

Verhaltensstudien an europäischen Hummeln

Adolf Haas SJ

Herrn Prof. Dr. Konrad Lorenz in Verehrung und Freundschaft gewidmet

Zwar beschäftige ich mich schon seit über 20 Jahren intensiv mit der Biologie der Hummeln; aber je mehr biologische Erkenntnis uns die Hummeln verraten, um so größere Rätsel geben sie uns auf der anderen Seite wieder auf. Als wir vor ungefähr fünf Jahren das „generische Verhalten“ entdeckten, als uns damals ein ganz unerwarteter Blick in biologische Zusammenhänge aufging, die wir bisher nicht einmal geahnt hatten, da mußte ich mir sagen: Jetzt können wir wieder von ganz vorne anfangen! Es ist uns ergangen wie dem Wanderer im Gebirge: Je länger wir auf unserem Gebirgspfad wanderten und je höher wir stiegen, um so größer wurden die Perspektiven und Ausblicke in Landschaften und Täler, die unser Fuß noch nie betreten hatte. Es blieb uns dann nichts anderes übrig, als von unserem erhöhten Blickpunkt wieder in die Täler hinabzusteigen und unbekanntes Land Schritt für Schritt kennenzulernen. Wir wollen nun eine kleine Wanderung in die Biologie der Hummeln antreten und dabei einige Pfade verfolgen, die wir in den letzten Jahren gegangen sind.

Die Schwarmbahnen der Hummel Männchen

Es werden im Sommer 1966 genau 30 Jahre, daß uns die Hummeln ihr erstes Rätsel aufgegeben haben, an dessen Lösung wir heute noch arbeiten, ohne es vollständig aufgeklärt zu haben. Ich erinnere mich noch ganz genau, wie wir damals im Forstenrieder Park bei Pullach am Fuß einer großen Fichte standen und ein eigenartiges Verhalten der Hummeln beobachteten. Alle paar Minuten kam eine Hummel angeflogen, senkte sich in die Tiefe einer der Wurzelnischen der großen Fichte, setzte sich dort aber nicht nieder, sondern flog nach einer kurzen „Besichtigung“ der Nische sogleich wieder weiter zu einem etwa 20 m entfernten Baum, um dort in der Wurzelnische dieses Baumes das gleiche Spiel zu wiederholen. Wir beobachteten tagelang die gleichen Bäume und konnten feststellen, daß bis in den Herbst hinein die Hummeln an den gleichen Bäumen solche Wurzelnischen beflogen, und zwar von den frühen Morgenstunden bis in den späten Nachmittag hinein. Zuerst vermuteten wir, daß an den Wurzelnischen der Bäume sich Hummelnester befinden; aber das war eine Täuschung; denn alle Nachforschungen erwiesen, daß an den Anflugpunkten nichts Nestartiges zu finden war. Zu unserer Überraschung

stellten wir dann fest, daß die ganzen Waldränder des ausgedehnten Forstenrieder Parkes von solchen Hummeln bevölkert waren, die zahlreiche Wurzelnischen der großen Fichten beflogen. Auch Baumstümpfe wurden auf die gleiche Weise von Hummeln besucht. Bei schönem Wetter war meist ein außerordentlich reger Flugbetrieb, und die Hummeln flogen aus allen Richtungen kommend in schnellem Flug eine Wurzelnische nach der andern ab. Aber weder Blumen noch Nester waren an den Anflugpunkten zu finden, die vielleicht die Hummeln hätten anlocken können. So war dieses Verhalten für uns außerordentlich rätselhaft. Wir waren von dem Problem, das uns die Hummeln stellten, so fasziniert, daß wir mancher Philosophie-Vorlesung fernblieben und uns im Wald mit den Hummeln beschäftigten. Zwei Beobachtungen brachten uns bald ein ganzes Stück voran: 1. Alle Hummeln, die wir an den Wurzelnischen abfingen, waren ausnahmslos Männchen. 2. Alle Männchen gehörten ausnahmslos der gleichen Art an, es waren alles Männchen unserer Gartenhummer (*Bombus hortorum* L.). Wir konnten uns also jetzt folgende Zusammenhänge klarmachen: Die Hummel Männchen werden ebenso wie die jungen Königinnen erst am Ende der Entwicklungsperiode eines Hummelvolkes produziert. Die frisch geschlüpften Männchen haben noch ein ganz weißes Haarkleid. Im Lauf von rund vier Tagen färbt sich das Haarkleid in der arttypischen Weise, und um diese Zeit fliegen die Männchen aus dem mütterlichen Nest aus, ohne je wieder dorthin zurückzukehren. Die Männchen bleiben also ihr ganzes Leben lang, Tag und Nacht, außerhalb des Nestes. Das gilt übrigens für alle von uns bisher beobachteten Hummelarten. Aber wohin fliegen die Männchen? Zerstreuen sie sich in alle vier Windrichtungen? Die Beobachtungen im Forstenrieder Park und alle in den letzten 30 Jahren in verschiedenem Gelände gemachten Beobachtungen und Experimente bestätigten, daß die Hummel Männchen nach dem Ausflug aus dem mütterlichen Nest ein ihnen arttypisch entsprechendes Gelände aufsuchen. So versammeln sich Tausende von Gartenhummer-Männchen in den Randgebieten der Wälder und in parkartigem Gelände, verteilen sich dort ziemlich gleichmäßig und besuchen bei schönem Wetter die Wurzelnischen der Bäume und andere dunkle Geländepunkte. Die Ackerhummer Männchen (*B. agrorum*) dagegen fliegen Blätter und Äste von Laubbäumen an. Die Steinhummer Männchen versammeln sich oft in großer Zahl auf den Gipfelregionen unserer Laub- und Nadelbäume. Ganz im Gegensatz hierzu fliegen die Männchen von *Pomorum* und *Elegans* immer nur an die Kräuter und Gräser unserer Äcker und Wiesen. Wir sind zur Zeit immer noch dabei, für die verschiedenen europäischen Arten die den Männchen zukommenden arttypischen Geländeformen festzustellen und auf Karten aufzunehmen. Bei den meisten Arten des Flachlandes wissen wir bereits sehr gut Bescheid, so daß man meist auf Anhieb sagen kann, wo die Männchen einer bestimmten Art zu finden sein müssen. Ganz wenig wissen wir allerdings über das Verhalten der alpinen und hochalpinen Arten. Ich bin gerade dabei, unsere Erfahrungen über diesen Punkt in einer Arbeit zusammenzufassen.

Aber nun die entscheidende Frage: Was treiben die Männchen in ihrem arttypischen Gelände? Und vor allem: Was interessiert denn die Männchen an den verschiedenen Flugpunkten, z. B. den dunklen Wurzelnischen der Bäume? Um das herauszubekommen, kennzeichneten wir zuerst die Männchen nach der Methode von Karl v. Frisch mit Farbflecken auf dem Thorax. Damit hatten wir aber nur wenig Erfolg, denn wir mußten ja die Tiere bei ihrem oft schnellen Flug erkennen und konnten sie nicht jedesmal abfangen. Nach vielen fehlgeschlagenen Versuchen kennzeichnen wir heute die Tiere durch ein angehängtes Stanniolfähnchen: zwischen Thorax und Abdomen bringen wir eine Fadenschlinge an und führen dann den Faden unter den Beinen der Hummel weiter. An das Ende des Fadens kleben wir ein Stanniolfähnchen, auf dem wir noch durch ein aufgestelltes Blättchen eine Art Bremse anbringen können, um den oft rasanten Flug etwas zu verlangsamen. Mit dieser Methode, die heute in ähnlichen Fällen vielfach nachgeahmt wird, haben wir manche Rätsel des Hummelfluges lösen können. Ich möchte nur drei wesentliche Ergebnisse erwähnen:

1. Jedes Hummelmännchen fliegt in seinem Gelände eine Reihe typischer Geländepunkte ab und zwar so, daß sich eine in sich geschlossene Kurve ergibt. Das Männchen kehrt also an seinen Ausgangspunkt zurück. Die ganze Bahnkurve, die aus wechselnd vielen Anflugpunkten besteht, kann $\frac{1}{2}$ bis 1 km lang sein, und das Männchen ist fast den ganzen Tag damit beschäftigt, die Bahn und die einzelnen Flugpunkte abzufliegen. Die tägliche Flugleistung, z. B. eines Gartenhummelmannchens im Forstenrieder Park, beträgt etwa 60 km. Es stimmt also nicht, was man in der Literatur oft lesen kann, daß die Männchen Faulenzer seien, die sich den ganzen Tag auf den Blüten herumtreiben und außer ihrem Befruchtungsgeschäft nichts Konkretes zu tun haben. Zwar fliegen die Männchen nach einigen Bahnflügen immer wieder auf einen blütenreichen Futterplatz ab und saugen eine Zeitlang Nektar; aber sie kehren nach verhältnismäßig kurzer Zeit wieder auf die Flugbahn zurück. Sonst wäre es unmöglich, daß z. B. das Hortorum-Männchen, das wir mit einer Gold-Stanniolfahne gekennzeichnet hatten, seine Bahn im Juli täglich etwa 126 mal abfliegt. Der arttypisch differenzierte Bahnflug muß also als die wichtigste und das ganze Leben der Hummelmännchen ausfüllende Beschäftigung betrachtet werden.

2. Unter den mitteleuropäischen Hummelarten scheint es zwei verschiedene Verhaltensgruppen zu geben. Die eine Gruppe, welche die meisten Arten umfaßt, legt Netzbahnen an, die andere, kleinere Gruppe befliegt Mosaikbahnen. Unter Netzbahnen verstehe ich Flugbahnen, die wohl eigenständig je von einem Männchen beflogen werden, die sich aber in einer wechselnden Anzahl von Flugpunkten überschneiden. Als Beispiel können wir die Bahnen unserer Gartenhummeln betrachten. Jedes Männchen hat seine eigene Bahn, und es fliegt den ganzen Tag diese Bahn ab, ohne sich von den anderen im gleichen Gelände fliegenden Männchen stören zu lassen. Aber diese Bahn des einen Männchens hat eine ganze Anzahl von Flugpunk-

ten, die auch den Bahnen anderer Männchen gemeinsam sind. So kommt es, daß an manchen Wurzelnischen der großen Fichten regelrechte Verkehrsknotenpunkte entstehen, die von vielen Männchen von den verschiedensten Richtungen her befliegen werden. Überblickt man aber das ganze arttypische Gebiet, so stellt man fest, daß ein fast gleichmäßig ausgebreitetes Netz von vielfach ineinander verflochtenen Bahnen das ganze Gebiet bedeckt. Wie dieses Netz genau entsteht, ist weiterhin noch rätselhaft. Kräfte der Anziehung und Kräfte der Abstoßung halten sich bei den Flugbahnen so die Waage, daß das wunderbare Flugnetz entsteht. Die Mosaikbahnen, die ich bisher nur von dem alpinen *Bombus mendax* und von dem seltenen *Bombus confusus* sah, sind Flugbahnen, die sich gegenseitig ausschließen, also keine Überschneidungen zeigen. Wie Mosaiksteine liegen die Bahngebiete der einzelnen Männchen nebeneinander. Im Zentrum jeder Bahn befindet sich ein kleineres Beobachtungsfeld, auf dem das Männchen von einem erhöhten Punkt aus alle vorbeifliegenden Insekten beobachtet und kontrolliert. Selbst wenn man ein Steinchen in das Beobachtungsfeld wirft, stürzt das Männchen von seinem Aussichtspunkt, um das fremde Objekt zu kontrollieren. Eine weitere Eigentümlichkeit aller Hummelbahnen ist die Tatsache, daß das Männchen die Bahn immer im gleichen Flugsinn abfliegt, in dem es einmal die Bahn begonnen hat. Hat es also einmal seine Bahn im Uhrzeigersinn begonnen, so fliegt es höchstwahrscheinlich sein ganzes Leben diese Bahn im Uhrzeigersinn ab. Andere Männchen fliegen in allen möglichen Richtungen und halten diese ebenfalls wohl ihr ganzes Leben bei. Was das zu bedeuten hat und vor allem worauf das beruht, ist noch eines der großen Rätsel, die wir bis heute nicht haben lösen können. Auf jeden Fall trägt dieser gleiche Flugsinn außerordentlich gut dazu bei, daß das Bahnen-Netz, das über einem Gelände liegt, immer mehr oder weniger gleichmäßig besetzt und befliegen ist.

3. Noch eine dritte und wesentliche Eigentümlichkeit der Männchenbahnen ist zu erwähnen: Wir stellten uns die Frage, was denn das Männchen befähige, seine Bahn mit den vielen Einzelanflugpunkten tagelang genauestens beizubehalten. Diese Frage wurde noch rätselhafter, als wir festgestellt hatten, daß das Männchen immer wieder kleinere Strecken der Bahn verlegte, und dann die neuen Anflugpunkte ebenso treu eine zeitlang festgehalten wurden. Sollte das Männchen ein derartig phantastisches Gedächtnis besitzen, daß es unter den Tausenden von Blättern eines Baumes oder Busches sich einige davon durch eine einmalige Wahl merken konnte, so daß es bei den 20–30 Bäumen oder Büschen der gesamten Bahn immer wieder die gleichen Blätter mit erstaunlicher Zielsicherheit anfliegen konnte? Nach vielen Beobachtungen und Experimenten mußten uns die Hummeln auch diese Frage beantworten. Eines Tages entdeckten wir nämlich, wie in der Frühe vor den ersten Flügen ein Hummelmännchen sich ganz eigenartig an den Anflugpunkten benahm: Es setzte sich z. B. an die tiefste Stelle einer Wurzelnische, und in einer sich nach außen öffnenden Spirale lief das Männchen die ganze Wurzelnische ab; bei der Nische stehende Pflanzen wurden ebenfalls abgelaufen, wobei das Männ-

chen die Blätter dieser Pflanzen zwischen die Mandibel nahm und die Blattränder gleichsam abkaute. Nahm man ein so mit den Mandibeln behandeltes Blatt sofort ab, so roch es stark nach Rosenduft, wenn das Männchen von den Gartenhummelel stammte. Bei diesem ersten morgendlichen Flug wurden alle Wurzelnischen mit solchen Duftspiralen versehen. Damit war das Rätsel des konstanten Fluges ein weites Stück gelöst. Die Hummelbahnen sind Duftbahnen, wobei jede Hummelart ihren artspezifischen Duft produziert. Die Duftdrüse ist die Mandibeldrüse, deren Ausführungsgänge zu beiden Seiten am Grund der Mandibel münden. Das Sekret fließt dem Kaurand der Mandibel entlang und kann von hier aus an beliebige Gegenstände übertragen werden. Der Duftstoff gehört zu den „Sozial-Hormonen“ (Pheromone); die chemische Konstitution ist erst teilweise aufgeklärt. Höchstwahrscheinlich gibt uns die von den Hummelmännchen abgelegte Duftspirale auch eine Erklärung für den dauernd eingehaltenen Richtungssinn auf dem Bahnflug. Ich habe gerade in den letzten Jahren viel Zeit auf die Beobachtung dieser Duftspiralen verwendet und gefunden, daß die Spiralen gerichtet sind und zwar in der Richtung, in der das Männchen seine Bahn abfliegt. Freilich bleiben noch genug Fragen offen, ja erst durch die Erkenntnis der Duftbahnen sind uns neue Rätsel gestellt. Wie vermag z. B. das erste duftlegende Männchen die Bahnkurve wieder zu schließen, so daß es wieder am Anfangspunkt der Bahn eintrifft? Wieso ist es möglich, daß jedes Jahr die gleichen Wurzelnischen befliegen werden? Es gibt im Forstentrierer Park Bäume, die in den letzten 20 Jahren immer von den verschiedensten Männchen in der gleichen Himmelsrichtung befliegen werden. Den optischen Gesetzen sind wir aber noch nicht auf die Spur gekommen. Wir haben aber allen Anlaß, solche optische Gesetzmäßigkeiten (also Gesetzmäßigkeiten des Lichtes, der Polarisation usw.) beim Bahnflug zu vermuten. Schaltet man bei einem Männchen die Fühler aus und nimmt ihm damit die Möglichkeit, seine Bahn geruchlich zu kontrollieren, so vermag es immer noch den Bahnflug fortzusetzen, mit dem einen Unterschied, daß es jetzt fast auf jedem Flug an den Bahnpunkten niedersitzt und Duftspuren ablegt. Es sucht also die mangelnde Duftkontrolle durch dauerndes Duftlegen zu kompensieren. Die Versuche mit entführten Hummelmännchen sind noch nicht abgeschlossen; sie zeigen uns aber mit aller Deutlichkeit, daß mit der Duftlegung das Rätsel des Bahnfluges noch nicht voll erklärt ist.

Noch eine letzte Frage wollen wir stellen: Was für einen biologischen Sinn hat denn die Anlage eines Duftnetzes in einem arttypischen Gelände? Wir können diese Frage heute ohne jeden Zweifel beantworten: Die Anlage eines großen Duftnetzes in einem arttypischen Gelände dient der artentsprechenden Befruchtung. Die jungen Königinnen, die entweder gleichzeitig oder wenig später nach den Männchen zur Blütezeit des Hummelstaates entstehen, fliegen in das Flugnetz der Männchen ein und kommen dort zur Kopulation mit einem der vielen bahnfliegenden Männchen. Wie wir aus vielen Beobachtungen am Hummelnest wissen, fliegen die jungen Königinnen gerade zu jenen Tagesstunden am regelmäßigsten aus, wo das

Bahnnetz der Männchen am dichtesten beflogen wird und eine artentsprechende Kopulation am sichersten garantiert ist. Wir haben zahlreiche solche Kopulationen sowohl an Bahnpunkten, wie auf dem Bahnflug selbst beobachtet. Die Duftbahnen der Hummel Männchen dürfen wir also als Schwarmbahnen bezeichnen. Die jungen Königinnen kehren nach ihren Hochzeitsflügen wieder ins mütterliche Nest zurück, verbleiben dort noch einige Tage und beginnen dann mit dem Bau eines Winterquartiers (Hibernaculum). Steinhummelköniginnen und Erdhummeln bauen oft bei schönstem Hochsommerwetter im August bereits ihr Winterquartier und gehen in Winterschlaf. Besonders die Königinnen der unterirdisch nistenden Arten graben sich aktiv eine etwa 20 cm tiefe Röhre, die in einer etwas größeren Kammer endet. Geht die Königin in den Winterschlaf, so gräbt sie nochmal mit den Mandibeln etwas Erde los und verstopft damit die Eingangsröhre. Bevorzugt werden nord-östlich oder nord-westlich exponierte Erdwälle, bei denen die Erde nicht allzu stark verfestigt ist. Ende August 1965 habe ich aus einem frisch aufgeworfenen Erdhaufen eine Erdhummelkönigin ausgegraben, die schon in völliger Winterstarre war.

Noch bevor wir einige Klarheit über die Schwarmbahnen der Hummeln hatten, erweiterte sich unsere Fragestellung in unvermuteter Weise. Schon 1948 beobachteten wir den Hummeln vergleichbare Schwarmbahnen bei den Schmarotzerhummeln (Psithyrinae), eine den Hummeln verwandte Unterfamilie der Apiden. Diese Psithyrinen gründen keinen eigenen Staat, haben also keine Arbeiter, sondern die Psithyruskönigin schleicht sich in ein Hummelnest ein, bringt die Königin um und setzt sich an deren Stelle. Aus den Eiern der Psithyruskönigin schlüpfen aber nur Geschlechtstiere (Männchen und Königinnen). Auch die Psithyrus-Männchen fliegen nach vier Tagen aus dem Nest und legen in arttypischem Gelände Duftbahnen an, die sehr viele Ähnlichkeiten mit den Hummelbahnen haben, sich in einigen Punkten aber sehr deutlich unterscheiden. Zum Beispiel sind die Schwarmbahnen von *Psithyrus silvestris* Lep. über dem Waldboden angelegt, bestehen aber nicht wie bei den Hummeln aus einzelnen Anflugpunkten, sondern aus größeren Anflugfeldern, die in einem langsamen Schwirrflug kontrolliert werden. Das Psithyrus-Männchen bringt es deshalb auch nur auf eine tägliche Flugleistung von 9–10 km, während ein Gartenhummel-Männchen im gleichen Gebiet es bis zu 60 km täglich bringt.

Neben den Schwarmbahnen der Psithyrinen, über die wir noch verhältnismäßig wenig wissen, hat sich in den letzten Jahren aber noch das ungeheuer große Gebiet der solitären Apiden (Einsiedlerbienen) eröffnet, von denen es ja einige Tausend Arten auf der ganzen Welt gibt, und bei denen wir mit guten Gründen Schwarmbahnen annehmen dürfen. Duftmarkierte Flugbahnen von verschiedenen *Andrena*-Arten, von *Anthophora*, *Anthidium* und *Megachile* habe ich bereits beobachtet und beschrieben. Alle diese Bahnen sind weitgehend Bahnen, die ihre Anflugpunkte auf Blüten haben, weshalb ich diese Bahnen der solitären Apiden Futterplatzbahnen

genannt habe. Die Schwarmbahnen der solitären Apidenmännchen sind deshalb für die Verhaltensforschung so besonders interessant, weil wir erstens ein System des Schwarmverhaltens für die gesamten Apiden aufstellen können, und zweitens uns dieses System phylogenetische Schlüsse erlaubt, wie die ganzen Schwarmbahnen entstanden sind. Ich habe 1960 einen ersten Versuch veröffentlicht, das auf morphologische Kennzeichen gegründete System der Apiden durch ein System des Schwarmverhaltens zu ergänzen. Da wir duftmarkierte Schwarmbahnen aber auch bei den Blattwespen (Thendrediniden), den Ameisen (Formiciden) und den Wespen (Vespiden) gesehen haben, hegen wir die Hoffnung, daß es uns eines Tages gelingen wird, das ganze System der Hautflügler (Hymenopteren) vom Schwarmverhalten her auch phylogenetisch verstehen zu können. Bis zu diesem Punkt ist aber noch ein weiter Weg zurückzulegen. Da heute in der ganzen Welt an diesen Fragen gearbeitet wird, ist unsere Hoffnung, einmal einen Gesamtüberblick gewinnen zu können, nicht mehr unberechtigt.

Der Lichtalarm des Hummeltrompeters

Während mich die Schwarmbahnen der Hummeln und solitären Apiden vielen physiologischen und geistigen Schweiß gekostet haben, ist mir eines Tages die Lösung eines alten Rätsels des Hummellebens gleichsam unverhofft in den Schoß gefallen. Dieses zoologische Rätsel ist jetzt über 260 Jahre alt. Im zweiten Band seines im Jahre 1700 erschienenen Insektenwerkes berichtet der dänische Maler Goedart, daß im Hummelnest ein Trompeter existiere, der jeden Morgen gegen 7 Uhr auf den Nesthügel steige und durch heftiges Vibrieren mit den Flügeln die Schläfer im Nest wecke. Das Geräusch sei einem Trommelwirbel nicht unähnlich und dauere ungefähr eine Viertelstunde. Goedart behauptet, er und andere hätten diesen Hummeltrompeter regelmäßig beobachtet. Seit über 260 Jahren ärgert die Hummelbeobachter diese „Trompeterstory“, wie sie von Plath in seiner hervorragenden Monographie über die nordamerikanischen Hummeln (1934) genannt wird. Ein Teil der Entomologen folgt den Spuren Reaumurs (1742) und betrachtet die Beobachtungen und Deutungen Goedarts als rein anthropomorphe Fabel. Daß solche Stellungnahme unrichtig ist, haben Beobachtungen von Hoffer (1882) an einem Nest von *Bombus ruderatus* und ähnliche Feststellungen von Bachmann (1915) gezeigt. Die Beobachtungen dieser beiden kenntnisreichen Entomologen waren aber zu flüchtig und zu wenig experimentell fundiert, als daß man das Rätsel des Hummeltrompeters für gelöst halten konnte. Auf der einen Seite lehnte man mit einigem Recht die Trompeter-Fabel ab, auf der anderen Seite blieb aber das Unbehagen, daß dieser Fabel doch eine richtige Beobachtung zugrunde liegen könnte, die man nur falsch deutete. In dieser Situation half man sich – wie das oft in den Wissenschaften geschieht – mit einer Hypothese, leider aber mit einer falschen. In

der Gefolgschaft von so berühmten Entomologen wie Buttel-Reepen (1903), Lie-Pettersen (1906), Wagner (1907), Sladen (1912), Bischoff (1927), Plath (1934) u. a. deutete man den Hummeltrompeter einfach als Ventilator: man suchte also das Rätsel des Trompeters einfach dadurch zu erledigen, daß man es unbedacht auf ein allen Bienenleuten bekanntes Phänomen, nämlich das Ventilieren der Bienen, zurückführte. Man sagte sich also: In volkreichen Hummelnestern wird die Temperatur bis zum frühen Morgen im Nest zu hoch, die Luft zu schlecht, und eine Arbeiterin steigt in diesen frühen Morgenstunden also auf das Nest, ventiliert mit den Flügeln und erneuert so die Luft, wie wir das aus dem Leben der Bienen und Hummeln schon längst kennen. Auch ich habe diese Ventilatortheorie bis 1960 vertreten, allerdings mit einigen Modifikationen. Gerade als ich meine Erfahrungen in einer Arbeit niederschreiben wollte, ist mir glücklicherweise ein kleines Nest von *Bombus hypnorum* in die Hände gefallen, das alle Hypothesen über den Haulaufen warf. Das Nest bestand aus einer Königin und 10 Arbeiterinnen und war so klein, daß es leicht in einer Hand Platz hatte. Ich stellte das Nest in einem kleinen Kistchen ans offene Fenster. 2 Arbeiterinnen sammelten fleißig Pollen und Nektar, 2 waren Wächter und 6 waren Nestarbeiterinnen, die nie ausflogen. Das Nest lag völlig offen ohne Wachsdach, die Temperatur in der Nestkiste war identisch mit der Außentemperatur, und diese war in der Beobachtungszeit Juni und Juli 1960 an den meisten Tagen dieses regnerischen Sommers außerordentlich niedrig (um 15° C). Trotzdem also in diesem Nest nicht ventiliert werden mußte, konnte ich einen ganzen Monat lang morgens einen Hummeltrompeter beobachten, photographieren und auf Tonband aufnehmen. Am 24. 6. 1960 stellte ich die Nestkiste in der Nähe des Fensters auf. Die nächsten Tage wurde ich zwischen 5 und 6 Uhr von einer kräftig summenden Hummel geweckt. Mißmutig drehte ich mich in meinem Bett auf die andere Seite und dachte im Halbschlaf an eine ventilierende Hummel. Erst nach 5 Tagen kam ich auf den Gedanken, daß bei diesem kalten und regnerischen Sommerwetter und bei dem völlig offenen Nest eine Ventilation des Hummelnestes ein Unsinn sein mußte. Am nächsten Morgen (29. 6.) sprang ich gleich beim ersten Ton der summenden Hummel aus dem Bett, ging an das Hummelnest, und es schoß mir wie ein Blitz durch den Kopf: das, was du hier siehst, ist der seit 260 Jahren bezweifelte, geleugnete und belächelte Hummeltrompeter! Der größere der beiden Wachtposten war an der Nestkiste soweit nach oben gestiegen, daß er mit den Augen gerade ins einfallende Licht blicken konnte. Thorax und Abdomen waren etwas angehoben, das erste Beinpaar nach vorn gestreckt, und mit den Flügeln und wohl auch mit den Stigmen des Thorax wurde ein kräftiger Summton erzeugt, der viel stärker war als das Vibrieren der Hummeln bei Hitze. Einige Male berührte der Trompeter mit seinem Kopf die Holzwand der Nestkiste, brachte sie so zum Mitschwingen und erzeugte dadurch ein sehr kräftiges Geräusch. Diesen Hummeltrompeter habe ich vom 29. 6. bis zu seinem Tod am 22. 7. täglich beobachtet. Meine Erfahrungen und Experimente habe ich 1961 veröffentlicht. Ich

möchte nicht auf Einzelheiten eingehen, sondern nur noch in aller Kürze mitteilen, was sich aus den Experimenten für die Deutung dieser interessanten biologischen Erscheinung ergeben hat. Als eigentliche auslösende Ursache für das morgendliche Alarmieren des Hummeltrompeters muß das Licht angesehen werden, weshalb ich diese Erscheinung auch „Lichtalarm“ nennen möchte. Bedingungen für den Eintritt dieses Lichtalarms sind: 1. Mehrstündige vorherige Dunkelheit über dem Nest; 2. langsames, kontinuierliches Anwachsen der Lichtintensität; 3. Lichteinfall ins Nest durch einen kleinen Lichtspalt. Befolgt man diese Bedingungen, so kann man auch bei Nacht mit künstlichem Licht den Hummeltrompeter alarmieren lassen. In zahlreichen Nachtversuchen mit künstlicher Lichtquelle hat mir der Hummeltrompeter bestätigt, daß das Licht die eigentliche Ursache dieses eigenartigen Alarms ist. Über die biologische Bedeutung dieses Lichtalarms kann ich noch nichts Endgültiges aussagen. Soviel scheint mir aber sicher: der Lichtalarm wirkt besonders auf die Wachtposten des Nestes anregend, so daß diese entweder mitalarmieren oder aus dem Nest fliegen und in Nestnähe einige Flugschleifen drehen. Bei einem solchen Alarm erwischte mich der kontrollierende Wachtposten und stach mich, weshalb ich mir diese Wirkung des Lichtalarms auch besonders gemerkt habe. Ob der Alarm auch eine besondere und direkte Bedeutung für die Sammlerinnen hat, habe ich nicht ermitteln können, möchte es aber bezweifeln. Da besonders die Wachtposten alarmiert werden, könnte man den Lichtalarm am Morgen als „Bereitschaftsalarm“ für die Nestwächter ansehen. Ich hoffe in den nächsten Jahren dieses außerordentlich interessante Phänomen weiter klären zu können.

Generisches Verhalten bei Hummeln

Wie ich schon einleitend betont habe, beobachteten wir in den letzten fünf Jahren eine Verhaltensweise bei Hummeln, die unsere bisherigen Vorstellungen über das Wesen des arttypischen Verhaltens beträchtlich erweiterten. Sowohl in natürlichen wie in experimentell herbeigeführten Ausnahmesituationen zeigte eine Hummelart (*Bombus hypnorum*), daß ihr nicht nur die arttypischen Verhaltensweisen zur Verfügung standen, sondern eine ganze Reihe außerartlicher. Diese außerartlichen Verhaltensweisen waren zum Teil Verhaltenselemente der Arten, die zum gleichen Genus *Bombus* gehören; es wurden aber auch Verhaltensweisen gezeigt, die stammesgeschichtlich als viel älter als die Hummeln angesehen werden müssen (z. B. Verhaltenselemente der solitären Apiden, von denen auf irgend eine Weise unsere sozialen Apiden abstammen). Einige Verhaltensweisen, die in der experimentellen Ausnahmesituation auftraten, wiesen sogar über das Genus *Bombus* hinaus zu den bereits fortgeschrittenen und hochorganisierten Staaten der Meliponen und Apiden. Man gewann also den Eindruck, daß die artspezifische Diffe-

renzierung bei den Hummeln noch nicht so eindeutig verfestigt ist, wie das bei anderen Insektengattungen der Fall ist, und daß die Hummeln in Ausnahmesituationen auf eine Reihe generischer Elemente des Verhaltens zurückgreifen können. Ich habe deshalb dieses Ausnahmeverhalten „generisches Verhalten“ genannt, wobei unter „generisch“ auch Verhaltenselemente höherer systematischer Rangordnung als des Genus auftreten können. Statt generisch könnte man unter dieser Rücksicht auch „transspezifisch“ sagen. Ich möchte im folgenden einige Verhaltensweisen schildern, die konkret zeigen sollen, was mit generischem Verhalten gemeint ist.

Die generischen Grundelemente des Brutnestes

Es gibt zirka 36 mitteleuropäische Hummelarten. Jede dieser Arten bildet einen einjährigen Staat, d. h. die Königin kommt im Frühjahr aus dem Winterquartier, beginnt wie eine Einsiedlerbiene mit der Nestgründung und muß zuerst alle Nestarbeiten selbst verrichten, muß Pollen und Nektar selbst eintragen. Erst wenn die erste Generation von Arbeiterinnen geschlüpft ist, fliegt die Königin nur noch selten aus und kann sich jetzt ganz dem Brutgeschäft widmen. Nach 2–3 Monaten erreicht der Hummelstaat seinen Höhepunkt, und jetzt werden fast nur noch Geschlechtstiere, Männchen und junge Königinnen, entwickelt. Da keine neuen Arbeiterinnen mehr nachkommen, Männchen und junge Königinnen bald das Nest für immer verlassen, stirbt der Hummelstaat langsam ab, so daß im September – spätestens aber im Oktober – alle Hummelnester ausgestorben sind. Nur die jungen Königinnen, die oft schon im August ins Winterquartier gegangen sind, führen im nächsten Frühjahr das Hummelleben weiter. So steht der einjährige Hummelstaat zwischen den kurzlebigen staatenlosen Einsiedlerbienen und den perennierenden Staaten der Apiden. Diese phylogenetische Mittelstellung der Hummeln mag ein Grund dafür sein, daß sie arttypisch nicht so durchdifferenziert und fixiert sind, wie man das bei anderen Insektengruppen im allgemeinen erwarten kann.

Bei allen mitteleuropäischen Hummelarten beginnt die Königin den Nestbau mit den gleichen Grundelementen, die man deshalb auch die generischen Grundelemente des Nestes nennen könnte, und zwar: 1. Eine meist vorgefundene Nesthülle (z. B. Mausnest, Vogelnest), die die Königin ausbessert und in die später oft ein Wachsdach eingebaut wird; 2. unmittelbar am Eingang zum Innenraum des Nestes baut die Königin immer einen Honigtopf; 3. in kurzem Abstand vom Honigtopf befindet sich der erste Eibehälter, dessen Sockel aus festgestampftem Pollen besteht. Der Eibehälter enthält 10–15 Eier. Diese drei Grundelemente sind allen Hummelarten gemeinsam. Von ihnen aus entfalten sich die einzelnen Arten in ihrem Nestbau in zwei auffällig unterschiedene Entfaltungslinien: a) die „Taschenbauer“ (engl. „pocket-makers“, Sladen 1912); diese stapeln ihren heimgetragenen Pollen in einen Pollentopf, der horizontal und seitlich in die Brutkammer

der Hummellarven eingebaut ist. Der Pollentopf hat sich also noch nicht von der Brutkammer gelöst und erinnert noch an die primitiven Verhältnisse bei den Einsiedlerbienen. Die Larven fressen einfach den Boden des horizontalen Pollentopfes durch, und die Arbeiterinnen stopfen das entstandene Loch immer wieder mit Pollen zu. b) Die Topfbauer (engl. „pollen-storers“) hingegen sind ein ganzes Stück weiterentwickelt. Bei ihnen hat sich der Pollentopf ganz aus der Brutkammer gelöst und steht aufrecht neben der Brutkammer. Damit hat sich auch das Verhalten der Arbeiterinnen entsprechend weiterentwickeln müssen. Diese müssen jetzt aus dem getrennt stehenden Pollentopf aktiv den Pollen entnehmen und damit die Brut im Brutballen füttern. Taschenbauer und Topfbauer sind also sowohl im Nestbau wie im dazugehörigen Verhalten streng voneinander verschieden. Wenn man aber genauer beobachtet, kann man allerhand Übergangsstadien bei den einzelnen Arten entdecken. So kann man bei einigen Taschenbauern (z. B. *Bombus variabilis*) feststellen, daß in der Zeit, wo die Larven sich im Brutballen einzuspinnen beginnen und die hellgelben Puppenkokons sich langsam aus dem Brutballen herausbilden, der horizontale Pollentopf ebenfalls vergrößert wird. Bei dieser Vergrößerung wächst der zuerst horizontale Pollentopf aber vertikal nach oben, so daß am Schluß ein aufrechter Pollentopf neben den Puppentönnchen steht. Außerordentlich bemerkenswert ist aber nun, daß die Arbeiterinnen mit diesem aufrechten Pollentopf nichts mehr anzufangen wissen. Selbst als ich sie auf den „Gedanken“ bringen wollte, doch Pollen in dem aufrechten Topf zu stapeln, indem ich den Boden des Topfes mit Pollen bedeckte, legten die Arbeiterinnen ihren eingetragenen Pollen nicht im aufgerichteten Topf ab. Wir hätten also hier den interessanten Fall vor uns, daß eine im weiteren Sinn morphologische Struktur (nämlich der horizontal liegende Pollentopf) bereits einen Fortschritt zu einer genetisch weiterentwickelten Gruppe vollzogen hat, während das Verhalten noch nachhinkt bzw. den Fortschritt noch nicht mitmachen konnte. Im Zusammenhang des generischen Verhaltens ist diese Beobachtung deshalb wichtig, weil sie zeigt, wie ein allen Hummeln gemeinsames Element (nämlich der Pollentopf) in verschiedenster arttypischer Bindung mit anderen Elementen (hier mit dem Brutballen) vorkommen kann, und wie diese jeweilige arttypische Bindung keineswegs unveränderlich ist. An einem anderen generischen Element, nämlich dem Honigtopf, wird die verschiedene Möglichkeit der Bindung mit anderen generischen Elementen in auffälliger Weise sichtbar.

Die generische Bedeutung des Honigtopfes

Das erste, was eine Königin bei der Nestgründung baut, ist ein Honigtopf, den sie alsbald mit Honig füllt, um etwas Vorrat zu haben für die wechselvollen Tage des Frühjahrs. Dieser Topf bleibt getrennt von dem wenige Zentimeter dahinter

stehenden Brutballen, und zwar so lange, bis die ersten Arbeiterinnen ausschlüpfen. Diese bauen den getrennten Honigtopf ab und bauen ihn direkt an den Brutballen an, wobei sie gewöhnlich gleich noch 2–3 weitere Töpfe erstellen und mit Honig füllen. Ich nenne diesen Vorgang, bei dem ein generisches Element wie der Honigtopf vermehrt und differenziert wird, „Arealisierung“. Durch den Anbau mehrerer Honigtöpfe an das Brutnest, und zwar auf der Seite des Nesteingangs, sind nämlich nicht nur ein paar neue Honigtöpfe entstanden, sondern es ist ein ganzes Areal („Honigtopfareal“) um das Nest herum entstanden, in dem die Verhaltens-Bedeutung „Honigtopf“ herrscht. Auch dort, wo in diesem Areal keine Honigtöpfe stehen, herrscht diese Bedeutung vor. Das kann man sehr schön zeigen, wenn man künstliche Schälchen in dieses Areal stellt. Die Hummeln entnehmen den Honig aus solchen künstlichen Schälchen nicht direkt, sondern überbauen diese mit Wachs, bauen Honigtöpfchen in das Schälchen hinein, und aus diesen entnehmen sie dann den Honig. Stellt man das Schälchen nur einen Zentimeter außerhalb des Honigtopf-Areals, so wird es nicht mit Wachs überbaut, und die Hummeln saugen den Honig direkt aus dem künstlichen Schälchen.

Eine weitere Eigentümlichkeit eines generischen Elementes ist mir in den letzten zwei Jahren aufgefallen: die generischen Elemente sind mehrdeutig, d. h. man kann eine vorherrschende, dominante Bedeutung von einer verborgenen, latenten Bedeutung unterscheiden. So hat auch der Honigtopf der Hummeln eine dominante Bedeutung: er ist ein Gefäß, in das Honig eingefüllt wird, wenn er in seinem normalen Areal steht (also im Honigtopf-Areal). Tatsächlich hat aber der Honigtopf noch eine zweite latente Bedeutung, die erst in Ausnahmesituationen hervortritt. Diese verborgene Bedeutung heißt: Wachsdach. Nimmt man nämlich den Hummeln die Nesthülle weg, so daß sich das Nest stark abkühlt, und bietet man zusätzlich reichlich Hummelwachs und Honig, so daß die Arbeiterinnen eine starke Baulust entwickeln, so sieht man, wie Honigtöpfe zu einem Dachteil umgearbeitet werden. Dabei bleibt die Hinterwand des Honigtopfes stehen, die Vorderwand wird abgenagt und auf die Hinterwand aufgebaut, so daß nach kurzer Zeit der Honigtopf verschwunden und ein Stück Wachsdach entstanden ist. Stehen mehrere Töpfe neben- und hintereinander, was sehr oft im Honigareal der Fall ist, dann passiert es, daß plötzlich Honigtöpfe außerhalb des Wachsdaches stehen und damit bereits funktionslos werden, d. h. die Hummeln füllen einen nach außen geratenen Topf nicht mehr mit Honig. Steht genügend Wachs zur Verfügung, dann bauen die Arbeiterinnen die funktionslos gewordenen Außentöpfe sogar an der Dachwand hoch, so daß sie jetzt wie lange Schläuche außen um das Dach herumhängen. Geht die Bautätigkeit der Arbeiterinnen weiter, so geraten honigtopfartige Gebilde jetzt auch auf den horizontalen Teil des Wachsdaches. Dort erhalten aber diese umgekippten Honigtöpfe eine neue Verhaltensbedeutung (neues Areal): sie werden zu einem kleinen sekundären Dach, unter dem die Arbeiterinnen eine Nestöffnung anlegen, die sie dann als Nebenausgang benützen. Wir könnten jetzt

den ganzen Prozeß auch so formulieren: Die ursprünglich latente Bedeutung des Honigtopfes (nämlich Dach) ist jetzt dominant geworden, und die ursprünglich dominante Bedeutung (nämlich Topf) ist jetzt latent (verborgen) geworden. Daß die Topfbedeutung tatsächlich noch latent vorhanden ist, sieht man hie und da an ganz kleinen, gleichsam nur als „Symbol“ auftretenden Honigtöpfchen auf dem sekundären Dächlein. Ich will diese etwas komplizierten Verhältnisse nicht weiter verfolgen. Ich wollte nur zeigen, wie ein generisches Grundelement in einer Ausnahmesituation gleichsam in Bewegung geraten und in einem ganz fremden Bedeutungsareal auftauchen kann, wobei es Gestalt und Funktion völlig ändert. Nur wenn wir in der Entwicklung bis zu den generischen Grundelementen zurückgehen, können wir die Zusammenhänge verständlich machen.

Neugestaltungen im „generischen Verhalten“

Zum Schluß möchte ich noch auf eine Eigentümlichkeit des generischen Verhaltens hinweisen, das uns vielleicht stammesgeschichtliche Ausblicke erlaubt. In Ausnahmesituationen, die ein streng arttypisches Verhalten nicht mehr erlauben, greifen die Hummeln nicht nur auf phylogenetisch ältere Verhaltensweisen zurück, sondern sie kombinieren gleichsam spielerisch Verhaltenselemente neu zusammen, wie man sie im Normalverhalten der Hummeln nie vorfindet, wohl aber in systematisch höherstehenden Gruppen. Solche generische Verhaltensweisen weisen also in die stammesgeschichtliche Zukunft und können uns vielleicht Wege aufzeigen, welche die stammesgeschichtliche Entwicklung tatsächlich gegangen ist. Ich möchte dieses zukunftssträchtige Verhalten an einem Beispiel erklären.

Die Hummelkönigin baut gewöhnlich 1–3 kleine Eitönnchen auf die Spitze eines Puppentönnchens. In jedes Eitönnchen legt sie 8–13 Eier. Besonders wenn der Hummelstaat schon etwas herangewachsen ist, wird gewöhnlich ein einziges Eitönnchen auf die Spitze eines Puppenbehälters gesetzt und belegt. Im Normalfall stehen die einzelnen Eitönnchen also verhältnismäßig weit auseinander. Das ist auch der Grund dafür, daß bei Hummeln nicht so etwas wie eine regelmäßige Wabe entsteht, wie wir sie bei den stammesgeschichtlich höherstehenden Meliponen und unserer Honigbiene kennen. In einer experimentell herbeigeführten Ausnahmesituation, die ich jetzt nicht näher beschreiben will, kamen die Hummeln aber auf die Möglichkeit, die Eitönnchen nicht mehr weit getrennt voneinander zu bauen, sondern diese nebeneinander zu stellen. In einem Nest von *Bombus hypnorum* stellte so die Königin 19 Eitönnchen dicht nebeneinander, so daß eine Art Wabe entstand. Sowohl die Königin wie die Arbeiter wußten aber mit dieser außergewöhnlichen Häufung von Eitönnchen nichts mehr anzufangen. Die Königin legte in einige von ihnen Eier, verschloß das Tönnchen und alarmierte daraufhin das ganze Nest, so daß alles in höchste Aufregung geriet. Dann öffnete sie wieder

das zuvor mit Eiern belegte Tönnchen und fraß die Eier auf. Das wiederholte sie an verschiedenen Eitönnchen mindestens ein Dutzend Male. Die Arbeiterinnen legten sowohl Pollen wie Honig in den Eitönnchen ab. Auch sie arbeiteten aufgeregt und verwirrt. Zum Schluß passierte aber etwas außerordentlich Instruktives: Da die Eitönnchen mehr oder weniger rund waren, schlossen sie nicht dicht aneinander an, sondern bildeten notwendigerweise zwischen den einzelnen Tönnchen Zwischenräume. Das muß den Arbeiterinnen nicht ganz gepaßt haben, vielleicht weil man in diese Zwischenräume keinen Honig füllen konnte. Was auch der Grund gewesen sein mag, die Arbeiterinnen versuchten mit den Mandibeln die jeweils aneinander angrenzenden Ränder der Tönnchen miteinander zu vereinigen, so daß die Zwischenräume verschwanden. Bei dieser Arbeit entstehen aber automatisch sechseckige Zellen. So war gleichsam zufällig eine Wabe kleiner sechseckiger Zellen entstanden. Da die Arbeiterinnen diese Wabe aber nur spielerisch gebaut hatten, nagten sie nach drei Tagen einen Teil der Zellen wieder ab und zerstörten so das hochinteressante Gebilde, das in dieser Form arttypisch bei Hummeln nicht vorkommt, wohl aber bei verschiedenen Gruppen der höher organisierten Bienen.

Dieses Beispiel mag uns zeigen, wie im generischen Verhalten uns Möglichkeiten und Wege der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Arten klarwerden können. Ob wir das generische Verhalten in der bei den Hummeln entdeckten Form auch bei anderen Tiergruppen (z. B. bei den Vögeln, den Säugetieren) feststellen können, wage ich nicht zu behaupten. Auf jeden Fall beschreibt Paul Leyhausen (1965) in einer großen Arbeit über den Beutefang bei Raubtieren ähnliche Fälle von generischem Verhalten unter ausdrücklichem Bezug auf das entsprechende Verhalten bei Hummeln. Aus mündlichen und brieflichen Mitteilungen von Konrad Lorenz weiß ich, daß auch bei Enten und Gänsen generische Verhaltensweisen zu beobachten sind, die allerdings noch einer genaueren wissenschaftlichen Bearbeitung bedürfen. Neuerdings interessieren sich sogar die Humanpsychologen für unsere Erkenntnisse bei Hummeln. Es scheint, daß das generische Verhalten auch eine Rolle spielt im Verhalten des Menschen, und zwar besonders beim Spiel, ferner in der Jugendentwicklung und in dem Verhalten von Gruppen und Massen. Sollten uns eines Tages die Hummeln dazu verhelfen, das rätselhafte Wesen des Menschen tiefer zu erkennen, so hätten sie uns den schönsten Dienst erwiesen.