7. Zur Phylogenie von Psithyrus.

Von Otto Gaschott.
(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)
(Mit 9 Figuren.)

Eingeg. 15. Februar 1922.

Man hat nie daran gezweifelt, daß die echten Hummeln der Gattung *Bombus* und die Schmarotzerhummeln der Gattung *Psithyrus* in einem engen verwandtschaftlichen Verhältnis stehen. Ebenso kann es auch als feststehend betrachtet werden, daß der schmarotzende *Psithyrus* aus dem sozial lebenden *Bombus* hervorgegangen ist und nicht etwa umgekehrt. Dafür spricht ja gerade einmal der Umstand, daß *Psithyrus* ein Schmarotzer, besser vielleicht ein Commensale ist.

Fraglich dagegen ist, wo wir *Psithyrus* an *Bombus* anzuknüpfen haben und ferner wo und wie die Abspaltung vor sich gegangen sein könnte. H. Friese und F. von Wagner (1910) haben einen Stammbaum der in Mitteleuropa lebenden *Bombus*-Arten aufgestellt. Sie hätten dies wohl nicht getan, wenn sie nicht der Ansicht gewesen wären, daß bei uns Vertreter so ziemlich aller Gruppen der Gattung *Bombus* vorhanden wären. Neuerdings hat nun E. Krüger (1920) gegen die Eingliederung verschiedener Arten an diesem Stammbaum beachtenswerte Einwände erhoben und eine bedeutend kompliziertere Verwandtschaftstabelle aufgestellt. Doch hat sich gerade in dem gegenseitigen Verhältnis der im folgenden untersuchten Arten eigentlich nichts geändert. Es kann sich ja nicht darum handeln, die heute lebenden *Psithyrus*-Arten auf eine der heute lebenden *Bombus*-Arten, die sich ja doch dauernd weiter verändert haben, zurückzuführen, sondern nur darum, ungefähr den Ort am *Bombus*-Stammbaum zu finden, aus dem der Zweig *Psithyrus* hervorgegangen ist. Es fragt sich nun aber zunächst, ob wir annehmen dürfen, daß *Psithyrus* monophyletisch aus *Bombus* entstanden ist oder nicht vielleicht doch polyphyletisch. Im letzteren Falle wäre wohl zu erwarten, daß die schmarotzenden *Psithyri* aus den *Bombus*-Arten, bei denen sie schmarotzen, hervorgegangen sind. Zur Klärung dieser Frage habe ich auf Anregung von Herrn Prof. Dr. Schleip die männlichen Copulationsorgane von vier unsrer *Bombus*-Arten sowie den vier bei ihnen lebenden *Psithyrus*-Arten einer vergleichenden morphologischen Untersuchung unterzogen. Von der Annahme ausgehend, daß diese doch so formkonstanten Organe bei den nächst verwandten Arten sich am ähnlichsten sein müssen, was ja auch z. B. von Krüger (1920) mit Nachdruck verfochten wird, müßten mindestens die Grundzüge der Formgestaltung in der abgeleiteten Form noch zu erkennen

sein. Die untersuchten Wirts- und Schmarotzerhummeln sind folgende: *B. terrestris* L.—*Ps. vestalis* F.; *B. lapidarius* L.—*Ps. rupestris* F.; *B. agrorum* F.—*Ps. campestris* P.; *B. hortorum* L.—*Ps. barbutellus* Kirby. Diese Auswahl erfolgte nach H. Friese und F. v. Wagner (Zoologische Studien an Hummeln). Mein Material an *Ps. vestalis* und *barbutellus* verdanke ich Herrn Geheimrat Lehmann (Würzburg).

Eine ins einzelne gehende Beschreibung der Copulationsorgane der angeführten Arten kann ich mir wohl unter Hinweis auf die Figuren und die von Hoffer (1882/88) und neuerdings von Krüger für *Bombus* gegebenen Beschreibungen schenken und gleich zu einer Vergleichung übergehen. Zur Bezeichnung habe ich eine Kombination der Nomenklatur von Zander (1900) und Hoffer-Schmiedeknecht verwendet, so zwar, daß die Bezeichnungen Zanders: Cardo (C), Valvae externae, Valvae internae und Penis blieben, an den V. externae aber weiter Stipes (Stip), Squama

Fig. 1.

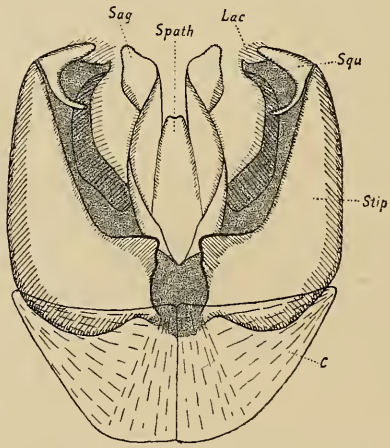
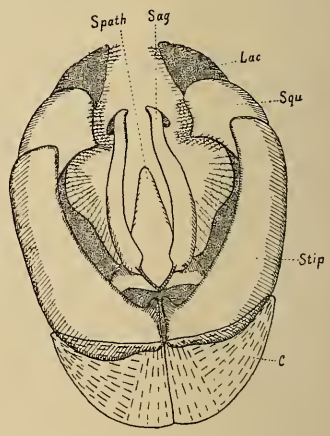


Fig. 2.



Copulationsorgane von *B. terrestris* (Fig. 1) und *Ps. vestalis* (Fig. 2).

(Squ) und Lacinia (Lac) und am Penis Sagittae (Sag) und Spatha (Spath) unterschieden wurden. Meine Figuren weichen von denen von Hoffer (1882/88), Schmiedeknecht (1882/84) und Krüger besonders dadurch ab, daß sie die Art der Behaarung berücksichtigen. Größere Unterschiede ergaben sich gegenüber den genannten Autoren in der Formgestalt der einzelnen Teile nur bei *Psithyrus campestris* und *barbutellus*. Es scheint daraus hervorzugehen, daß bei *Ps. barbutellus* mindestens die Form der Squama ziemlich stark schwankt. So ist der schon von Schenk (1859) be-

schriebene Zahn der Squama bei meinen Präparaten deutlich ausgebildet (siehe Figur), bei Schmiedeknecht ist er nur angedeutet, bei Hoffer fehlt er ganz. Eine nähere Ähnlichkeit in den Copulationsorganen von Wirts- und Schmarotzerhummeln wurde in keinem Falle festgestellt. Die Unterschiede sind überall ganz erheblich, am stärksten wohl zwischen *B. terrestris* und *Ps. vestalis*. Bei *B. terrestris* sind die Sagitten breite Bänder, die die Penisseiten decken, Squama und Lacinia sind unbedeutend und kaum über den Stipes hinaus verlängert, die Chitinhaare sind kurz und einfach, bei *Ps. vestalis* dagegen ist das ganze Organ schon viel kleiner und schlanker gebaut, die Sagitten sind Stäbe, die Lacinia überragt den Stipes um gut die Hälfte, und die Chitinhaare sind lang und meist stark gefiedert. Bei den 3 andern *Bombus*-Arten sind die Sagitten ebenso wie bei *Psithyrus* Stäbe, keine Bänder. In der Formgestaltung weichen sie aber auch durchaus von den bei ihnen lebenden *Psithyrus*-

Fig. 3.

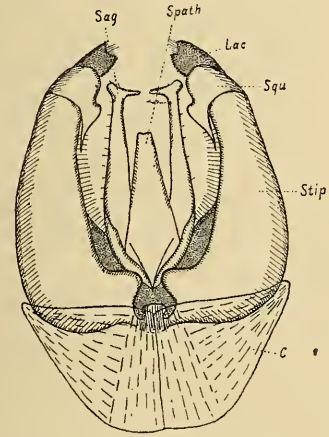


Fig. 4.

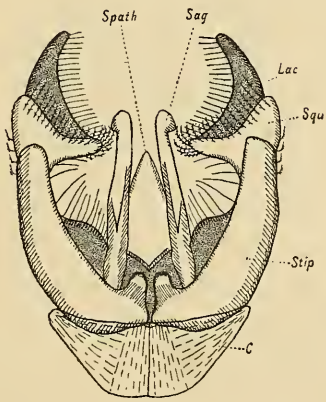


Fig. 3 u. 4. Copulationsorgane von *Bombus lapidarius* und *Psithyrus rupestris*.

Arten ab. Was den schon lange beschriebenen durchgehenden Unterschied zwischen Copulationsorganen von *Bombus* und *Psithyrus* betrifft, daß nämlich Squama und Lacinia bei *Psithyrus* »häutig und von heller Farbe«, bei *Bombus* dagegen »dunkelbraun und hornig« sind, so beruht dieser Unterschied eben nur darauf, daß bei *Psithyrus* Squama und Lacinia übereinstimmend als dünne Chitinplatten ausgebildet sind. Ein weiterer durchgehender Unterschied dürfte der sein, daß, wie Zander nachgewiesen hat, die V. internae sich bei *Bombus* auf der Innenseite des Stipes noch als kleine Chitinverdickungen zeigen, während sie nach meinem Befund bei *Psithyrus* ganz verschwunden sind, zugleich ein Beweis für das höhere phylo-

genetische Alter von *Bombus*. Denn auch die Gattung *Anthophora*, aus der sich ja *Bombus* wahrscheinlich entwickelt hat, besitzt nach Zander rudimentäre V. internae. Die Vergleichung ergab aber nicht nur, daß zwischen den zusammenlebenden Arten keine weitergehende Ähnlichkeit besteht, sondern auch, daß die Ähnlichkeit zwischen den verschiedenen *Psithyrus*-Copulationsorganen untereinander viel größer ist, nicht nur wie zwischen einem *Psithyrus* und einem *Bombus*, sondern auch wie bei den verschiedenen *Bombus*-Arten, was man wohl als Beweis für die monophyletische Abstammung von *Psithyrus* betrachten kann. Die vorhin bei *Psithyrus vestalis* erwähnten gefiederten Chitinhaare finden sich bei den Copu-

Fig. 5.

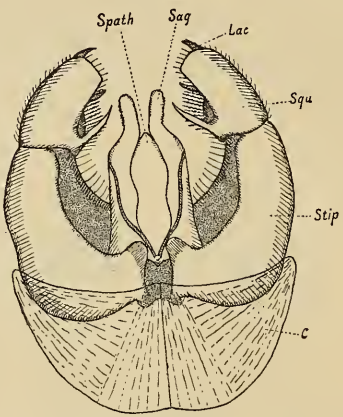


Fig. 6.

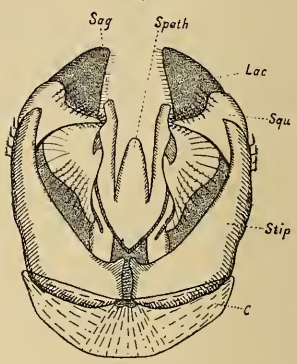


Fig. 5 u. 6. Copulationsorgane von *Bombus agrorum* und *Psithyrus campestris*.

lationsorganen von *Psithyrus* durchgehend, bei den der untersuchten *Bombus*-Arten jedoch nur bei *B. agrorum*. Der Stellung im Stammbaum entsprechend ist das Copulationsorgan von *B. terrestris* am einfachsten, das von *B. hortorum* am kompliziertesten gebaut. Nach Feststellung der monophyletischen Abstammung von *Psithyrus* würde es sich also jetzt um den Anknüpfungspunkt am Stammbaum handeln. Pérez (1879/88) hat einmal die Theorie aufgestellt, die europäischen Schmarotzerhummeln seien aus einer Form hervorgegangen, die sich von *B. mastrucatus* Gerst. abgezweigt habe. Er stützt sich dabei auf die große Ähnlichkeit, die in der Behaarung zwischen *B. mastrucatus* und *Ps. rupestris* besteht. Beide sind ziemlich struppig und verhältnismäßig schwach behaart. Nun ist *B. mastrucatus* auf dem *Bombus*-Stammbaum schon von Grund auf als eigner Ast angegeben, und es wäre sehr schön, wenn man hier die *Psithyrus*-Arten als Fortsetzung anschließen könnte. Auch bei Krüger steht *B. mastrucatus* dem Ur-*Bombus* sehr nahe. Die Isolierung von *B. mastrucatus*

bei H. Friese und F. v. Wagner rührt aber wohl in der Hauptsache daher, daß diese Art durch ihre stark gezähnte Mandibel von allen andern *Bombus*-Arten abweicht. Wenn man wirklich der Mandibel eine solche Bedeutung beilegt, so muß man verlangen, daß der Abkömmling von *B. mastrucatus* der Ur-*Psithyrus* und dessen Abkömmlinge dieses Merkmal womöglich noch verstärkt, mindestens jedoch noch erkennbar besitzen. Dies ist nicht der Fall. *Ps. ru-*

Fig. 7.

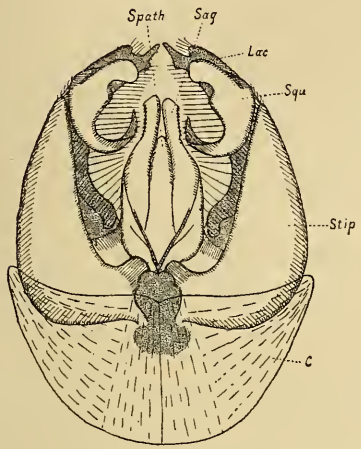


Fig. 8.

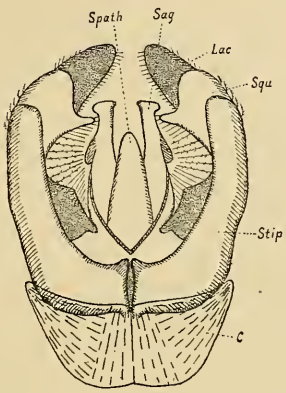


Fig. 7 u. 8. Copulationsorgane von *Bombus hortorum* und *Psityrus barbutellus.*

pestris besitzt fast genau dieselbe Mandibel wie z. B. *Bombus lapidarius*, und *B. mastrucatus* kann danach für die Abstammung von *Psithyrus* wohl kaum in Betracht kommen. Krüger legt der Zähnung der Mandibel nicht mehr den Wert bei wie H. Friese und F. v. Wagner. Auch die Copulationsorgane geben keinerlei Anhalt für die von Pérez verfochtene Ableitung. Schließlich darf man wohl in Betracht ziehen, daß *B. mastrucatus* so ziemlich die am wenigsten variierende *Bombus*-Art ist. Ferner scheiden für die *Psithyrus*-Ableitung natürlich die höchst entwickelten *Bombus*-Arten der *Hortorum*-Gruppe aus, deren Copulationsapparate ja viel zu kompliziert gebaut sind. Zu erwarten ist, daß *Psithyrus* auf eine *Bombus*-Art mit einfacher, aber gut entwickelter Squama und Lacinia zurückgeht. Wenn man nun daraufhin die Copulationsapparate der Hummeln durchmustert, so ist man erstaunt, in *B. mendax* (Fig. 9) eine Art zu finden, deren Copulationsapparat nicht nur dieser Bedingung entspricht, sondern in den Formen von Squama und Lacinia sogar eine überraschende Ähnlichkeit mit dem *Psithyrus*-Schema, dem *Ps. vestalis* und *Ps. barbutellus* wohl am nächsten stehen, während sich

Ps. rupestris und *Ps. campestris* nach entgegengesetzten Richtungen davon ableiten, besitzt. Die Ähnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die Lacinia bei *B. mendax* wie bei *Psithyrus* eine dünne durchsichtige Chitinplatte darstellt, die auf ihrer Außenseite mit kräftigen Fiederhaaren besetzt ist. Fiederhaare finden wir ja allerdings auch bei andern *Bombus*-Arten z. B. in der *Agrorum*-Gruppe und bei dem von Krüger aus dieser Gruppe entfernten *B. hypnorum*. Jedenfalls muß man bei einer Vergleichung der Copulationsapparate zu dem Schluß kommen, daß die *Psithyrus*-Entstehung aus *Bombus* in der Nähe von *B. mendax* erfolgt sein muß. Krüger stellt *B. mendax* in seiner Verwandtschaftstabelle übrigens ganz abseits. Natürlich müssen auch alle andern Körperteile von *Psithyrus* einer vergleichenden Untersuchung unterzogen werden, bevor man daran denken kann, ein abschließendes Urteil zu fällen. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung behalte ich mir vor.

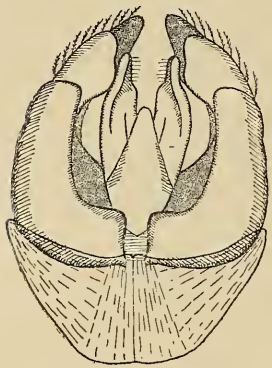


Fig. 9. Copulationsorgan von *Bombus mendax*.

Zur Aufklärung der Frage, wie die *Psithyrus*-Arten als Schmarotzer entstanden sind, wurde schon von Scholz (1913) auf das Vorkommen von Mischnestern bei den Hummeln verwiesen. Es finden sich manchmal Hummelnester, in denen auch einzelne Tiere einer andern Art als geduldete Mitbewohner vorkommen. Man glaubt, daß diese durch irgendein Unglück ihr eignes Nest verloren und dann ein in der Nähe gelegenes, ganz gleich welcher Art, aufgesucht haben und dort auch nach anfänglichen Mißhandlungen schließlich geduldet werden. Zuweilen finden sich sogar dreierlei Arten in einem Nest. Diese Mischnester zeigen jedenfalls einen Weg. Um noch weiter zu kommen, darf man vielleicht folgende Punkte berücksichtigen:

1) Man nimmt an, daß die *Bombus*-Arten aus den solitären Pelzbienen der Gattung *Anthophora* hervorgegangen sind.

2) Als den Herd der Entstehung betrachtet man, gestützt auf das dichte Pelzkleid der Hummel, die kälteren Gebiete der gemäßigten Zone, wahrscheinlich Nordasien.

3) Es gibt heute noch Hummeln, bei denen Arbeiterinnen, wenn überhaupt, nur in ganz geringer Zahl auftreten. Es sind dies die hochnordischen Arten *B. hyperboreus* und *B. kirbyellus*. Es steht allerdings nicht fest, ob diese Arten erst im Übergang zur sozialen

Lebenweise begriffen oder ob sie durch ihr Vordringen nach Norden wieder zur solitären Lebensweise zurückzukehren gezwungen sind.

Nach dem eben Gesagten könnte man vielleicht annehmen, daß eine nordische Hummelart, die sich noch nicht zur sozialen Lebensweise entwickelt hatte, nach Süden in das Gebiet einer sozialen Art vorgedrungen ist und mit dieser, durch irgendwelche Verhältnisse beeinflußt, Mischnester gebildet hat. Daraus wären dann die Schmarotzerhummeln hervorgegangen. Natürlich ist aber auch der andre Fall denkbar, daß *Psithyrus* als soziale Art Arbeiterinnen besessen, aber diese durch seinen Übergang zum Schmarotzertum wieder eingebüßt hat.

Literaturverzeichnis.

1) Friese, H., Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zoolog. Jb. Bd. 3. Syst. 1888.
2) —— und F. v. Wagner, Über die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Supplement 7 der Zoolog. Jb. Jena 1904.
3) —— —— Zoologische Studien an Hummeln. Zoolog. Jb., Abt. f. Syst. Bd. 29. Jena 1910.
4) Hoffer, E., Die Hummeln Steiermarks. I. und II. Hälfte. Graz 1882 bis 1883.
5) —— Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Mitt. des naturw. Ver. f. Steiermark. Jg. 1888.
6) Krüger, E., Beiträge zur Systematik und Morphologie der mitteleuropäischen Hummeln. Zoolog. Jb. Bd. 42, Abt. f. Syst. 1920.
7) Pérez, I., Contribution à la faune des apiaires de France. Bordeaux 1879—88.
8) Schenk, A., Die nassauischen Bienen. Jb. d. Ver. f. Naturk. im Herzogtum Nassau 14. Heft 1859.
9) Schmiedeknecht, O., Apidae europeae. Gumperda und Berlin. 1882—84.
10) —— Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907.
11) Scholz, Ed. I. R., Bienen und Wespen. Leipzig 1913.
12) Strohl, I., Die Copulationsanhänge der solitären Apiden und die Artentstehung durch phys. Isolierung. Zoolog. Jb. Bd. 26. Abt. f. Syst. 1908.
13) Zander, E., Beiträge zur Morphologie der männl. Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 67. Leipzig 1900.

8. Beitrag zur Kennzeichnung der holometabolen (heteromorphen) Insektenlarven.

Von Frits van Emden.

(Mit 3 Figuren.)

Eingeg. 2. Februar 1922.

Obwohl der Praktiker stets mühelos die Larven höherer Insekten von niederen Insekten und deren Larven unterscheiden wird, scheint es mir doch nicht nutzlos, die habituellen Merkmale durch morphologische Charaktere zu stützen. — Die vorliegenden Angaben sind als vorläufige Mitteilungen aus einer Arbeit zu bewerten, mit der ich mich in nächster Zeit nur wenig beschäftigen kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Gaschott Otto

Artikel/Article: Zur Phylogenie von Psithyrus. 225-231