© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Mundteile der solitären Apiden.

Von

R. Demoll.

(Aus dem zoologischen Institut zu Freiburg. i. Br.)

Mit Tafel I und II und 11 Figuren im Text.

Im Jahre 1886 gab P. F. Breithaupt in einer klassisch zu nennenden Arbeit eine genaue Beschreibung der Anatomie der Bienenzunge, wobei auch ihre Funktion eine eingehende Besprechung fand. Da jedoch in dieser Abhandlung lediglich die Mundteile von *Apis mellifica* und von *Bombus* berücksichtigt wurden, so schien eine vergleichend-anatomische Darstellung, die sich auf die der solitären Apiden erstreckt, um so wünschenswerter, als hierdurch nicht nur neue phylogenetische Gesichtspunkte für diesen Organkomplex gewonnen werden konnten, sondern auch die hier zu beobachtende, allmählich sich steigernde Anpassung an die Blumenausbeute hohes biologisches Interesse bot.

Nachdem Sprengel Ende des 18. Jahrhunderts zum erstenmal auf die nahen biologischen Beziehungen, die zwischen Blumen und Insekten bestehen, hingewiesen hatte und im Anfang des folgenden Jahrhunderts Savigny den Nachweis eines gemeinsamen Bauplanes für alle, teilweise so sehr verschiedene Insektenmundwerkzeuge erbracht hatte, war das Interesse geweckt, das man von nun an sowohl von biologischer als auch von anatomischer Seite diesem Organkomplex in reichlichem Maße entgegen brachte. Weitere Fortschritte in dieser Hinsicht knüpfen sich an die Namen Kirby, Spence, Burmeister, Dufour, Brullé, Taschenberg u. a. Schaum gab in einer kurzen Abhandlung interessante Daten über die Paraglossen; während Wolff zum erstenmal sich eingehender mit den Mundteilen der Hymenopteren, speziell von *Apis mellifica*, beschäftigte. Jedoch so brauchbar auch seine Abbildungen teilweise sind, der Text seiner Arbeit ist so wertlos, daß neuere Untersucher Wolff ganz übergehen zu dürfen glaubten. An biologischen Arbeiten jener Zeit verdienen besonders hervorgehoben zu werden die Beobach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tungen Darwins, die er in seinen Arbeiten über die Bedeutung der Kreuzbefruchtung der Pflanzen niederlegte, und die Schriften von H. Müller, die das Resultat langjähriger, mit großer Liebe und Hingabe gemachter Studien darstellen. Schmiedeknecht stellte in einer umfangreichen Arbeit die Systematik Taschenbergs auf eine breitere Basis, ein Werk, das in neuerer Zeit durch Friese wertvolle Eweiterungen erfuhr. Die morphologischen und histologischen Kenntnisse wurden durch eine sorgfältige Arbeit von Schiemenz hinsichtlich des Speichelapparates und durch eine Untersuchung von Briant hinsichtlich des Baues der Mundteile bereichert, doch vermochte der Letztgenannte die von Wolff gelassene Lücke nicht auszufüllen. Weiter erschien eine Arbeit von Will über das Geschmacksorgan der Insekten, wobei auch *Apis mellifica* Berücksichtigung fand. Eine durchgreifende Behandlung erfuhren die anatomischen Verhältnisse der Apiden-Mundteile jedoch erst von Breithaupt, auf den ich im Verlauf meiner Arbeit des öfteren zurückkommen werde. Was die Biologie der Apiden betrifft, so verdanken wir Fabre, Friese, v. Buttel-Reepen, Verhoeff u. a. viele interessante Beobachtungen. An Sammelwerken sind endlich noch zu nennen »Die Insekten« von V. Graber, »Insekten« von Kolbe, »Text-Book of Entomology« von Packard und das umfangreiche »Handbuch der Blütenbiologie« von Knuth.

Material und Untersuchungsmethoden.

Zur Untersuchung diente mir Spiritusmaterial, das Herr Geheimer Rat Prof. Dr. Weismann mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte. Meist ließ ich die herauspräparierten Mundteile längere Zeit in Cedernholzöl liegen, wodurch sie durchsichtiger wurden und auch eine für nachfolgende Präparationen meist günstigere Konsistenz erhielten. Quetschpräparate machte ich in seltensten Fällen, meist präparierte ich unter der Lupe, und wenn ich hierbei nicht zustande kam, bettete ich nach vorhergehender längerer Einwirkung von verdünntem Eau de Javelle in Paraffin oder Kollodium ein, um zu schneiden.

Anatomie der Bienenmundteile.

Wenn es mir auch nicht möglich ist, eine erschöpfende Darstellung der Mundteile auf wenige Seiten zusammengedrängt vorauszuschicken, so kann ich deshalb doch nicht ganz darauf verzichten, einmal, um Ergänzungen und eventuelle Berichtigungen der Arbeit Breithaupts im Zusammenhang vorführen zu können, und dann auch, weil ein Verständnis der vorliegenden Arbeit eine genaue anatomische Kenntnis

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fordert. Freilich muß ich dabei immer auf die Arbeit Breithaupts als auf eine detailliertere Ausführung verweisen.

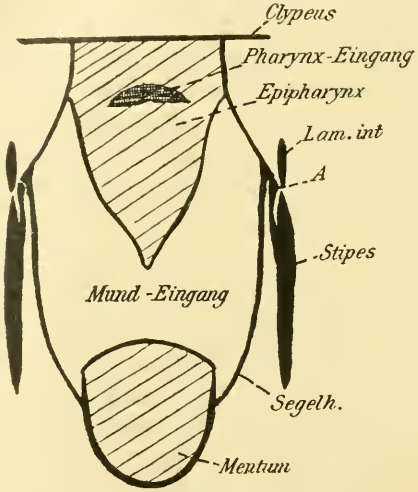
Der Mundeingang wird von oben gedeckt von der beweglich am Clypeus inserierten Oberlippe (Labrum). Weiter nach innen, dem Pharynx zu, folgt dieser der Epipharynx, ein häutiges Organ mit zahlreichen Nervenendigungen, das von oben in die Mundhöhle herabhängt und den Eingang zum Pharynx verschließen kann. Zu beiden Seiten der Oberlippe sitzen die Mandibeln, die sich durch mächtige Muskulatur über ihr gegeneinander bewegen können. (In Fig. 2 ist die Oberlippe aus ihrer natürlichen Lage heraus nach oben gerissen, wodurch die Mandibeln unter dieselbe zu liegen kommen.) Die Mandibeln zeigen durchschnittlich bei den ♀♀ größere Dimensionen und größere Konstanz der Form als bei den ♂♂, wie sie denn auch meist nur von jenen, und zwar beim Nestbau verwendet werden. Ausnahmen kommen da vor, wo die ♂♂ sich ihrer zum Festhalten der ♀♀ bedienen (*Andrena*, *Halictus*, Fig. 23).

Seitlich und unten wird der Mundhöhleneingang von den Unterkiefern und der Unterlippe begrenzt. Ein vollständiger seitlicher Abschluß wird jedoch erst dadurch erreicht, daß diese Teile der sogenannten Kehlhaut, einer Hautduplikatur (*k*) an- und eingelagert sind (Fig. 2, 4, 35). Diese stellt man sich am besten als eine in der Medianlinie des Kopfes herabhängende, häutige Halbrinne vor, die in der Nähe der Mandibelbasis beginnt und kurz vor dem Hinterhauptloch ihren Abschluß findet. In ihr liegen zum Teil die Mundteile in einer Anordnung, wie sie beistehendes Schema zeigt (Textfig. 1). Die Abbildung stellt einen optischen Querschnitt der Mundhöhle dar. Der vordere U-förmig gebogene Umschlagsrand der Halbrinne erhält eine Aussteifung durch Chitinisierung, die mehr oder weniger scharf als Chitingräte gegen die Umgebung abgesetzt sein kann und median von der Unterlippe jederseits an der Innenseite der Unterkiefer vorbei bis zur Decke der Mundhöhle zieht, um am Clypeus zu inserieren (Textfig. 1 *Segelh.*). Diese Chitingräte, die mit dem Stipes des Unterkiefers gelenkig verbunden ist (Fig. 28 *A*), wurde von Wolff als Segelhalter bezeichnet. Außerdem kommen bei manchen Arten noch kleinere, weniger scharf abgesetzte Chitinspangen in der Kehlhaut vor, die dem Segelhalter parallel ziehen.

Zu diesen Chitinstäben kommen nun noch die bei vorgestreckter Zunge ebenfalls annähernd vertikal verlaufenden Cardines der Unterkiefer (Fig. 4 *c*). Sie liegen hinter den Segelhaltern so in der Kehlhaut eingebettet, daß ein Horizontalschnitt etwa ein Viereck ergeben würde, dessen Hinter- und Seitenwandungen von der Kehlhaut geschlossen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden, während die Vorderseite offen bleibt, und in dessen Ecken die Segelhalter und Cardines stehen. Die Letztgenannten enden nach unten in zwei ungleich langen Fortsätzen, die die gelenkige Verbindung mit dem Stipes und dem Submentum vermitteln. Der Stipes stellt meist eine länglichovale Platte dar, von deren Innenseite sich ein mehr oder weniger scharf ausgeprägter Gelenkhöcker *A* nach oben erhebt, an dem der Segelhalter articuliert (Fig. 28 und Textfig. 1). Die Muskeln, die an dem Stipes entspringen, dienen teils der Bewegung der Galea, teils der des Segelhalters; andre kommen vom Clypeus und inserieren am Stipes. Ferner ist bei den meisten Gattungen noch ein kleiner Muskel vorhanden, der von dem oberen Rande der Galea zu dem Taster herabzieht.



Textfig. 1.
Optischer Querschnitt durch den Mundeingang.

Nach vorn wird der Stipes von der in sehr verschiedenem Rückbildungsgrade auftretenden Lamina interna (*L.I*) und weiter von der Basis der Lamina externa oder Galea (*G*) überlagert. Die Lamina interna wurde schon von Brullé durch Untersuchungen an *Xylocopa* u. a. als solche erkannt. Später aber geriet diese Tatsache in Vergessenheit, und Wolff bezeichnet sie als »das eigentliche Segel«, das vor dem Segelhalter liegt, während Breithaupt die zu einer kleinen Schuppe rudimentierte Lamina int. von *Apis mellifica* überhaupt nicht erwähnt. Ein besonderes Interesse gewinnt dieses Gebilde jedoch dadurch, daß es einerseits bei niederen Formen schon stark rückgebildet ist und bei den höheren Formen der Beinsammler nur noch ein unscheinbares, mit Borsten besetztes Blättchen darstellt, anderseits aber bei *Osmia* und noch mehr bei *Chalicodoma* eine neue Funktion und neue Entfaltung aufweist (Fig. 28). Hier dient es nämlich dazu, im Verein mit der sehr langen Oberlippe die Mundhöhle nach vorn zu vergrößern, während, falls die hier wirklich segelartige Verbreiterung der Lamina int. wegfiele, durch die für den Schutz der Mundteile beim Bauen notwendig sehr lange Oberlippe seitliche Öffnungen der Mundhöhle beim Saugen entstehen müßten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

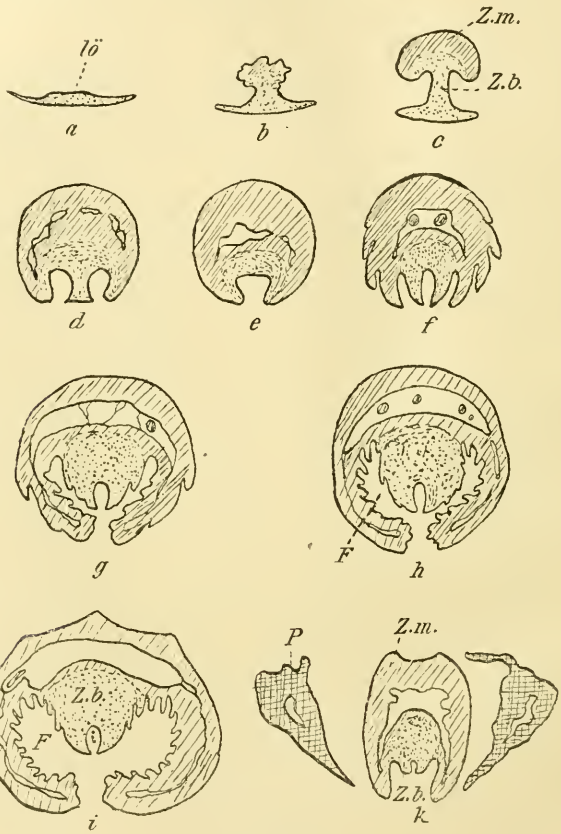
Die Galea zerfällt in zwei Flügel, einen stärker chitinisierten vertikalen, und einen velumartigen, horizontalen, der sich am oberen Rande des ersteren ansetzt. Ich bezeichne sie als Lamina vert. und hor. (*LH* und *LV*). Letztere liegt meist auf einer Borstenreihe wie auf einem Gerüstwerk auf (Fig. 7, 28). Legen sich die beiden Galeae zusammen, so entsteht eine nach unten offene Halbrinne, deren Dorsalwand durch die zarten übereinandergreifenden Lam. hor. gebildet wird. Nach hinten, wo diese allmählich sich verlieren, entsteht hierdurch eine dorsale Lücke, die von oben von der Oberlippe und dem Epipharynx geschlossen wird. Die Lam. vert. trägt an ihrem Unterrande eine Doppelreihe starrer Borsten (Fig. 28), während sich der Spitze zu die auf Papillen sitzenden Sinneshaare häufen. Zwischen Stipes und Galea schiebt sich noch, jenem an der Spitze aufsitzend, der Maxillartaster ein.

Ich habe nun noch zwei Gebilde zu erwähnen, die bisher kaum Beachtung fanden, und zwar deshalb, weil sie bei *Apis mellifica* nicht vorhanden sind. Es ist dies zunächst die Ausbildung einer scharfen Zahnreihe an dem vorderen, unteren Stipesrande. Die starke Ausbildung derselben bei den sehr langrüsseligen Beinsammlern *Anthophora* und *Eucera* (Fig. 4, 7) legt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit einem Apparat zu tun haben, der der Reinigung der Zunge dient. Ein ähnliches, aber funktionell sehr verschiedenes Gebilde finden wir bei niederen Formen der Galeabasis aufsitzen. Es ist dies ein z. B. bei *Prosopis* im Verhältnis zur Größe der Mundteile ungeheuer stark entwickelter Chitinkamm (*Km*) (Fig. 12, 15, 19, 30, 34), der anscheinend den Zweck hat, Pollen zu sammeln. Was mich zu dieser Vermutung veranlaßt, ist die häufige Beobachtung von Pollenmassen in der von dem Kamm gebildeten Nische. Ferner das Vorkommen bei Formen, die infolge schwacher Körperbehaarung gezwungen sind den Pollen mit dem Munde zu sammeln. Zwar findet sich dieser Kamm auch noch bei *Panurgus*, doch ist er hier nur noch sehr schwach entwickelt (Fig. 12) und scheint in Rückbildung begriffen, während anderseits das Pollensammeln vermittels der Körperbehaarung bei *Panurgus* erst dadurch ausgiebig genug zu werden scheint, daß sich das Tierchen auf den Blüten geradezu herumwälzt. Bevor sich aber dieser Instinkt entwickelt hatte, war jedenfalls auch hier ein Sammeln mit dem Munde nötig. Ich möchte hier noch gleich anfügen, daß der Kamm als ein specifisch für die Brutpflege notwendiges Organ stets bei den ♀♀ größer gefunden wird, als bei den ♂♂.

Die Beschreibung der Unterlippe oder der verschmolzenen zweiten Maxillen beginne ich mit dem Submentum. Breithaupt bezeichnet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

damit die dreieckige Platte, die sich mit ihrer Basis dem Hinterende des Mentum anlegt. Ferner erwähnt er noch eine rechtwinkelig gebogene Chitinspange, die diese Platte an ihrer nach hinten gerichteten Spitze umgreift. Eine Beachtung der niederen Formen lehrt nun, daß diese Isolierung in zwei Teile eine sekundäre Erwerbung ist, und daß beide



Textfig. 2.

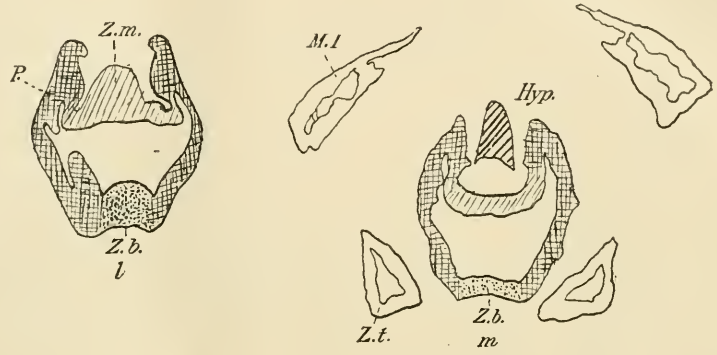
Schematisierte Querschnitte durch die Zunge einer dem Ausschlüpfen nahen Königin von *Apis mell.*

Teile zusammen als die verschmolzenen Basalstücke der zweiten Maxillen aufzufassen sind. Eine Durchsicht der Figuren zeigt die allmähliche Herausbildung eines Submentum (*S*) von der Gestalt, wie wir sie bei *Anthophora*, *Osmia* usw. finden. Denkt man sich nun die seitlichen Spangen (Fig. 4), die die Verbindung mit den Cardines vermitteln, von dem Mittelstück isoliert, und dieses etwas verbreitert, so hat man das Submentum von *Apis mellifica*. Ähnliche Übergänge, die zur Zweiteilung

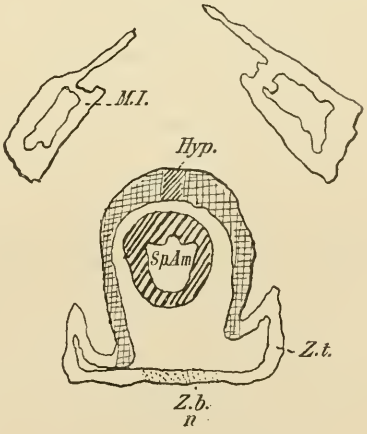
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

führen, finden sich innerhalb der Gattung *Osmia*. Das Submentum liegt in der Kehlhaut am Boden der Halbrinne eingebettet und hat zwei Berührungspunkte mit harten Chitinteilen, nämlich mit dem Mentum und den Cardines. Daraus resultiert eine Bewegungsfähigkeit, die ich später im Zusammenhang besprechen werde.

Die Unterlippe besteht aus dem Mentum, der Glossa, den Paraglossen und den Lippentastern. Die Gestalt der Glossa wird wohl am



besten klar, wenn man die Ontogenese derselben berücksichtigt. Sie legt sich nämlich besonders in ihrem vorderen Teil als ein nahezu cylindrisches Rohr an, in dessen Innerem Tracheen und Nerven verlaufen. Auf der Unterseite macht sich auf Querschnitten eine mediane Verdickungsleiste bemerkbar. Indem sich diese nun in das Lumen des Rohres bis über die Mitte desselben nach oben hin vorstülpt, entstehen zunächst zwei ineinander gelegte Halbrinnen, und indem die beiden Ränder derselben weiterhin sich gegenseitig fast bis zur Berührung nähern, werden diese Halbrinnen zu nahezu vollständig geschlossenen Röhren (Textfig. 2). Hierdurch wird also ein Hohlraum, die Zungenfurche (*F*), gebildet, die nach unten durch einen schmalen Spalt mit der Außenwelt kommuniziert. Die Verdickungsleiste, die sich nun an der Dorsalwand der inneren Röhre



Textfig. 3 (vgl. Textfig. 2).

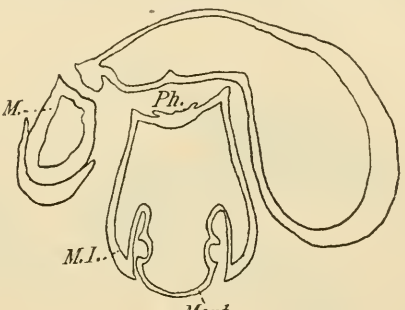
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

befindet und die ich in ihrem ganzen Verlauf als Zungenbein (*Zb*) bezeichne (Breithaupt gebraucht diesen Ausdruck nur für den proximalen Teil), zeigt auf ihrer der Zungenfurche zugekehrten Seite eine Längsrinne (*i*), die durch nach vorn gerichtete, sich überkreuzende Borsten, die dem unteren Rande der Rinne aufsitzen, einen Abschluß gegen die Zungenfurche erfährt. Diese capillare Rinne ist phylogenetisch auf die paarige Entstehung des Zungenbeins zurückzuführen, das bei niederen Formen im Querschnitt etwa die Gestalt einer beiderseits abwärts gebogenen Hantel mit kurzem Verbindungsstück darstellt. Nach vorn endigt das Doppelrohr blind, während das Zungenbein, dieses überragend, sich zu dem sogenannten Löffelchen (*Lö*) verbreitert (Fig. 27). Die nach oben gekehrte konkave Fläche desselben steht vermittels zweier Öffnungen mit der Zungenfurche in Verbindung, wie zum erstenmal von Breithaupt klar bewiesen wurde. Wie dieser Übergang des Zungenbeins in die Fläche des Löffelchens stattfindet, wie zunächst in der Mitte der Zungenbeinrinne ein Zapfen nach unten hervorragt (Textfig. 2 *d*), der die Kanäle in zwei Teile teilt, wie dann dieser Zapfen sich ventral verbreitert, während das eigentliche Stammstück des Zungenbeins allmählich kleiner wird, um plötzlich ganz zu verschwinden (*c*, *b*, *a*), wird, hoffe ich, aus den beigegebenen Abbildungen klar, die einer lückenlosen Serie einer dem Ausschlüpfen nahen Königin von *Apis mellifica* entnommen sind. Bei vollständig ausgebildeten Mundteilen hat sich das Zungenbein von der inneren Röhre isoliert; es liegt der Zungenfurche zu und wird von der Innenröhre nur noch als von einer feinen Membran dorsalwärts umkleidet. Hierdurch erhält es nun, da es nur noch an der Spitze fest mit dem Zungenmantel verwachsen ist, freie Beweglichkeit, die bei der Funktion, wie ich später zeigen werde, eine wesentliche Rolle spielt. Daß es jedoch ontogenetisch aus einer medianen Verdickungsleiste der Innenröhre entsteht und kein dem Mantel fremdes Gebilde ist, das geht zweifellos aus der Tafelabbildung 1 hervor, wo man den kontinuierlichen Übergang der Seitenwandungen in die Verdickungsleiste deutlich beobachten kann.

Gegen die Basis der Zunge zu verschwindet die typische Doppelröhrenform, indem hier das Zungenbein nach unten heraustritt, so daß wir hier auch bei fertig entwickelten Mundteilen einen nahezu kreisförmigen Querschnitt mit der ventralen Verdickungslinie finden. Das Zungenbein läßt sich nun noch leicht weiter verfolgen bis zu dem Mentum, in dessen ventrale Wand es übergeht (Fig. 17), während die Zungenbasis eine Verstärkung in Form zweier **S**-förmiger Chitinhörner erfährt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die dorsal mit breiter Basis sich aneinander anlegen und mit ihrer ventral zeigenden Spitze die Zunge bisweilen (Osmien) um ein Bedeutendes überragen. Ich bezeichne sie als Zungengrundhörner (Fig. 17, 35 *Z.G*). — Bei den Bezeichnungen dorsal und ventral ist an eine horizontal vorgestreckte Zunge gedacht. — Diese zeigen nun eine feste, aber sehr biegungsfähige Verbindung mit dem Zungenbein, die durch zwei seitliche, in ihrer Form sehr verschiedene, stets aber glashelle Fortsätze desselben vermittelt wird (Fig. 17 und Textfig. 7 *V.H*). Breithaupt hat diese zwar beschrieben, ihre Funktion aber nicht erkannt, da er für diese Verbindung zwei proximal von diesen gelegene Hörner beansprucht. Diese jedoch kommen nur bei den höchstentwickelten Apiden vor; ihre Funktion besteht lediglich darin, die ausgestreckte Zunge in ihrer Lage festzuhalten, während beim Einschlagen die erstgenannten, stets vorhandenen Hörner allein Bedeutung haben. Vor den vorderen Zungenbeinhörnern inseriert ein paariger Muskel, der uns noch später beschäftigen wird.



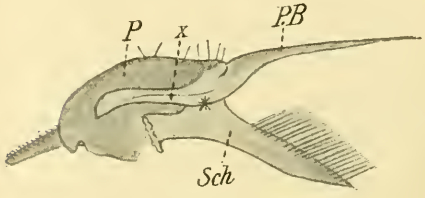
Textfig. 4 (vgl. Textfig. 2).

Der Zungenmantel ist dicht mit Haaren besetzt, die, in Quirlen angeordnet, eine Segmentierung hervorrufen. Die einzelnen Segmente sind gegeneinander verschiebbar, woraus die Fähigkeit, die Zunge zu verkürzen, resultiert, eine Tatsache, die Breithaupt ganz übersehen hat, und die ich später im Zusammenhang erörtern werde. Zu bemerken ist noch, daß die Glieder gegen die Basis zu kürzer werden, wie denn auch hier die Zunge beim Einschlagen besonders auf Biegung beansprucht wird. Eine sogenannte Futterrinne, d. h. eine rinnenartige Vertiefung auf dem Rücken der Zungenbasis, kommt mehr oder weniger ausgesprochen allen höher entwickelten Formen zu, kann also nichts mit dem gegenseitigen Füttern, wie es bei *Apis mellifica* häufig beobachtet wird, zu tun haben.

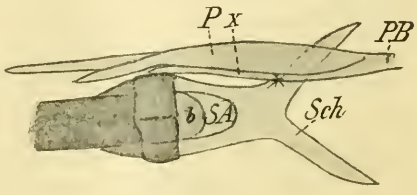
Das weitere Schicksal des Zungenmantels nach hinten, proximal von den Zungengrundhörnern festzustellen, gelang mir erst nach langem vergeblichen Bemühen. Meine Befunde bieten in dieser Hinsicht eine Bestätigung derjenigen Breithaupts, doch scheinen bei den von mir untersuchten Arten die Chitinverdickungen schärfer gegen die Umgebung abgesetzt, wodurch ein etwas anderes, vielleicht leichter verständliches

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bild entsteht. Einzelheiten erweisen sich auch bei *Apis* als umgebildet. Zunächst ist aus der Textfig. 2, *k* und 3, *l* ersichtlich, daß die Paraglossen (*P*) nach hinten in die dorsalen Partien der Seitenwand übergehen. An dieser Stelle ist eine Abgliederung derselben bemerkbar (Textfig. 5), so daß man die freien Paraglossen (*P*) von dem Basalstück derselben (*P.B*) unterscheiden kann. Die verdickten Ränder dieser beiden Stücke setzen sich nun gemeinsam in eine nach vorn verlaufende Spange (*x*) fort, die mit der gleich zu besprechenden Schere (*Sch*) bei * in feste Verbindung tritt, dann nach vorn zieht, um in der Höhe der Zungengrundhörner zu endigen. Es ist dies die auch von Breithaupt beschriebene Horizontalspange, die bei den Beinsammlern häufig stark chitinisiert ist und einerseits die ausgestreckte Zunge dadurch



Textfig. 5.



Textfig. 6.

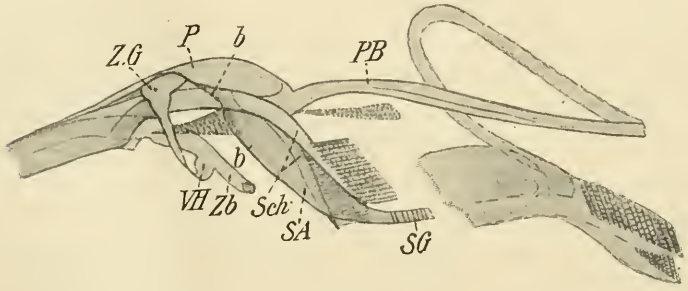
in ihrer Lage festhält, daß ihre Spitze in eine kleine Nische der Zungengrundhörner eingreift (Textfig. 6 und Fig. 32 *x*), anderseits aber durch ihre Verbindung mit der Schere die Paraglossen samt der Zunge in bezug auf den Einschlagmechanismus zu einer physiologischen Einheit erhebt. Was nun die Schere betrifft, so bietet sie von oben gesehen einen Anblick, wie ihn Textfig. 6 wiedergibt. (Die Paraglossen sind etwas zur Seite gedrängt, der Hypopharynx ist sorgfältig abpräpariert.) Sie bildet die Fortsetzung der Glossa nach hinten und umfaßt zunächst den Ausgang der Speichelampulle (*SA*), teilt sich hierauf in zwei Flügel, die sich nach abwärts senken und so die Speichelampulle seitlich umfassen (Textfig. 7, die Ampulle etwas zu weit ventral gezeichnet), und die je zwei kräftigen Muskeln zum Ansatz dienen. Der eine, der allein eingezeichnet ist, zieht schräg nach oben hinten, während der andere direkt nach hinten verläuft, um schließlich am proximalen Ende des Mentum anzusetzen.

Die Speichelampulle stellt eine Erweiterung des vordersten Teiles des Speichelganges dar (*SG*); sie mündet nach oben direkt an der Basis der Zunge aus, die mit ihrem mittleren Teil (*b*) die vordere und untere Wand der Ampulle bildet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was die Paraglossen betrifft, so können sie, wie in folgendem gezeigt wird, die verschiedensten Formen annehmen. Meist lassen sie jedoch ein schuppenförmiges Blatt erkennen, dessen unterer Teil in einen langen Zipfel ausgezogen ist, oder es sitzt dieser dem Blatte von außen auf.

Das Mentum ist ein langgestrecktes Organ, dessen Wandungen aus einem ventralen, rinnenförmigen, meist glänzend schwarzen und stark chitinisierten Teil und einer schwächer gewölbten, wenig chitinisierten Decke, dem Boden der Mundhöhle, besteht (Textfig. 1). Im Innern ziehen die Muskeln, die die Zunge bewegen, und der Speichelgang nach vorn. Von der unteren Wand spalten sich die viergliedrigen Lippentaster ab, die sich vermöge der in ihrem Innern liegenden Muskeln mit ihrem ersten und zweiten Basalglied beim Saugen dicht aneinander



Textfig. 7.

legen. So bilden sie die Unterseite des Saugrohres für die Glossa, dessen oberer Teil durch die Unterkiefer zustande kommt. Ferner können hierbei noch die Paraglossen in Betracht kommen (*Eucera*, *Mellecta*); doch sind diese in der Regel so kurz, daß sie nur bei der Leitung des Honigs aus der Zungenfurche zwischen Mantel und Paraglossen hindurch nach oben hinten auf den Mundhöhlenboden Bedeutung haben.

Betrachtet man ein Mentum von oben, so sieht man, wie die Basalstücke der Paraglossen als Chitinleisten nach hinten ziehen, meist zunächst konvergierend, ohne sich jedoch in der Mittellinie vollständig zu berühren, dann auseinanderweichend, um in die obere Kante der stark chitinisierten Seitenwandung des Mentum auszulaufen. Bei niederen Formen ist der Verlauf noch etwas komplizierter, wie aus Fig. 21 und 39 *P.B* zu ersehen ist. Zwischen den Paraglossenbasen liegt der Hypopharynx. Dieser zieht von dem Pharynxeingang, der unter dem Epipharynx verborgen liegt (Textfig. 1), herab, verläuft zwischen den genannten Basalstücken hindurch nach vorn, wo er als haariger Haut-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lappen, in Gestalt ähnlich dem Epipharynx, die Mündung der Speichelampulle von oben hinten verschließt (Fig. 4, 35, 39 *Hy*). Was die Bezeichnung Hypopharynx betrifft, so wurde bisher eine Einigung noch nicht erzielt. Savigny setzt langue und hypopharynx einander gleich, Breithaupt scheint etwa dasselbe Gebilde mit diesem Namen zu belegen wie ich selbst, während Hilzheimer in seinen Studien über den Hypopharynx eine andre Auffassung aus der Arbeit Breithaupts herausliest. Auf jeden Fall scheint es mir verfehlt, das ganze Gebilde, das die schwächer gewölbte Decke des Mentum darstellt, dafür anzusprechen, da doch die Paraglossenbasen, die aus der unteren Halbröhre hervorgehen, sicher nicht unter den Begriff Hypopharynx fallen können, sondern höchstens die zwischen diesem liegende Partie.

Bevor ich nun zu der Besprechung der Funktion der Zunge übergehe, mögen mir noch einige Bemerkungen in betreff der Homologisierung der einzelnen Teile erlaubt sein. Erichson betrachtet die Zunge als eine Fortsetzung der Mundhaut und erblickt »einen Beweis dafür, daß sie nicht aus den verwachsenen inneren Laden — hervorgegangen ist, in ihrer Ausstreckbarkeit und ihrer eigentümlichen — Struktur«. Diese Gründe schienen Brullé und Gerstfeld, wohl mit Recht, wenig stichhaltig. Sie setzten die Zunge samt den Paraglossen den Laden der Lippenkiefer gleich. Schaum kam dagegen bei den Coleopteren zu dem Resulat, daß »die Paraglossen als die Laden des Lippenkiefers, das oft sehr entwickelte mittlere Stück als eine Fortsetzung der die Mundhöhle auskleidenden Haut« aufzufassen sei. Wenn es nun auch kaum zweifelhaft ist, daß die Paraglossen den Laden des Lippenkiefers homolog zu setzen sind, so liegt die Entscheidung für die Zunge viel schwieriger. Jedenfalls spricht für die Entstehung aus Laden das bei niederen Formen (*Colletes* u. a.) durch die ganze Zunge hindurch paarig verlaufende Zungenbein, und weiter der Nachweis von seitlich der Glossa aufsitzenden, nach vorn sich zuspitzenden Schuppen, der mir nach Abpräparieren der Paraglossen und der Glossa bei *Colletes* gelang (Fig. 32 *z*). Vielleicht darf man in ihnen die vorderen Enden von Unterkieferladen erblicken, was dann darauf hinweisen würde, daß die Glossa aus dem verschmolzenen proximalen Teil zweier Laden hervorgegangen ist. Ist jedoch schon hierfür kein absolut zwingender Beweis zu erbringen, so steht es noch mißlicher um die Beantwortung der Frage, ob gegebenenfalles die Glossa nun aus den inneren oder äußeren Laden hervorgegangen ist. Ohne weiteres wurden bisher die inneren Laden hierfür beansprucht, und es scheint auch bei Berücksichtigung der Lage der Glossa zwischen den Paraglossen das Natürlichste. Ich muß dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

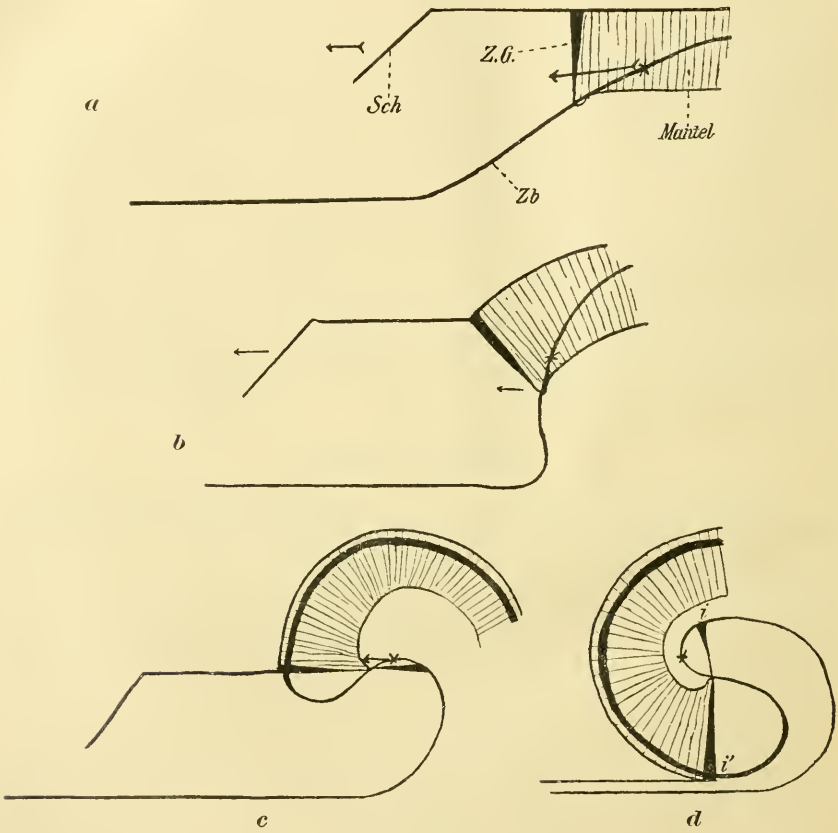
Ansicht gegenüber aber doch folgendes zu bedenken geben. Wie aus Textfig. 3, *l* ersichtlich, spalten sich die Paraglossen aus dem seitlichen, oberen Teil der primären Röhre ab, während die zwischenliegenden Teile in der Bildung des Hypopharynx aufgehen, so daß für die nach dem Mentum zu verfolgte Zungenwurzel in der Hauptsache der basale Teil der Röhre übrig bleibt. Denkt man sich nun, der Entstehung aus zwei Teilen entsprechend, die Röhre in der Mitte halbiert, und berücksichtigt man weiter die Befunde von Carrière und von Carrière und Bürger, daß nämlich in der Ontogenese mit der Verschiebung der paarigen Anlagen der Hinterkiefer nach der Mittellinie zu »zugleich eine Drehung um ihre Achse stattfindet, so daß die bisherige Außenseite des Kiefers zur Hinterseite wird«, so ergibt sich, wenn man sich diese Drehung an der halbierten Figur wieder rückgängig gemacht denkt, um so die ontogenetisch früheste Lagebeziehung der Teile zu erhalten, daß die Hinter-(Unters)seite, aus der in der Hauptsache die Zunge hervorgeht, nach außen, die Paraglossenanlage aber nach innen zu liegen kommt. Hierauf basierend, ist, entgegen der bisherigen Meinung, die Ansicht zu rechtfertigen, daß die Paraglossen den inneren, die Zunge den äußeren Laden entspricht.

Funktion der Zunge.

Bei dieser Besprechung gehe ich wohl am zweckmäßigsten von der vorgestreckten Zunge aus. Das ganze Saugrohr hat in diesem Falle seine Maximallänge, wenn die Verbindungsstelle des Cardo mit dem Stipes möglichst weit nach vorn zu liegen kommt, wobei durch die Verbindung mit dem Submentum auch die ganze Unterlippe mit nach vorn geschoben wird. Anderseits kommt eine Verkürzung bei ausgestreckter Glossa dadurch zustande, daß die Cardines nach hinten gezogen werden, wobei sie mit der Längenachse des Saugrohres einen sehr spitzen Winkel bilden können (Fig. 18, 20, 22). Während durch Bewegung der Cardines der ganze Saugapparat in seiner Länge beeinflußt wird, wird bei feststehenden Cardines durch eine Bewegung des Submentum eine Verschiebung der Unterlippe allein in der Unterkieferrinne ermöglicht. Die Drehachse liegt hierbei in der Geraden, die die beiderseitigen Gelenke der Cardines und des Submentum miteinander verbindet. Die Wirkung ist natürlich bei den Arten am größten, bei denen der Insertionspunkt des Mentum von dieser idealen Achse den größten senkrechten Abstand hat. So beträgt bei *Anthophora acervorum* die größte Differenz, die durch verschiedene Stellung des Submentum erreicht wird, etwa 1,7 mm.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu diesen Bewegungen, die bei vorgestrecktem Rüssel, also während des Blumenbesuches in Betracht kommen können, tritt noch die ebenfalls hierbei in Anwendung kommende Fähigkeit, die Zunge an ihrer Basis zurückzuziehen und dabei um 90 oder 180° zu drehen. Da bisher nur ganz allgemein auf diesen Punkt hingewiesen wurde, und auch Breithaupt zwar die Muskeltätigkeit richtig erwähnt, jedoch eine



Textfig. 8.

Reihe von nicht unwichtigen Begleiterscheinungen übersehen hat, so sehe ich mich veranlaßt, hierauf etwas näher einzugehen. Die Textfig. 7 zeigt den paarig an dem Zungenbein, vor den Zungengrundhörnern ansetzenden Muskel, während der Retractor der Glossawurzel, der an den Scherenflügeln angreift (nicht eingezeichnet), bereits oben besprochen wurde. In den Textfig. 8 *a*—*d* ist die Wirkung dieser beiden Muskeln veranschaulicht. Das Schema stellt die Basis des Zungenmantels, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zungengrundhörner und die nach hinten, unten winkelig abgekniekte Schere dar, während die untere Linie das Zungenbein und dessen Verbindung mit den Grundhörnern wiedergibt. Die Insertionsstelle des Zungenbeinmuskels ist durch ein Sternchen, die Richtung des Muskelzuges durch Pfeile bezeichnet.

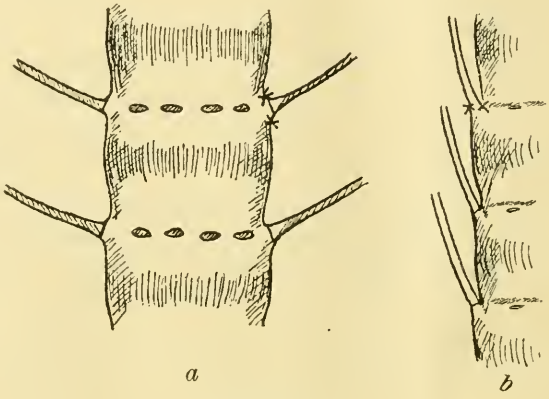
Zunächst wirken beide Muskeln zusammen. Dies hat ein Zurückziehen der Glossa und, infolge der Biegungsfestigkeit des Zungenbeins, ein senkrechtes Aufrichten derselben zur Folge. Daß jedoch die ganze Zunge senkrecht zum Mentum frei nach oben steht, wird verhindert durch die Galeae, die das freie Ende in der ursprünglichen Lage festhalten, oder beim Einschlagen die Glossa in einen $^1/_4$ Kreisbogen zwingen, so daß sie schließlich der Unterseite des Mentum anliegt. (Fig. 26 entspricht Schema *c*.) Bei *Anthophora* schreitet jedoch häufig der Prozeß des Einschlagens noch weiter fort, und zwar als Wirkung des Zungenbeinmuskels allein. Fig. *d* zeigt, wie hierbei das Zungengrundhorn vollständig um 180° zu seiner ursprünglichen Lage gedreht wird. Jetzt beschreibt die Glossa bei eingeschlagenen Mundteilen einen vollständigen Spiralgang. Dabei ist die Basis der Glossa — dies gilt auch für Stadium *c* — tief in das Mentum eingedrückt, wie aus Fig. 3 ersichtlich. Die Wandung des Mentum ist hier im vorderen Teil ausgebrochen, um den Verlauf des Zungenbeins zu zeigen. Aus der Tafelfigur und dem Schema geht aber ferner noch hervor, daß mit dem Einschlagen der Zunge notwendig eine Verkürzung derselben verbunden sein muß, was bisher ganz übersehen wurde. Bei ausgestreckter Zunge ist nämlich (Schema *a*) die distal des Zungengrundhorns gelegene Partie der Glossa und des Zungenbeins an Länge einander gleich. Beim Einschlagen aber wird (*d*) das Zungenbein um ein beträchtliches Stück, von *i* bis *i'*, aus der Zunge herausgezogen. Da nun aber das Zungenbein nicht dehnbar ist, so muß die notwendige Folge eine Verkürzung der Zunge um die Strecke *i*—*i'* sein, die durch Ineinanderschieben der Glossaglieder möglich ist. Da direkte Längenmessungen der eingeschlagenen Zunge kaum ausführbar sind, bediente ich mich eines andern Verfahrens, um die Längenänderung zu berechnen. Ich beobachtete einmal bei mehreren ausgestreckten, und dann bei eingeschlagenen Zungen an Individuen derselben Art, wieviel Glieder auf eine beliebige Meßeinheit entfallen. Und zwar untersuchte ich auf diese Art die Region der Zungenspitze und, indem ich je nach der Art von einem *n*ten Glied ausging, auch die mittlere Region. Ich berechnete aus den gewonnenen Resultaten die Verkürzung der gesamten Zungenlänge und fand:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

	Länge der gestreckten Glossa	Länge der eingeschlagenen Glossa
Anthophora acerv.	$8^3/_4$ mm	$6^2/_3$ mm
Osmia rufa	$3^3/_4$ »	$3^1/_4$ »

Die hohe Differenz für *Anthophora* ist aus dem vollständigen Umschlagen der Zungenbasis zu erklären, während ich bei Bauchsammlern nur ein Einschlagen dem Schema *c* entsprechend beobachten konnte.

Nun erklärt sich auch die Tatsache, daß bei vorgestreckter Zunge die Mantelhaare aufgerichtet sind, beim Zurückziehen sich aber glatt



Textfig. 9.

an den Mantel anlegen. Wolff glaubte hierin die Wirkung der sog. Zungenhechel zu sehen, d. h. der Borstenreihe am Rande der Galeae und der Zungentaster, die, nach einwärts gerichtet, die Mantelhaare auflockern sollen. Breithaupt stand zwar dieser Auffassung skeptisch gegenüber, führt sie aber doch »der Vollständigkeit wegen« an und, weil er keinen Ersatz zu bieten vermochte, da keine Muskeln nachweisbar sind. Nun aber zeigt sich die Stellung der Haare abhängig von dem Zustand der Zunge. Textfig. 9 stellt einige Glieder einer ausgestreckten Glossa dar. Da die Haare senkrecht auf der Unterlage aufsitzen, die Unterlage aber straff gespannt ist (×—×), so müssen sie senkrecht vom Mantel abstehen. Bei der durch das Einschlagen hervorgerufenen Verkürzung schiebt sich nun stets das vordere Glied etwas in das nächstfolgende hinein (*b*), da jenes an seinem proximalen Ende enger ist, als dieses an seinem distalen. Bedingung hierfür ist, daß die stark chitinisierten Glieder mittels einer biegsamen Membran, der die Haare aufsitzen, miteinander verbunden sind. Diese Membran erleidet nun bei dem Ineinanderschieben eine Faltung, so daß nun die Basis der Haare

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht mehr parallel zu der Zungenachse, sondern nahezu senkrecht zu dieser steht. Demnach müssen sich die Haare jetzt dem Mantel anlegen. Aus dem Einschlagen der Zunge erwachsen also den Bienen zwei weitere Vorteile, eine Verkürzung derselben und ein automatisches Niederdrücken der Mantelhaare. Wir sehen also, wie wunderbar jede notwendige Vorrichtung auch in ihren zufälligen Begleiterscheinungen bis aufs feinste ausgebeutet wird.

Das Schicksal der Paraglossen beim Einschlagen ist in Textfig. 7 durch die punktierten Linien illustriert. Sie werden an ihrer Basis eingeschlagen, so daß sie neben den Zungengrund zu liegen kommen (Fig. 3), wie bei der festen Verbindung der beiden Teile erwartet werden muß. Hierbei werden die Paraglossenbasen (*P.B*) stark gekrümmt. Die Spannung derselben im Verein mit der des Zungenbeines lassen die Zunge momentan wieder vorschnellen, sobald der Muskelzug nachläßt. Da man aber wohl kaum annehmen kann, daß die Tiere bei eingeschlagenen Mundteilen ständig diese Muskeln in Kontraktion erhalten, hat Breithaupt die Vermutung aufgestellt, daß die Zungenwurzel durch die Horizontalhörner (*x*), die von den Paraglossen ausgehen, in ihrer Lage festgehalten wird, und daß der zweite, nach oben wirkende Muskel der Scherenflügel in Tätigkeit treten muß, um sie wieder aus dieser Einschnappvorrichtung zu befreien. Ich kann diese Vermutung nur bestätigen, ohne jedoch einen direkten Beweis dafür erbringen zu können (Fig. 3 *x* u. *ZG*).

Was nun noch die Unterkiefer betrifft, so ist deren Verhalten aus Fig. 26 zu ersehen. Es finden zwei scharfe Knickungen statt, die eine an der Basis der Galea, während die zweite durch enges Anschmiegen des Cardo an den Stipes zustande kommt. Die Segelhalter klappen hierbei nach vorn um und verlaufen dann dem Cardo und Stipes parallel. Bei einigen Beinsammlern werden sie jedoch in eine S-förmige Windung gezwungen, da hier beim Einschlagen ihr Fixationspunkt am Stipes in nächste Nähe ihres Fixationspunktes am Clypeus zu liegen kommt. Auch das Submentum knickt sich spitzwinkelig zum Mentum nach oben um. Hierdurch wird der gesamte Saugapparat auf ein kleines Paketchen reduziert, das in der unteren Kopfrinne Aufnahme findet. Bei den Bauchsammlern lagert sich dann noch die bewegliche, teilweise sehr lange Oberlippe schützend dem Vorderteile auf.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch der Vollständigkeit wegen kurz den Saugakt erwähnen, und da ich den Untersuchungen Breithaupts hier nur wenig hinzuzufügen habe, lasse ich ihn selbst sprechen. Er zeigt, daß bei der Honigaufnahme zwei verschiedene Leitungswege

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

benutzt werden, »der eine in dem großen Saugrohr des Rüssels« — also auf der Manteloberfläche —, »wobei also die Biene den reichlich vorhandenen Zucker mit ihrer Zunge nur geleckt hatte; der andre Weg durch das Capillarrohr des Chitinstabes« (Zungenbein), »wenn die letzten Reste vom Zucker aufgenommen wurden«. In der Hauptsache wird also der Honig durch die Adhäsion der Mantelhaare des Mantels und der Taster gehoben, und zwar so lange, »als noch genügend Flüssigkeit vorhanden ist, um die Zungenoberfläche sich vollsaugen und derart beladen zu lassen, daß jedes einzelne Capillarröhrchen zwischen den Haaren erfüllt ist, wodurch es den Bienen ermöglicht wird, die Ladung nach dem Zurückziehen der Zunge« (von mir gesperrt) »in das Futteral des Rüssels einzusaugen. Wird aber die Zunge nicht mehr genügend beladen, bekommt das Saugrohr sogar Nebenluft, ist also der frühere Mechanismus nicht mehr ausreichend, dann muß ein andrer feinerer Weg benutzt werden, um noch die letzten Honigspuren von — der Unterlage abzupinseln und nach dem Munde zu leiten. Nun erst kommt die im Zungenstab liegende Capillarröhre mit ihrer zweiteilig auf das Löffelchen ausmündenden Öffnung zur vollen Geltung.« Also nur auf der letzten Strecke wird der Honig gesaugt, auf der ersten entweder durch Adhäsion des Mantels oder durch Adhäsion der Zungenbeincapillaren gehoben. Das sogenannte Saugrohr verdient daher nur seinen Namen insoweit, als die Unterkiefer in Betracht kommen. Die Lippentaster dienen, abgesehen vom Tasten, in erster Linie dazu, die Adhäsion zu erhöhen. Bei *Eucera* und *Mellecta* kommen hier außerdem noch die sehr langen Paraglossen in Betracht. Nicht ganz richtig ist daher die Vorstellung Breithaupts, daß bei geringen Quantitäten das Saugrohr Luft bekommen könnte, da ja aller Honig, auch die letzten Spuren die gleiche Strecke, nämlich von der Zungenbasis ab, durch Saugen fortgeschafft werden. Also muß das Saugrohr an sich schon schließen und nicht erst durch den Inhalt geschlossen werden. Ferner wird bei kleinen Quantitäten nicht ein andrer Weg eingeschlagen als bei großen, sondern solange Fülle vorhanden ist, werden beide benutzt, geht aber der Honig zur Neige, so vermag er nur noch in der engen Capillare der stärkeren Adhäsion zu folgen, bis auf eine nennenswerte Höhe zu steigen und diese anzufüllen.

Nach dieser allgemeinen Betrachtung der Mundteile gehe ich zu der vergleichenden Darstellung derselben bei den solitären Apiden über und beginne mit den Beinsammlern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beinsammler.

Diese Gruppe umfaßt einerseits die sehr hoch entwickelten Gattungen *Anthophora*, *Eucera* und *Xylocopa*, anderseits aber auch so niedrigstehende Formen wie *Halictus* und *Andrena*. (*Colletes* betrachte ich aus praktischen Rücksichten gesondert, im Anschluß an *Prosopis*.) Hieraus folgt schon die Schwierigkeit, allgemeingültige Charaktere für die ganze Gruppe aufzustellen, zumal da wir teilweise einem so primitiven Glossatypus begegnen, daß sich ohne Schwierigkeit die Zunge sämtlicher Apiden von ihm ableiten ließ, wollte man auf der Anatomie der Mundteile allein eine Systematik gründen. Langhoffer hat den Versuch trotzdem gewagt, und zwar operierte er, soviel aus seinem Autoreferat zu ersehen ist — die Originalarbeit ist ungarisch geschrieben —, hierbei lediglich mit dem Maßstab. Daß jedoch die Längenverhältnisse der Glossa, der Paraglossen usw. nicht allein, ohne Rücksicht auf alles andre, zur Systematik ge- und mißbraucht werden dürfen, folgt auch schon aus der Tatsache, daß diese Verhältnisse innerhalb der Gattung infolge Anpassung häufig größere Differenzen aufweisen als bei den verschiedenen Gattungen.

Trotz der Schwierigkeit, allgemeingültige Charaktere aufzustellen, möchte ich doch wenigstens die höchstentwickelten Gattungen der Beinsammler etwas charakterisieren, um sie den im allgemeinen hochstehenden Bauchsammlern gegenüberstellen zu können.

Die wenig bewegliche Oberlippe ist kurz, oval, stark gewölbt und wenig behaart (Fig. 2). Der Stipes zeigt statt der ursprünglichen, langgestreckten Form eine mehr eiförmige Gestalt und trägt am vorderen Teil des Unterrandes eine scharfe Zahnreihe. Die Galea ist wenig gekrümmt und im Verhältnis zu der Unterlippen- und Zungenlänge kurz. Die Lam. vert. derselben ist stark chitinisiert. Die Zunge erreicht in diesen Gattungen unter den solitären Apiden die größte Länge. Es bedarf daher besonderer Vorrichtungen, um die Wirkung der Adhäsion zu verstärken; die bestehen bei *Anthophora* in einer starken Verbreiterung der Mantelhaare (Fig. 5), bei *Eucera* in einer mächtigen Entwicklung der Paraglossen (Fig. 8). Die Galea vermag nur einen geringen Teil der Glossa zu bedecken, der weitaus größere ist frei. Hiermit möchte ich die Zahnreihe am Stipes in Zusammenhang bringen, der vermutlich die Aufgabe zufällt, die sich leicht mit Pollen beladende Zunge wieder zu reinigen. Das Löffelchen ist nur schwach nach oben umgebogen und relativ groß. Das Zungenbein läßt stets auch das proximale Hörnerpaar erkennen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei der Besprechung der einzelnen Gattungen werde ich Arten nur dann erwähnen, wenn sie bemerkenswerte Unterschiede gegenüber dem Gattungstypus bieten. Standen mir wenige oder nur eine einzige Art zur Verfügung, so sind diese in Klammer hinter dem Gattungsnamen vermerkt.

Anthophora.

Mandibeln mit sekundärem Höcker, die der ♂♂ nur $^2/_3$ so lang als die der ♀♀; die Form ist jedoch bei beiden annähernd dieselbe. Stipes eiförmig, mit scharfer Zahnreihe am Vorderrande und langen weichen Fiederhaaren am Unterrande (Fig. 4). Lam. hor. der Galea durchsichtig, Lam. vert. dunkelbraun chitinisiert. Kiefertaster sechsgliedrig. Glossa sehr lang, mit stark verbreiterten Haaren. Löffelchen flach, dünn und spärlich behaart. Paraglossen vorn unten in einen lang, etwas behaarten Zipfel ausgezogen. *A. crinipes* zeigt eine kürzere Glossa als *A. acervorum*. Auch sind die Mantelhaare hier weniger verbreitert. Das Löffelchen ist gegen den Rand so dünn, daß es leicht durch den Gebrauch ausfranst (Fig. 6). (In geringem Maße auch bei *acerv.*) Ich traf alle Übergänge zwischen den in *a* und *b* gegebenen Formen, und zwar waren es stets die ♀♀, bei denen die stärkste Abnutzung gefunden wurde. *Anth. retusa* ist durch eine sehr schlanke Glossa ausgezeichnet, während *tarsata* durch eine eigentümliche Bildung des Löffelchens auffällt (Fig. 5). Dasselbe ist kaum verbreitert, dagegen mit langen Borsten besetzt, die jedoch stets teilweise abgerissen zu sein scheinen, wie ich denn auch keinen Rüssel dieser Art untersuchte, der nicht eine Menge abgerissener Mantelhaare hätte erkennen lassen. Alle machten einen sehr defekten Eindruck, und es scheint hier wohl ein bisher noch unbekannter biologischer Faktor mitzuspielen, der die eigentümliche, zum Strapazieren jedenfalls günstigere Form des Löffelchens bedingt hat.

Eucera (*longicornis*).

Stipes oval, mit zahlreichen Tastborsten in der oberen Hälfte (Fig. 7). Die Lam. vert. setzt nach vorn plötzlich ab, um sich nur noch als schmaler Streifen weiter fortzusetzen. Lam. hor. stark entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig. Glossa sehr schlank. Der Zungenmantel schiebt sich auf dem Löffelchen bis gegen dessen Spitze vor (Fig. 9). Die Mantelhaare sind nicht merklich verbreitert. Die proximalen Zungenbeinhörner sitzen in der Nähe des Mentum, sind stark chitinisiert, aber nur wenig ausgeprägt und können, da sie das Zungengrundhorn bei weitem nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erreichen, diesem auch nicht bei vorgestreckter Zunge als Stütze dienen, wie es bei *Apis mellifica*, *Bombus* und *Anthophora* der Fall ist. Die Paraglossen sind auffallend lang (Fig. 8) und bestehen aus einer basalen Schuppe, der außen ein langgezogener, am Ende spiralig gekrümmter Streifen aufsitzt, der wieder eine stärker chitinisierte Gräte (*g*) und eine häutige Fahne (*f*) erkennen läßt. Sie liegen seitlich der Glossa an, so daß ihr unterer Rand von dem Taster überdeckt ist (vgl. Fig. 37, *Melecta*); diesen überragen sie jedoch um ein Beträchtliches und erreichen fast die Zungenspitze. Das erste Glied des Zungentasters übertrifft das zweite bedeutend an Länge, und ist, wie auch dies, stark verbreitert.

Xylocopa (*violacea*).

Mandibeln sehr stark, nach vorn sich plötzlich in scharfe Spitze verjüngend. Stipes ähnlich wie bei *Anthophora*. Lam. int. klein, stark chitinisiert, mit zahlreichen langen Borsten. Die breite Galea trägt an der Spitze zahlreiche Nervenendapparate, die jedoch nicht wie bei andern auf Papillen aufsitzen, sondern in Gruben eingelassen sind. Ob man es hier mit einer Schutzvorrichtung zu tun hat, ließ sich aus dem bisher bekannten biologischen Material nicht entnehmen. Kiefertaster sechs-(fünf-)gliedrig; die eingeklammerte Zahl gibt jeweils die weniger häufig vorkommende Variation an. Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ sind hinsichtlich der Tasterglieder bei keiner Gattung vorhanden, auch nicht da, wo die Rückbildung sehr stark in Fluß ist (*Osmia*). Die Glossa, sowie der ganze Saugapparat, ist gedrungener und kürzer als bei *Anthophora*; die Mantelhaare sind nicht verbreitert. Das stark behaarte Löffelchen macht den Eindruck, als sei es aus dachziegelartig übereinander liegenden Schuppen zusammengesetzt. Für das proximale Zungenbeinhorn gilt das bei *Eucera* Gesagte. Die Paraglossen (Fig. 10) sind kurz und bestehen aus einem äußeren, stärker chitinisierten Blatt, das sich unten in eine weichhäutige, nach innen zu gelegene Lamelle umlegt, die nach vorn in zwei Zipfel ausläuft. Die Verwachsungsstelle mit der Glossa ist durch die gezahnte Linie angegeben.

Ceratina (*dentiventris*, *cucurbitina*).

Die Mundteile erinnern noch sehr an die der höchstentwickelten Beinsammler, doch sind sie kürzer. Der Stipes zeigt die ursprünglichere langgestreckte Form, und die Zahnreihe am Unterrande ist schwach entwickelt. Lam. int. häutig; Galea vorn sehr stark gekrümmt und relativ lang, ihre Lam. vert. wenig chitinisiert, die Lam. hor. häutig und namentlich der Spitze zu stark entwickelt. Der großen Ähnlichkeit wegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann ich wohl hinsichtlich der Galea auf die Abbildung von *Nomada* (Fig. 40) verweisen. Kiefertaster fünf-(sechs-)gliedrig und zeigt relativ die gleiche Länge wie die bisher erwähnten. Das Löffelchen ist noch sehr klein, schwach entwickelt und rechtwinkelig nach oben abgeknickt. Die proximalen Zungenbeinhörner sind nahezu so stark entwickelt wie bei *Anthophora*. Die beiden Basalglieder des Zungentasters sind gleichlang, die Endglieder inserieren seitlich am zweiten Gliede, wie bei allen höheren Formen.

Systropha (*curvicornis*).

Oberlippe sehr kurz, mit starken, mäßig langen Borsten am Vorderrand. Mandibeln bei ♂ und ♀ annähernd gleich, bei ♂ etwas stärker gekrümmt. Stipes sehr lang (Fig. 11); die Zahnreihe fehlt, ebenso die langen Fiederhaare, die meist hinten dem Unterrande ansitzen. Die kurze Galea und der diese weit überragende lange Taster kennzeichnet *Systropha* als niedere Form. Die sechsgliedrigen Taster bilden hier die axiale Fortsetzung des Stipes nach vorn. Das Submentum stellt eine dreieckige Platte dar, die die paarige Anlage noch erkennen läßt. Die Seitenspangen, die nach den Cardines führen, treten noch kaum hervor (*). Ebenso die Mittelspange (*m*), die die Verbindung mit dem Mentum vermittelt. Die mäßig lange Glossa zeigt noch den typischen Bau wie bei den bisher besprochenen. Das Löffelchen ist noch wenig verbreitert und mit langen Haaren besetzt. Die Paraglossen weisen in ihrer Form auf die niedrigstehenden Gattungen *Andrena* und *Halictus* hin. Sie bestehen aus einer breiteren Basalschuppe, die sich nach vorn in einen mäßig langen häutigen Lappen auszieht, der sich von unten der Glossa anlegt. Der Zungentaster zeigt ebenfalls ursprünglichere Formen, indem die beiden Endglieder nicht seiten-, sondern endständig dem zweiten Gliede aufsitzen. Er legt sich der Zunge mehr seitlich an, so daß zwischen beiden ventral eine Rinne frei bleibt.

Panurgus (*calceolatus*).

Stipes langgestreckt (Fig. 12), von der Lam. int. überlagert, die eine wenig konstante Form zeigt. Die Galea ist sehr kurz, an der Basis mit einem Kamm versehen und von dem sechsgliedrigen Palpus überragt. Die Segelhalter ohne scharfe Abgrenzung. Die Zunge ist mäßig lang. Ein Löffelchen ist noch nicht entwickelt. Das Zungenbein ist in seinem proximalen Verlauf gespalten. Der Zungentaster zeigt noch sehr ursprüngliche Form. Das Basalglied ist zwar schon den drei andern an Länge überlegen, zeigt jedoch noch keine Abflachung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nomia (*diversipes*).

Oberlippe bei den ♂♂ kurz und breit; in der Form sehr variabel (Fig. 16*a*). Bei den ♀♀ größer (*b*) und in der Mitte mit einem rostrumartigen Aufsatz versehen; beidemal mit starren Borsten besetzt. Die Mandibeln der ♂♂ sind spitz, die der ♀♀ abgerundet, mit sekundärem Höcker. Der Stipes ist langgestreckt (Fig. 14). Die Lam. int. nahezu senkrecht auf diesem stehend, dem Segelhalter angelegt. Die Galea zeigt an der Spitze eine kleine Einkerbung, an der beim Einschlagen eine Knickung stattfindet, vermutlich um die Sinnesborsten an der Spitze gut zu schützen. Der Kamm ist gut entwickelt (Fig. 15); der Taster mäßig lang, sechsgliedrig. Das Submentum zeigt die ursprüngliche Dreiecksgestalt. Hinsichtlich der Glossa führt uns *Nomia* zum erstenmal den primitiven Typus vor, der in dem Fehlen der Doppelröhrenbildung besteht (Fig. 13). Wir haben es hier noch mit einer einfachen, dorsoventral stark abgeplatteten, von oben gesehen herzförmigen Zunge zu tun, die auf dem Querschnitt eine langgezogene Ellipse darstellen würde. Eine Zungenfurche existiert demnach noch nicht. Ebenso fehlt das Löffelchen. Das Zungenbein ist im proximalen Teil gespalten und läßt bis in die Spitze eine Zweiteilung erkennen. Die Paraglossen sind relativ lang und überragen die noch sehr kurzen Zungentaster.

Da die systematische Stellung von *Nomia* noch sehr unsicher ist, so möchte ich erwähnen, daß den Mundteilen nach eine Ableitung von *Colletes*, wie Friese vermutet, nicht gut möglich erscheint. Dagegen weisen die Oberlippe, die Lam. int., Galea und Glossa vielmehr auf eine Verwandtschaft mit *Halictus* hin.

Andrena.

Die zweiteilige Mandibel ist lang gestreckt, und zwar bei den ♂♂ meist kleiner, aber spitzer und schärfer gekrümmt. Oberlippe kurz, mit starken Fiederborsten besetzt. Stipes mäßig gestreckt (Fig. 19). Die Lam. int. liegt als schwarzer, mit langen Borsten dicht besetzter Chitinknäuel vor dem Segelhalter. Die Galea trägt einen gut ausgebildeten Kamm, der von der starken Lam. hor. überlagert ist. Lam. vert. mit starken Randborsten. Kiefertaster kurz, sechsgliedrig. Der Segelhalter setzt in der Mitte des Mentum an. Die Glossa zeigt bei manchen Formen (*A. marginata*) den Beginn einer seitlichen ventralen Umkrempelung, wodurch die Doppelröhrenform der hochentwickelten Zungen entsteht. Ihre Basis ist im Verhältnis zu dem gegliederten Teil meist sehr lang. Im übrigen zeigt ihre Form bei den einzelnen Arten große Verschiedenheiten. Leider fehlten mir gerade die, die infolge der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bevorzugung ganz spezieller Blüten schon einen höher entwickelten Saugapparat vermuten lassen. Doch hoffe ich später unter andern Lücken, die in dem Übergehen einiger Gattungen bestehen, auch diese auszufüllen. Das Zungenbein ist am Grunde gespalten (Fig. 17). Die Paraglossen bestehen aus einem breiten Basalstück, dem der verschiedenen Glossenform entsprechend eine mehr oder weniger ausgezogene Spitze ansitzt (Fig. 17 und 18), die sich von unten der Glossa anlegt. Die Geschmacksorgane, die bei den höheren Formen auf dem oberen, verbreiterten Teil des Zungenbeinhornes zu finden sind, sitzen hier vor diesem; und zwar sind sie nicht allein auf die dorsale Seite beschränkt, sondern lassen sich auch seitlich nach vorn bis zu der Berührungsfläche der Zunge mit den Paraglossen verfolgen. Ein ähnliches Verhalten gilt auch schon für *Nomia*, und überhaupt für alle niedrigstehenden Formen. Auf die Bedeutung dieser Verteilung der Geschmacksorgane werde ich bei *Colletes* näher eingehen. Das Basalglied des Zungentasters zeigt eine eigentümliche Krümmung in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen, ist länger als die übrigen, läßt jedoch noch keine Abflachung erkennen.

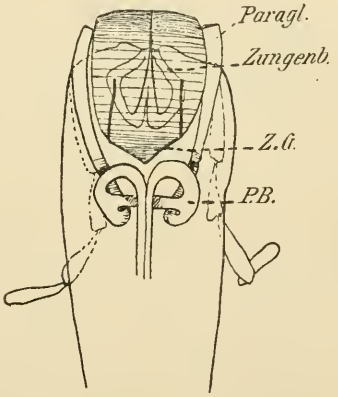
Sehr niedrigstehende Typen sind hinsichtlich der Glossa: *A. bimaculata*, *nigroaenea*, *trimmerana*, *neglecta*, deren Zungenbasis über die Hälfte so lang ist als der gegliederte Teil (Fig. 18), *A. carbonaria*, deren Zungenspitze durch plötzliche Verjüngung in dem vordersten Teil seltsam abgesetzt erscheint, während die Zweiteilung des Zungenbeines weniger zum Ausdruck kommt als bei den übrigen; ferner *A. fulva*, deren Glossa durch ihren gedrungenen Bau auffällt. Die Geschmacksknospenregion zieht sich hier seitlich bis nahe zu der halbrinnenförmig eingerollten Paraglossenspitze vor. Die höchstentwickelte Glossa fand ich bei *A. marginata*, vermute jedoch bei den Nichtuntersuchten noch weitere Fortschritte. Hier ist die Zunge in der Aufsicht durch die beginnende ventrale Einrollung der Seitenränder schon wesentlich schlanker. Erwähnt sei noch, daß bei den ♂♂ dieser Art der Kamm nur noch als angedeutet bezeichnet werden kann, während man ihn bei den ♀♀ gut entwickelt findet. *A. apicata* schließlich fällt durch die bei den ♂♂ überaus schlanken und spitzen, nahe der Basis stark einwärts gekrümmten Mandibeln auf.

Halictus.

Die Oberlippe besteht bei dem ♀ aus einer breiten Basis, der in der Mitte eine fast rechtwinkelig nach vorn abgebogene dreieckige Spitze aufsitzt (Fig. 20 *L* und 24 *b*). Auf der Oberseite derselben verläuft

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein stark chitinisierter Grat hin, der nach vorn den übrigen Teil der Spitze etwas überragt. Das ganze Gebilde erinnert an die Oberlippe von *Nomia*. Bei dem ♂ fehlt die Spitze samt dem Grat. Der Rand ist stets mit starken Borsten besetzt. Was den Zweck dieser seltsamen Gestaltung und starren Behaarung betrifft, so könnte ich nur allzuwenig gestützte Vermutungen aufstellen, als daß es lohnte, sie hier zu erwähnen. Die Mandibeln der ♂♂ sind meist kleiner als die der ♀♀, jedoch spitzer und schärfer gebogen (Fig. 23). Der Stipes ist lang gestreckt, nach vorn in den Taster auslaufend. Zwei Drittel seiner Länge wird von der Galea überlagert, die eine ausgeprägte Lam. hor. zeigt und am Vorderrande einen Borstenbesatz trägt (Fig. 22). Beim Zusammenlegen findet, wie bei *Nomia*, eine doppelte Knickung der Galea an den an der Figur mit Sternchen bezeichneten Stellen statt. Die Lam. int. zeigt hier ebenfalls dasselbe Verhalten wie dort, indem sie als chitinige Gräte vor dem Segelhalter diesem parallel verläuft. Der Kiefertaster ist sechsgliedrig; das Submentum langgestreckt (Fig. 20, 22), dreieckig, die Spitze dem Mentum zugekehrt und läßt deutlich seine paarige Entstehung erkennen (besonders gut bei *H. tetrazonius*). Das Mentum gleicht etwa einer Zigarre, deren Spitze dem Submentum zugekehrt ist. Die Glossa ist herzförmig (Fig. 21). Eine Zungenfurche ist nicht entwickelt, doch läßt sich bereits eine, wenn auch sehr schwache, ventrale Vorwölbung der Seitenränder beobachten. Ein Löffelchen fehlt. Die Mantelhaare sind an ihrem freien Ende stockgriffartig umgeknickt und stehen an der Zungenspitze etwas dichter, indem sie hier einen schwach ausgebildeten Haarschopf bilden. Die Zungengrundhörner sind lang und schmal, wie auch bei *Andrena*. Auch die Geschmacksknospenzone zeigt dieselbe Ausdehnung wie dort. Ebenso kann ich bezüglich des Verhaltens des Zungenbeines auf jene verweisen. Die Vorderenden der Paraglossen, die seitlich die Zunge umgreifen, um sich ihr von unten her anzulegen, sind löffelartig verbreitert. Bei den verschiedenen Arten läßt die Glossa nur verschiedene Größen, entsprechend der Körpergröße, erkennen. Erwähnt sei hier noch, daß der Einschlagmechanismus bei allen niederen Formen etwas modi-



Textfig. 10.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fiziert ist. Wie aus Textfig. 10 zu ersehen, wird das am Grunde zweigeteilte Zungenbein stark auseinander gesperrt, verläuft, von oben gesehen, zunächst rückwärts, vereinigt sich dann, um in der Glossa nach vorn zu ziehen. Besonders auffallend ist das Verhalten der Paraglossenbasen, die gegenseitig fest miteinander verbunden sind und daher in eine eigentümliche Schleife gezwungen werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß innerhalb der Beinsammler die verschiedensten Übergangsstufen, die von den einfachsten Mundteilen von *Halictus* zu den höchstkomplizierten hinüberleiten, gefunden werden. Fragen wir uns nun kurz, wie sich in den einzelnen Teilen die Höherentwicklung kund gibt, so kommen wir zu folgendem. Die Galea verlängert sich stark; der Taster, dessen Funktion ein gewisses Exponiertsein verlangt, hält diesem Wachstum zunächst stand und erreicht hierdurch eine bedeutende Länge (Fig. 12, 11, 40), geht aber, sobald er von der Galea überlagert wird, wieder zurück und zeigt bei den höchsten Formen schon deutlich Spuren von Degeneration und Rudimentation. Die Entwicklung des typischen Submentum aus einer paarig angelegten dreieckigen Platte läßt sich aus Fig. 11 und 29 (*Colletes*) ableiten. Aus der Platte differenzieren sich zwei laterale und eine mediale Spange heraus, während diese selbst im übrigen verschwindet. Die ursprünglich dorsoventral abgeplattete, herzförmige Glossa erhält durch ventrales Umschlagen der Ränder die Doppelröhrenform. Das Löffelchen bildet sich erst, nachdem diese schon längst erreicht ist. Der Zungentaster, ursprünglich aus etwa gleichlangen, im Querschnitt runden Gliedern bestehend, streckt sich, wobei lediglich die zwei Basalstücke in Betracht kommen, und plattet sich ab.

Dies alles gilt natürlich auch für die Bauchsammler, wenn auch hier die Differenzen zwischen den Niedrigststehenden (*Heriades*) und den Höchstentwickelten (*Anthidium*) im Verhältnis zu den bisher betrachteten nur gering sind.

Bauchsammler.

Als allgemein gültige Merkmale können hervorgehoben werden: Oberlippe mehr lang als breit; die Mandibeln gleichen im Umriß mehr oder weniger einer halbgeschlossenen Faust mit mäßig gestrecktem Zeigefinger. Der Stipes ist stets langgestreckt, die Lam. int. als vertikal stehendes Segel gut entwickelt. Die stark gekrümmte, relativ sehr lange Galea zeigt eine scharf ausgeprägte Oberflächenstruktur. Sie ist wenig chitinisiert und bedeckt die Glossa zum größten Teil. Diese ist schlank,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Löffelchen klein und stets rechtwinkelig nach oben umgeknickt (Fig. 27).

Anthidium (*manicatum* ♀).

Oberlippe lang, nahezu rechteckig; vorn spärlich mit Borsten besetzt. Mandibeln mit scharfer Spitze; diese eingerechnet, verläuft der schräge, mediane Vorderrand in sechs scharfen, kegelförmigen Zähnen. Der Stipes ist langgestreckt und in der vorderen Hälfte des Unterrandes mit in regelmäßigen Abständen stehenden, scharfen Zähnen versehen, die an die bei *Anthophora* usw. vorkommenden erinnern, obwohl die Funktion hier eine andre sein mag, wie denn auch die Entstehung der beiden nichts miteinander zu tun hat. Vermutlich sind sie mit der Verwendung von Harz bei dem Nestbau und dem Abschaben von Pflanzenwolle in Zusammenhang zu bringen. Die Galea unterscheidet sich nicht wesentlich von der von *Chalicodoma* in Fig. 28 wiedergegebenen; doch ist sie schlanker, relativ länger und schärfer gekrümmt. Der Kiefertaster besteht nur noch aus zwei Gliedern. Die Glossa bietet keine Besonderheiten. Sie schließt sich im Bau ebenso wie die von *Trachusa* an die Zunge von *Osmia* und *Chalicodoma* an. Nur die Längen differieren.

Trachusa (*serratulae*).

Oberlippe vorn abgerundet; spärlich mit Haaren besetzt, die bisweilen in Büschel angeordnet sind. Mandibeln mit zwei sekundären Höckern. Stipes schlank. Der Unterrand trägt im proximalen Verlauf lange, feine Fiederhaare, nach vorn dagegen kurze, isoliert stehende Borsten, die als Vorstufe einer Zahnreihe, wie sie sich bei *Anthidium* findet, angesehen werden kann. Die Galea ist etwas weniger reich an Nervenendigungen, als die von *Anthidium* und *Chalicodoma*. Der Kiefertaster besteht aus drei (vier) Gliedern. Die Teilung des Submentum in die zwei Stücke, wie sie bei *Apis mellifica* gefunden werden, ist hier nahezu vollendet. Die Glossa ist lang und schlank; ebenso der Zungentaster, dessen erstes Glied um ein Weniges kürzer ist als das zweite.

Chalicodoma (*muraria*).

Die Oberlippe ist sehr lang; bei den ♂♂ wesentlich kleiner als bei den ♀♀. Sie läßt bei eingeschlagenen Mundteilen nur noch die untere Hälfte derselben frei. Der Vorderrand ist mit nach der Medianlinie zu konvergierenden Reusenhaaren versehen. Auch hierin zeigen sich sexuelle Unterschiede, ebenso wie auch an den Mandibeln, die bei den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

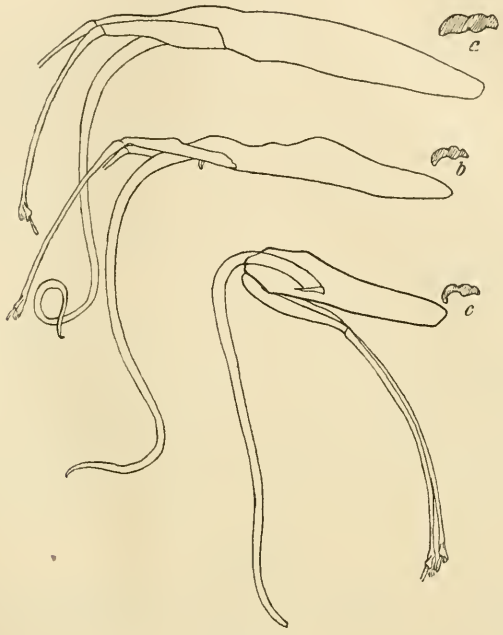
♂♂ kleiner und am Oberrande mit langen, weichen Haaren besetzt sind, während bei denen der ♀♀ eine aus kurzen Borsten bestehende, dichtgestellte Reuse fast die ganze obere Kante entlang läuft. Ein Borstenbüschel findet sich ferner bei beiden Geschlechtern zwischen der Spitze und dem sekundären Höcker. Der Stipes ist weniger schlank, am proximalen Teil des Unterrandes mit derben Fiederhaaren besetzt (Fig. 28). Die Lam. int. ist als vertikal gestelltes Segel sehr stark entwickelt (Korrelation mit der Oberlippe, siehe früher). In der Kehlhaut finden sich häufig kleine weiße Kügelchen, vermutlich Ca-Salze, die beim Bauen Verwendung finden. Die Galea ist relativ kurz und breit. Ihre Strukturzeichnungen bestehen aus einfachen eingekerbten Linien, die auf der Innenlamelle der Lam. vert. nach unten vorn ziehen, am Unterrande sich auf die Außenlamelle fortsetzen und hier nach vorn oben verlaufen. Da die ganze Lam. vert. jedoch durchsichtig ist, so gewinnt sie durch die in der Durchsicht sich kreuzenden Liniensysteme der beiden Flächen ein kariertes Aussehen. Kiefertaster dreigliedrig. Gelenkige Verbindung des Stipes mit dem Segelhalter sehr deutlich (*A*).

Osmia.

Oberlippe nahezu rechteckig, mit seitlich umgeschlagenen Rändern (Fig. 25, 26). (Bei *O. rufahirta* vorn abgerundet.) Die Mandibeln bei den ♂♂ kleiner als bei den ♀♀, meist dreihöckerig, bei verschiedenen Arten sehr variierend. Während die Mandibeln der ♀♀ innerhalb der Art sehr konstante Form zeigen, gilt für die ♂♂ sowohl bezüglich der Größe, als auch bezüglich der Form das Gegenteil (*O. cornuta*, *bicolor*, *rufa*). Die Lam. int. ist weniger stark ausgebildet als bei *Chalicodoma*. Die Krümmung der Galea zeigt bei *O. rufa* große individuelle Schwankungen. Im allgemeinen ist sie stärker gekrümmt und schlanker als die von *Chalicodoma* (Fig. 25). Kiefertaster fünf-, (vier-)gliedrig; häufig bei ein und demselben Individuum rechts und links verschieden. Das Zungengrundhorn ragt nach unten um ein Drittel seiner Länge über die Zunge vor. Paraglossen sehr klein. Das erste Glied des Zungentasters ist bei den meisten Arten etwas kürzer als das zweite, das bei *O. adunca* ganz besonders schlank entwickelt ist (Textfig. 11 *c*). *O. bicolor* sei noch hervorgehoben als eine Form, bei der das Submentum sich bereits in zwei Stücke gespalten hat, die nur locker verbunden sind. Im allgemeinen zeigen die Osmien hinsichtlich der Mundteile eine größere Übereinstimmung als ich erwartete, da Friese gerade hier die scharfe Abgrenzung der Arten hervorhebt. Während manche Arten nur schwer aus den Mundteilen zu erkennen wären, und bisweilen, trotz

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr verschiedener Körpergröße oft dieselbe Glossalänge aufweisen (*O. rufa* und *cornuta*, Textfig. 11 *a* und *b*), finden sich allerdings auch einige, die ohne weiteres eine sichere Bestimmung ermöglichen würden,



Textfig. 11.

so z. B. *O. adunca*, die, trotzdem sie viel kleiner ist als *cornuta*, diese an Glossalänge doch übertrifft. (Die Körpergröße ist in $^2/_3$ der nat. Gr. angegeben.) Ich werde später darauf zurückkommen.

Heriades (*nigricornis*).

Die Mundteile der ♂♂ sind wesentlich kleiner als die der ♀♀. Die Oberlippe und die Mandibeln, die einzelne ährenförmige Haare tragen, zeigen bei den ♀♀ konstantere Formen als bei den ♂♂. Die Galea der ♀♀ ist kaum gekrümmt, stark chitinisiert, und zwar sowohl die Lam. vert. als auch die Lam. hor., und läuft vorn in eine dolchartige Spitze aus. Die typische Oberflächenstruktur ist nicht mehr zu erkennen, ferner sind die Nervenendapparate sehr spärlich und werden an der Spitze ganz vermißt. Dies alles läßt vermuten, daß man es hier mit einer biologischen Anpassung, jedenfalls an den Nestbau, zu tun hat. Dies wird um so wahrscheinlicher, als bei den ♂♂ nichts von all dem zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden ist. Hier ist die Galea stärker gekrümmt; die Lam. hor. ist fast gar nicht, die Lam. vert. nur wenig chitinisiert, so daß die Oberflächenstruktur deutlich zum Ausdruck kommt. Die dolchartige Spitze fehlt, und die Nervenendigungen häufen sich nach vorn zu. Anderseits finden wir aber auch bei den ♂♂ eine Neuerwerbung gegenüber den bisher besprochenen Gattungen. Es sind dies die auch andern Formen zukommenden, hier aber stark ausgebildeten und verlängerten Borsten, die hier eher den Namen Stachel verdienen und vereinzelt dem Galearücken an seiner oberen Außenkante aufsitzen. Man darf wohl auch hier eine biologische Bedeutung vermuten. Der Kiefertaster ist dreigliedrig. Die Zunge relativ kurz, das Basalglied des Zungentasters steht dem zweiten Glied an Länge bedeutend nach. Die beiden Endglieder sind seitlich an dem zweiten inseriert.

Heriades ist die niedrigste Form der Bauchsammler, kann jedoch nicht als Ausgangspunkt für die übrigen angesehen werden, wie bisher geschehen, da der Kiefertaster hier stärker rudimentiert ist als bei *Osmia*. Auch macht schon der hier allein auftretende, stark ausgeprägte sexuelle Dimorphismus hinsichtlich der Galea eine Abstammung der andern Gattungen von dieser mindestens sehr unwahrscheinlich.

Urbienen.

Diese umfassen die Gattung *Prosopis* und *Sphecodes*. Die systematische Stellung von *Colletes* ist fraglich; aus praktischen Rücksichten reihe ich sie hier an.

Sphecodes (*gibbus*, ?)

erinnert in seinen Mundteilen sehr an *Halictus*, doch sind sie hier noch etwas primitiver. Die spatelförmige Operlippe bedeckt die eingeschlagenen Mundteile; die Mandibeln sind im Verhältnis zum Kopf sehr groß. In Ruhelage überdecken sie sich gegenseitig auf $^2/_3$ ihrer Länge. Die Unterkiefer lassen sich kaum von denen von *Halictus* unterscheiden (Fig. 36, 22), den einzigen Unterschied bietet die Lam. int., die sich hier etwas schärfer vom Segelhalter abhebt. Die Paraglossen zeigen an ihrem nach unten vorn ziehenden Teil noch nicht die Verbreiterung wie bei *Halictus*, sondern laufen spitz aus (Fig. 35). Die Glossa ist vorn mehr abgestumpft, zeigt jedoch in dem vorderen Teil schon die gleiche Behaarung wie *Halictus*, indem auch hier am freien Ende der Haare eine stockgriffartige Umknickung stattfindet. Der Hypopharynx tritt hier in Form eines abgerundeten Hautlappens auf (Fig. 35 *Hy*), während er bei *Halictus* mit seinem Vorderrande dem Zungengrund-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

horn entlang verläuft (Fig. 21). Die Artunterschiede sind hier noch geringer als dort und beschränken sich fast ausschließlich auf Größenunterschiede, die denen des ganzen Tierchens proportional sind.

Prosopis (?).

Leider fand ich unter dem mir zur Verfügung stehenden Material nur ein einziges Exemplar mit ausgestreckten Mundteilen, welches sich von den andern durch auffallend kleine Körperform und infolge davon auch durch sehr minutiöse Mundteile auszeichnete. Meine Untersuchungen hinsichtlich der Glossa blieben daher etwas lückenhaft.

Bei Betrachtung der Unterkiefer fällt auf, daß hier die Lam. vert. und hor. durch einen Einschnitt voneinander getrennt sind (Fig. 34 *b*). Beide sind sehr kurz und von dem sechsgliedrigen Kiefertaster überragt. An der Basis sitzt ein mächtig entwickelter Kamm. Das Submentum stellt eine dreieckige Platte dar. Die Glossa ist herzförmig und zeigt ventral und dorsal an der Mittellinie eine Furchung (Fig. 33). Die Geschmacksknospenzone erstreckt sich seitlich bis gegen die Spitze der Paraglossen, die sehr stark entwickelt sind und am Ende sich löffelartig verbreitern. Außerdem glaube ich jederseits einen seitlich der Glossa ansitzenden, nach vorn schauenden kleinen Zipfel gefunden zu haben, die den bei *Colletes* beschriebenen entsprechen würden. Doch hoffe ich bei dem phylogenetischen Interesse, das dieses Gebilde besitzt, bald Bestimmteres mitteilen zu können. Die Zunge von *Prosopis* wird beim Einschlagen nicht, wie Müller angibt, einfach nach rückwärts umgeschlagen, sondern es finden schon hier im Prinzip dieselben Krümmungen statt, wie bei den höchstentwickelten Apiden.

Während in *Prosopis* meist die Urbiene gesehen wird, von der die Bauchsammler und auch einige Beinsammler abzuleiten sind (Friese), glaubt Verhoeff sie nur als die Vortsufe von *Colletes* ansprechen zu dürfen. Die Mundteile lassen wohl eine Ableitung sämtlicher Apiden von *Prosopis* möglich erscheinen, während eine besonders nahe Verwandtschaft mit *Colletes* nicht zu konstatieren ist (s. *Colletes*). Bezüglich des von Friese hypothetisch aufgestellten Stammbaumes muß ich mein Bedenken aussprechen über die vollständige Isolierung der Gattungen *Ceratina* und *Xylocopa*, von *Anthophora* und *Eucera*. Die allen gemeinsamen indifferenten Merkmale fordern auch einen gemeinsamen Ursprung.

Colletes (*cunicularius*).

Oberlippe herzförmig, mit starken Borsten versehen. Die Unterkiefer erinnern an die von *Andrena* (Fig. 30 u. 19). Die Lam. int. liegt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorn dem Stipes auf. Der Segelhalter setzt sich hier wie dort aus zwei Stücken zusammen, die an der Verbindungsstelle mit dem Stipes ineinander übergehen; beide Male inseriert er in der Mitte des Mentum (Fig. 29). Die Lam. vert. der Galea ist mit zahlreichen Randborsten besetzt und vorn stark verbreitert. An der Basis der Galea ist ein Kamm entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig. Das Submentum besteht aus einer dreieckigen Platte (Fig. 29), aus der sich bereits deutlich zwei laterale und eine mediane Spange herausdifferenziert haben. Ganz eigenartig ist hier die Glossa gestaltet. Ich habe sie in Fig. 29 der Deutlichkeit wegen als einfache Lamelle wiedergegeben, während sie in Wirklichkeit ebenso wie alle andern Zungen aus zwei Wandungen besteht, die einander dicht anliegen, und einen Nerven und Tracheen enthaltenden, allseitig gegen außen abgeschlossenen Raum einschließen. Die seltsame Form veranschaulicht man sich am besten, wenn man sich vorstellt, daß gegen die Basis zu ein Querschnitt etwa die Form eines Hufeisens ergibt, dessen freie Schenkel nach unten zeigen, gegen die Spitze zu jedoch sich mehr der Gestalt eines griechischen Ω nähert. Das Zungenbein ist wohl entwickelt, läßt aber während des ganzen Verlaufes die paarige Entstehung erkennen. Nach vorn zu bietet es im Querschnitt die Form einer nach unten sehenden 3. Bevor es das Ende der Zunge erreicht, verflacht es sich und verliert seine scharfe Umgrenzung. Die Zungenbeinhörner, sowie die Zungengrundhörner sind wohl entwickelt (Fig. 32). Ebenso die Horizontalspange *x* (nach oben hin abgerissen). Präpariert man die Glossa vorsichtig an der Basis ab, und ebenso die Paraglossen, so sieht man, wie sich der Zungengrund seitlich nach vorn in einen Zipfel (*z*) auszieht, der von außen der Zunge dicht anliegt und daher kaum gesehen werden kann, solange diese erhalten ist. (Von dem Sternchen ab nach oben hin setzt die Glossa an.) Über die Bedeutung dieser Spitze, siehe früher. Die Geschmacksknospenzone verläuft von oben hinten nach unten vorn bis nahe zu diesem zipfelförmigen Anhang. Die natürlich auch hier gegliederte Glossa ist dicht mit langen Haaren besetzt, die ihr ein zottiges Aussehen verleihen. Nahe dem Vorderrande ist sie, diesem parallel laufend, von einem Gürtel Tastpapillen umzogen. Die Paraglossen sind an der Basis breit, stark chitinisiert und tragen am oberen Rande starre, regelmäßig angeordnete Sinneshaare (Fig. 31). Nach vorn unten enden sie in ein Gebilde, das in Form und in der Anordnung der Sinneshaare vollständig dem Löffelchen der Bauchsammler entspricht. Die Form der Glossa, wie auch die der Paraglossen steht wohl in engstem Konnex mit dem Nestbau. Die Gewohnheit, den Gang mit erbrochenem Schleim

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auszukleiden (Friese, Schenk), mag wohl Veranlassung zu der seltsamen Form und eigentümlichen Behaarung der Zunge gewesen sein, während die hieraus resultierende geringere Blumentüchtigkeit derselben zu der stärkeren Entwicklung der Paraglossen geführt haben mag. Daß die Hauptmenge des Honigs auf der sehr breiten Zunge den schmalen Weg zwischen Glossa und Paraglossen benutzt, scheint mir zunächst aus dem Reichtum des Paraglossenendes an Sinneshaaren hervorzugehen, dann aber auch aus der Anordnung der Geschmacksknospen entlang dieser Rute. Dasselbe gilt auch für *Prosopis*, die ihre Zelle aus erhärtetem Schleim herstellt (Friese) und hierbei vermutlich auch die Glossa benutzt. Nur ist hier die Anpassung nicht so ausgeprägt.

Sehr viel Schwierigkeit hat bisher die systematische Einordnung von *Colletes* bereitet. Kirby bezeichnet sie als mit *Prosopis* nahe verwandt, Müller läßt sie sich selbständig aus *Andrena* entwickeln, Friese dagegen neigt wieder mehr zur ersten Ansicht, ohne jedoch die Anknüpfungspunkte an *Andrena* zu verkennen. Den Mundteilen nach möchte ich sie entschieden *Andrena* näher stellen als *Prosopis* und in ihnen eine selbständige, durch biologische Verhältnisse von den übrigen stark abweichende, sich dagegen *Prosopis* nähernde Abzweigung sehen, die mit *Andrena* eine gemeinsame Wurzel hat.

Schmarotzerbienen.

Allgemeine Charaktere lassen sich nicht aufstellen, da die einzelnen Gattungen vermutlich von den verschiedensten Gruppen abgezweigt sind. Von *Coelioxys* abgesehen, zeigen sie alle eine beginnende, teilweise auch schon ziemlich fortgeschrittene Rudimentation, die sich allgemein schon durch mehr abgerundete Formen kund gibt. Bezüglich der Länge der Mandibeln (die Form läßt sich nur vergleichen, wenn sie genau gleich orientiert sind) konnte ich stets bei den ♀♀ Differenzen zwischen rechts und links feststellen (*Pasites! Nomada succincta!*), ein deutliches Zeichen von beginnender Rudimentation (Ausnahme: *Epeolus*; nur ein Exemplar untersucht), während ich bei den ♂♂ auch bei *Nomada*, wo ich sie in reicher Zahl zur Verfügung hatte, derartiges nicht beobachten konnte, wohl aber bei denen von *Stelis* und *Coelioxys*, bei denen die Mandibeln wie bei den Bauchsammlern nicht zum Festhalten des ♀ dienen. Die Rudimentation bei den ♀♀ erklärt sich daraus, daß sie die Mandibeln nicht mehr beim Nestbau benötigen. Es sei hier noch darauf hingewiesen, daß ein Vergleich der Mandibeln verschiedener Individuen keine sicheren Resultate gibt, da bei niederen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Formen, zu denen *Nomada* noch zu zählen ist, die Größe der Mundteile immerhin noch einigermaßen eine Proportionalität zu der Körpergröße erkennen läßt. Das Verhältnis der Mundteile der Schmarotzerbienen zu denen der betreffenden Wirtsbienen werde ich später eingehender erörtern und daher hier beiseite lassen.

Melecta (*armata*).

Stipes (Fig. 37) länglich oval, wenig behaart und von der langgestreckten, fast kahlen Lam. int. überlagert. Die Galea erinnert in ihrer Form an die der höchsten Beinsammler. Besondere Beachtung verdient eine kleine Ausbuchtung am Unterrand der Lam. vert. Der Taster ist fünfgliedrig. Das Submentum unterscheidet sich nicht von dem von *Eucera*. Auch die Paraglossen, die bei *Eucera* allein eine bedeutende Länge erreichen, zeigen hier eine ähnlich starke Entwicklung und denselben Bau. Sie reichen bis zu der Mitte des zweiten Zungentasters. Ferner finden wir hier auch die schwach entwickelten proximalen Zungenbeinhörner von *Eucera* wieder. Auch das Längenverhältnis der Zungentasterglieder ist beidemal dasselbe. Beachtet man nun noch, daß die kleine Ausbuchtung an dem Unterrande der Galea wohl kaum lebenswichtig ist, da der ganze Unterkiefer überhaupt bereits in Rudimentation begriffen ist, und daß man daher in ihr nur die Spuren eines bereits rückgebildeten, früher stärker ausgeprägten Gebildes sehen kann, so scheint bei einem Vergleich mit der vorn eingeschnittenen Galea von *Eucera* (Fig. 7) eine Verwandtschaft der beiden wohl kaum mehr zweifelhaft, während anderseits einer Ableitung von *Chalicodoma* hinsichtlich der Mundteile nicht zu beseitigende Schwierigkeiten entgegen stehen würden.

Crocisa (*ramosa*).

Der Unterkiefer erinnert in seiner Gestalt ganz an *Melecta*, nur läßt die Galea die kleine Ausbuchtung am Unterrande vermissen. Der Kiefertaster ist stark rudimentiert und besteht nur noch aus zwei Gliedern. Die Lam. int. sowie das Submentum unterscheidet sich kaum von dem von *Melecta*. Der Zungenmantel setzt sich vorn auf das Löffelchen fort. Die Paraglossen sind auffallend lang, ohne jedoch denen von *Melecta* gleich zu kommen, und laufen vorn spitz zu. Auch das proximale Zungenbeinhorn findet sich hier noch in unverkennbaren Spuren. Das Basalglied des Zungentasters übertrifft das zweite an Länge.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Epeolus (*variegatus* ♀).

Hier finden wir eine schon weiter fortgeschrittene Rudimentation. Der Stipes (Fig. 38) entbehrt fast jeder Behaarung; sein Unterrand ist etwas nach innen geschweift. Galea vorn abgerundet; Lam. hor. schwach entwickelt. Der Kiefertaster besteht aus zwei Gliedern, von denen das erste nur schwach chitinisiert ist. Lam. int. und Submentum wie bei *Crocisa*. Das Zungenbein hört mit dem Zungenmantel auf (Fig. 39), wodurch die Glossaspitze einen stark rudimentierten Eindruck macht. Glossa mäßig lang und gedrungen, proximale Zungenbeinhörner nachweisbar. Die Paraglossen sind kurz. Das erste Tasterglied länger als das zweite.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Melecta*, *Crocisa* und *Epeolus* sind unverkennbar, und ich stimme hierin vollkommen mit Friese überein, der in der Behaarung usw. Anhaltspunkte hierfür gewonnen hat. Da mir jedoch hinsichtlich der Abstammung der Gattung *Melecta* allein *Eucera* in Betracht zu kommen scheint, so würden sich demnach *Eucera—Melecta—Crocisa—Epeolus* annähernd in direkter Folge einander anreihen.

Coelioxys (*afra*, *conoïdea*, ?), *Stelis* (*nasuta* ♂, *aterrima* ♂).

Ganz isoliert unter den Schmarotzern stehen *Coelioxys* und *Stelis* da, die zweifellos von den Bauchsammlern abzuleiten sind, ohne daß sich jedoch, auf die Mundteile allein gestützt, feststellen ließe, ob *Coelioxys* von *Chalicodoma*, *Stelis* aber von *Anthidium* abstammt. Die Mundteile beider zeigen den typischen Bau der Bauchsammler. Der Clypeus ist bei *Coelioxys* am Vorderrande mit dicken, kurzen Fiederhaaren dicht besetzt und erinnert so, unter dem Mikroskop gesehen, lebhaft an ein Kornfeld. Die Unterkiefer bieten *Chalicodoma* gegenüber nichts Besonderes, nur sind die Nervenendigungen weniger zahlreich. Der Taster ist drei-(vier-)gliedrig. Das Basalglied des Zungentasters ist kurz und breit. Rudimentation der Mundteile ist nicht zu erkennen.

Stelis nasuta ♂. Oberlippe sehr lang, schwach chitinisiert. Die Mandibeln in Rückbildung, faustförmig. Stipes wenig behaart, die Zahnreihe von *Anthidium* gänzlich verschwunden. Galea scharf gekrümmt und sehr schlank. Kiefertaster zweigliedrig. Die Unterlippe unterscheidet sich nicht von der von *Anthidium*, nur ist die Zunge und der Zungentaster kürzer. *Stelis aterrima* ♂: Oberlippe stark chitinisiert und stark behaart. Mandibeln dreihöckerig, lassen keine Rudimentation erkennen. Galea kürzer als bei *nasuta* und schärfer gekrümmt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kiefertaster viergliedrig. Glossa plumper und kürzer, ebenso der Zungentaster, dessen erstes Glied bedeutend kürzer ist als das zweite.

Pasites (*maculatus*).

Leider hatten die beiden Exemplare, die mir zur Verfügung standen, die Zunge eingeschlagen. Man hat es hier mit ursprünglich hoch entwickelten, aber bereits stark rudimentierten Mundteilen zu tun. Die Mandibeln sind in beiden Geschlechtern gleich gestaltet. Sekundäre Erhebungen fehlen. Cardines sehr breit. Stipes gestreckt, von der kaum noch zu erkennenden Lam. int. überlagert. Galea in Form an *Chalicodoma* erinnernd. Läßt Oberflächenstruktur erkennen, wenn auch infolge starker Chitinisierung wenig gut. Lam. hor. stark entwickelt. Der Kiefertaster stellt nur noch einen kleinen Chitinhöcker dar. Die samt dem Löffelchen rudimentierte Glossaspitze ist schwarzbraun chitinisiert. Basalglied des Zungentasters länger als das zweite. Über die noch sehr dunkle systematische Stellung geben die Mundteile keinen Aufschluß, obwohl sie mehr Beziehungen mit den Bauchsammlern erkennen lassen. Wohl aber bestätigen sie die Verwandtschaft mit

Biastes (*brevicornis* ♀).

Mandibeln zweiteilig. Oberlippe rund, Stipes länglich, nach vorn sich stark verjüngend. Lam. int. kaum noch zu erkennen. Galea wie bei *Pasites*, nur weniger stark gekrümmt. Kiefertaster fünfgliedrig. Unterlippe wie bei *Pasites*, doch ist die Zungenspitze erhalten. Es ist also hier, wie auch hinsichtlich des Kiefertasters, die Rudimentation noch nicht so weit fortgeschritten wie bei *Pasites*. Damit ist aber auch eine Ableitung der Gattung *Biastes* von *Pasites* ausgeschlossen, wenn auch die Verwandtschaft der beiden nicht zu verkennen ist.

Nomada.

Unter allen den genannten Schmarotzerbienen zeigt *Nomada* die primitivsten Mundteile. Die einzelnen Arten unterscheiden sich nur durch Größe und den Grad der Rudimentation. Die Oberlippe ist groß, wenig chitinisiert, die Mandibeln meist mit sekundärem Höcker, die der ♂♂ dolchförmig, die der ♀♀ etwas größer, vorn abgestumpft. Stipes langgestreckt (Fig. 40). Galea vorn mit scharfer Krümmung. Lam. hor. sehr gut entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig, überragt die Galea. Submentum wie bei den höheren Beinsammlern. An der Unterlippe sind hervorzuheben: die in eine feine, häutige Spitze sich ausziehenden Paraglossen, das gut entwickelte Löffelchen, das an seinem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rande einen Kranz von Sinnesborsten trägt, bisweilen jedoch schon beginnende Rudimentation erkennen läßt (*N. succincta*, Var. *ruficornis*) und die Zungentaster, deren letzte drei Glieder nahezu gleich lang sind. Diese, sowie die primitive Form der Unterkiefer, insbesondere der Galea und des Kiefertasters, machen eine Ableitung von *Epeolus*, wie bisher geschehen ist, unmöglich. Vermutlich hat *Nomada* ihren Ursprung gemeinsam mit *Ceratina* von einer *Systropha* nahestehenden, aber schon höher als diese entwickelten Form genommen.

Anpassung an die Blumen.

Ch. C. Sprengel hat in seinem Werk »Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen« (1793) zum ersten Male auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen der Befruchtung der Blütenpflanzen einerseits und den sie besuchenden Insekten anderseits bestehen. Nachdem lange Zeit später Darwin diese Frage wieder aufgegriffen hatte, folgten ihm bald eine Reihe Forscher, die immer mehr in den geheimnisvollen Bau der Blüte eindrangen und dabei immer fester zu der Überzeugung kamen, daß die Blumen bis in die Einzelheiten des Baues und der Farbe eine Anpassung an die sie besuchenden Gäste bedeuten. Dasselbe gilt aber auch von den Mundteilen der Insekten, die auf Nektargewinn notwendig angewiesen sind. Doch nicht nur die gegebenen Anpassungen waren es, die vielfach studiert wurden, auch die Frage nach dem Zustandekommen derselben erregte lebhaftes Interesse. Nägeli sah die Ursache der Blütenentstehung in einem dauernden Reiz, der durch das Insekt ausgeübt wird, während die Selection nach ihm gerade die umgekehrte Wirkung hervorrufen müßte, indem jede längere Blumenröhre die Befruchtung verhindern und dadurch ausgeschaltet werden sollte. Weismann hat ihm im Jahre 1886 an der Hand des größtenteils von H. Müller festgelegten Tatsachenmaterials geantwortet und seine Behauptung als irrig nachgewiesen. Zugleich zeigte er, daß statt einem dauernden Reiz sehr wohl für die Entstehung der Blumen Selection in Betracht kommen kann und auch ausschließlich in Betracht kommt; denn es besteht hier nicht, wie Nägeli meint, ein Wettkampf »zwischen der Blume und dem sie besuchenden Schmetterling, sondern zwischen diesen beiden und den übrigen Besuchern der Blume, welche ausgeschlossen werden sollen«.

Im vorliegenden sei es mir nun gestattet, an der Hand der vorausgegangenen morphologischen Untersuchung die Anpassung der solitären Apiden an den Nektargewinn und die Möglichkeit der Entstehungsweise dieser Anpassung eingehender zu betrachten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Weg, der bei der Anpassung an den Blumenbesuch eingeschlagen wurde, ist ein doppelter: Einmal die Ausbeutung mittels einer unpaaren Zunge, die dann lediglich in diesem Dienste steht und hierin eine große Vollkommenheit erreicht, wobei die Paraglossen nur Hilfsmittel der Glossa darstellen, und zweitens die Ausbeutung durch die paarigen Paraglossen, während die Zunge selbst hier in erster Linie eine Anpassung an den Nestbau darstellt (*Colletes, Prosopis*). In beiden Fällen entwickelt sich an der Spitze des nektaraufnehmenden Organs ein Löffelchen von typischem Bau (Paraglossen und Glossa), wie denn wohl ein Gebilde von den verschiedensten Organen aus entstehen kann, je nachdem seine Bildung hier oder dort von Vorteil ist. (Vgl. auch Chitinzähne am Stipes und an dem Galea-Kamm.)

Während *Colletes* und *Prosopis* noch sehr wenig blumentüchtig sind, finden wir in der andern Gruppe alle Übergänge bis zu den höchstangepaßten Mundteilen. Daß diese schon in ihrem Bau ganz allgemein einen vortrefflich angepaßten Apparat darstellen, wie derselbe durch die verschiedenen Einschlag- und Rückziehvorrichtungen am Zungengrunde und an dem Aufhängeapparat (Cardines, Submentum) je nach Bedürfnis mehr oder weniger eingezogen werden kann, ist bereits zu Anfang erörtert worden. Ich erinnere ferner noch an die vorteilhaften Begleiterscheinungen, die der Einschlagmechanismus der Zunge bietet, und an die Anpassung der niederen Formen an den Pollengewinn mittels des Kammes der Galea, der überall da auftritt, wo die Körperbehaarung noch nicht seine Rolle zu übernehmen imstande ist. Jedoch auch die feineren Differenzen der Mundteile, wie wir sie zwischen verschiedenen Gattungen und innerhalb derselben finden, lassen sich als Anpassung an verschiedene Blüten erkennen.

Zunächst können wir bei den Höherentwickelten zwei Typen unterscheiden: während uns nämlich bei den Beinsammlern eine gerade gestreckte Galea, mit einer langen, unter ihr frei hervorragenden Zunge entgegentritt, finden wir bei den Bauchsammlern eine scharf gekrümmte Galea, die die Zunge auf ihre größte Länge umscheidet. Drücken wir das Verhältnis der Länge der freien Zungenspitze, gerechnet von der Spitze der Galea bei vorgestrecktem Rüssel, zu der Länge der von der Galea bedeckten Glossa in Zahlen aus, so ergibt sich nebenstehende Tabelle.

Wir ersehen hieraus, daß bei den hochentwickelten Beinsammlern nur ein kleiner Bruchteil der Gesamtzungenlänge innerhalb der von der Galea gebildeten Scheide liegt, während über $^2/_3$ der ganzen Zungenlänge (*Anthophora acerv.*) frei hervorragt. Die der Osmien dagegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

		Länge der freien Zunge	Länge der bedeckten Zunge
Beinsammler:	*Anthophora acerv.*	6 mm	$2^3/_4$ mm
	Anthophora crinipes	$4^1/_2$ »	2 »
	Anthophora retusa	$5^1/_2$ »	3 »
	Anthophora tarsata	5 »	3 »
Bauchsammler:	*Osmia rufa*	$1^3/_4$ mm	2 mm
	Osmia cornuta	2 »	2 »
	Osmia bicolor	2 »	2 »
	Osmia fulviventris	2 »	$2^1/_2$ »
	Chalicodoma muraria	2 »	2 »
	Heriades nigricornis ♂	1 »	$1^1/_5$ »

befinden sich meist über die Hälfte innerhalb der Galeascheide. Berücksichtigt man, daß die Bienen die Hauptquantität des Nektars vermittels der äußeren Behaarung der Glossa gewinnen, so finden die Verhältnisse ihre finale Erklärung darin, daß die Mundteile der Beinsammler durch Anpassung an Blüten entstanden sind, in denen die Zunge keine eingeengten Stellen oder enge Röhren zu passieren hat. Dies gilt in erster Linie von den Labiaten, die hauptsächlich von höherentwickelten Beinsammlern heimgesucht werden. Anderseits bedürfen die Bauchsammler, die überall eine große Vorliebe für Papilionaceen zeigen, einen bis in die Nähe der Spitze geschützten Rüssel, wenn ihnen nicht ein großer Teil des Honigs beim Herausziehen des Rüssels aus der Blüte wieder abgestreift werden soll. (Für *Heriades* kommt Campanula in Betracht, wo die Nektarien von den verbreiterten Basalteilen der Staubgefäße bedeckt sind.) Jedoch nicht nur im großen finden sich bei den verschiedenen Gruppen verschiedene Anpassungscharaktere, auch im kleinen können wir Differenzen, die sich innerhalb einer Gattung bemerkbar machen, häufig als aus Anpassung entstanden nachweisen, wie es auch bei einem so hochwichtigen Organkomplex zu erwarten ist, zumal da hier jede Veränderung doppelt Bedeutung gewinnt, nämlich einmal für das Individuum selbst, und dann für die Nachkommenschaft, deren Entwicklung auf die Blumentüchtigkeit der Mutter angewiesen ist. Sehen wir uns zunächst bei den niederen Formen um.

Während der Bau der Zunge von *Halictus* bei den untersuchten Arten, die alle noch keine Lieblingsblumen besitzen, nur geringe Abweichungen erkennen läßt, sind anderseits die Größenunterschiede der ganzen Mundteile sehr beträchtlich, und eine nähere Untersuchung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lehrt, daß das Größenverhältnis der Mundteile genau dem der Körpergröße entspricht. Dies gilt selbst innerhalb der Arten für die einzelnen Individuen ebensogut, wie für Individuen verschiedener Arten. Die Größe der Mundteile wird also hier lediglich durch die Körpergröße bestimmt, was natürlich nur möglich ist, wenn Blumen mit geringer Honigbergung besucht werden, da hier jedes Individuum etwa entsprechend seiner Körpergröße Honig zu gewinnen imstande ist. Sobald aber die gegenseitige Anpassung weiter fortschreitet, so kann die Körpergröße allein nicht mehr die Größe der Mundteile bestimmen. Denn bei den Hummelblumen wird nun nicht mehr ein kleiner Saugrüssel der Länge entsprechend weniger aufnehmen als ein großer, sondern entweder gleich viel, oder, sobald eine bestimmte Grenze überschritten ist, gar nichts mehr. Dementsprechend finden wir bei allen höher entwickelten Mundteilen bis zu einem gewissen Grad eine Unabhängigkeit der Rüssellänge von der Körpergröße. (Erwähnt sei hier gleich, daß innerhalb der Art bei den höheren Formen die Körpergröße immer konstanter zu werden scheint.) Aus den in Textfig. 11 gegebenen Umrißzeichnungen läßt sich entnehmen, daß z. B. *Osmia cornuta* und *rufa*, da sie dieselben Blüten anfliegen (Lotus, Hippocrepis usw.), auch nahezu die gleiche Rüssellänge besitzen, obschon der Unterschied in der Körpergröße ein ganz bedeutender ist. Anderseits aber zeigt *Osmia adunca* einen längeren Rüssel und auch längere Zungentaster als *Osmia cornuta*, obwohl diese weitaus größere Körperform aufweist als jene. *Osmia adunca* aber fliegt, nach Friese, »wohl ausschließlich an Echium«. Leider hatte ich nur Exemplare mit eingeschlagenem Rüssel zur Verfügung; ausgestreckt würde die Zunge noch, wie zu Anfang gezeigt, um $^1/_6$ ihrer Länge gewinnen. Wenn wir aber beobachten, daß die Arten, die dieselben Blumen anfliegen, nahezu gleichlangen Saugapparat besitzen, trotz verschiedener Körpergröße, andre Arten jedoch, die andre Blüten ausschließlich besuchen, auch in der Länge der Mundteile abweichen und wie in unserm Falle, sogar direkt entgegengesetzt dem Verhältnis der Körpergröße, so können wir in den verschiedenen Rüssellängen nur eine Anpassung an die Blumen sehen. Es scheint mir dies in vielen Fällen die einzige Möglichkeit zu sein, kleinere Differenzen im Bau, Länge usw. als Anpassung nachzuweisen, da bei direkter Betrachtung der Blumen meist nur allgemeine Schlüsse möglich sind. Denn es kommt nicht nur in Betracht, wie weit der Kopf der Biene in die Blumenkrone vorgeschoben werden kann, sondern auch die Kopfhaltung spielt bis zu gewissem Grade mit, dann das gewaltsame Auseinanderdrängen der Blütenteile, das besonders bei den Papilionaceen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine direkte Berechnung der nötigen Rüssellänge ausschließt. Wenn aber verschiedene Arten derselben Gattung insoweit verschiedene Mundteile besitzen, als sie besondere Lieblingsblumen haben, so scheint mir die Annahme, daß diese Differenzen durch spezielle Anpassung entstanden sind, nicht unbegründet zu sein, auch wenn wir es rechnerisch nicht belegen können. Es scheint mir daher viel zu weit gegangen, wenn Knuth in seiner Blütenbiologie zu dem Resultat kommt, die Blumenauswahl sei mindestens ebenso sehr vom Nestbau, früher oder später Flugzeit, besonderer Vorliebe der Larven oder der erwachsenen Insekten für Pollennahrung usw. abhängig, als von dem Rüsselbau und der Rüssellänge. Was speziell den Nestbau betrifft, so beeinflußt er die nektargewinnenden Mundteile nur bei *Prosopis* und *Colletes*. Bei allen übrigen sind es nur die Mandibeln und die die Mundteile beim Bauen schützende Oberlippe, die in ihrer Gestalt vom Nestbau abhängig sein können; die Glossa selbst ist dabei stets eingeschlagen und hat nichts damit zu tun. Auch bei *Xylocopa* und *Heriades*, wo vermutlich die Galea beim Nestbau Verwendung findet, ist nicht einzusehen, daß dadurch auch die Glossa verändert werden sollte. Und selbst wenn dies der Fall wäre, so würde eben in diesen Fällen die Zungenlänge noch von einem zweiten Faktor abhängig sein, ohne daß dadurch der erste — Anpassung an Nektargewinnung in Wegfall käme; er könnte nur eine weitere Einschränkung erfahren.

Auch die übrigen von Knuth angeführten Faktoren können die Rüssellänge nicht bestimmen. Die besondere Vorliebe für Pollennahrung kann deshalb nicht in Betracht kommen, weil wir keine Apiden kennen, die die Larven ausschließlich mit Pollen füttern, wohl aber solche, die ausschließlich Nektar verwenden. Alle sind also auf Nektargewinn angewiesen. Das Sammeln von Pollen hat aber bei den höheren Apiden gar nichts mehr mit den Mundteilen zu tun und geschieht häufig auf ganz andern Blüten (Weiden usw.), als auf denen, die sie des Nektars wegen besuchen. Bei den niederen Formen aber, wo man allenfalls diesen Faktor geltend machen könnte, besteht überhaupt noch keine spezielle Anpassung. Sie kommen also auch hier nicht in Betracht. Übrigens ist bei alledem nicht ausgeschlossen, daß manche Bienen zwar nicht durch den Pollen, sondern durch den Nektar einer Pflanze abgestoßen, diese nicht besuchen, wie es auch bisweilen wirklich der Fall zu sein scheint. Dies kann aber dann nur zur Folge haben, daß die Biene, die infolge ihres Rüsselbaues n Pflanzenarten besuchen könnte, nun auf $n—x$ eingeschränkt ist, wobei x die Anzahl der Pflanzen darstellt, deren Nektar der Biene nicht zusagt. Knuth scheint sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dagegen vorzustellen, daß die Biene diesen Verlust der *x*Pflanzen sich dadurch zu ersetzen sucht, daß sie nun andre beliebig gebaute Blüten besucht. Seine Behauptung wird übrigens schon durch seine eigne Tabelle, die Rüssellänge betreffend, in Frage gestellt. Ich lasse sie hier folgen:

	Rüssellänge
Prosopis	1—1,25 mm
Halictus	1,5—6,0 »
Andrena	2,0—7,0 »
Eucera	10—12 »
Anthophora retusa	15—17 »
Anthophora acerv.	19—21 »

Es spricht doch schon gegen Knuths Ansicht, daß bei *Halictus* und *Andrena* so überaus große Differenzen gefunden werden (die geringe Schwankung bei *Prosopis* ist Folge der Artenarmut), während bei den höher entwickelten die Unterschiedsgrenzen absolut und noch mehr relativ geringer werden. Und zwar treten große Differenzen nur unter den verschiedenen Gattungen auf, entsprechend dem Blumenbesuch, der innerhalb einer Gattung im großen und ganzen ein ähnlicher ist. Auf der Ansicht Knuths basierend, wäre wohl kaum eine befriedigende Erklärung dieser Verhältnisse möglich. Knuth sagt ferner an andrer Stelle »die Blumenstetigkeit der langrüsseligen Apiden ist eine sehr große«. Wie wäre aber das zu erklären, wenn nicht durch die Annahme, daß eben die langrüsseligen Apiden die speziellste Anpassung von allen zeigen, daß sie eine bestimmte Pflanze deshalb bevorzugen, weil sie aus ihr am bequemsten und infolge des Ausschlusses andrer auch am sichersten den Nektar gewinnen. Am bequemsten aber, weil ihr Rüssel am besten an diese Blume angepaßt ist; am sichersten aber, weil andre diese Quelle nicht besuchen können, da hierzu eine bestimmte Anpassung nötig ist, nämlich die, die die betreffende Bienenart eben besitzt.

Ferner beweist auch die Tatsache, daß mit der Rudimentation der Mundteile der Schmarotzerbienen, auf die ich später noch zurückkommen werde, eine Abnahme des Besuches von Bienenblumen zusammenfällt, daß jede Änderung der Mundteile auch den Besuch andrer Blüten fordert. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß jedesmal die Teile, die für das Individuum keinen Selectionswert besitzen, eine große Inkonstanz der Form und Größe zeigen: so die Oberlippe der ♂♂, die Mandibeln der ♂♂ bei den Bauchsammlern, und überhaupt überall da, wo sie nicht zum Ergreifen und Festhalten des ♀ dienen. Ferner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Mandibeln der ♀♀ bei *Nomada*, die als Schmarotzerbiene ihrer nicht mehr bedarf, während es hier die der ♂♂ sind, bei denen jede Änderung Selectionswert hat, da sie ihnen bei der Begattung nötig sind; ebenso treten die Kämme, die den ♀♀ zum Pollensammeln dienen, bei den ♂♂ in verschieden starker Ausbildung, stets aber schwächer als bei den ♀♀ auf, und die Kiefertaster, die bei beiden Geschlechtern wertlos geworden sind, weisen oft an demselben Individuum rechts und links eine verschiedene Anzahl Glieder auf. Anderseits aber zeigen die Teile, die Selectionswert haben, ein strenges Festhalten an Größe und Form, und die individuellen Schwankungen sind hier nur äußerst gering. So die Mandibeln der ♀♀, abgesehen von den Schmarotzerweibchen; dann die Mandibeln der ♂♂, da wo sie zum Festhalten der ♀♀ gebraucht werden, ferner der Kamm der ♀♀, die Zahnreihe am Unterkiefer und der überaus feine Mechanismus am Zungengrund, der das Einschlagen ermöglicht. Wenn man aber aus einer großen Konstanz auf den Selectionswert einer Abänderung schließen darf, so gilt dies in erster Reihe auch für die Glossa, bei der ja nach Knuth Abänderung innerhalb ziemlich großer Grenzen bedeutungslos sein müßten, die aber, dem widersprechend, bis in die minutiösesten Feinheiten des Löffelchens eine große Beständigkeit aufweist. Hat aber, wie hieraus folgt, jede Abänderung Selectionswert, so ergibt sich weiter, daß die Zunge bis in ihren feinsten Bau eine Anpassung darstellt; und zwar, um einem Mißverständnis vorzubeugen, kann diese Anpassung ebensogut in einer Anpassung an eine Gruppe von Pflanzenarten oder auch mehrerer Gattungen (*Apis mell.*) bestehen, wie an eine einzelne Art (*Osmia adunca*).

Wenn wir nun aber sehen, daß selbst die Differenzen, die die Mundteile innerhalb derselben Gattung bei den verschiedenen Arten aufweisen, nur auf Anpassung an den Blütenbesuch zurückgeführt werden können, so liegt es nahe, auch eine Erklärung der Entstehungsweise dieser Anpassung versuchen zu wollen. Sehen wir zuerst, ob diese durch Selection allein möglich ist, um später auch noch die andern Faktore, die eventuell als Ursache für das Entstehen von Anpassungen in Anspruch genommen werden könnten, in ihrer Anwendung auf diesen speziellen Fall in aller Kürze einer Betrachtung zu unterziehen.

Es ist ohne weiteres einzusehen, daß jede gegenseitige Anpassung für die Blume Selectionswert hat, insofern, als die betreffende Pflanze sich nun viel sicherer fortpflanzt als die andern. Dasselbe gilt auch für die Bienen, soweit es den ersten Schritt der Anpassung betrifft, da hierdurch das große Heer der Dipteren als Konkurrent ausgeschlossen wurde. Jede Abänderung mußte innerhalb dieser ersten großen Stufe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Selectionswert besitzen, weniger dadurch, daß das betreffende Individuum besser vor dem Hungertod geschützt wurde, als vielmehr dadurch, daß es in derselben Zeit mehr Futter gewinnen und infolgedessen mehr Zellen mit Eiern und Futter belegen konnte. Aus einer Zunahme der Fruchtbarkeit der Angepaßteren resultiert notwendig die allmähliche Elimination der übrigen. Wenn aber diese erste Stufe nun erreicht ist, welche aus einer weiteren Längenzunahme der Zunge erwachsende Vorteile vermögen in dieser Hinsicht auch weiterhin eine wirksame Selection zu schaffen? Scheint es nicht, als ob das Optimum der Rüssellänge bei *Anthophora* usw. bereits überschritten wäre, da die in jeder Hinsicht am höchsten entwickelte *Apis mell.* einen kleineren Saugrüssel hat? Muß also hier die Annahme einer Selection als treibendes Prinzip der einer Orthogenese weichen? Ich glaube kaum. Schon Müller hat darauf hingewiesen, daß bei *Apis mell.* zwei Momente in Betracht kommen, die das Optimum der Rüssellänge auf ein niedriges Niveau herabdrücken. Einmal, meint er, brauchen die Kolonien mehr Nahrung, da sie mehr Nachkommenschaft haben. Ich kann mich mit dieser Behauptung um so weniger einverstanden erklären, als durch den hohen Grad von Arbeitsteilung in dem Bienenstaat auch eine größere Nachkommenschaft mit denselben Mitteln und Werkzeugen ernährt werden könnte, wie sie den übrigen, höchst angepaßten Apiden zur Verfügung stehen. Außerdem sagt Müller damit, daß kurze Mundwerkzeuge geeigneter sind, in bestimmter Zeit eine bestimmte Nektarmenge zu sammeln, als längere. Da aber nach ihm die längeren durch nichts andres als durch Anpassung an rationellen Honiggewinn entstanden sein können, so widerspricht sich Müller hier selbst. Um so richtiger scheint mir dagegen der zweite Grund zu sein. Wäre nämlich die individuenreiche *Apis*-Kolonie ebenso wie die solitäre *Anthophora* usw. auf gewisse Blumen allein angewiesen, so wären diese im Umkreis des Stockes wohl bald ausgeplündert, und die Tierchen müßten sich immer weiter von ihm entfernen, um noch von ihren Genossen nicht besuchte Blumen zu finden. Das Zurückbleiben der Rüssellänge, d. i. die nicht zu enge Beschränkung und Anpassung an einzelne Blumen, beruht also bei *Apis* in der Konzentrierung einer großen Individuenzahl auf einen Ort. Da wir aber annehmen dürfen, daß die Honigbiene das Optimum der Rüssellänge, wie es durch ihre Lebensweise gegeben ist, mindestens in Annäherung erreicht hat, so lautet obiger Satz, in Hinsicht auf die solitären Apiden und Apiden mit kleinen Kolonien formuliert: das Optimum der Rüssellänge liegt für sie höher als das von *Apis mell.*, da hier der Faktor, der es bei der Honigbiene herabdrückt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wegfällt. Damit ist aber die Möglichkeit und Notwendigkeit einer Selection der Rüssellänge über die Länge, wie wir sie bei *Apis* finden, hinaus gegeben. Die Zuhilfenahme jedes andern Entwicklungsprinzipes scheint mir hier unmöglich.

Die Annahme, daß die Bildung und Verlängerung des Rüssels die Wirkung des Gebrauchs, d. h. der häufigen Streckung desselben ist, scheint mir unmöglich, da in diesem Falle die fleißigste Biene, *Apis mell.*, den längsten Rüssel besitzen müßte, zumal da oft genug beobachtet ist, daß sie Blumen auszubeuten versucht, für deren Blumenkrone ihr Rüssel zu kurz ist, wobei also sicher eine Streckung ad maximum erfolgt. Der Einwand, daß hier der durch äußere Umstände hervorgerufenen, bestimmten Entwicklungsrichtung, nämlich der ständigen Verlängerung des Rüssels, die Selection entgegenwirkt, vermag diese Annahme auch nicht zu retten. Denn die Selection könnte in diesem Falle nicht die Wirkung des Gebrauches unterdrücken, sondern nur die Produkte ganz beseitigen, d. h. eine der Orthogenese widerstrebende Selection müßte notwendig zum Untergang der betreffenden Art führen. Dies gilt für alle Fälle der Orthogenese, sei es, daß man damit eine Wirkung dauernder, äußerer Einflüsse bezeichnet, sei es, daß man das Nägelische Vervollkommnungsprinzip darunter begreift, oder daß man damit zum Ausdruck bringen will, daß der Entwicklung eine unendliche, aber trotzdem zielstrebige, direktive Kraft zugrunde liegt. Versucht man jedoch den auf Nägelischer Basis immerhin noch möglichen Ausweg, indem man mehrere auf chemisch-physikalischer Grundlage sich aufbauende Tendenzen annimmt, die nebeneinander existieren und von denen nun durch Selection eine bestimmte das Übergewicht über die andern gewinnt, und zwar jederzeit wieder eine andre gewinnen kann, so hieße dies nichts andres, als eine volle Anerkennung der Selection als das allein treibende Prinzip.

Die fragliche Wirkung des Gebrauchs tritt uns ferner noch in ihrer Ohnmacht entgegen, wenn wir die Entstehung desjenigen Teils ins Auge fassen, der bei den verschiedenen Arten häufig große Variationen (*Anthophora crinipes*, *tarsata*), innerhalb der Art aber eine große Konstanz zeigt, bei dem wir daher wohl jeder kleinsten Veränderung hohe Bedeutung zuschreiben müssen. Ich meine das Löffelchen. Dies stellt z. B. bei *Anthophora crinipes* im vorderen Teil ein absolut totes Chitingebilde dar, und gerade hier können wir die Gebrauchswirkung nachweisen. Sie besteht nämlich in einer gründlichen Abnutzung des Löffelchens, wie aus Fig. 6 *a* und *b* hervorgeht. Wie diese Wirkung eine fortschreitende Entwicklung bestimmen soll, ist nicht vorstellbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rückbildungen.

Was nun die Mundteile der Schmarotzerbienen anlangt, so wurde schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben, daß sie mit denen ihrer Wirtsbienen eine auffallende Ähnlichkeit besitzen. Ich kann dem nur teilweise beistimmen, und zwar nur dann, wenn die Schmarotzer- und Wirtsbienen nahe verwandt sind, was durchaus nicht immer der Fall ist. So habe ich schon im Hauptteil darauf hingewiesen, daß zwar zwischen *Eucera* und *Melecta* verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. Dasselbe gilt, wenn auch in geringerem Grade, für *Anthophora—Crocisa*. Ferner sind nahe verwandt *Coelioxys* mit ihrem Wirt *Megachile* und *Stelis* mit *Chalicodoma* und *Osmia*. In allen diesen Fällen finden wir allerdings Ähnlichkeit zwischen den Mundteilen der Wirte und denen der Schmarotzer. Anders aber liegen die Verhältnisse in der Gruppe, in der Wirt und Schmarotzer nicht verwandt sind. So bei *Systropha—Biastes*, *Colletes—Epeolus*, *Nomia—Pasites*, *Panurgus—Nomada*, *Andrena—Nomada* (*Halictus* und *Nomada*?). (Der Wirt ist immer an erster Stelle genannt.) Hier zeigen die Mundteile ein sehr verschiedenes Verhalten, und zwar sind es immer die der Schmarotzer, die eine viel höhere Entwicklungsstufe aufweisen, wenngleich sie auch schon infolge der Lebensweise starke Rudimentationen zeigen. Den Grund dieses eigentümlichen Verhaltens vermute ich in dem Umstand, daß die niederen Bienen mit wenig entwickelten Mundteilen an günstigen Orten eher zur Bildung großer Kolonien neigen, als die höher entwickelten, und zwar wohl aus demselben Grunde, der bei *Apis mell.* einer weiteren Verlängerung des Rüssels Einhalt gebietet. So wurden die größten Kolonien und auch das häufigste Vorkommen derselben bei *Andrena*, *Halictus* und *Panurgus* beobachtet. Daß solche Kolonien aber den Schmarotzern große Vorteile gewähren, brauche ich wohl kaum auseinanderzusetzen. Anderseits mag in der ersterwähnten Gruppe die Verwandtschaft mit dem Wirt dem Eindringling gewisse Vorteile bieten. Infolgedessen finden wir bei Arten, die mehr vereinzelt vorkommen als Schmarotzer, meist nah verwandte Bienen oder, wie z. B. bei *Lithurgus*, überhaupt keine.

Was nun die Rudimentation betrifft, so macht sich diese bei den Mundteilen aller Schmarotzerbienen mit Ausnahme von *Coelioxys* bereits geltend, gleichviel welcher der beiden Gruppen sie angehören. Zugleich zeigt sich aber auch, wie H. Müller zahlenmäßig nachweist, ein Rückschritt an Ausbeuten der ausgeprägten Bienenblumen. Sehr stark wird (siehe morphologischer Teil) von der Rudimentation

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meist das Löffelchen ergriffen. Da nun hier weder Nichtgebrauch — die Gebrauchswirkung des Löffelchens habe ich oben schon besprochen, und außerdem gebrauchen auch die Schmarotzer ihre Zunge sehr wohl — in Betracht kommen, noch eine die Rückbildung begünstigende Selection verantwortlich gemacht werden kann, ferner aber auch ökonomische Faktoren keine Rolle spielen können, da in diesem Falle doch zu erwarten wäre, daß das Material nicht zunächst dem entferntesten Organ entnommen wird, zumal da dieses wegen seiner Kleinheit kaum nennenswert Material liefern kann, während anderseits die relativ unwichtigeren Nachbarteile, der Rüsselcylinder, noch keinerlei Rückbildung zeigt, da alle diese Erklärungsversuche hier versagen, so bleibt allein die Möglichkeit, die Ursache der Rudimentation des Löffelchens in der Panmixie zu sehen. Zwar wurde der Theorie Weismanns von verschiedenen Seiten der Vorwurf gemacht, daß sie wohl ein Herabsinken des Selectionsdurchschnittes auf den Geburtsdurchschnitt erklärt, nicht aber eine morphologische Rückbildung eines Organs (Darwin, Ray Lankester, Romanes, Morgan, Delage u. a.). Emery nimmt ein Überwiegen der ungünstigen Variationen gegenüber den günstigen an. Damit läßt sich jedoch nur eine Degeneration, nicht aber eine Rudimentation erklären. Plate kommt in seinem dankenswerten Werk: »Über die Bedeutung des Darwinschen Selectionsprinzips« zu dem Resultat »Plus- und Minusvariationen sind im allgemeinen gleich häufig«, während Weismanns Germinalselection das Überwiegen der Minusvariationen behauptet. Es sei mir hier gestattet, zu zeigen, daß Plates Konsequenzen, die er aus diesem Satze zieht, auch dann, wenn man die Richtigkeit desselben voraussetzt, unhaltbar sind, und daß er auf dieser Basis zu demselben Resultat kommen muß wie Weismann. Wir lesen nämlich bei ihm in Sperrdruck, »daß Plus- und Minusvariationen im allgemeinen gleich häufig sind und daher bei Allgemeinkreuzung sich aufheben«. Nun müssen wir uns aber vorstellen, daß Minusvariationen in einem Wegfall von Determinanten bestehen. Dann aber werden sich wohl die Plusvariationen unter sich aufheben, da die Möglichkeit besteht, daß jede, sowohl quantitativ als auch qualitativ, von den andern verschieden ist. Die Minusvariationen werden sich aber nicht gegenseitig aufheben, da sie alle wohl quantitativ, nicht aber qualitativ voneinander verschieden sein müssen. Alle bestehen in einem Ausfall, der zwar quantitative Differenzen zeigen wird, aber, da er häufig qualitativ gleich ist, sich dann im arithmetischen Mittel erhalten und von Generation zu Generation weiter fortschreiten wird. Denn für Minusvariationen besteht nur eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

begrenzte Möglichkeit qualitativer Differenzen. Hieraus folgt also, daß auch auf dieser Voraussetzung basierend, der Panmixie die Fähigkeit zuerkannt werden muß, eine vollständige Rudimentation einzuleiten und zu Ende zu führen.

Zum Schluß sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rat. Prof. Dr. Weismann, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu diesem sehr lohnenden Thema, wie auch für das stets freundliche Wohlwollen und fördernde Interesse, das er meiner Arbeit in reichlichstem Maß zuteil werden ließ. Ferner gilt mein Dank in hohem Maße seinem Assistenten, Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip, dessen wertvolle Ratschläge und stets bereitwillige Unterstützung meiner Arbeit sehr zustatten kam.

Freiburg i. B., im Januar 1908.

Literaturverzeichnis.

E. L. Bouvier, Les abeilles et les fleurs. Rev. gén. d. Sc. T. XV. No. 7. 1904.

P. F. Breithaupt, Über die Anatomie und die Funktion der Bienenzunge. Arch. f. Nat. Bd. I. 1886.

J. Briant, On the Anatomy and Functions of the Tongue of the Honey-Bee (Worker). The Journ. of the Linn. Soc. XVII. Zool. 1884.

M. Brullé, Recherches sur les transformations des appendices dans les articulés. Ann. d. sc. nat. 3 Sér. Zool. T. II. 1844.

Burmeister, Handbuch der Entomologie. Halle 1832.

H. v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.

J. Carrière, Die Entwicklung der Mauerbiene im Ei. Arch f. mikr. Anat. XXXV. 1890.

J. Carrière und O. Bürger, Die Entwicklung der Mauerbiene im Ei. Nov. act. Abh. d. K. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LXIX. Nr. 2.

M. J. Chaton, Sur la mandibule des Hyménoptères. Comptes rend. d. l'ac. d. sc. T. CI. 1885.

— Morphologie analytique et comparée de la machoire chez les Hyménoptères. Comptes rend. d. l'ac. d. sc. T. CI. 1885.

Ch. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1899.

— Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart. 1899.

J. Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. Paris 1895.

A. Ducke, Die Bienengattung Osmia. Ber. d. nat. med. Ver. i. Innsbruck. Jahrg. 25. 1899/00.

Dufour, Recherches anat. et physiol. s. Hyménoptères. Paris 1841.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Emery, Biolog. Centralbl. 1890. Nr. 10.
M. J. H. Fabre, Étude sur les mœurs et la parthénogenèse des Halictes. Ann. d. sc. nat. VI. Zool. Bd. IX. 1879/80.
H. Friese, Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb. Syst. Bd. III. 1888.
— Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. V. 1891.
— Die Bienen Europas. Teil I—III. Berlin 1895, 96, 97. Teil IV—VI. Innsbruck 1898, 99, 1901.
Friese und Wagner, Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.
J. Gellersen, Die Mundwerkzeuge der Honigbiene und andrer Hymenopteren. Nat. Woch. Bd. V. 1906. Nr. 47.
V. Graber, Die Insekten. München 1877.
R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anh. z. d. Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1895.
M. Hilzheimer, Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Jen. Zeit. f. Nat. Bd. XXXIX. N. F. Bd. XXXII. 1904.
E. Hoffer, Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark. H. 25. 1888.
Kirby und Spence, Einleitung in die Entomologie. Bd. III. Stuttgart und Tübingen 1827.
H. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Bd. I. u. II. Leipzig 1898, 99.
P. J. Kolbe, Insekten. Berlin 1893.
Kräpelin, Über die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz. 1882.
N. Kulagin, Die Länge des Bienenrüssels. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 24. 1906.
A. Langhoffer, Beitr. z. Kenntn. d. Mundt. d. Hymenopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. Nr. 16. 1898.
Ray Lankester, Nature. XLII, p. 5 u. 52. 1890.
Leuckart, Erklärungen zu Wandtafeln über Apis mellifica.
H. Müller, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. d. nat. Ver. d. Rheinl. u. Westph. XXIX. 1872.
— Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos. Bd. IX. S. 204, 258, 351, 415. 1881.
— Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881.
W. H. Müller, Proterandrie der Bienen. Inaug.-Diss. Jena. Liegnitz. 1882.
Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München-Leipzig 1884.
A. S. Packard, Text-Book of Entomology. New York 1898.
P. Pfurtscheller, Erkl. z. Wandtafeln über Apis mellifica.
L. Plate, Über die Bedeutung der Darwinschen Selectionstheorie. Leipzig 1903.
Romanes, Weismannsche Theorie. Deutsch von Fiedler. Leipzig 1893.
— Darwinsche Theorie. Deutsch von Nöldeke. Leipzig 1895.
Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. I. mém. Paris 1816.
H. Schaum, Die Bedeutung der Paraglossen. Berl. Ent. Zeitschr. Jahrg. V. 1861.
Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene usw. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. Schlettrer, Monographie der Bienengattungen Chelostoma Latr. und Heriades Spon. Zool. Jahrb. Abt. Syst. IV. 1889.

Schmiedeknecht, Apidae Europaeae. Gumperda. 1882—87.

C. Ch. Sprengel, Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen. 1793.

Taschenberg, Hymenopteren Deutschlands. Leipzig 1866.

C. Verhoeff, Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. VI. 1892.

A. Weismann, Die Bedeutung der sex. Fortpfl. für die Select.-Theorie. Jena 1886.

— Die Allmacht der Naturzüchtung. Jena 1893.

— Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.

F. Will, Das Geschmacksorgan der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.

O. J. B. Wolff, Das Riechorgan der Biene. Nov. act. d. Ksl. Leop. Car. Deut. Akad. d. Naturf. Bd. XXXVIIII. Nr. 1. 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, Gelenkknopf des Stipes, an dem der Segelhalter articuliert;
C, Cardo;
Cl, Clypeus;
G, Galea;
Gl, Glossa;
Hy, Hypopharynx;
K, Kehlhaut;
Km, Kamm;
L, Oberlippe;
L.H, Lamina hor. der Galea;
L.V, Lamina vert. der Galea;
L.I, Lamina interna;
L, Löffelchen;
L.P, Zungentaster;
M, Mandibel;
M.P, Kiefertaster;
Mt, Mentum;
P, Paraglossen;
P.B, Paraglossenbasen;
S, Submentum;
S.A, Speichelampulle;
Sch, Schere;
Seg, Segelhalter;
S.G, Speichelgang;
St, Stipes;
V.H, distale Zungenbeinhörner;
X, Horizontalspange der Paraglossen;
Z.b, Zungenbein;
Z.G, Zungengrundhorn.

Tafel I und II.

Fig. 1. Querschnitt durch die Zunge von *Apis mellifica* ♀ (kurz vor dem Ausschlüpfen). 1/330.

Fig. 2. Ausgestreckte Mundteile von *Anthophora acervorum* ♂. Die Oberlippe mit Gewalt emporgezogen. 1/14.

Fig. 3. *Anthophora acervorum*. Zungengrund bei eingeschlagener Zunge. Die Zungentaster sind abpräpariert, die Seitenwandungen des Mentum sind im vorderen Teil ausgebrochen, um den Verlauf des Zungenbeines zu zeigen.

Fig. 4. *Anthophora acervorum*. Die Kehlhaut und die ihr eingelagerten Teile. Die Pfeile bezeichnen den Weg der Nahrung.

Fig. 5. *Anthophora tarsata* ♂. Zungenspitze.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 6. *Anthophora crinipes.* Löffelchen, *a* von einem ♀, stark abgenutzt; *b* von einem ♂.

Fig. 7. *Eucera longicornis.* Unterkiefer mit Segelhalter, von innen gesehen. 1/10.

Fig. 8. *Eucerca longicornis.* Paraglossen.

Fig. 9. *Eucerca longicornis.* Zungenspitze mit Löffelchen.

Fig. 10. *Xylocopa violacea.* Linke Paraglosse von innen gesehen. Die Verwachsungsstelle mit der Glossa durch gezahnte Linien bezeichnet.

Fig. 11. Linker Unterkiefer und Submentum von *Systropha curvicornis* ♂, von innen.

Fig. 12. Dasselbe von *Panurgus calceolatus.*

Fig. 13. Unterlippe von *Nomia diversipes,* von unten.

Fig. 14. Linker Unterkiefer und Submentum von *Nomia diversipes* von innen.

Fig. 15. Galea mit Kamm, stärker vergrößert.

Fig. 16. *Nomia diversipes.* Oberlippe, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 17. *Andrena marg* ♂. Zunge, von der Seite gesehen. Die Paraglossen sind hell gelassen. 1/80.

Fig. 18. *Andrena neglecta* ♂. Zunge von oben gesehen. 1/160.

Fig. 19. *Andrena apicata* ♀. Rechter Unterkiefer, von innen. 1/16.

Fig. 20. *Halictus malachusus.* Kopfskelet zum größten Teil ausgebrochen. Der Pfeil gibt die Richtung nach dem Pharynx an.

Fig. 21. *Halictus albipes.* Zunge, von oben.

Fig. 22. *Halictus vulpinus* ♂. Linker Unterkiefer von außen.

Fig. 23. *Halictus albipes.* Mandibeln, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 24. *Halictus sexcinctus.* Oberlippe, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 25. Ausgestreckte Mundteile von *Osmia rufa.*

Fig. 26. Dieselben eingelegt.

Fig. 27. *Osmia fulviventris.* Zungenspitze.

Fig. 28. *Chalicodoma muraria.* Linker Unterkiefer, von innen.

Fig. 29. Unterlippe von *Colletes cuniculi,* von oben. Die Zunge ist als einfache Lamelle dargestellt. 1/16.

Fig. 30. *Colletes cuniculi.* Rechter Unterkiefer von innen.

Fig. 31. *Colletes cuniculi.* Linke Paraglosse von außen.

Fig. 32. *Colletes cuniculi.* Zungengrund mit Zungentastern. Die Glossa selbst, sowie die Paraglossen sind abpräpariert, um die zipfelförmigen Anhänge (*Z*) zu zeigen.

Fig. 33. *Prosopis.* Glossa.

Fig. 34. *Prosopis. a,* linker Unterkiefer von innen, *b,* Galea und Kamm des rechten Unterkiefers von unten.

Fig. 35. *Sphecodes gibbus.* Glossa abpräpariert, um Paraglossenspitzen und Zungenbein zu zeigen.

Fig. 36. Rechter Unterkiefer von *Sphecodes gibbus.* Von außen.

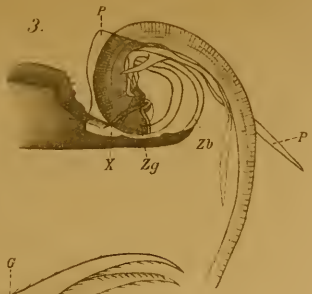
Fig. 37. Mundteile von *Melecta armata.* 1/30.

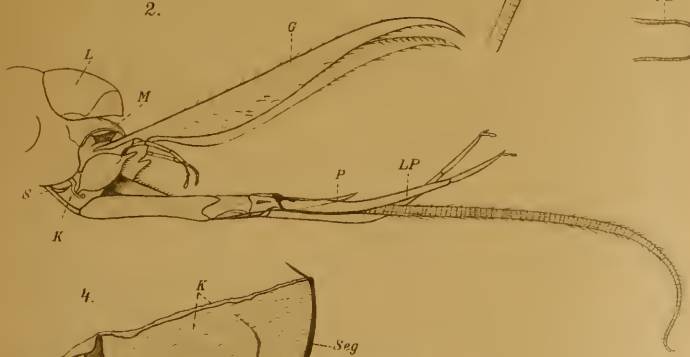
Fig. 38. *Epeolus variegatus.*

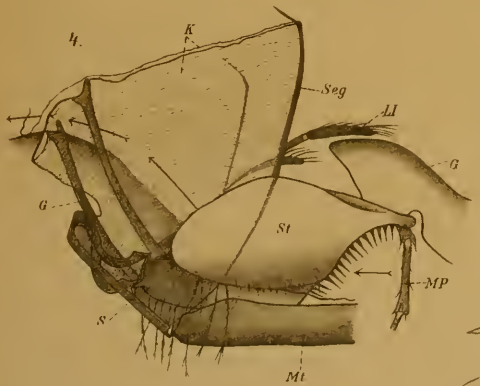
Fig. 39. Zungenspitze von *Epeolus variegatus.* ♀.

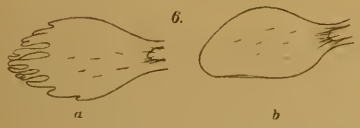
Fig. 40. *Nomada bifida.*

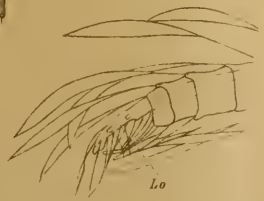
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

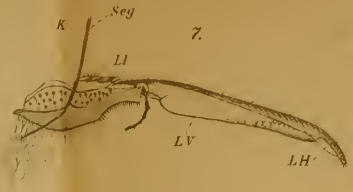


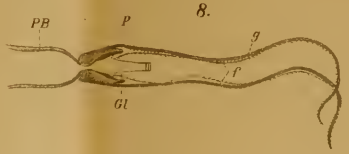


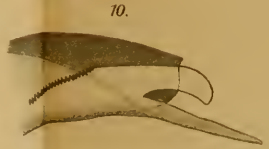


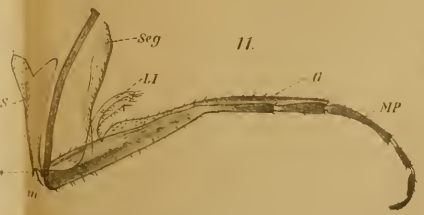


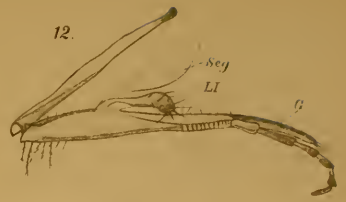


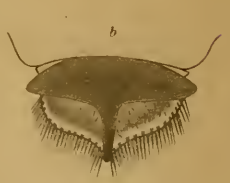


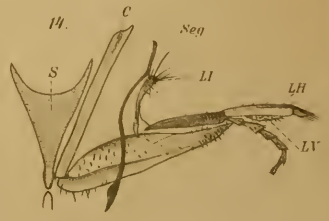






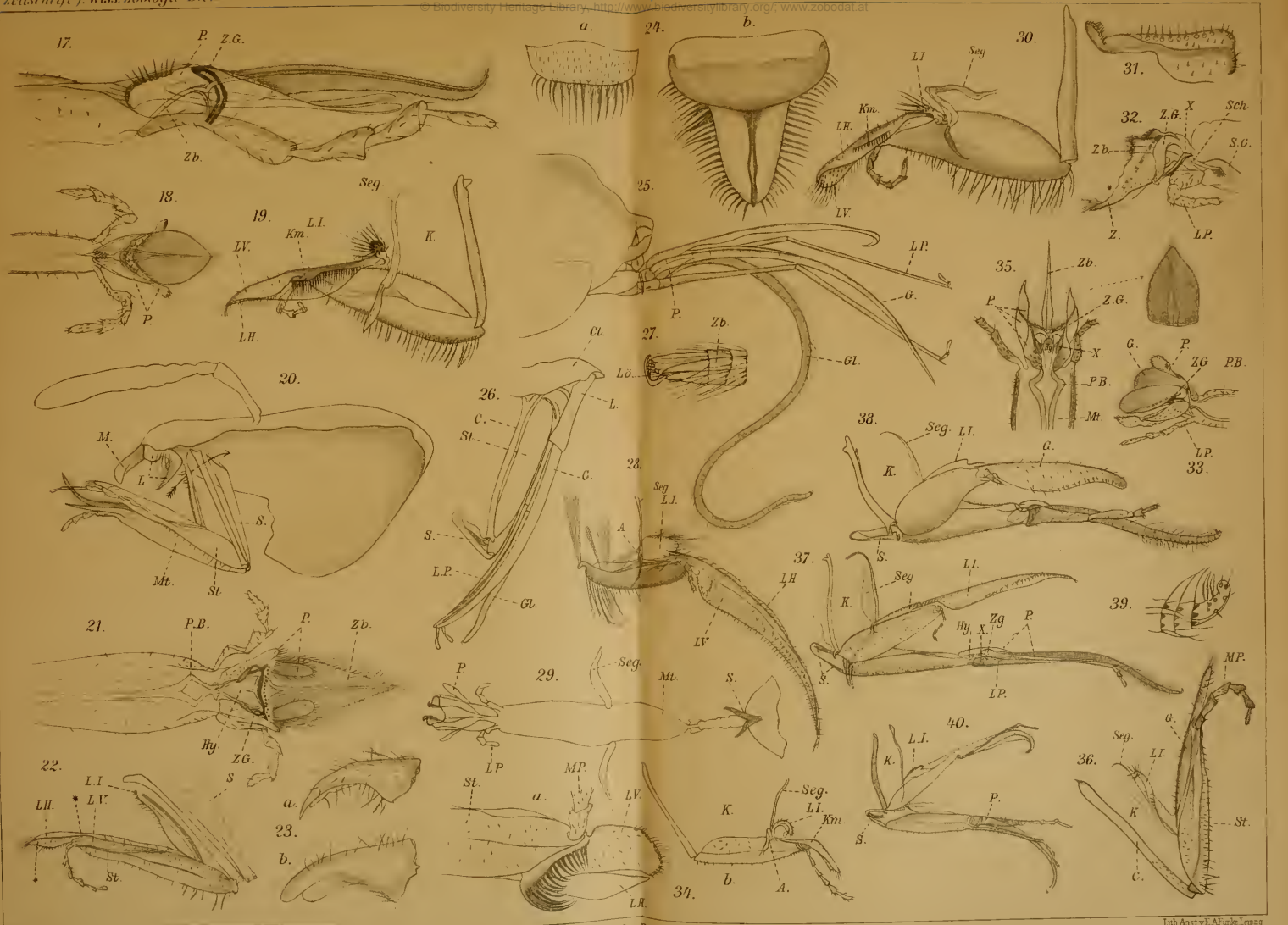






Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith Anst v E. A Funke Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 91

Autor(en)/Author(s): Demoll Reinhard

Artikel/Article: Die Mundteile der solitären Apiden 1-51