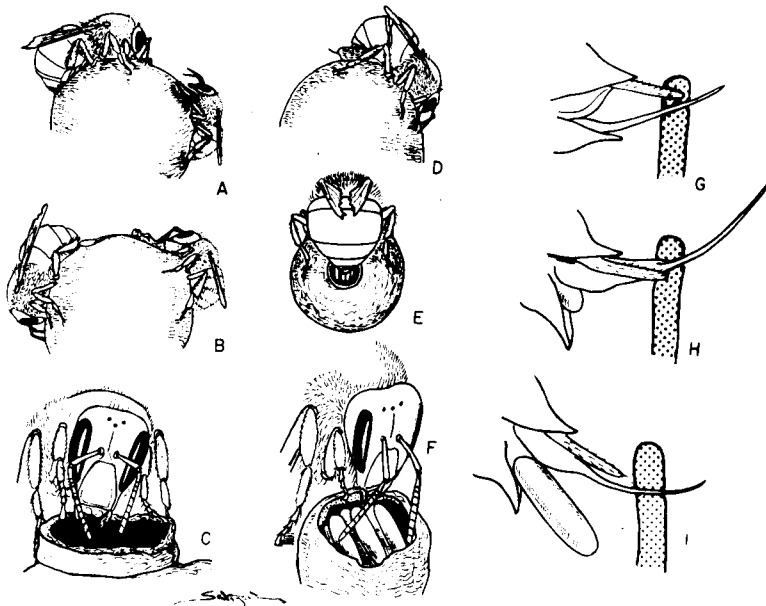


Abb. 3. Verhlatensweisen bei Zellenbau und Eiablage. A. Arbeiten der Königin mit Baumaterial auf dem Baugrund. Eine Arbeiterin (rechts) sich vorsichtig nähernd; B. Sammeln des Baumaterials. Eine Arbeiterin untersucht den verlassenen Arbeitsplatz; C. Bauen der Eierzelle; D. Eiablagehaltung (seitlich gesehen); E. Dasselbe (von oben gesehen); F. Deckeln der Eierzelle. G-I. Bewegungen der Hinterleibsspitze bei aufeinander folgenden Phasen der Eiablage (seitlich gesehen).

Das Verhalten der Königin variiert kaum. Die bisher ruhig auf der Wabe sitzende Königin kriecht umher, besucht hier und dort verschiedene Brutzellen und bleibt früher oder später bei einer Brutzelle, auf der sie eine Eierzelle baut. Als Baugrund werden meist diejenigen Zellen gewählt, deren Pollentaschen schon weggenommen wurden oder nicht funktionierten, und deren wächserne Zellwände noch nicht abgestreift worden waren (S. Sakagami, Zucchi & Akahira). Die Beschäftigung mit einer bestimmten Zelle begann z.B. zu folgenden Zeiten: 15: 34, 15: 50, 16: 00, 16: 20, 16: 37, 16: 50, 17: 03, 17: 18, 17: 25, 18: 00, 18: 33, 20: 30.

Nun wiederholt die Königin folgende drei Arbeitsphasen: A, Bearbeiten des Baumaterials des Baugrundes (Abb. 3, A); B, Sammeln von Baumaterial aus derselben Grundzelle oder, noch auf der Baugrundzelle sitzend, aus den benachbarten

Zellen (Abb., 3, B); C, Exkurs nach anderen Nestbezirken um Material zu sammeln. Abb. 4 stellt eine Dauerbeobachtung des Zellenbau-Eiablage-Vorgangs vom Verweilen bei einer bestimmten Grundzelle bis zum Deckeln der neu gebauten Brutzelle nach Eiablage dar. Die Abbildung zeigt, daß der ungefähr 50 Min. dauernde Bauvorgang, das dazwischen kurz auftretende Sichputzen, Nahrungseinnahme usw. ausgenommen, überwiegend aus drei Phasen, $(ABC) \times n$ besteht. Abb. 5, A zeigt Beispiel für die Ausflüge der Königin aus der Baugrundzelle. Daraus

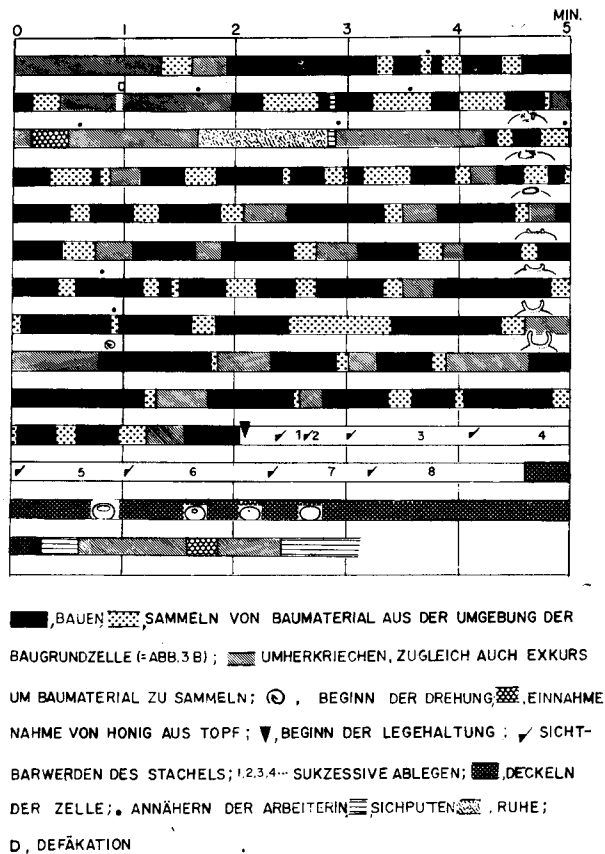


Abb. 4. Dauerbeobachtung des Zellenbau- und Eiablage-Vorgangs vom Verbleiben der Königin auf einer Brutzelle als Baugrund an bis zum Deckeln der Eierzelle nach Ablage (14. Juni, seit ca. 18:00). Das allmähliche Hochziehen der Zelle und das Verschließen der Zellöffnung nach der Ablage sind schematisch beigelegt. Sonstige Erklärungen s. in Abbildung.

ist ersichtlich, daß die Königin zwar eine Vorliebe für gewisse Zellen hat, im allgemeinen aber das Material aus dem ganzen Nestareal sammelt. Bisweilen hält sie sich bei zwei Zellen auf und arbeitet somit gleichzeitig an zwei Baugrundzellen,

obwohl solcher Wechsel zwischen nach zwei Arbeitsplätzen schließlich in die Adoption einer einzigen Baugrundzelle übergeht. Abb. 5, B illustriert das Verhalten in einem solchen Fall. Die Königin scheint unsicher. Denn, nach der endgültigen Entscheidung für eine Baugrundzelle, baute sie darauf zuerst zwei Wachsringe (s. unten) nebeneinander, schließlich jedoch nur eine einzige Eierzelle.



Abb. 5. Exkursionsrouten der Königin beim Zellenbau um Baumaterial zu sammeln. Links, ein normaler Fall (15. Juni, 17:25); Rechts, ein abnormer Fall, in dem erst zwei Baugründe gewählt wurden (2. Juli, 18:25). Dicke Linien zeigen die Exkursionsroute der Königin, dünne gestrichelte Linien die Brutzellen. Schwarze Punkte zeigen die Orte, wo die Königin das Material sammelte. X, Einnehmen von Honig und D, Defäkation.

Beim Zellenbau, sowohl beim Bearbeiten als auch beim Sammeln des Materials, arbeitet die Königin meistens nur mit den Oberkiefern, selten auch mit den Vorderbeinen, und zwar unter ununterbrochenem Tasten mit den Fühlern (Abb. 3, C). Anfangs tritt eine unregelmäßige Anhäufung von Wachs auf dem Baugrund auf, die allmählich in einen Ring umgeformt wird. Dann werden die Wände des Rings erhöht. Endlich, nachdem der Ring die hinreichende Höhe erreicht hat, werden die Außen- und Innenwände geebnet (S. Abb. 4). Bei dieser letzten Phase des Zellenbaus arbeitet die Königin sich auf der Zelle im Kreis drehend. Die Tabelle 2 stellt einige Daten über den zeitlichen Ablauf des Vorganges zusammen.

2.2. Eiablage und Deckeln der Zelle: Wenn die Eierzelle vollendet ist, wendet sich die Königin und führt ihre Hinterleibsspitze in die Zelle ein. Aber dieses ersten Einführen des Hinterleibs geht nur selten in die Eiablage über. Meistens findet der eigentliche Ablage-Vorgang erst nach 2–3-maliger Wiederholung statt. Dazwischen wird die Zelle oft weiter bearbeitet (s. Abb. 6, A). Beim wiederholten Einführen der Hinterleibsspitze könnte die Königin prüfen, ob die Zelle schon legefertig ist oder noch nicht. Oder die Wiederholungen könnten eine sich entwickelnde oder schwankende Stimmung ausdrücken. Für keine dieser Annahme gibt es unmittelbare Beweise. Die letztere scheint jedoch wahrscheinlicher. Denn zuweilen wiederholt die Königin solches Einführen ohne die Zelle zwischendurch zusätzlich zu bearbeiten, was nach der ersten Annahme schwer zu erklären ist. Bei

Tabelle 2. Dauer des Zellenbaus (in Minuten)

Beob. Nr.	Zeitpunkt des Beginns (=Ver- weilen der Königin bei einer bestim- mten Zelle)	Vom Beginn des Verweilens bis zum Auftreten einer unre- gelmässigen Wachsanhäuf- ung	Von der Wachsan- häufung bis zur Bildung des Wachsrings	Vom Wachs- ring bis zur Vollendung der Zelle	Von Vollend- ung bis zum ersten Ein- führen des Hinterleibs in die Zelle	Insgesamt
1	20:30 Uhr	14	12	17	4	47
2	18:00	15	15	15	8	53
3	16:37	 21		26	6	53
4	15:50	42	11	17	6	76
5	16 50	50	28	—	—	—
6	15:34	16	—	—	—	—
9	17:25	 30		7	3	40
9 _a	18:33	 29		4	5	48
10	17:03	11	9	23	13	56
11	16:20	 15		20	1.5	36.5
Mittelwert		 32.8		28.6	7.5	51.2

solcher Wiederholung des Einführens tritt jeder Akt ganz stereotyp ohne kompensatorische Bewegung auf, was eher an eine streng festgelegte Erbkoordination als das Endglied einer angeborenen Handlung als an einer taxienartige Streuung (im Sinne der Schule Lorenz-Tinbergen) denken läßt. In einem Fall wurde solches Einführen stereotyp sechsmal wiederholt.

Das Eiablageverhalten unserer Königin stimmte im allgemeinen mit der Beschreibung von Free & Butler überein: "When a queen is ready to lay some eggs she inserts the tip of her abdomen into a cell and grips its sides and the surrounding part of the cocoon with her legs. The actual laying of the egg is accompanied by twitchings of her leg and contractions of her abdomen, and her sting is extended out of the way of the eggs as they emerge from her abdomen and either rest on the brim of the egg cell or is thrust the side of it". Abb. 3, D-E zeigt die Königin in Legehaltung und G-I die von der Seite gesehene Bewegungskoordination der Hinterleibsspitze bei der Ablage. Vor jeder Ablage wird der Stachel sichtbar, anfangs noch flach verlaufend (G), bald aber die Zellwand durchbohrend und nach oben voll ausgestreckt (H), dann bei der Ablage im Zusammenhang mit der Kontraktion des Hinterleibs wieder zurücktretend (I) und bald danach wird er ganz zurückgezogen. Bei jedem Ablage-Vorgang wird dieses elementare Verhalten 7-9 mal wiederholt. Das Intervall zwischen zwei aufeinander folgenden Ablagen ist verhältnismäßig konstant wie in Tabelle 3 (s. auch Abb. 4) angegeben, und dauert 60-70 Sek., der gesamte Vorgang rund 10 Min. Der größte Teil jedes Intervalls entfällt auf den Zeitraum vom Ende der Ablage bis zum Sichtbarwerden des Stachels. Das eigenartige Zwicken der Beine, vor allem der Hinterbeine, dauert während dieser Zeit ununterbrochen an und hört nur beim Legeakt

Tabelle 3. Intervall zwischen aufeinanderfolgenden Ablagen und Dauer des gesamten Ablage-Vorganges (in Sekunden)

Beob. Nr.	Vom letzten Einführen des Hinter- leibs bis zur 1. Ablage	Intervall zwischen aufeinander- folgenden Ablagen								Von letzter Ablage bis zum Verlassen der Zelle	Gesamtdauer des Vorganges (Min., Sek.)	Zahl der abgelegten Eier
		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.			
1	—	—	—	—	—	78	60	53		5	10, 38	8
2	10	9	56	65	53	60	74	55		51	7, 11	8
3	130	68	72	70	68	63	97	82	83	30	13, 03	9
4	76	85	70	88	40	164	54	84	71	26	12, 38	9
9a	45	67	61	61	61	61	121	61		100	10, 38	8

momentan.

Alle Eier lagen in der Zelle stets horizontal, niemals senkrecht wie von Weyrauch gezeichnet (s. auch Sakagami *et al.* Im Druck). Weder vor noch nach der Ablage wird Brutfutter in der Zelle deponiert. Nach der letzten Ablage behält die Königin noch kurz ihre Haltung auf der Zelle bei. Aber bald beginnt sie mit den Oberkiefern die Zelle zu deckeln (Abb. 3, F), indem sie wie beim Bauen dauernd um die Zelle herumkriecht. Im Gegensatz zum Zellenbau, verläßt die Königin beim Deckeln, die Zelle nicht um weiteres Material anzusammeln. Aber wie aus der später zitierten Beobachtung von Meidell (1934) hervorgeht, scheint dies nicht immer der Fall. Die Gesamtdauer des Deckelns wurde wie folgt gemessen (in Sek.): 30, 45, 61, 64, 65, 67, 85, 96. 5.

Während des Zellenbau- und Ablage-Vorganges treten andere Tätigkeiten wie Umherkriechen ohne Sammeln von Baumaterial, Sichputzen, usw., nur gelegentlich auf. Besonders nach Vollendung der Zelle bis zum Ende des Deckelns arbeitet die Königin sehr eifrig, praktisch ohne andere Tätigkeit einzuschalten. Nach dem Deckeln der Zelle nimmt sie fast stets (15/16) Honig aus einem Vorratstopf ein (Dauer der Einnahme: 5, 7, 12, 17, 25, 25, 55, Sek.). Danach putzt sie sich oder wandert langsam hierhin und dahin. Oft kehrt sie wieder zu der Zelle zurück und tastet mit den Fühlern ihre Oberfläche ab — einmal machte sie ein kleines Loch und steckte einen Fühler hinein — oder bearbeitet sie kurz mit den Oberkiefern. Nach 2–3 maliger Wiederholung solcher Nach-Besuche (Beispiele: 3 mal/3 Min., 3/2, 6/7, 2/5), geht sie endlich zur Ruhe über. Die Zelloberfläche ist, wie in 1.2.1. erwähnt, schon eben aber noch rau. Sie wird später von den Arbeiterinnen geglättet und poliert.

2.3. *Künstliche Verhinderung der Eiablage:* Um über die Reize etwas zu erfahren, die den Legeakt auszulösen, wurden einige einfache Versuche durchgeführt. So wurde die Legehaltung einnehmende Königin mit einem Stück Draht sanft aus der Zelle weggenommen. Obgleich die Zahl der Versuche gering war, war das Ergebnis doch qualitativ immer ein und dasselbe: Falls die Königin vor der ersten Ablage weggenommen wird, setzt sie den Vorgang weiter fort (5/5). Falls

sie dagegen nach einer Ablage, entweder der ersten oder einer späteren, gestört wird, fängt sie stets ohne weitere Ablagen das Deckeln der Zelle an (5/5). Abb. 6, A und B, zeigen den zeitlichen Verlauf zweier solcher Versuche. An A wurde die Königin 4-mal vor, und einmal nach der ersten Ablage beseitigt (bezeichnet mit X), an B einmal vor, einmal nach der ersten, aber außerhalb der Zelle ausgeführten Ablage, und einmal nach der zweiten, bzw. ersten normalen Ablage. In jedem Fall zeigt die beseitigte Königin eine hohe Erregung durch gewaltiges Summen¹⁾. Danach fängt sie ausnahmslos wieder mit der Bearbeitung der Zelle an. Zuweilen werden sogar Ausflüge um weiteres Material zu sammeln eingeschoben. Dies bedeutet, dass die innere Stimmung, die zur Auslösung des Legeaktes notwendig ist, in gewissem Grade schwankt und vom Zustand der äußeren Reizquelle, hier der schon vervollkommenen Zelle, unabhängig ist.

Das anschließend an eine Beseitigung während der Ablage erfolgende Deckeln der Zelle fand statt: Zweimal nach der ersten Ablage, zweimal nach der zweiten, und einmal nach der zweiten, wobei aber die erste Ablage abnorm war. Aus diesen Befunden wird vermutet, daß das Deckeln der Zelle entweder durch das Vorhandensein des schon abgelegenen Eies oder durch die durch Ablegen verursachte Veränderung des Ovarienzustandes ausgelöst wird. Uns scheint die erstere Annahme wahrscheinlicher. Denn in einem Fall (Abb. 6, B) legt die Königin beim Beseitigtwerden das erste Ei außerhalb der Zelle ab. Sie betastete das mit den Fühlern, zeigte jedoch kein weiteres Interesse dafür. Sie wendete sich den Brutzelle zu und begann wieder mit der Bearbeitung (Das neben der Brutzelle herabgefallene Ei wurde sofort von einer Arbeiterin gefressen). Wie in Abb. 6, B gezeigt, wurde die Königin nach der zweiten, jetzt normalen Ablage, wieder beseitigt. Daraufhin fing sie das Deckeln der Zelle ohne weitere Ablagen an. Daraus ist zu folgern, daß das Deckeln sich durch das Vorhandensein von mindestens einem Ei im Innern der Zelle auslösen läßt.

Wenn der Ablage-Vorgang sofort nach der erste Ablage verhindert wird, ist die Königin sicher noch nicht vom Druck der Eier in den reifen Ovarien ganz frei. Tatsächlich wurde einmal beobachtet, daß die Königin, bei solcher künstlichen Störung, nur 13 Min. nach dem Ende des Deckelns schon das Bauen der nächsten Zelle begann, während das Intervall zwischen zwei aufeinander folgenden Ablage-Vorgängen normalerweise wenigstens 1.5 Stunden beträgt.

Der Versuchsergebnisse scheinen, zusammen mit den schon beschriebenen normalen Verlauf des Vorganges, darauf hinzudeuten, daß die Reihenfolge: Sammeln des Materials—Zellenbau—Ablagen—Deckeln, starr ist und die einzelnen Ablagen kurz nacheinander erfolgen müssen. Aber die Sachlage ist nicht so einfach wie vermutet, da einige frühere Beobachtungen nicht mit unseren übereinstimmen.

1) Ist einmal die Legehaltung eingenommen, so wird die Königin gegen andere Reize ausser der Beseitigung selbst ganz gleichgültig. Oft nahmen wir die Glascheibe des Beobachtungskastens zu anderen Zwecken während des Ablage-Vorganges weg. Alle Arbeiterinnen beantworteten dies sofort mit erregtem Umherkriechen und Summen, die Königin dagegen setzte immer den Legeakt fort.

Schon Hoffer (nach Weyrauch, 1934) vermutete, daß die Königin in ein und dieselbe Brutzelle zweimal und öfter Eier ablegt. Dies wurde von Weyrauch als ein Irrtum betrachtet. Er beobachtete, genau wie wir, daß sämtliche Eier, die sich in einer Brutzelle befanden, stets auf einmal gelegt wurden. Aber Sladen (1912) berichtet über das Verhalten bei der Eiablage wie folgt: "She (Die Königin) lifted her tail out of the cell between the laying of each egg. On each occasion the time her tail was in the cell was only 20–30 secs.

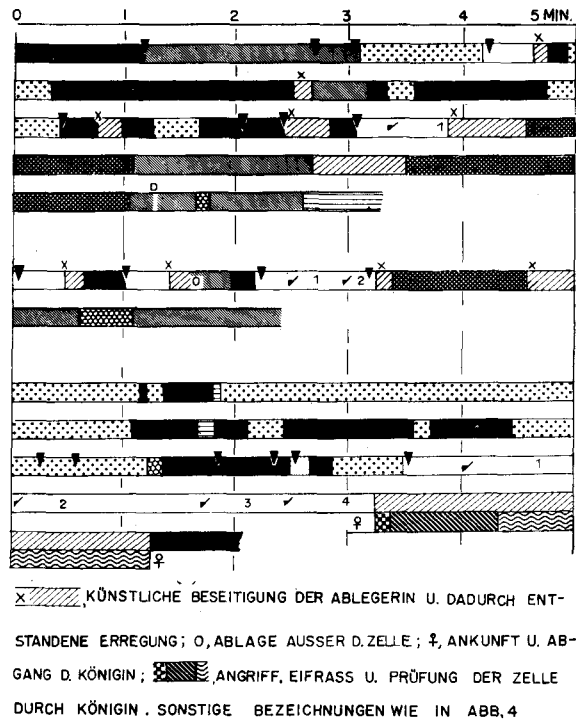


Abb. 6. Einige Dauerbeobachtungen über abnorme Ablage. A und B. Künstliche Verhinderung der Eiablage (je, 15. Juli, 17: 25, und 17. Juni, 17: 14); C. Eiablage einer Arbeiterin und Eifraß der Königin (Beobachtung begann am 17. Juli um 8: 50, wenn die Eierzelle schon von der Arbeiterin ziemlich vollständig gebaut worden war).

The rest of time was spent in working at the rim of the cells with her jaws (p. 249, *B. (Lapidariobombus) lapidarius* (Linné)). . . . The queen began reducing the mouth of the cell after laying the seventh and eighth eggs, as if she was going to close it, but enlarged again just before laying another egg. . . ." Der erste Teil des Zitates erwähnt den Wechsel von Bautätigkeit und Ablage, der letztere das weitere Ablegen nach Beginn des Deckelns. Die beiden Beobachtungen weichen von unseren deutlich ab. Ferner machte er folgende Beobachtung im Zusammenhang mit dem Kampf zwischen Königin und eierlegenden Arbeiterinnen (p. 246, *B. lapidarius*): "The queen evidently had more eggs to lay, for she did not close up the cell, and the next minute she was laying again. Again she left the cell, again she laid. She was very active. At 4: 35 when she took another rest there were eight

eggs in the cell. . . . She laid one or more eggs, and then, at 4: 42, hurriedly sealed the cell over,”

Noch anders ist die Beobachtung von Meidell (1934, *B. (Agrobombus) agrorum* var. *bicolor* Sparre-Schneider): “When the cell is finished it is closed; during the morning she lays 1–2 eggs, only one egg at a time and it takes nearly 1 hour till the second is laid. Then (7: 27 a.m.) the queen begins to open the egg cell at the tip, she keeps the fore legs close to the lower side of the cell and revolves around steadily working with mandibles. In this way the wax of the cell roof is pushed out to the side of the cell and thus she is able to open the cell at the same time as the wall is raised. Now one of the eggs may be seen in the bottom of the cell, but there is no food close by. . . . As soon as the cell is opened the queen turns quickly around and puts the anal segment down in the cell. Then she catches the lower part of the cell with both her hindtarsi, contracts the abdomen and an egg slowly slides down side the other ones. . . . As soon as the egg is laid, the queen turns quickly as lightening and with the mandibles she bends the new made upper edge of the wall over the egg; she reaches down the stored wax, still holding to the cell with her hind legs, she gets hold of the wax and closes the cell carefully. . . . , at 7: 27 she began to open the cell and now at 7: 32 a.m. she has finished and closed the cell. . . . 10: 54 a.m. she has finished, one more egg is laid. . . .” Also beobachtete dieser Autor den Verlauf, Zellenbau. . . . [(Öffnen) —Ablegen—Deckeln] $\times 5$, was von unseren Beobachtungen sehr abweicht.

Unsere Befunde zeigen an sich deutlich eine stereotype Aufeinanderfolge der Ablagen—wird die Königin dabei von der Zelle weggenommen, so werden weitere Ablagen eliminiert. Andererseits ist an der Genauigkeit der oben zitierten Beobachtungen nicht zu zweifeln. Inwieweit das genannte Verhalten stereotyp oder plastisch ist, läßt sich nur durch weitere Untersuchungen klären.

2.4. Verhalten der Arbeiterinnen beim Ablage-Vorgang und Eiablage der Arbeiterinnen: Während die Königin sich eifrig mit dem Zellenbau beschäftigt, nähern sich ihr oft eine oder mehrere Arbeiterinnen. Aber meistens weichen sie zurück, nachdem sie mit den Fühlern umhergetastet haben, und zwar ein wenig erregter als wenn sie sonst der Königin begegnet, aber nicht so aufgeprägt wie bei den Hofkränzen der Honigbienen und der stachellosen Bienen (Abb. 3, A). Wenn die Königin gelegentlich nach Baumaterial suchend den Arbeitsplatz verläßt, beteiligen sich solche Arbeiterinnen an der Arbeit, aber so träge daß dies keine Bedeutung für den Zellenbau hat (Abb. 3, B). Wenn die Königin von Sammelexkursionen an den Arbeitsplatz zurückkehrt, ziehen sich solche Arbeiterinnen davon zurück. Falls sich eine Arbeiterin gelegentlich an der ablegenden Königin stößt, so weicht sie erregter als sonst zurück. Die Königin beachtet beim Bauen oder beim Ablegen die sich nähernden Arbeiterinnen nicht.

Hinsichtlich der Rolle der Arbeiterinnen beim Zellenbau schreibt Meidell (*B. agrorum* var. *bicolor*): “None of the worker helps her (=Königin) directly, several of them however scrap wax and store it closely, so the queen easily gets the material when needed”. In unserem Volk wurde kein solches Verhalten der Arbeiterinnen beobachtet. Ferner Sladen (p. 248, *B. lapidarius*) berichtet: “(The Cell) grows in height, and the queen visits it so seldom that it seems clear the workers are building it and not merely interfering it”. Aber diese Beobachtung wurde beim Auftreten der eierlegenden Arbeiterinnen im Volk gemacht. Vielleicht stellen die Hummeln die einzige Gruppe der sozialen Insekten dar, deren Arbeiter-

innen beim Brutzellenbau keine wichtige Rolle spielen.

Während der Beobachtungsmonate traten einige eierlegende Arbeiterinnen im Volk auf. Gewisse Individuen hatten wir wegen ihres erregten Verhaltens als Legerinnen in Verdacht. Jedoch wurde der Ablage-Vorgang selbst nur viermal beobachtet. Ein Beispiel ist in Abb. 6, C, dargestellt. In diesem Fall wurde die Beobachtung begonnen als die Legerin die Eierzelle schon beinahe vollendet hatte. Nach der Ablage von 4 Eiern, näherte die Königin sich der Zelle, beseitigte die Legerin und fraß alle Eier. In allen vier Fällen war das Verhalten der Legerinnen im allgemeinen demjenigen der Königin bei Ablage gleich, einschließlich des Wechsels von Bauarbeiten-Materialsammeln und des aufeinander folgenden Ablegens, jeweils vom Ausstrecken des Stachels und Zwicken der Beine begleitet. Das Intervall zwischen aufeinander folgenden Ablagen wurde nur in dem in Abb. 6 gezeigten Fall genau gemessen, aber wich auch in den anderen Fällen von den bei der Königin beobachteten nicht auffallend ab. Im allgemeinen verhielten sich die Legerinnen während des Vorganges erregter und lebhafter als die Königin. In allen vier Fällen wurde der Vorgang durch Angriff und Eierfraß der Königin unterbrochen. Aber während der Beobachtungsmonate traten gelegentlich kleine Eierzellen hier und da im Nest auf. Deshalb ist es denkbar, dass in gewissen Fällen der Vorgang ohne Eingreifen der Königin zum Abschluß kam.

Begegnet die Königin einer ablegenden Arbeiterin, so nähert sie sich ihr geradlinig. Sie greift die Legerin nicht heftig an. Vielmehr flieht die letztere auf die bloße Annäherung oder höchstens das sanfte Stoßen der Königin hin ohne Widerstand. Die Königin versucht die fliehende Legerin nicht weiter zu verfolgen. Während die Königin die Eier frisst kommt die verjagte Legerin oft 1-3 mal zur Zelle zurück, aber immer flieht sie wieder, obwohl die Königin nicht oder kaum angreift. Nach Auffressen der Eier, beginnt die Königin zuweilen mit der Bearbeitung der Zelle, verläßt sie aber bald ohne die Arbeit fortzusetzen. Die zurückgelassenen Zellen wurden in drei Fällen von anderen Arbeiterinnen zerstört und in einem Fall von der Königin später als Baugrund benutzt. Vielleicht löste die reichliche Anhäufung von Material die Bautätigkeit der Königin aus.

Also wurden in unserem Volk wie bei Free & Butler (1959) weder Kampf zwischen Königin und eierlegenden Arbeiterinnen um die Brutzelle noch Eierfraß durch die letzteren beobachtet. Die beiden Erscheinungen wurden schon von Huber, Pérez (s. Wagner, 1907), Sladen (1912) und Plath (1934) wiederholt angeführt. Daß unsere Königin ihre Zelle bald nach dem Deckeln immer und ohne weitere Verteidigung verließ, bedingte vielleicht z. Teil das Fehlen der Kampfstimmung seitens der Arbeiterinnen.

3. Interindividuelles Verhalten

Unter den verschiedenen Angaben über das Verhalten der sozialen Insekten finden wir oft zwei entgegengesetzte Sichtspunkte, einen der das Vorhandensein eines innigen Zusammenwirkens (in weitestem Sinne) unter den Nestgenossen herausstellt, der andere der die individuellen, von anderen Genossen unabhängigen

Handlungen jedes Individuums betont. Diese beiden Gesichtspunkte sind berechtigt und gleichzeitig falsch: Berechtigt in dem Sinne, daß sie je eine Seite der hochkomplizierten Vorgänge in Insektengesellschaften herausstellen, und falsch wenn sie, wie es oft der Fall ist, jeder für sich unkritisch verallgemeinert werden. Ohne weiter darauf einzugehen, möchten wir nur betonen, dass das Vorhandensein oder nicht irgendeiner Kommunikation (im weitestem Sinne) und ihre Grade der Differenzierung sogar bei ein und derselben Art unter Umständen erheblich abweichen und in jedem Fall besonders erforscht werden müssen. Z.B. ist überflüssig zu zeigen, daß die Honigbienen in bezug auf die Alarmierung und Anlockung der Nestgenossen zur neugefundenen Futterquelle ein bewunderungswürdiges Kommunikationssystem entwickelt haben (Lindauer, 1961). Und doch ist wahrscheinlich, daß gewisse ihrer Tätigkeiten ohne unmittelbare Alarmierung durch Nestgenossen rein individuell ausgelöst werden können (Lindauer, 1952, s. auch Sakagami & Sekiguchi)¹⁾.

Daneben darf auch nicht vernachlässigt werden, daß die interindividuellen Beziehungen zwischen verschiedenen Gruppen variabel sind. Die Meinung, die irgendeine Wechselbeziehungen unter Nestgenossen ablehnt, ist von Freisling (1938, a, b) in Bezug auf Orientierung und Bautätigkeit bei *Vespa germanica* (Fabricius) typisch ausgedrückt "... und auch im sonstigen Verhalten findet sich nichts, was als besonderes soziales Verhalten zu bezeichnen wäre. Jedes Einzeltier arbeitet aus eigenem Antrieb beziehungslos zu den anderen, vermöge seiner Instinkte, als wäre es allein vorhanden. Diese sind es die das Gedeihen des Staates sichern. Die sinnvolle Geschlossenheit des Wespenstaates ist nicht das Produkt einer kollektiven Gesetzmäßigkeit oder besonderer sozialer Instinkte, sondern der rein individuellen instinktiven Tendenzen, die stets in derselben Weise auf die in und am Neste gebotenen Reizkombinationen ansprechen". Solche Meinung, die wir auch in der Arbeit über *Polistes*-Wespen von Deleurance (1957), obwohl in etwas verschiedener Weise, finden, scheint für Hummeln passender als für Wespen. Bei den sozialen Wespen sind wenigstens gegenseitige Fütterungen unter Nestgenossen beobachtet. Solches Versorgen der Nestgenossen mit wiederausgestossenem Futter, was bei Honigbienen, stachellosen Bienen und anderen sozialen Insekten die Regel ist, gibt es bei Hummeln praktisch nicht. Es gibt zwar einigen Angaben, die über das Vorkommen der gegenseitigen Fütterungen bei Hummeln berichten (Verlaine, 1934; Jordan, 1936, Khalifman, 1953). Jedoch ist es sicher, daß es dieses Verhalten bei Hummeln nur ausnahmsweise gibt und daß es nicht wie bei den Honigbienen (Nixon & Ribbands, 1952, s. auch Lindauer, 1961) für die Integrierung des Volkes eine wichtige Rolle spielt.

1) Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen die indirekte Beeinflussung durch das Vorhandensein anderer Tiere, durch die z.B. eine allgemeine Steigerung der psychischen Aktivität, der Entwicklungsgeschwindigkeit usw. hervorgerufen werden könnte.

3.1. Interindividuelles Verhalten: Brian (1952) schreibt zum interindividuellen Verhalten der Hummeln:

“*Bombus agrorum* workers behave very independently in the nest. Normally there is no exchange of nectar, as in most other social Hymenoptera nor has anything in the nature of the information-giving dances described by v. Frisch for the honeybee even been observed. Consequently a house-bee shows little interest in the coming and going of foragers nor in the movements of other house bees.”

Diese Bericht trifft auch für unser Völkchen genau zu. Zwei Stockbienen sind bei einer Begegnung recht gleichgültig, und zeigen als Reaktionen meistens nur Nähern—Zurücktreten. bzw. Ausweichen, oder Nähern—leichtes Stossen—Ausweichen, höchstens Nähern—leichtes Ausstrecken der Vorderbeine und Öffnen der Oberkiefer—Ausweichen ohne weitere Kontakte. Auch beachtet die Königin im allgemeinen die Arbeiterinnen nicht. Die Arbeiterinnen treten bei einer Begegnung mit der Königin immerhin etwas ausgeprägter zurück als bei Begegnung mit ihres gleichen. Solches Zurücktreten ist jedoch nicht wie bei Honigbienen und stachellosen Bienen stark ausgeprägt und durch ein Stossen nach der Königin im Gleichgewicht gehalten. Natürlich gibt es hier keine raffinierten zeremoniellen Handlungen zwischen Königin und Arbeiterinnen wie bei gewissen stachellosen Bienen (Sakagami, unveröff., s. auch Sakagami & Zucchi, 1963).

Trotz derartiger allgemeiner Gleichgültigkeit der Nestgenossen untereinander traten immerhin, ähnlich wie von Brian (1952) beschrieben, vereinzelt einige Beziehung kämpferischer Art auch. Die bei der Eiablage erwähnten ausgenommen wurden (s. 2.4.), u.a. folgende beachtet:

A. Seitdem das Volk in den Kasten eingebracht worden war, fiel eine relativ große Arbeiterin mit abnorm eingeschrumpftem linkem Flügel auf, die immer abseits von der Wabenmasse auf der Kastenwand ruhig saß, und sich praktisch nicht an sozialen Tätigkeiten beteiligte. Falls die Königin gelegentlich dieser Arbeiterin begegnete, griff sie sie immer heftig an, sie fest umarmend und oft sogar sie zu stechen versuchend, während die Arbeiterin keinen Widerstand leistete und nur nach dem Freilassen erregt umherkroch. Am 12. Juni wurde diese Arbeiterin, nach einem heftigem Angriff der Königin, aus dem Kasten entfernt und sezirt. Ihre Ovarien waren normal, d.h. unentwickelt.

B. Am 18. Juni (10:05) griff die Königin plötzlich eine große Arbeiterin an, und wiederholte den Angriff während dieses Tages mehrmals. In jedem Fall hielt die Königin das Brust-Hinterleib-Gelenk der Arbeiterin zwischen ihren Oberkiefern, transportierte sie in eine Ecke des Kastens und schleuderte sie dann weg. Durch die wiederholten Angriffe, während deren die Arbeiterin keinen Widerstand äußerte, verlor diese die Bewegungskoordination völlig. Die Ovarien waren in diesem Fall gut entwickelt.

C. Am 16. Juli wurde eine große Arbeiterin von einer kleinen (ca. 1/2 der ersteren) so heftig angegriffen, daß sie ihren Rüssel nicht mehr zurückziehen konnte. Später wurden diese zwei Arbeiterinnen individuell gekennzeichnet. Die einseitigen Angriffe wurden bis zum 22. Juli, sehr häufig wiederholt. An diesem Tag wurde die größere aus dem Kasten entfernt (Ovarien unentwickelt). Während der Beobachtungsperiode übte die größere tatsächlich keine sozialen Tätigkeiten aus, und verhielt sich meistens in den Kastenecken ruhig. Die kleinere war eine tüchtige Sammlerin. Der Angriff trat auf, wenn sie sich nicht eifrig mit dem Sammeln beschäftigte. Dabei war sie öfters nervöser als die anderen und bewegte sich

lebhafter. Auch stieß sie häufiger an andere Arbeiterinnen an. Aber der eigentliche Angriff richtete sich nur gegen die oben erwähnte Arbeiterin, die von den anderen jedoch nicht bekämpft wurde.

Aus diesen und einigen ähnlichen Beobachtungen, sowie den bisherigen Befunden der anderen Autoren wird gefolgert: 1) Auch bei einem normalen Hummelvolk zeigt sich ein Angriffsverhalten (Brian, 1952; Free, 1955 a) unter den Stockgenossen, die aber nicht wie bei entweiselten Gruppen (Free) eine deutliche Rangordnung aufweisen. 2) Dabei waren einzelne Individuen besonders kampflustig, griffen bestimmte andere besonders häufig und heftig. Die individuelle Differenz der Kampfbereitschaft ist auch von Wagner, Meidell, Brian und Free beobachtet worden (auch bei Honigbiene, Lecompte, 1954; Sakagami, 1954, 1959). 3) Der Angriff geht beinahe stets nur von einem Partner aus, wie es auch von anderen sozialen Bienen unter verschiedenen Umständen berichtet wird (Butler & Free, 1952; Sakagami, 1954, 1959, Nogueira-Neto, 1950). 4) Kampfbereitschaft steht, anders als bei *Polistes*-Wespen (Pardi, 1942, 1946, 1947), in keinem deutlichen Zusammenhang mit a) Sozialen Tätigkeiten, b) Futtereinnahme der Angreifenden und c) Ovarienentwicklung der Angreifenden, denn: a) Hausbienen und Sammelbienen griffen andere an, bzw. wurden von den anderen angegriffen. b) Einmal wurde das Erbrechen von Futterflüssigkeit durch eine Angegriffene beobachtet. Aber im Gegensatz zu Beobachtungen von Brian (1952) und Free (1955 a), setzte die Angreifende den Angriff fort, ohne die Flüssigkeit zu nehmen. Free vermutet das Entstehen des häufigen Fütterns unter den Arbeiterinnen der Honigbiene aus einer derartigen Fütterung der Angreiferin durch die Angegriffene. Soviel ist jedoch klar, dass diese Art der Fütterung bei Hummeln ganz selten ist und keine wichtige soziale Bedeutung hat. c). Zwar wurden bei der Angegriffenen einmal entwickelte Ovarien beobachtet (Fall A, s. oben). Aber dies war nicht immer der Fall (B und C). Auch wurden zwei angreifende Arbeiterinnen aus dem Kasten entnommen und ihre Ovarien untersucht: Eine hatte ziemlich gut entwickelte Ovarien, die der anderen dagegen waren normal, d.h. rudimentär. Außerdem weicht der oben zitierte Angriff der Königin durch seine Beharrlichkeit ganz ab von dem, der auf die eierlegenden Arbeiterinnen gerichtet war (s. 2.4).

Pardi nimmt bei *Polistes*-Wespen einen engen Zusammenhang der sozialen Rangordnung mit Arbeitsteilung, Nahrungseinnahme und Eiablage, also mit sozialer Organisation überhaupt an. Dagegen hat Deleurance (1957, s. auch Pardi, 1952) bedenken eine solche Rolle der sozialen Hierarchie anzunehmen. Wir sind nicht in der Lage, dies eingehend zu besprechen. Aber es muß wenigstens klar gelegt werden, daß die Frage verschiedene Aspekte hat und zwar, daß aus dem blossen Vorkommen einer Angreifenden-Angegriffenen Beziehung man nicht immer eine soziale Hierarchie und deren Rolle für die soziale Organisation folgern kann. Brian (1952) betrachtet einige von ihr beobachtete Beziehungen zwischen Angreifendem und Angegriffenem bei *B. agrorum* als eine Vorstufe der sozialen Hierarchie. Free bestätigt die Entstehung einer deutlichen Hierarchie bei

künstlich zusammengesetzten weisellosen Gruppen. Aber bis heute gibt es noch keine Angabe, die das Vorkommen einer deutlichen sozialen Hierarchie und deren Bedeutung für die Volksorganisation in einem normalen und sogar haplo-metrotischen Hummelvolk bewiest.

3.2. *Verhalten gegen mitbewohnende Tiere:* Beiläufig werden hier einige Beobachtungen über die Beziehungen zwischen unseren Hummeln und Mitbewohnern beigelegt.

Ein Wabenstück der stachellosen Biene, *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier wurde einmal in das Volk gegeben. Im Gegensatz zu gewissen ähnlichen Versuchen bei stachellosen Bienen (Nogueira-Neto, 1950), versuchten die Hummelarbeiterinnen niemals der *Melipona*-Wabe zu zerbrechen. Gegen einige ausgeschlüpfte *Melipona*-Arbeiterinnen zeigten die Hummeln eine beträchtliche individuelle Differenz des Verhaltens. Die meisten Individuen verhielten sich gleichgültig. Demgegenüber griffen einige Individuen so heftig *Melipona*-Arbeiterinnen an, daß die letzteren meistens innerhalb des Schlüpftages, einige am nächsten Tag, nur eine einzige am dritten Tage danach getötet wurden.

Während der Beobachtungsmonate wurde das Volk ständig von einer Buckelfliege, *Pseudohypocera kerteszi* (Enderlein) heimgesucht. Diese Fliege ist in Südbrasilien einer der wichtigsten Feinde der stachellosen Bienen, deren schwache Kolonien dadurch sehr schnell zugrunde gehen. Aber unser Hummelvolk erlitt keine merkbaren Verluste, vielleicht wegen der Abwesenheit des reichen Pollenvorrates und der stachellosen Bienen eigenen Kotanhäufung, die bei diesen die Hauptvermehrungsstelle der genannten Fliege darstellen. Die Hummeln beachtetten die Fliege, die zwanglos zwischen den Wabenmassen umherhüpfte, nicht.

Unsere Hummeln waren auch gegen die anderen Mitbewohner, Milben und *Antherophagus*-Köfer¹⁾ ganz gleichgültig. Die Käferart dringt, wie die auf der Nordhalbkugel vorkommenden Arten derselben Gattung (Plath, 1934; v. Frisch, 1952), in den Kasten ein, indem sie sich mit Oberkiefern fest an Zunge, Fühler, meistens aber an die Beine der heimkehrenden Arbeiterinnen anklammert und alle ihrer Beine fest an den Körper anlegt. Nach dem Eindringen erwacht der Käfer aus der Akinese und verläßt die Trägerin. Aber gelegentlich dauert das Festhalten sehr lang (Abb. 1, N), einmal bis zu 2 Stunde. Während der Beobachtungsmonate befanden sich täglich wenigstens zwei, einmal sogar fünf Käfer im Kasten. Sie kriechen ununterbrochen zwischen den Wabenmassen umher und besuchen die Vorratstöpfe, ohne aber das Volk merkbar zu schädigen. Oft klammern sie sich an ein Bein der zufällig ankommenden Arbeiterin an. Solche Arbeiterinnen putzen sich anfangs erregt, oder bewegen wahllos ihre Beine, oft winden sie sich sogar erfolglos auf dem Kastenboden. Aber es gelingt ihnen niemals, sich von dem Käfer zu befreien. Auf diese Weise fliegen Arbeiterinnen den Käfer an ihrem

1) *A. flavidus* Reiter. Für die Bestimmung dieser Art danken wir Herrn Dr. S. Hisamatsu, Ehime Univ., Matsuyama.

Bein tragend aus dem Kasten hinaus. Sies ind bei der nächstem Heimkehr meistens frei von Käfern. Einmal wurde jedoch beobachtet, daß eine Sammlerin mit einem Käfer hinausflog und mit demselben—der Klammerstelle nach zu urteilen—heimkehrte.

4. Verhalten der Sammelbienen

Das gesammte Sammelverhalten wurde nicht quantitativ studiert, aber gewisse Aspekte genauer beobachtet. Das Verhältnis der Flugbienen zur Gesamtbevölkerung errieht bis zu $1/3$ an warmen und sonnigen Tagen, und betrug durchschnittlich $1/4$ während der ganzen Beobachtungsmonate.

4.1. Allgemeines zum Verhalten der heimkehrenden Arbeiterinnen: Die heimkehrenden Arbeiterinnen lassen sich in vier Gruppen einteilen: 1) Die Nektarbringenden, 2) Die Pollenbringenden, 3) Die Nektar- und Pollenbringenden, und 4) Diejenigen, die weder Nektar noch Pollen bringen. Nach der Heimkehr kriechen die Sammlerinnen mehr oder weniger erregt auf den Waben umher und suchen die Futtertaschen der Brutzellen (die meisten Pollensammlerinnen) oder die Vorrätstöpfe (alle Nektarsammlerinnen und einige Nektar-Pollensammlerinnen), darin um ihre Tracht abzuladen. Wie schon bemerkt, beachten die anderen Nestgenossen die heimkehrenden Trachtbienen kaum, einige seltsame Fälle ausgenommen, in denen die Stockbienen und einmal auch die Königin direkt von den Beinen der Trachtbienen Pollen entnahmen. Die Nektarsammlerinnen geben, anders als bei anderen sozialen Bienen, die Tracht niemals direkt den Kameradinnen ab, sondern entladen sie nach wiederholter Prüfung der Honigtöpfe in einem davon. Sladen (1912) schreibt: "When a laden forager returns to her nest she often appears very fastidious in her choice of a cell in which to deposit the food, she has collected, and will spend some time examining one cell after another until she ultimately select one". Free & Butler (1959) vermuten, daß die Sammlerinnen durch dieses wiederholte Prüfen das Futterbedürfnis des Volkes kennenlernen. Brian (1952) weist darauf hin, dass die Hummeln oft in wenige bestimmte Vorratstöpfe abladen, selbst wenn mehrere Töpfe zur Verfügung stehen, und erklärt das wiederholte Prüfen durch eine Tendenz, die mitgebrachte Tracht zu den schon teilweise gefüllten Töpfen hinzufügen. Es ist zwar denkbar, daß das genannte Suchen eine solche Beduetung hat. Doch liegt dessen wirkliche Ursache wahrscheinlich auch in einem Schwanken der inneren Stimmung, die für das Auslösen des Abladungsverhaltens notwendig ist. Denn oft untersuchen die Bienen ein und denselben Topf (od. bei Pollensammlerinnen ein und dieselbe Futtertasche) zweimal oder noch mehr ohne dahinein abzuladen. Hier zwei Beispiele: Tier WR (10. Juni), Heimkehr mit Pollen—Untersuchung von Futtertaschen, A, B, B, C, A, A, C—Abladung in C; Tier K (15. Juni), Heimkehr mit Nektar—Untersuchung von Töpfen A, D, E, D, E, A—Abladung in A. Weitere Beispiele solch wiederholter Untersuchungen sind aus Abb. 7 ersichtlich (besonders, A, G, H), die zeitliche Verteilung der Verhaltensweisen markierter Bienen zeigt.

Die Nektartracht wird durch ein- oder zweimaliges starkes Zusammenziehen des Hinterleibs abgeladen (Über die Entladung der Pollentracht s. 4.2.). Danach kriechen die Sammlerinnen meistens noch erregt auf den Waben umher, um entweder bald wieder auszufliegen oder im Kasten zu bleiben. Das erstere tritt bei tüchtigen Sammlerinnen auf, das letztere bei Sammlerinnen mit schwacher Sammelstimmung oder bei Stockhummeln, die zufällig hinausgeflogen waren. Die Frequenz der Sammelflüge variiert sowohl individuell als auch täglich, und sogar bei ein und demselben Individuum stündlich. Abb. 8 zeigt einige Beispiele solcher Schwankungen von vier markierten, relativ sammeltüchtigen Individuen während vier aufeinanderfolgender Tage.

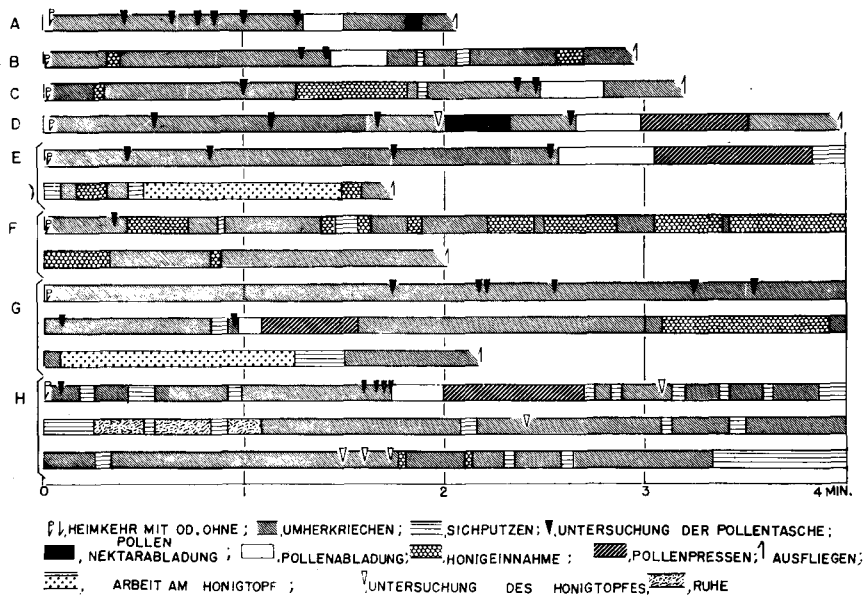


Abb. 7. Einige Beobachtungsprotokolle von heimkehrenden Pollensammlerinnen, der Dauer des Aufenthaltes gemäß geordnet. A (Tier RG, 15. Juni, 15: 40). Gleichzeitig auch mit Nektartracht. Aufenthalt sehr kurz, ohne Futtereinnahme; B (Tier G'', 15. Juni, 15: 35) und C (R'', 15. Juni, 18: 05). Häufige Futtereinnahme. Aufenthalt kurz; D (G., 19. Juni, 17: 26). Auch Nektartracht. Mit Pressakt nach Pollenabladen, ohne Futtereinnahme; E (X, 17. Juni, 9: 00). Aufenthalt länger, mit intensivem Pollenpressen; F (G'', 15. Juni, 18: 12). Sehr häufige Futtereinnahme und Ausfliegen ohne Abladen; G (G'', 15. Juni, 9: 46). Relativ langer Aufenthalt, mit kurzer Bearbeitung eines Honigtopfes; H (BY, 6. Juli, 14: 26). Sehr langer Aufenthalt.

Wegen der großen Unterschiede und der unvollständigen Daten wurde die Dauer der Flugzeit nicht genau analysiert. Aber Abb. 8 stimmt im allgemeinen mit den bisherigen Befunden überein, daß das Pollensammeln mehr Zeit als das

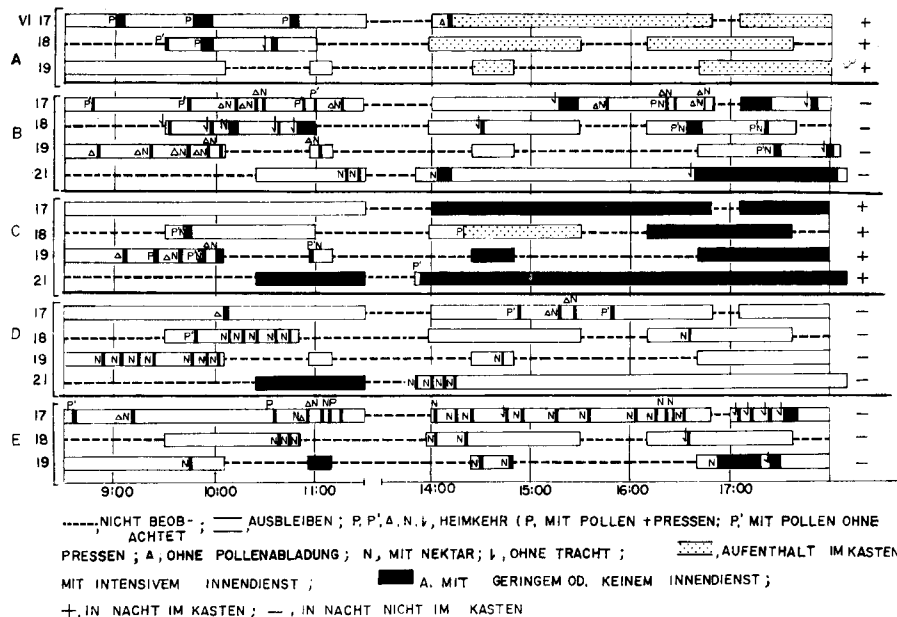


Abb. 8. Dauerbeobachtungen einiger relativ tüchtiger Sammlerinnen während des 17., 18. und 19. Juni (A und E ohne Sammeltätigkeit am 21. Juni).

Nektarsammeln braucht (Brian, 1954; Free & Butler, 1959; s. auch Miyamoto, 1957), was aus der Natur beider Tätigkeiten,—Nektar einfach durch Zunge aufgesaugt, Pollen durch komplizierte Beinbewegungen zusammengebürstet—leicht verständlich ist. Die Aufenthaltszeit im Stock betrug durchschnittlich 2–4 Min., und war im allgemeinen bei Nektarsammlerinnen kürzer als bei Pollen- bzw. Pollen-Nektarsammlerinnen, wie auch aus anderen Beobachtungen hervorgeht (Free & Butler, 1959; 1–3. Min. bei Nektarsammlerinnen, rund 1 Min. länger bei Pollensammlerinnen; s. auch Taniguchi, 1955; Miyamoto, 1957, a, b). Während des Aufenthaltes treten neben Umherkriechen und Abladen oft Futtereinnehmen, Sichputzen und, besonders bei längeren Aufenthaltszeiten auch andere Stocktätigkeiten auf. Solches Einschalten von Stocktätigkeiten ist häufiger bei den ersten Sammelflügen der jungen Bienen zu beobachten. Z.B. kehrte Tier X am 16. Juni (6 Tage alt) 11:00 mit spärlicher Pollentracht von ihrem ersten Sammelflug heim, und flog sie erst 30 Min. später wieder aus. Während dieses Aufenthaltes beschäftigte sie sich ohne die Pollentracht abzuladen eifrig mit der Bearbeitung von Brutzellen usw. Am nächsten Tag nahm solches Einschalten deutlich ab, doch verschwand es nicht völlig (s. Abb. 7, E; und Abb. 8, A). Über die verschiedenen Typen des Verhaltensablaufes während der Aufenthaltszeit wird später nochmals berichtet werden.

4.2 *Verhalten beim Pollenabladen:* Das Verhalten beim Abladen der Pollentracht wurde schon wiederholt beschrieben, z.B. durch Free & Butler (1959):

“After a pollen gatherer has found a suitable cell or larval pocket in which to place her pollen, she stands on its edge, facing away from it and inserts her hind-legs into it. Then, by a quick slicing movement with her middle pair of legs, she pushes the pollen out of her pollen-baskets into the cell. Often just before she remove the pollen, she turns round quickly to inspect the pollen cell again, as though to make sure she is in the correct position for her pellets of pollen to fall into it, having unloaded her pollen she sometimes packs it down into the cell herself, or she may go away and leave this task carried out by a house bee; individual bees vary in their behaviour at different time.”

Diese Beschreibung ist auch unsere Beobachtungen beinahe buchstäblich anwendbar. Es gibt zwei Ansichten über die Beseitigung der Pollenpakete von den Hinterbeinen (Plath, 1934): Beseitigung durch die Mittelbeine (Hoffer, Wagner, Frison) oder durch gegenseitiges Reiben der Hinterbeine (Coville, Sladen). Unsere Beobachtungen bestätigen das von Plath und Butler & Free beschriebene Verhalten (=Hoffer, u.s.w.), das auch anderen sozialen Bienen gemeinsam ist.

Dem obigen Zitat nach wird von der Sammlerin gelegentlich auch das Pollenpressen ausgeführt. Bei anderen sozialen Bienen, kümmern sich die Pollensammlerinnen nicht mehr um die einmal in die Zelle abgeladenen Pollenpakete und überlassen den Stockbienen das Pressen dieser Pakete gegen die Zellwand. Bei der Honigbiene, beobachtete Sakagami (1953) zwar einige Beispiele für das Pressen durch die Sammlerinnen selbst. Aber diese stellen seltene Ausnahmen dar. Bei den stachellosen Bienen, beobachtete S.F.S. während einjähriger intensiver Beschäftigung mit ihrem Volksleben niemals das Pressen des abgeladenen Pollen durch die Sammlerinnen selbst. Dies läßt sich leichter als bei Honigbienen verstehen, weil die Vorratstöpfе der stachellosen Bienen im Vergleich mit ihrer Körpergröße so groß sind, daß die Bienen, um die Pollenpakete zu pressen, in den Topf hineinsteigen müssen. Also sind zwei funktionell nacheinander liegende Tätigkeiten, Abladen und Pressen, die bei den solitären Bienen obligatorisch von ein und demselben Individuum sukzessiv ausgeführt werden, bei den höheren sozialen Bienen auf verschiedene Exemplare und Arbeitsgruppen verteilt. Es ist daher interessant, daß diese Aufteilung bei Hummeln noch unvollständig bleibt. Um dies weiter zu analysieren, wurden alle genau beobachteten Fälle des Pollenabladens eingeteilt in die folgenden Typen:

A: Sofort nach dem Abladen steckt eine andere Biene ihren Vorderkörper in die Futtertasche, und presst die abgestreiften Pakete. Deshalb hat die Sammlerin keine Gelegenheit, die Kügelchen zu pressen, selbst wenn sie das *wollte*.

B: Nach dem Abladen verläßt die Sammlerin die Tasche ohne weitere Untersuchung.

C: Nach dem Abladen untersucht die Sammlerin den Pollen, aber presst ihn nicht.

D: Nach dem Abladen untersucht die Sammlerin die Tasche und presst den Pollen leicht.

E: Dasselbe, aber das Pressen wird sehr intensiv betrieben.

Die Verteilung dieser verschiedenen Typen ist in der zweiten Reihe der Tabelle

Tabelle 4. Verschiedene Verhaltenstypen bei Pollenabladen und ihre Beziehungen zu Trachtart, Aufenthaltsdauer und Futtereinnahme (Erklärung s. im Text)

Verhaltens- typ (s. im Text)	Gesamtzahl der Beob- achtungen	Trachtart				Aufenthaltsdauer			Futtereinnahme	
		P	p	pN	pN	↑	-↑	-	+	-
A	7	4	3	—	—	6	1	—	3	4
B	140	50	49	25	16	68	25	47	31	19
C	14	11	2	—	1	11	2	1	4	1
D	35	24	9	1	1	26	7	2	11	24
E	31	17	11	—	3	21	7	3	10	21

4 dargestellt. Abgesehen von Typ A, bei dem keine Beurteilung der nicht verwirklichten Möglichkeiten möglich ist, verteilen sich alle beobachteten Fälle wie folgt: Das Verhältnis von B zu D+E ist ungefähr 2:1. Wenn auch das Verlassen des Pollens ohne weitere Bearbeitung zahlenmäßig überwiegt, ist doch bemerkenswert, daß die Sammlerinnen in ungefähr einem Drittel der gesamten Fälle den Pollen pressten, was bei anderen sozialen Bienen höchst ungewöhnlich ist. Ferner deutet die relativ geringe Zahl von Typ C auf zwei deutlich getrennte Tendenzen hin: Die abgeladenen Pollenpakete werden meistens entweder ohne weitere Untersuchung losgelassen, oder, falls einmal untersucht, meistens gepresst.

Weiter wurde geprüft, wie diese verschiedenen Verhaltenstypen von den Trachtarten abhängen: Die beobachteten Fälle wurden in vier Gruppen eingeteilt, P (Mit großen Pollenpaketen), p (Mit kleinen oder spärlichen Pollenpaketen), PN (Wie P, aber auch mit Nektar), pN (Wie p, aber auch mit Nektar). Die Beziehungen zwischen Verhaltenstypen und Trachtarten sind aus der dritten Reihe der Tabelle zu ersehen. Das Pressen tritt häufiger bei P als bei p auf. Die geringe Häufigkeit des Pressens bei Pollensammeln kombiniert mit Nektarsammeln ist wohl leicht zu erklären, da in diesem Fall, wie in 4.3. erwähnt, sich wohl manche Hummeln mehr als Nektarsammlerinnen verhielten.

Außerdem wurden die verschiedenen Verhaltenstypen mit der Aufenthaltsdauer verglichen, die letztere wurde in drei Gruppen eingeteilt: Hinausfliegen sofort nach Abladen (↑), Verspätetes Hinausfliegen(-↑) und kein Hinausfliegen (-). Wie in der vierten Reihe der Tabelle 4 gezeigt, scheinen die zufälligen bzw. schlechten Sammlerinnen (-↑, -) nicht so häufig wie die tüchtigen (↑) den Pollen zu pressen. Dies ist interessant, da der Zusammenhang auf eine enge Verknüpfung zwischen Pollenpressen und höherer Sammelstimmung hindeutet, was bei höheren sozialen Bienen nicht mehr der Fall ist.

Endlich lassen sich die Verhaltenstypen auf das Vorhandensein oder nicht der Futtereinnahme während der Aufenthaltszeit beziehen. Das Ergebnis, das in der letzten Reihe der Tabelle 4 dargestellt ist, zeigt häufigeres Pressen bei Aufenthalt ohne Futtereinnahme. Dies ist zur Zeit schwer zu erklären. Es ist zwar denkbar, daß die intensivere Sammelstimmung, mit der das häufigere Pollenpressen zusammenhängt, den Futtereinnahmestrieb zurückdrängt. Doch können wir die

gegenteilige Erklärungsmöglichkeit, das höhere Futterbedürfnis an intensiverer Sammeltätigkeit, nicht vollständig ausschließen.

Um die Beziehungen zwischen Pollenpressen und relativem Alter der Sammlerinnen festzustellen, wurden einige Protokolle der individuell markierten Bienen ausgewählt und dem Altersverlauf gemäß unten eingeordnet.

Die ersten 9 Individuen befanden sich schon seit Einsetzen des Volkes im Kasten. Ihr Alter ist somit unbekannt ist. Die letzten 4 Individuen schlüpften während der Beobachtungsperiode im Kasten aus (s. Tabelle 8). In jedem Protokoll bezeichnen B, C, D, die oben erwähnten Verhaltenstypen (Typ A ausgeschlossen, Typ E mit D vereinigt), und die Nummern die täglich beobachtete Zahl jedes Verhaltens. Aufeinanderfolgende Tage sind durch Kommas getrennt. Längeres Unterbrechen der Sammeltätigkeit oder der Beobachtung ist durch Bindestriche bezeichnet (Intervalle von 1-2 Tagen, in denen kein Pollensammeln beobachtet oder die Beobachtung nicht ausgeführt wurde, blieben unbeachtet):

G: 2B,5D,4B,B,3B,3B,B,—,B,B	WO: C,2D3B,2D4B,B,2B,5B,3B,B,—,B,B
YY: D,—,—,—,—,B,—,—,—,B	R': B,—,—,—,—,B,B,B
R'': 2C2D2B,2B,B,3B,B,D2B,B,B	GO: D,2B,3B,2B,D4B,B,B
R''': C2B,2B,B	RY: B,B,B,B,B,D
G'': C3D4B,2D4B,B,2B,5B	
V: B,B,D2B,—,—,—,—,DB,3B	X: 3D,CDB
A: 3B,—,—,—,—,B,—,—,—,B	B: D,B,B,—,—,—,—,D,3B,2B,B,B,B

Es gibt keinen deutlichen Zusammenhang zwischen Pressen und Alter. Trotz der starken individuellen Differenz ist eine Tendenz, wenn auch sehr schwach, angedeutet: Das Pressen tritt anfangs häufiger auf und wird allmählich geringer. Die Daten sind jedoch noch nicht ausreichend, um dies sicherzustellen. Auch ist hier wahrscheinlich der Zustand des Volkes von Einfluß.

Einige abnorme Fälle der Pollenabladung werden hier angefügt:

1. WR (10. Juni, 16:40). Sie untersuchte eine Futtertasche vor dem Abladen und richtete sich anfangs ganz normal auf die Brutzelle aus. Sie vermied die gelegentlich ankommende Königin, drehte sich schließlich um und stand mit dem Kopf von der Zelle abgewandt, was normalerweise nicht vorkam. Das Abladen begann dann bei dieser abnormen Orientierung—Fehlen des Regulierens der Körperhaltung nachdem das Abladenverhalten einmal ausgelöst war.

2. Y' (11. Juni). Während der Untersuchung einer Futtertasche wurde die Pollentracht der Hinterbeine von anderen Bienen völlig beseitigt. Doch sie *entlud* und *presste* sogar als ob die Tracht wirklich vorhanden sei.— Das einmal ausgelöste Abladenverhalten wird auch ohne Pollenpakete fortgesetzt.

3. R' (17. Juni, 11:05). Sie untersuchte dreimal ein und dieselbe Pollentaste, die dem Glasdeckel des Kastens so nahe lag, dass eine normale Orientierung unmöglich war. Endlich entlud sie mit einer abnormen Orientierung, d. h. Kopf von der Zelle abgewandt.— Auslösung ohne normale Orientierung, wahrscheinlich wegen der steigenden inneren Bereitschaft.

4. WO (11. Juni, Nachmittag): Abladen in eine Pollentaste und Pressen an einer *benachbarten* Tasche, worin kein Pollen war.—Täuschung begleitet von Pressakt ohne Pollenpakete.

5. B (25. Juni, 9:40). Sie untersuchte eine Pollentaste in normaler Orientierung.

Aber durch eine andere Hummel leicht gestossen, änderte sie die Orientierung. Das Abladen begann in dieser schrägen Körperhaltung, die beiden Pakete neben die Tasche gleiten liess. Sie untersuchte sofort diese Pakete, aber ohne sie weiter zu beachten, steckte den Kopf in die Tasche ein und presste im Leerlauf.

Diese Beispiele zeigen eine starre Seite des Abladenverhaltens, das, einmal ausgelöst, automatisch fortgesetzt wird, selbst wenn wesentliche Bedingungen abnorm sind.

4.3. *Verschiedenes Verhalten während des Stockaufenthaltes nach Sammeln von beiden Nektar und Pollen auf ein und demselben Ausflug:* Die bisherigen Angaben zeigen die Mannigfaltigkeit des Verhaltens während des Stockaufenthaltes. Tabelle 5 zeigte die zahlenmäßige Verteilung verschiedener Verhaltenstypen unter sämtlichen genau protokollierten Fällen nach Trachtart, Aufenthaltsdauer

Tabelle 5. Zahlenmässige Verteilung verschiedener Verhaltenstypen auf verschiedene Aufenthaltszeiten

↑ 14	N ↑ 94	p ↑ 8 f p ↑ 2	10	P ↑ 46 f P ↑ 23 Pf ↑ 9 f Pf ↑ 3	81	NP ↑ 9 f NP ↑ 1 NPf ↑ 1 Nf Pf ↑ 1	12	Np ↑ 35 pN ↑ 8	43	p' ↑ 7 p' ↑ 2	9
37 f-13	N- ↑ 24 N-f ↑ 4 -N ↑ 5	-p ↑ 1 p- 16	17	-P ↑ 6 f-P ↑ 2 P- 59 Pf- 1	8 60	-NP 4 NP- 3		-pN ↑ 4 p-N ↑ 1 pN- 3 p-N- 3	5 6	Np' ↑ 31 NP' ↑ 8 -Np' ↑ 4	39

Erklärung: ↑, Hinaufiegen: -, Verlängerter Aufenthalt; N, Abladen von Nektar: p und P, Abladen von kleinen und grossen Pollenpaketen; p' und P', Heimkehr mit kleinen od. grossen Pollenpaketen, aber ohne Abladen; f, Futtereinnahme.

und Futtereinnahme geordnet. Daraus sind einige Tendenzen ersichtlich:

1) Heimkehr ohne Tracht tritt verhältnismässig häufig (↑, -, f, -). Das läßt sich entweder als erfolglose Heimkehr oder als Vagabundieren (s. 5.3.).

2) Die Aufenthaltsdauer ist im allgemeinen bei Nektarsammrinnen kürzer als bei Pollensammlerinnen, was dem in 4.1. beschriebenen Ergebnis entspricht. Das schnellere Abladen und wahrscheinlich auch die größere Änderung der inneren Stimmung durch das Abladen bei Nektarsammlerinnen könnten dabei eine Rolle spielen (vergl. N- ↑, N-f ↑, -N ↑ versus -P ↑, f-P ↑, P-, Pf- in Tabelle 5).

3) Pollensammlerinnen mit kurzem Aufenthalt nehmen in ungefähr 40% der Fälle Futter vor der nächsten Reise ein, und zwar meistens vor der Pollenabladung (s. P ↑, fP ↑, Pf ↑ u. fPf ↑ in Tabelle 5).

4) Bei Nektarsammlerinnen mit kurzem Aufenthalt wurde die Futtereinnahme selbstverständlich nicht beobachtet. Aber es ist interessant, daß die Einnahme bei Nektar- und Pollensammlerinnen dreimal, in einem Fall sogar vor der Nektarabladung beobachtet wurde.

Die Tabelle zeigt, daß Sammlerinnen, die Nektar und Pollen gleichzeitig mitbringen, häufig sind. Die Häufigkeitswerte jedes Sammeltypes betragen: P,

149; p. 35; N, 127; PN, 19; pN, 98, nämlich zirka 1.7 (P+p): 1.2(N):1 (PN+pN). Das Sammeln der beiden Tracht auf ein und demselben Flug ist bei Hummeln unvergleichlich häufiger als bei Honigbienen, auch wenn dies bei den letzteren öfters wird (Literatur und Daten s. Sekiguchi & Sakagami,). Brain (1952) gibt die Nektareinnahme für 75% der Pollensammlerinnen an. Aber es ist denkbar, daß das Verhältnis dem Volkszustand und auch der Art gemäß abweicht. Nach Brian (1957) scheint das Verhältnis der Pollen- zu den Nektarsammlerinnen höher bei *B. (Hortobombus) hortorum* (Linné) und *B. (Agrobombus) agrorum* (Fabricius) als bei *B. (Bombus) lucorum* (Linné) zu sein. Vielleicht ist *B. atratus*, die in Zungenlänge und in systematischer Hinsicht *B. agrorum* näher steht als *B. lucorum*, auch in dieser Hinsicht *B. agrorum* ähnlich, d.h. primitiver als *B. lucorum* und stellt somit einen Übergang zu den solitären Bienen dar (s. auch Taniguchi, 1956).

Aber die obigen Daten zeigen auch die Tendenz, $pN \gg PN$ deutlich, d.h. manche Pollen-Nektarsammlerinnen verhalten sich anscheinend mehr wie die Nektarsammlerinnen. Diese Annahme läßt sich durch häufiges Auftreten von p' , d.h. Ausfliegen ohne Pollenabladung, bei manchen P-N-Sammlerinnen bestätigen (s. Tabelle 5). Vielleicht hemmt die starke Stimmung zum Nektarsammeln das Abladen der Pollentracht. Solches P-N-Sammeln ohne Pollenabladung wird bei manchen Individuen an ein und demselben Tag mehrmals nacheinander folgend beobachtet wie in Abb. 8 dargestellt (z.B. B an VI 17 und 19. In der Abbildung nicht mit p' sondern mit $\triangle N$ bezeichnet).

Tabelle 6 zeigen einen ähnlichen Ablauf. Darin ist auch die allmähliche Zu-

Tabelle 6. Einige Beispiele von aufeinander folgendem Pollen- und Nektarsammeln

Tier	Tag	Ablauf									
GO	VI 17	9:10 Np' = Np' ≤	9:55 Np' ≤	10:20 Np' ≤	10:35 Np' <	10:50 NP			11:04 Np' = Np'	11:13	
Y'	"	10:35 p' = Np' <	10:55 Np' <	11:03 NP' =	11:08 NP			11:15 N			
G'	"	10:22 NP' = NP' <	10:28 NP	10:55 NP		11:00 NP		11:14 Np'			
"	VI 19	8:50 p' = Np' =	9:21 Np' =	9:30 Np' =	9:43 Np' ≤	9:54 Np' =	10:03 Np' =		11:00 Np'		
R'	VI 17	14:52 P		15:17 Np' ≪	15:25 NP' =	15:?? NP					
RG	VI 19	9:18 P' =	9:23 p		9:38 Np' =	9:50 Np		10:05 Np'			
A	VII 3	10:30 P		11:03 Np' =	11:00 Np' =	11:15 Np' =	11:21 Np				

N, Nektarsammeln; P, p. grosse bzw. kleine Pollentracht; p', Pollentracht ohne Abladung; =, Grösse der unabeladen gebliebenen Pollentracht nimmt nicht zu; ≤, <, ≪ Verschiedene Grade der Zunahme der Grösse der Pollentracht. 9:10, 9:55, usw., Zeit des Ausfliegens.

Tier		Beobachtungsperiode (10. Juni 6. Juli)																														
		Juni 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29																										Juli 1 2 3 4 5 6				
G'	P	2	6	6		1	3		4		1				1		1															
	PN								8	2	6						7				1								1			
	N		1									1			3	1		2	2	5	2	2								3		2
WO	P	1	7	5		1			3	1							2															
	PN								3		1						2															
	N		1	2					1											1	1			1	3				1			
RG	P								1	2		1					1		1													
	PN								1	4																						
	N																			3	3	3								7		
YY	P			2	1	1	2		1	1		1																				
	PN								2	1																						
	N								1	2		3					1	2														
GO	P		1			1	1	1	1	2																						
	PN			2		1	1			3																						
	N						1				5																					

bei ein und demselben Individuum innerhalb ein und desselben Tages auftreten. Es wird daher angenommen, daß keine enge Beziehung zwischen Sammeltyp und Altersverlauf besteht, was schon von Brian (1952) und Free (1955 b) berichtet wurde. Aber es ist nicht möglich, daß irgendein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit verschiedener Sammeltypen und dem Alter besteht. Deshalb wurden einige Protokolle von verhältnismäßig sammeltüchtigen Individuen ausgewählt und in Tabelle 7 zusammengestellt. Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß bei den meisten Individuen eine Tendenz von P-PN-N überwiegt. Diese Tendenz, die in keiner früheren Arbeit erwähnt ist, ist sicher sehr schwach und labil, oft vollständig durch den Einfluß des Volkszustandes oder die angeborene Eigenart jeder Biene verdeckt. Doch scheint der Nachweis einer solchen Tendenz in zukünftigen Untersuchungen wichtig, weil auch bei den Honigbienen, eine ähnlich labile Tendenz, anfangs Pollen- später Nektarsammeln, festzustellen ist (s. Sekiguchi & Sakagami, in Präparation).

5. Arbeitsteilung

Die Arbeitsteilung bei Hummelvölkern haben von Verlaine (1934), Meidell (1934), Jordan (1936), Richards (1945, 1953), Cumber (1949), Brian (1952) und Free (1955 b) untersucht (s. auch Free & Butler, 1956, Chapter VI). Die verschiedenen Angaben dieser Autoren lassen sich folgenderweise zusammenfassen: 1) Es gibt eine Tendenz zum Arbeitswechsel—anfangs Innen-, später Außendienst (bes. bei Jordan). Aber anscheinend ist dazu nur eine schwache Neigung vorhanden, nicht ausgeprägter als bei Honigbienen. 2) Falls ein Volk während eines kurzen Zeitabschnittes beobachtet wurde, wurde im allgemeinen eine Differenzierung in Stock- und Trachtbienen (Meidell, Brian, Free) festgestellt. Eine solche Spezialisierung wird bei gewissen Individuen auch über längere Zeitabschnitte hinweg beibehalten, aber nicht bei allen (bes. Free). 3) Es gibt eine Beziehung zwischen Körpergröße und Arbeitstendenz, — die größeren Individuen sind häufiger Trachtbienen (Cumber, Richards, Meidell), individuelle Abweichungen kommen vor (bes. s. Brian, Free), 4) Es gibt weiter keine strenge Arbeitsteilung bei Stockhummeln und Sammelhummeln (Brian, Meidell), obgleich nach Brian, die grösseren Sammlerinnen sich mehr am Pollensammeln beteiligen als die kleineren. 5) Hinsichtlich der regulatorischen Fähigkeiten des Volkes im Bezug auf Schwankungen des Volksbedürfnisses existieren negative (Brian) und positive Angaben (Free). Jedenfalls kann angenommen werden, daß solche Regulationen, selbst wenn sie vorhanden sind, nicht so ausgeprägt sind wie bei den Honigbienen.

Alles in allem, deuten die verschiedenen Angaben auf eine Arbeitsteilung hin, die weniger ausgeprägt ist als bei den Honigbienen, bei denen der Wechsel von Innen- nach Außendienst deutlicher ist, allerdings auch nicht so ausgeprägt wie zunächst von Rösch (1925) angenommen und heute noch oft unkritisch zitiert (darüber s. Sekiguchi & Sakagami,). Jedenfalls ist eine Verschiebung der Arbeitstendenz während der Innendienstperiode beobachtet. Nur in einer Hinsicht, nämlich in der Abhängigkeit von der Körpergröße, scheint die Arbeitsteilung der Hummelvölker komplizierter als bei den Honigbienen, deren Arbeiterinnen in der Größe sehr einheitlich sind.

Unsere Beobachtungen betrafen nicht speziell die Arbeitsteilung. Wir möchten jedoch darüber einige zusätzliche Daten geben, die auf den in Tabelle 8 dargestellten Protokollen einiger individuell markierter Bienen fussen.

5.1. *Einfluß von Alter und Körpergröße:* Trotz der geringen Zahl der beobachteten Individuen, ist die allgemeine Tendenz von anfangs Innen-, später Außendienst deutlich. Die Tabelle zeigt auch den Einfluß der Körpergröße. Drei Zwergarbeiterinnen, die in der Tabelle oben aufgeführt sind, beschäftigten sich gar nicht oder nur ganz gelegentlich mit Außendienst, während die häufige Beteiligung der relativ größeren Arbeiterinnen am Außendienst (z.B., A und B) bestätigt wird. Daneben zeigt die Tabelle auch eine erhebliche Individualdifferenz. Z.B. beteiligte sich AB wenigstens einmal an der Sammeltätigkeit. Dagegen äußerte VX, die ungefähr gleichzeitig ausschlüpfte und auch eine Zwergarbeiterin war, keinerlei Neigung zu Außendienst, d.h. sie besuchte den Flugkorridor nicht, sondern

Tabelle 8. Arbeitstendenz einiger markierten Arbeiterinnen während ihres Lebensablaufs

Tier	Tag der Aus- schlüp- fung	Körper- gewicht (mg)	Tagesalter																
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
AB	VI 19	68	o	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	-	H	H	H	h	H
Y	VI 12	97.5	o	o	o	h	H	H	H	H	-	H	H	H	H	H	H	H	H
VX	VI 17	98	o	H	H	-	H	H	H	H	H	H	H	H	H	-	H	H	H
V	"	172	o	H	H	-	H	H	H'	H'	H'	H	H	H	H	s	-	X	S
XY	"	175	o	h	H	-	H	h	H	h	H	H	h'	so	sh	X	h	-	H'
X	VI 11	180	o	h	H	h	-	h	sh	sh	S	h							
BY	VI 17	188	o	h	H	-	H	H	H	H	h	sh	sh	sh	h	-	h	H	H
A	VI 14	213	o	h	h	H	H	H'	-	H	h	h	s	S	S	S	S	h'	-
B	"	221	o	h	h	H	h'	h'	-	h'	h'	h'	s	s	so	so	sh	-	-
BX	VI 17	253	o	H	H	-	H	h'	H'	sh	sh								
Y	VII 15	390	o	o	H	H	-	h	h	o	-	H	o	o	o	-	h	so	h

Tabelle 8. Fortsetzung

Tier	Tagesalter																				
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
AB	H	H	H _h	—	H	H	—	H _{H'}	h' _X	so _{sh}	H	H	H'								
VX	H	H	H	H	H	—	H	H	—	H	h	h _H	H	H	—	H	H	—	H	H	
V	o	S _{sX}	sh _{sX}	o'	—																
XY	H	h	h' _h	h' _{h'}	H	—	X	S	—	o	o' _X	o' _{o'}	o _h	h _o	—	h _H	h	H	—	H	H
BY	—	—	h' _{so}	H	H	—	H	S	—	h	h	h _{so}	so _h	h _{sh}	—	h _{h'}	h	h	o	o	
A	sh _X	S	S	— _S	S _{so}	S _{so}	S _o	o	—	— _o	o	—	o _{so}	o	o	o	o	—	o	—	
B	o	so _{sX}	S	— _o	o	S	X	X	—	—	o'	—	S _X	S _X	S _X	S _X	S _X	so _{so}	—	S _X	
Y	so	so	—	—	—	—	—	—	—	o	o	so	so	S	o	o	o	so	o	o	

Tier	Tagesalter																	
	38	39	40	41	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	60	61	62	
VX	—	—	—	—	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	
XY	—	—	—	—	h	h	h	h	h	h	h							
BY	o	o	o	o	h	h	o	o										
A	o	o	o								o	o	o'	X	o	X		
Y	o	o	o	o														

Erklärung: Bei jedem Individuum sind Vor- und Nachmittagsdaten jeweils oben und unten besonders dargestellt, wenn die Arbeitstendenzen voneinander verschieden sind.

-, Nicht beobachtet; H und h, intensive und lässige Innendienstverrichtungen; S und s, intensive und lässige Aussendienstverrichtungen; o, keine od. nur wenige soziale Tätigkeiten; X, dauernde Abwesenheit; X, Abwesenheit in der Nacht; H', h', s', usw., häufiges od. dauerndes Sitzen im Flugkorridor zusammen mit H, h, s, usw.; H, h, Honigsammeln aus im Kasten gelegener *Apis*-Wabe; | Erstes Ausfliegen.

beschäftigte sich während des 62-Tage dauernden Imaginallebens eifrig mit Innendienst. Solcher Eifer im Innendienst ist bei drei Zwergbienen besonders ausgeprägt, was mit den bisherigen Angaben im Einklang steht.

Die größeren Individuen dagegen waren anfangs relativ eifrig, aber nach dem ersten Hinausfliegen beteiligten sie sich kaum am Innendienst, was aus der geringen Häufigkeit von "H" gegen "h" oder "o" in der Tabelle hervorgeht. Es ist interessant, daß zwei tüchtige Sammlerinnen, A und B sogar vor dem ersten Flug kaum Innendienst verrichteten. Der Tag des ersten Ausflugs war auch variabel und schwankte vom 8. bis 27. Tage. Ferner zeigte B am 5. Lebenstag schon Ausflugstimmung, was sich in häufigen Besuchen am Flugkorridor und längerem Verbleiben darin (in der Tabelle mit h' und o' bezeichnet) äußerte, Sie flogen aber erst am 11. Tage wirklich hinaus. Dagegen kam es bei anderen Individuen ohne solch länger anhaltenden Vorzeichen zum Ausflug.

5.2. *Kombination verschiedener Tätigkeiten bei einem Tier während kurzer Zeitabschnitte:* Es wurde schon gezeigt, daß kein verfeinerter, altersgemäß verlaufender Arbeitswechsel zwischen Innen- und Außendienst vorhanden ist.

Tabelle 9. Zusammentreffen von zwei beliebigen Tätigkeiten während einer begrenzten Beobachtungszeit (Näheres s. im Text). Häufigkeit des Zusammentreffens ist oben mit der Zahl der Beobachtungen, unten in sechs Stufen (‡, †, +, ±, −, ·) dargestellt.

	Aussendienst				Innendienst								Ohne Zusammentreffen
	P	PN	N	H	A	K	F	R	Z	W	B	I	
Pollensammeln (P)	24	24	14	11	1	1	4	8	4	2	0	0	77
Pollen- u. Nektarsammeln (PN)	‡	14	7	2	1	2	2	5	0	0	0	0	4
Nektarsammeln (N)	+	±	16	11	1	1	2	12	4	0	3	1	24
Heimkehr ohne Tracht (H)	+	—	+	7	4	6	6	13	11	5	5	3	7
Einnehmen u. Transport aus <i>Apis</i> -Wabe (A)	—	—	—	—	4	4	2	6	8	2	1	0	5
Bleiben im Flugkorridor (K)	—	—	—	±	—	7	6	7	25	19	20	6	4
Fächeln (F)	—	—	—	±	—	±	3	16	46	27	9	8	9
Verlängerter Ruhezustand (R)	±	±	+	+	±	±	+	17	53	34	20	8	41
Bearbeiten der Zelloberfläche (Z)	—	·	—	+	±	‡	‡	‡	25	127	71	21	43
Verarbeiten des Wachses (W)	—	·	·	±	—	+	‡	‡	‡	5	53	13	10
Bauen am Vorratstopf (B)	·	·	—	±	—	‡	±	‡	‡	‡	3	13	7
Inspektion der Brutzelle u. Füttern (I)	·	·	—	—	·	±	—	±	‡	+	+	3	0

Um dies irgendwie zahlenmäßig zu erfassen, wurde die Häufigkeit des Zusammentreffens zweier beliebigen Tätigkeiten pro Beobachtungszeiteinheit (=Eine vor- oder nachmittägliche Beobachtung) in Tabelle 9 registriert. In der Tabelle ist die Häufigkeit oben zahlenmäßig, unten in sechs verschiedenen Stufen (Beobachtungszahl, 0, ·; 1~4, -; 5~9, ±; 10~19, +; 20~29, ++; 30~, ##) festgehalten. Die letzte Reihe "ohne Zusammentreffen" stellt die Fälle dar, in denen die betreffenden Tätigkeiten, ohne mit anderen Tätigkeiten zusammentreffen, ein- oder mehrmals protokolliert wurden. Die diagonale Zentralreihe (P-P, PN-PN, usw.) zeigt die zwei- oder mehrmaligen Wiederholungen derselben Tätigkeiten ohne Zusammentreffen.

Selbstverständlich zeigt die Tabelle keine wirkliche relative Häufigkeit des Zusammentreffens verschiedener Tätigkeiten, weil 1) die Beobachtungsdauer, somit auch die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens, schwankt, 2) gewisse Tätigkeiten, vor allem die Sammel- tätigkeit, besonders beachtet wurden, 3) verschiedene Tätigkeiten schwer vergleichbar sind, da jede Tätigkeit bald kurz mit deutlichem Endzustand wie bei Inspektion und Fütterung der Bruten, bald länger anhaltend ohne deutlichen Endzustand wie bei Bearbeitung der Zelloberfläche oder Verarbeitung von Wachs (s. 1.2.2. und 2., *kontinuierliche* und *folgerichtige* Tätigkeiten versus *unterbrochen* und *zerstreut verrichtete* Tätigkeiten), 4) der Ruhezustand mit Sichputzen nicht eine besondere Tätigkeit darstellt, sondern als Fehlen einer scharf gegliederten Tätigkeit aufzufassen ist, also mehr einen *Grund-Zustand* darstellt. Er wird somit nicht wie andere Tätigkeiten punktweise protokolliert oder sogar gezählt (Auch Umherkriechen, verschiedene Bautätigkeiten usw. sind, wegen ihres kontinuierlichen Verlaufes schwer zu zählen).

Trotz dieser Unvollständigkeiten, weist die Tabelle auf einige interessante Tatsachen hin, die wahrscheinlich eine grundlegende Tendenz der Arbeitsteilung bei Hummelvölkern darstellen: 1) Beinahe alle Tätigkeiten können zeitlich kurz nacheinander erscheinen, was bedeutet, daß die Arbeitsteilung keineswegs streng festgelegt ist. 2) Daneben kann man aber zwei Schwerpunkte des Zusammentreffens bemerken, einen bei verschiedenen Sammel- tätigkeiten, den anderen bei den Stocktätigkeiten. Zweifelsohne bedeutet dies eine Gliederung des Lebensablaufes in bezug auf diese zwei, schon wiederholt erwähnten Arbeitstendenzen. Bei diesen zwei Tätigkeitsgruppen ist das Zusammentreffen am geringsten (s. Tabelle 9, unten links). 3) Zwei *Tätigkeiten*, Ruhezustand und Heimkehr ohne Tracht sind am häufigsten mit anderen Tätigkeiten kombiniert, was leicht verständlich ist, wenn man sie als Grundzustand (s. oben) auffasst.

Also ist auch bei Hummeln eine Differenzierung in Innen- und Außendienst wie bei Honigbienen von grundlegender Bedeutung. Natürlich wird auch die Kombination von mehr als zwei Tätigkeiten häufig, beobachtet. Die häufigsten Fälle sind Z-W-B, Z-W-K, Z-W-F und Z-B-K, und die maximalen Kombinationen, W-B-H-Z-F, W-Z-F-K-I, B-I-W-H-Z (Abkürzungen s. Tabelle 9).

5.3. *Lebenslauf einzelner Arbeiterinnen und Arbeitsteilung:* Das allgemeine Bild des Lebenslaufes jeder Hummelarbeiterin ist wie folgt: Am Tag des Ausschlüpfens bleiben die meisten Arbeiterinnen noch untätig (s. Tabelle 8).

Z.B. wurde eine Arbeiterin (X in Tabelle 8, geschlüpft am 11. Juni Vormittag) am Ausschlüpfungstag von 15:00–17:00 Uhr beobachtet. Die Zeitliche Verteilung verschiedener Tätigkeiten während dieser Zeit ist folgende:

Ruhe	104 Min.	21 Sek.	
Umherkriechen	5	59	11-mal
Sichputzen	4	30	5
Manipulierung der Zelloberfläche	2	19	7
Manipulierung des Honigtopfes	1	56	1
Polleneinnahme aus Futtertasche		37	2
Wegnehmen des Wachses aus einer Brutzelle		19	1
Besuch bei einem Honigtopf		2	1

Das Ergebnis zeigt, daß die Arbeiterinnen am ersten Lebenstag meistens ohne Beteiligung an irgendeiner Tätigkeit im Nestbezirk ruhig sitzen. Tags darauf wird aber ihre anfangs noch blasse Behaarung schon schwarz und sie vermögen qualitativ alle Stocktätigkeiten auszuführen, vielleicht mit Ausnahme der Fütterung der Bruten. Vom dritten Tag an beschäftigen sie sich mit allen Stocktätigkeiten. Dauer und Intensität solches Innendienstes weichen individuell erheblich ab. Bei gewissen Zwergarbeiterinnen dauert diese Periode sehr lang, in extremen Fällen lebenslang. Die meisten Individuen beginnen dagegen nach dieser Periode den Außendienst, dessen Anfang individuell ganz variabel ist aber meist zwischen dem 10.–15. Lebenstag auftritt.

Der weitere Lebenslauf der einmal am Außendienst beteiligten Arbeiterinnen kann in einige Type eingeteilt werden: 1) Eifriges Fortsetzen der Sammeltätigkeit, 2) Rückkehr zum Innendienst, und 3) Vagabundieren, d.h. keine intensive Beteiligung weder am Außen- noch am Innendienst. In unserem Volk waren die sammeltüchtigen Arbeiterinnen relativ wenig zahlreich. Selbst die eifrigsten Individuen wie A und B (s. Tabelle 8) arbeiteten oft nur vormittags intensiv. Sie bleiben während der übrigen Zeit meist ruhig im Kasten (Es wird angenommen, daß dies teils durch die jahreszeitlichen Bedingungen beeinflußt wurde, da das Volk in der kältesten Zeit unter Lokalklima beobachtet wurde). Die Wiederkehr zum Stockarbeiten wird bei AB, XY, und BY beobachtet (s. Tabelle 8). Doch war die Durchführung im allgemeinen nicht so intensiv wie früher. Das Vagabundieren (s. Haas, 1962) ist bei BY, A, Y und teilweise bei XY zu sehen. Vermutlich dauert eine solche Tendenz bei gewissen Individuen lebenslänglich. Denn es gab einige unmarkierte, aber durch das Aussehen individuell gekennzeichnete Individuen, die während mehr als 30 Tagen tatsächlich keine sozialen Tätigkeiten verrichteten. Ihr Lebenslauf besteht also nur aus Ruhezustand, Sichputzen, Umherkriechen, Futtereinnahme und gelegentlichem Ausfliegen gefolgt von Heimkehr ohne Tracht.

Beiläufig wird erwähnt, dass gewisse Arbeiterinnen sich gelegentlich auf bestimmte Tätigkeit spezialisierten, was bei der Honigbiene bezüglich des Wächterdienstes gut bekannt ist (Lindauer, 1952,; s auch Sekiguchi & Sakagami, in Präp). Z.B. beschäftigten sich VX und BY (s. Tabelle, mit H od. h bezeichnet) gelegentlich sehr eifrig mit dem Eintragen und

Deponieren von *Apis*-Honig (s. 1.2.4.). Ferner, obgleich nicht in der Tabelle bemerkt, führte VX vom 19.–20. Lebenstage den Transport von toten Kameraden und anderen Unrat innerhalb des Kastens eifrig aus.

Also stimmen unsere Angaben prinzipiell mit der früheren Untersuchungen überein. Lebensalter, Körpergröße, Individualität, all das bisher Hervorgehobene bedingen Verschiedenheiten im Lebensablauf jeder Arbeiterin, somit auch in der Arbeitsteilung überhaupt, aber nie so streng um eine starr fixierte Differenzierung zu ergeben. Neuerdings gaben Sekiguchi & Sakagami (in Präp.) eine Erklärung des Mechanismus der Arbeitsteilung bei der Honigbiene. Dabei wurde angenommen, das der Zyklus von Ruhe-Patrouillieren (Umherkriechen)-Auslösung der Tätigkeit durch einen geeigneten Reiz bei jeder Arbeiterin für die Arbeitsteilung grundlegend ist (s. auch Lindauer, 1952; Otto, 1958). Auf diese Grundstruktur über die altersgebundenen physiologischen Zustände, die angeborenen oder sekundär erworbenen Eigenarten und auch verschiedene interindividuelle Beziehungen im bezug auf die Auslösung jeder Tätigkeit verschiedene Einflüsse aus. Diese Schema passt wahrscheinlich auf für die Hummeln. Dabei scheinen Alter und besonders Kommunikation nicht so stark wie bei Honigbienen beeinflussend. Andererseits hängen die individuellen Eigenarten teils von der Körpergröße ab, was bei den monomorphischen Honig- und stachellosen Bienen keine wichtige Rolle spielt.

Die höchst interessante Frage, ob und wie weit das Volk sich gegen Änderungen des Volkszustandes regulatorisch verhält, wurde in dieser Arbeit nicht speziell handelt. Aber am 11. Juli (Dieser Tag entspricht dem 18. Lebenstage bei A und B, dem 21. LT. bei VX, V XY und BY, und dem 23. LT. bei AB in Tabelle 8) wurden alle Bruten aus anderen Gründen aus dem Nest entfernt, so daß das Volk während einer Woche keine Bruten hatte. Trotzdem stellten wir kein deutlich regulatorisches Verhalten während dieser brutlosen Periode fest. Z.B. nahm die Sammeltätigkeit nicht besonders ab. Die meisten Stocktätigkeiten wurden mehr oder weniger wie früher ausgeführt. Wir wollen nicht daraus folgern, daß unser Volk sich nicht regulatorisch verhielt. Aber wir können wenigstens sagen, daß das Volk nicht so regulationsfreudig war wie die Honigbienen nach einigen Untersuchungen (Rösch, 1928, 1930; Lindauer, 1952, Sakagami, 1953 b, usw.).

5.4. Ausbleiben aus dem Nest: Mit Daten über das Ausbleiben mancher Arbeiterinnen vom Nest möchten wir unsere Beschreibungen abschließen. Schon Plath (1934) macht darauf aufmerksam, daß manche Hummelsammlerinnen in der Nacht nicht in das Nest zurückkehren und diese Zeit meistens auf Blüten zubringen. Nach Free (1955, b) verbringen rund 1/4 sämtlicher Sammlerinnen die Nacht außerhalb des Nestes. Als eine Ursache nimmt Free den Mangel an genügender Zeit, um die Sammeltätigkeit zu beenden, an. Unsere Beobachtungen bestätigen aber, daß manche Arbeiterinnen nicht nur die Nacht, sondern auch die meisten Tagesstunden außerhalb des Nestes zubringen. Dies ist deutlich z.B. bei XY und B in Tabelle 8, deutlicher aber bei einigen markierten Individuen, die schon beim Einsetzen des Volkes in den Kasten vorhanden waren, so daß ihre genaues

Alter unbekannt war. Das Verhältnis der Tage, an denen sich nachts nicht im Nest waren, zu sämtlichen Beobachtungstagen beträgt für jede dieser Arbeiterinnen: 16/24, 17/23, 5/23, 6/13, 3/9, 6/9, 5/7, 3/6, 6/8, 3/7, d.h. erreicht oft sogar bis zu 75%, wobei das Ausbleiben auf Grund von 1) wirklicher Abwesenheit in Nacht und 2) Nicht-Heimkehr bis zu 18:00 Uhr und Abwesenheit vor 8:30 festgestellt wurde.

Die Beobachtungsprotokolle einiger dieser Arbeiterinnen sind in Tabelle 10, in der das Ausbleiben mit x, X, **X** bezeichnet ist, festgehalten. Auch zeigt Abb. 8 ein solches Ausbleiben für einige Individuen. Also kehrten einige Individuen während zwei oder mehr Tagen nur gelegentlich heim. Es gibt verschiedene Typen: 1) Intensives Sammeln verbunden mit nächtlichem Ausbleiben (G', 17.-22. Juni), 2) Ausbleiben am Tag und Heimkehr in der Nacht (RG, 12.-15. Juni), 3) Ausbleiben am Tag und in der Nacht (G', 4.-7. Juli, WO, 17.-25. Juni und 4.-7. Juli). In den letzten Fällen kehrten Arbeiterinnen nur ein- oder zweimal tagsüber heim, mit oder ohne Tracht, und flogen nach kurzem Aufenthalt wieder hinaus. In solchen Fällen, kann man sagen, daß die Arbeiterinnen ihre eigenes fast solitäres Leben haben, das nur schwach mit dem Volksleben verknüpft ist. Wir wissen nicht, wieweit dieser Befund über das Volksleben der Hummeln verallgemeinert werden kann. Nur können wir schließen, daß dies bei den höheren sozialen Bienen zumindest höchst ungewöhnlich ist.

Tabelle 10. Einige Daten über sammeltüchtigen Individuen, unter besonderer Berücksichtigung des Ausbleibens aus dem Nest.

Tier	Beobachtungsperiode (12. Juni ~ 7. Juli)																																	
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7								
G'	S	sx	X	S	X	S	S	S	so	so	X	S	S	S	S	s	o	/	X	S	/	x	x	X	sx									
	S	X	sx	so	X	S	sx	o	/	so	so	S	so	o	so	o	o	X	/	X	S	/	X	X	X	X								
WO	S	X	X	X	X	sx	X	X	/	X	X	X	sx	sx	so	X	so	so	/	so	X	/	x	X	X	X								
	sx	X	X	x	x	sx	sx	sx	/	so	X	X	sx	X	o	sx	X	so	/	o	X	/	X	X	ox	sx								
RG	X	X	X	X	o	X	so	S	/	o	o	o	o	so	so	so	sh	o	/	X	so	/	xo	xo	xo	o								
	x	x	sx	sh	o	o	so	ox	/	so	o	o	so	o	o	so	o	X	/	X	o	/	so	so	X	so								
YY	X	X	X	sx	o	so	S	X	/	h	h	h	h	sx																				
	x	x	sx	X	o	so	so	sx	/	h	o	h	h	sx																				
R'	o	o	o	o	o	x	S	S	/	ox																								
	o	o	o	o	so	sx	sx	sx	/	so																								

Bei jedem Individuum sind die Vor- und Nachmittagsbeobachtungen oben und unten besonders dargestellt. S und s, intensive und lässige Sammelstätigkeit; o, Aufenthalt im Nest, fast ohne soziale Tätigkeiten; h, lässige Beteiligung am Stockarbeiten; X, Ausbleiben ohne Heimkehr; x, Ausbleiben mit ein- oder zweimaliger Heimkehr: S, X, x, usw., in der Nacht nicht im Nest.

Schluß

Die vorliegende Arbeit stellt den ersten Beitrag unserer Dauerbeobachtungen über die Biologie von *Bombus atratus* dar. Da die Besprechung einzelner Teilfragen in jedem Abschnitt erfolgte, möchten wir uns hier nur auf einige allgemeine Erörterungen beschränken.

Erstens weichen unsere Beobachtungen in einiger Hinsicht von den bisherigen Befunden ab. Hier ist vor allem der Eiablage-Vorgang der Königin zu nennen. Dieses Verhalten stimmt wohl mit den früheren Angaben überein, aber das Deckeln der Brutzelle nach der Eiablage scheint nach unseren Beobachtungen durch das Vorhandensein des Eies ausgelöst zu werden. Es gibt einige frühere Angaben, daß, solche obligatorische Aufeinanderfolge von Eiablage und Deckeln nicht immer der Fall sei. Es ist noch eine offene Frage ob eine solche Differenz durch artliche Verschiedenheit oder durch sonstige Bedingungen verursacht wird. Deshalb sind weitere genaue Beobachtungen bei anderen Arten wünschenswert. Dabei müssen die beobachteten Arten genau gekennzeichnet sein, nicht, wie bei gewissen Arbeiten, worin die Namen der beobachteten Arten nur anfangs aufgezählt und danach die Beschreibungen ohne Artnamen gegeben sind. Sicher ist das Verhalten der Hummeln bei den verschiedenen Arten nicht so stark abweichend wie bei Ameisen oder bei stachellosen Bienen. Aber wir können ohne Beweis die Art-differenz nicht *a priori* ablehnen.

Zweitens aber muß betont werden, daß unsere Beobachtungen mehr Übereinstimmungen als Widersprüche mit den früheren Angaben brachten, sowohl was die Verhaltenstypen als auch die interindividuellen Beziehungen, sowie die Arbeitsteilung anlangt. Also können wir folgern, daß die Hummeln auch 100 km nordwärts vom Wendekreis des Steinbocks sich mehr oder minder den Arten der Nordhalbkugel ähnlich verhalten.

Drittens dürfen wir nicht vergessen, daß diese ähnliche Lebensweise und das entsprechende Verhalten in den Wintermonaten unter Lokalklima beobachtet wurden. In gemäßigten Gebieten der Nordhalbkugel produzieren die Hummelvölker im Herbst die Geschlechtstiere, Männchen und Königinnen. Dann lösen sich die Völker allmählich auf. Neuerdings berichten Lehmensick und Stein (1958) über ein interessantes Verhalten bei *B. (Pyrobombus) hypnorum* (Linné): Unter besonders günstigen Temperatur- und Ernährungsbedingungen blieben die frisch geschlüpften Königinnen eines Nestes von *B. hypnorum* im Nest ohne einen "Winterschlaf" zu halten. Während dieses pleometrotischen Zustandes beschäftigten sich diese Königinnen mit allen sozialen Tätigkeiten, die von diesen Königinnen produzierten Arbeiterinnen dagegen beteiligten sich daran nicht. Dieser arbeitslose Zustand ist bekannt von den übriggebliebenen Arbeiterinnen in der sich auflösenden Herbsthummelvölkern (s. Wagner, 1907). Unser Volk wurde nun gerade im Herbst gefangen und danach zwei Jahre lang gezüchtet. Über die im Spätherbst und Winter gemachten Beobachtungen wurden in dieser Arbeit berichtet. Während der Wintermonate verhielt sich das Volk genau so wie die

Sommervölker der Nordhalbkugel. Ein gewisses Nachlassen der Sammeltätigkeit wurde zwar gelegentlich festgestellt, sonst aber zeigte das Volk kein Zeichen der Produktion der Geschlechtstiere oder der Auflösung. Die Königin produzierte dauernd und zwar nur Arbeiterinnen, und die Arbeiterinnen verrichteten alle soziale Tätigkeiten. Das Volk war zwar durch künstliche Heizung geschützt, aber Hummelvölker lösen sich im Herbst meist sogar bei künstlicher Heizung auf. Auch ist die Produktion der Geschlechtstiere und die folgende Auflösung des Volkes nicht immer unmittelbar durch die Temperaturabnahme im Herbst bedingt. Bei manchen Arten der Untergattung *Pyrobombus* (Z.B. *B. pratorum* (Linné) in Europa, Free & Butler, *B. ardens* in Japan, Miyamoto, 1957 b) produzieren die Völker die Geschlechtstiere normalerweise im Frühsommer oder sogar im Spätfrühling und lösen sich dann auf. Wir wollen unsere Ergebnisse, die an einem einzigen, unter künstlichen Bedingungen beobachteten Volk gewonnen wurden, nicht kritiklos auf den Lebenszyklus der neotropischen Tieflandhummeln übertragen. Nur möchten wir bemerken, daß der Lebenszyklus der tropischen Hummelvölker von dem der außertropischen verschieden sein *kann*, was schon von v. Ihering, aber ohne genaue Beobachtungen, behauptet wurde.

Viertens endlich soll das Sozialleben der Hummeln mit demjenigen der höheren sozialen Bienen, der Honigbienen und stachellosen Bienen, kurz verglichen werden. Im Hinblick auf sie haben die Hummeln einige biologische Eigenschaften. Bebrüten, gemeinsames Ablegen einiger Eier in ein und dieselben Zelle und Entwicklung der Brut in Zellen, die allmählich hochgezogen werden, sind die interessantesten Differenzierungen, die bei keiner der höheren sozialen Bienen auftreten. Betrachtet man jedoch die Lebensweise im Ganzen, so zeigen die Hummelgesellschaften deutlich einen niederen Differenzierungsgrad der sozialen Beziehungen als dieselben der Honigbienen und stachellosen Bienen. Natürlich hat man dies schon wiederholt herausgestellt. Wir möchten aber diese Feststellung durch die folgenden, bisher nicht oder relativ wenig beachteten Züge ergänzen: Defäkation durch Spritzen innerhalb des Nestes, Fehlen gegenseitiger Fütterung und sonstiger interindividueller sichtbarer Anlockungsmittel, Ausführung von Zellenbau-Eiablage-Deckeln ausschließlich durch die Königin und Kontinuität dieser Teilvorgänge, häufiges Auftreten von eierlegenden Arbeiterinnen, häufiges Auftreten der Nektar- und Pollensammeln auf ein und derselben Trachtreise, häufiges Pressen der Pollentracht durch die Sammlerin selbst, langes Ausbleiben mancher Arbeiterinnen aus dem Nest, schwache Differenzierung des Lebensablaufes der Arbeiterinnen in bezug auf die Arbeitsteilung, und wahrscheinlich auch schwache Regulationsfähigkeit gegen Änderungen des Volkszustandes.

Zusammenfassung

1. Die vorliegende Arbeit stellt den ersten Beitrag aufgrund von Dauerbeobachtung zum Verhalten eines in einen Beobachtungskasten gebrachten Volkes von *Bombus* (*Fervidobombus*) *atratus* Franklin, einer neotropischen und biologisch

den Futtertaschenbildern zugehörigen Hummelart dar. In diesem Beitrag wurden nur die Beobachtungen während der Wintermonate behandelt.

2. Als Einleitung wird eine Übersicht über die bisherigen Kenntnisse der Biologie der neotropischen Tieflandhummeln gegeben.

3. Verschiedene Tätigkeiten im Innern des Stockes werden, auch wenn sie nicht quantitativ protokolliert wurden, kurz beschrieben, um die Kenntnis des Verhaltensinventares zu vervollständigen. Außerdem, wurden Verhaltensweisen bzw. Zusammenhänge zwischen Verhaltensweisen beobachtet und diskutiert.

4. Der Zyklus Ruhe-Umherkriechen-Ausführung verschiedener Tätigkeiten, scheint für das Alltagsleben der Arbeiterinnen die Regel zu sein.

5. Hummeln sind fähig, mit Hilfe der Mittelbeine ihre Brustoberseite vollständiger zu reinigen als Honigbienen. Zwei Verteidigungshaltung, Auf-dem-Rücken-Liegen sowie Emporstecken eines Mittelbeines, sind der Gattung eigentümlich, und kommen, zusammen mit der Defäkation durch Spritzen innerhalb des Nestes, bei anderen sozialen Bienen nicht vor.

6. Ein bekanntes Verhalten, das Bebrüten, wird als ein spezialisierter Ruhezustand betrachtet, der vielleicht sekundär eine Bedeutung für die Erwärmung der Brut bekam.

7. Wie bei anderen sozialen Bienen sind die meisten Bautätigkeiten durch ihren *unterbrochenen* und *zerstreuten* Verlauf charakterisiert. Neben der Fütterung durch eine Futtertasche, die den taschenbildenden Hummeln eigentümlich ist, wird, wenn auch nicht häufig, die unmittelbare Fütterung durch die Zellwand beobachtet.

8. Auch wenn geringe Tendenz zum Spezialistentum beobachtet wird, scheinen alle Stockhummeln unabhängig von Alter und Individualität, *qualitativ* immer aller Tätigkeiten fähig.

9. Qualitativ gibt es keinen wesentlichen Unterschied zwischen Königin und Arbeiterinnen in bezug auf das Verhalten innerhalb des Nestes. Quantitativ betrachtet werden jedoch gewisse Tätigkeiten hauptsächlich von der Königin (Zellenbau und Eiablage), andere ganz überwiegend von den Arbeiterinnen (Wachen, Reinhalten, usw.) verrichtet.

10. Zellenbau und Eiablage der Königin bilden einen einheitlichen und kontinuierlichen Arbeitsvorgang. Der Zellenbau, der vom Verharren bei einer Brutzelle, auf der die Eierzelle erbaut wird, bis zu Vollendung der Zelle ungefähr 50 Min. dauert, besteht aus drei sich wiederholenden Arbeitsphasen,—Arbeiten auf dem Baugrund, Sammeln des Materials von diesem Grund, sowie von benachbarten Zellen und Exkursion zu weiter entfernten Zellen um Material zu sammeln. Durch dieses Verhalten entsteht auf dem Baugrund eine unregelmäßige Wachsanhäufung, aus der allmählich die Zelle geformt wird.

11. Der gesamte Eiablage-Vorgang besteht aus 7–9 einzelnen Legeakten. Bei jedem Akt wird zuerst der Stachel ausgestreckt, bei der eigentlichen Ablage aber wieder zurückgezogen. Das Intervall zwischen zwei aufeinander folgenden Legeakte beträgt 60–70 Sek., und die Gesamtdauer des Vorganges rund 10 Min.

Während dieser Zeit tritt fortwährend ein eigenartiges Zwickeln der Beine auf. Das Deckeln der belegten Zelle beginnt bald nach der letzten Ablage und dauert ohne Unterbrechung 30–90 Sek.

12. Falls die Königin vor der ersten Ablage von der Zelle weggenommen wird, setzt sie nach dem Freilassen Bearbeitung fort. Falls dagegen sie nach der ersten oder einer späteren Ablage kurzzeit entfernt wird, so fängt sie mit dem Deckeln der Zelle ohne weitere Ablage. Anscheinend wirkt das Vorhandensein eines Eies innerhalb der Zelle als der Reiz, der das Deckeln auslöst. Das würde eine unmittelbare Aufeinanderfolge der einzelnen Legeakte erforderlich machen. Aber die Angaben anderer Autoren bestätigen die Allgemeingültigkeit unserer Annahme nicht immer.

13. Während des Zellenbau- und Eiablage-Vorganges sind Königin und Arbeiterinnen voneinander unabhängig und verhalten sich gleichgültig. Das Verhalten eierlegender Arbeiterinnen gleicht im wesentlichen demjenigen der Königin. In allen beobachteten Fällen wurde der Vorgang durch einen Angriff der Königin verhindert. Sie frißt nach dem Verjagen der Legerin die von dieser abgelegten Eier. Ein Widerstand der Arbeiterinnen gegen die Königin wurde nie beobachtet.

14. Im allgemeinen gibt es keine besonderen sichtbaren interindividuellen Beziehungen zwischen Stockgenossen. Jedes Individuum wird in seinem Verhalten im allgemeinen von keinem anderen beeinflusst. Immerhin wurden einige Angriffe von bestimmten Individuen auf bestimmte andere bemerkt. Aber diese standen in keinem deutlichen Zusammenhang weder mit der Sozialhierarchie noch mit sozialen Tätigkeiten, Ovarienentwicklung und Futtereinnahme.

15. Einige Beobachtungen über das Verhalten gegen Mitbewohner, und zwar künstlich eingesetzte stachellose Bienen, *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier, Buckelfliegen, *Pseudohypocera kerteszi* (Enderlein) und *Antherophagus*-Käfer werden gegeben. Dieser letztgenannte Käfer dringt, wie auf der Nordhalbkugel, durch Phoresie in das Nest ein.

16. Das Verhalten der heimkehrenden Sammlerinnen stimmt im allgemeinen mit den bisherigen Angaben überein, wie z.B.: keine Futterabgabe an Kameradinnen, wiederholte Wahl derselben Vorratstöpfe oder Futtertaschen zum Abladen, Variabilität der Aufenthaltsdauer, usw.

17. Das Abladen der Pollentracht wird wie bei anderen Hummelarten ausgeführt. Im Gegensatz zu den höheren sozialen Bienen, wird die Pollen oft (in ca. 1/3 der gesamten Fälle) durch die Sammlerin selbst gepresst. Das Pressen ist häufiger bei Pollensammlerinnen als bei Pollen- und Nektarsammlerinnen, häufiger auch bei Hummeln mit großen Pollenpaketen und kurzem Stockaufenthalt als bei solchen mit geringerer Tracht und längerem Aufenthalt. Aus einigen Abnormitäten wurde auf eine stereotype Seite des Abladungsaktes geschlossen.

18. Es gibt verschiedene Typen des Sammel- und Aufenthaltsverhaltens. Das gleichzeitige Sammeln von Pollen und Nektar tritt ziemlich häufig auf. Aber

die meisten PN-Sammlerinnen verhalten sich anscheinend mehr als Nektar- denn als Pollensammlerinnen, weil ihre Pollentracht oft sehr klein ist. Oft fliegen sie nach Nektarabladung, ohne Pollen abzuladen, wieder.

19. Es gibt keinen deutlichen Zusammenhang zwischen Sammeltyp und Alter. Aber eine schwache Tendenz, anfangs mehr Pollen als Nektar zu sammeln, wurde bei einigen markierten Individuen beobachtet.

20. Die Beobachtungen an markierten Individuen bestätigen im Prinzip die bisher über die Arbeitsteilung bei Hummelvölkern vorliegenden Befunde. Es gibt keine verfeinerte Arbeitsteilung. Beinahe alle sozialen Tätigkeiten können bei ein und demselben Individuum zeitlich unmittelbar nacheinander auftreten. Eine Differenzierung in Arbeiterinnen, die hauptsächlich Innen- und solche die hauptsächlich Außendienst tun ist jedoch deutlich.

21. Die Arbeiterinnen sind am ersten Lebenstag untätig, danach beteiligen sie sich relativ eifrig am Innendienst, und zwar bis zum Beginn des Außendienstes, der am häufigsten am 10.–15. Lebenstag aufgenommen wird. Der weitere Lebensablauf der Arbeiterinnen, die sich einmal am Außendienst beteiligt haben, ist variabel, z.B. Fortsetzung der Sammeltätigkeit, Wiederkehr zum Innendienst oder Vagabundieren. Jedenfalls wird Innendienst von diesen älteren Individuen im allgemeinen nicht so eifrig und häufig wie von jüngeren verrichtet.

22. Diese allgemeine Tendenz schwankt hinsichtlich Intensität und Spezialisierung individuell stark. In diesem Zusammenhang wurde bestätigt, daß die Zwergarbeiterinnen sich mehr am Innen- als am Außendienst beteiligen. Die Regulation gegenüber Änderungen des Volkszustandes scheint, selbst wenn sie vorhanden ist, nie so ausgeprägt wie bei Honigbienen.

23. Manche Individuen bleiben längere Zeit vom Nest weg, sowohl am Tage als auch in der Nacht, was bei den höheren sozialen Bienen höchst ungewöhnlich ist.

24. Abschließend wurde auf folgendes hingewiesen: 1) Notwendigkeit von weiteren vergleichenden Beobachtungen über verschiedene Verhaltensweisen, 2) Allgemeine Übereinstimmung des Verhaltens von *B. atratus* mit den bisherigen Beobachtungen an Hummelarten der Nordhalbkugel, 3) Fortdauer des solch "normalen" Volkslebens während der Wintermonate, und 4) Betonung der Ursprünglichkeit der Hummelgesellschaft im Vergleich mit derjenigen höherer sozialer Bienen aufgrund weiterer, bisher verhältnismäßig unbeachteter Verhaltensweisen.

Literatur

- Beecken, W. 1934. Über die Putz- und Säuberungshandlung der Honigbiene. Archiv. f. Bienenkd. 15: 213–275.
Brian, A.D. 1952. Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius. J. anim. Ecol. 21: 223–240.
——— 1954. The foraging of bumblebees. Bee World 35: 61–67, 81–91.

- 1957. Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes. *J. anim. Ecol.* **26**: 71–98.
- Butler, C.G., and J.B. Free 1952. The behaviour of worker honeybees at the hive entrance. *Behaviour* **4**: 262–292.
- Cumber, R.A. 1949. The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste. *Tr. roy. entom. Soc. London* **100**: 1–45.
- Deleurance, Ed. -Ph. 1957. Contribution a l'étude biologique des *Polistes* (Hyménopteres, vespides). I. Activité de construction. *Ann. Sci. Nat., Zool.* (11^e): 91–222.
- Dias, D. 1958. Contribuição para o conhecimento da bionomia de *Bombus incarum* Franklin da Amazônia (Hymenoptera, Bombidae). *Rev. Brasil. Entom.* **8**: 1–20.
- 1960. Notas sobre um ninho de *Bombus* contruído acima do chão (Hymenoptera, Apoidea). *Ibid.* **9**: 151–156.
- Free, J.B. 1955 a. The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies. *Brit. J. anim. Behav.* **3**: 147–153.
- 1955 b. The division of labour within workers of bumblebee colonies. *Insectes Sociaux* **2**: 195–212.
- , and C.G. Butler 1959. Bumblebees. xiv+208 pp., Collins, London.
- Freisling, J. 1938 a. Die Nestorientierung von *Vespa germanica* und ihre Bedeutung für das Staatsganze. *Zs. Tierpsychol.* **2**: 57–80.
- 1938 b. Die Bauinstinkte der Wespen (Vespidae). *Ibid.*, **2**: 81–98.
- v. Frisch, K. 1952. Hummeln als unfreiwillige Transportflieger. *Natur u. Volk* **82**: 171–174.
- Haas, A. 1961. Das Rätsel des Hummeltrompeters: Lichtalarm. 1. Berichte über Verhaltensstudien an einem kleinen Nest von *Bombus hypnorum* mit Arbeiter-Königin. *Zs. Tierpsychol.* **18**: 129–138.
- 1962. Phylogenetisch bedeutungsvolle Verhaltensänderungen. 2. Berichte über Verhaltensstudien an einem Nest mit Arbeiter-Königin (*Bombus hypnorum*). *Ibid.* **19**: 356–370.
- Hediger, H. 1941. Biologische Gesetzmäßigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. *Mitt. naturf. Gesell. Bern* 37–55.
- v. Ihering, R. 1903. Biologische Beobachtungen an brasilianischen *Bombus*-Nestern. *Allgem. Zs. Entom.* **8**: 447–453.
- Jordan, R. 1936. Beobachtungen der Arbeitsteilung im Hummelstaate (*B. muscorum*). *Archiv f. Bienenkd.* **17**: 81–91.
- Khalifman, I. 1953. Bees. 366 pp. Foreign Languages Publ. House, Moskow.
- Lecompte, J. 1954. Essai d'une analyse causale du comportement agressif des ouvrières d'abeilles (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux* **1**: 49–57.
- Lehmensick, R.M., und G. Stein 1958. Biologische Beobachtungen an einem polygynen Nest von *Bombus hypnorum* L. *Zool. Jb., Syst.* **86**: 71–84.
- Lindauer, M. 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zs. vergl. Physiol.* **34**: 299–345.
- 1961. Communication among social bees. ix+143 pp., Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).
- Meidell, O. 1934. Fra dagliglivet i et homlebol. *Naturen* 85–95, 108–116 (From mimeographed English translation by A. Løken, 1953).
- Michener, Ch. D. and W.E. LaBerge 1954. A large *Bombus* nest from Mexico. *Psyche* **61**: 63–67.
- Milum, V.G. 1947. A grooming dance and associated activities of the honeybee colony. *Illinois Acad. Sci., Tr.* **40**: 194–196.
- Miyamoto, S. 1957 a. Biological studies on the Japanese bees IV. Behavior study on

- Bombus ardens* Smith in early stage of nesting. Sci. Rep. Hyogo Univ. Agric. 2: (Ser. Agric. Biol.): 1-5.
- 1957 b. Biological studies.... V. Behavior study on *Bombus ardens* Smith in developing stage of nest. Ibid. 3: 6-11.
- Moure, J.S., e Sh. F. Sakagami 1962. As mamangabas sociais do Brasil (*Bombus* Latr.) (Hym., Apoidea). Studia Entom., Petrópolis 5: 65-194.
- Nixon, H.L. and C.R. Ribbands 1952. Food transmission within the honeybee community. Proc. roy. Soc., B 140: 43-50.
- Nogueira-Neto, P. 1950. Notas bionômicas sobre meliponíneos (Hym., Apoidea). IV. Colonias mistas e questões relacionadas. Rev. Entom., Rio de Janeiro 21: 305-367.
- Otto, D. 1958. Ueber die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Wiss. Abhdl., 30, 166 SS., Akadem. -Verlag, Berlin.
- Pardi, L. 1942. Ricerche sui Polistini 5. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna 14: 1-106.
- 1946. Ricerche sui Polistini 7. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. Ibid. 15: 25-84.
- 1947. Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus* L. Behaviour 1: 138-172.
- 1952. Dominazione e gerarchia in alcuni invertebrati. Structure et Physiologie des Sociétés animales. Colloq. internat. CNRS 34: 183-197.
- Plath, O.E. 1934. Bumblebees and their ways, xvi+201 pp., The Macmillan, New York.
- Richards, O.W. 1931. Some notes on the humble-bees allied to *Bombus alpinus* L. Tromsø Mus. Aarsh. 50 (1927), No. 6: 32 pp.
- 1946. Observations on *Bombus agrorum* (Fabricius) (Hymenoptera, Bombidae). Proc. roy. entom. Soc., London, (A) 21: 66-71.
- 1953. The social insects, 219 pp., MacDonald, London.
- , and M.J. Richards 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). Tr. roy. entom. Soc., London 102: 1-170.
- Rösch, G.A. 1925. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeiterinnen Zs. vergl. Physiol. 2: 571-631.
- 1927. Über die Bautätigkeit und das Alter der Baubienen. Weitere Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Ibid. 6: 265-298.
- 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 2. Die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. Ibid. 12: 1-71.
- Sakagami, Sh. F. 1953. Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L.I. Jap. J. Zool. 11: 117-185.
- 1953 b. Arbeitsteilung in der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen. Beiträge zur Biologie II. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Zool. 11: 343-400.
- 1954. Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organization of the honeybee. Insectes Sociaux 1: 331-344.
- 1959. Some interspecific relations between Japanese and European honeybees. J. anim. Ecol. 28: 51-68.
- , and R. Zucchi, 1963. Oviposition process in a stingless bees, *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica* Latr. (Hym.). Studia Entom., Petrópolis 6: 497-510.

- , ———, and Y. Akahira (in press). Nest architecture and brood development in a Neotropical bumblebee, *Bombus atratus* Franklin. *Insectes Sociaux*.
- Sladen, F.W.L. 1912. The humble bee, its life history and how to domesticate it. xiii + 283 pp., Macmillan, London.
- Sparre-Schneider, J. 1905. Hymenoptera aculeata in arktischen Norwegen. *Tromsø Mus. Aarsh.* **29**: 31-160.
- Taniguchi (=Miyamoto), S. 1955. Biological studies on the Japanese bees II. Study on the nesting behavior of *Bombus ardens* Smith. *Sci. Rep. Hyogo Univ. Agric.* **2**: 89-96.
- 1956. Biological studies. . . . III. Request in flower-visiting of infrasocial bees. *Ibid.* **2** (Ser. Agr. Biol.): 37-51.
- Verlaine, L. 1934. L'instinct e l'intelligence chez les Hyménopteres XXV. La spécialisation et la division du travail chez les bourdons. *Bull. Soc. Sci. Liège* **4**: 81-86.
- Wagner, W. 1907. Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche. *Zoologica, Stuttgart* **19**: 1-239.
- Weyrauch, W. 1934. Über einige Baupläne der Wabenmasse in Hummelnestern. *Zs. Morph. Oekol. Tiere* **28**: 497-552.
-