Zum Begriff der Hummelblumen

©Naturwissenschaftl. Gesellschaft Salzburg; download unter www.biologiezentrum.at

Von E. Werth

Vor einigen Jahren habe ich in einer blütenbiologischen Notiz (Ber. d. D. Bot. Ges. 61, 1943, S. 181ff) neben Falter- und Vogelblumen auch die sogenannten *Hummelblumen* als eine Blumenkategorie bezeichnet, die sich durch bestimmte extreme Ausbildungsformen aus der großen Menge anderer Blumen mit gewissermaßen unbeschränktem Besucherkreise deutlich heraushebt. Inzwischen habe ich durch Beobachtung und Experiment zu dem gleichen Thema eine Fülle weiteren Materials gewinnen können, das, wie mir scheint, den Begriff der Hummelblumen wesentlich klarer zu erfassen vermag, als bisher.

Die experementelle Blütenbiologie legt großen Wert auf die Feststellung, daß die Blütenbesucher, und darunter nicht zuletzt die Hummeln, die Fähigkeit haben, persönliche Erfahrungen zu machen und diese Erfahrungen bei den Nahrungs- und Sammelflügen zu verwerten. Darauf beruht in erster Linie auch die sogenannte „Blumenstetigkeit", d. h. die Eigenart vor allem der Blütennahrung sammelnden Insekten, sich längere Zeit an eine Blumenart zu halten. Als Kennzeichen für die betreffende Art gilt da vor allem die Farbe. Aus der Erfahrung heraus: Farbe = Honigquelle kommt so eine oft sehr starke Bindung an eine bestimmte Farbe zustande. Ein Beispiel aus einer Reihe von Versuchen, die ich nach dieser Richtung angestellt habe, möge das illustrieren. *Melampyrum nemorosum,* Hain-Wachtelweizen, wird von Hummeln besucht. Ein auf die Pflanze eingestellter Bombus agrorum z. B. fliegt unmittelbar die gelben Blüten an und nimmt von den auffallenden blauvioletten Hochblättern keinerlei Notiz. Ganz anders aber, wenn die Blütenstände plötzlich in den Gesichtskreis des Tieres gelangen oder dasselbe anderweitig „gebunden" ist. In einem größeren Stock von Anchusa officinalis, Ochsenzunge, der von einigen Pflanzen von Crepis tectorum, Dach-Pippau, durchwachsen war, wurde ein (in einem etwa 3 km entfernten Walde gesammelter) Strauß von Melampyrum memorosum gestellt. Die blauvioletten, senkrecht orientierten Blüten von Anchusa

wurden eifrig von verschiedenen Hummeln (Bombus) besucht, während die gelben, gleichfalls senkrecht orientierten Blüten von Crepis ebenso eifrig von großen Schwebfliegen (Eristalis) ausgebeutet wurden. Beiderlei Insekten reagierten alsbald auf die Melampyrum-Stände. Der auf die blauviolette Anchusa-Blüte eingestellte Bombus suchte immer wieder mit dem Rüssel in den Winkeln zwischen den, gleich Anchusa gefärbten, Hochblättern vergebens nach Nektar, ohne sich um die honighaltenden beistehenden gelben Blüten zu kümmern. Diese aber wurden von dem, auf die gelben Blüten von Crepis eingestellten, Eristalis beflogen, aber auch ohne Erfolg, indem er vergebens mit dem Rüssel senkrecht von oben — wie er von Crepis her gewohnt — die Blütenröhren betupfte, aber die Mündung der waleracht orietierten Melampyrum-Blüten nicht fand. Dieses Spiel war jedesmal dasselbe, so oft ich den Versuch wiederholte.

Mit *Muscari comosum,* Schopf-Hyazinthe, ergab sich dasselbe. Die Blütentraube wird von einem Schopf lebhaft violett gefärbter, verkümmerter, langgestielter Blüten gekrönt. Darunter stehen die unscheinbar trübbraunfarbigen, entwickelten Blüten. Ein an den zahlreichen Blüten eines Bestandes von Anchusa officinalis eifrig mit Saugen beschäftigter Bombus agrorum fliegt zwischendurch wiederholt einen in die Nähe gebrachten Blütenstand von Muscari comusum an und, wie suchend und beobachtend, dicht um den violetten Gipfel (stärker violett als die fast blauen Anchusa-Blüten) herum, um dann wieder zu Anchusa zurückzukehren, ohne von den offenen — anders gefärbten — Muscari-Blüten Notiz genommen zu haben. Auch von Vicia villosa, Zottelwicke, deren Blüten in der Farbe dem Gipfelschopf von Muscari comosum noch ähnlicher sind, geht Bombus agrorum alsbald den Gipfel einer, in den Vicia-Bestand hineingestellten Muscari-Blütenstandes an und umfliegt ihn, ohne sich niederzusetzen oder gar die entwickelten Blüten darunter zu besuchen. Auch mit Widerstoß, Statice-Arten, mit ganz violetten Blütenständen neben Statice sinuata mit schneeweißen Blütenkronen in den sonst violetten Blütenständen wurden dieselben Versuche, immer mit dem-

selben Ergebnis, wiederholt. Neben Bombus Arten (agrorum, terestris u. a.) wurde dieselbe Reaktion dabei auch an Apis mellifica und an Anthidium manicatum festgestellt. Bei allen diesen Versuchen habe ich nur einmal beobachtet, daß eine Hummel (Bombus agrorum), die auf eine Blume mit Blau-komponente eingestellt war, von dieser auf die violetten Hochblätter des Melampyrum gelockt, von hier nicht zu ersterer zurückkehrte, sondern sich auf die gelben Blüten von Melampyrum begab und diese alsbald richtig bezog.

Die Möglichkeit der Bindung der Blumeninsekten an eine bestimmte Farbe hat erst die Handhabe zu exakten Versuchen über das Farbenunterscheidungsvermögen derselben geliefert. Durch diese nun sind bekanntlich sehr wichtige Ergebnisse erzielt worden[1]). Mir scheint aber, daß man darüber die eigentliche Frage der älteren Blütenbiologie nach der Bedeutung und dem Zustandekommen der verschiedenen Blumenfarben ein wenig vergessen hat. Ich vermag nicht zuzustimmen, wenn gesagt wird, daß die Farbqualität: ob blau, gelb usw., für die Hummeln wie die Blumen-Insekten überhaupt keine Rolle spiele, und glaube nicht, daß „die alte Lehre von den Lieblingsfarben der Bienen und Hummeln" gänzlich überholt ist und daß die Blumenfarbe als Anlockungsmittel auf die Insekten immer erst dann wirkt, wenn individuelle Erfahrungen vorausgegangen sind[2]). Die Gesamtsumme der blütenbiologischen Beobachtungen ergibt m. E. unzweideutig, daß die Blumenfliegen andere Farben bevorzugen wie die Apiden und diese wieder andere wie Falter und Blumenvögel. Aber gerade die besagte Möglichkeit, Blumeninsekten auf bestimmte Farben zu dressieren, macht es schwer, auf experementelllen Wege die angeborene — d. h. erblich fixierte — „Farbenliebhaberei" festzustellen. Ich

---

[1]) H. Kugler: Hummelblumen. Ein Beitrag zum Problem der „Blumenklassen" auf experimenteller Grundlage. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 60, 1942, S. (128) ff.

[2]) Vergl. u. a. F. Knoll: Gibt es eine Farbendressur der Insekten? Die Naturwissenschaften, 1919, S. 425 ff. — A. Kühn und R. Pohl: Sind die Bienen farbenblind? Die Umschau, 1923, S. 43 ff.

[3]) F. Knoll: Über Honigbienen und Blumenfarben. Die Naturwissenschaften, 1913, S. 349 ff.

glaube nun aber an Hand von Versuchen, die ich nach dieser Richtung angestellt habe, zunächst für Hummeln (und auch wohl für die Honigbiene), eindeutige Ergebnisse in Händen zu haben.

Ich operierte mit reinen Farben: Weiß, Kadmiumgelb, Zinnoberrot, und Kobaltblau. Diesen Hauptfarben fügte ich noch Carmin („Purpur" der Systematiker) hinzu, weil es eine der häufigsten Farben der von Bienen und Hummeln bevorzugten Blumen ist. Mit diesen 5 Farben wurde je eine künstliche Blume aus Papier von der in Fig. 1 wiedergegebenen Form und Größe gefärbt, die Blumen mittels einer Nadel am Ende eines, unten zugespitzten Hollunderstöckchens befestigt und draußen in kranz- oder reihenförmiger Anordnung in den Boden gesteckt. Die Verteilung der Einzelblumen wurde von Versuch zu Versuch und oft auch innerhalb einer Beobachtungszeit gewechselt. Um unabhängig von bestimmten Hummelnestern, Bienenstöcken oder sonstigen Zufälligkeiten des Standortes zu sein, wurde letzterer, innerhalb eines Areals von 3—4 km Durchmesser, mehrfach gewechselt. Um die Möglichkeit einer Fehlerquelle, die darin bestehen konnte, daß eine oder andere meiner Farben einen — für uns zwar nicht wahrnehmbaren, aber von den Insekten beobachtbaren — Eigengeruch haben konnte, aus dem Wege zu gehen, wurde wiederholt auch eine, mit einer Glasplatte bedeckte Farbtafel mit denselben 5 Farben in Scheibenform auf grünem Grunde, in die Versuche eingeschaltet. Ich will gleich bemerken, daß die Insekten sich dieser Farbplatte gegenüber genau so verhielten, wie bei den Papierblumen. Nur bekamen die gegliederten, plastischen Blumen, wie zu erwarten, bedeutend mehr Anflüge als die Farbscheiben von derselben Größe. Bei jedem Einzelversuch wurde die Flora der näheren Umgebung, soweit sie zurzeit in Blüte stand, notiert und die Anflüge sowie das Woher und Wohin der anfliegenden Insekten genau vermerkt.

Das Ergebnis dieser Versuche war inbezug auf die Apiden — vorwiegend Hummeln (Bombus hortorum, B. agrorum,

B. cognatus, B. terrestris, B. lapidarius und eine weitere noch nicht bestimmte Art) —, von vornherein so klar und eindeutig, daß es mich anfangs stutzig machte und ich an eine Zufälligkeit glauben wollte. Von insgesamt 106 beobachteten Anflügen durch *Hummeln* betrafen nicht weniger als 98 = 92,5 % *Blau,* während nur 8 = 7,5 % Anflüge auf andere Farben kamen, und zwar 4 auf Blauviolett (was im zweiten Jahre den Versuchsblumen hinzugefügt war), 2 auf Weiß und je einer auf Gelb und Rot. Und zwar — das ist bemerkenswert — waren diese letzten 8 Anflüge keine selbständigen Anflüge, sondern fanden jedesmal kombiniert mit einem Blauanflug statt. Es war also kein einziger Anflug an meine Kunstblumen ohne Blau. Von der Honigbiene beobachtete ich nur 3 Anflüge, alle an *Blau;* sie scheint sich damit in ihrem Verhalten an die Hummeln anzuschließen. Es dürfte damit wohl nicht gut zu bezweifeln sein, daß den *Hummeln* — und wahrscheinlich den *Apiden* überhaupt —

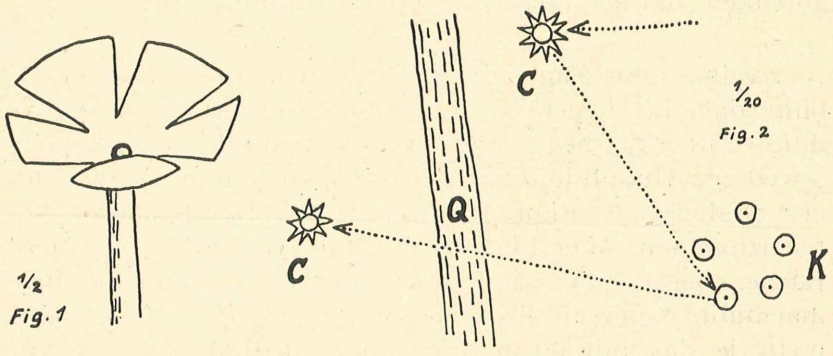

Fig. 1. Eine der Papierblumen meiner Farbversuche; in wirklicher Größe, schräg von oben gesehen.

Fig. 2. Einer der 106 Anflüge auf das Blau meiner Papierblumen. Wiesenhang am Grabenhäusl bei Bergen, Chiemgau, 3. 10. 1942. Maßstab 1/20 der wirklichen Größe. Punktlinie = Flugbahn von Bombus hortorum. CC = Köpfe von Cirsium oleraceum, K. = Kranz der Versuchsblumen, Q = Quellrinne.

eine angeborene, d. h. erblich fixierte, Vorliebe für die *blaue Farbe* eigen ist, die auch während des Dauerbesuches andersfarbiger Blumen — d. h. während der Bindung an eine andere Farbe — zum Durchbruch kommt. Das Ergebnis der Versuche war immer dasselbe, auf Blau gerichtete, gleich ob meine Kunstblumen in einem Bestande bezw. in unmittelbarer Nachbarschaft blauen Enzians (Gentiana ciliata) standen oder in einem solchen von Lamium maculatum oder Trifolium pratense oder Cirsium oleraceum (gelblichweiß) oder Gentiana germanica (violett) oder Succisa pratensis (hellviolett) oder Salvia verticillata (hellviolett) usw. Auch wurde bei den Hummeln durch den Blauanflug die vorherige Bindung keineswegs aufgehoben (siehe Fig. 2). Die Blau-Anflüge fanden zwischen dem Besuch zweier Lamium-, Trifolium-, Ajuga-, Succisa-, Cirsium- usw. Blütenstände statt. Nur bei einer Versuchsreihe vermochten meine Kunstblumen bezw. das Blau derselben eine vorliegende Bindung offensichtlich nicht zu sprengen. Das war in einem riesigen, zwanzig Meter langen und ca. 15 m breiten, fast reinen Bestande von Salvia glutinosa. Hier ließen sich die vielen Exemplare von Bombus hortorum, die vermutlich seit Wochen ganz an diese eine Pflanze gebunden waren, nicht ablenken und auf meine blauen Kunstblumen bringen.

Im zweiten Jahre habe ich die Versuche mannigfach variiert, ohne daß das Ergebnis sich geändert hätte. So habe ich durch Zufügung neuer Farben mich bemüht, die Farbe der jeweiligen Hauptblüte des betreffenden Standfleckes (Succisa pratensis, Gentiana germanica, Salvia verticalata z. B.) nachzuahmen. Aber niemals geschah ein Anflug auf diese Farbe, ebensowenig wie früher schon z. B. die an Lamium maculatum oder an Trifolium pratense gebundenen Hummeln je das mit jenen Blüten übereinstimmende Carmin meiner künstlichen Versuchsblumen angeflogen hatten. Ihr Anflug galt mit wenigen Ausnahmen immer dem Blau. Die meisten, das sind ganze 4 Anflüge, erhielt von den anderen Farben das dem reinen Blau schon sehr nahestehende — und aus diesem Grunde im zweiten Jahre zugefügte — Blauviolett.

Sind unsere Folgerungen aus den Versuchen richtig, und ich wüßte nicht, wie deren Ergebnisse anders zu deuten wären, so haben wir es bei den Hummeln — und vermutlich auch bei den anderen Apiden — mit einer erblich fixierten Vorliebe für die Farbqualität Blau zu tun, die, gewissermaßen im Unterbewußtsein haftend, sich unabhängig von der Dressurfähigkeit auf beliebige Farben äußert. Wenn dem aber so ist, dann wird man auch nicht daran zweifeln können, daß eine solche tief eingewurzelte „Farbenliebhaberei" einen selektiven Wert besitzt, d. h. dereinst bestimmend auf die Ausbildung der Blumenfarben im Laufe der Stammesgeschichte der Angiospermen gewirkt hat. D. h.: in unserem Falle müßten wir also erwarten, daß die als Hummelblumen bezeichneten Blütenkonstruktionen vorwiegend blaue Farbe oder Mischfarben mit erheblicherer blauer Komponente zeigen.

Nach sorgfältigem Überschlag auf Grund der von H. Müller in seinen beiden Werken und anderen Forschern niedergelegten Tatsachen wie eigenen Erfahrungen, komme ich für die Deutsche und Alpenflora zu folgenden Zahlen. Von den ausgesprochenen *„Hummelblumen"*, d. h. solchen Blumen, die regelmäßig und vorwiegend von Hummeln besucht und bestäubt werden, haben *violette bis blaue Farbe* 49,2 % (davon sind 27,9 % mehr oder weniger blau)[4]). Schließen wir mit diesen aber auch noch die sogenannten purpurfarbigen (carminfarbenen) Blüten ein, die ja auch noch eine erheblich blaue Komponente enthalten, so kommen wir auf 62,3 %. Den nächst höchsten Prozentsatz bilden die gelben Hummelblumen, mit 24,6 %; 9,8 % kommen auf rote (niemals rein rot, sondern „rosa", d. h. mit geringer blauer Komponente) und 3,3 % auf weiße Blumen. Die folgenden Zusammenstellung möge das übersichtlich veranschaulichen:

---

[4]) Vollkommen reines Blau kommt — wenigstens in unserer Flora — nicht vor; auch unsere tiefblauen Enzianarten zeigen, neben reines Kobaltpapier gehalten, noch einen leichten violetten Einschlag.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hummelblumen:	%	%	%
blau	27,9	49,2	62,3
violett	21,3		
purpur	13,1		
rosa	9,8		
gelb	24,6		
weiß	3,3		
zusammen	100,0		

Es sind meist Blumen, in welche die Tiere mehr oder weniger ganz hineinkriechen oder sich zwängen müssen. Und ich brauche nur an die Gattungen Aquilegia, Aconitum, Brunella, Salvia, Lamium, Gentiana, Campanula zu erinnern, um diesen Hummelblumentyp und deren blaue Komponente in der Blütenfarbe ins Gedächtnis zu rufen.

Was für die Blumenfarben gilt, dürfte auch für die Formbildung zu recht bestehen. Einmal scheinen mir das die Versuche von H. Kugler (a. a. O.) mit Trichtermodellen zu zeigen. „Im Vergleich mit einfachen Scheibchen gleichen Durchmesser erzielten Trichtermodelle in mehreren Versuchsreihen über 90% aller Besuche. Hier liegt eine Parallelität zum Bau der Mundmerkzeuge, dem langen Saugrüssel.. vor". Ob Kugler bei dieser Parallelität auch an phylogenetische Zusammenhänge gedacht hat, weiß ich nicht. Jedenfalls scheinen mir alle Erfahrungen der Biologie dafür zu sprechen, daß mit der Spezialisierung eines Organes im Laufe der Phylogenese auch das Bestreben, die neue Form zu verwerten (das ist die Funktion), unmittelbar verkoppelt ist. Damit müßte aber auch dem Saugrüssel der Hummeln ein selektiver Wert zukommen. Desgleichen auch dem im Laufe der Phylogenese entstandenen Bestreben der „höhlengrabenden Hymenopteren", den Körper in enge Räume einzuzwängen. Daß den Immen und damit im besonderen auch den Hummeln ein „Blumenformensinn" angeboren ist, scheinen mir zum anderen auch Beobachtungen bei meinen Versuchen zur „Einbruchs"-Tätigkeit der Hummeln — in die-

©Naturforsch. Ges. Augsburg, download unter www.biologiezentrum.at

sem Fall handelt es sich um Bombus lapidarius — zu beweisen. Es trat dabei ein Umstand zutage, der mir sehr zu denken gab und den ich bei den Untersuchungen Kuglers zur vorliegenden Frage[5]) nicht erwähnt gefunden habe. Es ist die Tatsache, daß die Hummel durch das in die Krone gebissene Loch den Rüssel *stets* in der Richtung zum Blütengrunde hin einführt, wo allein etwaiger Honig zu suchen ist. Das setzt ein gutes Orientierungsvermögen und ein Wissen um den Grundbauplan einer Blüte voraus. Eine Ausnahme bestätigt das. Eine noch geschlossene, isolierte Blütenknospe von Salvia glutinosa wird ungefähr in der Mitte der Röhre angebissen, der Rüssel in der Richtung des späteren Blütensaumes eingesteckt und vergebliche Saugversuche ausgeführt. Hier versagt also die Orientierung, da die Blüte an beiden Enden geschlossen ist und ein Blüteneingang noch fehlt.

Überhaupt zwingen mich die Ergebnisse meiner Versuche zu wesentlich anderen Vorstellungen, als sie Kugler entwickelt. Allerdings handelt es sich um verschiedene Versuchstiere. Kugler arbeitete mit Bombus terestris, ich mit Bombus lapidarius. Bei meinen Versuchen ergab sich immer wieder dasselbe Spiel: Bekam die Hummel eine ihr neue Blüte — d. h. von einer Art, auf der sie nicht gefangen war — mit einer Honigbergung über das Maß ihrer Rüssellänge hinaus, so versuchte sie immer zuerst und zwar meist recht ausführlich, d. h. lange und wiederholt, vom Eingang aus den Nektar zu erlangen, und machte immer wieder Saugversuche. Dann begab sie sich aus dem Blüteneingang wieder zurück und kletterte außen an der Blüte dem Grunde zu, wo ohne Besinnen ein Loch gebissen und der Rüssel in Richtung zum Grunde eingesteckt und Saugakte ausgeführt wurden. Niemals kam es bei den sehr zahlreichen Versuchen je zur Einschaltung irgendeiner Zwischenmaniputation, die man hätte als einen Übergang zwischen dem „normalen“ Vorgehen und dem „Einbruch“ hätte auffassen

---

[5]) H. Kugler: Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln, V. Der Blüteneinbruch von Bombus terrester L. Planta, 19, 1933, S. 279ff.

können. Es waren vielmehr immer 2 getrennte und scharf voneinander geschiedene Vorgänge. Bei der zweiten und weiteren Blüten wurde dann — nunmehr hatte die Hummel „gelernt“ — sofort zum „Einbruch“ geschritten. Doch kam es zwischendurch gelegentlich immer mal wieder zu, nunmehr aber kurzen Versuchen, „normal“ den Honig zu erlangen. Eine Blüte von Salvia glutionosa, aus welcher das Gynaeceum mit dem Nektarium entfernt war, wurde genau so behandelt. Es ist also eine reine Formorientierung, welche die Hummel zu der Einbruchstelle führt, und sie wird nicht etwa durch den Geruch des Honigs geleitet.

Besonders bemerkenswert dürfte das Verhalten der Hummel sein bei Versuchen mit verstümmelten Blüten der Herbstzeitlose. Colchicum autumnale und ihre nächsten Verwandten stehen insofern unter allen honigführenden Blütenpflanzen einzig da, als die Nektarien sich nicht im Blütengrunde, sondern hoch im oberen Drittel der Blüte befinden. Das hängt damit zusemmen, daß die lange Blütenröhre von Colchicum in bestäubungsökologischer Beziehung nur als Blühtenstiel fungiert. Es wurden die oberen erweiterten Teile der Colchicum-Blüte mit dem obersten Röhrenstück abgeschnitten und den Versuchshummeln zur Verfügung gestellt. Es waren also quasi Blüten mit kurzem, röhrenförmigen Grund. Bei einer derart zurechtgeschnittenen und wagerecht befestigten Colchicum-Blüte versuchte Bombus lapidarius lange „normal“, d. h. vom Eingang aus, in die Blütenröhre vorzudringen, ohne die vorhandenen, höher und nicht in dem vermeintlichen Blütengrunde lokalisierten Honigdrüsen zu entdecken. Darauf wurde die Blütenröhre von außen gelocht. Später wurden dann die wirklichen Nektarien gefunden und nur mehr „normaler“ Blütenbesuch ausgeführt, wobei der Rüssel ringsum nacheinander in die Saftschlitze gesteckt wurde.

Diese Versuchsergebnisse zwingen uns, der Hummel entweder die Fähigkeit zuzutrauen, aus der Summe ihrer individuellen Erfahrungen einen Normal- oder Durchschnittsblütenbau zu abstrahieren, oder wir müssen ihr eine in-

©Naturwissenschaftl. Verein für Steiermark; download unter www.biologiezentrum.at

stinktmäßige Vorstellung vom Grundbau einer Blüte zubilligen. Das erstere wird wohl nicht so leicht jemand für möglich halten. Bei dem letzteren aber ist nicht gut eine selektive Wirkung von Seiten der Hummel bei der Entstehung der Hummelblumen (im Verlauf der Stammesgeschichte) auszuschalten. Daß wir mit solchen instinktmäßigen Fähigkeiten bei der Blütentätigkeit der Insekten rechnen müssen, scheint mir u. a. auch aus dem Verhalten der *Wespen* bei ihren Blütenbesuchen hervorzugehen. Die Wespen gehören zu den seltensten Blütenbesuchern und stehen darin sogar den Käfern noch wesentlich nach. Trotzdem zeigen sie eine Geschicklichkeit, Sicherheit und Schnelligkeit bei ihren Blumenbesuchen, die durchaus an das Gebaren der Hummeln und Bienen erinnert, die die allerhäufigsten Blütenbesucher darstellen und damit unverhältnismäßig mehr Übung und Erfahrung haben müßten. Wir können deshalb wohl nur annehmen, daß, gemäß der nahen Verwandtschaft der staatenbildenden Bienen mit den staatenbildenden Wespen, zu den beiden Gruppen gemeinsamen sozialen Instinkten auch die grundlegenden Blumentätigkeits-(Sammeltätigkeits)-Instinkte gehören.

Wir kommen also damit — sowohl was Farbe wie Form betrifft — auf die Grundidee der älteren Blütenbiologie zurück. Allerdings mit starken Einschränkungen. Denn es sind eben nur verhältnismäßig geringfügige Unterschiede, welche die Hummelblumen von anderen Anpassungsformen unterscheiden. Und der Begriff der Hummelblume läßt, wie Kugler (a. a. O.) mit Recht betont, „überhaupt keine Vorstellung einer Blütengestalt oder eines Bestäubungsmechanismus zu“ und vor allem steht der „gesamte Organisationstyp mit allen Einzelheiten des Bestäubungsapparates.. in keiner spezifischen Beziehung zu Hummeln als Bestäuber“. Wir können aber m. E. „eine durch die Blumeninsekten regulierte Selektion bei der Entstehung der Blüteneinrichtungen nicht ganz ausschließen“[6]).

[6]) E. Werth: Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 58, 1940, S. 527 ff.

Eine nicht geringe Schwierigkeit bei der Erfassung des Begriffes Hummelblume hat die schon näher berührte Einbruchstätigkeit gewisser Hummelarten gemacht. Wir können über diese Schwierigkeiten hinwegkommen, wenn wir an eine, für die systematisch einheitliche Gruppe der Hummeln als Ganzes vorhandene instinktiv-zwangsmäßige Vorliebe für tiefe Blütenformen glauben wollen. Nach dem vorhin gesagten dürfte das wohl nicht allzu schwer fallen, umsoweniger, als wir uns ja heute die „Anpassungen" nicht mehr als aus einer Summierung kleinster, allmählich unter gegenseitiger Beeinflussung sich steigender, Abänderungen entstanden vorstellen. Die kurzrüsseligsten Varianten der ganzen Hummelreihe kamen dann dabei im reinsten Sinne des Wortes etwas zu kurz und halfen sich — durch persönliche Erfahrungen klug gemacht und unter etwas anderer Benutzung ihrer Mundwerkzeuge — darüber hinweg.

Die Einbruchstätigkeit der bezeichneten Hummeln steht keineswegs ganz isoliert da. Man beobachtet auch sonst gelegentlich ähnliche „abnorme" Honiggewinnung bei in der Regel ganz „normal" vorgehenden Blumenbesuchern. Bombus agrorum sah ich einmal eine ganze Woche lang (18. 9. bis 24. 9. 41) an Salvia glutinosa ausschließlich und dauernd nur Blütenstümpfe besuchen und aussaugen, die von Bombus lapidarius angebissen und an der Einbruchstelle abgebrochen waren, sodaß die Blütenröhre nur etwa noch Kelch-

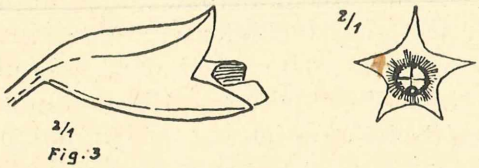

Fig. 3. Links Salvia glutinosa: Kelch mit Reststumpf der Röhre der infolge Einbruchsverletzung abgefallenen Krone; in doppelter natürlicher Größe. Rechts Lamium maculatum: Blick in den Kelch, der nach dem Abblühen bereits abgefallenen Krone; doppelte natürliche Größe; unten an dem vierteiligen Ovar ein ziemlich großer Honigtropfen sichtbar.

länge hatte (Fig. 3, links). Und häufiger sah ich Apiden mit kürzerem Rüssel (Bombusarten) aus unseren großblütigen Lamium-Arten (album und maculatum), die ihnen normal nicht oder schwer zugänglich sind, den Honig dadurch gewinnen, daß sie die Kelche, deren Kronen bereits abgefallen waren, — deren Nektarium aber noch eine zeitlang funktioniert (Fig. 3, rechts) —, aussaugten und dauernd sich dieser Beschäftigung hingaben. Genau dieselbe Tätigkeit konnte ich in Ostafrika auch von einem Pärchen der Nectarinia hypodilus an Kigelia aethiopica beobachten. Und in Australien sah ich die Melliphagide Acanthorhynchus tenuirostris täglich regelmäßig zu denselben Stunden einen in einem Garten angepflanzten Abutilon-Strauch besuchen und den Honig der zahlreichen Blüten von außen durch Einfügen des Schnabels zwischen Kelch und Krone „rauben". Wie hier, so kann man auch bei dem folgenden Beispiel mit Recht von „Einbruch" sprechen. Es betrifft das Verhalten von Apis mellifica an Geum rivale. Die Biene kriecht außen rund um die Blütenglocke herum und steckt bei jedem Kelchblatt den Rüssel schräg unter demselben ein. So kommt sie zwischen den basal nagelartig sich verjüngenden Kronblättern zweifellos bequem zum Honig. Bei dieser, mit großer Ausdauer, von Blüte zu Blüte, von Stock zu Stock betriebene Tätigkeit konnte ich sie eine ganze Zeit lang beobachten (7. 6. 43). Wenn es hierbei immerhin noch ohne Verletzung der Blumenkrone abgeht, so kaum bei dem folgenden, wieder einen Blumenvogel betreffenden Vorgang: Ein Pärchen von Cinnyris gutturalis sah ich in Ostafrika nachmittags damit beschäftigt, die um diese Zeit noch geschlossenen Kigelia-Blüten dadurch ihres Honigs zu berauben, daß sie mit dem Schnabel von außen zwischen Kelch und der sich am Grunde leicht loslösenden Krone eindrangen. Daß sie dabei Erfolg hatten, bewies mir die Beharrlichkeit ihrer Beschäftigung[7]).

Daß es wirklich die kurzrüsseligsten Hummeln sind, unter denen sich die bisher bekannten „Einbrecher" befinden, soll

[7]) E. Werth: Blütenbiologische Fragmente aus Ostafrika. Abhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, 42, 1900, S. 237, 259.

©Naturforsch. Ges. Augsburg; download unter www.biologiezentrum.at

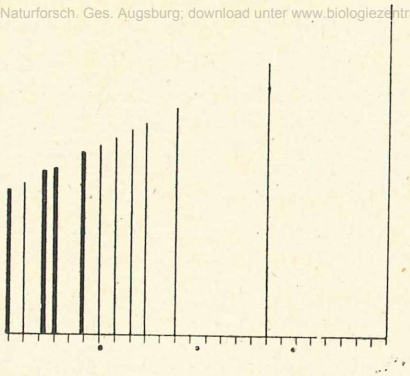

Fig. 4. Schema zur Veranschaulichung der Stellung der Blüten-„Einbrecher" im Hinblick auf ihre Rüssellängen innerhalb der Reihe der mitteleuropäischen Blumen-Hummeln. Die horizontale, durch beigesetzte Punkte in vier gleiche Teile gegliederte Skala gibt (in vierfacher Größe) die ganze Spanne zwischen den Rüssellängen, die senkrechten Linien — die der Einbrecher verstärkt — in doppelter wirklicher Größe die einzelnen Rüssellängen wieder. Die aufgeführten Arten sind im Text genannt.

das beifolgende Schema (Fig. 4) illustrieren. Bei ihm ist die ganze Variationsbreite der Durchschnittsmaße der Rüssellängen in halben Millimetern von der kleinsten Zahl links bis zur größten rechts eingetragen (horizontale Skala). Durch Punkte ist die in vierfacher wirklicher Größe gegebene Skala in 4 gleiche Teile gegliedert. Senkrecht auf ihr sind in zweifachem natürlichen Maße die Rüssellängen einer Anzahl wichtiger Hummelarten wiedergegeben; die Linien der „Einbrecher" sind verstärkt. Die Hummelarten sind (von links nach rechts): Bombus terrestris und B. scrimshiranus (9½ mm, erste Linie), B. hypnorum (10 mm), B. mastrucatus und pratorum (10¾), B. alticola (11), B. lapidarius (12), B. senilis (12½), B. rajellus (13), B. agrorum (13½), B. mendax (14), B. mesomelas (15), B. hortorum (18) und B. opulentus (22 mm Rüssellänge). Die Skala läßt erkennen, daß die 6 „Einbrecher" im ersten (kleinsten) Viertel stehen. Dies würde noch mehr in die Augen springen,

wenn nicht zweimal je 2 von ihnen sich überdeckten. Die aufgeführten Arten bilden mit ihren Rüssellängen eine gleitende Reihe. Allerdings ist von B. mesomelas bis B. opulentus eine große Spanne, in der nur hortorum einen Zwischenpfeiler bildet. Sie dürfte vermutlich durch nicht mitteleuropäische Bombus- und durch Xylocopa-Arten ausgefüllt werden. Aber schon jetzt ist die Spanne durch die Variationsbreite der 3 genannten Arten (Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen) überbrückt. Nämlich: Bombus mesomelas: 9 bis 18, B. hortorum: 14—22 und B. opulentus 21—23 mm Rüssellängen[8]).

Wenn Darwin glaubte, den Beweggrund für das „Einbrechen" der Hummeln in der damit verbundenen Zeitersparnis sehen zu dürfen, so wird man die letztere an sich zugeben müssen. Denn die meisten Blüten werden während der Dauer ihres Blühens wiederholt besucht und auf eine ganze Reihe von Besuchen kommt so nur ein einmaliges Lochen. Und man kann leicht beobachten, wie auch notorische Einbrecher zu bestimmten Stunden des Tages noch nicht gelochte Blüten konstant meiden und auch so eine „Blumenstetigkeit" zeigen. Aber dennoch kann die Zeitersparnis nicht der Beweggrund für die vorliegende Handlungsweise der Hummel sein, denn dann wäre es ja garnicht zu verstehen, daß sie bei jeder neuen Blütenart sich erst reichlich lange abmüht, auf „normalem" Wege zum Honig zu gelangen. Erst die endliche Erkenntnis, daß dieses nicht zum Ziel führt, löst offensichtlich erst die andersartige Reaktion aus.

Übrigens habe ich bei Bombus lapidarius nicht ein einzigesmal mit Sicherheit beobachten können, daß die Einbruchslöcher gestochen wurden. Sie wurden vielmehr immer ge-

---

[8]) Die Zahlen für die Rüssellängen sind H. Müller: Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881, und E. Krüger: Beiträge zur Systematik und Morphologie der mitteleuropäischen Hummeln. Zoologische Jahrb., Abt. Systematik, 42, 1920, S. 289, entnommen.

©Naturforsch. Ges. Augsburg; download unter www.biologiezentrum.at

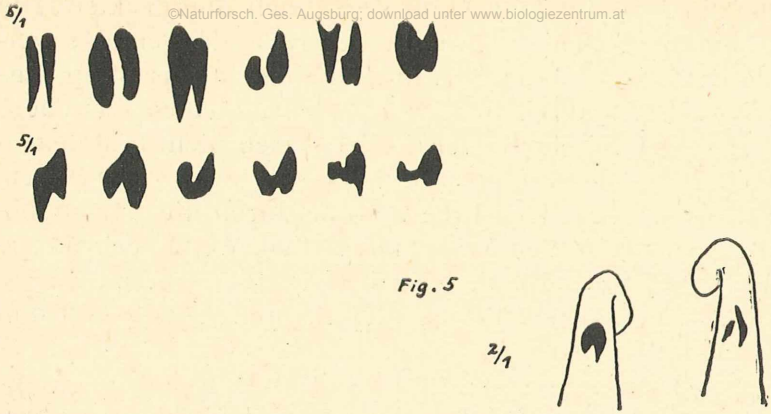

Fig. 5. zeigt oben 12 Löcher am unteren Teil der Blütenröhre von Gentiana germanica, in fünffacher natürlicher Größe; rechts: den oberen Teil zweier gelochter Sporne von Aquilegia vulgaris, in doppelter natürlicher Größe. Die Löcher sind sämtlich Zwillingsbildungen und zeigen damit, daß sie mit zwei gegeneinander wirkenden Werkzeugen (den Mandibeln), gebissen und nicht durch ein pfriemenförmiges Werkzeug (die zusammengelegten Kieferladen) gestochen sind. Vermutlich rühren beiderlei Löcher vom Bombus lapidarius her.

bissen[9]) und das kann man auch den in der freien Natur gemachten Einbruchslöchern meist noch deutlich ansehen. Fig. 5 zeigt eine Reihe solcher an Blüten von Gentiana germanica wie Aquilegia. Man sieht deutlich, daß die Löcher durch zwei gegeneinander wirkende Werkzeuge — eben die Mandibeln — „gebissen" und nicht durch e i n pfriemenförmiges Werkzeug (die zusammengelegten Kieferladen) gestochen sind. Oft ist zwischen den paarigen Teillöchern noch ein Gewebstreifen stehen geblieben, sonst ist die Verschmelzung aus paarigen Teillöchern noch deutlich zu erkennen.

---

[9]) Bei B. terrestris mit besonders robusten Kieferladen mag das aber anders sein.

Kommen wir nach dieser notwendigen Abschweifung zum Schluß auf die „Hummelblumen" an sich zurück, so lassen diese sich nach dem Vorherigen etwa so erklären. Die *Hummelblumen* umfassen Bestäubungsmechanismen, welche in sehr engen Beziehungen zum Körper der Tiere stehen. Das sind becher- und glockenförmige Blüten (Becher- und Glokkenblumentypus), in die sich der Besucher ganz oder teilweise hineinzwängen muß, oder zygomorphe Blütenkonstruktionen (Rachen- und Fahnenblumentypus), welche den zum Honig vordringenden Besucher eine ganz bestimmte Stellung und Bahn vorschreiben, oder schließlich hängende Röhrenblumen (Symphtum, Majanthemum z. B.), an die sich der Besucher von unten anhängen muß. Die durch solche Blütenkonstruktionen vorgeschriebenen Bewegungen sind den höhlengrabenden Hymenopteren geläufig, werden aber von anderen Blumeninsekten im allgemeinen gemieden. Kommt nun zu den geschilderten Blütenkonstruktionen noch eine verhältnismäßig tiefe Bergung des Nektars hinzu, sodaß dieser nur von einem relativ langen Rüssel auszubeuten ist, so sind sie mehr oder weniger ausschließlich den Hummeln vorbehalten und kleinere Immen treten zurück oder scheiden aus.

Es tut natürlich dem Begriff der „Hummelblumen" keinen Abbruch, wenn auf ihnen als Besucher auch Bienenarten anderer Gattungen mit längerem Saugorgan, d. h. mit 10 und mehr mm Rüssellänge, angetroffen werden, wie Anthophora-Arten (furcata z. B.) oder Eucera (longicornis) und Psithyrus (rupestris, vestalis u. a.). Vor allem sind aber da die *Xylocopa*-Arten zu nennen, die von den Südalpen an (X. violacea) neben den Hummeln auftreten, und weiterhin in den warmen Ländern der Alten Welt (X. divisa, X. caffra etc.) die fehlenden Hummeln vertreten und als regelmäßige Besucher auf Blütenformen erscheinen, von denen ein großer Teil bei uns ohne weiteres als Hummelblumen angesprochen werden würde.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: 002_1949

Autor(en)/Author(s): Werth Emil

Artikel/Article: Zum Begriff der Hummelblumen. 111-127