

MITTEILUNGEN

der

Münchener Entomologischen Gesellschaft (e. V.)

60. JAHRG.

1970

Ausgegeben am 1. Mai 1972

Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802) (Hym., Apidae)

Von **W. F. Reinig**

(Mit 7 Tabellen)

Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung	2
Die ökologischen Verbreitungstypen	3
Artenspektren als Grundlage der Syntopie-Forschung	7
Frühlings-Artenspektren einiger Biotope	12
Wald-Biotope	12
Auwald	12
Buchenwald auf feuchtem Tonboden	12
Fichten-Eichen-Buchen-Mischwald	13
Waldrand-Biotope	14
Waldwiese	14
Waldrandwiesen	14
Am Koshau	14
Am Drei-Brote-Wald	15
Am Neckarhang	15
Offenes Gelände	16
Hohlweg	16
Parkähnliches Gelände	17
Syntopie-Spektren	18
Abweichungen in den Syntopie-Verhältnissen	26
Physiologische und ökologische Grundlagen der Syntopie	40
Luftfeuchtigkeit	40
Insolation	41
Lufttemperatur	44
Das Haarkleid als Anpassung an die Umwelt	49
Zusammenfassung	51
Literaturverzeichnis	54

Einleitung

In seinen Aufsätzen über anatolische Hummeln hat Verfasser (1967, 1968) eine ökologische Gruppierung der dort aufgeführten Arten verwendet, die von der von Pittioni (in Pittioni und Schmidt, 1942) vorgeschlagenen abweicht. Für die neue Gruppierung wurde bislang keine Begründung gegeben. Das soll hier nachgeholt werden. Bei dieser Gelegenheit wird ein eng damit zusammenhängendes Problem besprochen: die Konstanz der ökologischen Valenz.

Die Unveränderlichkeit der Lebensansprüche zoologischer Taxa während großer Zeiträume, eventuell sogar während geologischer Epochen, ist ein überaus wichtiges Postulat historisch-chorologischer Forschungen. Doch für die Fundierung dieses Postulates wurde bislang wenig getan. Wenn Verfasser sich nicht irrt, wurden nicht einmal Vergleiche von Angehörigen desselben Taxons in weit voneinander entfernten Biotopen in größerem Umfange durchgeführt. Dies sei hier für einige mitteleuropäische Arten der Gattung *Bombus* versucht. Als Biotop wird mit Hesse (1924) lediglich ein Gebiet von bestimmtem physiognomischem Wert bezeichnet.

Ausgangspunkt dieser Untersuchungen sind größere Aufsammlungen von Hummeln, die Verfasser seit 1958 an seinem Wohnort Hardt (330 bis 361 m) im Filder-(Felder-)Randgebiet des Vorlandes der Schwäbischen Alb gemacht hat, um Vergleichsmaterial für seine Untersuchungen im Mittelmeerraum, der vielen mitteleuropäischen Hummelarten als Glazial-Refugium gedient hat (Reinig, 1937, 1939), zu beschaffen, nachdem seine Vorkriegssammlung verlorengegangen war. Dabei haben ihn seine Frau und Frau Margarete Reinig mit großem Geschick unterstützt. Ohne deren Hilfe hätten die verschiedenen Biotope nicht so gründlich besammelt werden können, wie dies in den Jahren 1959 bis 1963 geschehen ist.

Dank schuldet Verfasser außerdem dem Direktor der Zoologischen Staatssammlung in München, Herrn Dr. Walter Forster, und der Bibliothekarin des Museums, Fräulein Dr. Gisela Mauermayer, für die leihweise Überlassung einschlägiger Literatur. Besonders dankbar ist Verfasser zudem Herrn Dr. R. W. Grünwaldt für die großen Mühen, die er für die Beschaffung schwer zugänglicher Literatur aufgewandt hat, sowie ihm und seiner Frau Ellinor für Aufsammlungen in Griechenland.

Die Sammeltätigkeit des Verfassers in Südosteuropa, wobei er von seiner Frau bestens unterstützt wurde, hat die Deutsche Forschungsgemeinschaft durch finanzielle Beihilfen zu drei Anatolien-Reisen weitgehend gefördert, wofür ihr auch an dieser Stelle gedankt sei.

Hinsichtlich der Benennung der hier besprochenen Arten hat sich Verfasser weitgehend an die in den eingangs erwähnten Veröffentlichungen

gehalten. Das neue System der Hummeln von Milliron (1961) und Tkalců (1969) würde Nicht-Spezialisten den Vergleich mit Angaben in der älteren Literatur zu sehr erschweren.

Die hier verwendeten wissenschaftlichen Namen stimmen im wesentlichen überein mit den 1930 von H. Hedicke in den Hummel-Bestimmungstabellen in „Die Tierwelt Mitteleuropas“ (Bd. V, Insekten, Teil 2, p. 230—243) benützten. Abweichungen in der Schreibweise sind *B. terrester* für *B. terrestris* und *B. equester* für *B. equestris*. Wo ein anderer Name verwendet wird, ist das hier benützte Synonym aufgeführt, so *B. mesomelas* für *B. elegans*. Dagegen trägt die von Hedicke als *B. agrorum* F. bezeichnete Art hier den älteren Namen *B. pascuorum* (Scop., 1763); *B. agrorum* (Fabr., 1787) wird als mitteleuropäische Subspecies von *pascuorum* aufgefaßt.

Kürzlich hat Tkalců (1969) die wissenschaftlichen Namen zweier mitteleuropäischer Hummeln gegen andere Namen ausgetauscht: *B. mastrucatus* auct. (= *lefebvrei* auct.) gegen *B. wurfleini* Rad., 1859 ssp. *mastrucatus* Gerst., 1869 und *B. equestris* auct. gegen *B. veteranus* (Fabr., 1793). Auch hat er den Nachweis zu erbringen versucht, daß der in dieser Abhandlung verwendete Name *B. elegans* Seidl, 1837 besser durch *B. mesomelas* Gerst., 1869 zu ersetzen sei. Beide Namen sind seit langem in Gebrauch.

Außerdem sei erwähnt, daß die vor allem in der deutschen Literatur dieses Jahrhunderts verbreitete Schreibweise *silvarum* neuerdings immer mehr von der Linnés (1761), *sylvarum*, verdrängt wird.

Von der Verwendung der Untergattungsnamen wurde abgesehen, da sie die Tabellen zu sehr belastet hätten. Dasselbe gilt für die Namen der Subspecies, zumal diese in einem Mischgebiet wie dem hier besprochenen, in dem sich Untertarten verschiedener Herkunft gekreuzt haben, vielfach noch gar nicht feststehen. Das trifft vor allem für *B. agrorum* und *B. humilis* zu, die im Gebiet in vielen Färbungs- und Zeichnungsmustern vorkommen.

Wichtig für die folgenden Ausführungen ist, daß sogar Individuen mit extremem Muster nicht an bestimmte Biotope gebunden sind. Das gilt auch für stark melanistische Färbungen, wie sie im Untersuchungsgebiet vor allem bei *B. hortorum*, *agrorum*, *hypnorum*, *terrestris* und *lucorum* vorkommen. Mit anderen Worten: Jedes Muster kann in jedem von der Art bewohnten Biotop angetroffen werden. Die Art des Musters ist mithin für die hier durchgeführten Untersuchungen bedeutungslos.

Die ökologischen Verbreitungstypen

Die erste ökologische Gruppierung mitteleuropäischer Hummeln wurde von Pittioni (1938) vorgenommen. Pittioni teilte die Arten, ungeachtet ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen, „nach ihrer in Europa vorherrschenden Verbrei-

tungsform“ (l. c., p. 23) in drei Gruppen: Arten der Ebene und des Hügellandes, Arten des Mittelgebirges und Arten des Hochgebirges. Jede dieser „Hauptgruppen“ teilte er „nach dem bevorzugten Milieu der einzelnen Arten“ (l. c., p. 24) ein in eremophile Arten (in erster Linie Bewohner von Trocken-, Gras-, Busch- und Waldsteppen), in orophile Arten (Bewohner trockener Gebirgshänge, sowohl unter als auch über der Waldgrenze), in hylophile Arten (Bewohner der Waldränder der Ebenen und Gebirge) und in krystallophile Arten (Bewohner feuchter Gebirgstäler und Gebirgshänge zwischen oberer Waldgrenze und unterer Schneegrenze).

Diese Gliederung behielt Pittioni noch für seine Hummelfauna von Venezia Tridentina bei (1940). Doch schon zwei Jahre später gab er in Pittioni und Schmidt (1942) eine ganz andere Gliederung. Zwar blieben die Begriffe hylophil, eremophil und orophil bestehen, aber zwischen die beiden erstgenannten plazierte er den neuen Begriff hypereuryök-intermediär. Darunter faßte Pittioni alle jene Arten zusammen, die „fast keinerlei Bindung mehr an eine der beiden Vegetationsformationen zeigen“ (l. c., p. 15), also weder dem Wald noch der Steppe zugeordnet werden können. Die Kategorie krystallophil, die nicht mehr im System enthalten ist, deckt sich nunmehr weitgehend mit der Kategorie orophil.

Die jetzt als „Verbreitungstypen“ bezeichneten Gruppen hylo- und eremophiler Arten unterteilte Pittioni jeweils in stenöke und euryöke Arten. Nicht unterteilt wurden dagegen die Hypereuryök-Intermediären. Von den Orophilen erwähnt er den „stenök-orophilen“ *B. elegans*. Daraus geht hervor, daß auch diese Gruppe in stenöke und euryöke Arten zu unterteilen ist.

Für jeden Verbreitungstyp hat Pittioni einen typischen Vertreter herausgestellt, so für den stenök-eremophilen *B. laesus mocsaryi*, für den euryök-eremophilen *B. terrestris*, für den hypereuryök-intermediären *B. lapidarius*, für den euryök-hylophilen *B. agrorum*, für den stenök-hylophilen *B. pratorum* und für den stenök-orophilen *B. elegans*.

Diese Gliederung wurde von Postner (1952), Móczár (1953) und Dylewska (1957) übernommen; allerdings haben die beiden zuletzt genannten Autoren die von ihnen aufgeführten Arten — soweit sie mit den von Pittioni aufgeführten übereinstimmen — vielfach nicht in gleicher Weise eingeordnet, wie aus Tabelle 1 hervorgeht.

Tabelle 1

Ökologische Kennzeichnung mittel- und südosteuropäischer *Bombus*-Arten nach Pittioni (in Pittioni und Schmidt, 1942): +, Móczár (1953): ++ und Dylewska (1957): +++ . Pittionis „typische Vertreter“ sind unterstrichen.

Name	stenökophil	hylophil		hypereuryök-intermediär	eremophil	
		stenök	euryök		euryök	stenök
<u>elegans</u>	+	+				
<u>pyrenaeus</u>	++	+				
<u>pratensis</u>	+	+				
<u>hypnorum</u>	—	+				
<u>sorocensis</u>	—	+				
<u>lefebvrei</u>	—	+				
<u>jonellus</u>	—	+				
<u>gerstäckeri</u>	—	+				
<u>haematurus</u>	—	+				
<u>schrenckii</u>	—	+				
<u>sichelii</u>	—	+				
<u>pascuorum</u>	—	—	+			
<u>hortorum</u>	—	—	+			
<u>distingueudus</u>	—	—	+			
<u>rudericus</u>	—	+	+			
<u>humilis</u>	—	—	+			
<u>lucorum</u>	—	—	+			
<u>lapidarius</u>	—	—	+			
<u>pomorum</u>	—	—	+			
<u>silvarum</u>	—	—	+			
<u>terrestris</u>	—	—	+			
<u>muscorum</u>	—	—	+			
<u>rudatus</u>	—	—	+			
<u>argillaceus</u>	—	—	+			
<u>subterraneus</u>	—	—	+			
<u>confusus</u>	—	—	+			
<u>serrisquama</u>	—	—	+			
<u>laesus</u>	—	—	+			
<u>fragrans</u>	—	—	+			
<u>zonatus</u>	—	—	+			
<u>equestris</u>	—	+	+			

In dieser Tabelle wurde die Reihenfolge der „Verbreitungstypen“ insofern verändert, als der stenök-orophile Typ an erster Stelle steht. Alle hierher gehörenden Arten stehen dem Wald offenbar sehr nahe. Logischerweise schließt sich daran die Spalte der stenök-hylophilen Arten, daran die der euryök-hylophilen. Darauf folgt die Spalte der hyper-euryök-intermediären Arten, und als letzte folgen die Spalten der euryök-eremophilen und der stenök-eremophilen Arten. Diese Reihenfolge dürfte schon deshalb den Gegebenheiten entsprechen, weil die Klimax Mitteleuropas auf weiten Strecken der Lebensraum Wald ist. Außerdem trägt diese Reihenfolge der Abnahme der Luftfeuchtigkeit sowie der Zunahme von Insolation und Lufttemperatur Rechnung.

Von den in der Tabelle aufgeführten 31 Arten wurden vom Verfasser in der Umgebung seines Wohnortes im Vorland der Schwäbischen Alb in zehnjähriger Sammelzeit insgesamt 19 Arten nachgewiesen. Dazu käme noch *B. magnus*, wenn es derzeit schon möglich wäre, mitteleuropäische *terrestris* von mitteleuropäischen *magnus* zu trennen. Der in der Tabelle aufgeführte *terrestris* ist also möglicherweise eine Mischart. Doch ist dies hier ohne Bedeutung, da keiner der Tabellen-Autoren zwischen *magnus* und *terrestris* unterschieden hat.

In der Tabelle heben sich 5 Artengruppen deutlich heraus: eine stenök-hylophile mit 9 Arten, eine euryök-hylophile mit 6 Arten, eine hypereuryök-intermediäre mit 4 Arten, eine euryök-eremophile mit 7 Arten und eine stenök-eremophile mit 4 Arten. Dagegen ist die stenök-orophile Gruppe nur mit 2 Arten vertreten.

Besonders hingewiesen sei auf die unterschiedliche Einordnung einiger Arten. So wird *equestris* von Móczár als stenök-hylophil, von Dylewska als stenök-eremophil bezeichnet. Nicht ganz so unterschiedlich ist die Beurteilung von *humilis*, *lucorum*, *subterraneus* und *confusus*; immerhin sind sich die Autoren nicht darüber einig, ob es sich um euryök-hylophile oder euryök-eremophile Arten handelt. Sogar *Pittionis* „typische Vertreter“ werden nicht einheitlich beurteilt. So bezeichnet Dylewska *elegans* wie *Pittioni* als stenök-orophil; Móczár stellt ihn dagegen zu den stenök-hylophilen Arten. *Pratorum* wird von *Pittioni* und Dylewska als stenök-hylophil klassifiziert, von Móczár dagegen als euryök-hylophil. Und *terrestris*, den *Pittioni* und Móczár für euryök-eremophil halten, bezeichnet Dylewska als hyper-euryök-intermediär. Insgesamt werden 10 Arten von 31 unterschiedlich beurteilt; das sind 32%.

Die Gründe für die unterschiedliche Beurteilung der Arten beruhen einerseits auf den geringen Kenntnissen der Ökologie einiger Arten; andererseits sind sie aber auch methodischer Art.

Pittioni hat „innerhalb des eigentlichen Gebietes (Niederösterreich, d. Verf.) die Verbreitungsgebiete (der Arten, d. Verf.) erst einmal im Hinblick auf die vorherrschende Vegetationsform eingeteilt“ (l. c., p. 15); aber er hat es versäumt, zuvor einzelne Biotope auf ihren Gehalt an Arten zu überprüfen. Nachdem er auf Grund seiner Erfahrungen in Österreich und Bulgarien die hylophilen Arten von den eremophilen Arten geschieden hatte, blieb ihm noch eine Gruppe von Arten, die er weder der einen noch der anderen Gruppe zuordnen konnte. Für diese Arten mußte „noch ein Verbreitungstyp geschaffen werden, der jenen Arten eigen ist, die fast keinerlei Bindung mehr an eine der beiden Verbreitungsformen zeigen, die also euryök im höchsten Sinne sind“ (l. c., p. 15). Also wiederum keine Analyse des Artenbestandes einzelner Biotope!

Auch aus den Arbeiten von Móczár und Dylewska geht nicht hervor, daß diese Autoren zuvor Biotop-Analysen gemacht haben, und Postner hat sein Material nach „Fanggebieten“ aufgeführt, die meist aus mehreren Biotopen bestehen. Außerdem erstrecken sich die Aufsammlungen über die ganze Saison, ohne Differenzierung in Frühjahrsfänge (überwinterte ♀♀), Sommerfänge (♀♀, ♀♀, evtl. erste ♂♂) und Herbstfänge (späte ♀♀, ♂♂ und junge ♀♀). Auf diese Weise ergibt sich ein summarisches Artenspektrum, das aus sehr unterschiedlichen Komponenten zusammengesetzt sein kann.

Artenspektren als Grundlage der Syntopie-Forschung

Bei seiner ökologischen Charakterisierung der Hummeln ist Pittioni von „Verbreitungsformen“ ausgegangen, die er später in „Verbreitungstypen“ umbenannte. Diese der Biogeographie entlehnten Begriffe, die selbst in dieser Disziplin unterschiedlich definiert werden, beziehen sich auf Großräume, die aus vielen Biotopen bestehen können. Das hat Pittioni auch klar erkannt; denn er schreibt (l. c., p. 17):

„ . . . , daß es gerade feuchtere Orte in diesen Steppengebieten sind, die besonders reiche Bienenfauna aufzuweisen haben, weist schon darauf hin, daß wir innerhalb des Gebietes, das zwar im großen und ganzen als Steppengebiet zu bezeichnen ist, dennoch z. T. recht voneinander verschiedene Biotope unterscheiden müssen, die oft eine sehr charakteristische Bienenfauna aufweisen. Außer der eigentlichen Steppe — der pannonischen Steppe der Pflanzengeographen — haben wir noch folgende wichtigste Formationen als Typen von Biotopen dieses Gebietes zu unter-

scheiden: Baum- und Buschsteppe, Hutweide, pannonische Sumpfwiese und pannonische Ruderal- bzw. Segetalvegetationsflächen.“

Deshalb erscheint es dem Verfasser eindeutiger, nicht von Landschaftsformen, Pflanzenformationen oder Verbreitungstypen auszugehen, sondern von bestimmten Biotopen. Erst bei der Analyse verschiedener Biotope wird sich erweisen, wie groß der Spielraum der Anpassung, die ökologische Valenz, ist. Die Analyse aber besteht im wesentlichen in der möglichst vollständigen Erfassung der Arten eines Biotops, also in der Aufstellung eines Artenspektrums. Das Zusammenvorkommen biologisch nicht voneinander abhängiger Arten in einem bestimmten Biotop wird im folgenden als Syntopie bezeichnet — das einander Ausschließen von Arten als Allotopie. Diese Begriffe sollen auf die Angehörigen eines Taxons, hier also auf die Arten der Gattung *Bombus*, beschränkt bleiben. Eine solche Beschränkung ist prinzipiell nicht erforderlich, ja nicht einmal erwünscht; denn je umfassender das Artenspektrum ist, um so besser kann der Biotop charakterisiert werden, und um so eher wird es gelingen, bislang noch unbekannte Beziehungen zwischen syntopen Arten zu entdecken.¹⁾

Trotz den im Vergleich zur Botanik ungleich größeren Schwierigkeiten möchte Verfasser es für möglich halten, daß es mit Hilfe der Syntopie-Forschung gelingen wird, auch bei den Tieren zu einer exakten Synchorologie zu gelangen. Eine wichtige Voraussetzung dafür ist neben der Feststellung des Grades der Syntopie in einem bestimmten Gebiet, ob und gegebenenfalls wie der Grad der Syntopie abändert. Im Falle einer Veränderung der Syntopie erhebt sich die Frage nach den Ursachen. Diese wiederum können in den Umweltverhältnissen, aber auch in einer Veränderung der ökologischen Valenz begründet sein.

¹⁾ Erst während der Drucklegung erhielt Verfasser Kenntnis von R. L. Rivas, 1964, A reinterpretation of the concepts „sympatric“ and „allopatric“ with proposal of the additional terms „syntopic“ and „allotopic“ (Syst. Zool., v. 13, p. 42-43), wo beide Begriffe im obigen Sinne verwendet worden sind. Der Terminus „syntopic“ wurde vom selben Autor bereits 1960 in „The fishes of the genus *Pomacentrus* in Florida and the western Bahamas“ (Quart. J. Florida Acad. Sci., v. 23, p. 130-162) aufgestellt. Für Ektoparasiten hat Wd. Eichler 1966 die entsprechenden Termini „synhospitalic“ und „allohospitalic“ geschaffen (Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals, in: Syst. Zool., v. 15, p. 216-218). Für diesen Hinweis ist Verfasser Herrn Dr. H. F. Paulus zu Dank verpflichtet.

Letztlich führt also dieser Weg zu einer kritischen Überprüfung des Postulats von der Konstanz der ökologischen Valenz.

Mit der Feststellung des syntopen Vorkommens ist bei Hummeln (und wohl auch bei vielen anderen Tiergruppen) noch nichts ausgesagt über die Zugehörigkeit der einzelnen Arten zu bestimmten Biotopen. Das gilt vor allem für summarische Artenspektren, wie Postner (1952) sie aufgestellt hat, aber auch für die beiden Spektren der Tabelle 2, die auf Fängen zu einer Zeit basieren, als der Hauptteil bereits von ♀♀ gestellt wurde, aber noch alte ♀♀ und schon die ersten ♂♂ und jungen ♀♀ flogen.

Tabelle 2

Summarische Artenspektren von einem *Trifolium pratense* L.-Feld auf dem Liaslehm der Steinkreuzäcker bei Hardt (375—385 m, 10. 6. bis 4. 7. 69) und vom xerothermen Gipskeuperhang des Spitzberges bei Tübingen (340—400 m, 27. 6. und 5. 7. 69). Die Arten sind in der Reihenfolge wie in Tabelle 1 aufgeführt. Die „typischen Vertreter“ sind wie dort unterstrichen.

Name	Steinkreuzäcker					Spitzberg				
	♀♀	♀♀	♂♂	♂♂	Summe in %	♀♀	♀♀	♂♂	♂♂	Summe in %
<u>pratorum</u>	—	—	—	—	—	—	3	2	5	2,7
<i>hypnorum</i>	1	—	—	1	0,3	—	—	—	—	—
<i>soroensis</i>	4	—	—	4	1,0	—	4	—	4	2,1
<i>lefebvrei</i> ¹⁾	—	—	—	—	—	—	1	—	1	0,5
<u>pascuorum</u>	1	87	—	88	22,4	1	19	—	20	10,6
<i>hortorum</i>	4	43	12	59	15,0	—	—	9	9	4,8
<i>distinguendus</i> ²⁾	3	4	1	8	2,0	—	—	—	—	—
<i>runderarius</i>	—	—	—	—	—	—	2	—	2	1,1
<i>humilis</i>	—	31	—	31	7,9	9	49	1	59	31,4
<i>lucorum</i>	8	8	—	16	4,1	—	5	1	6	3,2
<u>lapidarius</u>	26	49	1	76	19,3	4	52	1	57	30,3
<i>pomorum</i>	—	—	—	—	—	—	8	—	8	4,3
<i>silvarum</i>	3	14	—	17	4,3	1	7	—	8	4,3
<i>terrestris</i>	18	10	5	33	8,4	—	4	—	4	2,1
<i>muscorum</i> ²⁾	—	—	1	1	0,3	—	—	—	—	—
<i>runderatus</i>	—	28	7	35	8,9	—	3	—	3	1,6
<i>subterraneus</i> ²⁾	—	13	1	14	3,6	—	—	—	—	—
<i>confusus</i> ¹⁾	—	5	—	5	1,3	—	2	—	2	1,1
<i>laesus</i> ³⁾	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>equestris</i> ²⁾	—	5	—	5	1,3	—	—	—	—	—
393 Exemplare						188 Exemplare				

¹⁾ Bei Schmidt (1966) nicht aufgeführt.

²⁾ Bisher nicht vom Spitzberg bekannt (Schmidt, 1966).

³⁾ Im ganzen Gebiet bis jetzt nicht nachgewiesen. Hier lediglich als „typischer Vertreter“ der Gruppe aufgenommen.

Beide Fundorte liegen — in der Luftlinie 26 km voneinander entfernt — im Vorland der Schwäbischen Alb.

Der Fundort Steinkreuzäcker war ein Rotkleefeld auf einer baumlosen, sanft nach SSE geneigten Fläche mit Getreide-, Hackfrucht- und Kleeefeldern, die gegen das Aichtal zuerst von Baumwiesen, dann von Mischwäldern begrenzt wird, gegen die „Filder“ dagegen offen ist. Der Abstand zu den Baumwiesen beträgt 300 m, ebenso groß ist der zum nächstgelegenen Wald.

Auf dem Spitzberg wurde am nach SSW geneigten Hang westlich von Hirschau gesammelt. Dieser Hang ist an seinem Fuß mit dichtem Gebüsch bedeckt. Darüber folgen Baumwiesen und andere Nutzflächen, anschließend ein Halbtrockenrasen und ein Liguster-Schlehen-Busch, der nach oben von Kiefern-, Fichten- und Tannenforstgesellschaften begrenzt wird. Das Gelände steigt in diesem Bereich von 340 bis 400 m an. Die Hangneigung ist durchschnittlich fast 25 %. Das Gebiet gilt als xerotherm.

Beim Vergleich der beiden Artenspektren fällt zunächst auf, daß in beiden Biotopen alle „Verbreitungstypen“ vom stenök-hylophilen bis zum euryök-eremophilen angetroffen wurden. Dazu wird mit allergrößter Wahrscheinlichkeit noch *equestris* als Vertreter des stenök-eremophilen Typs auf dem Spitzberg kommen. Außerdem ist die Verteilung der Arten und der Artenlücken auffallend gleichmäßig, wozu noch zu bemerken wäre, daß einige Lücken (*ruderrarius* und *pomorum* auf den Steinkreuzäckern, *equestris*, *hypnorum*, *distinguendus*, *muscorum* und *subterraneus* auf dem Spitzberg) in Kürze aufgefüllt werden dürften bzw. seither schon aufgefüllt worden sind (vgl. S. 21). Wird zudem berücksichtigt, daß auf den Steinkreuzäckern nur an *Trifolium pratense* L., auf dem Spitzberg dagegen an *Lamium album* L., *Stachys recta* L., *Salvia pratensis* L., *Vicia cracca* L., *Coronilla varia* L. und *Centaurea jacea* L. gesammelt wurde, dann erscheinen die Unterschiede zwischen beiden Spektren noch geringer, als sie schon sind.

Aus diesen Ausführungen dürfte zumindest hervorgehen, daß solche Artenspektren wenig aufschlußreich sind. Doch wäre es sicher verfrüht, daraus den Schluß zu ziehen, daß die Bindung der Hummeln an bestimmte Biotope geringer ist, als bislang angenommen wurde; denn für eine enge Bindung sprechen viele Einzelbeobachtungen.

Der sicherste Weg zur Feststellung der Bindung an den Biotop wären umfassende Aufzeichnungen über die Lage der Nester; doch ist er nicht gangbar, weil die Nester vor allem im Frühjahr, wenn die Staaten noch klein sind, sich sehr schwer finden lassen. Sehr viel aussichtsreicher ist es, den Aufenthaltsort der Nest-

gründerinnen, also der überwinternden ♀♀, zu ermitteln. Dies geschah erstmalig 1959 durch Aufsammlungen in einem gut abgegrenzten Biotop der Hardter Steinkreuzäcker, in den darauffolgenden Jahren durch Aufsammlungen in Wald- und Waldrand-Biotopen in der näheren und weiteren Umgebung des Dorfes Hardt. Die Untersuchungen wurden jeweils abgebrochen, sobald die ersten ♂♂ auftraten. In diesem Zusammenhang sei gleich betont, daß die ersten ♂♂ denselben Arten angehörten, die zuvor in dem betreffenden Biotop festgestellt worden waren. Nur in einem Fall — er wird in der betreffenden Tabelle besonders vermerkt (vgl. S. 15) — wurde ein Zuzug von ♂♂ einer bislang nicht festgestellten Art ermittelt. Es besteht also Grund zu der Annahme, daß die Frühlings-♀♀ und die ersten ♂♂ stenotop sind.

Aus jüngster Zeit (nach Abschluß seiner Aufsammlungen) sind Verfasser nur die ebenfalls zur Präzisierung der Bindung an bestimmte Biotope von Ant (1968, 1969) angestellten Untersuchungen an nordwestdeutschen Landschnecken bekanntgeworden, bei denen der Autor die Biotope dank der im Vergleich zu den Hummeln sehr viel geringeren Vagilität der Tiere viel enger fassen konnte, als dies hier geschehen ist.

Voraussetzungen für die Erforschung der ökologischen Valenz mit Hilfe von Freilandbeobachtungen — nur um diese geht es hier, nicht um experimentelle — sind Feststellungen des Syntopie-Grades mit Hilfe von Artenspektren gleichartiger und unterschiedlicher Biotope. Daran schließt sich der Vergleich der Syntopie-Grade in vergleichbaren Biotopen im Gesamtareal der betreffenden Taxa, hier also der untersuchten mitteleuropäischen Hummelarten. Auf dieser Grundlage kann dann auch der Arealtyp (im Sinne der historischen Chorologie) ökologisch erfaßt werden. Damit ist aber ein Maßstab für die ökologische Valenz gewonnen, der, sofern diese sich als konstant erweist, Aufschlüsse über die ökologischen Verhältnisse in den pleistozänen Refugien geben kann.

Andererseits kann die über das ganze Areal ausgedehnte Syntopie-Forschung auch Aufschluß darüber geben, wie sich einzelne Umweltfaktoren, z. B. Luftfeuchtigkeit, Lufttemperatur und Insolation, auf die betreffenden Arten auswirken; denn auch hierfür setzt das syntopie Vorkommen ökologisch differenter Arten Maßstäbe.

Die folgenden Ausführungen haben eher programmatischen Charakter, als daß sie bereits Lösungen brächten. Sie sollen des-

halb auch fortgesetzt werden. Doch wäre es erwünscht, wenn auch von anderen Experten entsprechende Untersuchungen in anderen Gebieten gemacht würden und sei es nur durch Bekanntgabe von Fängen in gut charakterisierten Biotopen, etwa in der Art, wie es im folgenden geschehen ist.

Frühlings-Artenspektren einiger Biotope

Die folgenden Biotope wurden im Mai 1959 bzw. Anfang der 60er Jahre besammelt, bis die ersten ♀♀ auftraten, zumeist in Abständen von einer Woche, sofern das Wetter es zuließ. Da es zu viel Platz erfordern würde, die einzelnen Sammelergebnisse aufzuführen, wird nur das Summenspektrum wiedergegeben. In den Artenspektren ist die Reihenfolge der Arten in Tabelle 1 beibehalten worden.

Wald-Biotope

Untersucht wurden 3 sehr unterschiedliche Wald-Biotope, die jeweils rund 3 km voneinander entfernt liegen. Davon ist der eine (Auwald) durch Nutzflächen (Wiesen, Baumwiesen und Felder) von den beiden anderen isoliert. Diese beiden Biotope sind zwar Teile eines großen Waldgebietes, liegen aber an entgegengesetzten Enden.

A u w a l d

Ein 200 m langes und 50 m breites Stück eines Erlen-Weißbuchen-Eschen-Waldes am Nordufer der Aich in 290 m Meereshöhe mit eingesprengten Linden, Zitter- und Schwarzpappeln, starkem Unterholz sowie mit *Geum rivale* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Lamium album* L., *L. maculatum* L. und *Primula elatior* (L.) Grufb. als „Hummelpflanzen“ wurde während des Monats April sowie am 13. und 25. 5. 1960 bei sehr hoher Boden- und Luftfeuchtigkeit besammelt. Die Ausbeute betrug 105 ♀♀.

Das Artenspektrum umfaßt nur 3 Arten:

<i>pratorum</i>	8 ♀♀	7,6 ‰,
<i>pascuorum</i>	80 ♀♀	76,2 ‰,
<i>hortorum</i>	17 ♀♀	16,2 ‰.

Buchenwald auf feuchtem Tonboden

Ein östlich vom Dorf Wolfsschlügen west-östlich verlaufendes Tal, das bei 50 bis 100 m Breite und 300 m Länge von 380 m auf 350 m abfällt. Auf

stellenweise stark versumpftem Boden stehen außer Rotbuchen und Eichen Eschen, Berg- und Spitzahorne sowie vereinzelt Linden, verstreut auch kleine Fichtenbestände. Gesammelt wurde zunächst an *Primula elatior* (L.) Grufb., *Glechoma hederacea* L., *Viola silvatica* Fr. und *Lamium maculatum* L., später auch an *Lamium galeobdolon* (L.) Cr., ausnahmsweise auch an *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (1 *pratorum*-♀). Auf 8 Exkursionen zwischen dem 18. 3. 1961 und dem 14. 5. 1961 wurden 200 ♀♀ gefangen.

Das Artenspektrum umfaßt 8 Arten:

<i>pratorum</i>	77 ♀♀	38,5 ‰,
<i>hypnorum</i>	3 ♀♀	1,5 ‰,
<i>lefebvrei</i>	1 ♀	0,5 ‰,
<i>pascuorum</i>	98 ♀♀	49,0 ‰,
<i>hortorum</i>	1 ♀	0,5 ‰,
<i>lucorum</i>	18 ♀♀	9,0 ‰,
<i>lapidarius</i>	1 ♀	0,5 ‰,
<i>terrestris</i>	1 ♀	0,5 ‰.

Fichten-Eichen-Buchen-Mischwald

Ein unmittelbar am Herrenbach in 325 m Meereshöhe gelegener Fichtenbestand von etwa 25 ar, der in den Buchen-Eichen-Mischwald der flachen Talhänge übergeht, wurde am 6. 5. und 13. 5. 1961 besammelt. Die Tiere flogen vor allem an *Lamium album* L., *Rubus idaeus* L. und *Geum rivale* L. Die Ausbeute betrug 36 ♀♀.

Das Artenspektrum umfaßt 4 Arten:

<i>pratorum</i>	9 ♀♀	25,0 ‰,
<i>hypnorum</i>	5 ♀♀	13,9 ‰,
<i>pascuorum</i>	18 ♀♀	50,0 ‰,
<i>lucorum</i>	4 ♀♀	11,1 ‰.

*

Diese 3 Wald-Biotope, so unterschiedlich sie auch sind, werden vornehmlich von 2 Arten befliegen, von *pascuorum* und *pratorum*; erst dann folgen *lucorum* und *hortorum*. Doch sei hier ausdrücklich vermerkt, daß *hypnorum* und *lefebvrei* im Alb-Vorland zu den selteneren Hummeln gehören; die geringe Individuenzahl in den Artenspektren sagt also nichts aus über die Bindung an den Lebensraum Wald.

B. hypnorum nistet normalerweise in Baumhöhlen und, seitdem er als „Kulturfolger“ in die städtischen Anlagen eingedrungen ist, vielfach in Vogelnistkästen, was allerdings für dörfliche Gemeinden weniger zutreffen dürfte. Zumindest ist dem Verfasser aus dem Dorf Hardt noch kein Fall bekanntgeworden.

Waldrand-Biotope

Als Waldrand-Biotope werden offene (baumlose sowie von Gebüsch freien) Flächen bezeichnet, die ganz von Wald umschlossen sind (Waldwiesen), sowie solche offenen Flächen (in diesem Falle Mahdwiesen), die einerseits an Wald, andererseits an baumlose Ackerbaugebiete grenzen.

Als erstes sei das Artenspektrum einer Waldwiese mitgeteilt, die dem zuletzt besprochenen Wald-Biotop am Herrenbach benachbart ist.

Waldwiese

Eine leicht zum Bach abfallende Wiese, die gegen den von Gebüsch begleiteten Bach sumpfig wird. Talaufwärts geht sie allmählich in einen Trockenhang über, auf dem damals in einer Schonung noch nicht meterhohe Fichten standen. Das leicht nach Süden abfallende Gelände liegt zwischen 290 und 320 m Meereshöhe. Die besammelte Fläche ist 300 m lang und 100 m breit. Gefangen wurde am 1., 6. und 13. 5. 1961 an *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Poll., *Ajuga reptans* L., *Lamium galeobdolon* (L.) Cr., am letzten Sammeltag auch an *Trifolium pratense* L. und *Crepis paludosa* (L.) Moench. Die Ausbeute betrug 285 ♀♀. Dazu kommen noch 7 *pratorum*-♀♀, die am Bachufer unter Gebüsch gefangen wurden, also nicht mehr zur Fauna der offenen Fläche zählen und deshalb in der Liste nicht aufgeführt sind.

Das Artenspektrum umfaßt 8 Arten:

<i>soroeensis</i>	3 ♀♀	1,1 ‰,
<i>pascuorum</i>	114 ♀♀	40,0 ‰,
<i>hortorum</i>	41 ♀♀	14,4 ‰,
<i>humilis</i>	4 ♀♀	1,4 ‰,
<i>lucorum</i>	71 ♀♀	24,9 ‰,
<i>lapidarius</i>	3 ♀♀	1,1 ‰,
<i>silvarum</i>	5 ♀♀	1,7 ‰,
<i>terrestris</i>	44 ♀♀	15,4 ‰.

Waldrandwiesen

Von diesen nur nach einer Seite von Wald begrenzten Biotopen wurden drei besammelt, die — jeweils rund 2 km voneinander entfernt — sich durch den Grad der Neigung und durch die beflügten Blüten mehr oder minder unterscheiden.

Am Koshau

Feuchte bis trockene Wiesen auf fast ebener Fläche in 386 bis 390 m Meereshöhe, die nur 300 m vom Wald-Biotop „Buchenwald auf feuchtem

Tonboden“ entfernt sind. Gesammelt wurde in einem Waldabstand von 50—200 m am 30. und 31. 5. 1959 vor allem an *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Poll. und *Trifolium pratense* L. Die Ausbeute betrug 41 ♀♀.

Das Artenspektrum umfaßt 9 Arten:

<i>pascuorum</i>	17 ♀♀	41,5 ‰,
<i>hortorum</i>	4 ♀♀	9,8 ‰,
<i>humilis</i>	1 ♀	2,4 ‰,
<i>lucorum</i>	3 ♀♀	7,3 ‰,
<i>lapidarius</i>	5 ♀♀	12,2 ‰,
<i>silvarum</i>	7 ♀♀	17,1 ‰,
<i>terrestris</i>	2 ♀♀	4,9 ‰,
<i>confusus</i>	1 ♀	2,4 ‰,
<i>equestris</i>	1 ♀	2,4 ‰.

Am Drei-Brote-Wald

Trockene Wiese mit leichter Neigung nach Süden in 370 m Meereshöhe. Gesammelt wurde am 28. und 30. 5. sowie am 3. 6. 1960 in einem Waldabstand von 100—150 m an *Salvia pratensis* L., *Onobrychis viciaefolia* Scop. und *Trifolium pratense* L. Die Ausbeute betrug 105 ♀♀.

Das Artenspektrum umfaßt 10 Arten:

<i>pascuorum</i>	6 ♀♀	5,7 ‰,
<i>hortorum</i>	13 ♀♀	12,4 ‰,
<i>humilis</i>	17 ♀♀	16,2 ‰,
<i>lucorum</i>	10 ♀♀	9,5 ‰,
<i>lapidarius</i>	25 ♀♀	23,8 ‰,
<i>pomorum</i>	6 ♀♀	5,7 ‰,
<i>silvarum</i>	11 ♀♀	10,5 ‰,
<i>terrestris</i>	12 ♀♀	11,4 ‰,
<i>ruderatus</i>	3 ♀♀	2,8 ‰,
<i>equestris</i>	2 ♀♀	1,9 ‰.

Am Neckarhang

Trockene bis feuchte Wiese in 350—370 m Höhe am oberen Hangabschnitt der Oberensinger Höhe mit starker Neigung gegen SE. Gesammelt wurde am 12., 15., 21., 25. und 26. 5. 1960 in einem Waldabstand von 100 m zwischen 17.30 und 18.00 Uhr vor allem an *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Poll. Die Ausbeute betrug 249 ♀♀. Außerdem wurden 2 *pratorum*-♀♀ gefangen, aber kein *pratorum*-♀, weshalb diese Art im Artenspektrum fehlt.

Das Artenspektrum umfaßt 11 Arten:

<i>pascuorum</i>	35 ♀♀	14,0 ‰,
<i>hortorum</i>	31 ♀♀	12,4 ‰,
<i>humilis</i>	33 ♀♀	13,3 ‰,

<i>lucorum</i>	16 ♀♀	6,4 ‰,
<i>lapidarius</i>	56 ♀♀	22,5 ‰,
<i>pomorum</i>	11 ♀♀	4,4 ‰,
<i>silvarum</i>	34 ♀♀	13,7 ‰,
<i>terrestris</i>	17 ♀♀	6,8 ‰,
<i>ruderalis</i>	9 ♀♀	3,6 ‰,
<i>confusus</i>	3 ♀♀	1,2 ‰,
<i>equestris</i>	4 ♀♀	1,6 ‰.

Offenes Gelände

Das offene Gelände — in Anbetracht der relativen Kleinflächigkeit in Mitteleuropa möchte Verfasser nicht von offenen Landschaften sprechen — ist meist landwirtschaftlich genutzt und insofern keine natürliche Biotop-Gruppe. Die Klimax wäre in mittleren Lagen auf weiten Strecken Wald. Deshalb darf wohl zumindest ein Teil der im offenen Gelände auftretenden Arten als Zuwanderer betrachtet werden, die erst Lebensbedingungen fanden, als die Wälder verschwunden waren.

Ausgewählt wurde ein Hohlweg auf den Steinkreuzäckern sowie das daran anschließende Wegstück bis zu dem Steinkreuz, nach dem die Lokalität ihren Namen hat.

Hohlweg

Ein bis zu 3 m eingesenkter Hohlweg von 100 m Länge sowie ein ebenso langes Wegstück mit breiten Rainen in 370—388 m Meereshöhe. Die Hangneigung gegen SSE beträgt durchschnittlich 9 Prozent. Der Boden besteht aus schweren Lias-Lehmen. Beiderseits des Weges waren Kartoffel-, anschließend Getreidefelder. Der Abstand zu den Baumwiesen am Ortsrand betrug 200 m. Die gesamte Ackerbaufläche ist etwa 1 km² groß. Gesammelt wurde am 9. und 10. 5. 1959 vor allem an *Vicia sepium* L.; kleine Bestände von *Lamium album* L. wurden von den Hummeln kaum besucht. Der Hohlweg wurde inzwischen leider eingeebnet. Die Ausbeute betrug 222 ♀♀. — Dieser Biotop liegt nur 300 m von dem auf S. 9 erwähnten Kleefeld entfernt.

Nach Mitteilung von Herrn E. L i n d e n l a u b, ehemals Lehrer in Hardt, soll dieser Biotop ein Flugplatz von *Ascalaphus libelluloides* Schöff. gewesen sein. Das nächstgelegene Vorkommen ist der auf S. 9 und 10 erwähnte Spitzberg bei Tübingen.¹⁾

¹⁾ Zur weiteren Kennzeichnung der für thermophile Arten günstigen Hanglage des Dorfes Hardt sei erwähnt, daß im Garten meines Nachbarn, Herrn H. S c h ü t z, an Glyzinien zweimal *Xylocopa violacea* (L.) gefangen wurde. In diesem Jahr (1971) hatte dort zum ersten Male eine *Argyrops bruennichi* Scop. ihr Nest gespannt.

Das Artenspektrum umfaßt 14 Arten:

<i>pascuorum</i>	3 ♀♀	1,4 ‰,
<i>hortorum</i>	17 ♀♀	7,7 ‰,
<i>distinguendus</i>	3 ♀♀	1,4 ‰,
<i>runderarius</i>	1 ♀	0,5 ‰,
<i>humilis</i>	48 ♀♀	21,6 ‰,
<i>lucorum</i>	10 ♀♀	4,5 ‰,
<i>lapidarius</i>	4 ♀♀	1,8 ‰,
<i>pomorum</i>	16 ♀♀	7,2 ‰,
<i>silvarum</i>	81 ♀♀	36,5 ‰,
<i>terrestris</i>	4 ♀♀	1,8 ‰,
<i>runderatus</i>	22 ♀♀	9,9 ‰,
<i>subterraneus</i>	6 ♀♀	2,7 ‰,
<i>confusus</i>	1 ♀	0,5 ‰,
<i>equestris</i>	6 ♀♀	2,7 ‰.

Außer diesen Arten wurden auf dem 300 m entfernt liegenden Rotklee-feld als 15. und 16. Art noch *muscorum* und *hypnorum* nachgewiesen (vgl. Tabelle 2).

Parkähnliches Gelände

Dieser durch kleine Gebüsch, Hecken und Baumgruppen gekennzeichnete Landschaftstyp ist vielfach in Nutzflächen verwandelt worden, zumeist wohl in „Obstwiesen“, aber auch in Weingärten und Schafweiden, je nach Untergrund und Exposition. Zu diesem aus unterschiedlichen Gründen stark gleicheten „Wald“ möchte Verfasser auch die Gärten ländlicher Siedlungen sowie die Parks der Städte rechnen, sofern es sich bei diesen nicht um reine Waldgebiete handelt. Reste parkähnlichen Geländes hat Verfasser an einigen Stellen der Schwäbischen Alb angetroffen, so am Heidengraben bei Erkenbrechtsweiler (700 m, 15. 5. 59, 44 ♀♀), bei Würtingen (750—780 m, 16. und 23. 5. 59, 59 ♀♀), im Randecker Maar (660—700 m, 17. 5. 60, 20 ♀♀) und am Fuße des Jusi (530 m, 10. 5. 60, 28 ♀♀). In diesen 4 Lokalitäten wurden insgesamt 151 ♀♀ gefangen, deren Artenspektrum wegen der Kleinheit der Ausbeuten summarisch wiedergegeben sei.

Das summarische Artenspektrum umfaßt 12 Arten:

<i>pratorum</i>	28 ♀♀	18,5 ‰,
<i>hypnorum</i>	—	—
<i>soroensis</i>	—	—
<i>lefebvrei</i>	2 ♀♀	1,3 ‰,
<i>pascuorum</i>	35 ♀♀	23,2 ‰,

<i>hortorum</i>	25 ♀♀	16,6 ‰,
<i>runderarius</i>	1 ♀	0,7 ‰,
<i>humilis</i>	6 ♀♀	4,0 ‰,
<i>lucorum</i>	8 ♀♀	5,3 ‰,
<i>lapidarius</i>	18 ♀♀	11,9 ‰,
<i>pomorum</i>	1 ♀	0,7 ‰,
<i>silvarum</i>	21 ♀♀	13,9 ‰,
<i>terrestris</i>	4 ♀♀	2,6 ‰,
<i>runderatus</i>	2 ♀♀	1,3 ‰.

Dieses Artenspektrum, ergänzt durch die beiden darin nicht vertretenen Arten *hypnorum* und *soroeensis*, aber abzüglich *runderatus*, entspricht weitgehend den Verhältnissen im Garten des Verfassers, in dem allerdings aus naheliegenden Gründen bislang keine entsprechenden Aufsammlungen gemacht wurden. Daß *hypnorum* und *soroeensis* im Artenspektrum Parklandschaft fehlen, ist bei der Seltenheit dieser Arten nicht verwunderlich.

Generell vermittelt das Spektrum — wie auch zu erwarten war — zwischen jenen der Wälder und der Waldrand-Biotope, und dementsprechend fehlen in ihm auch Arten wie *confusus* und *equestris*, die zwar noch auf Waldrandwiesen, aber nicht mehr auf Waldwiesen festgestellt wurden, desgleichen *subterraneus* und *distinguendus*, die bislang nur im offenen Gelände (Ackerbauflächen) angetroffen worden sind. Über *muscorum* ist z. Z. keine Aussage möglich; dazu ist diese Art im ganzen Gebiet zu selten. In Gegenden, wo sie häufiger vorkommt, ist sie ein Bewohner des offenen Geländes (vgl. p. 27).

Syntopie-Spektren

In den 12 besammelten Biotopen wurden bislang 18 Arten festgestellt, bis auf *muscorum* also alle Arten, die im Gebiet bis jetzt nachgewiesen worden sind. Allerdings kommen diese 18 Arten in den einzelnen Biotopen in unterschiedlicher Häufigkeit, Kombination und Vollständigkeit vor. In Tabelle 3 sind alle Arten in der Weise zusammengestellt, daß die Spalten jeweils für die betreffende Art anzeigen, wie oft sie mit allen anderen Arten in den 12 untersuchten Biotopen syntop war. Die Spalten geben mithin die Syntopie-Spektren der untersuchten Arten wieder. Die Reihenfolge der Arten ist dieselbe wie in Tabelle 1.

Tabelle 3

Syntopie-Spektren mitteleuropäischer Hummeln.

Die Ziffern geben an, wie oft jeweils 2 Arten in den untersuchten 12 Biotopen zusammen vorkamen. Die eingeklammerten Ziffern bezeichnen die Zahl der Fundorte, in denen die betreffende Art festgestellt wurde.

Name	<u>pratorum</u>	<u>hypnorum</u>	<u>soroensis</u>	<u>lefebvrei</u>	<u>pascuorum</u>	<u>hortorum</u>	<u>distinguendus</u>	<u>rudarius</u>	<u>humilis</u>	<u>lucorum</u>	<u>lapidarius</u>	<u>pomorum</u>	<u>silvarum</u>	<u>terrestris</u>	<u>rudatus</u>	<u>subterraneus</u>	<u>confusus</u>	<u>equestris</u> ¹⁾
<u>pratorum</u>	(7)	2	1	2	7	5	—	1	2	5	5	1	3	3	1	—	—	—
<u>hypnorum</u>	2	(2)	—	1	2	1	—	—	—	2	1	—	—	1	—	—	—	—
<u>soroensis</u>	1	—	(2)	—	2	2	—	1	2	2	2	—	2	2	—	—	—	—
<u>lefebvrei</u>	2	1	—	(2)	2	2	—	—	1	2	2	—	1	2	—	—	—	—
<u>pascuorum</u>	7	2	2	2	(11)	10	1	2	7	10	10	4	8	8	4	1	3	4
<u>hortorum</u>	5	1	2	2	10	(11)	1	2	7	8	9	3	8	8	3	1	3	4
<u>distinguendus</u>	—	—	—	—	1	1	(1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<u>rudarius</u>	1	—	1	—	2	2	1	(2)	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1
<u>humilis</u>	2	—	2	1	7	7	1	2	(7)	7	7	3	7	7	3	1	3	4
<u>lucorum</u>	6	2	2	2	11	9	1	2	7	(11)	10	4	8	8	4	1	3	4
<u>lapidarius</u>	5	1	2	2	10	9	1	2	7	9	(10)	4	8	8	5	1	3	4
<u>pomorum</u>	1	—	—	—	4	3	1	1	3	4	4	(4)	3	3	4	1	2	3
<u>silvarum</u>	3	—	2	1	8	8	1	2	7	7	8	3	(8)	7	3	2	3	4
<u>terrestris</u>	3	1	2	2	8	8	1	2	7	8	7	3	7	(8)	3	1	3	4
<u>rudatus</u>	1	—	—	—	4	3	1	1	3	4	4	4	3	3	(4)	1	2	3
<u>subterraneus</u>	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	(1)	1	1
<u>confusus</u>	—	—	—	—	3	3	1	1	3	3	3	2	3	3	2	1	(3)	3
<u>equestris</u> ¹⁾	—	—	—	—	4	4	1	1	4	4	4	3	4	4	3	1	3	(4)

¹⁾ Unterstrichen anstelle des nicht vorhandenen „typischen Vertreters“ *B. laesus*.

Auf den ersten Blick fällt die sehr beträchtliche Streuung der Syntopie auf. Abgesehen von den seltenen Arten *hypnorum*, *soroensis* und *lefebvrei* im oberen Teil der Tabelle, von *rudarius* und *distinguendus* im mittleren Teil sowie von *rudatus*, *subterraneus*, *confusus* und *equestris* im unteren Teil, kommen die restlichen Arten fast mit jeder anderen Art im gleichen Biotop vor. Auch wenn nur solche Arten ausgewählt werden, die in mehr als der Hälfte der Fundorte der Bezugsarten angetroffen werden, ergibt sich eine beträchtliche Streuung. So fliegen zusammen mit

pratorum: *pascuorum*, *hortorum*, *lucorum* und *lapidarius*;

pascuorum: die genannten Arten sowie *pratorum*, *silvarum* und *terrestris*;

hortorum: alle genannten Arten, außer *pratorum*, dazu noch *humilis*;

lucorum: alle genannten Arten, einschließlich *pratorum*;

lapidarius: alle genannten Arten;

humilis: alle genannten Arten, außer *pratorum*, dazu noch *rudetratus* und *equestris*;

silvarum: dieselben Arten wie bei *lapidarius*;

terrestris: dieselben Arten wie bei *lapidarius*.

Bereits auf Grund dieser Übersicht dürfte es richtiger sein, *lucorum* vor *hortorum* einzustufen, da er nicht so oft wie dieser mit *humilis* vorkommt, aber öfter mit *pratorum* als *hortorum* mit diesem. Auch *distinguendus*, *rudetrarius*, *humilis* und *pomorum* sollten im Hinblick auf die Syntopie-Verhältnisse anders eingeordnet werden, und zwar sollte *distinguendus* bei *subterraneus* stehen, *humilis*, *pomorum* und *rudetrarius* dagegen bei *rudetratus*.

Allotop sind nach Tabelle 3 *pratorum* mit *distinguendus*, *rudetrarius*, *subterraneus*, *confusus* und *equestris*; *hypnorum* mit *soroeensis*, *distinguendus*, *rudetrarius*, *humilis*, *pomorum*, *silvarum*, *rudetratus*, *subterraneus*, *confusus* und *equestris*; *lefebvrei* mit *soroeensis*, *distinguendus*, *rudetrarius*, *pomorum*, *rudetratus*, *subterraneus*, *confusus* und *equestris*. Andererseits sind *subterraneus*, *confusus* und *equestris* allotop mit *pratorum*, *hypnorum*, *soroeensis* und *lefebvrei*, und *rudetratus* ist allotop mit den drei letztgenannten Species. *Subterraneus*, *confusus*, *equestris* und *rudetratus* gehören im Gebiet zwar zu den seltenen Arten, doch ist zu bedenken, daß sie in den Wald-Biotopen unter 341 ♀♀ nicht vertreten sind, unter den 222 ♀♀ des offenen Geländes dagegen in 35 ♀♀ (15,8 %): *rudetratus* in 22 ♀♀ (9,9 %), *subterraneus* in 6 ♀♀ (2,7 %), *equestris* in 6 ♀♀ (2,7 %) und *confusus* in 1 ♀ (0,5 %). Das spricht für Hylophobie.

Hinweise dieser Art führten zu der Aufeinanderfolge der Arten, wie sie in Tabelle 4 wiedergegeben ist. Diese von ausgeprägter Hylophilie zu ausgeprägter Hylophobie führende Reihe ist gewiß nicht endgültig — dazu ist die Zahl der untersuchten Biotope zu klein und das untersuchte Gebiet zu eng begrenzt —; aber sie bietet eine Grundlage für Untersuchungen in anderen Gebieten (vgl. S. 26).

Tabelle 4

Unterschiede im Grad der Syntopie und in der Häufigkeit

Name	Wälder	parkähnliche Gelände	Waldrand- Biotope	Felder
<i>hypnorum</i>	8 / 2,3 %	—	—	—
<i>lefebvrei</i>	1 / 0,3 %	2 / 1,3 %	—	—
<i>pratorum</i>	94 / 27,6 %	28 / 18,5 %	—	—
<i>pascuorum</i>	196 / 57,7 %	35 / 23,2 %	172 / 25,3 %	3 / 1,4 %
<i>lucorum</i>	22 / 6,5 %	8 / 5,3 %	100 / 14,7 %	10 / 4,5 %
<i>hortorum</i>	18 / 5,3 %	25 / 16,6 %	89 / 13,1 %	17 / 7,7 %
<i>lapidarius</i>	1 / 0,3 %	18 / 11,9 %	89 / 13,1 %	4 / 1,8 %
<i>terrestris</i>	1 / 0,3 %	4 / 2,6 %	75 / 11,0 %	4 / 1,8 %
<i>silvarum</i>	—	21 / 13,9 %	57 / 8,4 %	81 / 36,5 %
<i>soroeensis</i>	—	9 / 6,0 %	3 / 0,4 %	— ¹⁾
<i>humilis</i>	—	6 / 4,0 %	55 / 8,1 %	48 / 21,6 %
<i>runderatus</i>	—	2 / 1,3 %	12 / 1,8 %	22 / 9,9 %
<i>pomorum</i>	—	1 / 0,7 %	17 / 2,5 %	16 / 7,2 %
<i>runderarius</i>	—	1 / 0,7 %	—	1 / 0,5 %
<i>equestris</i>	—	—	7 / 1,0 %	6 / 2,7 %
<i>confusus</i>	—	—	4 / 0,6 %	1 / 0,5 %
<i>subterraneus</i>	—	—	—	6 / 2,7 %
<i>distinguendus</i>	—	—	—	3 / 1,4 %

¹⁾ Vgl. hierzu Tabelle 2, Spalte Steinkreuzäcker, wo *soroeensis* mit 4 ♀♀ / 1,0 % aufgeführt ist.

In der Tabelle ist außer den absoluten ♀♀-Zahlen die prozentuale Verteilung der Arten auf die vier Biotop-Gruppen (Wälder, S. 12; parkähnliche Gelände, S. 17; Waldrand-Biotope, S. 14; Felder, S. 16) angegeben. Sie gibt also außer den Unterschieden in der Syntopie die nicht minder beträchtlichen Differenzen in den Häufigkeiten wieder.

In der Tabelle zeichnen sich fünf Öko-Gruppen unter den Hummeln ab:

Die 1. Gruppe (*hypnorum*, *lefebvrei*, *pratorum*) ist auf die Wälder und das parkähnliche Gelände beschränkt. Daß *hypnorum* im parkähnlichen Gelände nicht vertreten ist, dürfte Zufall sein (vgl. S. 13). Alle drei Arten werden von Pittioni als stenök-hylophil bezeichnet. Darin ist ihm Dylewska gefolgt, bei *hypnorum* und *lefebvrei* auch Móczár. Dagegen wird *pratorum* von Móczár zu den euryök-hylophilen Arten gestellt. Charakteristisch dürfte für diese Arten sein, daß sie sich nur so weit

vom Walde entfernen, wie lockere Baumbestände oder hohe Gebüsche vorhanden sind, das offene Gelände aber meiden. Anders verhält sich *lefebvrei* im Hochgebirge, wo er noch in Höhen zwischen 2500 und 2600 m angetroffen wurde (de Beaumont, 1958), also mehr als 500 m oberhalb der Baumgrenze.

Die 2. Gruppe (*pascuorum*, *lucorum*, *hortorum*, *lapidarius*, *terrestris*) ist im ganzen durch eine beträchtliche ökologische Valenz charakterisiert, reichen doch die Vorkommen vom Wald bis auf die Felder. Allerdings ergeben sich hier auffällige Differenzen. So liegt das Häufigkeits-Maximum bei *pascuorum* eindeutig in den Wäldern (57,7%); im parkähnlichen Gelände und in den Waldrand-Biotopen beträgt der Anteil der Art nur noch rund 25%, und auf den Feldern ist sie selten (1,4%). Dagegen sind *lucorum* und *hortorum* in den Wäldern relativ selten (6,5% und 5,3%), desgleichen auf den Feldern (4,5% und 7,7%); ihr Häufigkeits-Maximum dürfte in den Waldrand-Biotopen (*lucorum* 14,7%) bzw. im parkähnlichen Gelände liegen (*hortorum* 16,6%). *Lapidarius* und *terrestris* schließlich werden in Wäldern nur ausnahmsweise angetroffen (je 0,3%); ihr Maximum liegt im parkähnlichen Gelände und in den Waldrand-Biotopen (*lapidarius*) bzw. nur in den Waldrand-Biotopen (*terrestris*). *Pascuorum* möchte Verfasser zu den euryök-hylophilen Hummeln stellen, wie es auch Pittioni, Móczár und Dylewska getan haben, *lucorum* und *hortorum*, die zwar noch relativ enge Bindungen zu Baumbeständen haben, aber sich von diesen weit entfernen können, was vor allem in den Alpen vorkommt (*hortorum* bis 2300 m, *lucorum* bis 2500 m; de Beaumont, 1958), dagegen in eine Gruppe, die in Angleichung an Pittionis Terminologie als hypereuryök-hylophil bezeichnet werden könnte. Im Gegensatz zu *lucorum* und *hortorum*, die in bezug auf die Wälder als Hospites bezeichnet werden können, trifft für *lapidarius* und *terrestris* eher die Bezeichnung Vicini zu, liegen doch die Maxima beider Arten in den Waldrand-Biotopen. Sowohl Pittioni als auch Móczár und Dylewska haben *lapidarius* in die Gruppe der hypereuryök-intermediären Hummeln eingestuft, *terrestris* in die Gruppe der euryök-eremophilen. Hier treten zum ersten Male unterschiedliche Auffassungen auf, die nur durch weitere Biotop-Analysen geklärt werden können, es sei denn *terrestris* wird als Ubiquist ganz aus diesem Zusammenhang herausgenommen, wie Verfasser es bislang auf Grund seiner Sammelerfahrungen im Mittelmeergebiet, vor allem auf

der Balkan-Halbinsel und in Anatolien, getan hat (Reinig, 1967, 1968), und *lapidarius* an die Gruppe der hypereuryök-hylophilen Hummeln angeschlossen.

Die 3. Gruppe (*soroensis*, *runderarius*, *pomorum*, *runderatus*, *humilis*, *silvarum*) umfaßt Arten, die zwar die Wälder meiden, aber bereits im parkähnlichen Gelände vorkommen; außerdem bewohnen sie das offene Gelände, sei es in Gestalt von Waldrand-Biotopen oder von Feldern. Die beiden ersten Arten (*soroensis* und *runderarius*) sind im Material so spärlich vertreten, daß über sie keine Aussagen gemacht werden können. Pittioni, Móczár und Dylewska stellen *soroensis* in die Gruppe der stenök-hylophilen Arten, eine Zuordnung, die von Tabelle 4 nicht gestützt wird; eher könnte daran gedacht werden, *soroensis* mit *lapidarius*, *hortorum* und *lucorum* zur Gruppe der hypereuryök-hylophilen Arten zu stellen. Dort wäre wohl auch der Platz für *runderarius* zu suchen, den Móczár ebenfalls zu den stenök-hylophilen Arten stellt, wogegen Pittioni und Dylewska ihn bei den euryök-hylophilen einreihen, was sich allerdings mit dem Vorkommen im offenen Gelände nicht so recht verträgt. *Pomorum* steht *lapidarius* hinsichtlich des Vorkommens zweifellos nahe, weshalb alle drei Autoren ihn mit diesem in die Gruppe der hypereuryök-intermediären Arten einordnen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß das Maximum in Tabelle 4 im offenen Biotop Felder liegt. Dementsprechend sollte die Grenze zwischen stärkerer Bindung an die Wälder und stärkerer Bindung an die offene Landschaft zwischen *lapidarius* und *pomorum*, noch besser aber zwischen *runderarius* und *pomorum* gezogen werden. *Runderatus*, *humilis* und *silvarum* schließen sich an *pomorum* an unter sukzessiver Verstärkung des Maximums in der Spalte Felder. Alle drei oben genannten Autoren haben *runderatus* als euryök-eremophil bezeichnet, was sich aus Tabelle 4 nicht herauslesen läßt. Eher könnte auch hier daran gedacht werden, in *runderatus* einen Ubiquisten zu sehen, vor allem im Hinblick auf die weite Verbreitung auf der Apenninen-Halbinsel. Die ähnlich weite Verbreitung seines östlichen Vikarianten, *B. argillaceus*, hat den Verfasser dazu veranlaßt, diese Art als Ubiquisten aufzuführen (Reinig, 1967, 1968; vgl. hierzu auch S. 36). *Humilis* wurde sehr unterschiedlich beurteilt: Pittioni und Dylewska halten ihn für euryök-hylophil, Móczár für euryök-eremophil. Nach Tabelle 4 dürfte die letztere Zuordnung wohl richtig sein; denn obwohl *humilis* noch im parkähnlichen

Gelände vorkommt (4,0⁰/o), liegt sein Maximum in dem offenen Gelände Felder (21,6⁰/o). Noch stärker ist das Maximum hier bei *silvarum* (36,5⁰/o), der von allen genannten Autoren als hyper-euryök-intermediär bezeichnet wird, was im Vergleich zu *humilis*, mit dem er im untersuchten Gebiet in der Regel syntop ist, nicht den Tatsachen entspricht.

Die 4. Gruppe (*equestris*, *confusus*) wurde nur in Waldrand-Biotopen und auf Feldern festgestellt. Es handelt sich also um Arten des offenen Geländes. *Confusus* wurde von Pittioni und Dylewska bei den euryök-eremophilen Arten eingereiht, von Móczár bei den euryök-hylophilen. Die Fänge des Verfassers verweisen auf die erste Einordnung. Ebenso unterschiedlich ist die Beurteilung von *equestris*. Móczár hält diese Art für stenök-hylophil, Dylewska für stenök-eremophil. Pittioni (1938) hatte sie für hylophil-hygrophil gehalten; in der späteren Veröffentlichung (1942) wird sie nicht aufgeführt. Tabelle 4 spricht für die Einordnung von Dylewska. Allerdings weist das Vorkommen in Waldrand-Biotopen darauf hin, daß der Grad der Stenotopie nicht so hoch ist, wie die Bezeichnung stenök-eremophil erwarten läßt.

Die 5. Gruppe (*subterraneus*, *distingueundus*) wurde vom Verfasser nur auf Feldern festgestellt. Sie müßte also nach Pittionis Nomenklatur als stenök-eremophil bezeichnet werden. Auch hier ist die Beurteilung unterschiedlich: *Subterraneus* wird von Pittioni und Dylewska als euryök-eremophil, von Móczár als euryök-hylophil bezeichnet. Dagegen wird *distingueundus* von allen drei Autoren für euryök-hylophil gehalten, was sich weder mit Tabelle 4 noch mit der Verbreitung der Art in den nordwestdeutschen Küstengebieten vereinbaren läßt, wo die Tiere in baumlosen Marschen fliegen und mit Vorliebe in Deichen nisten. Wohl aber entspricht dieses offene Gelände dem Biotop Felder.

*

Zusammenfassend darf gesagt werden, daß sich trotz vieler Übereinstimmungen in der ökologischen Beurteilung der hier besprochenen Hummelarten dennoch zahlreiche Differenzen ergeben haben, von denen einige unbedeutend, andere dagegen beträchtlich sind. Die sich daraus herleitende Unsicherheit sollte nach Ansicht des Verfassers nicht durch eine ökologische Gliederung verschleiert werden, die vorgibt, mehr auszusagen, als sich derzeit beweisen läßt. Dem jetzigen Stand der Kenntnisse dürfte

es angemessen sein, die hier besprochenen Arten vorerst in zwei große Gruppen aufzuteilen, nämlich in Arten, die eine mehr oder minder starke Bindung an den Lebensraum Wald im weitesten Sinne erkennen lassen, und in solche Arten, die als Bewohner des offenen Geländes festgestellt worden sind. Für diese Gruppe von Arten sollte der Terminus *eremophil* möglichst nicht verwendet werden; denn es erscheint Verfasser — vor allem auf Grund seiner Reisen in Anatolien und auf den zentralasiatischen Pamiren — höchst zweifelhaft, ob es überhaupt *eremophile* Arten unter den Hummeln gibt. Darauf soll noch zurückgekommen werden. Dagegen dürfte es durchaus angebracht sein, von sehr unterschiedlichen Graden der *Hylophilie* zu sprechen. Auch darauf wird noch eingegangen werden. Weiterhin ist nach Tabelle 4 kaum mit einer scharfen Grenze zwischen mehr oder minder *hylophilen* Arten und mehr oder minder *hylophoben* Arten zu rechnen. Auch der Grad der *Hylophilie* sowie der Grad der *Hylophobie* können weitgehend durch Umweltfaktoren beeinflusst werden. Darauf soll noch eingegangen werden.

In Anbetracht der beträchtlichen ökologischen Valenz vieler Arten hält Verfasser es derzeit für zweckmäßig, nur drei Ökogruppen zu unterscheiden, nämlich Waldarten, Waldrandarten und Arten des offenen Geländes. Die ersten beiden Gruppen umfassen die im weitesten Sinne *hylophilen* Arten, die dritte Gruppe die mehr oder minder *hylophoben* Arten. Zu den Waldarten gehören *hypnorum*, *lefebvrei*, *pratorum* und *pascuorum*, zu den Waldrandarten *hortorum*, *lucorum*, *lapidarius*, *terrestris*, *soroeensis*, *runderarius*, *pororum*, *runderatus*, *humilis* und *silvarum*. Es sei jedoch schon hier vermerkt, daß sich die Grenzziehung zwischen *pascuorum* und *hortorum* nur auf die mitteleuropäischen Verhältnisse bezieht; sie trifft für den vom Verfasser näher untersuchten Teil des Mittelmeerraumes (Apenninen- und Balkan-Halbinsel, Nordwest-Anatolien) schon nicht mehr zu, wie sich noch ergeben wird. Zu den Arten des offenen Geländes gehören *confusus*, *equestris*, *subterraneus* und *distinguendus*. Außerdem dürfte in diese Gruppe auch *muscorum* zu stellen sein.

In diesem Zusammenhang sei noch darauf hingewiesen, daß in Tabelle 4 die Wald- und Waldrandarten 14 von insgesamt 18 Arten stellen, also rund 78%, die Arten des offenen Geländes dagegen nur 4 (22%). Noch größer ist der Unterschied, wenn die Häufigkeit der Arten zugrunde gelegt wird. Dann nehmen die Wald- und Waldrandarten 98,1% der Fänge ein, die Arten des

offenen Geländes dagegen nur 1,9%. Von jenen ist *pratorum* mit 8,8%, *pascuorum* mit 29,1%, *lucorum* mit 10,0% und *hortorum* mit 10,7% vertreten. Dagegen werden für *equestris* 0,9%, für *confusus* und *subterraneus* je 0,4% und für *distinguendus* sogar nur 0,2% errechnet. Hierzu wäre noch zu bemerken, daß *equestris* und *distinguendus* in den nordwestdeutschen Küstengebieten streckenweise sehr häufig sind. Dasselbe trifft für *subterraneus* im südlichen Ostseegebiet und für *confusus* für das mittlere Donaugebiet zu. Diese überaus krassen Unterschiede werden nur verständlich, wenn berücksichtigt wird, daß die Klimax des untersuchten Gebietes der Wald im weitesten Sinne ist. Danach wäre es nicht ausgeschlossen, daß sich die Arten des offenen Geländes erst haben ausbreiten können, nachdem der Mensch weiträumige Ackerbaugelände geschaffen hat.

Abweichungen in den Syntopie-Verhältnissen

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Syntopie-Spektren in anderen Teilen des Areals der hier besprochenen Arten durchaus anders geartet sein können. Leider gibt es hierfür nur wenige Hinweise. So berichtet G. Peters (1967) von einem ungewöhnlichen Artenspektrum auf einer Brache zwischen Göhren und Lobe auf der Insel Rügen.

Es handelte sich um ein vor allem mit *Anchusa officinalis* L. bestandenes Feld, das 2—3 Jahre brachegelegen hatte. 300 m östlich davon liegt ein schmaler, niedriger Dünenstreifen; im Westen schließen sich in der bodenseitigen Niederung gute Heuwiesen an; in den sumpfigen Teilen der Niederung stehen zahlreiche Weidengebüsche (*Salix* spec.). Außerdem wird ein Weg mit Weißdorn-(*Crataegus* spec.-)Büschen erwähnt. Peters hebt hervor, „daß im Umkreis von mindestens 600—800 m keine erwähnenswert ergiebige Trachtquelle vorhanden war“ (l. c., p. 127).

In diesem Biotop, der offensichtlich — trotz der *Salix*- und *Crataegus*-Gebüsch — zum offenen Gelände zu rechnen ist, erhielt G. Peters das folgende Artenspektrum (Arten in der Reihenfolge von Tabelle 4): *hypnorum* 1,5%, *pratorum* 65,3%, *pascuorum* 0,2%, *hortorum* 0,6%, *lucorum* 1,3%, *lapidarius* 10,9%, *terrestris* 2,6%, *soroeensis* 0,8%, *rudarius* 10,9%, *silvarum* 5,0%, *equestris* 0,8%, *muscorum* 0,2%.

(Die übrigen in Tabelle 4 aufgeführten Arten fehlen auf Rügen, so *lefebvrei* und *confusus*, oder sind dort noch nicht nachgewiesen worden, so *humilis*, *subterraneus* und *distinguendus*. Ein *pomorum*-♂ wurde im August 1933 vom Verfasser am Kap Arkona gefangen.)

Auffallend häufig war *pratorum* auf Rügen auch in einem von G. Peters als „Wachtelweizenrasen“ bezeichneten Biotop. Dort entfielen „nach visuellem Eindruck zwei Drittel bis drei Viertel aller Hummeln auf diese Art“ (l. c., p. 131). G. Peters kommt zu dem Schluß, daß *pratorum* auf Mönchgut in Biotopen dominiert, „die im Binnenland keinesfalls zu ihren bevorzugten Lebensorten gehören.“

Erwähnt sei hier noch, daß Løken (1962) *lefebvrei*, *hypnorum* und *pratorum* in Norwegen auf *Trifolium pratense* L.-Feldern angetroffen hat, was Verfasser im Alb-Vorland bisher nicht gelang (vgl. Artendiagramm Steinkreuzäcker in Tabelle 1), bis auf ein altes *hypnorum*-♀ als Irrgast.

In die gleiche Richtung weist ein Artenspektrum, das Verfasser an einem der wenigen irischen Vorkommen von *pratorum* — diese Art wurde erst in jüngster Zeit für Irland nachgewiesen (Yarrow, 1959); Stelfox (1927) führt sie von dort noch nicht an — aufstellen konnte:

Westlich Ballyduff (Waterford), 250 m, 13. 8. 69, Ruderalfläche von ca. 3 ha mit großen Beständen von *Lythrum spec.* und kleinen von *Cirsium spec.*, von Hecken umgeben, an einem Entwässerungsgraben eine kleine Baumgruppe. Am *Cirsium* wurden 2 *pratorum*-♀♀ festgestellt, aber leider nicht gefangen. Erbeutet wurden *pascuorum* (55 ♀♀), *hortorum* (18 ♀♀, 9 ♂♂), *lucorum* (13 ♂♂), *magnus* (5 ♀♀, 1 ♂), *lapidarius* (16 ♀♀), *runderarius* (3 ♀♀, 2 ♂♂), *silvarum* (6 ♀♀), *distinguendus* (38 ♀♀), *muscorum* (6 ♀♀, 1 ♂), *jonellus* (3 ♀♀).

In dieser Lokalität, die zwischen Waldrand-Biotopen und Feldern vermittelt, im Vorland der Schwäbischen Alb also nicht mehr von *pratorum* aufgesucht wird, mischen sich in auffälliger Weise Wald- und Waldrandarten (von *pratorum* bis *silvarum*; *lefebvrei*, *hypnorum* und *pomorum* kommen in Irland nicht vor) mit Arten des offenen Geländes (*distinguendus*, *muscorum* und *jonellus*, die in Irland charakteristisch für die offenen Heideflächen sind). Entsprechendes wurde sowohl in Schottland als auch in Wales festgestellt.

Diese Beispiele stützen die bereits angedeutete Möglichkeit eines unterschiedlichen Verhaltens der Hummeln in unterschiedlichen Teilen ihres Areals, woraus sich wenigstens teilweise die unterschiedliche Zuordnung der einzelnen Arten zu den Öko-Gruppen erklären mag. Im vorliegenden Fall deuten sie darauf hin, daß die Bindung an den Biotop in bestimmten Teilen des Areals — hier im Norden der Verbreitungsgebiete — geringer zu sein scheint als in anderen, zentraler gelegenen.

Tabelle 5

Anzahl der Biotope auf der südlichen Balkan-Halbinsel, in denen *B. pratorum*, *lucorum*, *pascuorum* und *hortorum* mit den in der linken Spalte aufgeführten Arten syntop sind.

An der Baumgrenze und in der subalpinen Zwergstrauchstufe bzw. auf subalpinen Matten	<i>pratorum</i> 1000 ¹⁾ — 2300 m	<i>lucorum</i> 900—2800 m	<i>pascuorum</i> 600—2300 m	<i>hortorum</i> 600—2350 m
<i>(sicheli)</i> ²⁾	1500—2550 m	1/ 4 %	1/ 3 %	—
<i>(mucidus)</i>	2000 m	1/ 4 %	1/ 3 %	—
<i>(lapponicus)</i>	1500—2600 m	2/ 7 %	4/11 %	—
<i>(pyrenaicus)</i>	1500—2100 m	6/22 %	6/16 %	1/ 3 %
<i>(elegans)</i>	1600—2600 m	6/22 %	3/ 8 %	2/ 9 %
<i>lefebvrei</i>	1300—2100 m	9/33 %	8/22 %	4/11 %
<i>runderi</i>	1000—2600 m	8/30 %	13/35 %	7/19 %
In Wald-Biotopen der Gebirge				
<i>(haematopus)</i>	900—2000 m	2/ 7 %	2/ 5 %	1/ 3 %
<i>hypnorum</i>	1200—1500 m ³⁾	2/ 7 %	2/ 5 %	2/ 5 %
<i>pratorum</i>	1000 ¹⁾ —2100 m	(27)	18/49 %	13/35 %
<i>lucorum</i>	900—2800 m	18/67 %	(37)	17/46 %
<i>pascuorum</i>	600—2300 m	14/52 %	18/49 %	(37)
<i>hortorum</i>	600—2350 m	9/33 %	13/35 %	15/68 %
In Waldrand-Biotopen der Gebirge				
<i>soroeensis</i>	500—2600 m	15/56 %	19/51 %	16/43 %
<i>lapidarius</i>	600—2350 m	10/37 %	12/32 %	12/32 %
<i>pomorum</i>	900—2200 m	7/26 %	4/11 %	6/16 %
<i>humilis</i>	500—1700 m	5/19 %	10/27 %	19/51 %
<i>(mlokoszewiczi)</i>	600—1800 m	2/ 7 %	3/ 8 %	4/11 %
<i>silvarum</i>	600—1840 m	2/ 7 %	8/22 %	1/ 3 %
Im offenen Gelände der Beckenlandschaften und Gebirge				
<i>terrestris</i>	0—2300 m	10/37 %	20/54 %	16/43 %
<i>argillaceus</i> ⁴⁾	0—2300 m	5/19 %	6/16 %	12/32 %
<i>subterraneus</i> ⁵⁾	580—2300 m	2/ 7 %	6/16 %	4/11 %
<i>(vorticosa)</i>	0—2200 m	2/ 7 %	2/ 5 %	4/11 %
<i>(zonatus)</i>	0—1500 m	—	1/ 3 %	2/ 5 %
<i>muscorum</i>	0—1350 m	—	—	—
<i>(laesus)</i>	330— 600 m	—	—	—

¹⁾ Diese Angabe bezieht sich auf den Thessalischen Olymp; alle anderen Fundorte des Verfassers liegen höher. Allerdings erwähnt Pittioni (1940 a) 2 ♀♀ vom Ljulin bei Sofia aus 650 m Meereshöhe sowie 1 ♀ und 2 ♂♂ aus 800 m Meereshöhe. Für die benachbarte Witoscha Planina gibt derselbe Autor (l. c.) als Höhenamplitude 900—1800 m an. Die Fundorte des Verfassers aus der Witoscha Planina liegen bei 1000 und 1550 m sowie zwischen 1700 und 1800 m. Ljulin und Witoscha Planina liegen nahe der Nordgrenze des hier behandelten Gebietes.

In diesem Zusammenhang erhebt sich die Frage, wie es mit der Bindung an den Biotop in südlichen Gebieten bestellt ist, vor allem an der Südgrenze und in rezenten Exklaven, die offensichtlich auf die pleistozänen Kalt- und Warmzeiten zurückgehen. Die Beantwortung dieser Frage ist zugleich ein Beitrag zur Prüfung des Geltungsbereichs des Postulats der Konstanz der ökologischen Valenz.

Auf seinen Reisen durch die Balkan-Halbinsel in den Jahren 1964, 1965, 1966, 1967, 1968 und 1970 hat sich Verfasser in Makedonien, Bulgarien und Griechenland eingehend mit der Verbreitung mitteleuropäischer Arten in diesen Gebieten befaßt. Dabei gelang es nicht nur, die Zahl der Fundorte von dort bereits bekannten Arten zu vermehren, sondern auch Vorkommen in Gebieten zu entdecken, die weitab von den bisher bekannten liegen. Bestens ergänzt wurden diese Aufsammlungen durch eine Fundortliste, die Dr. B. Tkalců (Prag) liebenswürdigerweise von den 171 Hummeln der Deutschen Albanien-Expedition 1961 (Dr. E. Königsmann, Dr. G. Friese, J. Schulze) zusammengestellt hat. Auf diese Weise konnte die ganze südliche Balkan-Halbinsel — wenngleich etwas ungleichmäßig — berücksichtigt werden.

Ausgangspunkt für die ökologischen Vergleiche sind die eingangs besprochenen Populationen vom Alb-Vorland und von der Schwäbischen Alb; Vergleichsbiotope sind entsprechende Lebensstätten im mediterranen Teil der Balkan-Halbinsel, also jenes Teils der Halbinsel, der Albanien, das jugoslawische Makedonien, Süd-Bulgarien sowie Nord- und Mittel-Griechenland umfaßt. In diesem Gebiet sind die entsprechenden Biotope auf die Gebirge beschränkt und selbst dort in der Regel stark disjunkt.

Ausgewertet werden zunächst vier mehr oder minder hylophile Arten, die in dem umschriebenen Gebiet in einer verhältnismäßig großen Anzahl von Biotopen festgestellt wurden, nämlich *pratorum* (27 Fundorte), *lucorum* (37 Fundorte), *pascuorum* (37 Fundorte) und *hortorum* (22 Fundorte). Nicht analysiert werden konnten der ausgesprochen hylophile *hypnorum* sowie der mittelbalkanische *haematurus*, ebenfalls ein Walddier, da von beiden Arten nur je zwei Fundorte vorlagen. Auch *lefebvrei*

²⁾ Die eingeklammerten Artnamen kennzeichnen Arten, die im Vorland der Schwäbischen Alb nicht vorkommen, wohl aber in den Alpen oder im mitteleuropäischen Abschnitt der Balkan-Halbinsel.

³⁾ *B. hypnorum* liegt nur in zwei Fundorten aus Bulgarien vor.

⁴⁾ *B. argillaceus* vertritt auf der Balkan-Halbinsel *B. ruderatus*.

⁵⁾ Die Höhenangabe 580 m betrifft den Fundort Sofia (Atanasov, 1939).

wurde wegen zu wenigen Fundorte nicht analysiert. Diese Art — in Mitteleuropa ausgesprochen hylophil — ist im Süden ein Bewohner der höheren Gebirgslagen, meist an oder oberhalb der Baumgrenze. Als Bestandteile der *pratorum*-, *lucorum*-, *pascuorum*- und *hortorum*-Biotope werden diese Arten natürlich aufgeführt.

Tabelle 5 bringt in der linken Spalte alle Hummelarten, die im oben umgrenzten Gebiet nachgewiesen wurden, außer *fragrans* und *deuteronymus* (= *buceschi* Pitt., 1939), die Verfasser dort noch nicht aufgefunden hat. Die in der zweiten Spalte aufgeführten Höhenamplituden gehen zumeist auf Feststellungen des Verfassers zurück; nur hier und dort wurden Angaben in der Literatur verwendet, vor allem von Atanassov (1939) für Bulgarien. Höhenangaben von 2600 m an beziehen sich auf den Thessalischen Olymp.

Die Arten sind nach den Hauptlandschaftstypen gegliedert. Von unten nach oben werden unterschieden:

Die von 0 bis etwa 600 m sich erstreckende Kulturstufe mit Weinreben- und Ölbaumpflanzungen, die von mehr oder weniger großen Flächen mit artenreicher Ruderalflora oder dichtem immergrünem Gebüsch (in Griechenland Longos genannt) unterbrochen wird. In diesem zur Flugzeit der Hummeln sehr warmen und niederschlagsarmen Gebiet kommen die auch in Mitteleuropa verbreiteten Arten *terrestris*, *subterraneus*, *muscorum* und *silvarum* vor sowie (in Klammern) die im offenen Gelände des Gebiets der mittleren Donau beheimateten Arten *argillaceus* (die östliche Vikariante des *ruferatus*) und *laesus*, außerdem *vorticoides* und *zonatus*, Arten des offenen Geländes, die in Anatolien weit verbreitet sind (*zonatus* auch im Süden der europäischen UdSSR).

Darauf folgt von etwa 600 bis 1000 m eine Trockenwaldstufe mit bis auf spärliche Reste vernichteten Kiefern- und Eichenwäldern. Der weitaus größte Teil dieser Stufe wird rezent von einer Pseudomacchie (in Griechenland Phrygana genannt) eingenommen. In diesem noch sehr warmen und im Sommer ebenfalls regenarmen Gebiet kommen zu den bereits erwähnten Arten die auch in Mitteleuropa vertretenen Arten *humilis*, *lapidarius* und *soroeensis*, die beiden zuletzt genannten allerdings nur dann, wenn diese Formation den Fuß höherer Gebirge bedeckt und größere Baumgruppen vorhanden sind. Gelegentlich finden sich hier auch *pomorum*, *pascuorum* und *hortorum* ein, Arten, die ihr Optimum erst in höheren Gebirgslagen finden.

Zwischen etwa 1000 bis 1600 m liegt eine meist aus *Pinus*- und *Juniperus*-Arten gebildete Nadelwaldstufe mit eingesprengten Laubbaumbeständen; an Nordhängen kann bereits *Abies* auftreten. In dieser Stufe fliegen an den Nordhängen und in feuchten Schluchten alle Wald- und Waldrandarten, auf waldlosen Hängen und Graten alle Arten des offenen Geländes, *laesus* ausgenommen.

Die sich an die Nadelwaldstufe anschließende *Wolkenwaldstufe* reicht bis zur Baumgrenze, die zwischen 2000 und 2300 m Meereshöhe verläuft. Die Baumgrenze wird unterschiedlich von *Abies*- oder *Pinus*-Arten, im nördlichen Abschnitt auch von *Fagus silvatica* L. gebildet. In dieser relativ, vielfach auch absolut regenreichen und bei trübem Wetter recht kühlen Stufe wurden alle Waldarten bis auf *hypnorum* sowie zahlreiche mehr oder minder hylophile Arten (außer *humilis* und *silvarum*) angetroffen, auf nicht bewaldeten Flächen auch *terrestris*, *argillaceus* und *subterraneus*. Hier kommen weiterhin die mitteleuropäischen Gebirgsarten *lefebvrei*, *pyrenaeus*, *lapponicus* und *elegans* vor. Diese und die Waldarten im weitesten Sinne, aber auch *terrestris*, seltener *argillaceus*, finden sich in der vielfach (im Südteil des Gebietes seltener) an die *Wolkenwaldstufe* sich anschließenden *Zwergstrauchstufe* ein, die vor allem zur Blütezeit des *Vaccinium myrtillus* L. aufgesucht wird. Den Hauptanteil stellen die genannten Gebirgsarten, zu denen sich noch *sicheli* und *mucidus* gesellen. Aber auch hylophile Arten unterschiedlichen Grades wie *pratorum*, *lapidarius*, *soroensis* und *pomorum* suchen die *Vaccinium*-Weide auf. Von den Arten des offenen Geländes kommt hier nur *terrestris* regelmäßig vor.

In die sich oberhalb der Baumgrenze ausdehnende, mit harten Gräsern bestandene *Geröllflur* dringen nur wenige Arten vor. Auf dem Thessalischen Olymp wurden *lapponicus*, *runderarius*, *soroensis* und *lucorum* als mehr oder minder hylophile Arten, *terrestris* und *elegans* als Arten des offenen Geländes noch zwischen 2600 und 2800 m Meereshöhe festgestellt. Auf dem Parnassos wurden (am 4. 6. 64) in dieser Höhenstufe, die hier zwischen 2000 und 2400 m liegt, noch *lapidarius* (1 ♀), *runderarius* (1 ♀), *argillaceus* (1 ♀) und *vorticoides* (1 ♀, 2 ♂♂) gefangen.

Da Tabelle 5 keine Angaben über die Häufigkeit der einzelnen Arten macht, seien diesbezügliche Schätzungen hier mitgeteilt.

Aus der Anzahl der Fundorte der vier näher untersuchten hylophilen Arten läßt sich bereits herleiten, daß *lucorum* und *pascuorum* im Gebiet häufiger und weiter verbreitet sind als *pratorum* und *hortorum*. Spärlich verbreitet und selten sind alle Hochgebirgsarten, speziell *mucidus*, der vom Verfasser erneut in Makedonien nachgewiesen wurde (Šar Planina, 2000 m, 30. 5. 65, 1 ♀ an *Vaccinium myrtillus* L.). Ausgesprochen selten sind auch die Waldarten *hypnorum* und *haematurus*, beträchtlich häufiger dagegen *lapidarius* und *soroensis*, seltener *pomorum*, *runderarius* und *mlokosiewiczii*, der vom Verfasser erstmalig für Europa festgestellt wurde. Sehr viel seltener als der häufige *humilis* ist *silvarum*. Dagegen sind *terrestris*, *argillaceus*, *vorticoides* und *zonatus* im Süden des Gebietes häufig und weit verbreitet. *Laesus* und *muscorum* sind ausgesprochen selten.

Der Korrektur bedürfen die Höhenangaben für einige seltene Arten. So dürfte *hypnorum* noch in höherer, *subterraneus* noch in geringerer Meereshöhe angetroffen werden. Bei *pomorum* besteht die Möglichkeit, daß das Areal sowohl höhere als auch niedrigere Meereshöhen umfaßt. Bei *humilis* wäre zu ergänzen, daß ein ♀ in der Nähe des Meeresstrandes, ein weiteres in nur 50 m

Meereshöhe, ebenfalls in Küstennähe, gefangen wurden (Reinig, 1969). Diese seltenen Ausnahmen wurden nicht in die Tabelle aufgenommen.

Bei Tabelle 5 (desgleichen bei den folgenden Tabellen) ist zu berücksichtigen, daß ihr nicht allein Frühjahrspopulationen zugrunde liegen, die nur aus ♀♀ bestehen, sondern auch Sommerpopulationen mit ♀♀ und ♂♂, zum Teil auch mit ♂♂. Dementsprechend ist mit einer größeren Streuung als in den Tabellen 3 und 4 zu rechnen.

In Tabelle 5 fällt als erstes auf, daß in den Wald-Biotopen der südbalkanischen Gebirge — von der Trockenwaldstufe (ab 900 m) bis zur Baumgrenze (zwischen 2000 und 2300 m) — jene Arten vorkommen, die in Mitteleuropa bevorzugt Wälder und Parklandschaften bewohnen; sie bilden dort wie hier eine Gemeinschaft von zum Teil hohen Syntopie-Graden. Allerdings ergeben sich im Vergleich zu den Populationen im Vorland der Schwäbischen Alb sowie auf dieser selbst hier und dort Unterschiede. So rückt *lucorum*, der in Tabelle 4 auf *pascuorum* folgt, unmittelbar an *pratense* heran. Außerdem weisen *soroeensis* und *lapidarius* auf der Balkan-Halbinsel so hohe Syntopie-Grade auf, daß *soroeensis* zwischen *lucorum* und *pascuorum*, *lapidarius* unmittelbar hinter *pascuorum*, also noch in die Gruppe der Waldhummeln, eingeordnet werden müssen. Diese beiden Waldrandarten sind mithin im äußersten Süden ihres Areals stärker an Wald-Biotop gebunden als in Mitteleuropa. Etwas anders verhalten sich auch *ruderalis* und *lefebvrei*, die vor allem in der Wolkenwaldstufe nahe der Baumgrenze sowie in der Zwergstrauchstufe angetroffen wurden. Beide Arten müssen hier zur subalpinen Artengruppe gerechnet werden. Dazu könnte auch *pomorum* gestellt werden; aber ebensoviel spricht dafür, ihn einstweilen an *soroeensis* und *lapidarius* anzuschließen. *Hypnorum* und *haematurus* sind — soweit sich nach den wenigen Fundorten beurteilen läßt — ausgesprochene Waldbewohner.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die hylophilen Mitteleuropäer ihre Hylophilie nicht nur gewahrt, sondern eher noch verstärkt haben; denn ihre Häufigkeits-Maxima liegen im oberen Abschnitt der Wolkenwaldstufe.

Diesen Arten gegenüber bilden *humilis*, *silvarum* und *mlokoszewiczi* eine Gruppe, deren Vertikalverbreitung von der Pseudomacchie bis zum stark gelichteten Wolkenwald reicht. Alle drei Arten bewohnen Biotop, die dem Parkgelände nahestehen.

Über die Baumgrenze hinaus geht nur *silvarum*; allerdings liegt bis jetzt nur ein solcher Fundort von der Nordgrenze des Gebietes vor (Šar Planina, Popova Šapka, 1840 m, 2♀♀, 17. 7. 1968). Für die Alpen gibt de Beaumont (1958) 1700 m als höchstgelegenen Fundort an.

Von dieser Gruppe sei *humilis*, von dem aus dem ganzen Gebiet (außer Peloponnes) 42 Fundorte vorliegen, analysiert. In der Reihenfolge der Tabelle 5 ergeben sich die folgenden Syn-
topie-Verhältnisse:

Tabelle 6

An der Baumgrenze und in der subalpinen Zwergstrauchstufe bzw. auf subalpinen Matten		<i>humilis</i> 500—1800 m
(<i>sicheli</i>)	1500—2550 m	—
(<i>mucidus</i>)	2000 m	—
(<i>lapponicus</i>)	1500—2600 m	—
(<i>pyrenaeus</i>)	1500—2100 m	—
(<i>elegans</i>)	1600—2600 m	2/ 5 %
(<i>lefebvrei</i>)	1300—2100 m	—
(<i>runderarius</i>)	1000—2600 m	2/ 5 %
In den Wald-Biotopen der Gebirge		
(<i>haematurus</i>)	900—2000 m	1/ 2 %
(<i>hypnorum</i>)	1200—1500 m	1/ 2 %
(<i>pratensis</i>)	1000—2100 m	4/10 %
(<i>lucorum</i>)	900—2800 m	10/24 %
(<i>pascuorum</i>)	600—2300 m	22/52 %
(<i>hortorum</i>)	600—2350 m	10/24 %
In Waldrand-Biotopen der Gebirge		
(<i>soroeensis</i>)	500—2600 m	12/28 %
(<i>lapidarius</i>)	600—2350 m	8/19 %
(<i>humilis</i>)	500—1800 m	(42)
(<i>pomorum</i>)	900—2200 m	2/ 5 %
(<i>silvarum</i>)	600—1840 m	5/12 %
(<i>mlokoszewiczi</i>)	600—1800 m	5/12 %
Im offenen Gelände der Ebenen und Gebirge		
(<i>terrestris</i>)	0—2800 m	26/62 %
(<i>argillaceus</i>)	0—2300 m	28/67 %
(<i>subterraneus</i>)	580—2300 m	2/ 5 %
(<i>vorticoides</i>)	0—2200 m	13/31 %
(<i>zonatus</i>)	0—1500 m	8/19 %
(<i>muscorum</i>)	0—1350 m	2/ 5 %
(<i>laesus</i>)	330— 600 m	1/ 2 %

(Vgl. hierzu die Fußnoten zu Tabelle 5.)

Aus der Übersicht geht hervor, daß die ökologische Valenz des *humilis* gegenüber jener von *pratensis*, *lucorum*, *pascuorum* und *hortorum* (Tabelle 5) gegen die der Arten des offenen Geländes verschoben ist; entsprechend sind die syntopen Arten der subalpinen Stufe spärlich. Auffallend hoch sind die Syntopie-Grade bei *lucorum*, *pascuorum* und *hortorum* sowie bei *soroeensis* und *lapidarius*. Daraus darf wohl geschlossen werden, daß auch *humilis* bestrebt ist, so weit wie möglich in die höheren Gebirgslagen vorzudringen. Andererseits deuten die hohen Syntopie-Grade bei *terrestris* und *argillaceus* auf eine nähere ökologische Verwandtschaft mit diesen beiden Arten hin. Allerdings erreicht *humilis* seltener die Wolkenwaldstufe, und oberhalb der Baumgrenze wurde er auf der Balkan-Halbinsel vom Verfasser bislang nicht festgestellt.

Weiterhin läßt sich auch aus dieser Übersicht entnehmen, daß *soroeensis* im äußersten Süden seines Areals eine etwas größere Bindung an den Wald aufweist als in Mitteleuropa und vielleicht sogar vor *hortorum* einzureihen ist. Entsprechendes gilt für *lapidarius*, nur in geringerem Ausmaß; er könnte direkt auf *hortorum* folgen und damit noch zu der Gruppe der Arten der Gebirgswälder gerechnet werden. Auch *pomorum* wäre in diesem Zusammenhang erneut zu diskutieren. Mit dieser Art wurde *humilis* nur zweimal im selben Biotop angetroffen, mit dem bedeutend selteneren *silvarum* dagegen fünfmal. Manches spräche dafür, *pomorum* an den Schluß der Baumgrenzenarten *elegans*, *lefebvrei* und *rudarius* zu stellen. Doch um dies zu entscheiden, bedarf es weiteren Materials.

Immerhin läßt auch diese Analyse erkennen, daß sogar eine Art, die noch mit *zonatus*, *muscorum* und *laesus*, also mit den extremsten Vertretern des offenen Geländes syntop ist, zum Wald tendiert, und entsprechendes trifft auch für *soroeensis*, *lapidarius*, *silvarum* und *pomorum* in mehr oder minder starkem Maße zu. Immerhin kommt *humilis* in 43—57 % der Fundorte von Arten des offenen Geländes vor (Tabelle 7).

Zur Klärung der Syntopie-Verhältnisse der Arten des offenen Geländes wurde Tabelle 7 aufgestellt, und zwar speziell für die Arten *terrestris* (46 Fundorte), *argillaceus* (54 Fundorte), *vorticoides* (25 Fundorte) und *zonatus* (16 Fundorte). Da Verfasser die drei zuletzt genannten Arten nicht in Bulgarien feststellen konnte, wurden südbulgarische Fundorte für diese Tabelle nicht berücksichtigt.

Tabelle 7

Anzahl der Biotope auf der südlichen Balkan-Halbinsel, in denen *B. terrestris*, *argillaceus*, *vorticoides* und *zonatus* mit den in der linken Spalte aufgeführten Arten syntop sind.¹⁾

		<i>terrestris</i> 0—2800 m	<i>argillaceus</i> 0—2300 m	<i>vorticoides</i> 0—2200 m	<i>zonatus</i> 0—1500 m
An der Baumgrenze und in der subalpinen Zwergstrauchstufe bzw. auf subalpinen Matten					
<i>(sicheli)</i>	1500—2550 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>(mucidus)</i>	2000 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>(lapponicus)</i>	1500—2600 m	2/ 4 ‰	—	—	—
<i>(pyrenaeus)</i>	1500—2100 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>(elegans)</i>	1600—2600 m	2/ 4 ‰	4/ 7 ‰	1/ 4 ‰	—
<i>lefebvrei</i>	1300—2100 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>runderarii</i>	1000—2600 m	6/13 ‰	4/ 7 ‰	1/ 4 ‰	—
In Wald-Biotopen der Gebirge					
<i>(haematopus)</i>	900—2000 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>hypnorum</i>	1200—1500 m	—	—	—	—
<i>pratense</i>	1000—2100 m	5/11 ‰	4/ 7 ‰	—	—
<i>lucorum</i>	900—2800 m	15/33 ‰	6/11 ‰	2/ 8 ‰	1/ 6 ‰
<i>pascuorum</i>	600—2300 m	18/39 ‰	12/22 ‰	4/ 16 ‰	2/ 12 ‰
<i>hortorum</i>	600—2350 m	7/15 ‰	8/15 ‰	2/ 8 ‰	—
In Waldrand-Biotopen der Gebirge					
<i>soroeensis</i>	500—2600 m	12/26 ‰	7/13 ‰	4/ 16 ‰	2/ 12 ‰
<i>lapidarius</i>	600—2350 m	5/11 ‰	11/20 ‰	3/ 12 ‰	1/ 6 ‰
<i>humilis</i>	500—1700 m	26/57 ‰	23/43 ‰	13/ 52 ‰	8/ 50 ‰
<i>pomorum</i>	900—2200 m	1/ 2 ‰	—	—	—
<i>silvarum</i>	600—1840 m	4/ 9 ‰	4/ 7 ‰	1/ 4 ‰	1/ 6 ‰
<i>(mlokoszewiczi)</i>	600—1800 m	2/ 4 ‰	4/ 7 ‰	2/ 3 ‰	1/ 6 ‰
Im offenen Gelände der Ebenen und Gebirge					
<i>terrestris</i>	0—2800 m	(46)	34/63 ‰	19/ 76 ‰	10/ 62 ‰
<i>argillaceus</i>	0—2300 m	34/74 ‰	(54)	25/100 ‰	16/100 ‰
<i>subterraneus</i>	580—2300 m	4/ 9 ‰	2/ 4 ‰	1/ 4 ‰	—
<i>(vorticoides)</i>	0—2200 m	19/41 ‰	25/46 ‰	(25)	8/ 50 ‰
<i>(zonatus)</i>	0—1500 m	10/21 ‰	16/30 ‰	8/ 32 ‰	(16)
<i>muscorum</i>	0—1350 m	4/ 9 ‰	4/ 7 ‰	4/ 16 ‰	3/ 19 ‰
<i>(laesus)</i>	330— 600 m	—	1/ 2 ‰	1/ 4 ‰	1/ 6 ‰

¹⁾ Vgl. hierzu die Fußnoten zu Tabelle 5.

Als erstes fällt an der Tabelle auf, daß *terrestris* mit allen im Gebiet vorkommenden Arten syntop ist; denn die Lücken bei *hypnorum* und *laesus* werden sich schon bei einem nur wenig größeren Material schließen. Die ökologische Valenz des *terrestris* ist so groß, daß die Art als Ubiquist bezeichnet werden kann. Zudem ist die Verteilung über das Gebiet so gleichmäßig, daß die Prozente der Syntopie, von der Wolkenwaldstufe und von der Gipfelregion abgesehen, ungefähr die Häufigkeit der syntopen Arten wiedergegeben. Diese große Valenz hat bislang nur Dylewska (1957) erkannt und die Art in die Gruppe der hypereuryök-intermediären Arten eingereiht. Pittioni (1942) und Móczár (1953) haben sie als euryök-eremophil bezeichnet. Ganz unzutreffend ist die ökologische Beurteilung durch Krüger (1958, p. 322): „*B. terrestris* ist eine Steppenform und zwar noch ausgesprochener als die vorgenannte Art“ (*B. lucorum*, d. Verf.).

Auf Grund seines im Vergleich zum balkanischen spärlichen anatolischen Materials hatte Verfasser (Reinig, 1937, 1938) *argillaceus* mit *terrestris* zu den Ubiquisten gestellt. Für die Balkan-Halbinsel ist dies nach Tabelle 7 nicht möglich. Zwar erreicht auch diese Art noch die Wolkenwaldstufe und die Baumgrenze, indem sie lichte Hänge und unbewaldete Bergschultern als Zwischenstationen benützt — auf dem Parnassos wurde sie sogar in der Gipfelregion (2200 m) angetroffen —, aber ihre ökologische Valenz ist deutlich geringer als die des *terrestris*. In dieser Hinsicht steht *argillaceus* nach Tabelle 7 dem *vorticoides* näher als dem *terrestris*; er dürfte mithin die Reihe der Arten des offenen Geländes anführen. Móczár (1955) hat *argillaceus* bei den euryök-eremophilen Arten eingestuft. Das ist für die Vorkommen in der Ebene zweifellos richtig; in den Gebirgen der Balkan-Halbinsel tendiert er dagegen deutlich zu den dortigen Waldrandarten.

Vorticoides erreicht zwar fast dieselbe Meereshöhe wie *argillaceus*, aber die Syntopie mit hylophilen Arten ist deutlich geringer als bei diesem. Immerhin geht auch er mit Hilfe selbst sehr kleiner Lichtungen, so z. B. am Katara-Paß in 1500 m Meereshöhe, gelegentlich über die Baumgrenze hinaus, wie auf dem Parnassos, wo in 2200 m Meereshöhe außer *argillaceus*, *ruderalis* und *lapidarius* auch *vorticoides* (1 ♀, 2 ♂♂) gefangen wurde. Allerdings sind dies — wie auch aus Tabelle 7 hervorgeht — seltene Ausnahmen. *Vorticoides* ist mithin offensichtlich eine Art

des offenen Geländes, und zwar in ausgeprägterem Maße als *argillaceus*.

Zonatus wurde vom Verfasser bislang nur von der Meeresküste bis zur oberen Grenze des Trockenwaldes festgestellt, allerdings hier nur im offenen Gelände sowie auf großen Lichtungen, also in Biotopen, die von hylophilen Arten in der Regel gemieden werden. Entsprechend ist die Syntopie mit diesen Tieren überaus gering (einmal mit *lucorum*, zweimal mit *pascuorum*). Danach muß *zonatus* als eine Art betrachtet werden, die noch stärker an das offene Gelände gebunden ist als *vorticoides*. Das entspricht dem Vorgehen von Móczár (1955), der *zonatus* zu den stenök-eremophilen Arten gestellt hat.

Der auch im Süden seltene *subterraneus* rangiert nach Tabelle 5 vor *vorticoides* und *zonatus*; denn in 2 Fundorten ist er syntop mit *pratensis*, in 6 mit *lucorum*, in 4 mit *pascuorum* und in 3 mit *hortensis*. Dennoch kann er kaum als euryök-hylophil bezeichnet werden (Móczár), eher als euryök-eremophil (Pittioni, Dylewska). Verfasser hatte ihn schon eingangs bei den Arten des offenen Geländes eingereiht. Das dürfte auch für die südliche Balkan-Halbinsel zutreffen. Allerdings hat er hier — wie auch auf der Apenninen-Halbinsel — das Bestreben, in höhere Gebirgslagen vorzudringen.

Die sehr seltenen Arten *muscorum* und *laesus* waren mit keiner hylophilen Art syntop, wohl aber mit *argillaceus*, *vorticoides* und *zonatus*, *laesus* zudem mit *humilis* (Pelagonische Ebene, 600 m, 7. 7. 1967). Es spricht mithin nichts dagegen, auch diese beiden Species zu den Arten des offenen Geländes zu stellen. Pittioni, Móczár und Dylewska bezeichneten *muscorum* als euryök-eremophil, *laesus* als stenök-eremophil. Verfasser sieht einstweilen noch keinen Grund zu einer solchen Differenzierung; doch ist die ökologische Valenz des *muscorum* zweifellos viel größer als die des *laesus*, so daß *muscorum* eher an den Anfang als an das Ende der mit *argillaceus* beginnenden Reihe von Arten des offenen Geländes zu stellen sein wird. Einstweilen scheint es dem Verfasser den Gegebenheiten am besten zu entsprechen, die zunehmende Stenotopie durch die folgende Reihenfolge zum Ausdruck zu bringen: *argillaceus* — *subterraneus* — *muscorum* — *laesus* — *vorticoides* — *zonatus*, wobei die Grenze zwischen Eurytopie und Stenotopie vielleicht zwischen *muscorum* und *laesus* liegt, sofern es überhaupt möglich ist, eine solche Grenze zu ziehen.

Sehr aufschlußreich ist, daß *soroeensis* und *lapidarius* auch in Tabelle 7 nach den Syntopie-Graden eher zwischen *pascuorum* und *hortorum* bzw. im Anschluß an *hortorum* einzuordnen wären, also etwas näher an die hylophilen Arten heranrücken. Auch *pomorum*, der wiederum viel seltener als der spärlicher verbreitete *silvarum* mit *terrestris*, mit den übrigen drei Arten sogar nirgends syntop ist, fällt aus der Syntopie-Folge heraus. Wie bei *humilis* (Tabelle 5) deutet der Syntopie-Grad eher auf die unmittelbare Nachbarschaft von *runderarius* hin. Allerdings überschreitet *pomorum* die Baumgrenze kaum.

Außer bei *soroeensis*, *lapidarius* und *pomorum* zeigt sich auch bei *terrestris*, *argillaceus* und *vorticoides* die bereits mehrfach festgestellte Tendenz, in die Waldgebiete der Gebirge einzudringen und sogar die Baumgrenze zu überschreiten. Diese Tendenz findet sich auch bei *subterraneus*; sie ist dagegen nicht feststellbar bei *zonatus*. Auch *muscorum* und *laesus* dürften — soweit die wenigen Fundorte eine Beurteilung zulassen — sich ähnlich wie *zonatus* verhalten.

Auf Grund der Syntopie-Verhältnisse ergeben sich für einige Arten Umgruppierungen. So rückt *pomorum* an den Schluß der Hochgebirgsarten: *sicheli* — *mucoides* — *lapponicus* — *pyrenaeus* — *elegans* — *lefebvrei* — *runderarius* — *pomorum*. *Soroeensis* und *lapidarius* gliedern sich etwa wie folgt in die Gruppe der Arten der Wolkenwald-Biotopie ein: *haematodes* — *hypnorum* — *pratorum* — *lucorum* — *soroeensis* — *pascuorum* — *lapidarius*. Für die Waldrandbiotopie der Gebirge bleiben dementsprechend nur noch *humilis* — *silvarum* — *mlukosiewiczzi*. Die Reihenfolge der Arten des offenen Geländes bleibt einstweilen unverändert, es sei denn, *terrestris* würde eine Sonderstellung als Ubiquist zugewiesen, wie Verfasser es für Anatolien getan hat (1967, 1968).

Bei *B. lapponicus* hat Verfasser (1965) darauf hingewiesen, daß diese subalpin-arktisch disjunkte Art in ihrem Nordareal von der Meeresküste bis 1000 m Höhe, in den Apenninen dagegen von 1300 bis 1800 m Meereshöhe verbreitet ist. In den Alpen liegen die Fundorte zwischen 700 und 2400 m. Für die südliche Balkan-Halbinsel wurde in den Tabellen 5 und 7 1500—2600 m angegeben. Entsprechende Verschiebungen der unteren und oberen Höhenverbreitungsgrenze, wenngleich nicht in solchem Ausmaß, haben Gösswald, Kneitz und Schirmer (1965) bei den Ameisenarten *Formica aquilonia* Yarrow und *F. lugubris*

Zett. festgestellt. Bei der ersten Art liegt die untere Verbreitungsgrenze im Südareal um 900 m, bei der zweiten um 600 m höher als im Nordareal

In denselben Größenordnungen bewegen sich die Verschiebungen der unteren Grenze der Höhenverbreitung bei südbalkanischen Hummeln im Vergleich zu den Vorkommen in der Norddeutschen Tiefebene, und zwar um 900 bzw. 1000 m bei *lucorum* und *pratorum*, um 500—600 m bei *pascuorum*, *hortorum*, *soroeensis*, *lapidarius*, *humilis* und *silvarum*. Dagegen erfolgt bei den Arten des offenen Geländes, *terrestris*, *argillaceus* (bezogen auf die Vorkommen in der Po-Ebene) und *muscorum*, keine Verschiebung in höhere Lagen. Auch aus dieser Übersicht läßt sich herleiten, daß die mehr oder minder hylophilen Arten mit der für sie optimalen Lebensstätte wandern und — entsprechend ihrer rezent stark disjunkten Verbreitung im Gebiet — während der pleistozänen Kalt- und Warmzeiten auch in der Tat gewandert sind.

Dafür sprechen auch die im Vergleich zur Schwäbischen Alb und deren Vorland nur geringfügig abgeänderten Syntopieverhältnisse der Arten des Waldes, des Waldrandes und des offenen Geländes. Wo aber Verschiebungen vorkommen, erfolgen sie stets in Richtung auf den Wald.

Dies alles deutet auf eine Konstanz der ökologischen Valenz zumindest seit dem Beginn des Pleistozäns. Im Vergleich dazu sind die Ausweitungen gegen die Wolkenstufe der Gebirge sowie gegen deren Gipfelregion gering.

Die hier dargelegten Untersuchungen dürften gezeigt haben, daß die ökologische Valenz der besprochenen Hummelarten den Angehörigen verschiedener Arten — in geringerem Maße sogar den sexualdifferenten Angehörigen der Staaten — unterschiedliche Räume der Lebensäußerungen zuweist. Allerdings sind diese Räume nicht so scharf gegeneinander abgegrenzt, wie bisher angenommen wurde. Eher könnte von einer Präferenz bestimmter Lebensstätten als von einer Einzwängung in bestimmte Biotope gesprochen werden. Aus diesem Grunde hält es der Verfasser auch nicht für opportun, schon in diesem Stadium der Forschung Begriffe wie *stenotop* und *eurytop* zu verwenden. Am zweckmäßigsten und den derzeitigen Kenntnissen am besten entsprechend dürfte es sein, die Arten in einer ökologischen Reihe anzuordnen, die von einer relativ engen Bindung an den Wald bis zur offensichtlichen Bevorzugung des offenen Geländes

reicht. Für die Aufstellung einer solchen Reihe bzw. mehrerer Reihen in ökologisch differenten Gebieten bietet sich die Syntopie als Kriterium und Maßstab an.

Physiologische und ökologische Grundlagen der Syntopie

Diese Beschränkung auf das zahlenmäßig Erfassbare behindert nicht die Suche nach Zusammenhängen zwischen den physiologischen und ökologischen Besonderheiten der einzelnen Arten einerseits und bestimmten Umweltfaktoren andererseits; sie läßt vielmehr solche Zusammenhänge besser erkennen, als dies sonst möglich wäre.

Außer der unterschiedlichen Biotopbeschaffenheit, einschließlich den verfügbaren Nahrungsquellen, dürften drei Umweltfaktoren, nämlich Luftfeuchtigkeit, Insolation und Temperatur, sich auf die Zusammensetzung der Artenspektren besonders augenfällig auswirken. Zunächst sei kurz auf die Luftfeuchtigkeit eingegangen.

Luftfeuchtigkeit

Von den Honigbienen ist bekannt, daß sie die für den Körperhaushalt sowie für die Brutpflege benötigten Wassermengen den unterschiedlichsten Wasservorkommen entnehmen. Das scheint bei den Hummeln nicht der Fall zu sein. Zwar berichteten Fantham und Porter (1914) von Wasseraufnahme, doch konnte dies bislang nicht bestätigt werden. Einziger Wasserlieferant für den Körperhaushalt dürfte bei den Hummeln nach den derzeitigen Kenntnissen der Nektar (Wassergehalt etwa 20%) sein. In diesem Zusammenhang gewinnt zunächst die Bevorzugung feuchter Gebiete sowohl für die Tracht als auch für die Anlage des Nestes an Bedeutung.

Als erster hat wohl Hoffer (1882) gelegentlich der Besprechung des *B. lapidarius* auf die Bedeutung der Luft- und Bodenfeuchtigkeit für die Hummeln hingewiesen. So fing Hoffer „in der trockenen Gegend von Čatež . . . in zwölf Tagen des Monats August und September nicht ein Exemplar dieser Hummel, während sie in dem feuchten Save-Thale in großer Menge herumflogen“ (l. c., p. 75). Selbst von *B. fragrans*, den Skorikov (1931) als „Indikator“ der Steppenfauna aufgeführt hat, meinte dieser Autor: Er „bevorzugt offenbar Flußtäler . . ., indem die trockenen Biotope der Steppe dieser Art augenscheinlich nicht

zusagen“ (l. c., p. 176). Entsprechend fand Reinig (1930) Nester von *B. difficillimus* Skor., 1912 (= *melanurus griseofasciatus* Reinig, 1930), einem nicht minder charakteristischen Indikator der Steppe, am Kara-su und auf dem Alitschur-Pamir in Sumpfgelieten. Dies waren aber auch die bevorzugten Nistplätze für Hochgebirgsarten wie *B. separandus* Vogt, 1909 und *B. makarjini* Skor., 1909. Anschließend ist auch Pittioni (1937) zu der Überzeugung gelangt, daß die Feuchtigkeit bei der Verbreitung der Hummeln eine größere Rolle spielen dürfte, „als gemeiniglich angenommen wird“ (l. c., p. 78).

Außer Beobachtungen, nach denen die eine oder andere Art — in der Regel hylophile Species wie *pratorum*, *agrorum* und *hortorum* oder Hochgebirgsarten wie *lefebvrei*, *lapponicus* und *mucidus* — bei leichtem Regen oder dichtem Nebel flogen, gibt es offenbar keine genauen Angaben über die Ansprüche, welche die Hummeln an die Luftfeuchtigkeit stellen. Daß diese Ansprüche hoch sind, selbst bei einheimischen Arten des offenen Geländes, läßt sich aus der Häufigkeit von *distinguendus*, *equestris*, *rudrarius* und *muscorum* an der deutschen Nordseeküste schließen (S. 26), desgleichen aus dem Vorkommen von ausgesprochen hylophilen Arten in offenem Gelände in Irland (S. 27) und auf Rügen (S. 26) sowie aus dem Bestreben vieler Arten, auf der südlichen Balkan-Halbinsel in die Wolkenstufe der Gebirge aufzusteigen (S. 34). Aber dies sind nur Indizien, die durch Messungen der Luftfeuchtigkeit erhärtet werden müßten.

Möglicherweise steht auch die Haarlänge mit der Luftfeuchtigkeit in Zusammenhang; denn in der Regel sind die hylophilen Arten länger behaart als die Arten des offenen Geländes. Ebenso denkbar ist jedoch, daß die Stärke der Insolation mit der Haarlänge in Zusammenhang steht; denn in Gebieten mit sehr intensiver Sonnenstrahlung überwiegen Arten mit kurzen Haaren. Auch die Frage, ob es sich bei der Haarlänge um eine Anpassungserscheinung handelt, ließe sich erst entscheiden, wenn der oder die Umweltfaktoren bekannt sind, die die Selektion bewirkt haben. Auf dieses Problem soll später noch eingegangen werden.

Insolation

Außer der simplen Feststellung, daß Hummeln in der Regel bei Sonnenschein fliegen, und einigen Versuchen, Aktivitätsschwankungen im Tagesablauf zu fixieren, ist über den Einfluß

der Insolation bei Hummeln kaum etwas bekanntgeworden. So fehlen denn auch unter anderem Beobachtungen über das Verhalten der Tiere bei starker Insolation, an der Licht-Schatten-Grenze sowie Untersuchungen darüber, bei welchem Helligkeitsgrad — etwa die in Lux gemessene Albedo einer Wiese — die einzelnen Arten mit der Tracht beginnen oder aufhören. Leider kann auch der Verfasser nicht mit Messungen aufwarten, sondern lediglich einige Beobachtungen beisteuern, welche die noch anstehenden Probleme deutlicher machen.

Zunächst einige Beobachtungen zur Licht-Schatten-Grenze:

An der nach ESE gelegenen Hausseite blühen im Frühling unter anderem *Pulmonaria officinalis* L., *Geum coccineum* Sibth. et Sm., *Muscari botryoides* (L.) Mill., *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. sowie unter einem dichten Gebüsch aus *Philadelphus coronarius* L., *Diervillea* (= *Weigelia*) *florida* S. et Z., *Spiraea ulmifolia* Scop. und *Corydalis avellana* L. zahlreiche *Primula elatior* (L.) Grufb., also Pflanzen, die von Hummeln oft besucht werden, von bestimmten *pratorum*-♀♀ sogar regelmäßig. Ab 11 Uhr 15 Min. gerät dieser Teil des Gartens in den Hausschatten.

Unzählige Male wurde beobachtet, daß sich die im Garten vor dem Hause bei vollem Sonnenschein Blüten besuchenden Hummeln unterschiedlich verhielten, sobald sie an die Licht-Schatten-Grenze an der Hausecke gerieten. Die ♀♀ (später auch die ♂♂) von *pratorum*, *hypnorum*, *pascuorum* und *hortorum* überflogen die Grenze ohne zu zögern; seltener geschah dies bei *lucorum*, niemals dagegen bei *terrestris*, *pomorum*, *humilis* und *silvarum*. Besonders auffällig verhielt sich *lapidarius*: Wiederholt wurde beobachtet, daß die ♀♀, anstatt die Licht-Schatten-Grenze zu queren, an der weißgelben, sonnenbeschienenen SSE-Wand des Hauses empor- und dann über das Dach davonflogen. Ein solches Verhalten wurde bislang bei keiner der zuerst aufgeführten Arten beobachtet, wohl aber zweimal bei *pomorum*. Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang außerdem, daß sich die eingangs aufgeführten Arten bei der Flucht meist höchstens 2—3 m über den Boden erheben, wogegen *lapidarius*, *pomorum* und *terrestris* Fluchthöhen zwischen 5 und 10 m erreichen können.

Daß die mehr oder minder hylophilen Arten *pratorum*, *hypnorum*, *pascuorum*, *hortorum* und *lucorum* die Licht-Schatten-Grenze gar nicht oder wenig beachten, entspricht durchaus den Licht-Schatten-Verhältnissen im Walde. Weiterhin entsprechen die Fluchthöhen der Waldhummeln ungefähr der Höhe der Strauchschicht.

Im Gegensatz dazu sind die mehr oder minder auf offenes Gelände beschränkten Arten *lapidarius*, *pomorum*, *silvarum*, *humilis* und *terrestris* $\pm$ ombrophob und dementsprechend auch $\pm$ hylophob. Daher wohl auch die beträchtlich größere Fluchthöhe, die im offenen Gelände nicht durch Baumkronen behindert wird!

Ombrophilie bei starker Insolation konnte Verfasser mehrfach beim ausgesprochen hylophilen *pratorum* feststellen. So beobachtete er an einem heißen, windstillen Tag mit wolkenlosem Himmel in den Monti Pizzi (Molise, 1400 m, 25. 6. 52) eine *pratorum*-♀, wie sie, aus einem Kiefernbestand kommend, einen 10 m breiten Sandweg in schnellem Fluge querte und dann im Schatten der einzigen Birke am Rande einer quadratkilometergroßen Wiese emsig an *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Poll. sammelte; dort war bereits eine weitere ♀ tätig, auf der ganzen Wiese dagegen — soweit festgestellt werden konnte — kein einziges Exemplar. In der Lokalität Prionia am Ostaufstieg zum Thessalischen Olymp (1000 m, 12. und 14. 6. 65) wurden an dem dort überaus stark vertretenen *Geranium macrorrhizum* L. 26 ♀♀ und 3 ♀♀ von *pratorum* gefangen, und zwar ausschließlich im Schatten einer *Juglans regia* L.; die dort ebenfalls häufigen *agrorum*, *soroensis* und *hortorum* flogen dagegen selbst zur Mittagszeit im Sonnenschein. Diese ausgesprochene Stenophotie zeigt sich auch in der Länge der abendlichen Flugzeit. Mehrere Male konnte Verfasser als einzige Hummeln noch *pratorum*-♀♀ nach Sonnenuntergang, auf Blüten sammelnd, antreffen, an Fuchsien sogar noch ♀♀ 1 Stunde nach Sonnenuntergang. Am 17. 8. 1970 flog bereits um 4.30 Uhr ein *pascuorum olympicus*-♀ bei fast völliger Dunkelheit an den *Scrophularia*-Beständen bei der Hütte A des Thessalischen Olymps (2100 m); die Identifizierung gelang nur aus kürzester Entfernung.

Allerdings können bei sehr starker Insolation und hoher Lufttemperatur euryphote, ja sogar mehr oder weniger ombrophobe Arten den Wald aufsuchen.

Dies konnte Verfasser besonders eindrucksvoll auf dem Monte Vulture (Basilicata) beobachten. Dort hatten sich am 29. 6. 62, einem sehr heißen Tage, Hunderte *lapidarius decipiens*- und *terrestris*-♀♀ in einem zwischen 1200 und 1300 m Meereshöhe gelegenen *Abies alba* Mill.-Wald zusammengefunden, wo sie entweder dicht über der Nadelstreu schwärmten oder sich in diese einzugraben versuchten. Entsprechend sammelten die ♀♀ von *l. decipiens* auf dem Monte Soro (Sizilien, Monti Nebrodi, 1800—1900 m, 25. 6. 61) fast nur im Schatten der Buchengebüsche. Auf dem Montalto in Aspromonte (Kalabrien, 1900 m, 22. 6. 61) sah Verfasser, wie sich ein *Psithyrus rupestris siculus*-♀ aus 2 m Flughöhe ins Gras fallen ließ, als es in den Schatten eines Buchengebüsches geriet. Nach dieser Beobachtung wurde den Schattenflächen besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und zwar mit Erfolg; denn es wurden dort noch je ein ♀ von *Ps. vestalis obenbergi* und *B. terrestris calabricus* gefunden, die bewegungslos im Grase saßen. Aber auch auf seinem Grundstück hat Verfasser mehrere

Male beobachtet, daß Frühlings-♀♀ von *pascuorum*, *lapidarius* und *terrestris* bei starker Insolation auf dem nach SSE geneigten Wiesenhang sich während der Mittagszeit im Grase, unter den Blättern von Pflanzen oder in den Baumschatten verkrochen und dort sitzenblieben.

In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß die Zahl der Hummeln in den südlichen Breiten um die Mittagszeit vor allem im offenen Gelände sehr viel stärker abnimmt als in Mitteleuropa. Im Wald ist die Abnahme nicht so auffallend; bei trübem Wetter konnte Verfasser bisweilen überhaupt keine Abnahme der Häufigkeit feststellen. Dasselbe trifft zu für zeitweilig in Nebel gehüllte Gipfelregionen oberhalb der Baumgrenze.

Diese wenigen Gelegenheitsbeobachtungen deuten darauf hin, daß bei den Hummeln außer der Luftfeuchtigkeit und der Intensität der Sonnenstrahlung auch die Lufttemperatur eine erhebliche Rolle spielen dürfte, und zwar sowohl für die Präsenz als auch für die Flugzeiten.

Lufttemperatur

Verfasser hat sich seit einigen Jahren darum bemüht, festzustellen, bei welchen Lufttemperaturen die verschiedenen Arten mit dem Sammelflug beginnen. Die Temperatur wurde jeweils mit Schleuderthermometern in 1 m Bodenabstand, an der Ostseite des Hauses zudem mit einem Minimum-Maximum-Thermometer gemessen. Notiert wurden außer den gemessenen Celsiusgraden die Zeit sowie die Himmelsbedeckung. Mitgeteilt wird meist nur die niedrigste Temperatur, die an dem betreffenden Tage für die besprochene Art ermittelt wurde, und zwar innerhalb eines Bereichs von 4°C, für die eine Artengruppe (*pratorum*, *pascuorum*, *lucorum*, *terrestris* und *hortorum*) zwischen 4,5°C und 8,5°C, für die andere Artengruppe (*lapidarius*, *humilis* und *silvarum*) zwischen 8°C und 12°C.

Als niedrigste Temperaturen, bei denen *pratorum*-♀♀ aktiv waren, wurden notiert:

3. 4. 65:	8.50 Uhr,	5 °C	(Sonnenschein)
18. 3. 67:	11.15 Uhr,	6 °C	(stark bewölkt)
8. 4. 68:	12.00 Uhr,	6,5°C	(Bewölkung 80%)
9. 4. 68:	10.00 Uhr,	8 °C	(wolkenlos)
11. 4. 68:	9.30 Uhr,	7 °C	(wolkenlos)
2. 4. 69:	11.00 Uhr,	7 °C	(wechselnd bewölkt)
3. 4. 69:	12.30 Uhr,	8 °C	(stark bewölkt)

16. 4. 69:	17.30 Uhr,	6 °C	(im Hausschatten)
17. 4. 69:	13.00 Uhr,	8 °C	(im Hausschatten)
20. 4. 69:	10.00 Uhr,	6 °C	(Sonne leicht verschleiert)
23. 4. 69:	15.15 Uhr,	6 °C	(bewölkt, Sprühregen)
26. 4. 70:	12.30 Uhr,	8 °C	(bewölkt)
27. 4. 70:	12.15 Uhr,	7 °C	(bewölkt)
28. 4. 70:	9.40 Uhr,	7,5°C	(bewölkt)
30. 4. 70:	16.00 Uhr,	6 °C	(bewölkt)
21. 4. 70:	8.00 Uhr,	6,5°C	(bewölkt)
1. 5. 70:	8.50 Uhr,	4,5°C	(bewölkt)
2. 5. 70:	10.20 Uhr,	8,5°C	(bewölkt)
3. 5. 70:	9.30 Uhr,	8 °C	(leichter Regen)
25. 4. 71:	10.15 Uhr,	8 °C	(bewölkt)
26. 4. 71:	8.40 Uhr,	5 °C	(Sonne stark verschleiert)
27. 4. 71:	9.00 Uhr,	8 °C	(stark bewölkt)
28. 4. 71:	9.30 Uhr,	5 °C	(bewölkt)
29. 4. 71:	8.25 Uhr,	5,5°C	(Sonnenschein)
30. 4. 71:	7.45 Uhr,	6 °C	(Sonne leicht verschleiert)
1. 5. 71:	16.00 Uhr,	7 °C	(bewölkt)
2. 5. 71:	16.30 Uhr,	7,5°C	(bewölkt).

Unter den 27 Fällen, in denen Verfasser *pratorum* bei niedrigen Temperaturen fliegend oder beim Blütenbesuch beobachtete, befindet sich einer, bei dem ein ♀ bei 4,5° C angetroffen wurde. In 3 Fällen wurden 5° C gemessen, und zwar bei Sonnenschein und ganz bedecktem Himmel. Daraus ergibt sich, daß *pratorum* bereits bei Temperaturen zwischen 4,5° C und 6° C aktiv ist, selbst bei Sprühregen (23. 4. 69).

Etwa ebenso tief liegen die Temperaturen des Beginns der Aktivität bei *pascuorum*, wie aus den folgenden Beobachtungen hervorgeht:

30. 4. 65:	19.00 Uhr,	8 °C	(nach Sonnenuntergang)
21. 4. 66:	18.15 Uhr,	6 °C	(im Hausschatten)
22. 4. 67:	10.10 Uhr,	8 °C	(Bewölkung 50 %)
	14.20 Uhr,	6 °C	(nach leichtem Schneefall sammelnd)
26. 4. 67:	18.30 Uhr,	6 °C	(bewölkt)
27. 4. 67:	18.00 Uhr,	8 °C	(bewölkt)
9. 4. 68:	12.00 Uhr,	8 °C	(wolkenlos)
25. 4. 68:	8.00 Uhr,	8 °C	(leichter Regen)
19. 4. 69:	13.30 Uhr,	6,5°C	(bewölkt)
20. 4. 69:	12.15 Uhr,	8 °C	(Bewölkung 50%)
30. 4. 70:	13.20 Uhr,	7,5°C	(wechselnd bewölkt)
1. 5. 70:	12.20 Uhr,	6,5°C	(bewölkt)
11. 5. 70:	13.15 Uhr,	8 °C	(leichter Regen)
26. 4. 71:	9.45 Uhr,	5,5°C	(bewölkt)
28. 4. 71:	9.00 Uhr,	6 °C	(stark bewölkt)

29. 4. 71:	8.25 Uhr,	5,5°C	(Sonnenschein)
30. 4. 71:	7.45 Uhr,	6 °C	(Sonne leicht verschleiert)
1. 5. 71:	12.00 Uhr,	6 °C	(leichter Regen)
2. 5. 71:	12.00 Uhr,	7,5°C	(bewölkt).

Unter den 19 Beobachtungen liegt die niedrigste Temperatur, bei der *pascuorum* aktiv war, zweimal bei 5,5°C, sechsmal bei 6°C und zweimal bei 6,5°C. Der Aktivitätsbeginn dürfte in unmittelbarer Nachbarschaft desjenigen von *pratorum* liegen. Auch ergibt sich eine ebenso ausgeprägte Unabhängigkeit vom Grad der Bewölkung.

Auffallend niedrige Temperaturen wurden auch für *lucorum* festgestellt:

9. 4. 68:	13.00 Uhr,	8 °C	(Sonnenschein)
11. 4. 68:	15.00 Uhr,	7 °C	(Bewölkung 75%)
17. 3. 69:	8.00 Uhr,	5 °C	(leicht bewölkt)
20. 4. 69:	10.00 Uhr,	6 °C	(Sonnenschein)
14. 4. 70:	16.40 Uhr,	6,5°C	(bewölkt)
30. 4. 70:	12.00 Uhr,	8,5°C	(wechselnd bewölkt).

Die wenigen (6) Werte entsprechen durchaus jenen von *pratorum* und *pascuorum*; auch scheint das Aktivitätsminimum wie bei diesen nicht vom Bewölkungsgrad abzuhängen.

Auch die wenigen Werte von *terrestris*, soweit sie unter 10°C liegen, stehen jenen der vorgenannten Arten sehr nahe:

6. 4. 67:	17.00 Uhr,	8 °C	(Sonnenschein)
9. 4. 68:	15.00 Uhr,	8 °C	(Sonnenschein)
12. 4. 68:	11.00 Uhr,	8,5°C	(stark bewölkt)
20. 4. 69:	10.00 Uhr,	6 °C	(Sonne leicht verschleiert)
	12.15 Uhr,	8 °C	(Bewölkung 50%)
	17.00 Uhr,	6 °C	(Dunst)
11. 4. 70:	10.15 Uhr,	8,5°C	(Sonnenschein)
19. 4. 71:	8.00 Uhr,	9 °C	(Sonnenschein).

Die 8 Werte liegen zwischen 6 und 9°C, decken sich also weitgehend mit jenen von *lucorum* und *pascuorum*. Allerdings scheint *terrestris* mehr als diese beiden Arten auf Sonnenschein angewiesen zu sein, was sich jedoch aus den wenigen Daten nicht mit Sicherheit herleiten läßt.

Von dem im Frühjahr etwas später erscheinenden *hortorum* liegen nur drei niedrige Werte vor:

18. 5. 68:	11.00 Uhr,	8,5°C	(stark bewölkt)
18. 4. 69:	12.20 Uhr,	7 °C	(nach Schneefall Sonnenschein)
28. 4. 71:	12.00 Uhr,	8 °C	(stark bewölkt).

Immerhin beweisen diese Angaben, daß auch *hortorum* bereits bei fast ebenso niedrigen Temperaturen Nektar sammelt wie die vorgenannten Arten.

Deutlich höher liegen die Werte bei *lapidarius*, *silvarum* und *humilis*, die im Gegensatz zu den schon im frühen Frühjahr erscheinenden ♀♀ von *pratorum*, *agrorum*, *lucorum* und *terrestris* zu den mittelspäten Arten zählen. Hierzu einige Tiefstwerte der Temperatur:

lapidarius

9. 4. 68:	12.00 Uhr,	8 °C	(wolkenlos)
10. 4. 68:	13.30 Uhr,	11 °C	(wolkenlos)
14. 4. 68:	10.15 Uhr,	12 °C	(wolkenlos)
15. 5. 68:	8.15 Uhr,	11 °C	(wolkenlos)
17. 5. 68:	17.00 Uhr,	9,5° C	(stark bewölkt)
19. 5. 68:	10.00 Uhr,	10 °C	(wechselnd bewölkt, ♀ klamm an Rotklee)
22. 5. 68:	13.35 Uhr,	11,5° C	(bewölkt)
21. 4. 69:	11.40 Uhr,	11 °C	(bewölkt, ♀ klamm an Kriechendem Günsel)
4. 5. 70:	9.30 Uhr,	12 °C	(wechselnd bewölkt)
12. 4. 71:	9.00 Uhr,	10 °C	(Sonne leicht verschleiert)
15. 4. 71:	9.30 Uhr,	12 °C	(Sonnenschein)
18. 4. 71:	10.00 Uhr,	10 °C	(Sonnenschein)
26. 4. 71:	11.00 Uhr,	9 °C	(Sonne stark verschleiert)
30. 4. 71:	10.00 Uhr,	10 °C	(Sonne leicht verschleiert).

humilis

17. 5. 63:	12.15 Uhr,	11 °C	(bewölkt, nach Regen)
13. 4. 68:	11.00 Uhr,	11 °C	(Sonne leicht verschleiert)
7. 5. 68:	12.40 Uhr,	9,5° C	(wolkenlos)
8. 5. 68:	8.30 Uhr,	10 °C	(wolkenlos)
13. 5. 68:	8.46 Uhr,	10,5° C	(bewölkt)
23. 5. 68:	9.45 Uhr,	12 °C	(leichter Dunst)
20. 5. 69:	12.00 Uhr,	11 °C	(leicht bewölkt)
26. 4. 71:	13.30 Uhr,	11 °C	(stark bewölkt)
29. 4. 71:	10.15 Uhr,	11 °C	(Sonnenschein)
30. 4. 71:	10.15 Uhr,	11 °C	(Sonne stark verschleiert)
1. 5. 71:	8.45 Uhr,	10 °C	(stark bewölkt).

silvarum

27. 4. 68:	9.45 Uhr,	12 °C	(wolkenlos)
11. 5. 70:	16.45 Uhr,	8 °C	(leichter Regen)
7. 4. 71:	9.45 Uhr,	11 °C	(Sonnenschein)
15. 4. 71:	9.30 Uhr,	12 °C	(Sonnenschein).

Im allgemeinen liegt die niedrigste Temperatur, bei der die Tiere sammeln, zwischen 10 und 13° C; allerdings kommen bei

jeder der drei Arten auch niedrigere Werte vor (bei *lapidarius* je einmal 8° C, 9° C und 9,5° C, bei *humilis* einmal 9,5° C und bei *silvarum* einmal 8° C), was darauf verweist, daß auch diese Arten schon bei Temperaturen von 8° C sammeln können. Auffallend ist indes, wie wenig sich der Bewölkungsgrad auf die Aktivität selbst dieser Arten auswirkt.

Bis auf den Ubiquisten *terrestris* gehören die Arten der ersten Gruppe (*pratorum*, *pascuorum*, *lucorum*) zu den hylophilen Hummeln, wogegen alle Arten der zweiten Gruppe vom Verfasser als Waldrandtiere eingestuft wurden, die zwar gelegentlich in den Wald eindringen, sich aber — zumindest in Mitteleuropa — mehr im offenen Gelände aufhalten. Außerdem besteht die erste Gruppe aus bereits im frühen Frühling fliegenden Arten, die zweite dagegen aus Arten, die deutlich später erscheinen. Zwischen beiden Gruppen steht *hortorum*, der noch zur Gruppe der hylophilen Arten gehört.

Obwohl das Zahlenmaterial von einigen Arten sehr klein ist, seien die Minima und die Mittelwerte der Temperaturen zusammengestellt:

	Minimum	Mittelwert
<i>pratorum</i>	4,5 °C	6,7 °C
<i>lucorum</i>	5,0 °C	6,8 °C
<i>pascuorum</i>	5,5 °C	6,9 °C
<i>terrestris</i>	6,0 °C	7,8 °C
<i>hortorum</i>	7,0 °C	7,8 °C
<i>lapidarius</i>	8,0 °C	10,5 °C
<i>silvarum</i>	8,0 °C	10,8 °C
<i>humilis</i>	9,5 °C	10,7 °C

Die Reihenfolge der nach den Minima angeordneten Arten entspricht im Mittel der Folge des Erscheinens im Frühjahr. Dabei kann es allerdings vorkommen, daß sich in günstigen Jahren, also bei hohen Temperaturen gegen Ende März oder zu Beginn des April, die phänologischen Daten stark zusammendrängen und Arten, die sonst nacheinander erscheinen, fast gleichzeitig auftreten. Hier ist noch so manches Problem zu lösen.

Besonders hingewiesen sei noch kurz auf die Mittelwerte, die die hylophilen Arten *pratorum* bis *hortorum* (6,7—7,8° C) deutlich von jenen Arten scheiden, die offenes Gelände bevorzugen und deshalb als Waldrandarten zusammengefaßt worden sind (10,5—10,8° C). Nicht in diese ökologische Reihe paßt *terrestris*.

In diesem Zusammenhang möge erwähnt werden, daß *pratorum*, *lucorum*, *pascuorum* und *hortorum* nach Ander (1965) in ganz Schweden vorkommen und auch im nördlichsten Norwegen und in Finnmarken angetroffen werden. Dagegen gehören *lapidarius*, *silvarum* und *humilis*, die meist nur in den schwedischen Küstenprovinzen weit nach Norden vordringen, ohne allerdings Lappland zu erreichen, nach demselben Autor zu Ekman's „gegen Norden vorgeschobene Südfauna“ (l. c., p. 136). In den Alpen ist die Situation nicht ganz so klar. Immerhin erreichen die vier hylophilen Arten wohl überall die Waldgrenze, wobei nur *pascuorum* etwas zurückbleibt (höchste Vorkommen nach Fängen des Verfassers in den Schweizer und Österreichischen Alpen zwischen 1700 und 1800 m, nach de Beaumont, 1958, in der Schweiz bis 1600 m). Dagegen sind *humilis* und *silvarum* auf die Täler beschränkt, bis zu einem gewissen Grade auch *lapidarius*, wenngleich Einzelfunde noch aus Höhen um 2000 m (bis 2300 m) vorliegen. Über die Verhältnisse im äußersten Süden der Areale wurde bereits eingehend berichtet (S. 32).

Das Haarkleid als Anpassung an die Umwelt

Zum Schluß möge noch kurz auf eine morphologische Besonderheit der beiden ökologischen Gruppen hingewiesen werden, nämlich auf die Tatsache, daß alle oben aufgeführten hylophilen Arten relativ lang und „struppig“, die Arten des offenen Geländes dagegen kürzer und gleichmäßiger, fast „geschoren“ behaart sind. Auf dem Notum und den Tergiten von *pratorum* finden sich nach Reinig (1933) kürzere, langgefiederte Haare (I) sowie längere, sehr kurz gefiederte Haare (IIb), auf dem Pronotum sowie auf den Tergiten 1—5 außerdem noch lange Haare, die etwas länger gefiedert sind (IIa). Die Haare vom Typ I fehlen nur auf den Tergiten 2 und 3. Ähnlich ist auch das Haarkleid der anderen Arten beschaffen. Mit seinen langen Haaren IIa und IIb (Grannenhaare) und seinen kürzeren Haaren I (Wollhaare) ähnelt das Haarkleid der Hummeln weitgehend dem der Säuger, allerdings mit dem Unterschied, daß die Haare bei den Hummeln mehr oder minder stark gefiedert sind. Das läßt vermuten, daß auch die Funktion des Haarkleides der Hummeln jener des Pelzes der Säugetiere im großen ganzen entspricht, indem die zwischen den Haaren festgehaltene Luft die Abgabe der Körperwärme erschwert. Himmer (1933) hat festgestellt, daß die Körpertemperatur bei Hummeln etwa 10° C über der Umgebungstemperatur liegt und bis 16° C über die Lufttemperatur ansteigen kann. Es dürfte wohl kaum ein Zufall sein, daß die in erster Linie von der Flügelmuskulatur im Thorax er-

zeugte Wärme in diesem Körperteil bei allen untersuchten Arten am besten abgeschirmt wird durch ein besonders dichtes Haarkleid, in dem die Wollhaare reichlich vertreten sind. Auf dem 2. Tergit fehlen die Wollhaare bei allen 24 untersuchten Arten, und auf dem 3. Tergit wurden sie nur bei *muscorum*, *equestris*, *lefebvrei* und *hypnorum* festgestellt. Auf dem 4. und 5. Tergit sind sie bei 17 von 24 Arten vorhanden. Das Fehlen bzw. die starke Reduktion der Wollhaare auf den Tergiten 2 und 3 hängt möglicherweise mit der Wachsproduktion zusammen.

Im Zusammenhang mit der schon 1933 getroffenen Feststellung, „daß Hummeln, die ursprünglich südlichen Steppengebieten angehören, neben ihrer auffallenden Kurzhaarigkeit einen deutlichen Ausfall des mittel- und langfiedrigen Haartyps zeigen (*B. ruderatus*, *argillaceus*, *lapidarius*, *incertus*, *terrestris*), besonders im Vergleich mit typisch alpinen bzw. arktischen Arten (*B. gerstaeckeri*, *mastrucatus*, *lapponicus* und *kirbyellus*), die alle mehr oder minder langhaarig und langfiedrig sind“, darf wohl nunmehr der Schluß gezogen werden, daß die Haarlänge der Hummeln eher in Abhängigkeit von der Temperatur als von der Luftfeuchte bzw. Lufttrockenheit oder Insolation steht. Dichte und Länge des Haarkleides dürften dazu beitragen, daß die früh im Jahr erscheinenden ♀♀ der hylophilen Arten *pratorum*, *lucorum*, *pascuorum* und *hortorum* mit der Nestgründung schon bei Temperaturen von im Mittel 6,7—7,8° C beginnen können, wogegen die das offene Gelände bevorzugenden Waldrandarten *lapidarius*, *silvarum* und *humilis* mit ihren kürzeren Haaren und dem späteren Beginn der Flugzeit im Frühjahr damit erst bei Temperaturen von im Mittel 10,5—10,8° C beginnen. Auch hier nimmt der frühe, aber kurzhaarige *terrestris* eine Sonderstellung ein.

Die noch kürzer behaarten Angehörigen der hylophoben Gruppe (*subterraneus*, *distinguendus*, *muscorum*, *confusus*), die noch später im Frühjahr erscheinen als die Waldrandarten, worauf schon Pittioni (1942) hingewiesen hat, konnten infolge ihrer Seltenheit im Gebiet nicht untersucht werden. Indes deutet bereits der Beginn der Flugzeit Anfang Mai darauf hin, daß die Tiere kaum noch so niedrigen Temperaturen ausgesetzt sind, wie die im frühen Frühjahr fliegenden.

Sollten sich die geschilderten Zusammenhänge zwischen Lufttemperatur und Haarkleid experimentell bestätigen, dann hätte sich das Haarkleid der Hummeln als eine komplizierte Anpass-

sung erwiesen, deren Erwerb allein schon eine langfristige Konstanz der Bindung an bestimmte Lebensräume voraussetzen würde. Zudem wären alle Arealveränderungen, sei es infolge optimaler oder pessimaler Umweltbedingungen, zumindest bei stenök-hylophilen Frühfliegern, wie z. B. *pratorum*, der in Irland, Schottland und Lappland ebenso struppig-langhaarig ist wie in Sizilien und in den westlichen Pontischen Gebirgen, nur im Rahmen dieser Anpassung möglich, und dementsprechend sind auch alle hylophilen Arten im äußersten Süden auf Biotope beschränkt, die jenen in Mitteleuropa durchaus entsprechen.

Zusammenfassung

Die unterschiedliche ökologische Beurteilung fast eines Drittels der Hummelarten der unteren und mittleren Lagen Mitteleuropas durch Pittioni (1942), Móczár (1955) und Dylewska (1957) veranlaßte den Verfasser, das von Pittioni auf „Verbreitungstypen“ begründete ökologische System der Hummeln (Tabelle 1) zu überprüfen. Als Grundlage dafür wählte Verfasser anstelle des aus der Chorologie hergeleiteten „Verbreitungstyps“ die ökologische Einheit Biotop (Hesse, 1924).

Im Vorland der Schwäbischen Alb sowie auf dieser selbst wurden die Artenspektren von 12 unterschiedlichen Biotopen (Wald, Waldwiese, parkähnliches Gelände, Waldrand, offenes Gelände) aufgestellt. Um die durch die ♀♀ und ♂♂ bedingte größere Streuung auszuschalten, wurde nur zur Zeit der Frühlings-♀♀ gesammelt.

Arten, die im selben Biotop auftreten, werden als syntop bezeichnet (Gegensatz allotop). Die Zusammenstellung der jeweils syntopen und allotopen Arten der untersuchten Biotope ergibt für jede Art ein Syntopie-Spektrum. Durch den Vergleich dieser Spektren ergeben sich vergleichbare ökologische Valenzen, die ihrerseits die Aufstellung einer ökologischen Reihe ermöglichen. Eine solche Reihe wurde für 18 mitteleuropäische Arten aufgestellt (Tabelle 3). Außerdem wurde eine Tabelle der Häufigkeit der 18 Arten in den verschiedenen Biotopen zusammengestellt (Tabelle 4). Beide Tabellen wurden für die ökologische Reihe ausgewertet. Weiteren Untersuchungen in Biotopen der südlichen Balkan-Halbinsel liegen die Syntopie-Spektren von 8 dort vorkommenden Arten zugrunde (Tabellen 5—7), von denen 5 auch in Mitteleuropa untersucht werden konnten.

Mit Hilfe dieser Methode konnten einige widersprüchlich beurteilte Arten hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche objektiver in die ökologische Reihe eingeordnet werden, als dies bislang möglich war. Dennoch empfiehlt es sich beim derzeitigen Stand der Kenntnisse, vorerst nur zwischen drei ökologischen Gruppen innerhalb der Öko-Reihe zu unterscheiden, und zwar zwischen Waldhummeln (hylophilen Arten), die nur in Wäldern oder in Wäldern und im parkähnlichen Gelände vorkommen, Waldrandhummeln, die den Wald zwar nicht ganz meiden, aber überwiegend im parkähnlichen Gelände, an Waldrändern und auf Waldwiesen, seltener bis häufig aber auch im offenen Gelände angetroffen werden, sowie in Arten des offenen Geländes, die allenfalls noch in die parkähnlichen Gelände vordringen (hylophobe Arten). Dazu kämen noch eine oder zwei Arten, deren ökologische Valenz so groß ist, daß sie — zumindest in bestimmten Teilen ihres Areals — als Ubiquisten gelten können. Generell hat sich erwiesen, daß die ökologische Valenz der Arten im allgemeinen — einige stenotope Arten ausgenommen — weitaus größer ist, als bislang angenommen wurde, selbst wenn nur die gegenüber den ♀♀ und ♂♂ relativ stenotopen ♀♀ berücksichtigt werden. Bei einigen Arten, die im Untersuchungsgebiet des Verfassers sehr selten sind, wären entsprechende Aufzeichnungen erwünscht.

Besondere Bedeutung wurde der Frage beigemessen, ob und gegebenenfalls in welcher Weise sich die ökologische Valenz der Arten in anderen Teilen ihres Areals, vor allem in jenen Gebieten, die als Kaltzeit-Refugien angesehen werden, im Verlauf der Zeit verändert hat. Besteht doch mit Hilfe der hier entwickelten Methode die Möglichkeit, das für historisch-zoogeographische Untersuchungen wichtige Postulat der Konstanz der ökologischen Valenz einer Prüfung an Hand rezenten Materials zu unterziehen. Die Überprüfung der Syntopie-Verhältnisse auf der südlichen Balkan-Halbinsel führte zu dem Ergebnis, daß die Syntopie-Grade gar nicht oder nur geringfügig verändert worden sind. Wohl aber zeigt sich bei den mehr oder minder hylophoben Waldrandarten die Tendenz, in die feucht-kühle Wolkenwaldstufe der Hochgebirge vorzudringen. Arten des offenen Geländes umgehen oder durchqueren die Wolkenwaldstufe über größere Lichtungen oder kahle Bergflanken und können auf diese Weise bisweilen sogar die Geröllstufe der Gipfelregion erreichen.

Als Klimafaktoren, welche die Syntopie verändern können, kommen der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, die Insolation und die Lufttemperatur in Frage. Hohe Luftfeuchtigkeit, verbunden mit relativ geringer Insolation, ermöglicht es offenbar sogar stenök-hylophilen Arten, im Norden ihres Areals offenes Gelände aufzusuchen, was im äußersten Süden niemals beobachtet wurde, da dort beide Klimafaktoren für die Hummeln pessimal sind. Dort suchen vielmehr sogar Waldrandarten bei starker Insolation und hohen Lufttemperaturen Wälder und beschattete Flächen auf. Vergleichbares konnte Verfasser auch in seinem Garten beobachten. Genaue Untersuchungen über die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit und der Insolation wären dringend erwünscht.

Unterschiedliches Verhalten bei Wald- und Waldrandarten wurde an der Licht-Schatten-Grenze und bezüglich der Fluchthöhe beobachtet. Hylophile Arten scheuen im Gegensatz zu Waldrandarten die Licht-Schatten-Grenze nicht; sie fliegen ohne Zögern vom prallen Sonnenschein in den tiefen Schatten. Außerdem liegt die Fluchthöhe bei einigen hylophilen Arten in der Regel bei 2—3 m, bei zwei Waldrandarten dagegen in Höhen bis zu 10 m. Die Verhaltensweisen der hylophilen Arten können als Anpassungen an den Biotop Wald angesehen werden.

Messungen der Lufttemperatur in 1 m Bodenhöhe vom Beginn der Flugzeit an — es wurde jeweils, und zwar so oft wie möglich, die tiefste Temperatur gemessen, bei der eine Art aktiv war — ergaben, daß die sehr früh erscheinenden hylophilen Arten mit dem Sammelflug in der Regel schon bei Temperaturen zwischen $4,5^{\circ}\text{C}$ und 7°C beginnen, wobei der Bewölkungsgrad offensichtlich keinen Einfluß ausübt. Dagegen fliegen die Waldrandarten, die etwas später im Jahr erscheinen, nur ausnahmsweise bei Temperaturen zwischen 8°C und $9,5^{\circ}\text{C}$. Der Mittelwert aller gemessenen niedrigsten Temperaturen liegt bei den hylophilen Arten zwischen $6,7$ und $7,8^{\circ}\text{C}$, bei den Waldrandarten zwischen $10,5$ und $10,8^{\circ}\text{C}$.

Im Zusammenhang mit den auffallenden Unterschieden in den Tiefsttemperaturen bei Flugbeginn wird darauf hingewiesen, daß die hylophilen Arten in der Regel eine längere und struppigere Behaarung aufweisen als die Waldrandarten; auch sind die erstgenannten im Durchschnitt besser mit Fieder-(Woll-)haaren versehen, als die zuletzt genannten. Da zudem die Körpertemperatur bei Hummeln nach Himmer (1933) bis zu

16° C über der Lufttemperatur liegen kann, ist nicht auszuschließen, daß das Haarkleid auch dieser Tiere als Wärmeschutz dient. Die experimentelle Überprüfung dieser Hypothese wäre erwünscht.

Die im Untersuchungsgebiet des Verfassers seltenen Arten des offenen Geländes konnten nicht eingehend beobachtet werden; doch wird darauf hingewiesen, daß diese Arten nicht nur noch kurzhaariger sind als die Waldrandarten, sondern zudem im Frühjahr auch später erscheinen als diese. Ferner sind die Wollhaare bei ihnen bisweilen stärker reduziert als bei den Waldrandhummeln. Auch dies spricht für einen Wärmeschutz des Haarkleides.

Unterschiedlichen Syntopie-Verhältnissen in differenten Arealbezirken infolge korrektiven Einwirkens bestimmter Umweltfaktoren stehen Adaptionen an bestimmte Lebensräume bzw. Biotope gegenüber, deren Entstehung größere Zeiträume voraussetzt. Daraus ergibt sich mit hoher Wahrscheinlichkeit eine langfristige Konstanz der ökologischen Valenz.

Literaturverzeichnis

- A n d e r, K., 1965: Über die Verbreitung der Hummeln in Schweden, in: *Opuscula Ent.*, v. 30, p. 135—139.
- A n t, H., 1968: Quantitative Untersuchungen der Landschneckenfauna in einigen nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften, in: *Pflanzensoziol. u. Landschaftsökologie*, Int. Symposium Stolzenau/Weser 1963, p. 141—150.
- — 1969: Die malakologische Gliederung einiger Buchenwaldtypen in Nordwest-Deutschland, in: *Vegetatio*, v. 18, p. 374—386.
- A t a n a s s o v, N., 1939: Beitrag zum Studium der Hummelfauna Bulgariens, in: *Mt. Bulg. Ent. Ges.*, v. 10, p. 91—109.
- B e a u m o n t, J. d e, 1958: Les Hyménoptères aculéates du Parc National Suisse et des régions limitrophes, in: *Ergeb. Unters. Schweiz. Nationalparks*, v. 6 (n. F.), p. 145—233.
- D y l e w s k a, M., 1957: The distribution of the species of the genus *Bombus* Latr. in Poland, in: *Acta Zool. Cracov.*, v. 2, p. 259—278.
- F a n t h a m, H. B., und A. P o r t e r, 1914: The morphology, biology and economic importance of *Nosema bombi* n. sp., parasitic in various humble-bees (*Bombus* spp.), in: *Ann. trop. Med. Parasit.*, v. 8, p. 623—638.
- F r e e, J. B., und C. G. B u t l e r, 1959: *Bumblebees*. New York.
- G ö s s w a l d, K., K n e i t z, G., und G. S c h i r m e r, 1965: Die geographische Verbreitung der hügelbauenden *Formica*-Arten (Hym., *Formicidae*) in Europa, in: *Zool. Jb. Syst.*, v. 92, p. 369—404.

- Hesse, R., 1924, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- Himmer, A., 1933: Die Nestwärme bei *Bombus agrorum* (Fabr.), in: Biol. Zentralbl., v. 53, p. 270—276.
- Hoffer, E., 1882: Die Hummeln Steiermarks. Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. 1. Hälfte. Graz.
- Krüger, E., 1958: Phaenoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). Teil III, in: Tijdschr. Ent., v. 101, p. 283—344.
- Løken, A., 1962: Occurrence and foraging behaviour of humble-bees visiting *Trifolium pratense* L. in Norway, in: Medd. Sveriges Frödlareförbund, nr. 7, p. 1—8.
- Milliron, H. E., 1961: Revised classification of the Bumblebees - a synopsis (Hym.: Apidae), in: Kansas Ent. Soc., v. 34, p. 49—61.
- Móczár, M., 1953: Magyarország és a környező területek dongóméheinek (*Bombus* Latr.) rendszere és ökológiája, in: Ann. hist.-nat. Mus. Hung., s. n., v. 4, p. 131—159.
- Peters, G., 1967: Ein Frühsommeraspekt der Hummelfauna von Mönchgut auf Rügen (Hymenoptera: *Bombus* et *Psithyrus*), in: Dtsch. Ent. Z., N. F., v. 14, p. 125—137.
- Peus, F., 1954, Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biozönose“, in: Dtsche Ent. Z., N. F., v. 1, p. 271—308.
- Pittioni, B., 1937: Die Hummelfauna des Kalsbachtals in Ost-Tirol. Ein Beitrag zur Ökologie und Systematik der Hummeln Mitteleuropas, in: Festschr. E. Strand, v. 3, p. 64—122.
- — 1938: Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel. Mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Bulgariens. 1. Allgemeiner Teil, in: Mt. Naturwiss. Inst. Sofia, v. 11, p. 12—69.
- — 1940, Die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Venezia Tridentina. 2. Beitrag zur zoogeographischen Erforschung der Ostalpen und zur Ökologie der Gattungen *Bombus* und *Psithyrus*, in: Mem. Mus. Stor. nat. Venezia Tridentina, v. 5, p. 1—45.
- — 1940a: Analytische Untersuchungen an den Hummelfaunen des Witoscha- und Ljulin-Gebirges in Bulgarien, in: Mt. Bulg. Ent. Ges., v. 11, p. 101—137.
- Pittioni, B., und R. Schmidt, 1942: Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. 1. Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae und Ceratiniidae, in: Niederdonau, nr. 19, p. 1—69.
- Postner, M., 1952: Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern, in: Veröff. Mus. Bremen, Reihe A, Bd. 2, p. 45—86.
- Reinig, W. F., 1930: Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir-Hochlandes, in: Z. Morphol. Ökol., v. 17, p. 68—123.
- — 1933: Über die Verteilung der Haartypen bei Hummeln und ihre mutmaßliche Bedeutung für die Färbung, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 102—110.
- — 1937: Die Holarktis. Jena.

- — 1939: Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln, in: Verh. Deutsche Zool. Ges., p. 170—206.
- — 1965: Die Verbreitungsgeschichte zweier für die Apenninen neuer borealpiner Hummelarten mit einem Versuch der Gliederung borealpiner Verbreitungsformen, in: Zool. Jb., Syst., v. 92, p. 103 bis 142.
- — 1967: Zur Kenntnis der Hummelfauna einiger Gebirge West-Kleinasiens, in: Nachr. bl. Bayer. Ent., Jg. 16, p. 81—91.
- — 1968: Über die Hummeln und Schmarotzerhummeln Nord-West-Anatoliens, in: Nachr. bl. Bayer. Ent., Jg. 17, p. 101—112.
- Schmidt, K., 1966: Einige Hymenopteren vom Spitzberg und aus der näheren Umgebung von Tübingen, in: Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs, Bd. 3, p. 931—945.
- Schwerdtfeger, F., 1963: Ökologie der Tiere, Bd. 1, Autökologie. Hamburg und Berlin.
- Skorikov, A., 1931: Die Hummelfauna Turkestans und ihre Beziehungen zur zentralasiatischen Fauna (Hymenoptera, Bombidae), in: Abh. Pamir-Expedition, Nr. 8, p. 175—247.
- Stelfox, A. W., 1927: A list of the Hymenoptera Aculeata (sensu lato) of Ireland, in: P. R. Irish Ac., v. 37, sect. B., p. 201—353.
- Tkalčů, B., 1969: Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 78. Beitrag Hymenoptera: Apidae IV (Bombinae), in: Beitr. Ent., v. 19, p. 887—916.
- Tischler, W., 1949: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig.
- — 1955: Synökologie der Landtiere. Stuttgart.
- Yarrow, I. H. H., 1959: in: J. B. Free und C. G. Colin, Bumblebees, p. 173—189.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. F. Reinig, 7441 Hardt über Nürtingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: [060](#)

Autor(en)/Author(s): Reinig William F.

Artikel/Article: [Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln \(Bombus Latr., 1802\) \(Hym. Apidae\). 1-56](#)