

# ИЗВЕСТИЯ

НА

ЦАРСКИТЪ ПРИРОДОНАУЧНИ ИНСТИТУТИ

ВЪ СОФИЯ

КНИГА XIV.

РЕДАКТИРА Д-РЪ ИВ. БУРЕШЪ  
Директоръ на Царскитъ Природонаучни Институти

---

---

## MITTEILUNGEN

AUS DEN

KÖNIGL. NATURWISSENSCHAFTLICHEN INSTITUTEN

IN SOFIA — BULGARIEN

BAND XIV.

HERAUSGEGEBEN VON DR. IW. BURESCH  
Direktor der Königl. Naturwissenschaftlichen Institute

---

---

## BULLETIN

DES

INSTITUTIONS ROYALES D'HISTOIRE NATURELLE

A SOFIA — BULGARIE

VOL. XIV.

REDIGÉ PAR DR. IV. BOURECH  
Directeur des Institutions Royales d'Histoire Naturelle

СОФИЯ — SOFIA  
ПРИДВОРНА ПЕЧАТНИЦА — HOFDRUCKEREI  
1941

# Die Variabilität des *Bombus agrorum* F. in Bulgarien.

Eine variationsstatistische Untersuchung unter Berücksichtigung  
geographischer und ökologischer Faktoren.

Von Bruno Pittioni  
Kgl. Naturh. Museum, Sofia.

## Einleitung

Seit den beiden Arbeiten E. Krügers „Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* Fabr.“<sup>1)</sup> ist die Farbenvariabilität dieser Art wie die keiner anderen Hummelform erforscht und geklärt. Das große Verdienst E. Krügers besteht vor allem darin, daß er eine Untersuchungsmethode gefunden und angewendet hat, die ein subjektives — und daher bei verschiedenen Autoren leicht verschiedenes — Ergebnis fast völlig ausschließt, wodurch nicht allein die eigene Objektivität gefördert, sondern auch die Möglichkeit geschaffen wird, daß das Gefundene jederzeit von anderen Autoren nachgeprüft und ergänzt werden kann. Ein weiterer sehr großer Vorteil der von ihm angewandten Methode aber besteht darin, daß die nach ihr gefundenen Ergebnisse statistisch verwertbar sind.

Daß ich als Material für die vorliegende Arbeit gerade wiederum die ohnedies schon so gut untersuchte Art *B. agrorum* wählte, hat verschiedene Gründe. Nicht der geringste darunter ist eben die Tatsache, hier ein ungeheures, statistisch verwertbares Vergleichsmaterial eben in den zitierten beiden Arbeiten E. Krügers zur Hand zu haben. Ein weiterer Grund ist darin zu suchen, daß E. Krüger bei der Abfassung seiner vorbildlichen Arbeiten aus dem Gebiet von Bulgarien nur außerordentlich geringes Material zur Verfügung gestanden hat, nämlich nur 6 ♀♀ und 7 — überdies schlecht erhaltene — ♂♂. Arbeiterinnen wurden von ihm aus Bulgarien überhaupt nicht und aus den anderen Gebieten Europas meist nur zusammen mit den ♀♀ untersucht. Wie ich aber in Nachfolgendem zu zeigen Gelegenheit haben werde, unterscheiden sich die ♀♀ und ♂♂ ziemlich wesentlich in ihren „Variationen“, ja zum Teil sogar auch in ihrer Variabilität. Der wichtigste Grund aber, weshalb ich gerade diese Art für die vorliegende Untersuchung wählte, liegt darin, daß das mir zur Verfügung stehende Material aus den verschiedensten Teilen des Landes stammt, und mir dadurch die Möglichkeit an die Hand gegeben ist, die variationsstati-

<sup>1)</sup> Z. Morph. Ökol. XI/3—4, p. 361—494 (1928) und *ibid.* XXIV/1, p. 148—237 (1931).

stischen Ergebnisse zoogeographisch und ökologisch zu fundieren. Gerade aber auf letzteren Umstand lege ich ganz besonderen Wert, da E. Krüger die Zusammenhänge zwischen Variabilität und Umwelt in den beiden oben zitierten Arbeiten fast gar nicht, in einer späteren Arbeit über „Die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Sylt und dem benachbarten Festland“<sup>1)</sup> aber nur mit allgemeinen Vermutungen berührt. Ich verfolge daher mit vorliegender Arbeit wesentlich zwei Hauptziele. Erstens sollen die beiden *B. agrorum* behandelnden Arbeiten E. Krügers in Bezug auf das bulgarische Material ergänzt und zweitens soll der Versuch unternommen werden, die — gerade in Bulgarien scheinbar sehr unklaren — Verhältnisse der Farbenvariabilität übersichtlich darzulegen, zu klären und — soweit dies heute überhaupt möglich ist — zu erklären.

Das von mir einer eingehenden variationsstatistischen, zoogeographischen und ökologischen Untersuchung unterzogene Material dieser Art beläuft sich auf 148 ♂♂, 36 ♀♀ und 317 ♂♂, insgesamt also 501 Artvertreter, die durchwegs aus Bulgarien stammen und in den Jahren 1939/40 von Direktor Dr. I. Buresch, N. Karnoschitzki, L. Kassaroff, D. Papasoff, V. Petroff, D. Slatarski, G. Stojanoff und dem Verfasser dieser Arbeit gesammelt worden waren, wobei allerdings betont zu werden verdient, daß der im Jahre 1940 gesammelte Prozentsatz verschwindend gering ist, sodaß also auch eventuelle Folgeerscheinungen, die sich aus den verschiedenen Klimaabläufen der beiden in Frage stehenden Jahre ergeben könnten, von nahezu völliger Bedeutungslosigkeit sind.

Die oben erwähnten 501 Individuen befinden sich in der Sammlung des Kgl. Naturh. Museums in Sofia. Außer diesen genau analysierten Tieren wird in vorliegender Studie gelegentlich noch auf andere Tiere dieser Art Bezug genommen. Es geschieht dies, um insbesondere das Verbreitungsbild abzurunden und dadurch nicht nur die geographische Verbreitung der einzelnen Formen, bzw. Formengruppen, sondern auch ihre ökologische Gebundenheit deutlicher herauszuarbeiten. Bei diesen zum Vergleich herangezogenen *agrorum*-Formen handelt es sich vorwiegend um Tiere meiner Privatsammlung. Darüber hinaus wurde aber — um möglichst detaillierte Verbreitungsangaben liefern zu können — auf die mir zur Bearbeitung von folgenden Museen, Instituten und privaten Sammlern, die weiterhin nicht gesondert genannt werden, zur Verfügung gestellten Materialien Bezug genommen: Naturh. Museum Beograd (Dr. M. Radovanović), National-Museum Ljubljana (Dr. F. Kos), National-Museum Prag (Major J. May), Naturh. Museum Sarajevo (A. Winneguth), Naturh. Museum Wien (Dr. F. Maidl), Zool. Universitätsinstitut Ljubljana (Prof. Dr. A. Seliškar), Zool. Universitätsinstitut Zagreb (Prof. Dr. Z. Kovačević), Institut der Land- und Forstwirtschaftlichen Fakultät Semlin (Dr. Ing. S. Živojinović), Dr. E. Jaeger — Podčetrtek, Prof. Dr. W. Knechtel — Bukarest, Dr. J. Staudacher — Ljubljana und Prof. A. Taubert — Subotica. Allen diesen Herren sei auch an dieser Stelle mein Dank für ihr verständnisvolles Entgegenkommen ausgedrückt.

<sup>1)</sup> Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., XXIII/1, p. 28—123 (1939).

Endlich sei noch einiges über die der vorliegenden Studie zugrundegelegte Methode gesagt. Die Tiere des genau analysierten Materiales wurden ohne Unterschied mit dem Binokular untersucht. Verwendet wurde ein Zeiss-Binokular mit Okularpaar 4 und Objektivpaar 2, was einer 20-fachen Vergrößerung entspricht. Nach diesen Vergrößerungen wurden die schematischen Dorsalansichten der *agrorum*-Formen gezeichnet. Die Profilansichten sind schematisierte Bilder, wie sie sich bei etwa 6-facher Lupenvergrößerung ergeben. Sie vermitteln also nahezu den makroskopischen Gesamteindruck. Bei der binokularen Untersuchung wurde genau wie von E. Krüger vorgegangen, d. h. es wurde die Behaarung der einzelnen Körperabschnitte mit einer Präpariernadel während der Betrachtung durchgekämmt, um kein andersgefärbtes Haar zu übersehen. Bei der Darstellung der Dorsalansicht wurden demnach auch solche bei Lupenbetrachtung oder gar bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge unsichtbar bleibende Einzelhaare oder kleine Haargruppen schematisiert festgehalten. Die nicht von langen Haaren bestandenen Körperteile — wie Wangen, Schläfen, 1. Sternit etc. — wurden in den Profilansichten weiß gelassen. Die Haarfarben wurden im übrigen folgendermaßen zur Darstellung gebracht:

Profilansicht:	Dorsalansicht:
Greis — schwarz punktiert.	Greis — (in Betracht kommt nur das 1. Tergit) durch Weißbelassung, wenn vorherrschend oder ganz greis; und durch weiße Punkte, wenn das Tergit vorherrschend schwarz behaart ist. Eventuelle anderswo auftretende weiße Zilien sind ebenfalls entweder durch weiße Punkte oder — wenn sie sich von braunen Haaren ableiten lassen — durch weiße Quadräthen dargestellt.
Gelb — waagrecht liniert.	Gelb — (in Betracht kommt nur das zweite und — bei der f. <i>fasciolatus</i> — das dritte Tergit) durch Weißbelassung, wenn vorherrschend oder ganz gelb, und durch weiße Punkte, wenn das Tergit vorherrschend schwarz oder braun behaart ist
Braun — waagrecht und senkrecht liniert.	Braun — (in Betracht kommen nur die Tergite vom 2. ab) durch Weißbelassung, wenn das Tergit vorherrschend oder ganz braun behaart ist, und durch weiße Quadrate, wenn das Tergit vorherrschend schwarz oder gelb behaart ist.
Schwarz — schwarz.	Schwarz — durch flächenhaft schwarze Darstellung und, wenn die schwarzen Haare in greiser oder gelber Grundbehaarung stehen durch schwarze Punkte, wenn sie in brauner Grundbehaarung stehen durch schwarze Quadrate.

Da jede behandelte Form aber durch eine Profildarstellung festgehalten ist, kann ein Zweifel darüber, um welche Farbe es sich in jedem einzelnen Falle handelt, niemals aufkommen.

Die Größenmessungen wurden von mir vorgenommen, um festzustellen, ob zwischen Körpergröße und Färbung eine Beziehung besteht. Es hat sich aber gezeigt, daß Längenmessungen auf große Schwierigkeiten stoßen und die Ergebnisse dieser Messungen infolge der hohen Fehlerquellen fast nicht zu verwerten

sind. Ich habe mich daher entschlossen, von Körperlängenmessungen abzusehen, und habe an ihrer Stelle Messungen der Thoraxbreite vorgenommen. Dabei schaltet die eine und größte Fehlerquelle — nämlich der verschieden hohe Kontraktionszustand des Hinterleibes infolge der verschieden starken Austrocknung bei verschiedenen zur Anwendung gelangten Tötungs- bzw. Konservierungsmethoden — vollkommen aus, da der Thorax praktisch nach dem Tode als in seiner Größe unverändert angenommen werden kann. Bleibt nur noch die zweite Fehlerquelle, nämlich eventuelle Ungenauigkeiten bei den Messungen selbst. Aber auch dieser Fehler kann weitgehend ausgeschaltet werden, wenn man jedes Tier mehrmals (ich wiederholte jede Messung dreimal) mißt und daraus das arithmetische Mittel zieht. Als Thoraxbreite wurde von mir der Abstand zwischen den beiden Tegulae angenommen und in der Weise gemessen, daß mit den Spitzen des Greifzirkels von vorne schräg-oben unter die Tegulae gegriffen wurde, so daß nunmehr die Thoraxbreite unmittelbar unterhalb des Flügelansatzes zwischen den Spitzen des Zirkels lag. Diese Messungen haben ergeben, daß die ♂♂ und besonders die ♀♀ verhältnismäßig breitbrüstiger gebaut sind als die ♀♀, was zur Folge hat, daß die angegebenen Verhältniszahlen jeweils nur für ♂♂, ♀♀ oder ♀♀ gelten, einen Vergleich dieser verschiedenen Geschlechtsformen untereinander jedoch nicht zulassen. Die Breitbrüstigkeit der ♀♀ erklärt sich wohl ohne große Schwierigkeit aus dem Umstand, daß die ♀♀ auch verhältnismäßig viel langflügeliger sind als die ♀♀, was in leicht verständlichem Zusammenhang mit der bei weitem intensiveren Flugleistung, die von den ♀♀-Individuen gefordert wird, stehen dürfte. So kommt es, daß sogenannte „große Arbeiterinnen“ in der Thoraxbreite hinter den ♀♀ kaum sonderlich zurückzustehen brauchen, sich aber durch ihre verhältnismäßig bedeutend längeren Flügel und den schwächeren Hinterleib — und infolgedessen durch ihre geringere Körpergröße — sofort als ♀♀ zu erkennen geben. Wenn auch die durchgeführten Messungen verhältnismäßig roh und höchstens auf  $\frac{2}{10}$  mm genau sein dürften, so haben sie dennoch ausgereicht, um gewisse Beziehungen wahrscheinlich zu machen. Eine Nachprüfung mit genaueren Instrumenten und auf Grund einer genaueren Methode wäre aber nur wünschenswert.

In vorliegender Studie werden nicht wie bei Krüger alle Körperpartien auf die Variabilität ihrer Behaarung hin geprüft, sondern es werden nur zwei Körperabschnitte daraufhin genauer untersucht. Es sind dies das Mesonotum und die Abdominaltergite.

Beim Studium der Farbenvariabilität der mesonotalen Behaarung habe ich meine Zielsetzung weiterhin eingeschränkt. Erstens wurde nur die sogenannte „lange Behaarung“ untersucht und zweitens wurde der Brauntönung im folgenden überhaupt kein Augenmerk zugewendet, sondern lediglich der Grad der Schwarzfärbung — die Melanisationsintensität — bei den langen Mesonotalhaaren eingehend studiert. Mit anderen Worten, bei den das Mesonotum betreffenden Untersuchungen habe ich mich einzig und allein mit der Entstehung der tricuspis-Färbung befaßt. Meine diesbezüglichen Untersuchungen haben ergeben, daß ich hiebei vollkommen mit den von E. Krüger gefundenen Stufen das Auslangen finde. Es wurden nur in der Praxis einige kleine Abweichungen vorgenommen, die am entsprechenden Orte näher dargelegt und begründet werden sollen.

Bei der Tergitfärbung wurde ebenfalls dem Schwarz ganz besonderes Augenmerk zugewendet. Wenngleich die von E. Krüger für *agrorum typicus* gefundenen Färbungsmodalitäten fast bis in die feinsten Details auch für den bulgarischen *agrorum typicus* bestätigt und auch die von ihm für *drenowskianus*<sup>1)</sup> aufgestellten Stufen im wesentlichen beibehalten werden konnten, so zwang der Umstand, daß ich in meinem *drenowskianus* viel mehr Formen zusammenfasse — was letzten Endes ein Folge davon ist, daß das mir zur Verfügung stehende Material ungleich viel größer ist als das von E. Krüger bearbeitete — zur Aufstellung einer viel größeren Reihe von Stufen. Aus praktischen Gründen ging ich dabei so vor, daß die drei Formengruppen und die drei Geschlechtsformen in das gleiche Stufenschema eingestuft wurden, was zwar zur Folge hatte, daß manchmal Lücken in der eunomischen Reihe entstanden, was aber andererseits ausgezeichnete Vergleichsmöglichkeiten schuf, wie im Verlauf dieser Arbeit gezeigt werden wird.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß zwar meine Mesonotalstufen mit den Krüger'schen — bis auf später zu erläuternde kleine Abweichungen — übereinstimmen, weshalb sich eine neuerliche bildliche Darstellung erübrigt und ein Hinweis auf die zitierte Arbeit genügt, daß aber im Gegensatz hiezu die von mir getroffene Einstufung auf Grund der Tergitfärbung von der bei Krüger angewandten völlig abweicht. Ihre bildliche Wiedergabe erscheint daher nötig, um keinerlei Mißverständnisse, wie sie durch bloße Beschreibungen entstehen könnten, aufkommen zu lassen.

### Die Formengruppen des *Bombus agrorum* F. in Bulgarien

In Bulgarien ist der *B. agrorum* nur durch seine beiden Morphen *agrorum* und *drenowskianus*<sup>2)</sup> vertreten. Die bereits im NW Kleinasien verbreitete *m. olympicus* (Vogt) wurde bisher im Gebiete Bulgariens nicht nachgewiesen.

Diese beiden Morphen unterscheiden sich in erster Linie durch ihre Pleuralfärbung: *agrorum m. agrorum* hat helle, gelb bis greis bis fast weiß behaarte Pleuren, *agrorum m. drenowskianus* hat sie ausgedehnt schwarz behaart, wobei nur im oberen Drittel braune Haare erhalten bleiben, während — besonders bei ♂♂ — manchmal die untersten Partien wieder etwas greis aufgehellt sein können, wodurch der von Krüger näher beschriebene „Brückenmodus“ der Episternalfärbung entsteht. Solche Tiere ähneln dann in hohem Grade dem *olympicus f. flavotrapezoides* Vogt, der sich angeblich nur mehr durch die intensiver orangebraune Mesonotalfärbung unterscheiden soll. Meine Untersuchungen an dem rei-

<sup>1)</sup> E. Krüger verstand im I. Teil seiner Arbeit unter „*drenowskianus*“ nur meine *f. lato-fasciatus* der *m. drenowskianus*. Im II. Teil erweiterte er selbst bereits seinen *drenowskianus* und zog den *subciliatus* Vogt und den *subtaeniatus* Vogt hinzu, zwei Formen, die im wesentlichen unter meine *f. fasciatus* fallen, nur daß beim *subciliatus* auf den Seiten der ersten vier Tergite greise Endzilien auftreten und die braune Pleuralfärbung etwas geringer entwickelt ist als beim *subtaeniatus*. Eine Trennung dieser beiden Formen scheint mir jedoch nicht gerechtfertigt zu sein, weshalb ich sie als *fasciatus* zusammenfasse. Hingegen enthält meine *m. drenowskianus* noch eine ganze Reihe von Formen, die z. T. Krüger noch nicht bekannt waren.

<sup>2)</sup> Pittioni, B.: Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel, I. — Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia, XI, p. 12—69 (1938) und *ibid.* XII, p. 49—122 (1939).

chen mir zur Verfügung stehenden Material haben aber ergeben, daß der Färbung des Thoraxrückens nicht in derart hohem Maße Bedeutung zuzuerkennen ist, daß man auf Grund der Tönung bereits die Trennung systematischer Kategorien vornehmen könnte. Insbesondere bei den bulgarischen *agrorum* wechselt die Tönung des thorakalen Braun von einem fahlen Lehm Braun über ein kräftiges Rostbraun bis zu einer Tönung, die sich von dem satten Orangebraun der kleinasiatischen Tiere kaum mehr unterscheiden läßt. Und dies bereits bei frischen Tieren! Welche Schwierigkeiten mögen dann erst bei alten Sammlungsexemplaren entstehen. Immerhin kann bei Serienbetrachtung der bulgarische *drenowskianus* auch an seiner Mesonotalfärbung ohne weiteres vom kleinasiatischen *olympicus* unterschieden werden. Die Tatsache jedoch, daß bei Einzel-exemplaren in der Tönung des Braun starke Hinweise einerseits auf den typischen *agrorum* und andererseits auf den *olympicus* festzustellen sind, ist interessant und vielleicht nicht ohne Bedeutung. Doch würde ein näheres Eingehen auf diese Frage den Rahmen der vorliegenden Untersuchungen übersteigen.

Schon in den *agrorum* betreffenden Tabellen, die ich in der weiter oben zitierten Arbeit veröffentlicht habe, wurden von mir zwei Untergruppen innerhalb der *m. drenowskianus* unterschieden, und zwar eine Gruppe von Formen, deren erstes Tergit vorwiegend hell behaart ist, und eine zweite Gruppe, bei deren Vertretern das erste Tergit vorwiegend oder ausschließlich schwarz behaart erscheint. In diesem Zusammenhange sei betont, daß es sich hierbei nur um die von oben leicht sichtbare Behaarung der Tergitoberseite handelt, nicht also um die bei unverletzten Exemplaren meist unsichtbare Behaarung des nach vorne abfallenden Tergitteils sowie der unteren Seitenabschnitte. Diese damals getroffene Einteilung erfolgte lediglich aus rein praktischen Gründen für die Anlage der Bestimmungsschlüssel. Wie die Untersuchungen zu vorliegender Arbeit zu meiner eigenen größten Überraschung ergeben haben, zeigen aber die beiden aus rein praktischen Erwägungen heraus geschaffenen Untergruppen auch in anderen Belangen — vor allem in ihrer verschiedenen Art, Färbungsstufen zu bilden, sowie in ihrer verschiedenen Verbreitung — derart weitgehende Unterschiede, daß es sich im Rahmen vorliegender Studie als nützlich erweisen wird, sie als getrennte Gruppen zu behandeln. Ich stelle demnach die Formen mit hellem ersten Tergit den Formen mit dunklem ersten Tergit gegenüber und fasse jene zur Formengruppe *drenowskianus subtypicus*, diese zur entsprechenden Formengruppe *drenowskianus typicus* zusammen. Infolge dieser bei der *m. drenowskianus* getroffenen Unterteilung müssen wir also nunmehr in Bulgarien drei Formengruppen unterscheiden: die Formengruppe *agrorum typicus*, die Formengruppe *drenowskianus subtypicus* und die Formengruppe *drenowskianus typicus*. Ich betone, daß es sich bei diesen Namen natürlich nicht um Benennungen von irgendwelchen systematischen Gruppen handeln soll, sondern lediglich um eine sich als praktisch erweisende Zusammenfassung von Formen zu höheren Einheiten, die aber keinerlei systematische Bedeutung beanspruchen.

Diese drei in Bulgarien unterschiedenen Formengruppen sind zwar für das Gebiet Bulgariens als gleichwertig zu betrachten, unter gar keinen Umständen jedoch etwa auf ein anderes Gebiet ohne weiteres übertragbar. Dies aus dem Grunde, weil das nur beschränkte Vorkommen der typischen Morphe von

*agrorum* — *agrorum* m. *agrorum* — in dem behandelten Gebiete und die daselbst nur in ziemlich eng begrenzten Bahnen sich abspielende Variabilität dieser Morphe eine Untergliederung entsprechend der bei *drenowskianus* vorgegenommenen nicht erheischt. Die fast ins Uferlose gehende Variabilität des typischen *agrorum* aber etwa in Mitteleuropa würde eine weitere Untergliederung — zumindest eine Trennung der sogenannten „ciliato-Formen“<sup>1)</sup> von jenen ohne Cilienbinden — unbedingt nötig machen. Das fast völlige Fehlen dieser ciliato-Formen in Bulgarien, zumindest bei der typischen Morphe, erübrigt in ihrem Rahmen eine weitere Gliederung. Demnach werden für Bulgarien nur die schon erwähnten drei Formengruppen angenommen, die sich wie folgt unterscheiden:

Pleuren gelblich, greis bis fast weiß behaart, vom Thoraxrücken gegen unten gleichmäßig heller werdend.

Formengruppe *agrorum typicus*

Pleuren fast zur Gänze schwarz, höchstens oben mehrweniger braun und in den untersten Partien manchmal mit eingemischten graisen Haaren (Brückenmodus). Erstes Tergit ganz oder überwiegend greis behaart.

Formengruppe *drenowskianus subtypicus*

Pleuren schwarz, nur im obersten Drittel meist braun. Eingemischte greise Haare in den untersten Pleuralpartien sehr selten. Erstes Tergit schwarz, höchstens mit eingemischten graisen Haaren.

Formengruppe *drenowskianus typicus*

Von den Farbenformen<sup>2)</sup> der drei Formengruppen wurden in Bulgarien folgende festgestellt und in dieser Arbeit berücksichtigt (in einer den drei Formengruppen entsprechenden Gegenüberstellung):

Stufen	<i>agrorum</i> m. <i>agrorum</i>	<i>agrorum</i> m. <i>drenowskianus</i>	
	Formengruppe <i>agrorum typicus</i> (Abb. 1, 2, 4, 5, 6, 7)	Formengruppe <i>drenowskianus subtypicus</i> (Abb. 8, 9, 11, 12, 13, 14)	Formengruppe <i>drenowskianus typicus</i> (Abb. 16, 17, 18, 19, 20, 21)
I	—	<i>quadrimaculatus</i> Pitt.	—
II—IV	<i>propefasciatus</i> Pitt.	<i>propefasciatus</i> Pitt.	<i>subpropefasciatus</i> Pitt.
V	<i>fasciolatus</i> Pitt.	<i>fasciolatus</i> Pitt.	—
VI—XI	<i>fasciatus</i> Scop.	<i>fasciatus</i> Scop. = <i>subtaeniatus</i> Vogt und <i>subciliatus</i> Vogt	<i>latofasciatus</i> Pitt. = <i>drenowskianus</i> Vogt
XII, XIII	<i>subfasciatus</i> Pitt.	<i>subfasciatus</i> Pitt.	<i>sublatofasciatus</i> nov.

<sup>1)</sup> Pittioni, B.: Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel, II. — Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia, XII, p. 80 (1939).

<sup>2)</sup> Bekanntlich kann man zur Benennung von Farbenformen auf verschiedene Art Stellung nehmen; tatsächlich wird eine Benennung solcher unterster Kategorien von vielen, ja von den meisten Systematikern abgelehnt. Wenn bei diesen Benennungen rein willkürlich vorgegangen wird und eben nur neue „Variationen“ und „Aberrationen“ in die Welt gesetzt werden, die ohne jeden inneren Zusammenhang sind, so ist eine Ablehnung nur allzusehr am Platze. Genaue und eingehende Studien an großem und größtem Material zeigen aber immer wieder, daß auch diese „Variationen“ und — leider — meist auch die sogenannten „Aberrationen“ einer strengen Gesetzmäßigkeit unterworfen sind, einer Gesetzmäßigkeit, der man aber eben erst dann auf die Spur kommen kann, wenn man mit den einzelnen Farbenformen als feststehenden Begriffen zu arbeiten beginnt. Und da scheint es mir denn doch bei weitem praktischer, diese Formen zu benennen,

## Die Tergitfärbung der bulgarischen *agrorum*-Formen

Da in vorliegender Studie das Hauptaugenmerk darauf gelegt wird, den zunehmenden Schwärzungsgrad bei ♂♂, ♀♀ und ♂♂ der drei in Bulgarien vorkommenden Formengruppen gesondert nach den einzelnen Populationen zu untersuchen und hernach nicht nur die drei Geschlechtsformen der Populationen, sondern auch die jeder einzelnen Formengruppe und endlich auch die Formengruppen selbst miteinander zu vergleichen, war es selbstverständliche Voraussetzung, eine Einstufung zu wählen, die einen derartigen Vergleich gestattete. Die Folge hiervon ist natürlich, daß die eunomischen Reihen innerhalb der einzelnen Geschlechtsformen nicht immer geschlossen sein konnten, ja sogar in manchen Fällen scheinbar stark lückenhaft erscheinen mußten. Gerade das Auftreten derartiger Lücken hat sich aber in der Folge als sehr wertvolles Unterscheidungs-moment nicht allein der Variabilitätsmodi der verschiedenen Geschlechtsformen, sondern ganz besonders auch der verschiedenen Formengruppen erwiesen. Es hat sich herausgestellt, daß trotz reichhaltigsten Materiales in der einen Formengruppe diese oder jene Stufe ausfallen konnte, die in einer anderen Formengruppe trotz vielleicht geringeren untersuchten Materiales stark vertreten war. Dadurch ließ sich ein jeder der drei Formengruppen eigener Variabilitätsmodus herausarbeiten, was kaum möglich gewesen wäre, wenn in jeder Formengruppe und bei jeder Geschlechtsform die eunomische Reihe unabhängig von den anderen und infolgedessen lückenlos gewählt worden wäre. In diesem Belange weichen also die von mir gewählten Stufen der Abdominalfärbung sehr wesentlich von den bei E. Krüger zur Verwendung kommenden ab. Ein Vergleich der in dieser Arbeit gebrauchten Stufen mit denjenigen Krügers ist daher — im Gegensatz zu den Stufen der mesonotalen Schwarzfärbung — nicht möglich.

d. h. mit einem möglichst passenden Namen zu belegen, einem Namen, der nomenklatorisch natürlich keinerlei Bedeutung hat (wenn sich ein Autor auch zur Aufgabe machen sollte, bereits bestehende Formenbezeichnungen anderer Autoren nicht einfach über den Haufen zu werfen nur aus dem Grunde, weil es „erlaubt“ ist), der aber immerhin mehr sagt als eine Ziffer oder ein Buchstabe. Bei genauesten Analysen — wie sie in den Arbeiten Krügers und auch in vorliegender Studie angewandt wurden — muß man ohnedies noch feinere Unterschiede machen, was dann nach Krüger'schen Vorbilde am besten durch „Einstufung“ geschieht. Es ist aber eine sehr willkommene Bestätigung der eigenen Anschauung, wenn sich gerade bei diesen feinsten Analysen dann herausstellt, daß viele der — wiederum nur aus bestimmungstechnischen Gründen benannten — Farbenformen tatsächlich auch in systematischem Sinne etwas mehrweniger Abgeschlossenes darstellen. Im Verlauf dieser Arbeit werde ich wiederholt Gelegenheit finden, auf diese Tatsache hinzuweisen. Daran ändert auch nicht viel, daß die Benennungen zu einer Zeit durchgeführt wurden, als die vorliegende Analyse nicht einmal noch begonnen, ja, als das ihr zugrundegelegte Material nicht einmal noch gesammelt war! Diese Tatsache besagt nur, daß ein Systematiker, der — großes Vergleichsmaterial natürlich vorausgesetzt — sich mit dem hierzu nötigen Feingefühl auch an eine Untergliederung dieser unter der Subspezies liegenden untersten Kategorien macht, in den meisten Fällen den tatsächlichen, durch die Analyse vielleicht erst nach Jahren ans Tageslicht geholten systematischen Zusammenhängen auf die Spur kommen wird. Eine derartige Benennung von Farbenformen — nur zum Zweck, um mit ihnen besser arbeiten zu können — scheint mir aber durchaus verzeihlich und, wenn sie gleichmäßig überall durchgeführt wird, wo starke Variabilität dazu herausfordert, darüber hinaus sogar wünschenswert. Aus dem Gesagten ergibt sich aber von selbst, daß auf diese Art auch den mit Recht so verpönten „Einzelbeschreibungen“ von „Variationen“ und „Aberrationen“ ein Riegel vorgeschoben wird.

Ich vermeide es in vorliegender Arbeit absichtlich, eine genaue Beschreibung jeder einzelnen eunomischen Stufe zu geben. Die zahlreichen Abbildungen mögen an die Stelle detaillierter Beschreibungen treten. Darüber hinaus ist der Umstand, daß derartige Beschreibungen bei Krüger in genügend eingehender Weise gegeben wurden, ein weiterer Grund, hier davon abzusehen. Ich fand im wesentlichen die von Krüger gefundenen eunomischen Reihen vollkommen bestätigt; sie sind hier dank des bedeutend umfangreicheren Materiales nur noch ergänzt worden. Aber auch diese Ergänzungen sind an Hand der schematischen Darstellungen mit genügender Deutlichkeit feststellbar, sodaß auch hier detaillierte Beschreibung fortfallen konnte. Der Hauptgrund aber, weswegen ich im folgenden nicht spezieller auf diese Verhältnisse eingehe, ist der, daß vorliegende Arbeit nicht so sehr wie die Krüger'sche den Zweck des Variabilitätsstudiums an sich verfolgt, als vielmehr nur insoweit Variationsstatistik zur Anwendung gelangt, als dies zur Erreichung der gestellten Aufgabe — des Nachweises der engen Zusammenhänge und Beziehungen zwischen Färbung im allgemeinen und Melanisierung im besonderen einerseits und Umweltfaktoren andererseits — nötig erscheint.

Ich unterscheide im folgenden, gleichbleibend für alle Geschlechter und alle Formengruppen, dreizehn eunomische Stufen der abdominalen Schwarzfärbung. Diese dreizehn Stufen verteilen sich auf die in Bulgarien festgestellten Formen des *agrorum typicus*, bzw. des *agrorum drenowskianus* wie aus der weiter oben gegebenen Übersicht zu ersehen ist.

### Formengruppe *agrorum typicus*

Männchen (vergl. Abb. 1, 2 und 3): 32 Exemplare der Formen *propofasciatus*, *fasciatus* und *subfasciatus*. Die Verteilung dieser Männchen auf Fundorte und Stufen geht aus Tabelle 1 hervor. Wie diese Tabelle und auch die

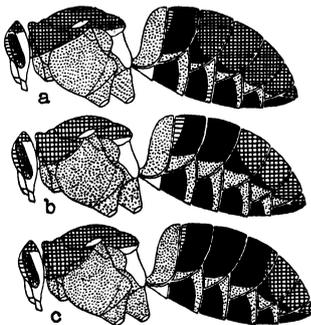


Abb. 1. — Formengruppe *agrorum typicus* ♂: a) *f. propofasciatus* Pitt. — b) *f. fasciatus* Scop. — c) *f. subfasciatus* Pitt.

Fundortsdigramme (Abb. 3) zeigen, fehlen unter den 32 ♂♂ des typischen *agrorum* Vertreter der Stufen I, V, VI, IX, X und XI. Das heißt also, daß abgesehen von einem Vertreter der Stufe I durch das Fehlen von Angehörigen der Stufen V und VI einerseits und der Stufen IX, X und XI andererseits zwei sehr deutliche Lücken in der eunomischen Reihe der männlichen *agrorum typicus* entstehen. Betrachten wir die Verteilung der Stufen auf die in Betracht kommenden Formen, so ergibt sich daraus, daß die hellste Form — *quadrimaculatus* — und die *f. fasciolatus* fehlen, darüber hinaus aber auch die hellste Stufe (VI) und die dunkelsten (IX, X, XI) Stufen der *f. fasciatus*. Mit anderen Worten, es spiegeln sich im Vorhandensein, bzw. in der

Häufigkeit und im Fehlen der Stufen ganz deutlich die Formen wieder, die von mir bereits vor zwei Jahren in Tabellen auseinandergelassen wurden. Daß die Abgrenzung dieser Formen nicht nur eine rein optische ist, sondern sich auch

variationsstatistisch bestätigt und bewährt, ist ein nicht zu unterschätzendes Moment, das für die Benennung solcher Farbenformen spricht. Eine weitere außerordentlich bemerkenswerte Tatsache ist die, daß wir hier bei den typischen *agrorum*-♂♂ die Stufe VIII neben der Stufe VII in einem ganz ansehn-

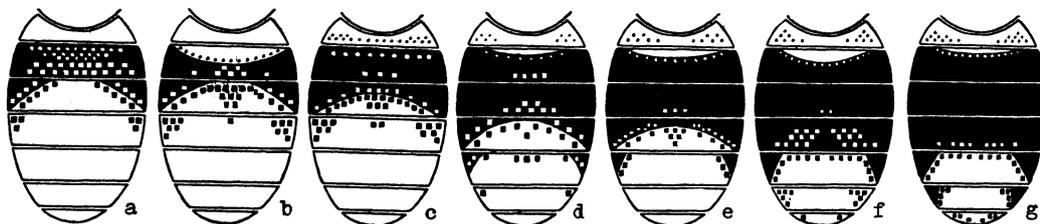


Abb. 2. — Formengruppe *agrorum typicus* ♂: f. *propesasciatus* Pitt.: a) Stufe II, — b) Stufe III, — c) Stufe IV; — f. *fasciatus* Scop.: d) Stufe VII, — e) Stufe VIII; — f. *subfasciatus* Pitt.: f) Stufe XII, — g) Stufe XIII.

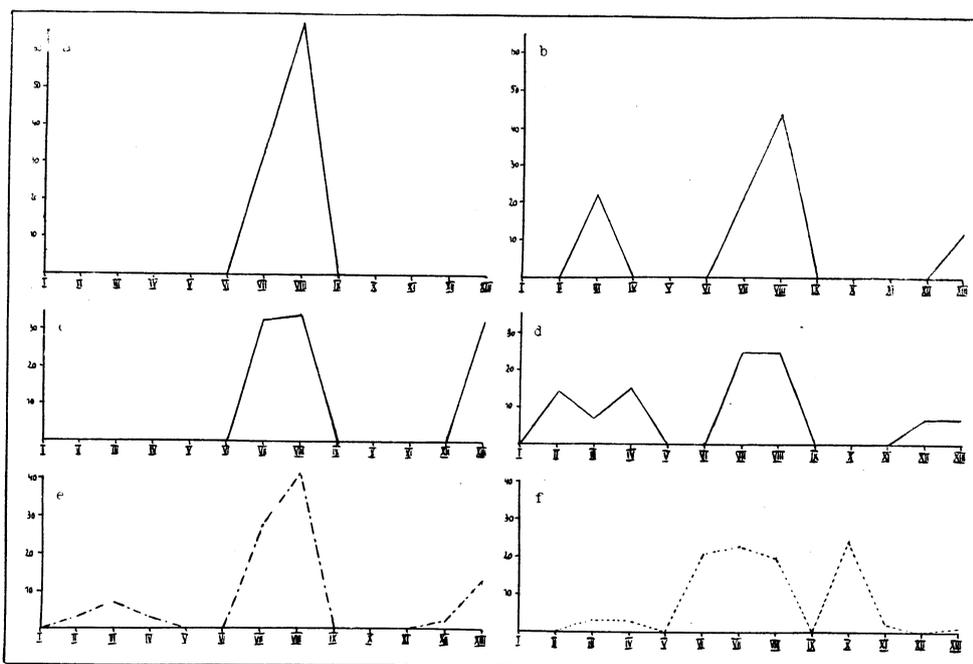


Abb. 3. — Abdominale Melanisation der ♂♂ von *agrorum typicus*: a) Varna, — b) Kotel, — c) Kostenez, — d) Tscham kurija, — e) theoretische Variabilitätskurve (Durchschnitt der untersuchten Populationen), — f) theoretische Variabilitätskurve der ♂♂ von *drenowskianus* als Gegenüberstellung. (Einzelpopulation —, *agrorum typicus* ♂ - - - - -, *drenowskianus* ♂ ·····).

lichen Prozentsatz vertreten sehen (vergl. die theoretische Variabilitätskurve, Abb. 3e). Diese Stufe werden wir aber wieder bei der Formengruppe des *drenowskianus typicus* sehr stark entwickelt antreffen — allerdings vorwiegend bei den ♀♀ —, während sie beim *drenowskianus subtypicus* nur wiederum bei den ♂♂ angetroffen wird. Darin scheint sich ein dem männlichen Geschlecht eigener Variabilitätsmodus widerzuspiegeln.

TABELLE 1.

Stufe	Varna	Kotel	Kostenez	Bel Meken	Tscham kurija	Durchschnittsgröße der Stufe
I						
II				2		462
III		2		1		450
IV				2		437
V						
VI						
VII	2	2	1		3	437
VIII	4	4	1		3	450
IX						
X						
XI						
XII				1	1	475
XIII		1	1		1	458
Durchschnittsgröße der Population	403	436	467	425	459	

TABELLE 2.

Stufe	Varna	Jumrukschal	Durchschnittsgröße der Stufe
I			
II			
III			
IV			
V	1		375
VI			
VII	1	1	413
VIII			
IX			
X			
XI			
XII			
XIII			
Durchschnittsgröße der Population	425	388	

Weibchen (vergl. Abb. 4 und 5): Nur ein einziges Exemplar aus Varna. Es gehört seinem abdominalen Schwärzungsgrade nach in die Stufe X, eine Stufe, die nur von den dunkelsten Exemplaren der Formengruppen *drenowskianus subtypicus* und *typicus* erreicht wird. Berücksichtigt man aber den Umstand, daß auch die aus Varna vorgelegenen ♂♂ der Formengruppe *agrorum typicus*

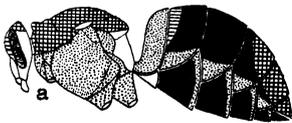


Abb. 4. — Formengruppe *agrorum typicus* ♀: f. *fasciatus* Scop.

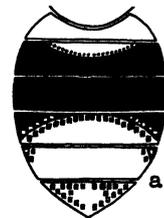


Abb. 5. — Formengruppe *agrorum typicus* ♀: f. *fasciatus* Scop.: a) Stufe X.

sowie auch die ♂♂ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* aus Varna nur verhältnismäßig dunklen Abdominalstufen zugehören, und zieht man endlich die Tatsache mit in Rechnung, daß die Population von Varna — wie später noch gezeigt werden wird — auch sehr stark zu tricuspoider Färbung neigt (*agrorum*

*typicus*-♀ Stufe 5, *drenowskianus subtypicus*-♂ der Abdominalstufe X ebenfalls Mesonotalstufe 5, die in dieser Abdominalstufe nur noch bei einem Individuum aus Tscham kurija erreicht wird!), so ergibt sich daraus wohl zwanglos die Erklärung in der Weise, daß eben die Population von Varna an und für sich zu stärkerer Entwicklung der schwarzen Haarfärbung neigt, eine Tatsache, die uns an anderer Stelle noch einmal eingehend beschäftigen wird. Das einzige ♀ dieser Formengruppe ist durch seinen geringen Thoraxbreitenindex<sup>1)</sup> (500) auffallend.

Arbeiterinnen (vergl. Abb. 6 und 7): 3 Exemplare. Näheres siehe Tabelle 2. Infolge der außerordentlich geringen Anzahl der zur Bearbeitung zur

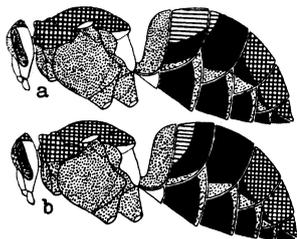


Abb. 6. — Formengruppe *agrorum typicus* ♀: a) *f. fasciolatus* Pitt. — b) *f. fasciatus* Scop.

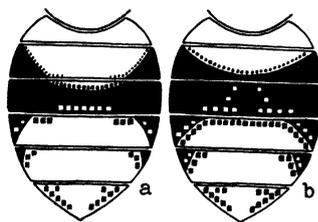


Abb. 7. — Formengruppe *agrorum typicus* ♀: *f. fasciolatus* Pitt.: a) Stufe V; — *f. fasciatus* Scop.: b) Stufe VII.

Verfügung gestandenen Exemplare läßt sich nichts von allgemeingültiger Bedeutung sagen. Es bleibt aber wenigstens so viel der Erwähnung wert, daß die Befunde an diesen drei Exemplaren in keiner Weise in irgendwelchem Gegensatz zu den bei den anderen Geschlechtsformen, bzw. Formengruppen gefundenen Verhältnissen stehen.

#### Formengruppe *drenowskianus subtypicus*.

Männchen (vergl. Abb. 8, 9 und 10): 37 Exemplare der Formen *propofasciatus* und *fasciatus*. Ihre Verteilung auf die verschiedenen Fundorte und Stufen ergibt sich aus Tabelle 3. Der erste Blick auf diese Tabelle überzeugt davon, daß beim *drenowskianus subtypicus* die Variationsbreite der ♂♂ anscheinend geringer ist als beim typischen *agrorum* und beim *drenowskianus typicus*. Es fehlen hier sowohl die hellsten wie auch die dunkelsten Stufen. Hingegen ist die eunomische Reihe recht gut geschlossen; es fallen nur zwei Stufen — nämlich V und IX aus, wodurch die schon beim *agrorum typicus* erwähnten Lücken innerhalb der eunomischen Reihe wenigstens angedeutet erscheinen. Es fehlen also auch bei den ♂♂ des *drenowskianus subtypicus* die Formen *quadrimaculatus* und *fasciolatus*, darüber hinaus aber auch die *f. subfasciatus* und die hellste Stufe von *propofasciatus* und eine mittlere

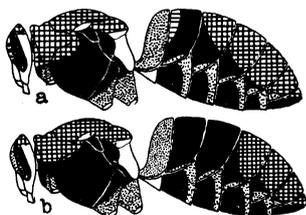


Abb. 8. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♂: a) *f. propofasciatus* Pitt. — b) *f. fasciatus* Scop.

<sup>1)</sup> Gemessene Thoraxbreite × 100

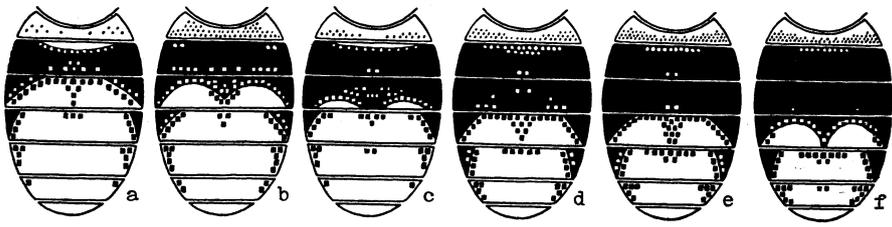


Abb. 9. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♂: f. *propofasciatus* Pitt.: a) Stufe III, — b) Stufe IV; — f. *fasciatus* Scop.: c) Stufe VI, — d) Stufe VII, — e) Stufe VIII, — f) Stufe X.

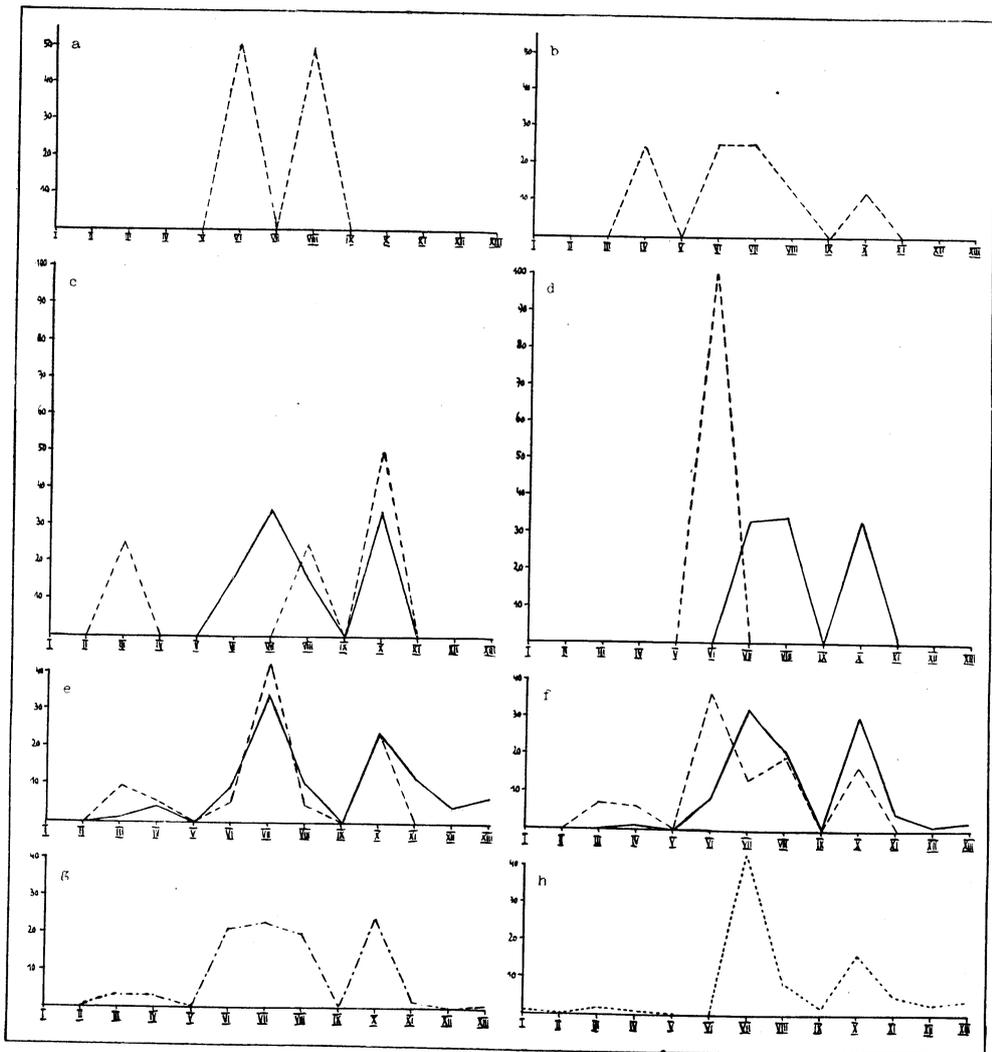


Abb. 10. — Abdominale Melanisation der ♂♂ von *drenowskianus*: a) Varna, — b) Kotel, — c) Kostenez, — d) Velebit, — e) Tscham kurija, — f) theoretische Variabilitätskurven (Durchschnitt der untersuchten Populationen) der beiden Formengruppen *subtypicus* und *typicus*, — g) theoretische Variabilitätskurve der ♂♂ von *m. drenowskianus* als Gesamtheit, — h) theoretische Variabilitätskurve der ♀♀ von *drenowskianus* als Gegenüberstellung. (*subtypicus* ----, *typicus* —, *drenowskianus* ♂ ..... , *drenowskianus* ♀ .....).

(IX) und die dunkelste Stufe von *fasciatus*. Wenn man aber berücksichtigt, daß die Stufe IX bisher überhaupt nur bei den ♀♀ des typischen *drenowskianus* gefunden werden konnte, so ergibt sich daraus, daß die eunomische Reihe der *drenowskianus subtypicus*-♂♂ eigentlich — abgesehen von der ebenfalls bei allen Formengruppen im männlichen Geschlecht fehlenden Form *fasciolatus* (V) — eine vollkommen geschlossene ist, wenn man die Exemplare von allen untersuchten Lokalitäten berücksichtigt. Auch beim *subtypicus* ist die Stufe VIII verhältnismäßig stark vertreten, worauf schon beim *agrorum typicus* hingewiesen wurde, und was auch aus der theoretischen Variabilitätskurve (Abb. 10 f) mit genügender Deutlichkeit hervorgeht. Allerdings verhalten sich — wie später noch ausführlicher gezeigt werden wird — die verschiedenen Populationen recht verschieden. Auch bei dieser Formengruppe scheinen die Durchschnittsgrößen der einzelnen Stufen darauf hinzuweisen, daß die hellsten und dunkelsten Stufen größer sind als diejenigen mittleren Schwärzungsgrades.

TABELLE 3.

Stufe	Varna	Kotel	Kostenez	Bel Meken	Velebit	Tscham kurija	Nevrokop	Durchschnittsgröße der Stufe
I								
II								
III			1		3	1		459
IV		2			1			444
V								
VI	1	2			1	1		435
VII		2		1		8		448
VIII	1	1	1			1	1	430
IX								
X		1	2	1		4		454
XI								
XII								
XIII								
Durchschnittsgröße der Population	388	443	467	450	450	446	463	

TABELLE 4.

Stufe	Varna	Kritschim	Tscham kurja	Durchschnittsgröße der Stufe
I				
II				
III				
IV				
V				
VI	1	2		550
VII	1	1	1	592
VIII				
IX				
X		1		525
XI				
XII				
XIII				
Durchschnittsgröße der Population	563	558	600	

Weibchen (vergl. Abb. 11 und 12): 7 Exemplare, deren Verteilung auf Abdominalstufen und Fundorte aus Tabelle 4 zu ersehen ist. Sämtliche ♀♀ gehören der f. *fasciatus* an, wobei die Stufen VI und VII in gleicher Stärke ver-

treten erscheinen, während nur ein einziges Exemplar einen höheren Schwärzungsgrad erreicht, nämlich die Stufe X. Die geringe Individuenzahl gestattet es leider nicht, gewichtige Schlüsse auf Grund der Körpergrößen zu machen. Dies geht allein schon aus der Tatsache hervor, daß die beiden ♀♀ aus Varna sehr verschiedene Thoraxbreitenindices besitzen — nämlich 525 und 600 —, wobei

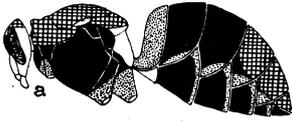


Abb. 11. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♀: a) *f. fasciatus* Scop.

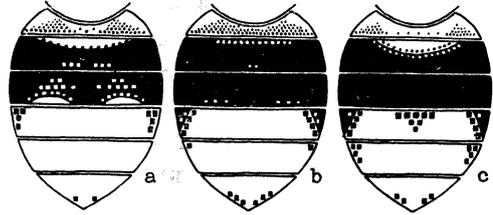


Abb. 12. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♀: *f. fasciatus* Scop.: a) Stufe VI, — b) Stufe VII, — c) Stufe X.

es natürlich schwer fällt, zu erklären, welche der beiden Größen die Ausnahme darstellt. Da jedoch alle drei Geschlechtsformen des *agrorum typicus* von Varna unter allen untersuchten Populationen die geringste Körpergröße besitzen und

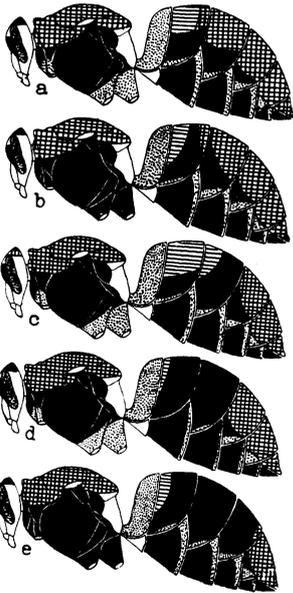


Abb. 13. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♀: a) *f. quadrimaculatus* Pitt. — b) *f. propofasciatus* Pitt. — c) *f. fasciolatus* Pitt. — d) *f. fasciatus* Scop. — e) *f. subfasciatus* Pitt.

auch die ♂♂ des *drenowskianus subtypicus* von allen untersuchten in Varna am kleinsten sind, ferner auch die ♀♀ des *subtypicus* aus Varna einen untermittelgroßen Thoraxbreitenindex besitzen, ist die Annahme berechtigt, daß die geringe Körpergröße der Varnaer Tiere eine Eigentümlichkeit dieser Population darstellt, die sich in gleicher Weise auf beide dort vorkommende Formengruppen und alle drei Geschlechtsformen erstreckt, und daß daher die Vermutung begründet ist, daß der für Varna gefundene Durchschnittsindex für die ♀♀ zu hoch ist und dieser viel näher bei der geringeren gemessenen Größe — also bei 525 — liegt. Doch kann dies vorläufig nur eine — wenn auch ziemlich gut begründete — Vermutung bleiben.

Arbeiterinnen (Vergl. Abb. 13, 14 und 15): 174 Exemplare, die sich auf Stufen und Fundorte verteilen wie in Tabelle 5 ersichtlich gemacht wurde. Für die ♀♀ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ist durch das Fehlen von Vertretern für die Stufen VIII und IX eine deutliche Trennung der eunomischen Reihe innerhalb der *f. fasciatus* kennzeichnend. Dadurch entsteht eine ganz auffallende Zweigipfeligkeit der Variabilitätskurve nicht nur der einzelnen Fundorte, sondern auch der daraus konstruierten theoretischen Variabilitätskurve (Abb. 15 h). Diese beiden besonders ins Auge springenden Gipfel liegen bei den Stufen VII und X. Daneben sind dann noch zwei in ihrer Bedeutung fast unmaßgebliche

Gipfel bei den Stufen III und XII, die durch das Fehlen der Stufen IV und XI entstehen, zu beobachten. Wie später gezeigt werden wird, sind auch diese beiden kleinen Kurvengipfel bei fast allen Populationen festzustellen, deuten daher eine für *drenowskianus subtypicus* charakteristische Form der Variabilität an. Was die Individuengröße der einzelnen Stufen anbetrifft, so stoßen diesbezügliche Untersuchungen infolge des ganz außerordentlichen Größenunterschiedes

der ♂♂ einer Population im Verlauf des Jahres auf ziemlich große Schwierigkeiten. Es wäre hiezu unumgänglich notwendig, jede der zu untersuchenden Populationen gleichmäßig während des ganzen Saisonverlaufes Messungen zu unterwerfen, da bekanntlich mit zunehmender Jahreszeit auch die ♂♂-Exemplare an Körpergröße zuzunehmen pflegen. Es können daher die oben angeführten Durchschnittsgrößen nur für jene Populationen als ziemlich genau angenom-

men werden, die von Lokalitäten stammen, von denen Material wirklich vom Frühjahr, Sommer und Herbst vorlag, wie dies am besten bei den Tieren von Tscham kurija, aber auch von Kritschim der Fall ist. Die bei diesen beiden Populationen gefundenen Durchschnittsgrößen für die festgestellten Stufen ergeben sich aus nachfolgender Zusammenstellung (Tabelle 6).

Aus dieser vergleichenden Zusammenstellung der Stufendurchschnittsgrößen der Fundorte Kritschim und Tscham kurija und der errechneten Stufendurchschnittsgrößen aller untersuchten Populationen ergibt sich aber eine recht erfreuliche Übereinstimmung in den wesentlichsten Grundzügen. Es zeigt sich nämlich, daß die Gipfelstufen III, VII, X und XII ziemlich deutlich an Größe abnehmen (eine Erscheinung, die auch bei den ♂♂ mit genügender Deutlichkeit zu beobachten ist), während die hellsten Stufen (bei den ♂♂ fehlen sie, wodurch ein anderes Bild hervorgerufen wird) durch ihre Kleinheit bemerkenswert sind, die dunkelste durch ihre Größe auffällt (siehe auch bei den ♂♂ diese auffallende Größenzunahme bei der letzten, d. h. dunkelsten der beobachteten Stufen!). Die beiden Exemplare aber aus der Kritschimer Population, deren jedes den für eine Arbeiterin ganz gewaltigen Thoraxbreitenindex von 475 besitzt, stammen nicht etwa vom Ende der Saison, sondern wurden bereits am 17. Mai erbeutet, gehören also sicherlich noch nicht zu jenen Tieren, die erst gegen Ende des Sommers den Nestbestand ausmachen. Wenn auch mitberücksichtigt werden muß, daß die klimatischen Verhältnisse in Kritschim eine sehr zeitige Gründung und damit

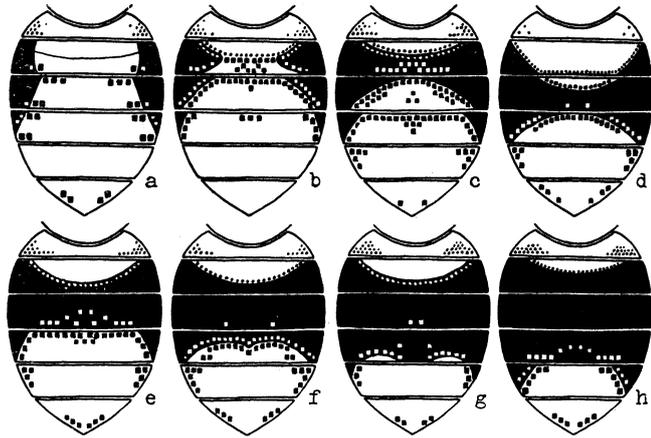


Abb. 14. — Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ♂: f. *quadrimaculatus* Pitt.: a) Stufe I; — f. *propofasciatus* Pitt.: b) Stufe II, — c) Stufe III; — f. *fasciolatus* Pitt.: d) Stufe V; — f. *fasciatus* Scop.: e) Stufe VII, — f) Stufe X; — f. *subfasciatus* Pitt.: g) Stufe XII, — h) Stufe XIII.

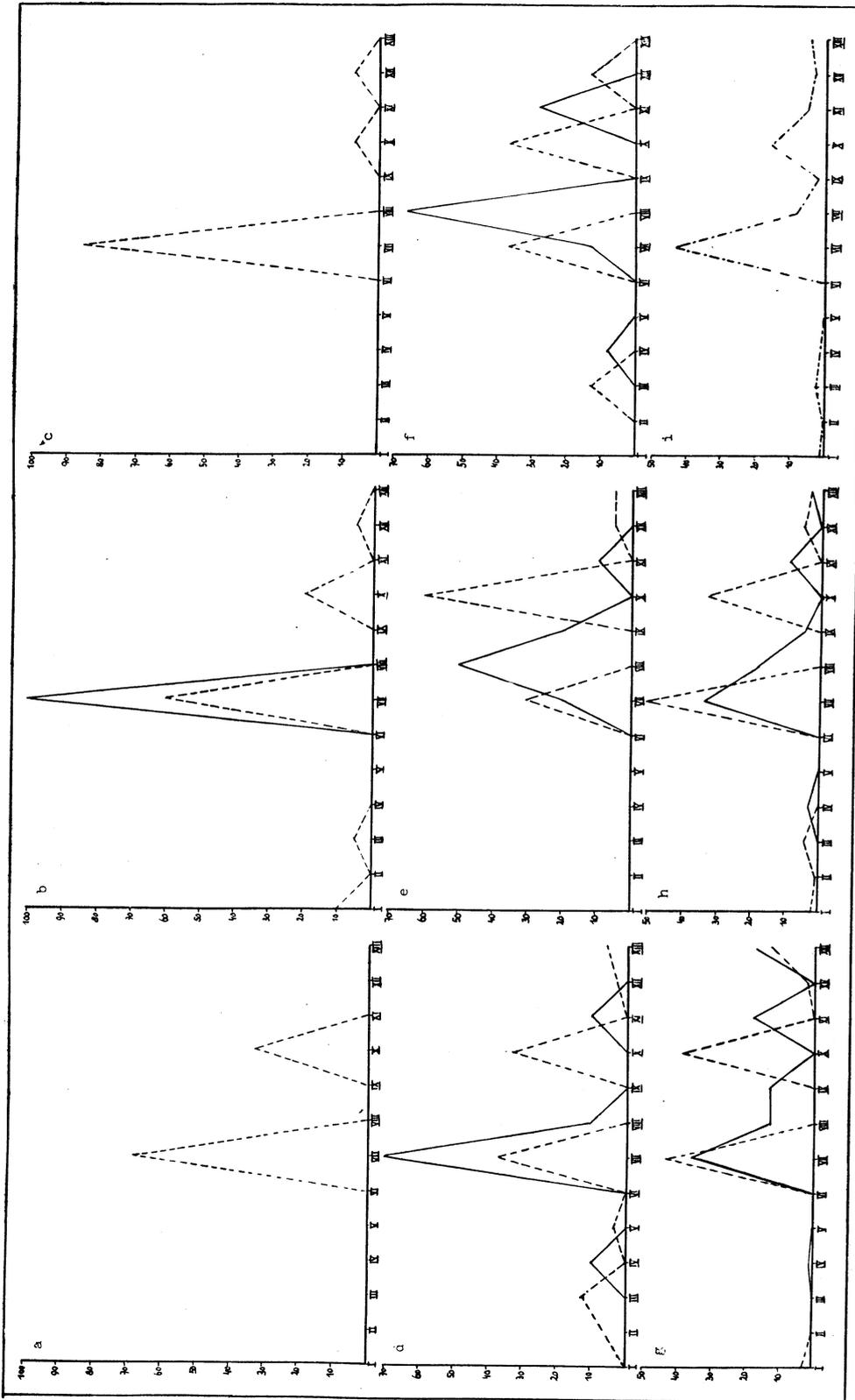


Abb. 15. — Abdominale Melanisation der  $\text{drenoŵskianus}$ : a) Varna, — b) Jumrukschal, — c) Kotel, — d) Kritschim, — e) Kostenez, — f) Veleit, — g) Tŵam kurija, — h) theoretische Variabilitätskurven (Durchschnitt der untersuchten Populationen) der beiden Formengruppen *subtypicus* und *typicus*, — i) theoretische Variabilitätskurve der  $\text{drenoŵskianus}$  als Gesamtheit. (*subtypicus* - - - - , *typicus* ———, *drenoŵskianus*  $\text{drenoŵskianus}$  ······).

einen sehr frühen Hochstand der Nestkolonie ermöglichen, so ist ganz sicherlich zu jener Zeit der Hochstand der Kolonie noch nicht erreicht gewesen, da sonst bereits ♂♂ erbeutet worden wären, was aber nicht der Fall ist. Wir haben es also mit der Tatsache zu tun, daß zu unverhältnismäßig früher Jahreszeit bereits große Individuen entwickelt waren, die aber einen — insbesondere für die Kritschimer Population — ungewöhnlichen Schwärzungsgrad aufwiesen. Oder mit anderen Worten, die Tiere vom gleichen Ort und Datum zeigen mit zunehmender Körpergröße eine ganz auffallende Zunahme des Schwärzungsgrades am Abdomen.

TABELLE 5.

Stufe	Varna	Jumrukschal	Kotel	Sara gjöl	Rila-Kloster	Strgatsch-Geb.	Kritschim	Kostenez	Bel Meken	Velebit	Tscham kurija	Papas tschair	Nevrokop	Durchschnittsgröße der Stufe
I		2									2			400
II							2		1					400
III		1					4			1		1		442
IV								1						425
V														422
VI														422
VII	6	11	11		2	15*	6			3	25			422
VIII														387
IX														387
X	2	4	1	1		1	13	12	1	3	22		1	387
XI														390
XII		1	1	1			1	1	1	1	3			390
XIII							2	1			6			435
Durchschnittsgröße der Population	408	418	404	400	438	375	421	440	408	405	402	400	350	

\* Ein Exemplar ist ciliare Type.

TABELLE 6.

Stufe	Kritschim	Tscham kurija	Gesamtdurchschnitt
I		413	400
II	400		400
III	450		442
IV			425
V	425		425
VI			422
VII	426	412	422
VIII			387
IX			390
X	423	394	387
XI			390
XII	350		390
XIII	475	410	435

### Formengruppe *drenowskianus typicus*

Männchen (vergl. Abb. 16, 17 und 10): 79 Exemplare der Formen *subpropofasciatus*, *latofasciatus* und *sublatofasciatus*. Diese Exemplare verteilen sich auf die Abdominalstufen und Fundorte wie aus Tabelle 7 ersichtlich. Die Tabelle zeigt — ebenso wie die für die typischen *drenowskianus*-♂♂ errechnete Variabilitätskurve (Abb. 10 f) — die für diese Formengruppe so charakteristische Zweigipfeligkeit. Nebengipfel sind zwar angedeutet (XIII), aber nur ganz undeutlich ausgebildet. Das, was aber an der Variabilitätskurve der ♂♂ der Formengruppe *drenowskianus typicus* so sehr auffällt, ist der Umstand, daß die Gipfelstufen

mit denen der ♂♂ des *drenowskianus subtypicus* in der Regel vollkommen zusammenfallen. Bei beiden sind es die Stufen VII und X (nur selten beim *subtypicus* an Stelle der Stufe VII die Stufe VI oder VIII). Darin weichen die ♂♂ des *drenowskianus typicus* grundlegend von den ♀♀ der gleichen Formengruppe ab,

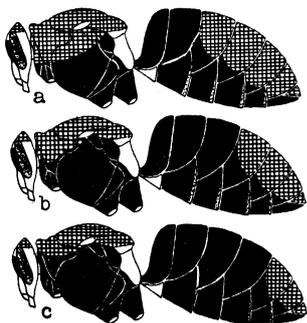


Abb. 16. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♂: a) f. *subpropefasciatus* Pitt. — b) f. *latofasciatus* Pitt. — c) f. *sublatofasciatus* nov.

denn bei diesen liegen — wie weiter unten gezeigt werden wird — die Gipfelpunkte der Kurven bei den Stufen VII (VIII) und XI, und zeigen Übereinstimmung mit den ♀♀ der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus*. Auf diese Übereinstimmung in den Variabilitätskurven zwischen *drenowskianus subtypicus*-♂♂ und -♀♀ einerseits und *drenowskianus typicus*-♂♂ andererseits, wobei die ♀♀ der letztgenannten Formengruppe in ihren Variabilitätskurven ziemlich stark abweichende Tendenzen äußern, möchte ich besonders verweisen, da sich darin neuerlich ein — sich gerade bei den ♂♂ zeigender — gemeinsamer Zug zwischen den einzelnen Formengruppen des *agrorum* äußert. Damit erweisen sich die ♂♂ in ihrer Variabilität aber deutlich konstanter als die ♀♀ und ♀♀, was einen

weiteren Beweis für den Konservativismus der ♂♂ im Vergleich zur Präponderanz der ♀♀ (und ♀♀!) bedeutet.

Als Ganzes betrachtet erscheint die Variationsbreite des typischen *drenowskianus*-♂ durch das Auftreten der Stufen XI, XII und XIII gegenüber der

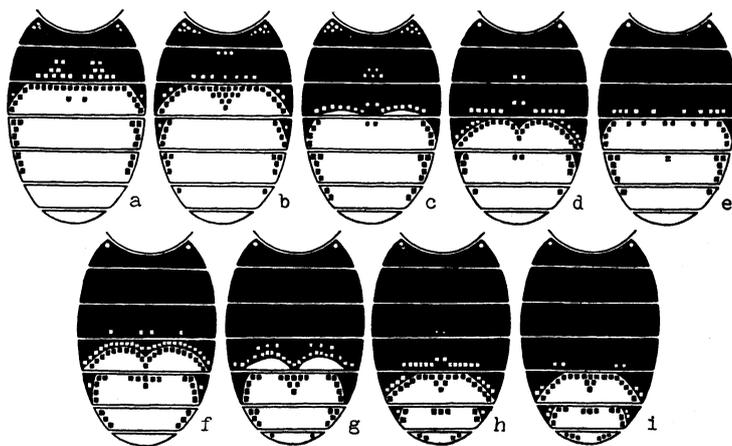


Abb. 17. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♂: f. *subpropefasciatus* Pitt.: a) Stufe III, — b) Stufe IV; — f. *latofasciatus* Pitt.: c) Stufe VI, — d) Stufe VII, — e) Stufe VIII, — f) Stufe X, — g) Stufe XI; — f. *sublatofasciatus* nov.: h) Stufe XII, — i) Stufe XIII.

Variationsbreite des *drenowskianus subtypicus*-♂ außerordentlich erweitert. In diesem Zusammenhang ist es aber wieder bemerkenswert, daß die Erweiterung der Variationsbreite gegen die dunklen Stufen hin erfolgt, nicht etwa gegen die hellen hin, und daß hierin und in der Andeutung eines Gipfelpunktes bei der

Stufe XIII ein Hinweis auf den *agrorum typicus* gegeben zu sein scheint. Abgesehen von den beiden fehlenden Stufen (V und IX) zeigt die eunomische Reihe der männlichen *drenowskianus typicus* somit die schönste Geschlossenheit, die überhaupt bei irgendeiner der drei Formengruppen, bzw. den drei Geschlechtsformen beobachtet wurde, eine Vollständigkeit, die nur annähernd von den ♂♂ des *subtypicus* erreicht wird. Darüber hinaus sind aber die durch die beiden fehlenden Stufen bedingten Lücken in der eunomischen Reihe ein neuerlicher gemeinsamer Zug zwischen den ♂♂ der drei Formengruppen, was umso mehr auffällt, als es gerade die ♀♀ des *drenowskianus typicus* sind, bei denen die Stufe IX — zumindest in einer ganzen Reihe der untersuchten Populationen — eine hervorragende Rolle spielt. Es zeigen somit die ♂♂ des *drenowskianus typicus* im abdominalen Schwärzungsmodus eine stärkere Verwandtschaft mit den

TABELLE 7.

Stufe	Kostenez	Velebit	Tscham kurija	Durchschnittsgröße der Stufe
I				
II				
III			1	450
IV			3	463
V				
VI	1		6	465
VII	2	1	20	449
VIII	1	1	7	453
IX				
X	2	1	17	455
XI			8	447
XII			3	438
XIII			5	383
Durchschnittsgröße der Population	468	450	444	

TABELLE 8.

Stufe	Rila-Kloster	Strgatsch-Geb.	Kritschim	Kostenez	Velebit	Tscham kurija	Ljulin	Kasanlik	Bresnitza	Durchschnittsgröße der Stufe
I										
II										
III			1			1				600
IV			1							600
V										
VI			2	1						583
VII		2	3			3	1	1	1	575
VIII	1	1	5		1	1				572
IX										
X			1							600
XI										
XII										
XIII						1				525
Durchschnittsgröße der Population	600	567	589	575	625	552	575	575	600	

♂♂ und ♀♀ des *drenowskianus subtypicus* (ja sogar mit den ♂♂ des *agrorum typicus*) als mit den ♀♀ der eigenen Formengruppe. Die beim *subtypicus* zweilen eine gewisse Rolle spielende Stufe VIII tritt beim *typicus* viel stärker zurück und wurde nur in einer einzigen Population in einer den Stufen VII, bzw. X ähnlichen Entwicklung beobachtet. In den Durchschnittsgrößen zeigen die ♂♂ dieser Formengruppe in den Stufen III bis inklusive X sowohl untereinander als auch im Vergleich zu den ♂♂ des *drenowskianus subtypicus* eine überraschende Übereinstimmung. Während beim *subtypicus* die größte Differenz der Thoraxbreiten-

indicesgt 29 beträ, ist sie beim *typicus* noch geringer und erreicht innerhalb der Stufen III bis X bloß den Wert 16. Um so auffallender ist dann das Verhalten der Stufen XI, XII und XIII, Stufen, die bekanntlich beim *subtypicus* fehlen, weshalb auch ein Vergleich wegfallen muß. Die Durchschnittsgrößen dieser Stufen sinken nämlich rasch zu ganz geringen Werten ab: 447, 438 und 383! Wenn man allerdings berücksichtigt, daß die Durchschnittsgröße der Population von Tscham kurija, woher ja die einzigen Tiere dieser hohen Stufen stammen, 444 beträgt, dann erscheinen die Durchschnittsgrößen der Stufen XI und XII gerade diesem Gesamtdurchschnitt sehr gut zu entsprechen und nur die Tiere der Stufe XIII fallen stark auch gegen diesen Gesamtdurchschnitt ab. Wie weiter unten gezeigt werden wird, verhalten sich die Durchschnittsgrößen der einzelnen Stufen bei den ♂♂ dieser Formengruppe ebenfalls ganz analog. Wenn man dann weiter berücksichtigt, daß der hohe Durchschnittswert der Stufe XIII bei den ♂♂ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* durch die „Riesen-Arbeiterinnen“ von Kritschim hauptbedingt ist, der Tscham kurija-Durchschnitt dieser Stufe aber nur 407 beträgt, was nur ganz wenig über dem Populationsdurchschnitt liegt, so werden die auf den ersten Blick etwas kraß erscheinenden Gegensätze doch etwas gemildert.

Weibchen (vergl. Abb. 18 und 19): 28 Exemplare der Formen *subpropefasciatus*, *latofasciatus* und *sublatofasciatus*, wobei allerdings das einzige ♀

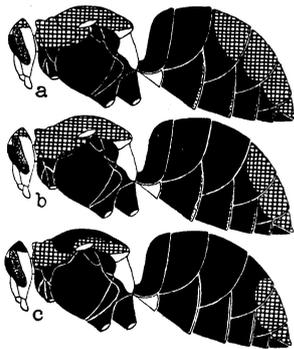


Abb. 18. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♀: a) f. *subpropefasciatus* Pitt. — b) f. *latofasciatus* Pitt. — c) f. *sublatofasciatus* nov

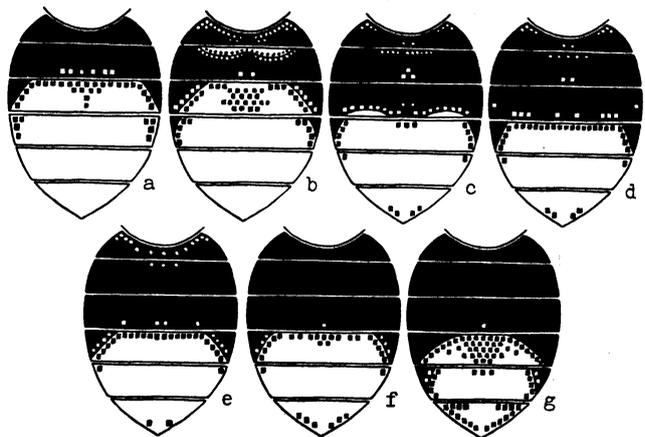


Abb. 19. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♀: f. *subpropefasciatus* Pitt.: a) Stufe III, — b) Stufe IV; — f. *latofasciatus* Pitt.: c) Stufe VI, — d) Stufe VII, — e) Stufe VIII, — f) Stufe X; — f. *sublatofasciatus* nov.: g) Stufe XIII.

dieser letztgenannten Form ein in jeder Beziehung stark abweichendes Tier ist, was ja noch weiter unten bei Besprechung der tricuspoiden Färbungstendenzen hervorgehoben werden wird. Die Verteilung dieser 28 Tiere auf die abdominalen Färbungsstufen und die Fundorte ist aus der Tabelle 8 zu entnehmen. Aus dieser Tabelle ist eindeutig zu ersehen, daß die Stufen VII und VIII der f. *fasciatus* bei weitem alle anderen an Häufigkeit übertreffen. Durch das Auftreten der Stufe VIII aber zeichnet sich die Formengruppe *drenowskianus typicus* im weiblichen

Geschlecht und bei den ♂♂ ganz besonders vor den beiden anderen Formengruppen aus. Diese Stufe VIII ist ein geradezu charakteristisches Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Formengruppen des *drenowskianus* — zumindest bei den ♀♀ und ♂♂. Abgesehen von dem einzigen Tiere der Stufe X, das einen Thoraxbreitenindex von 600 aufweist, scheint sich bei den ♀♀ der Formengruppe *drenowskianus typicus* mit zunehmender Schwärzung des Abdomens eine Abnahme der Körpergröße bemerkbar zu machen, was besonders kraß bei dem tricuspoiden ♀ der sprunghaft auftretenden Stufe XIII zum Ausdruck kommt. Selbstredend können derartige Einzelbefunde keinen allgemeingültigen Schluß zulassen. Erst einer zusammenfassenden Betrachtung muß es vorbehalten bleiben, hier Mögliches von Wahrscheinlichem zu scheiden.

Arbeiterinnen (vergl. Abb. 20, 21, 22 und 15): 140 Exemplare der Formen *subpropefasciatus*, *latofasciatus* und *sublatofasciatus*. Ihre Verteilung auf Abdominalstufen und Fundorte zeigt Tabelle 9. Die bei *agrorum typicus* und

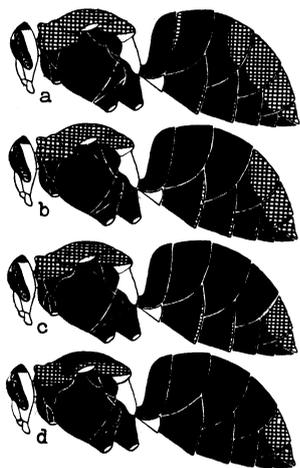


Abb. 20. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♂: a) f. *subpropefasciatus* Pitt. — b) f. *latofasciatus* Pitt. — c) f. *sublatofasciatus* nov. — d) f. *tricuspi-sublatofasciatus* nov.

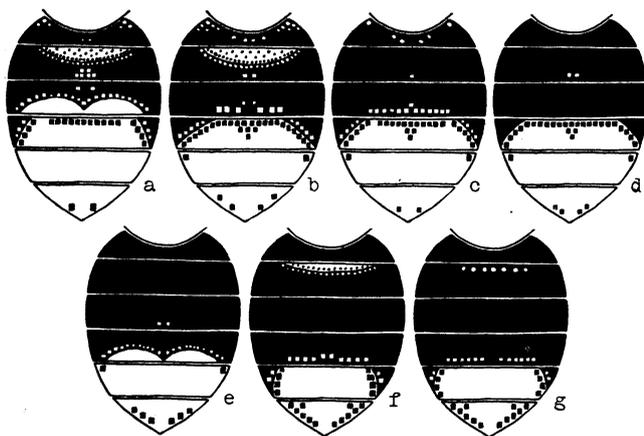


Abb. 21. — Formengruppe *drenowskianus typicus* ♂: f. *subpropefasciatus* Pitt.: a) Stufe IV; — f. *latofasciatus* Pitt.: b) Stufe VII, — [c) Stufe VIII, — d) Stufe IX, — e) Stufe XI; — f. *sublatofasciatus* nov.: f) Stufe XIII; — f. *tricuspi-sublatofasciatus* nov.: g) Stufe XIII.

*drenowskianus subtypicus* noch auftretende f. *fasciolatus* fehlt bei *drenowskianus typicus* bereits vollständig. Es fehlt aber — abgesehen von den hellsten Stufen I—III und den Stufen VI und XII — auch die Stufe X, die gerade bei den ♂♂ dieser Formengruppe eine so überragende Rolle spielt. Überhaupt ist die Stufe IX, die hier erstmalig auftritt, geradezu typisch für die ♂♂ des *drenowskianus typicus*. Auffallend ist ferner der im Vergleich zu *subtypicus* starke Ausfall heller Färbungsstufen. Berücksichtigt man in diesem Zusammenhang das — allerdings örtlich stark verschiedene — zahlenmäßig starke Auftreten von Individuen der Färbungsstufe XIII, sowie die deutlich stärkere Neigung des *drenowskianus typicus* zu tricuspoider Färbung (siehe weiter unten), so rundet dies alles das

Bild des *drenowskianus typicus* in dem Sinne ab, daß bei ihm die Tendenz zu intensiverer Schwärzung stärker ausgeprägt scheint als beim *subtypicus*.

TABELLE 9.

Stufe	Jumrukschal	Kritschim	Kostenez	Bel Meken	Velebit	Tscham kurija	Papas tchair	Nevrokop	Dobrinische	Durchschnittsgröße der Stufe
I										
II										
III										
IV		1			1	1	1			434
V										
VI										
VII	3	7	2	2	1	34*	1	2	1	414
VIII		1	5		6	11	3	4		431
IX			2		3	13		3		421
X										
XI		1	1	1		16				
XII										
XIII						13*				393
Durchschnittsgröße der Population	425	425	423	444	432	419	389	459	450	

\* \* \*

Von außerordentlichem Interesse ist ein Vergleich der Variabilitätskurven des *typicus* und des *subtypicus* (Abb. 15 h). Das schon im männlichen Geschlecht beobachtete verschiedenartige Variieren, das sich in der Ausbildung bei verschiedenen Stufen liegender Gipfelpunkte der Variabilitätskurven manifestiert, erreicht bei den ♂♂ eine besonders deutliche Ausprägung. Hier können wir — ebenso wie beim *subtypicus* — wiederum vier Gipfelpunkte erkennen; während diese bei letzterem aber bei den Stufen III, VII, X und XII gelegen waren, finden wir sie beim *typicus* bei den Stufen IV, VII, XI und XIII. Nur die Gipfelstufe VII ist also beiden Formengruppen gemeinsam. Aber auch dieses Gemeinsame erleidet eine gewisse Abschwächung durch den Umstand, daß der *typicus* neben der Gipfelstufe VII auch in der Stufe VIII einen sehr bedeutenden Prozentsatz von Individuen erreicht, wodurch die Kurve bei VII deutlich gegen VIII ausgebogen erscheint. Also auch hier finden wir — so wie später beim Studium der mesonotalen Schwärzung — eine deutliche Verschiebung der Va-

riabilitätskurve gegen die dunkleren Stufen hin gegenüber der Variabilitätskurve des *subtypicus*. Die Schwärzungstendenz der *typicus*-Formen ist demnach eine deutlich größere als die der *subtypicus*-Formen.

Was nun die Körpergröße anbelangt, so zeigen sich auch in diesen beiden Variabilitätskurven (Abb. 22) sehr weitgehende Unterschiede in den beiden Formengruppen. Während beim *subtypicus* eine Abnahme der Körpergrößen von den Stufen III bis X und von hier ab eine neuerliche Zunahme feststellbar ist, nimmt beim *typicus* die Körpergröße nur zwischen den Stufen IV und VII ab, um dann von VIII an sehr rasch zuzunehmen und bei XI ihren Höchststand zu erreichen, worauf sie aber — im scharfen Gegensatz zum *subtypicus* — steil abfällt und in der Stufe XIII ihren größten Tiefstand erreicht. Während also beim *subtypicus* zwischen den Stufen VII und X eine ins Auge springende Abnahme der Körpergrößen zu verzeichnen war, ist beim *typicus* im Gegenteil zwischen den Stufen VII und XI eine jähe Zunahme festzustellen. Und während beim *subtypicus* die Körpergröße von der Stufe X an wieder sehr rasch zunimmt, nimmt sie beim *typicus* mindestens ebenso rasch von der Stufe XI an ab. Wenn wir weiterhin feststellen müssen, daß dem Hochstand der Variabilitätskurve des *subtypicus* bei der Stufe VII ein Tiefpunkt für den *typicus* gegenübersteht, so haben wir bei den ♂♂ der Formengruppen des *drenowskianus* ein ganz auffallend gegensätzliches Verhalten vor uns, das seinen Ausdruck nicht nur im verschiedenen Verlauf der Variabilitätskurve der abdominalen Schwärzung, sondern jetzt neuerlich auch in den Kurven für die Thoraxbreitenindices findet. Damit ergibt sich aber eine Schwierigkeit: Während wir nämlich bei den ♂♂ des *subtypicus* glaubten feststellen zu können, daß von der Stufe X ab zunehmende Schwärzung mit zunehmender Körpergröße gekoppelt sei, müssen wir hier bei *typicus* das gerade Gegenteil zur Kenntnis nehmen. Daraus scheint sich aber — wie noch später genauer ausgeführt werden wird — zu ergeben, daß Schwärzungsgrad von Körpergröße (zumindest unmittelbar) vollkommen unabhängig ist, wenn auch beim ersten Hinsehen ein ursächlicher Zusammenhang gegeben zu sein scheint.

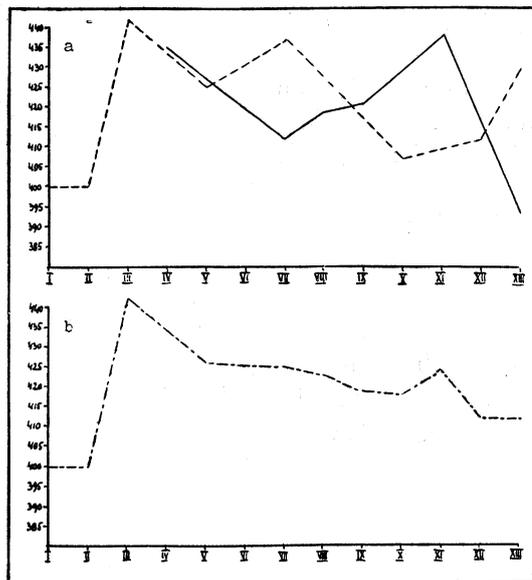


Abb. 22. — Thoraxbreitenindices der ♂♂ von *drenowskianus*: a) theoretische Variabilitätskurven der Formengruppen *subtypicus* (---) und *typicus* (—), — b) theoretische Variabilitätskurve der ♂♂ von *m. drenowskianus* als Gesamtheit.

## Das Entstehen der tricuspis-Färbung bei den bulgarischen agrorum-Formen

Wie bereits erwähnt, erfolgt in vorliegender Untersuchung die Einstufung genau nach den von E. Krüger aufgestellten Stufen. Im ersten Teile seiner mehrfach zitierten Arbeit (siehe Fußnote auf Seite 238) bringt Krüger auf S. 384 eine bildliche Darstellung der von ihm unterschiedenen 14 Stufen, angefangen von den Tieren mit rein braun behaartem Mesonotum, wie er beim *agrorum typicus* bereits gefunden werden kann, wie er aber besonders häufig beim *agrorum m. frey-gessneri* aus der Westschweiz auftritt, bis zum reinschwarzen Mesonotum des dänischen *agrorum m. mniorum*. Für die uns interessierenden Untersuchungen genügen die ersten acht Krüger'schen Stufen vollkommen — zumindest für die ♂♂ und ♀♀ —, denn nur bei einem einzigen ♀ wird sprunghaft die Stufe 10 erreicht. Hierin liegt also die erste Abweichung von der Krüger'schen Stufenfolge: Ich unterscheide (mit der einzigen erwähnten Ausnahme) im folgenden immer nur 8 Stufen, und zwar eben die ersten 8 Stufen im Krüger'schen Sinne.

Eine zweite Abweichung wird von mir im Hinblick auf die von Krüger genauer untersuchten und gesondert in seine Tabellen aufgenommenen „Vorschwarmstufen“ vorgenommen. Diese Krüger'schen „Vorschwärme“ werden — zugleich mit den bei ihnen möglichen Kombinationen — in der eben zitierten Arbeit auf S. 382 abgebildet. Ich habe diese Vorschwärme bei den ♀♀ und ♀♂ nicht gesondert angeführt und fasse sie noch zur Stufe 1. Es sei aber in diesem Zusammenhange betont, daß — wollte man die Vorschwarmstufen gesondert anführen — die Anzahl der zugehörigen Exemplare etwa 75% der von mir unter Stufe 1 angeführten Zahlen betragen würde, d. h. die von mir in Stufe 1 zusammengeführten Tiere sind eigentlich nur zu etwa 25% wirklich Angehörige der Krüger'schen Stufe 1, während die restlichen 75% zu den verschiedenen möglichen Vorschwarmtypen und ihren Kombinationen zu zählen sind. Hierbei wurde aber so vorgegangen, daß die Krüger'sche Kombination f in ihren deutlichen Ausbildungsformen von mir bereits zur Stufe 2 gezählt wird. Wollte man im Nachfolgenden eine ungefähre Vorstellung von der Anzahl der tatsächlich am Mesonotum rein braun behaarten Exemplare erhalten, so müßte man also nach dem eben Gesagten von den gebrachten Werten der Stufe 1 nur den vierten Teil berücksichtigen.

Anders liegen die Verhältnisse bei der mesonotalen Schwarzfärbung der bulgarischen *agrorum*-♂♂. Schon Krüger schreibt (S. 386) betreffs der ♂♂: „Unter den untersuchten männlichen Exemplaren waren auch im allgemeinen verhältnismäßig wenig Exemplare mit schwarzen Haaren auf dem Mesonotum. Man muß schon sehr weit nach Norden gehen, um überhaupt Männchen zu erhalten, die in der Schwarzfärbung des Mesonotums diejenigen Stufen der Eunomie manifestieren, die bei den Weibchen in weit südlicheren Gegenden noch unschwer anzutreffen sind“. — Tatsächlich wurden auch von mir unter dem ungemein reichlichen Material bulgarischer *agrorum*-♂♂ nur 2 Exemplare, zur Krüger'schen Stufe 1 — abgebildet bei Krüger (1928), S. 387 — gehörig gefunden und nur 5 weitere Exemplare konnten festgestellt werden, die den

Vorschwarmtypen angehörten. Alle anderen 141 ♂♂ gehörten der einfarbig braun behaarten Endstufe an.

Es mögen nun die drei Formengruppen gesondert auf ihre Neigung zur Ausbildung tricuspoider Färbungstypen hin untersucht werden.

#### Formengruppe *agrorum typicus*

**Männchen:** 32 Exemplare, davon nur ein einziges Exemplar (Tscham kurija) der Vorschwarmstufe angehörig. Dieses ♂ ist eines der 5 Exemplare, die den Abdominalstufen XII und XIII (siehe dort) zuzurechnen sind, also als Angehöriger der Stufe XII ein auch am Abdomen sehr ausgedehnt schwarz gefärbtes Tier, das außerdem durch seine außerordentliche Größe (Thoraxbreitenindex 475 bei einem Stufendurchschnitt von 450!) auffällt.

**Weibchen:** 1 Exemplar. Varna vom 11. 4., der Abdominalstufe X angehörig, zeigt tricuspoide Mesonotalfärbung der Stufe 5. Dieses einzige weibliche Exemplar der Formengruppe *agrorum typicus* fällt durch seine außerordentlich geringe Größe (Thoraxbreitenindex 500) auf.

**Arbeiterinnen:** 3 Exemplare, alle der Stufe 2 angehörig. Eines dieser Arbeiterinnen-Exemplare von Varna gehört der Abdominalstufe V, die beiden anderen (1 vom Jumruktschal, 1 aus Varna) der Stufe VII an. Es sind durchwegs mittelgroße Tiere von 375, 400 und 425 Thoraxbreitenindex (Durchschnittsindex 406).

Zusammenfassend kann betreffs dieser Formengruppe gesagt werden, daß das Material viel zu gering war, um daraus auch nur allgemeingültige Schlußfolgerungen ableiten zu können. Nur von den ♂♂ war das zur Verfügung stehende Material größer und scheint sich daraus zu ergeben, daß die Tendenz zum Auftreten schwarzer Haare bei den typischen *agrorum* in Bulgarien nicht abweicht von der später bei *drenowskianus* festgestellten.

#### Formengruppe *drenowskianus subtypicus*

**Männchen:** 37 Exemplare, von denen kein einziges auch nur einer der Krüger'schen Vorschwarmtypen entsprechen würde. Schwarze Haare wurden bei keinem einzigen Exemplar am Mesonotum angetroffen.

**Weibchen:** 7 Exemplare, von denen 5 der Stufe 1 und nur 2 der Stufe 2 angehören. Damit erweisen sich anscheinend die ♀♀ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* als viel konservativer in der Beibehaltung der hellen Mesonotalbehaarung als die typischen *agrorum*-♀♀. Die beiden der Stufe 2 zugeordneten Exemplare zeigen außerordentliche Größendifferenzen; das eine ♀ aus Tscham kurija (Abdominalstufe VII) hat Thoraxbreitenindex 600, das andere ♀ aus Kritschim (Abdominalstufe X) bloß 525; es ist dies gleichzeitig das bei den ♀♀ dieser Formengruppe festgestellte Minimum und Maximum des Thoraxbreitenindex.

Eine Zusammenstellung der ♀♀ nach Mesonotal-, Abdominalstufen und Fundorten ist aus Tabelle 10 ersichtlich. Aus dieser Tabelle geht auch klar hervor, daß in der anscheinend stark konservativ braun gefärbten Population von Kritschim unter 5 ♀♀ nur das einzige der Abdominalstufe X angehörige eine mehrweniger ausgesprochene mesonotale Schwarzfärbung zeigt, während das einzige

TABELLE 10.

Abdominal- Stufen	M e s o n o t a l s t u f e n																							
	Varna								Kritschim								Tschem kurija							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
VI	1							2																
VII	1							1							1									
X									1															

♀ aus Tschem kurija, obwohl es der heller gefärbten Abdominalstufe VII zugerechnet werden muß, bereits eine deutliche mesonotale Schwarzfärbung der Stufe 2 entsprechend aufweist. Auf diese verschiedene Tendenz zur Schwarzfärbung des Mesonotums wird im Abschnitt über geographische und ökologische Verbreitung noch näher und ausführlicher eingegangen werden.

Arbeiterinnen (vergl. Abb. 23): 174 Exemplare. Sie verteilen sich auf die verschiedenen Mesonotal-, Abdominalstufen und Fundorte wie aus Tabelle 11 zu ersehen ist. Aus dieser Tabelle ersieht man, daß keines der Tiere, welche in die Abdominalstufen I—V eingereiht wurden, eine stärkere Schwärzung der Mesonotalhaare aufzuweisen hat als höchstens die eines Vorschwarmtyps. Stärkere mesonotale Schwärzungsgrade zeigen erst die Exemplare der Abdominalstufe VII, bei denen als Regel eine gleichmäßige Abnahme der Individuenzahl bei zunehmender Schwärzung zu verzeichnen ist. Die Abdominalstufen XII und XIII — also die am stärksten schwarz gefärbten Typen der ganzen eunomischen Reihe — weichen von dieser Regel ganz ins Auge springend ab. Bei diesen beiden Abdominalstufen fehlen meist die geringeren Schwärzungsgrade der Mesonotalbehaarung. Hier sind vor allem die Mesonotalstufen 4 und 5 entwickelt. Die Abdominalstufe X bildet zwischen diesen beiden Typen gleichsam den Übergang. Bei dieser Stufe fallen die hellsten Mesonotalstufen nicht so häufig aus, es kann aber — wie bei der am eingehendsten erforschten Population von Tschem kurija — dazu kommen, daß die Mesonotalstufe 2 durch höhere Individuenzahl vertreten ist als die Stufe 1. Außerdem sind bei dieser Abdominalstufe Schwärzungsgrade der mesonotalen Behaarung bis zur 4. und 5. Stufe häufig, sogar in Populationen, die absolut keine besondere Tendenz zur Schwarzfärbung des Mesonotums aufweisen, wie etwa derjenigen vom Jumrukschal oder von der Velebithütte im Pirin. Während bei allen untersuchten Fundortspopulationen die höchste Individuenzahl in die Abdominalstufe VII eingereiht werden mußte, macht hierin die Population des Fundortes Kostenez eine Ausnahme; hier gehören die meisten Exemplare der Abdominalstufe X an, was auch einen höheren Anteil der mesonotal stärker schwarz gefärbten Tiere bedingt. Eine Erklärung hierfür werde ich an anderer Stelle zu geben versuchen. Hier sei nur in diesem Zusammenhange auch auf die auffallende Größe der Tiere dieser Population hingewiesen. Während nämlich der Durchschnitt des Thoraxbreitenindex für die Abdominalstufe VII 422 und für die Stufe X 387 beträgt, erreicht dieser Index bei der Kostenez-Population in der Stufe VII 441 und in der Stufe X 421!

TABELLE 11.

Abdominal- Stufen	M e s o n o t a l s t u f e n																							
	Varna								Jumrukschal								Kotel							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
I								2																
II								1																
III																								
V																								
VII	4	1	1					8	1	2							2	7	2					
X			1		1			1		2	1							1						
XII											1							1						
XIII																			1					
Abdominal- Stufen	Sara gjöl								Rila-Kloster								Strgatsch-Geb.							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
I																								
II																								
III																								
V																								
VII								2																
X			1															1						
XII					1																			
XIII																								
Abdominal- Stufen	Kritschim								Kostenez								Bel Meken							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
I																								
II	2																1							
III	4																							
V	1																							
VII	11	1	1	1				5	1									1						
X	7	4	1	1				4	2	3	3									1				
XII	1											1												
XIII	2												1											
Abdominal- Stufen	Velebit								Tscham kurija								Papass tschair							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
I								2																
II																								
III	1																1							
V																								
VII	3							13	8	4*	1													
X	1		1	1				5	9	2	5	1												
XII					1						1				1	1								
XIII											1	2	3											
Abdominal- Stufen	Nevrokop																							
	1	2	3	4	5	6	7	8																
I																								
II																								
III																								
V																								
VII																								
X					1																			
XII																								
XIII																								

\* Ein Exemplar ist ciliare Type

Wir haben es also — verglichen mit den übrigen untersuchten Populationen — mit auffallend großen Tieren zu tun; tatsächlich ist der Durchschnittsindex der Kostenez-♀♀ 440 und übersteigt damit den nächststehenden Index, nämlich den der Kritschim-Population (421) um ganze 19! Schon bei dem einzigen typischen *agrorum*-♂, das als Vorschwarztype erkannt werden konnte, wurde von mir nicht allein auf die ganz allgemein vorherrschend schwarz getönte Gesamtfärbung, sondern insbesondere auch auf seine bedeutende Größe verwiesen.

#### Formengruppe *drenowskianus typicus*

Männchen: 79 Exemplare. Von dieser großen Anzahl waren es nur 6 ♂♂ aus Tscham kurija, die eine Schwärzung der Mesonotalbehaarung erkennen ließen. Bezeichnenderweise wies kein einziges ♂ der Abdominalstufen I—XI ein schwarzes Haar auf dem Mesonotum auf und konnte keines dieser 73 Exemplare als Vorschwarztype bezeichnet werden. Erst unter den Tieren der Abdominalstufen XII und XIII — also der beiden am stärksten schwarz gefärbten Abdominalstufen — konnten Vorschwarztypen, ja sogar auch Angehörige der Mesonotalstufe 1, festgestellt werden. Es sind dies von den insgesamt 3 ♂♂ der Abdominalstufe XII 2 Exemplare (Vorschwarztypen), also 67% dieser Abdominalstufe zeigen auch mesonotale Schwärzung, und 4 von den insgesamt 5 ♂♂ der Abdominalstufe XIII. Zwei von diesen gehören ebenfalls den Vorschwarztypen an, die beiden anderen aber sind typische Vertreter der Mesonotalstufe 1. In dieser dunkelsten unter allen Abdominalstufen ist also bei 80% der Tiere gleichzeitig auch eine Schwärzung der mesonotalen Behaarung feststellbar. Bezüglich der Größe dieser 6 mesonotal verdunkelten ♂♂ ist zu bemerken, daß es die kleinsten ♂♂ dieser Formengruppe überhaupt sind. Besonders die Tiere der Abdominalstufe XIII — also gleichzeitig auch diejenigen der Mesonotalstufe 1 — zeichnen sich durch ihre auffallende Kleinheit aus; der Durchschnitt ihres Thoraxbreitenindex beträgt nur 383 (gegenüber dem Durchschnittsindex für die ♂♂ der ganzen Formengruppe von 452!), ja eines dieser Tiere besitzt sogar bloß den Index 375.

Weibchen: 28 Exemplare, durch die — abgesehen von einer einzigen sprunghaften Ausnahme — nur die beiden ersten Mesonotalstufen vertreten werden. Tabelle 12 gibt ein anschauliches Bild über die Verteilung der Mesonotalstufen auf die Abdominalstufen, bzw. die verschiedenen Fundorte. Übereinstimmend wie bei den ♀♀ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* ergibt sich auch aus dieser Tabelle wieder die Tatsache, daß die Tiere der ersten Abdominalstufen — also der hellsten — einer nennenswerten Schwärzung des Mesonotums entbehren, d. h. unter ihnen können bestenfalls Vertreter der Vorschwarztypen angetroffen werden. Ganz genau so wie bei den ♀♀ des *drenowskianus subtypicus* ist es auch hier die Abdominalstufe VII, die als erste auch Tiere mesonotaler Schwärzung der Stufe 2 aufweist; das gleiche gilt auch für die Stufe VIII, die allerdings in der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus* kein Gegenstück besitzt, da sie für den *drenowskianus typicus* charakteristisch ist, die aber stärkste Beziehungen zur Stufe VII erkennen läßt. Während das einzige Exemplar der Abdominalstufe X aber der Mesonotalstufe 1 angehört, weicht das einzige ♀ der Abdominalstufe XIII sprunghaft von allen anderen

TABELLE 12.

Abdominal- Stufen	M e s o n o t a l s t u f e n																							
	Rila-Kloster								Strgatsch-Geb.								Kritschim							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
III																		1						
IV																		1						
VI																		2						
VII									1	1								3						
VIII	1								1									2	3					
X																		1						
XIII																								
Abdom.- Stufen	Kostenez								Velebit								Tscham kurija							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
	III																		1					
IV																								
VI																								
VII	1																	2	1					
VIII									1															
X																		1						
XIII																							1*	
Abdom.- Stufen	Ljulin								Kasanlik								Bresniza							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
	III																							
IV																								
VI																								
VII	1								1									1						
VIII																								
X																								
XIII																								

\* Dieses Exemplar gehört zu Stufe 10! (Näheres siehe Text!).

ab und erheischt eine Eingliederung in die Mesonotalstufe 10! Dieses am 15. VIII. in Tscham kurija erbeutete ♀ ist auffallend klein (siehe auch das bei den ♀♀ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* Gesagte!), sein Thoraxbreitenindex beträgt 525. Es stimmt also mit dem einzigen verdunkelten ♀ der vorigen Formengruppe aus Kritschim überein. Das einzige ♀ der Abdominalstufe X stammt ebenfalls aus Kritschim, zeigt aber — wie bereits erwähnt — keine mesonotale Schwärzung. Es erscheint in diesem Zusammenhange vielleicht bemerkenswert, daß dieses ♀ der Kritschimer Population aber einen Thoraxbreitenindex von 600 besitzt, das ♀ aus Tscham kurija also ganz bedeutend an Größe übertrifft. Wenn auch die Größe in diesem Zusammenhange vielleicht nicht die Rolle spielt, die sie im ersten Augenblicke zu spielen scheint, so mögen diese Tatsachen doch hier festgestellt sein. Eine viel plausible Erklärung glaube ich im Abschnitt über die Verbreitung geben zu können.

Arbeiterinnen (vergl. Abb. 23): 140 Exemplare. Ihre Verteilung auf die diversen Mesonotal- und Abdominalstufen sowie auf die verschiedenen Fundortspopulationen geht aus Tabelle 13 hervor. Analog wie bei den ♂♂ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* sind auch hier die wenigen Exemplare, die aus der Abdominalstufe IV, der hellsten beobachteten, festgestellt wurden, zu 75% in die Mesonotalstufe 1 einzureihen. Nur ein einziges Exemplar von Papas tschair zeigt eine für diese helle Abdominalstufe auffallende sprunghafte Schwär-

TABELLE 13.

Abdominal- Stufen	M e s o n o t a l s t u f e n																							
	Jumrukschal								Kritschim								Kostenez							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
IV								1																
VII	1	2						5		1	1				1		1							
VIII								1							4	1								
IX																			2					
XI								1											1					
XIII																								
Abdominal- Stufen	B e l M e k e n																							
	Bel Meken								Velebit								Tscham kurija							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
IV								1							1									
VII	1	1							1						13*	5	5	9*	2					
VIII								3	2	1					5	4	2							
IX											1	2			2	2	3	6						
XI	1														3	2	2	7	2					
XIII																	2	3	3**	1	2	3		
Abdominal- Stufen	P a p a s t s c h a i r																							
	Papas tschair								Nevrokop								Dobrinische							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
IV			1																					
VII		1						2							1									
VIII	1	2						3		1														
IX								2		1														
XI																								
XIII																								

\* Je ein Exemplar ist ciliare Type.

\*\* Zwei Exemplare sind ciliare Typen.

zung des Mesonotums, die eine Eingliederung in die Stufe 3 erfordert. Es scheint dies aber eine für diese Population charakteristische Eigentümlichkeit zu sein. Auch in dieser Formengruppe ist es erst die Abdominalstufe VII, die höhere Schwärzungsgrade des Mesonotums zeigt, wobei wiederum die Population von Tscham kurija an erster Stelle steht. Während aber bei *drenowskianus subtypicus* eine gleichmäßige Abnahme der Individuenzahl bei zunehmender mesonotaler Schwärzung die Regel war, sehen wir hier insofern eine Abweichung, als

manchmal eine Schwärzungsstufe ausfallen, bzw. nur durch eine auffallend geringe Individuenzahl vertreten sein kann (Kritschim, Kostenez, Tscham kurija), oder aber die mittleren Schwärzungsgrade die häufigsten sind wie bei Tscham kurija, eine Eigenschaft, die bei *drenowskianus subtypicus* eigentlich erst in der Abdominalstufe X zu beobachten war. Die Mesonotalstufe 8, die — wie schon weiter oben erwähnt — enge Beziehungen zur Stufe VII aufweist, weicht im Verhältnis der Individuenzahl zum Schwärzungsgrade kaum von der Stufe VII bei *drenowskianus subtypicus* ab. Die Stufe IX entspricht in ihrer mesonotalen Schwärzung etwa der Abdominalstufe X des *drenowskianus subtypicus*, nur daß die Zunahme der Schwärzung beim *typicus* noch stärker ausgeprägt erscheint. Während also beim *subtypicus* zwischen den Stufen VII und X kein einschneidender Unterschied zu beobachten ist, können wir beim *typicus* bereits zwischen den Stufen VIII und IX einen größeren Unterschied feststellen als wie bei *subtypicus* zwischen VII und X. Diese sprunghafte Verschiedenheit in der Schwärzung der mesonotalen Behaarung in zwei unmittelbar benachbarten Abdominalstufen, deren Schwärzungsunterschiede am Abdomen ganz minimaler Natur sind, scheint mir ein nicht unbedeutender Unterschied in der Variabilitätsform der beiden in Frage stehenden Formengruppen zu sein. Dieser Unterschied im Verhalten der Mesonotalbehaarung der Schwärzung gegenüber fällt aber gleichzeitig mit einem wichtigen Unterschied in der Neigung, gewisse Abdominalstufen auszubilden, zusammen. Bei der Formengruppe *subtypicus* fehlen nämlich, wie bereits im vorigen Abschnitt ausgeführt wurde, die Abdominalstufen VIII, IX und XI vollständig, während an deren Stelle die bei *typicus* fehlende Stufe X tritt. Die Abdominalstufe XI endlich zeigt beim *typicus* eine noch weitergehende Steigerung der schon bei Stufe IX festgestellten Eigentümlichkeiten, eine Steigerung, die sie schon der Stufe XII des *subtypicus* sehr nahe bringt, einer Stufe, die aber wieder beim *typicus* fehlt. Die Stufe XIII, die allerdings nur bei der Population von Tscham kurija beobachtet werden konnte, zeigt die schon beim *subtypicus* gefundenen Eigentümlichkeiten in besonders reiner Form, nämlich ein Anschwellen der Individuenzahl bis inklusive Mesonotalstufe 5, wobei aber die beiden ersten Stufen fehlen. Beim *typicus* aber kommt noch eine zweite — wie mir scheint, sehr bemerkenswerte — Eigentümlichkeit hinzu, die nunmehr auch das sprunghafte Erscheinen eines ♀ der Abdominalstufe XIII und Mesonotalstufe 10 in gewissem Sinne verständlicher macht, nämlich die interessante Erscheinung, daß nach dem durch die Individuenzahl in der Stufe 5 erreichten Höhepunkt und einem sprunghaften Abfall der Individuenzahl in der Mesonotalstufe 6 ein neuerliches Anschwellen derselben zu bemerken ist, das in der Stufe 8, der dunkelsten der bei den ♂♂-Exemplaren beobachteten Mesonotalstufen, einen zweiten Höhepunkt erreicht. Da auch das obenerwähnte ♀ aus der gleichen Population — nämlich der von Tscham kurija — stammt, scheint sich dieser auffallende Fund aus der für die Population dieses Ortes eigentümlichen Variabilitätstendenz zu erklären. Bleibt also nur noch zu ergründen, welches die Ursachen für diese auffallenden Schwärzungsgrade gerade in der Population von Tscham kurija sind, eine Untersuchung, die an anderer Stelle durchgeführt werden wird.

Betrachten wir nunmehr die für den *drenowskianus* Bulgariens gefundene tricuspoide Tendenz in ihrer Gesamtheit und unabhängig von den Abdominalstufen, so kann an Hand der gegebenen Diagramme (Abb. 23) eindeutig erkannt werden, daß die Allgemeintendenz für beide Formengruppen des *drenowskianus* im wesentlichen übereinstimmt. An Häufigkeit steht in Bulgarien in beiden Formengruppen die erste Mesonotalstufe — also die mit rein braun behaartem Meso-

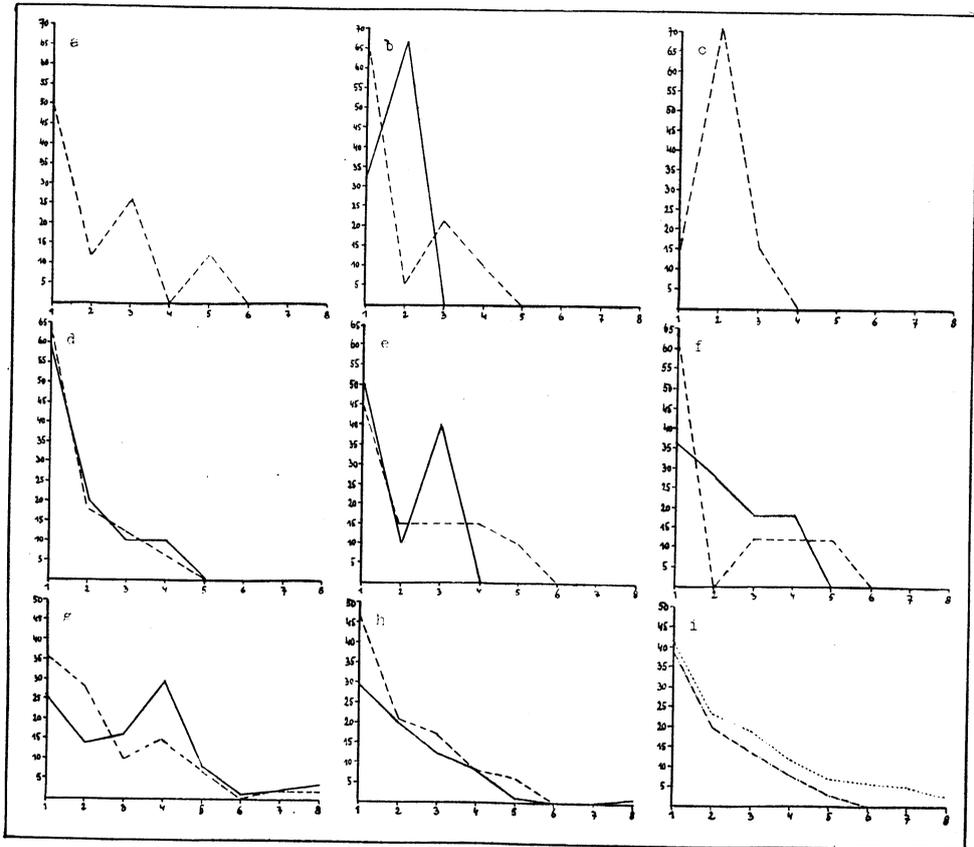


Abb. 23. — Mesonotale Melanisation der ♂♂ von *drenowskianus*: a) Varna, — b) Jumrukschal, — c) Kotel, — d) Kritschim, — e) Kostenez, — f) Velebit, — g) Tscham kurija, — h) theoretische Variabilitätskurven (Durchschnitt der untersuchten Populationen) der beiden Formengruppen *subtypicus* (---) und *typicus* (—), — i) theoretische Variabilitätskurven der ♂♂ von *m. drenowskianus* als Gesamtheit (----) und von *agrorum typicus* aus Mitteleuropa (dargestellt nach Angaben bei E. Krüger) (.....)

notum, bzw. mit nur ganz wenigen schwarzen Haaren nach Art der Vorschwarztypen — an erster Stelle. Allerdings ist beim *subtypicus* die Tendenz zur Mesonotalstufe 1 viel stärker entwickelt als beim *typicus*, eine Erscheinung, die eigentlich verwunderlich ist, da doch der *subtypicus* in vieler Beziehung ein Übergang scheint zwischen dem *agrorum typicus* und dem *drenowskianus typicus*. Nun zeigt sich, daß er aber in der mesonotalen Schwärzung eine viel

stärkere Tendenz zur Hellfarbigkeit besitzt als jede der beiden anderen Formengruppen. Der weitere Verlauf der Kurven zeigt für beide Formengruppen ein nahezu parallel gehendes Seltenerwerden der Tiere, sodaß Tiere der Stufen 2 und 4 im Häufigkeitsverhältnis der beiden Formengruppen nahezu gar keinen Unterschied aufweisen. Ein weiteres Absinken der Häufigkeit ist bei der Stufe 5 feststellbar. Allerdings sind Tiere dieser Mesonotalstufe in der Formengruppe des *subtypicus* um vieles häufiger als in der des *typicus*. Während aber beim *subtypicus* die Stufe 6 ganz wegfällt und Tiere der Stufen 7 und 8 nur sehr selten sind, sodaß sie in der Kurve gar nicht mehr zur Darstellung gebracht werden konnten, sind zwar auch beim *typicus* Vertreter der Stufen 6 und 7 sehr selten, weshalb sie in der graphischen Darstellung ebenfalls weggelassen werden mußten, hingegen ist die Stufe 8 doch wieder so stark vertreten, daß eine Darstellung im Diagramm möglich war. Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß bei den ♀♀ des *typicus* eine deutliche Verschiebung der tricuspiden Tendenz zugunsten einer stärkeren Verdunkelung festgestellt werden muß im Vergleich mit dem *subtypicus*.

Vergleicht man die beiden Variabilitätskurven der beiden Formengruppen des *drenowskianus* oder — was in diesem Falle fast gleichbedeutend ist — die theoretische Variabilitätskurve des *drenowskianus* mit einer Kurve, die nach den Angaben Krügers über die von ihm untersuchten *agrorum typicus* aus Mitteleuropa von mir gezeichnet wurde (Abb. 23 i), so ergibt sich, daß diese Kurven in ihren wesentlichen Zügen sehr gut miteinander übereinstimmen. Abgesehen von der stärkeren Schwärzungstendenz des typischen *agrorum* aus Mitteleuropa deckt sich die theoretische *drenowskianus*-Kurve fast völlig mit der nach Krüger entworfenen. Das mir hier aber besonders wesentlich Erscheinende ist der Umstand, daß selbst bei Berücksichtigung der heller gefärbten Populationen von Berlin und Hamburg die Gesamttendenz des typischen *agrorum* immer noch eine stärkere mesonotale Schwärzung ergibt als dies beim *drenowskianus* der Fall ist. Wenn man dazu noch das weiter oben Gesagte berücksichtigt, daß nämlich die Tendenz zu mesonotaler Schwärzung beim typischen *drenowskianus* stärker hervortritt als beim — anscheinend bloß einen Übergang zum typischen *agrorum* bildenden — *drenowskianus subtypicus*, dann scheint man sich hier vor einem nicht so ohne weiteres zu klärenden Problem zu befinden. Ich glaube, die Erklärung hierfür in überzeugender Weise im Abschnitt über die Verbreitung geben zu können und damit eindeutig darzutun, daß es völlig verfehlt erscheint, derartige immer wieder auftauchende Fragen nur auf dem Wege über Bastardierung etc. mit Hilfe genetischer Fragestellungen lösen zu wollen.

Endlich sei noch erwähnt, daß die Entstehung der tricuspid-Färbung beim bulgarischen *drenowskianus* — zumindest was die Entstehungszentren und die Ausbreitungsrichtung etc. der schwarzen Haare anbetrifft — in ganz der gleichen Weise erfolgt, wie sie von Krüger für den mitteleuropäischen *agrorum* erkannt und beschrieben wurde. Damit erweist sich die Variabilität der mesonotalen Behaarung prinzipiell verschieden von der des Abdomens, in welcher letzterer der *drenowskianus* ziemlich deutliche Abweichungen vom *agrorum typicus* erkennen läßt.

## Der ciliare Typus

Ciliare Bildungen — also greise Haare auf den Tergiten 2—4, und zwar in erster Linie an deren Hinterrändern — treten in Bulgarien bei *B. agrorum* nur sehr selten auf. Es wurden unter den untersuchten 501 Individuen nur 5 Exemplare — also genau 1% — gefunden, die mehrweniger deutliche Cilien aufzuweisen hatten. Im folgenden sei auf diese 5 Tiere näher eingegangen, aber auch auf die Ansätze zur Cilienbildung, da sie vielleicht die Entstehung der Cilien an den Tergithinterrändern einer Erklärung näher bringen können.

Von den 5 Exemplaren mit ausgesprochener Cilienbildung gehört nur eine einzige ♀ der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* an. Die anderen 4 Tiere gehören zur Formengruppe des *drenowskianus typicus*. Wie die Abbildungen 24 und 25 zeigen, ist die ♀ des *subtypicus* eine zweifellose Angehörige der f. *fasciatus* und zwar in der Abdominalstufe VII. Braun behaart sind bei diesem Tier am 3. Tergit nur die beiden Seitenzungen<sup>1)</sup> in schwacher Ausbildung; darüber hinaus treten aber rotbraune Cilien nahe dem Vorderrand des Tergits

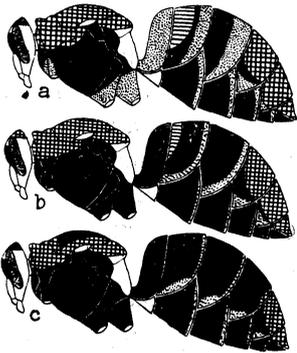


Abb. 24. — Ciliare Typen bei *drenowskianus* ♀: a) *drenowskianus ciliato-fasciatus* (Stufe VII), — b) *drenowskianus ciliato-latofasciatus* (Stufe VII), — c) *drenowskianus tricuspis-ciliato-sublatofasciatus* (Stufe XIII).

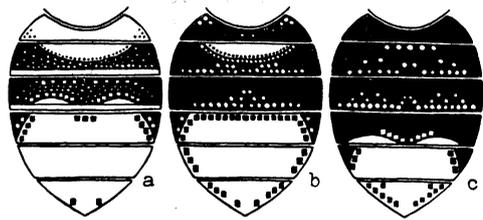


Abb. 25. — Ciliare Typen bei *drenowskianus* ♀: a) *drenowskianus ciliato-fasciatus* (Stufe VII), — b) *drenowskianus ciliato-latofasciatus* (Stufe VII), — c) *drenowskianus tricuspis-ciliato-sublatofasciatus* (Stufe XIII).

auf. Diese von der übrigen braunen Behaarung durch ein Gemisch von schwarzen und grauen Haaren getrennten braunen Cilien scheinen einen Hinweis auf den Färbungstypus des *fasciolatus* — also der Stufe V — zu geben. Diese Erklärung scheint mir aber aus zwei Gründen unwahrscheinlich. Erstens ist die Stufe V beim *subtypicus* sehr selten entwickelt, es wäre daher unwahrscheinlich, daß sie gerade beim einzigen ciliaren Tier des reichen Materials zur Ausbildung gekommen wäre, zweitens aber erlaubt der Umstand, daß die braunen Vorderrandcilien durch zahlreiche greise Haare mit der braunen Restbehaarung am Tergithinterrande verbunden sind, eine viel einleuchtendere Erklärung, die sich aus dem sonstigen — bloß angedeuteten — Auftreten grauer Einzelhaare und kleiner grauer Haargruppen zu ergeben scheint, und auf die weiter unten eingegangen werden wird.

<sup>1)</sup> Darunter verstehe ich die zu beiden Seiten der Mittellinie auf das jeweils vorhergehende Tergit übergreifende braune Behaarung.

Die anderen 4 ausgesprochen ciliaren Typus zeigenden Exemplare entstammen der Formengruppe des *drenowskianus typicus* und verteilen sich auf die Stufen VII und XIII zu gleichen Teilen. Die beiden Tiere der Stufe VII zeigen eine nur recht schwache Bildung von Hinterrandcilien; hingegen ist die auffallend starke Entwicklung der gelben oralen Lunula bemerkenswert. Vergleichen wir Abb. 24 und 25 aber mit den Darstellungen, wie sie bei den ♂♂ der Formengruppe *drenowskianus typicus* gegeben wurde (Abb. 20, 21), so können wir eine außerordentlich gute Übereinstimmung mit der dort wiedergegebenen Stufe VII feststellen. Berücksichtigen wir weiters, daß bei Stufe VII besonders hervorzuheben ist, daß die braunen Mittelcilien des 2. und 3. Tergites häufig nicht braun sondern greis entwickelt sind, so ergibt sich eine noch weitergehende Ähnlichkeit jener Stufe VII mit der jetzt interessierenden ciliaren Form. Wenn wir bei genauerem Hinsehen dann die auffallende Entdeckung machen, daß eben jene Mittelcilien, die bei der sonst typisch gefärbten Stufe VII so häufig greis entwickelt sind, hier bei der ciliaren Type aber braun sind, so bringt uns dies vielleicht bereits wesentlich der Erklärung der greisen Cilien überhaupt näher.

Die beiden Exemplare der Stufe XIII endlich entsprechen ziemlich genau der typischen Stufe XIII, wie aus Abb. 24 und 25 hervorgeht, nur ist vielleicht das Restbraun des 4. Tergits etwas stärker entwickelt. Auch bei diesen beiden Tieren ist die Cilienbildung bei weitem nicht so deutlich wie bei dem Exemplar der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus*. Überdies ist bei einem der beiden ♂♂-Individuen überhaupt nur auf dem 2. Tergit eine Cilienbildung feststellbar, während sie auf dem 3. Tergit bereits erloschen erscheint. Dadurch entsteht ein Färbungstypus, der einigermaßen an den der gerade für den *drenowskianus typicus* so bezeichnenden Stufe IX erinnert, allerdings mit dem Unterschied, daß die Restcilien am 2. Tergit nicht braun sondern eben greis sind und daß die braune Behaarung des 4. Tergits stärker zugunsten der schwarzen reduziert ist. Gerade dieser Hinweis aber ist vielleicht auch wieder eine Erleichterung für die Deutungsmöglichkeit der anscheinend sprunghaft auftretenden greisen Cilien. Von besonderer Bedeutung scheint es mir aber zu sein, daß diese beiden ciliaren Exemplare der Stufe XIII beide außerdem auch tricuspoide Färbung zeigen! Diese Tatsache weist darauf hin, daß tricuspoide Färbung und ciliare Bildungen sehr häufig gekoppelt aufzutreten pflegen (so sind z. B. in manchen Gebieten Mitteleuropas fast alle tricuspiden Typen gleichzeitig auch ciliare Typen und die excessive tricuspis-Typen entwickelnden *agrorum*-Rassen *mniorum* aus Dänemark und *rehbinderi* aus dem Kaukasus sind meistens auch deutlich als ciliare Typen entwickelt!). Tatsächlich werden wir weiter unten sehen, daß wir für beide Färbungstypen eine gemeinsame Entstehungsursache annehmen können.

Betrachten wir nunmehr das bloß sporadische Auftreten einzelner weißer oder greiser Haare bei den drei Formengruppen. Bei der Formengruppe des *agrorum typicus* konnte bei den drei aus Bulgarien stammenden Exemplaren ein Auftreten von greisen Cilien, ja selbst von bloß angedeuteten greisen Haarinseln oder Einzelhaaren nicht festgestellt werden. Etwas häufiger war dies der Fall beim *drenowskianus subtypicus*. Hier finden wir ja auch bei weitem häufiger als beim typischen *agrorum* Restbestände und kleine Büschelchen bis Einzel-

haare der braunen Tergitbehaarung, die, anscheinend losgerissen von der geschlossenen braunen Behaarung, auf dem jeweilig dem letzten vorwiegend braun behaarten Tergit vorgelagerten Tergite anzutreffen sind. Wir haben zu unterscheiden zwischen den häufig auftretenden „Seitenzungen“ brauner Behaarung, die stets von der Mittellinie etwas abgerückt lateral gelagert sind, und den nicht minder häufigen „medianen Cilienbüscheln“. Diese beiden „Restbestände“ brauner Behaarung können selbständig jeder für sich auftreten, sie können aber auch kombiniert sein. Der Fall jedoch, daß Seitenzungen ohne mediane Cilienbüschel auftreten, ist bei weitem seltener verwirklicht als der umgekehrte Fall. Wir können nun beim *drenowskianus subtypicus* im männlichen Geschlecht und noch häufiger bei den ♀♀ die Beobachtung machen, daß die medianen Cilienbüschel (oft sind es nur 2—3 Haare) statt braun eigenartig verblaßt erscheinen, und zwar in der Weise, daß entweder nur einige Haare dieses Büschels greis bis weiß erscheinen, oder aber alle derart verfärbt sind. Dabei erstreckt sich diese Verfärbung aber absolut nicht immer auf das ganze Haar, sondern beschränkt sich häufig bloß auf die Spitzenhälfte. Unterliegen nicht alle Haare des medianen Cilienbüschels dieser „Ausblassung“, sondern nur einige, dann sind es fast regelmäßig immer die der Mittellinie zunächst stehenden Haare. Am häufigsten ist das Auftreten teilweise oder ganz greis verfärbter medianer Cilienbüschel dann zu beobachten, wenn Seitenzungen der braunen Behaarung fehlen, also etwa bei den ♂♂ Stufe VI und VII (2. Tergit) und Stufe VIII (2. und 3. Tergit — oder eines von beiden). Wie schon erwähnt, sind aber bei den ♂♂ diese Cilienbüschel bei weitem seltener greis entwickelt als bei den ♀♀ (Stufe VII — 2. Tergit, Stufe XII — 3. Tergit). Besonders letztere Form hat die medianen Cilienbüschel in der Mehrzahl der Fälle wenigstens teilweise greis entfärbt. Am häufigsten ist diese „Ausblassung“ der medianen Cilienbüschel aber interessanterweise bei der Formengruppe des *drenowskianus typicus* zu beobachten. Hier ist es bei den ♂♂ wieder besonders die Stufe VII, welche die medianen Cilienbüschel in greiser Entwicklung zeigt. Es ist dabei bezeichnend, daß diese Cilienbüschel kein wichtiges Merkmal dieser Stufe darstellen, d. h. sie fehlen häufig überhaupt. Wenn sie aber entwickelt sind, dann meist in greiser Färbung. Während ich beim typischen *drenowskianus* im weiblichen Geschlecht niemals greise mediane Cilienbüschel antraf, sind diese eine außerordentlich häufige Erscheinung bei den ♀♀. So sind in den Stufen VII und VIII die medianen Cilienbüschel des 2. Tergits (wenn überhaupt vorhanden) sehr häufig und die des dritten Tergits manchmal statt braun teilweise oder ganz greis, ja manchmal geradezu leuchtend weiß. Die Stufe IX ist förmlich charakterisiert durch das Auftreten greiser bis schneeweißer Cilien in der Mitte des 2. Tergits bei vollständig schwarzem dritten Tergit. Die Stufe XI endlich kann in der Mitte des 3. Tergits greise Cilien aufweisen, es muß dies aber nicht zutreffen; in diesem Falle fehlen aber mediane Cilienbüschel auf diesem Tergite überhaupt.

Gerade aber dieser letzterwähnte Umstand, daß nämlich entweder greise Büschel auftreten oder gar keine (schon bei den ♂♂ dieser Formengruppe wurde diese Erscheinung hervorgehoben, dort allerdings trat sie noch nicht mit solcher Ausschließlichkeit zu Tage), scheint mit zwingender Eindeutigkeit die Erklärung dieses Cilienproblems überhaupt zu geben. Es erscheint dabei vollstän-

dig gleichgültig, ob wir solche „Restbestände“ tatsächlich als Reste brauner Behaarung, entstanden durch Reduktion der braunen Behaarung zugunsten der schwarzen, oder als Vorposten derselben auffassen, also eine Reduktion der schwarzen Tergitbehaarung annehmen wollen. In beiden Fällen befinden sich diese greisen Haarinseln sozusagen auf „strittigem“ Boden. Es scheint nun tatsächlich hier der Fall verwirklicht zu sein, daß wir es bei den weißen, bzw. greisen Haaren, die wir so häufig an Orten antreffen, wo eigentlich Restbestände der braunen Behaarung erwartet werden sollten, mit nicht völlig ausgefärbten braunen Haaren zu tun haben. Beweis dafür ist der Umstand, daß die greisen Haare fast immer an der Peripherie einer Farbkategorie auftreten, nur sehr selten in deren Mitte. In letzterem Falle handelt es sich aber fast immer um leicht nachweisbare, durch Entwicklungsstörungen bedingte Entfärbungen, was aus der Asymmetrie der weißen, bzw. greisen Haarflecke hervorgeht. Im Prinzip ist allerdings kein Unterschied zwischen solchen teratologischen Bildungen (wie sie besonders häufig bei *B. lapidarius*, *pratorum* u. a. auftreten) und der Entstehung der immer streng symmetrisch auftretenden Cilienbildungen, wie sie uns hier interessieren.

Wenn wir von diesem Gesichtspunkte ausgehend nun neuerlich zuerst die Exemplare mit sporadischen greisen Haaren und hernach diejenigen mit ausgesprochener Cilienbildung vornehmen und sie deraufhin untersuchen, ob sie sich tatsächlich so verhalten, daß diese sporadischen oder deutlich entwickelten Cilienbildungen durch ein Stehenbleiben der Ausfärbung brauner Haare auf einer ontogenetisch jüngeren Entwicklungsstufe erklärt werden können, dann müssen wir diejenigen Tiere mit bloß einzelnen greisen Cilien vorerst in zwei Kategorien einteilen: In solche, bei denen die medianen Cilienbüschel die einzigen hellen Haare des betreffenden Tergits darstellen, und in solche, bei denen neben diesen Cilienbüscheln auch noch braune Behaarung auf dem gleichen Tergite anzutreffen ist. Der erste Fall ist der weitaus häufigere. An ihm erkennen wir, daß es sich tatsächlich immer um die letzten, bzw. um die ersten auftretenden hellen Haare auf diesem Tergite handelt. Die weitere Ausdehnung der hellen (in diesem Falle der braunen) Behaarung geht aber in der Regel nicht derart vor sich, daß sich das mediane Cilienbüschel selbst nach den Seiten und gegen den oralen Rand des Tergits hin ausdehnt, sondern sie erfolgt in der Mehrzahl der Fälle dadurch, daß das mediane Cilienbüschel unverändert erhalten bleibt und nur die braune Behaarung des dahinterliegenden Tergits mit den beiden Seitenzungen auf das davorliegende Tergit übergreift. Das mediane Cilienbüschel wird also gleichsam nunmehr von den Seiten her durch rascher vordringende braune Behaarung überwuchert. Dabei können die medianen Cilienbüschel aber oft auch fehlen, obwohl die Seitenzungen schon eine ansehnliche Entwicklung erreicht haben, sie können greis oder — als ontogenetisches vorläufiges Endstadium — schließlich braun entwickelt sein. Damit aber — mit der greisen Entwicklung der medianen Cilienbüschel — haben wir den zweiten Fall verwirklicht, daß nämlich neben den greisen medianen Cilienbüscheln auch noch braune Behaarung das betreffende Tergit in mehrweniger weiter Ausdehnung bedeckt.

Nun hat es aber den Anschein, als ob die Braunfärbung noch nicht das mögliche Endstadium im Ausfärbungsprozeß der Tergitbehaarung darstellte. Es scheint vielmehr die Möglichkeit zu bestehen, daß durch vermehrte Melanisierung

— hervorgerufen entweder durch Entwicklungsverzögerung bei normaler Oxydation oder durch intensivierte Oxydation bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit — der braune Farbstoff zu schwarzem melanisiert werden kann. Tatsächlich wird dies auch durch die Untersuchungen Babiys<sup>1)</sup> wahrscheinlich gemacht. Nach ihm haben wir es bei dem chemischen Gefüge der Haarfarbstoffe der Hummeln mit zwei Möglichkeiten zu tun: Entweder es bleibt der Eiweißinhalt des Haarlumens ungespalten, es kann infolgedessen keine Melanisierung eintreten, da ja kein melanisierbares Chromogen vorhanden ist — in diesem Falle haben wir es mit schneeweißen Haaren zu tun — oder aber es ist infolge Spaltung des Eiweißinhaltes im Haarlumen Chromogen vorhanden. Dieses Chromogen kann nach den Untersuchungen Babiys entweder schwach, stark oder vollständig melanisiert sein, was Gelb-, Braun- oder Rot- und schließlich Schwarzfärbung des Haarlumeninhaltes und damit des Haares zur Folge hat.

Betrachten wir also die greisen Haare als tiefste, die schwarzen als höchste Ausfärbungsstufe, dann ergibt sich als Regel, daß die dem Vorderrand des Tergites zu liegenden Tergitabschnitte einen höheren Melanisierungsgrad aufweisen als die dem Hinterrand zu liegenden. Diese Tendenz ist sogar noch auf den hinteren Tergiten durch das Auftreten einzelner schwarzer Haare entlang des Tergitvorderrandes verwirklicht (vergl. die schematischen Darstellungen der Dorsalansichten). Es sei an dieser Stelle nicht näher untersucht, welches die Ursachen dieser — nicht nur für *B. agrorum* zutreffenden — Färbungsverhältnisse sind. Es wäre aber gar nicht von der Hand zu weisen, daß in den Haaren der Tergithinterränder, die bereits im Puppenstadium, aber dann auch im Imaginalzustand gewissermaßen Grenzbezirke darstellen, die allen auf das Gesamtindividuum einwirkenden schädigenden und oxydationshemmenden Einflüssen ganz besonders ungeschützt ausgesetzt sind, der Melanisierungsprozeß eben erst später einsetzt und langsamer abläuft, wodurch ein langsames Ausfärben, d. h. mit anderen Worten eine gegen den Tergitvorderrand hellere Haarfärbung bedingt sein würde. Es ist klar, daß es sich hierbei vorläufig nur um eine Vermutung handelt, die zwar durch optische Untersuchung fast regelmäßig bestätigt ist, die aber auch eine chemische Untersuchung des Haarinhaltes der verschiedenfarbigen Haare eines Tergites erfordert, welche meines Wissens bisher nicht vorgenommen wurde. Es wäre dann sogar nicht ausgeschlossen, daß es sich herausstellt, daß sich die Färbung der manchmal schneeweiß entwickelten medianen Cilienbüschel daraus erklärt, daß — wie oben bereits erläutert wurde — es in ihnen überhaupt noch zu keiner Spaltung des Eiweißinhaltes gekommen ist, eine Melanisierung infolge des Fehlens der Chromogene daher ausgeschlossen ist, weshalb die oft unmittelbar benachbarten Haare bereits eine sehr hohe Ausfärbungsstufe erreicht haben können, während die chromogenlosen Haare des — wahrscheinlich physiologisch benachteiligten — medianen Cilienbüschels durch ihre schneeweiße Farbe hervorstechen.

Untersuchen wir von diesem Gesichtspunkt ausgehend nun noch einmal die in Frage kommenden Individuen mit ciliarem Typus, so sehen wir bei dem Exemplar aus der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus*, das seinem allgemeinen Erscheinungsbild nach von mir in die Abdominalstufe VII eingereiht wurde, daß

<sup>1)</sup> Babijs, P. P.: Neues zum Hummelproblem. — Z. wiss. Zool. CXXV, p. 502—512 (1925).

es eigentlich einer Form entsprechend dem *propefasciatus* Stufe II gleichzustellen wäre (vergl. Abb. 14 b), bei dem die braune Behaarung des 2. und 3. Tergits fast zur Gänze infolge Nichtausfärbung greis erscheint. Berücksichtigt man hiebei noch, daß — in der schematischen Darstellung aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen — eingestreut in die greis-schwarze Mischbehaarung dieser beiden Tergite auch blaßbraune Haare vorkommen, so gewinnt der vorstehend gegebene Erklärungsversuch sehr viel an Wahrscheinlichkeit. Ganz besondere Stützung aber gewinnt er durch die Tatsache, daß entlang des Vorderrandes des 3. Tergits eine deutliche Cilienreihe brauner Haare auftritt, eine Erscheinung, die sich in keinem Geschlecht und in keiner der drei Formengruppen wiederholt. Hier — am physiologisch begünstigten Tergitvorderrand — konnte die Behaarung also so weit melanisiert werden, daß an Stelle nichtmelanisierter greiser Haare braune Haare in der schwarzen Behaarung auftreten. Ganz entsprechend — nur nicht so instruktiv entwickelt — verhalten sich nun auch die ciliaren Bildungen der 4 anderen Individuen. Sie zeigen eine mehrweniger deutliche Cilienbildung, die gegen die Scheibenmitte des Tergits zu aber nicht scharf begrenzt erscheint und ganz allmählich in die schwarze Behaarung übergeht, nicht ohne daß auch hier einzelne braune Haare in die greise Behaarung eingestreut wären und dadurch den wahren Charakter der greisen Haare deutlich werden lassen. Trotz der anscheinend ganz einfach zu erklärenden Zusammenhänge will ich aber nicht verschweigen, daß dennoch auch gewichtige Momente zu verzeichnen sind, die diese Erklärung einigermaßen erschweren. Das wichtigste derartige Moment ist der Umstand, daß, eingestreut in die greise Behaarung, fast regelmäßig auch schwarze Haare zu beobachten sind. Dies würde wohl erfordern, zumindest zwei Kategorien von Haaren anzunehmen, die sich in ihrer chemischen Beschaffenheit unterscheiden, bzw. deren Eiweißinhalt des Haarlumens eine verschiedene Reaktionsfähigkeit und Reaktionsgeschwindigkeit besitzt. Diese Annahme erscheint mir aber gar nicht so gewagt, da ja die Untersuchungen Reinigs<sup>1)</sup> tatsächlich gezeigt haben, daß wir eine Reihe morphologisch verschiedenartiger Haartypen unterscheiden können, und die Möglichkeit wohl nicht von der Hand zu weisen ist, daß diese äußerlich verschieden gebauten Haare auch in ihrer inneren, chemischen Struktur Unterschiede aufweisen. Die Bestätigung für die Richtigkeit dieser Annahme kann natürlich nur eine minutiöse mikrochemische Untersuchung erbringen, die mir anzustellen leider versagt ist. Doch sei in diesem Zusammenhange darauf verwiesen, daß Reinig bei *B. equestris*, einem Angehörigen der gleichen Untergattung, in die auch *B. agrorum* gehört, nachweisen konnte, daß alle schwarzen Haare in ihrem morphologischen Bau weitgehende Unterschiede gegenüber den schwarzen Haaren anderer Hummelarten zeigen, auf welche Tatsache er das häufige „Rotwerden“ ansonsten eigentlich schwarzer Haare zurückführen zu müssen glaubt. Leider sind seine diesbezüglichen Untersuchungen nicht auch auf *B. agrorum* entsprechend ausgedehnt worden.

Läßt sich aber der oben dargelegte Erklärungsversuch nunmehr auch aufrechterhalten bei einer vergleichenden Betrachtung aller drei Formengruppen?

<sup>1)</sup> Reinig, W. F.: Ueber die Verteilung der Haartypen bei Hummeln und ihre mutmaßliche Bedeutung für die Färbung. — SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, p. 102—110 (1933).

Wir haben gesehen, daß von 36 Individuen des *agrorum typicus* kein einziges dem ciliaren Typus entsprach, aber auch kein einziges derart sporadisch auftretende greise Haare an den Tergithinterrändern aufzuweisen hatte. Wir sahen weiters, daß von den 218 Individuen der Formengruppe *drenowskianus subtypicus* nur ein einziges ♀-Individuum den reinen ciliaren Typus vertrat, während greise Einzelhaare in Form des medianen Cilienbüschels bei den ♂♂ verhältnismäßig selten, etwas häufiger bei den ♀♀ auftraten. Und endlich haben wir in der Formengruppe des *drenowskianus typicus* unter 248 Exemplaren 4 Individuen des reinen ciliaren Typus gefunden, während mediane Cilienbüschel in greiser Entwicklung bei den ♂♂ ziemlich verbreitet, bei den ♀♀ aber garadezu häufig waren. Vorgreifend den Ausführungen im Abschnitt über die Verbreitung, sei bereits hier darauf hingewiesen, daß dieses zahlenmäßige Ergebnis eigentlich ziemlich verwunderlich ist, da es doch allgemein bekannt ist, daß die *agrorum typicus*-Populationen etwa von Süddeutschland die ciliare Ausbildung — fast könnte man sagen — als Regel zeigen. Und ebenso ist es bekannt, daß mit zunehmender „pascuoider“ Eigenschaft der Färbung ein rasches Abnehmen ciliarer Bildungen zu verzeichnen ist. Hier, bei den *agrorum*-Formen Bulgariens, zeigt sich aber nun genau das Gegenteil. Fehlen beim typischen *agrorum*, schwaches Auftreten beim *drenowskianus subtypicus*, der in seinen Färbungseigenschaften eigentlich einen Übergang zur pascuoiden Färbungsform bildet und häufiges, wenn auch schwach entwickeltes Auftreten beim pascuoiden *drenowskianus typicus*. In den Abschnitten über die Verbreitung werde ich die Erklärung für dieses anscheinend aller bisherigen Erfahrung widersprechende Phänomen zu geben versuchen.

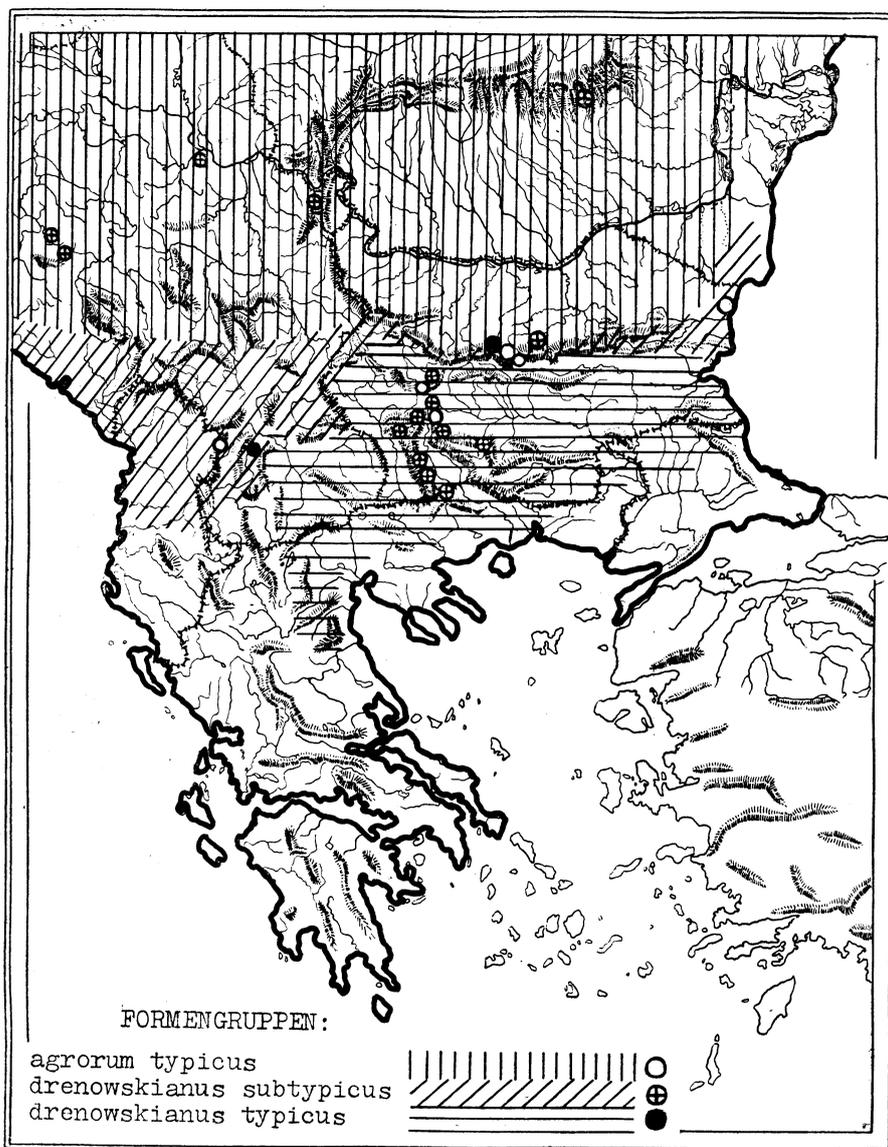
Den Abschnitt über den ciliaren Typus abschließend, möchte ich zusammenfassend noch einmal betonen, daß ich das Auftreten von greisen Cilien an den Tergithinterrändern als physiologisch in der Weise bedingt auffasse, daß es sich hierbei um eine Hemmung des normalen Ausfärbungsprozesses handelt, die — höchstwahrscheinlich verursacht durch Umwelteinfluß — entweder dadurch entstand, daß der Entwicklungsprozeß im Verhältnis zum Oxydationsprozeß beschleunigt oder aber — bei normal ablaufendem Entwicklungsprozeß — der Oxydationsprozeß verzögert wurde. Der Endeffekt ist ja in beiden Fällen der gleiche. Welcher Art diese den Ausfärbungsprozeß verzögernden Umwelteinflüsse eventuell sein können, möge in den folgenden Abschnitten dargelegt werden.

### Geographische Verbreitung der Formengruppen des bulgarischen *agrorum*

Will man die Verbreitung der bulgarischen *agrorum*-Formengruppen richtig beurteilen, dann ist es wohl unerlässlich, sich zuerst ein möglichst genaues Bild über die sonstige Verbreitung der drei in Betracht kommenden Formengruppen zu verschaffen. Ja noch mehr, es wird vielleicht sogar wünschenswert sein, auch die nächstverwandten Formengruppen zum Vergleich heranzuziehen. Vor allem kommt hierfür die Formengruppe des *agrorum ciliatus* in Frage.

Auf Kartenskizze I habe ich die beiden Formengruppen des *agrorum typicus* und *ciliatus* nicht getrennt dargestellt, sondern ihre Verbreitung als Gesamtheit

etrachtet. Es sei aber betont, daß auch diese beiden Formengruppen absolut nicht überall gemeinsam und noch viel weniger im gleichen Zahlenverhältnis anzutreffen sind. So hat das große Material, das mir zu Vergleichszwecken zur Verfügung stand, ergeben, daß — nur die Balkan-Halbinsel im weitesten Sinne



Kartenskizze 1. — Verbreitung der Formengruppen von *agrorum* auf der Balkan-Halbinsel.

berücksichtigt — im äußersten NW (in Slowenien und Kroatien) die *ciliatus*-Formen des *agrorum typicus* deutlich überwiegen. Populationen von Ljubljana und Umgebung zeigen fast ausschließlich nur *ciliatus*-Formen. Je weiter wir uns nach S und O bewegen, desto mehr treten die *ciliatus*-Formen zurück und werden von den typischen *agrorum*-Formen abgelöst. Die sehr genau untersuchten *agrorum*-Formen der weiteren Umgebung von Sarajevo haben ergeben, daß dort die ty-

pischen *agrorum*-Formen die *ciliatus*-Formen bereits zu verdrängen beginnen, sie zumindest an Häufigkeit bereits deutlich übertreffen. In NO-Serbien haben die — ebenfalls eingehenden — Populationsuntersuchungen gezeigt, daß die *ciliatus*-Formen des *agrorum* bereits fast fehlen und nahezu ausschließlich durch die Formengruppe des *agrorum typicus* verdrängt sind. Das gleiche gilt für die *agrorum*-Population von Sinaia in den Transsylvanischen Alpen, wo die *ciliatus*-Formen ebenfalls sehr selten geworden sind.

Während in Bulgarien anscheinend die Grenze zwischen *agrorum typicus* und *drenowskianus* ziemlich gut gekennzeichnet verläuft, dadurch, daß sie im wesentlichen durch den Zug des Balkan-Gebirges gebildet ist, wird sie gegen W zu immer undeutlicher. Hier kann noch weniger als in Bulgarien von einer Grenze im Sinne einer Linie gesprochen werden, denn die Wohngebiete der beiden Morphen überdecken sich hier noch stärker als dort. Immerhin erlaubt es das Vorherrschen dieser oder jener Morphe, zumindest die hauptsächlich von den jeweiligen Morphen bewohnten Gebiete zu trennen. Dies wurde denn auch auf Kartenskizze I versucht, aus der zu ersehen ist, daß das Wohngebiet der m. *agrorum* seine S-Grenze etwa entlang einer Linie findet, die, den Zug des Balkan-Gebirges gegen W verlängernd, bis an das Adriatische Meer reicht. Das nördlich dieser Linie liegende Gebiet wird vorherrschend von *B. agrorum* m. *agrorum* bewohnt, das an diese Linie nach S zu anschließende Gebiet von *B. agrorum* m. *drenowskianus*. Es ist nun bezeichnend, daß diese Grenzlinie besonders im O — also dort, wo sie tatsächlich klarer zu Tage tritt — gleichzeitig auch eine wichtige Klimagrenze darstellt. Hier verläuft im wesentlichen die Grenzlinie zwischen dem kontinental beeinflussten mittel- und osteuropäischen Klima einerseits und dem stärker ozeanisch beeinflussten Klima der südlichen Teile der Halbinsel andererseits. Dieses Zusammenfallen einer Klimagrenze mit der Verbreitungsgrenze der beiden Morphen des *agrorum* ist zu auffallend, als daß man es unberücksichtigt lassen könnte. Und die folgenden Ausführungen werden es bestätigen, daß die klimatischen Verhältnisse noch viel tiefergreifenden Einfluß auf die Verbreitung nicht allein der Morphen, sondern darüber hinaus auch der Formengruppen und Formen, ja sogar der Stufen und tricuspiden und ciliaren Typen ausüben.

Während — wie oben schon erwähnt wurde — das Gebiet der m. *agrorum* im äußersten NW der Balkanhalbinsel vorherrschend von *ciliatus*-Formen bewohnt wird, die gegen SO immer mehr durch typische *agrorum*-Formen vertreten werden, bis sie endlich in Bulgarien überhaupt nicht mehr anzutreffen sind, zerfällt auch das Wohngebiet der m. *drenowskianus* in zwei Untergebiete, nämlich in das der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus* und in das des *drenowskianus typicus*. Auch hier kann in Form einer groben Übersicht gesagt werden, daß der W vom *subtypicus*, der O vom *typicus* bewohnt ist. Allerdings zeigt sich, daß sich das vorherrschend vom *subtypicus* bewohnte Gebiet von der adriatischen Küste aus gegen das Innere der Balkanhalbinsel immer mehr verschmälert, bis es endlich seine schmalste Stelle dort erreicht, wo es auf das Balkan-Gebirge trifft, nämlich im Westbalkan. Von hier ab ist es eigentlich nur der Balkanzug selbst, der als vorherrschendes Wohngebiet des *subtypicus* betrachtet werden kann, wenn auch hier die Verhältnisse nicht sehr klar liegen, da die Verbreitungs-

gebiete des *agrorum typicus* einerseits und des *drenowskianus typicus* andererseits hier allzunahe aneinandertreten, sodaß eine ziemlich starke Mischung der Balkan-Populationen festgestellt werden kann. Ich bin zwar persönlich fest überzeugt, daß diese „Mischung“ nicht so sehr durch geschlechtliche Kreuzung, sondern vielmehr infolge der wechselvollen geographischen Gegebenheiten — der Balkanzug ist gleichzeitig wichtige Klimascheide! — bedingt ist, was durch die weiteren Ausführungen wohl hinreichend begründet werden wird, doch sehe ich mich an dieser Stelle genötigt, darauf hinzuweisen, daß das durch die Kartenskizze wiedergegebene Verbreitungsbild in Bezug auf das Balkan-Gebirge in Wirklichkeit nicht so klar zu Tage tritt, wie dies auf Grund der Karte angenommen werden könnte. Das, was aber an der Verbreitung des *drenowskianus subtypicus* wohl am bemerkenswertesten erscheint, ist der Umstand, daß sich sein Wohngebiet gegen O wieder erweitert und dort einen breiten Streifen an der Küste des Schwarzen Meeres einnimmt. Wie weit dieses Wohngebiet entlang des Schwarzen Meeres nach N reicht, war mir infolge der Unmöglichkeit, von dort Material zu erhalten, nicht möglich festzustellen. Die Tatsache jedoch, daß in diesem Gebiet bereits eine bemerkenswerte Beimischung von typischen *agrorum* zu beobachten ist, spricht dafür, daß die Grenze gegen das Wohngebiet des *agrorum typicus* nicht ferne liegt, und so ist die Annahme wohl ziemlich begründet, daß der größte Teil der Dobrudscha bereits zum Wohngebiet des letzteren gehört.

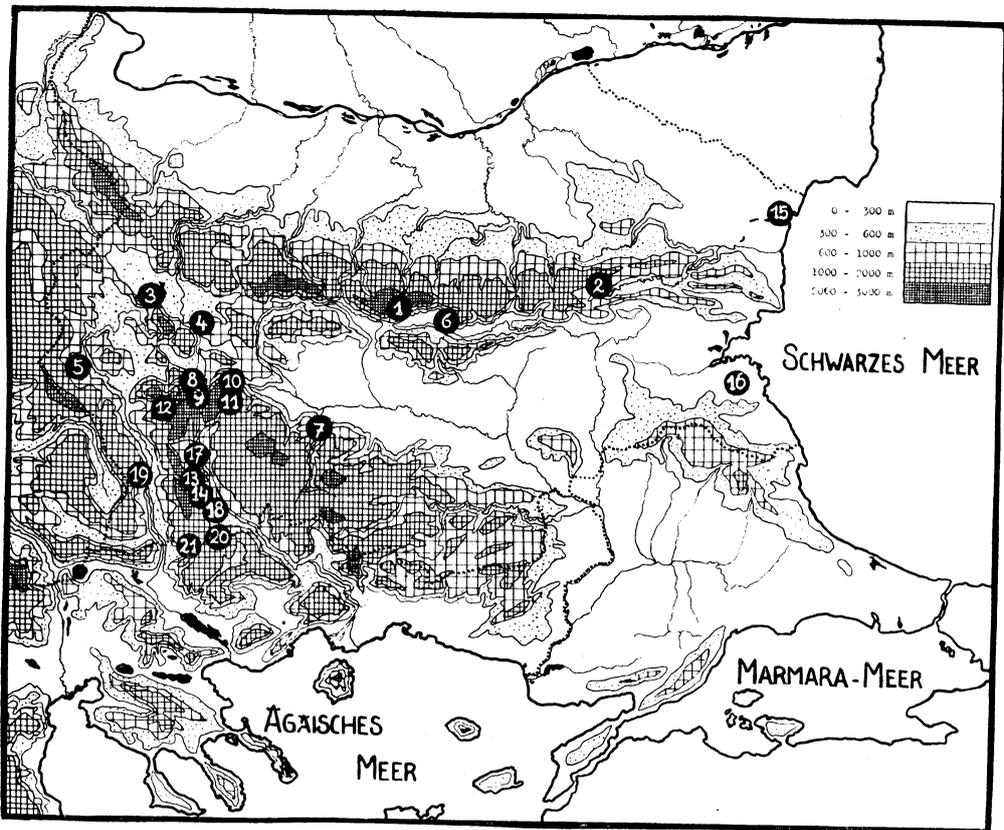
So wie wir als Grenze zwischen m. *agrorum* und m. *drenowskianus* eine klimatische Scheidelinie erkennen konnten, so können wir diesmal — nur noch viel deutlicher — auch innerhalb der m. *drenowskianus* zwischen den Formengruppen *typicus* und *subtypicus* die Scheidung der Wohngebiete zurückführen auf klimatische Ursachen. Während der fast ausschließlich gebirgige W der Halbinsel von *subtypicus* bewohnt ist, in dessen Verbreitungsgebiet nur ganz sporadisch der *typicus* eingesprengt erscheint, und zwar — was mir von ganz besonderer Wichtigkeit erscheint — immer nur in Beckengebieten, also in kleinen geographischen Gebietseinheiten, die infolge der geologischen Verhältnisse ein etwas feuchteres Klima besitzen<sup>1)</sup>, sehen wir in Übereinstimmung damit im O, daß dort der *subtypicus* einzig auf die Gebirge beschränkt bleibt und, je weiter wir in die Ebenen und Becken hinausgehen, nahezu zur Gänze durch den *typicus* vertreten wird, falls die klimatischen Bedingungen das Vorkommen von *agrorum* überhaupt gestatten, d. h. die nötige Minimalfeuchtigkeit vorhanden ist. Wie weiter unten noch ausführlicher hervorgehoben werden wird, ist aber auch hier eine Abnahme der Häufigkeit des *subtypicus* festzustellen, je weiter wir in den südwestbulgarischen Gebirgen nach S gehen und uns dem feuchtigkeitspendenden Meere nähern; im Alibotusch-Gebirge z. B. — also im letzten höheren Gebirge vor der Küste des Ägäischen Meeres treffen wir fast nur mehr den *typicus* und auch am Olymp in Griechenland scheinen die Verhältnisse — zumindest in den tieferen Gebirgslagen (so bis etwa 1000 m) — derart zu liegen.

<sup>1)</sup> Siehe die diesbezüglichen Ausführungen in meiner Arbeit: Die Hummeln und Schmatzerhummeln der Balkan-Halbinsel, I. — Mitt. Kgl. naturw. Inst., Sofia, p. 32, 42 usw.

Berücksichtigen wir im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Verbreitung der drei Formengruppen den Umstand, daß *agrorum* als Art eine typische Waldart ist, die derart stark an den Wald gebunden erscheint, daß mit dem Verschwinden der Wälder auch *agrorum* rasch verschwindet, bzw. sich nur mehr in letzten Resten in der Umgebung der letzten Waldparzellen zu halten vermag, so haben wir darin eine Handhabe vor uns, um die Verbreitung der drei Formengruppen erklären zu können. Als Waldart ist *agrorum* natürlich ziemlich stark feuchtigkeitliebend. Ein Minimum an Feuchtigkeit ist Voraussetzung für ihr Auftreten überhaupt. Es hat also den Anschein, also ob ausschlaggebend für die verschiedene Verbreitung des *drenowskianus typicus* und *subtypicus* nicht so sehr die Temperaturunterschiede in ihren Verbreitungsgebieten wären, als vielmehr die Feuchtigkeitsverhältnisse, zumindest in Verbindung mit den Temperaturverhältnissen. Ich werde diese Behauptung bei der Besprechung der Verbreitung der ciliaren und tricuspoiden Typen noch eingehender zu begründen haben und beschränke mich daher an dieser Stelle nur auf einen Hinweis. Daß es in erster Linie diese beiden Klimafaktoren sind, die das Auftreten der verschiedenen Formengruppen bedingen, beweist aber unter anderem auch der Umstand, daß wir in den bodenfeuchteren Beckengebieten und Ebenen die Verbreitungsgebiete des *drenowskianus typicus* vor uns haben, der nur in den feuchteren Gebirgen Südwest-Bulgariens auch höher in die Gebirge aufsteigt und dort immer mehr den *subtypicus* verdrängt, und in den stärker bodentrockenen Gebirgen (besonders des W) das typische Wohngebiet des *subtypicus* erkennen können. Die klimatische Bedingung der Formengruppen des *agrorum* läßt sich aber noch weiter in kleineren Einzelheiten nachweisen. So ist das inselartige, weit vom eigentlichen Wohngebiete entfernte Auftreten des *drenowskianus subtypicus* mitten im geschlossenen Wohngebiet des *agrorum typicus* sehr instruktiv: Wir finden solche Verbreitungsinselformen in der unmittelbaren Umgebung von Sarajevo, die sich durch ihre günstigen Temperaturverhältnisse von der weiteren Umgebung wesentlich unterscheidet, ebenso wie an dem klimatisch so außerordentlich begünstigten S-Hang der Transsylvanischen Alpen in der Umgebung von Sinaia und noch an vielen Orten, von denen die mir bekannt gewordenen auf der Kartenskizze 1 festgehalten wurden. Umgekehrt aber finden wir in den albanisch-mazedonischen Grenzgebirgen in den höheren Gebirgslagen neben dem *drenowskianus subtypicus* inselartig auch den *agrorum typicus*, der, in der Grundpopulation des Balkan-Gebirges noch ziemlich häufig, in der Sredna gora und besonders in den Rhodopen schon eine große Seltenheit wird und nur mehr an klimatisch besonders ungünstigen Lokalitäten angetroffen werden kann.

Betrachten wir nunmehr die Verbreitungsverhältnisse der drei Formengruppen des *agrorum* in ausdrücklicher Beschränkung auf das Gebiet Bulgariens, so stehen für unsere Untersuchung hierfür 21 Populationen zur Verfügung, von denen die meisten als hinreichend gut erforscht angesehen werden können. Auf der Kartenskizze 2 sind die Lokalitäten dieser 21 Populationen durch schwarze Kreise, die fortlaufend nummeriert wurden, angegeben. Die Nummerierung erfolgte in einer Reihenfolge, die in einer zoogeographischen Einteilung begründet ist,

die ich bereits an anderem Orte<sup>1)</sup> gegeben habe. Es sei hier nur so viel wiederholt, wie zum Verständnis des Weiteren notwendig ist. Bulgarien wird von mir in 8 zoogeographische Untergebiete geteilt, die sich auf zwei Hauptgebiete verteilen:



Kartenskizze 2. — Lage der 21 Fundorte des zur Untersuchung gelangten bulgarischen *agrorum*-Materials. (Näheres siehe Text).

#### A. Hauptgebiet — Kontinentales (zentral-osteuropäisches) Einflußgebiet

##### I. Bulgarische Tafel und Dobrudscha (mit Ausschluß eines Küstenstreifens)

Populationen: —

##### II. Balkan-Gebirge

Populationen: 1 — Jumrukschal (1500 m)

2 — Kotel (892 m)

##### III. Mittleres W-Bulgarien (Sofia—Radomir—Samokov-Becken, Sredna gora)

Populationen: 3 — Ljulin (900 m)

4 — Germanski manastir im Losen-Gebirge (800 m)

5 — Kjustendil (550 m)

<sup>1)</sup> Pittioni, B.: Die Arten der Unterfamilie Coprinae (Scarabaeidae, Coleoptera) in der Sammlung des Kgl. Naturh. Museums in Sofia. — Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia XIII, p. 211—238 (1940)

## B. Hauptgebiet — Mediterranes (ägäo-pontisches) Einflußgebiet

### IV. Maritza—Tundscha-Becken (einschließlich Srenena gora)

Populationen: 6 — Kasanlik (650 m)  
7 — Kritschim (250 m)

### V. Südwestliches Hochbulgarien (Witoscha, Rila, Rhodopen, Pirin, Ossogova-Gebirge)

Populationen: 8 — Tscham kurija (1400 m)  
9 — Sara gjöl (2000 m)  
10 — Kostenez (900 m)  
11 — Bel Meken (1400 m)  
12 — Rila-Kloster (1100 m)  
13 — Hütte Velebit im Pirin (1400 m)  
14 — Papas tschair im Pirin (1400 m)

### VI. Bulgarisches Küstengebiet

Populationen: 15 — Varna (35 m)  
16 — Sara Mussa (200 m)

### VII. Strandscha-Gebirge

Populationen: —

### VIII. Mazedonisch-thrazisches Gebiet (einschließlich des Mittellaufes der Struma und Mesta)

Populationen: 17 — Dobrinische (800 m)  
18 — Nevrokop (600 m)  
19 — Bresnitza (200 m)  
20 — Strgatsch-Gebirge (1250 m)  
21 — Alibotusch-Gebirge (1700 m)

Aus vorstehender Übersicht ist zu ersehen, daß mir von zwei Untergebieten Populationsuntersuchungen nicht möglich waren, nämlich Untersuchungen an Populationen von der bulgarischen Platte und vom Strandscha-Gebirge.

Tabelle 14 gibt ein Bild der absoluten und relativen Häufigkeit der drei Formengruppen bei Berücksichtigung von 16 der auf der Kartenskizze 2 angeführten Populationen. In die Tabelle wurden nur die ♂♂ aufgenommen, insgesamt 331 Exemplare<sup>1)</sup>. Obwohl die ♀♀ das Verbreitungsbild viel deutlicher und klarer wiedergeben würden, wählte ich die ♂♂ zu dieser Gegenüberstellung, da sie zahlenmäßig in weit höherer Zahl zur Verfügung standen. Trotzdem aber — wie gesagt — die ♂♂ die Verbreitungsverhältnisse bei weitem nicht so klar widerspiegeln, ist Tabelle 14 dennoch von überzeugender Deutlichkeit. Wir ersehen aus ihr, daß an den in ihr berücksichtigten gut untersuchten Fundorten die Formengruppe *agrorum typicus* nur in Varna und am Jumruktschal angetroffen wurde. Die Formengruppe *drenowskianus subtypicus* war überall vertreten bis auf die beiden letzten Lokalitäten<sup>2)</sup> und der *drenowskianus typicus* endlich fehlte in

<sup>1)</sup> Die Differenz von 14 Exemplaren, die sich im Vergleich zu den Zahlen der vorhergehenden Abschnitte ergibt, ist darauf zurückzuführen, daß bei den Untersuchungen über tricuspoide und abdominale Schwärzung die Mehrzahl der Exemplare vom Ljuljin-Gebirge und vom Alibotusch-Gebirge nicht mitberücksichtigt wurden.

<sup>2)</sup> Wo sie aber vielleicht noch — wenn auch in sehr geringem Prozentverhältnis — wird angetroffen werden können.

TABELLE 14.

Absolute Häufigkeit			FUNDORTE	Relative Häufigkeit			
Formengruppe <i>agrorum typicus</i>	Formengruppe <i>drenowskianus</i> <i>subtypicus</i>	Formengruppe <i>drenowskianus</i> <i>typicus</i>		Formengruppe <i>agrorum typicus</i>	Formengruppe <i>drenowskianus</i> <i>subtypicus</i>	Formengruppe <i>drenowskianus</i> <i>typicus</i>	S u m m e
67	4,50	*	Varna (35) . . . . .	25	75	*	100
33	11,50	2	Jumrukschal (1500) . . . . .	4	83	13	100
*	2	*	Kotel (892) . . . . .	*	100	*	100
*	1	*	Sara gjöl (2000) . . . . .	*	100	*	100
*	1	*	Rila-Kloster (1100) . . . . .	*	100	*	100
*	0,50	*	Strgatsch-Geb. (1250) . . . . .	*	100	*	100
*	23	6	Kritschim (250) . . . . .	*	78	22	100
*	11,50	6	Kostenez (900) . . . . .	*	67	33	100
*	2	2	Bel Meken (1400) . . . . .	*	50	50	100
*	1	1	Ljulin (900) . . . . .	*	50	50	100
*	4,50	7	Velebit (1400) . . . . .	*	43	57	100
*	36,50	59	Tscham kurija (1400) . . . . .	*	39	61	100
*	0,50	4,50	Papas tschair (1400) . . . . .	*	17	83	100
*	0,50	6	Nevrokop (600) . . . . .	*	10	90	100
*	*	0,50	Dobrinische (800) . . . . .	*	*	100	100
*	*	6	Alibotusch-Geb. (1700) . . . . .	*	*	100	100
100	100	100	S u m m e				

Varna, in Kotel, beim Sara gjöl, beim Rila-Kloster und im Strgatsch-Gebirge<sup>1)</sup>. Der *agrorum typicus* wurde also nur im äußersten Grenzgebiet der *m. drenowskianus* festgestellt, wobei noch außerdem zu bemerken ist, daß er am Jumrukschal erst in ziemlich bedeutender Höhe (1500 m) aufzutreten scheint, während er in Varna bis an die Küste des Meeres vordringt. Der *drenowskianus typicus* hingegen fehlt im O-Balkan (Kotel) und in Varna völlig, desgleichen ist auch sein Fehlen am Sara gjöl wegen der bedeutenden Höhe sehr wahrscheinlich, dagegen tritt er am Jumrukschal und — wahrscheinlich auch beim Rila-Kloster und im Strgatsch-Gebirge — nur in geringem Prozentsatz auf. Von der Formengruppe des *drenowskianus subtypicus* endlich fehlten mir in dem großen zur Untersuchung vorgelegenen Material Belege von Dobrinische (hier ist sein Vorkommen aber sehr wahrscheinlich) und vom Alibotusch-Gebirge. Wir sehen also, daß auch die Verhältnisse der absoluten Häufigkeit die weiter oben gegebene zoogeographische Übersicht sehr gut bestätigen. Noch besser ist dies mit der relativen Häufigkeit der Fall. Die 16 Fundorte wurden nämlich nach der relativen Häufigkeit gereiht und da erkennt man nun tatsächlich, daß die nach dem Häufigkeitsverhältnis der drei Formengruppen gereihten Fundorte auch in geographisch-klimatischer Beziehung eine gewisse Ordnung widerspiegeln. Wenn wir von den

<sup>1)</sup> Wobei es aber als sicher anzunehmen ist, daß er an den beiden letztgenannten Fundorten noch wird festgestellt werden können.

beiden ersten Fundorten absehen, die, weil im Grenzgebiet liegend, nicht so ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können, dann sieht man, daß ziemlich deutlich mit zunehmender Feuchtigkeit<sup>1)</sup> ein Zunehmen der Formen des *drenowskianus typicus* zu verzeichnen ist, dementsprechend also auch ein Abnehmen des *drenowskianus subtypicus*.

Ziehen wir aus dem bisher Gesagten den Schluß, so ergibt sich daraus, daß die Morphe *agrorum* gegen SO aus der *ciliatus*-Formengruppe allmählich in die typische Formengruppe übergeht, um weiterhin ziemlich gleitend in die Formengruppe des *drenowskianus subtypicus* und endlich in die des typischen *drenowskianus* überzugehen. Wie wir schon im Abschnitt über die tricuspoide Färbung und die abdominale Schwärzung gesehen haben, sind auch in der Variabilität zahlreiche gleitende Übergänge zu verzeichnen, die es absolut berechtigt erscheinen lassen, den südöstlichen *drenowskianus* mit dem zentraleuropäischen *agrorum* zu einer höheren Verwandtschaftsgruppe — etwa der Subspezies *agrorum* — zusammenzufassen. Nunmehr wird dieses aus der Variabilität gewonnene Bild durch die Verbreitungsverhältnisse noch weiter ergänzt und bestätigt. Wir sehen zwei Hauptfaktoren, die dieses allmähliche Übergleiten aus einer Formengruppe in die andere, aus einer Morphe in die andere, bedingen, nämlich das verschiedene Zusammenwirken der beiden wichtigsten Klimafaktoren — der Temperatur und der Feuchtigkeit. Aus dem Verbreitungsbild der Formengruppen scheint sich zwingend zu ergeben, daß die an die waldigen Bergländer Zentraleuropas weitgehend gebundene Formengruppe des *agrorum ciliatus* die am meisten dem kühlen Klima entsprechende Formengruppe darstellt; mit zunehmender Temperatur ist eine Abnahme der greisen Behaarungselemente zu verzeichnen — wir kommen zur typischen Formengruppe *agrorum*. Nimmt die Temperatur weiter zu, so wird der typische *agrorum* durch den *drenowskianus subtypicus* abgelöst. Nimmt gleichzeitig mit der Temperatur auch die Feuchtigkeit zu, so tritt an Stelle des *drenowskianus subtypicus* der *typicus*. Tatsächlich spiegeln sich die klimatischen Verhältnisse der Balkanhalbinsel auch in der Verbreitung der drei Formengruppen wider. Wie ich bereits weiter oben (siehe auch die Fußnote) betont habe, dürfen wir bei den uns interessierenden

<sup>1)</sup> Der Begriff „Feuchtigkeit“ ist hier absolut nicht gleichzustellen dem Begriff „Niederschläge“! Es ist gar kein Zweifel, daß die höher gelegenen Fundorte — wie Sara gjöl, Bel Meken, Velebit, Tscham kurija, Papas tschair und Alibotusch — stärkere Niederschläge erhalten als die jeweils zunächst befindlichen, aber tiefer gelegenen Fundorte. Wie ich aber bereits andernorts dargelegt habe, sind für die Hummeln nicht so sehr die Niederschläge an sich ökologisch bedeutungsvoll, als vielmehr die Feuchtigkeit des Bodens und damit zusammenhängend die der untersten Luftschichten. Es sind also bei Beurteilung der ökologisch wirksamen Feuchtigkeit neben den Niederschlägen vor allem die geologischen und orographischen Verhältnisse der interessierenden Fundorte zu berücksichtigen. Die starken Niederschläge der Gebirge sind meist ökologisch weniger wirksam — infolge raschen Abfließens des Wassers an den Hängen, infolge des meist gut wasserdurchlässigen Bodens und infolge der fast stets vorhandenen Luftströmungen, die nicht nur ein rasches Verdunsten, sondern auch einen raschen Abtransport der feuchtigkeitsgesättigten untersten Luftschichten bedingen — als die oft sehr geringen in den Ebenen und Beckengebieten, denn in letzteren ist der Boden — besonders im W und S der Balkanhalbinsel — sehr wenig wasserdurchlässig, es besteht wenig Abflußmöglichkeit und auch die Winde sind — insbesondere in den Becken und Tälern — weit weniger wirksam.

Klimauntersuchungen uns nicht auf die „Niederschläge“ und Temperaturen beschränken, sondern müssen hiebei weitgehend auch die geologischen Verhältnisse berücksichtigen. Tun wir dies aber, so ergibt sich, daß die Bergländer des W, das Balkan-Gebirge und der nördliche Teil des bulgarischen Küstengebietes (Verbreitungsgebiet des *drenowskianus subtypicus*) in Bezug auf ihre Feuchtigkeitsverhältnisse (insbesondere die Bodenfeuchtigkeit spielt eine hervorragende Rolle) sich annähernd gleich verhalten, nämlich trocken sind (trotz der stellenweise sehr starken Niederschläge!), die Beckengebiete des W und z. T. auch die Bergländer des SO (Verbreitungsgebiete des *drenowskianus typicus*) aber ebenfalls übereinstimmen und sich gegenüber den ersteren durch höhere Feuchtigkeit auszeichnen.

Entwerfen wir auf Grund der tatsächlichen Verbreitung der Formengruppen und den daraus erschlossenen ökologischen Ansprüchen derselben ein

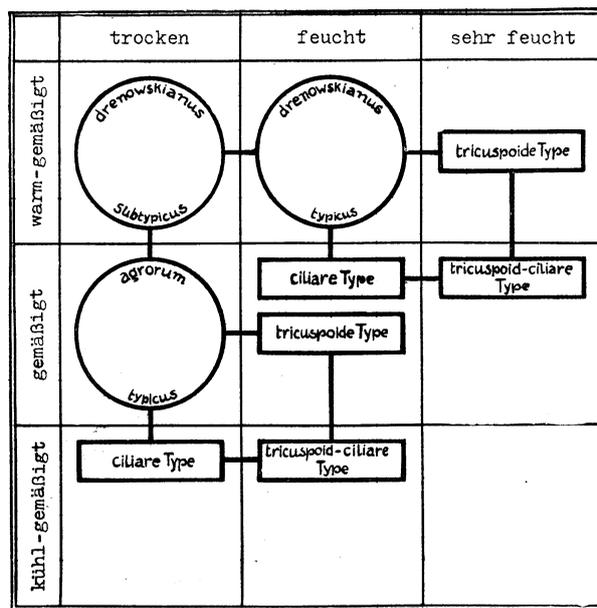


Abb. 26. — Klima-ökologisches Schema für die geographisch-ökologische Verbreitung der auf der Balkanhalbinsel vertretenen Formengruppen und Typen des *Bombus agrorum* F.

klima-ökologisches Schema, so kommen wir zu einer Darstellung, wie sie durch Abb. 26 wiedergegeben wird. Wir sehen deutlich, daß bei einer derartigen Anordnung der Formengruppen nicht nur Zusammenhänge und Entwicklungsmöglichkeiten zwischen bzw. aus den einzelnen Formengruppen klar zu Tage treten, darüber hinaus lassen sich aus dem Schema aber auch die Tendenzen zur tricuspoiden, bzw. zur ciliaren Färbungstypen eindeutig ableiten, die, wie wir weiter unten sehen werden, tatsächlich auch mit Temperatur-, bzw. Feuchtigkeitsabweichungen vom Normalen erklärt werden können.

Unsere Aufgabe wird nun im folgenden sein, das, was hier an den Formengruppen und an den geographischen und klimatischen Großräumen gezeigt worden ist, an den Formen und den noch tieferen Einheiten, den Färbungsstufen, bzw. an den geographischen und klimatischen Kleinräumen zu wiederholen und zu prüfen, ob es auch hier zutrifft.

## Geographische und ökologische Verbreitung der Färbungsformen, Färbungsstufen, tricuspiden und ciliaren Typen

### 1. Verbreitung der Formen und abdominalen Färbungsstufen

Im Rahmen dieses Abschnittes beschränke ich mich ausdrücklich nur auf diejenigen Populationen, von denen hinreichend große Individuenmengen untersucht werden konnten. Es sind dies die Populationen folgender Fundorte (in Klammern die Nummer des Fundortes auf Kartenskizze 2).

1. Varna . . . . . (15)	4. Kritschim . . . . . ( 7)
2. Jumrukschal . . . . . ( 1)	5. Kostenez . . . . . (10)
3. Kotel . . . . . ( 2)	6. Velebit . . . . . (13)
7. Tscham kurija . . . . . (8)	

Von diesen Populationen wiederum werden aus dem gleichen Grunde weiterhin nur die Formengruppen *drenowskianus subtypicus* und *typicus*, und zwar nur in Bezug auf die ♂♂ und ♀♀, einer eingehenden Untersuchung unterzogen.

1. Varna (Abb. 10a, 15a):

Subtypicus — ♂♂: Ausschließlich in der f. *fasciatus* (VI, VIII) in gleicher Häufigkeit.

Subtypicus — ♀♀: Ausschließlich in der f. *fasciatus* (VII, X), wobei Stufe VII doppelt so häufig auftritt wie X.

Typicus: Fehlt.

2. Jumrukschal (Abb. 15b):

Subtypicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Subtypicus — ♀♀: In den Formen *quadrimaculatus* (I), *propefasciatus* (III), *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII). Am häufigsten Stufe VII; Stufe X dreimal so selten, Stufe I, III und XII zusammen etwa so häufig wie Stufe X. Verglichen mit Varna zeigt diese Population eine deutliche Tendenz zur Aufhellung; daran ändert auch das Auftreten der dunklen Stufe XII nichts, da sie durch die Stufen I und III dreifach aufgewogen wird.

Typicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Typicus — ♀♀: Ausschließlich f. *latofasciatus* (VII).

Prozentuell gegenüber *subtypicus* nur ein Fünftel der Individuenzahl einnehmend.

3. Kotel (Abb. 10 b, 15 c):

Subtypicus — ♂♂: In den Formen *propefasciatus* (IV) und *fasciatus* (VI, VII, VIII, X) auftretend, wobei die drei hellen Stufen (IV, VI, VII) die gleiche Häufigkeit zeigen, die beiden dunklen Stufen (VIII, X) ebenfalls gleiche Häufigkeit, die aber derjenigen der hellen Stufen etwa um die Hälfte nachsteht. Verglichen mit den ♂♂ von Varna zeigen die ♂♂ dieser Population ebenfalls deutliche Aufhellungstendenz.

Subtypicus — ♀♀: Nur in den Formen *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII). Die beiden dunklen Stufen in ihrer Häufigkeit von verschwindender Be-

deutung gegenüber der *fasciatus*-Stufe VII. Auch die ♀♀ zeigen demnach verglichen mit der Population von Varna eindeutige Aufhellungstendenz.

*Typicus*: Fehlt.

4. Kritschim (Abb. 15 d):

*Subtypicus* — ♂♂: Nicht vorgelegen.

*Subtypicus* — ♀♀: Vorgelegen sind die Formen *propefasciatus* (II, III), *fasciolatus* (V), *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII, XIII). Wenngleich die dunklen Stufen XII und XIII mehrfach aufgehoben werden durch die hellen Stufen II, III und V, beweist die fast gleiche Häufigkeit der Stufen VII und X dennoch, daß wir es in der Population von Kritschim mit Tieren zu tun haben, die gegenüber denen von Varna eine Verdunkelungstendenz aufweisen.

*Typicus* — ♂♂: Nicht vorgelegen.

*Typicus* — ♀♀: In den Formen *subpropefasciatus* (IV) und *latofasciatus* (VII, VIII, XI) vertreten. Stufe VII alle anderen Stufen an Häufigkeit weit überragend, Stufe VI, VIII und XI von gleicher — allerdings nahezu verschwindender — Bedeutung. Durch das Auftreten der Stufen VIII und XI, die an gemeinsamer Bedeutung die Stufe IV um das Doppelte übertreffen, zeigen die ♀♀ dieser Population gegenüber denen vom Jumruktschal eine deutliche Verdunkelungstendenz. Prozentuell gegenüber *subtypicus* etwa ein Viertel der Individuenzahl einnehmend. Bezeichnend ist, daß bei beiden Formengruppen gegenüber der Population vom Jumruktschal, beim *subtypicus* auch gegenüber derjenigen von Varna, eine deutliche Verdunkelungstendenz festzustellen ist, die allerdings beim *subtypicus* viel stärker zum Ausdruck kommt als beim *typicus*.

5. Kostenez (Abb. 10c, 15 e):

*Subtypicus* — ♂♂: Von hier lagen mir nur die Formen *propefasciatus* (III) und *fasciatus* (VIII, X) vor, wobei Stufe X doppelt so häufig im untersuchten Material vertreten war wie Stufe VIII.

*Subtypicus* — ♀♀: In den Formen *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII, XIII) vertreten. Dieses Erscheinungsbild stimmt aber überraschend mit dem Bild, das wir vom Auftreten der männlichen Färbungsstufen in dieser Population erhielten, überein. Es fallen alle helleren Stufen weg, es übertrifft die dunkle *fasciatus*-Stufe X sogar die hellere *fasciatus*-Stufe VII um das Doppelte an Häufigkeit und es sind auch die beiden dunkelsten Stufen (XII, XIII) der *f. subfasciatus* vertreten, die diesmal nicht durch hellere Stufen aufgehoben werden. Damit aber unterscheidet sich die Population von Kostenez tatsächlich einschneidend von allen bisher untersuchten Populationen. Wenngleich Kostenez von Kritschim gar nicht so sehr weit entfernt liegt (Luftlinie etwa 60 km), unterscheiden sich die beiden Populationen doch weit wesentlicher voneinander als etwa diejenigen von Kotel und Varna (Luftlinie etwa 120 km) oder diejenigen von Kritschim und Jumruktschal (Luftlinie 90 km). Mit einem Wort, es scheinen die letzteren vier Populationen untereinander viel engere Beziehungen aufzuweisen — trotz viel gewaltigerer dazwischen liegender Entfernungen — als die nahe beisammen liegenden Populationen von Kritschim und Kostenez.

*Typicus* — ♂♂: Vertreten in der *f. latofasciatus* (VI, VII, VIII, X). Von gleicher Häufigkeit die Stufen VII und X, etwa halb so häufig wie VII und X die

Stufen VI und VIII. Ein Vergleich mit einer der vorhergehenden Populationen ist infolge Mangels an untersuchtem männlichen Material von dort nicht möglich.

**Typicus** — ♀♀: Mir lagen nur Exemplare der f. *latofasciatus* (VII, VIII, IX, XI) vor, die am stärksten durch die Stufe VIII, etwas weniger als halb so stark durch die gleich häufigen Stufen VII und IX und am schwächsten durch die Stufe XI vertreten war. Dadurch ist die Population von Kostenez — was die ♀♀ anbetrifft — wiederum deutlich dunkler als alle bisherigen Populationen. Es fehlt hier nicht allein die in Kritschim auftretende Stufe IV, sondern es tritt außerdem die Stufe VIII (statt VII bei der Kritschimer Population) an die Stelle der größten Häufigkeit und es ist auch die Stufe IX, die in Kritschim überhaupt fehlte, zu ziemlicher Bedeutung gelangt. Damit finden wir also beim *typicus* ganz die gleiche Tendenz wieder, die wir bei der Kostenezer Population schon beim *subtypicus* beobachteten. Wir können daher zusammenfassend mit gutem Recht sagen, daß ein typisches Charaktermerkmal der Population von Kostenez die gegenüber den bisher besprochenen Populationen sprunghaft zunehmende Verdunkelungstendenz ist.

Insgesamt war der *typicus* in der Population etwa durch ein Drittel der Individuengesamtzahl vertreten.

6. **Velebit** (Abb. 10d, 15f):

**Subtypicus** — ♂♂: Die einzige vertretene Form war f. *fasciatus* (VI). Dadurch scheint die Population von der Hütte Velebit gegenüber der vorherigen wieder etwas heller zu sein.

**Subtypicus** — ♀♀: Vertreten durch die Formen *propefasciatus* (III), *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII). Von diesen sind die Stufen VII und X gleich häufig, die Stufen III und XII ebenfalls, zeigen aber nur den dritten Teil der bei den vorigen Stufen beobachteten Häufigkeit. Es zeigen also auch die ♀♀ im Vergleich zu denjenigen der Population von Kostenez eine etwas stärkere Tendenz zur Hellfarbigkeit, sind aber dennoch — verglichen mit den ♀♀ von Kritschim, welche Population derjenigen von Velebit am nächsten zu stehen scheint — bemerkenswert dunkler.

**Typicus** — ♂♂: Nur in der f. *latofasciatus* (VII, VIII, X) vertreten. Alle drei Stufen im gleichen Häufigkeitsverhältnis. Die ♂♂ dieser Population zeigen gegenüber denjenigen von Kostenez leichte Verdunkelung.

**Typicus** — ♀♀: Vertreten sind die Formen *subpropefasciatus* (IV) und *latofasciatus* (VII, VIII, XI). Infolge der überragenden Häufigkeit der Stufe VIII und der halb so häufigen Stufe XI zeigt diese Population auch bei den ♀♀ im Vergleich zu derjenigen von Kostenez eher eine Verdunkelungs- als eine Aufhellungstendenz, denn das seltene Auftreten der Stufe IV und das Wegfallen der Stufe IX wird ja in dieser Population durch die viel größere Häufigkeit der Stufe XI wettgemacht.

Die Individuenzahl des *typicus* macht in der Population von Velebit etwas mehr als die Hälfte aus. Wir haben in dieser Population die interessante Erscheinung vor uns, daß sich die Variabilitätstendenzen der beiden Formengruppen des *drenowskianus* anscheinend entgegengesetzt verhalten. *Subtypicus* scheint eine schwache Aufhellungstendenz gegenüber der Kostenezer Population zu zeigen, *typicus* hingegen eine ebenfalls schwache Verdunkelungstendenz. Es

ist natürlich möglich, daß dieses widersprechende Verhalten bloß auf einen Zufall zurückzuführen ist, der sich vielleicht durch die etwas geringere Individuenzahl, die von diesem Fundort zur Verfügung stand, erklären läßt.

7. *Tscham kurija* (Abb. 10e, 15g):

*Subtypicus* — ♂♂: Vertreten durch die Formen *propefasciatus* (III, IV) und *fasciatus* (VI, VII, VIII, X). Abgesehen von den nur ganz selten auftretenden Stufen III, IV, VI und VIII haben wir die alle anderen Stufen bei weitem überragende Häufigkeit bei den Stufen VII und — etwa halb so häufig — X zu suchen. Die geringere Häufigkeit der Stufe X aber in Verbindung mit der überragenden Häufigkeit der Stufe VII und mit dem — wenn auch seltenen — Auftreten der Stufen III, IV und VI zeigt, daß sich die Population von *Tscham kurija* von der aus *Kostenez* im männlichen Geschlecht durch stärkere Helligkeitstendenzen auszeichnet.

*Subtypicus* — ♀♀: Mir lagen die Formen *quadrimaculatus* (I), *fasciatus* (VII, X) und *subfasciatus* (XII, XIII) vor. Auch bei den ♀♀ ist — verglichen mit denjenigen der Population *Kostenez* — eine ganz geringe Tendenz zu größerer Helligkeit nachweisbar. Diese Tendenz wird bewirkt durch das — wenn auch sehr seltene — Auftreten der hellsten Stufe (I) und durch das Überwiegen der Stufe VII über die Stufe X, wenn auch der Unterschied nur sehr gering ist. Allerdings tritt als charakteristisches Merkmal der Population von *Tscham kurija* eine bemerkenswerte Häufigkeitssteigerung bei den dunkelsten Stufen (XII und besonders XIII) ein, die in *Kostenez* bei weitem nicht den gleichen Grad erreicht. Dafür allerdings war dort die Stufe X doppelt so häufig wie die Stufe VII.

*Typicus* — ♂♂: Es lagen mir die Formen *subpropefasciatus* (IV), *latofasciatus* (VI, VII, VIII, X, XI) und *sublatofasciatus* (XII, XIII) vor. In der Häufigkeit unterscheiden sich die Stufen des *latofasciatus* in keiner Weise von den entsprechenden Stufen beim *subtypicus*. Eine deutliche Tendenz zu stärkerer Verdunkelung ist jedoch gegenüber dem *subtypicus* deutlich festzustellen, hervorgerufen durch das Fehlen der Stufe III und das Hinzukommen der Stufen XI, XII und XIII. Damit nimmt die Variabilitätskurve der *typicus*-♂♂ aber einen ganz ähnlichen Verlauf wie diejenige der *subtypicus*-♀♀, eine Tatsache, die mir recht bedeutungsvoll erscheint.

*Typicus* — ♀♀: Es sind die Formen *subpropefasciatus* (IV), *latofasciatus* (VII, VIII, IX, XI) und *sublatofasciatus* (XIII) vertreten. Während Stufe IV in ihrer Seltenheit praktisch vernachlässigt werden kann, sind die Stufen VIII, IX, XI und XIII dadurch wichtig, daß jede von ihnen etwa die halbe Häufigkeit der häufigsten Stufe (VII) erreicht. Besonders charakteristisch ist dies bei der Stufe XIII, wodurch sich die Population von *Tscham kurija* vor allen anderen untersuchten Populationen auszeichnet. In dieser Eigentümlichkeit stimmt die Variabilitätskurve der *typicus*-♀♀ nicht nur mit derjenigen der *typicus*-♂♂, sondern auch mit derjenigen der *subtypicus*-♀♀ überein, wodurch ein sehr bemerkenswertes gemeinsames Merkmal für die Population von *Tscham kurija* gefunden ist.

Das Verhältnis der *typicus*- zu den *subtypicus*-Exemplaren dieser Population ist 39%: 61%; also nimmt der *typicus* fast zwei Drittel der Individuengesamtzahl für sich in Anspruch.

\* \* \*

Vergleichen wir zum Schluß unserer Betrachtungen die Populationen nun einmal ihren Hauptzügen nach untereinander indem wir die theoretischen Variabilitätskurven der beiden Formengruppen als Grundlage benützen, so können wir beim *subtypicus* feststellen, daß eine Reihe von Populationen mit der theoretischen Durchschnittskurve recht gut übereinstimmt. Es sind dies die Populationen von Kritschim, Kostenez, Velebit und Tscham kurija, die alle neben einer bedeutenden Häufigkeit der Stufe X auch die Stufen XII und XIII mehrweniger stark entwickelt zeigen. Diesen vier Populationen stehen die Populationen von Varna, Jumruktschal und Kotel gegenüber, bei denen die Stufe X an Bedeutung außerordentlich zurücktritt, die Stufe XII fast ohne Bedeutung erscheint und die Stufe XIII überhaupt fehlt. Mit anderen Worten: Wir haben zwei Populationsgruppen vor uns, von denen die eine durch weitaus stärkere Melanisation der abdominalen Behaarung ausgezeichnet ist. Die hellere Populationsgruppe umfaßt die Populationen des Balkan-Gebirges und diejenige von Varna, die dunklere umfaßt die Populationen des Rila- und Pirin-Gebirges. Eine Reihung der Populationen nach der zunehmenden Melanisation<sup>1)</sup> der abdominalen Behaarung würde folgende Reihe ergeben: 1. Kotel, 2. Varna, 3. Jumruktschal, 4. Kritschim, 5. Velebit, 6. Kostenez und 7. Tscham kurija.

Aus dieser Reihung ist deutlich ersichtlich, daß wir es nicht mit einer fortschreitenden Schwärzungszunahme zu tun haben, die sich etwa durch eine Richtung festlegen läßt. Kotel liegt nicht nur seiner geographischen Lage nach, sondern auch in Bezug auf die Meereshöhe ungefähr in der Mitte zwischen Varna und Jumruktschal; und doch sehen wir sowohl gegen O, dem Meere zu, eine Verdunkelungszunahme als auch gegen W, in den höheren Gebirgslagen. In beiden Richtungen aber bewegen wir uns auf ein stärker ozeanisches Klima zu und so spiegelt uns die Melanisationsintensität ziemlich genau die ökologisch wirksamen Klimafaktoren, als die wir schon wiederholt Feuchtigkeit und Temperatur erkannt haben, wider. Absolute Höhe und Meeresnähe sind eben zwei geographische Gegebenheiten, die bei Untersuchungen wie die unseren es sind, unbedingt mitberücksichtigt werden müssen.

<sup>1)</sup> Die Melanisationsintensität wurde in der Weise errechnet, daß aus den für beide Formengruppen gültigen Fundortsdurchschnittskurven die Prozentzahl mit der entsprechenden Stufe multipliziert und nachher aus den einzelnen Produkten für jeden Fundort die Summe gebildet wurde. Es steht zwar außer Zweifel, daß diese Methode nur Annäherungswerte schaffen kann, schon aus dem Grunde, weil die verschiedenen Populationen durch ungleiche Individuenanzahlen vertreten waren. Aber auch der Umstand, daß die Stufen nicht etwa arithmetische oder geometrische Reihen darstellen und daher eigentlich einander nicht immer gleichgestellt werden können, da die Sprünge zwischen ihnen nicht überall gleich sind, hat zur Folge, daß die errechneten Zahlen für die Melanisationsintensität nur Annäherungswerte darstellen können. Die Tatsache jedoch, daß — wie später gezeigt werden wird — die auf Grund der abdominalen Schwärzung gefundene Fundortsreihung mit derjenigen, die auf Grund der mesonotalen Schwärzung errechnet wurde, und endlich auch mit den beiden am Ende der Arbeit mit Hilfe von Klimaformeln gefundenen Fundortsreihen eine weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist nicht nur Beweis dafür, daß diese zur Anwendung gekommene rohe Methode für unsere Untersuchungen völlig ausreichend ist, sondern auch dafür, daß es tatsächlich des Klima ist, das die Melanisation bedingt.

Wie verhalten sich demgegenüber nun die anderen 4 Populationen? Kritschim liegt im Vergleich zu Varna unbegünstigt wärmer, wenn auch die Buchenwälder des Kgl. Revieres eine sehr wesentliche Milderung der heißen Sommertemperaturen bewirken. Es liegt aber — eben gerade wegen der klimatisch ungewein wichtigen Buchenwälder — kaum in einem trockeneren Lokalklima als es dasjenige von Varna ist. Dadurch erklärt sich demnach auch die weitere Melanisationszunahme. Die nächstfolgende Population ist diejenige von Velebit. Sie stammt zwar aus etwa 1400 m, die weitaus südlichere Lage aber in Verbindung mit der SO-Exposition des Fundortes hebt diesen Höhenunterschied in seinen klimatischen Auswirkungen sicherlich weitgehend auf. Die weitaus größere Feuchtigkeit aber, eben infolge der gegen das Ägäische Meer ziemlich offenen Lage, wirkt hier entschieden temperaturdrückend, sodaß wir ohne weiteres annehmen können, daß die Population von Velebit aus Klimaverhältnissen stammt, die in Beziehung auf die Temperatur hinter Kritschim zurückstehen, in Beziehung auf die Feuchtigkeit aber die Kritschimer Verhältnisse sicherlich weitaus übertreffen. Wir haben es hier also im Vergleich zu Kritschim mit einer deutlich verminderten Temperatur und mit empfindlich höherer Feuchtigkeit zu tun, welche letztere infolge der tieferen Temperaturen physiologisch aber nicht so wirksam werden kann wie in Kritschim oder Kostenez. Resultat ist eine mit der Kritschimer Variabilitätskurve weitgehend übereinstimmende Variabilitätskurve von Velebit für den *subtypicus*, bei der die Melanisierung scheinbar keine weiteren Fortschritte macht; die Melanisationsintensitätsindices allerdings zeigen, daß zwischen Kritschim und Velebit eine recht bedeutende Zunahme der Melanisationsintensität feststellbar ist. Die nächste in der Reihenfolge ist die Population von Kostenez. Dieser Ort liegt zwar wiederum ziemlich weit nördlicher, andererseits aber lokalklimatisch außerordentlich begünstigt. Trotz einer Meereshöhe von 900 m weist er bemerkenswert hohe Sommertemperaturen auf; die waldreiche Umgebung bürgt für die nötige Luftfeuchtigkeit, die in zahlreichen Sommergewittern mit heftigen Niederschlägen ihren sichtbaren Ausdruck gewinnt. Also neuerliche Feuchtigkeitszunahme gegenüber dem Fundort Velebit, wobei durch die etwas höheren Temperaturen auch das physiologische Wirksamwerden der Feuchtigkeit gewährleistet ist. Zum Schluß bleibt als Population mit stärkster Melanisation diejenige von Tscham kurija. Dieser Ort liegt zwar ebenfalls wieder 1400 m hoch, die klimatisch begünstigte Lage aber am Rande des Samokover Beckens mildert die sich daraus ergebenden sommerlichen Temperaturverhältnisse, hingegen hat es außerordentlich reichliche Niederschläge, wobei die daraus sich ergebende Feuchtigkeit durch die reichen Wälder der Umgebung lange zurückgehalten wird. Tscham kurija hat also im Verhältnis zu seiner Höhe ein ziemlich warmes und sehr feuchtes Sommerklima.

Besonders die drei zuletzt genannten Fundorte können in ihren ökologischen Verhältnissen fast als gleichwertig betrachtet werden. Die weitgehende Übereinstimmung ihrer den *subtypicus* betreffenden Variabilitätskurven zeigt, daß die Variabilität der so ungewein fein auf Umwelteinflüsse reagierenden Hummeln dies fast 100%-ig bestätigt. Aber auch das Prozentverhältnis der *subtypicus* an diesen sieben Fundorten ist bezeichnend. Wir ersehen daraus nämlich, daß die klimatischen Verhältnisse des Fundortes Kotel ein Optimum darzustellen scheinen für den *sub-*

*typicus*, denn er ist dort die alleinig vertretene Formengruppe. Der Jumrukschal und Varna scheinen bereits etwas zu feucht zu sein, wobei anscheinend auch die Temperaturverhältnisse für den *drenowskianus typicus* noch nicht entsprechen, da er in Varna überhaupt fehlt, am Jumrukschal aber nur spärlich auftritt. An den Fundorten Kritschim, Velebit, Kostenez und Tscham kurija sehen wir ein schrittweises Abnehmen des *subtypicus* zugunsten des *typicus*, umgekehrt aber ein schrittweises Zunehmen der Melanisierung bei beiden Formengruppen. Dies ist wohl ein unzweideutiger Beweis, daß beide Tatsachen gleiche Ursachen haben. Die Ursache aber ist wohl in erster Linie die im Verhältnis zur Wärme viel stärker zunehmende Feuchtigkeit an den genannten Fundorten. Aber noch ein anderer Umstand spricht dafür, daß wir es bei den ökologischen Verhältnissen von Kotel mit solchen nahe dem Existenzoptimum, bei denen von Velebit und Tscham kurija mit solchen nahe dem Existenzpessimum des *subtypicus* zu tun haben. Die Variabilität der Hummelarten lehrt nämlich eindeutig, daß alle jene Arten, die ihrem „Milieu“ noch nicht vollkommen „angepaßt“ sind, eine starke, alle jene, die aber eine weitgehende oder vollkommene „Anpassung“ erreicht haben, eine schwache, bzw. gar keine Variabilität aufweisen. So zeigt z. B. der streng milieugebundene, bzw. stenöke *B. fragrans* so gut wie gar keine, der sehr euryöke aber nächstverwandte *B. subterraneus* eine ganz außerordentliche Variabilität. Diese Erscheinung läßt sich bei allen Arten der Gattung *Bombus* feststellen. Wenden wir sie in analoger Weise auch auf die Unterarten, Morphen, Formengruppen und — bei Berücksichtigung der Färbungsstufen — sogar auf die Formen an, so ergibt sich daraus, daß die am wenigsten variable Unterart, Morphe usw. ihrem Verbreitungsgebiet am besten entspricht, sie ist von einer euryöken Unterart usw. zu einer stenöken geworden. Ganz genau so kann man aber auch bei Populationsuntersuchungen vorgehen. Je stärker die Variabilität einer Art, Unterart, Morphe etc. an einer Lokalität ist, desto weniger entspricht die betreffende Lokalität den ökologischen Ansprüchen der sie bewohnenden Art, Unterart usw. und umgekehrt. Zeigt daher eine Formengruppe wie etwa der *drenowskianus subtypicus* an einer Lokalität nur mehr ganz geringe Variabilität, so bedeutet das, daß die ökologischen Bedingungen seines Wohnortes seinen ökologischen Ansprüchen entsprechen<sup>1)</sup>. Aus dieser Gedankenfolge erklärt sich auch ohne weiteres das auffallend stärkere Variieren des *subtypicus* in den — in Bezug auf die ökologischen Verhältnisse bereits dem Existenzpessimum nahen — Fundorten Velebit und Tscham kurija.

Wenden wir die gleichen Gedankengänge auch beim *drenowskianus typicus* an, so ergibt sich daraus, daß wir die erstgenannten drei Fundorte überhaupt ausschalten können, da der *typicus* in Varna und Kotel überhaupt noch nicht, am

<sup>1)</sup> Vielfach wird die gegenteilige Anschauung verfochten und eine vermehrte Variabilität auf vermehrte innere Impulse zu Variieren zurückgeführt und diese Impulse als Folgeerscheinung eines besonders hohen Artbildungspotentials aufgefaßt, woraus der Schluß abgeleitet wird, daß dieses hohe Potential nur durch ein Existenzoptimum hervorgerufen worden sein kann. Dem ist aber sicherlich nicht so, der Fall liegt ganz gewiß umgekehrt. Es ist das starke Variieren sicherlich nicht ein Anzeichen für die „Abgabe überschüssiger Kräfte“ in einer idealen Umwelt, sondern ganz im Gegenteil ein verzweifelt Anspannen aller Kräfte im Kampf mit einer ungünstigen Umwelt.

Jumrukschal aber in so verschwindendem Prozentsatz nachgewiesen wurde, daß aus seiner Variabilitätskurve nichts Sicheres abgeleitet werden kann. Von den letzten vier Fundorten scheint die Population von Velebit von den untersuchten am meisten dem Existenzoptimum des *drenowskianus typicus* nahezukommen. Das wirkliche Optimum ist allerdings durch keine dieser Populationen vertreten, da die Gebiete dieses Existenzoptimums erst südlicher zu suchen sind. Wahrscheinlich wäre die — leider infolge zu geringen Materiales nicht hinreichend untersuchte — Population des Alibotusch-Gebirges diejenige, die am besten die Verhältnisse der Variabilität im Gebiete des Existenzoptimums des *drenowskianus typicus* wiedergeben würde.

Zusammenfassend können wir daher sagen, daß ebenso wie die Verbreitung der beiden Formengruppen *drenowskianus subtypicus* und *typicus* auch die Variabilität der abdominalen Schwärzung darauf hinweist, daß beide Formengruppen — verglichen mit *agrorum typicus* und *ciliatus* — entschieden höhere Ansprüche an Wärme stellen. Bei gleichen Temperaturverhältnissen ist aber *subtypicus* auf die trockeneren, *typicus* auf die feuchteren Biotope beschränkt. Somit ist die Verbreitung der uns interessierenden beiden Formengruppen sowohl in geographischer wie auch in ökologischer Beziehung auf den gleichen Nenner gebracht. Wir können sie ohne weiteres aus den klimatischen Faktoren größerer geographischer Gebiete wie kleinerer, irgendwie von ihrer Umgebung abweichender Enklaven erklären und finden außerdem innerhalb jeder Formengruppe in der Art ihrer Variabilität an den verschiedenen Lokalitäten die Bestätigung für die Richtigkeit unserer Annahme.

## 2. Verbreitung der *tricuspis*- und *tricuspoide* Typen

Bevor ich auf die untersuchten Populationen im einzelnen eingehe, möchte ich nur kurz vorausschicken, was ich im Nachfolgenden als *tricuspis*- und *tricuspoide* Typen bezeichnet wissen möchte. Übereinstimmend mit E. Krüger bezeichne ich erst die mesonotalen Schwärzungsgrade von der Stufe 7 an als *tricuspis*-Typen. Bei den ♂♂ kommen also hiefür nur die Stufen 7 und 8 in Betracht. Bei einer derartigen Einteilung bleibt nur die Population von Tschamkurija für eine diesbezügliche Untersuchung übrig, da von allen untersuchten Populationen nur diese Schwärzungsgrade der 7. und 8. Stufe — im weiblichen Geschlecht sogar solche der 10. Stufe — aufwies. Um daher ein auch für die anderen Populationen annähernd treffendes Bild über die Verbreitung der mesonotalen Schwärzungstendenzen zu erhalten, ist es notwendig, auch die ersten Stufen mitzuberechnen. Ich bezeichne daher im folgenden Tiere der Stufen 2, 3, 4, 5 und 6 als *tricuspoide*, solche der Stufen 7, 8, und 10 als *tricuspis*-Typen.

Zur Untersuchung gelangen die gleichen Populationen wie im vorhergehenden Abschnitt und zwar ebenfalls nur in den beiden Formengruppen *drenowskianus subtypicus* und *typicus*.

1. Varna (Abb. 23a):

*Subtypicus* — ♂♂: Ohne Vertreter.

*Subtypicus* — ♀♀: Vertreten sind die Stufen 2, 3 und 5 in der Häufigkeitsfolge 3, 4, 5, wobei die dunkelste Abdominalstufe (X) nur durch die dunklen Mesonotalstufen (3, 5) vertreten ist.

## 2. Jumrukschal (Abb. 23b):

Subtypicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Subtypicus — ♀♀: Vertreten durch die Stufen 2, 3 und 4 in der Häufigkeitsfolge 3, 4, 2, wobei die beiden dunkelsten Mesonotalstufen (3, 4) nur mit den beiden dunkelsten Abdominalstufen (X, XII) gekoppelt beobachtet wurden. Gegenüber der Population von Varna zeigt hiemit die Population vom Jumrukschal eine deutlich geringere Tendenz zur Ausbildung tricuspoider Färbungen.

Typicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Typicus — ♀♀: Ausschließlich in der am schwächsten verdunkelten Stufe 2 vertreten, die ebenso wie die uns hier nicht interessierende Stufe 1 nur in der einzigen bekanntgewordenen Abdominalstufe VII auftrat. Verglichen mit den nachfolgenden *typicus*-Populationen zeigt somit auch diese Formengruppe am Jumrukschal auffallend wenig Tendenz zur Bildung mesonotaler Schwärzung.

## 3. Kotel (Abb. 23c):

Subtypicus — ♂♂: Ohne Vertreter.

Subtypicus — ♀♀: Vertreten sind die Mesonotalstufen 2 und 3 in gleicher Häufigkeitsfolge, wobei allerdings die mesonotal dunkleren Tiere nur in der zahlenmäßig bei weitem überwiegenden hellsten Abdominalstufe jener Population festgestellt wurden. Somit zeigt die Population von Kotel eine auffallende Beständigkeit in ihrer Mesonotalfärbung, die mit der geringen Neigung zur Bildung abdominaler Färbungsformen vollkommen übereinstimmt.

Typicus: Fehlt.

## 4. Kritschim (Abb. 23d):

Subtypicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Subtypicus — ♀♀: Vertreten sind die Mesonotalstufen 2, 3 und 4 in der gleichen Häufigkeitsfolge. Auffallend ist, daß die dunkelsten Abdominalstufen keinerlei Schwärzung des Mesonotums zeigen, was aber mit der geringen Individuenzahl, bzw. dem geringen Prozentverhältnis, in dem diese Stufen auftraten, erklärt sein mag.

Typicus — ♂♂: Nicht vorgelegen.

Typicus — ♀♀: In den gleichen Mesonotalstufen wie die Formengruppe *subtypicus* vertreten und in der gleichen Häufigkeitsfolge. Überhaupt zeigt keine einzige Population nicht nur eine derart weitgehende Übereinstimmung in der mesonotalen Variabilitätskurve der beiden Formengruppen, sondern auch eine mit der theoretischen so überaus gleichlaufende Variabilitätskurve wie die Population von Kritschim. Auch hier sind es nur Exemplare der prozentuell häufigsten Abdominalstufe, die eine stärkere mesonotale Schwärzung aufweisen.

## 5. Kostenez (Abb. 23e):

Subtypicus — ♂♂: Ohne Vertreter.

Subtypicus — ♀♀: Vertreten durch die Stufen 2, 3, 4 und 5, von denen nur Stufe 5 eine etwas geringere Häufigkeit zeigt. Die dunkelsten Abdominalstufen sind gleichzeitig die dunkelsten Mesonotalstufen. Gegenüber den bisher besprochenen Populationen zeigt diejenige von Kostenez eine sehr deutlich stärkere Verdunkelungstendenz der mesonotalen Behaarung.

Typicus — ♂♂: Ohne Vertreter.

**Typicus** — ♀♀: Vertreten in den Stufen 2 und 3, wobei Stufe 3 viermal so häufig auftritt wie Stufe 2. Verglichen mit dem *subtypicus* der gleichen Population ist die Verdunkelungstendenz außerordentlich viel geringer, die Tatsache jedoch, daß Stufe 3 vierfache Häufigkeit zeigt gegenüber der Stufe 2, weist auch beim *typicus* dieser Population darauf hin, daß eine Tendenz zu stärkerer Melanisierung der Mesonotalbehaarung an diesem Fundort feststellbar ist. Besonders deutlich wird diese Tendenz dadurch, daß überhaupt nur eine einzige andere Population in der Formengruppe *drenowskianus typicus* in der Stufe 3 eine größere Häufigkeit aufweist als in der Stufe 2, nämlich die Population von Tscham kurija. Und dennoch bleibt die Häufigkeitszunahme in Tscham kurija weit hinter der von Kostenez zurück (sie beträgt nämlich gegenüber der Stufe 2 nur etwa 15%, in Kostenez jedoch 400%! ). Wie wir aber bereits im vorhergehenden Abschnitt gesehen haben, ist gerade die Population von Tscham kurija neben derjenigen von Kostenez durch besondere Neigung zu vermehrter Melanisierung der abdominalen Behaarung ausgezeichnet. Wir sehen also, daß hiemit auch die Mesonotalbehaarung parallel geht.

6. Velebit (Abb. 23f):

**Subtypicus** — ♂♂: Ohne Vertreter.

**Subtypicus**: — ♀♀: Vertreten sind die Stufen 3, 4 und 5 in absolut gleichbleibender Häufigkeit. Dadurch und durch das Fehlen der Mesonotalstufe 2 zeigt die *subtypicus*-Population dieses Fundortes gegenüber derjenigen von Kostenez eine noch etwas stärkere Schwärzungstendenz der mesonotalen Behaarung, wenn es auch immer noch nicht zu richtigen *tricuspis*-Färbungen kommt. Auch hier sind es wiederum ausschließlich die dunkelsten Abdominalstufen (X, XII), die stärkste mesonotale Schwärzung aufweisen.

**Typicus** — ♂♂: Ohne Vertreter.

**Typicus** — ♀♀: Vertreten durch die Stufen 2, 3 und 4, von denen die Stufe 2 die häufigste, 3 und 4 etwas seltener als 2 und untereinander gleich häufig sind. Auch hier nimmt die mesonotale Schwärzung mit der abdominalen gleichmäßig zu. Gegenüber der *typicus*-Population von Kostenez ist hier zwar eine Häufigkeitsabnahme von Stufe 2 zu Stufe 3 zu verzeichnen, dafür aber tritt als weitere Mesonotalstufe die Stufe 4 hinzu. Dadurch nähert sich die Variabilitätskurve des *typicus* von Velebit auffallend stark derjenigen von Kritschim, nur mit dem Unterschied, daß die *tricuspiden* Stufen prozentuell häufiger auftreten als die nicht*tricuspoide* Stufe 1. Somit zeigt die *typicus*-Population von Velebit gegenüber derjenigen von Kritschim deutlich stärkere Schwärzung der mesonotalen Behaarung; gegenüber derjenigen von Kostenez ist die vermehrte Schwärzungstendenz am Mesonotum trotz des Hinzukommens einer dunkleren Stufe nicht so deutlich.

7. Tscham kurija (Abb. 23g):

**Subtypicus** — ♂♂: Ohne Vertreter.

**Subtypicus** — ♀♀: Vertreten durch die Stufen 2, 3, 4, 5, 7 und 8 in der Häufigkeitsfolge 2, 4, 3, 5, 7, 8. Die beiden letzten Stufen untereinander gleich in ihrer Häufigkeit. Zunahme der mesonotalen Schwärzung im gleichen Verhältnis zur abdominalen, wobei allerdings erwähnt zu werden verdient, daß die dunkel-

sten Mesonotalstufen nicht etwa in der dunkelsten Abdominalstufe (XIII) erreicht werden, sondern bereits in der Stufe XII. Diese dunkelsten Mesonotalstufen werden hier aber durch sprunghaftes Variieren erreicht und nicht wie in der Stufe XIII — die zwar in der Melanisationsintensität etwas hinter der Stufe XII zurückbleibt — durch gleichmäßige Häufigkeitssteigerung bei zunehmender Melanisierung.

*Typicus* — ♂♂: Vertreten durch Vorschwarmtypen und Mesonotalstufe 1<sup>1)</sup>. Mit zunehmender abdominaler Melanisierung ist auch zunehmende mesonotale Schwärzung feststellbar, und zwar zeigen überhaupt nur ♂♂ der beiden dunkelsten Abdominalstufen (XII, XIII) mesonotale Schwärzungen. Abdominalstufe XII ist mit 67% durch Vorschwarmtypen vertreten, der Rest zeigt überhaupt keinerlei Verdunkelung, die Abdominalstufe XIII ist nur mehr zu 20% frei von jeder Verdunkelung, die restlichen 80% sind zur Hälfte Vorschwarmtypen, zur anderen Hälfte zur Mesonotalstufe 1 gehörig. Wir müssen also feststellen, daß in keiner einzigen Population bisher auch nur ganz schwach verdunkelte ♂♂ beobachtet werden konnten. Die einzige Population, die solche ♂♂ aufzuweisen hat, ist Tscham kurija, ein Fundort, der uns schon wiederholt als Ort besonders starker Melanisierung aufgefallen ist. Aber sogar hier fehlen verdunkelte ♂♂ der Formengruppe *subtypicus*. Dies weist neuerlich darauf hin, daß der *subtypicus* weniger tricuspoide Tendenzen aufweist als der *drenowskianus typicus*.

*Typicus* — ♀♀: Vertreten durch die Mesonotalstufen 2 bis inklusive 8 in dem Häufigkeitsverhältnis 4, 3, 2, 5, 8, 7, 6. Tscham kurija ist der einzige Fundort, dessen Population die prozentuell größte Häufigkeit in der Stufe 4 besitzt. Die Mesonotalstufe 4 ist sogar häufiger vertreten als die nichtverdunkelten Tiere. Tscham kurija ist aber auch der einzige Fundort, in dessen *typicus*-Population die Mesonotalstufen 6, 7 und 8 vertreten sind. Sie nehmen sogar an Häufigkeit von 6 bis 8 zu. Diese Tendenz zur Bildung von tricuspoiden und sogar von tricuspis-Typen geht aber parallel mit der zunehmenden abdominalen Verdunkelung, sodaß wir von der Abdominalstufe VIII—XIII auch eine gleichmäßige mesonotale Schwärzungszunahme verzeichnen können. Nur die Stufe VII zeigt eine — im Vergleich zur abdominalen Schwärzung — stärkere mesonotale Verdunkelung, eine Erscheinung, die wir bei der gleichen Abdominalstufe bereits gelegentlich der Besprechung der Kritschimer Population hatten feststellen können. Auch die Population von Kostenez zeigt in der Abdominalstufe VII ein schwaches Vorseilen der mesonotalen Schwärzung gegenüber den nächstdunklen Abdominalstufen. Auf Grund dieser Tatsachen ist es vielleicht berechtigt, den Schluß abzuleiten, daß die Tiere dieser Abdominalstufe VII besonders zur Bildung tricuspoider Mesonotalfärbungen inklinieren.

Aus allen diesen Einzeltatsachen ergibt sich für die Population von Tscham kurija ein Gesamtbild, das eindeutig darauf hinweist, daß wir es an diesem Fundort mit einer außerordentlich intensiven Melanisierung zu tun haben, was noch durch den Umstand erhärtet wird, daß Tscham kurija der einzige Fundort ist, von dem auch ein stärker tricuspoide entwickeltes ♀ bekannt wurde. Es ist dies

<sup>1)</sup> Die Einstufung der mesonotalen Verdunkelung erfolgt bei den ♂♂ in anderer Weise als bei den ♀♀ und ♀♀. Man vergleiche diesbezüglich nochmals das in der Einführung zum Abschnitt über „Das Entstehen der tricuspis-Färbung bei den bulgarischen agrorum-Formen“, Gesagte

das schon einmal erwähnte *drenowskianus typicus*-♀ der Abdominalstufe XIII und der Mesonotalstufe 10, also einer Mesonotalstufe, die nicht einmal von den dunkelsten ♀♀-Exemplaren erreicht wird. Wenn diese Mesonotalfärbung des ♀ auch eindeutig einen gewaltigen Sprung in der eunomischen Reihe darstellt — kein einziges mir bekannt gewordenes ♀ aus Bulgarien geht in seiner tricuspiden Färbung über die Stufe 2 hinaus! — so liegt dieser Sprung dennoch in der Richtung der allgemeinen Variabilitätstendenz auch der ♂♂ und ♀♀ und es ist meiner Meinung nach gar kein Grund vorhanden, diese plötzlich auftretende, besonders intensive Schwärzung mutativ zu erklären, es sei denn, daß man die Möglichkeit von durch Umwelteinflüsse induzierter gerichteter Mutation anerkennt.

\* \* \*

Ein abschließender Vergleich der einzelnen oben behandelten Populationen miteinander ergibt nunmehr folgende Tatsachen: Ebenso wie bei der abdominalen Schwärzung sind auch bei der mesonotalen gewisse Unterschiede in der Variabilität der beiden Formengruppen feststellbar. Betrachten wir erst einmal den *subtypicus* und versuchen wir, die Populationen auf Grund des untersuchten *subtypicus*-Materiales nach der zunehmenden mesonotalen Melanisationsintensität zu reihen. Wir kommen zu folgender Reihung: 1. Kritschim, 2. Jumruktschal, 3. Kotel, 4. Velebit, 5. Varna, 6. Kostenez und 7. Tscham kurija. Noch weniger als im vorigen Abschnitt ist hier eine Richtung im geographischen Sinne feststellbar, in der die mesonotale Schwärzung fortschreiten würde. Berücksichtigt man, was bereits im vorigen Abschnitt über Kritschim gesagt worden war, und daß demnach Kritschim eigentlich ein Bindeglied zwischen den dort genannten drei ersten und den drei letzten Lokalitäten war, so werden die Verhältnisse noch klarer.

Legen wir auch hier wieder die im vorigen Abschnitt geäußerte Annahme zu Grunde, so sehen wir eine ganz überraschende Bestätigung für das dort Gesagte. Aus der Variabilität wurde z. B. abgeleitet, daß die ökologischen Verhältnisse der Gegend von Kotel am ehesten den Ansprüchen des dort allein vorkommenden *subtypicus* entsprechen. Tatsächlich ist auch die Variabilität der mesonotalen Schwärzung an dieser Lokalität am geringsten. Aber nicht allein hierin zeigt sich eine erfreuliche Bestätigung, auch die Tatsache, daß die Population von Kotel unter allen untersuchten diejenige mit der ausgeglichensten Mesonotalfärbung ist, deren Variabilitätskurve geradezu dem Ideal einer theoretischen Variabilitätskurve entspricht, ist ein Beweis für die Richtigkeit der geäußerten Behauptungen. Berücksichtigt man dann noch weiter, daß die in Frage stehende Population zugleich auch diejenige mit der hellsten Mesonotalbehaarung ist (infolge Fehlens aller dunkleren Stufen als die Stufe 3), so stimmt auch das überein mit dem vorher Gesagten. Dort sahen wir, daß *subtypicus* die trockensten Lokalitäten bevorzugt zum Unterschied vom *typicus*. Sowohl die fortschreitende abdominale Verdunkelung wie die fast genau parallel gehende mesonotale Verdunkelung haben aber gezeigt, daß Kotel zweifellos zu den trockensten untersuchten Fundorten zählt, was ja den tatsächlichen, ökologisch wirksam werdenden Verhältnissen entsprechen dürfte. Wir finden also den *subtypicus* in Ko-

tel nicht nur als alleinigen Populationsbildner, sondern auch in variationstheoretischer Beziehung in geradezu idealer Ausprägung. Hier könnte wohl eingewendet werden, letzteres wäre nur deswegen der Fall, weil keine Kreuzungsmöglichkeit bestünde. Ich glaube aber, aus den bisherigen Ausführungen erhellt bereits mit genügender Klarheit, daß wir es hier mit allem anderen nur nicht mit genetischen Problemen zu tun haben. Das geht bereits eindeutig aus dem Umstand hervor, daß sowohl die abdominale wie auch die mesonotale Schwärzung bei beiden Formengruppen mit zunehmender Feuchtigkeit zunimmt, wie aus der Tatsache, daß mit zunehmender Feuchtigkeit der *subtypicus* immer mehr zurücktritt, das heißt nämlich, er wird immer schwärzer (auch am ersten Tergit!) und dadurch zum *typicus*. Es ist also ein ganz gleichmäßiges Hinübergleiten der Formengruppe des *subtypicus* in die des *typicus* mit zunehmenden Feuchtigkeitsgraden festzustellen. Dieses Hinübergleiten findet nicht allein im geographischen Sinne — also von W gegen O — statt, sondern ebenso deutlich überall auch im Kleinen, im ökologischen Sinne.

Eine Reihung der Fundorte nach der zunehmenden mesonotalen Schwärzung beim *typicus* ergibt nachstehende Populationsfolge: 1. Jumrukschal, 2. Kritschim, 3. Kostenez, 4. Velebit und 5. Tscham kurija. Also wiederum annähernd das gleiche Bild. Immer wieder taucht Tscham kurija als Lokalität besonders intensiver Melanisation auf. Die den Ansprüchen des *typicus* am besten entsprechenden Fundorte unter den untersuchten wären nach der Art der Variabilitätskurve (in Bezug auf die mesonotale Schwärzung) die Fundorte Kritschim und Velebit. Also auch hier zeigt sich wiederum Velebit als dem Existenzoptimum des *typicus* am meisten entsprechend. Wie schon weiter oben erwähnt, haben wir jedoch die dem Existenzoptimum entsprechenden Lokalitäten höchstwahrscheinlich noch südlicher zu suchen.

Ganz überraschend ist aber das Ergebnis, wenn wir nunmehr eine Reihung der Fundorte nach der zunehmenden Melanisationsintensität der Morphe *drenowskianus* als Ganzes vornehmen, so wie dies im vorigen Abschnitt bei der abdominalen Schwärzung durchgeführt wurde. Es ergibt sich nachfolgende Reihung: 1. Kotel, 2. Varna, 3. Jumrukschal, 4. Kritschim, 5. Kostenez, 6. Velebit und 7. Tscham kurija. Bis auf einen Platztausch der Populationen von Velebit und Kostenez also genau die gleiche Folge! Daraus kann zusammenfassend wohl mit gutem Recht gesagt werden, daß sich die tricuspoide Schwärzung als völlig parallelgehend mit der abdominalen erweist, daß sie aber in der Regel erst bei weiter vorgeschrittener abdominaler Melanisation stärker in Erscheinung tritt. Somit reagiert anscheinend die Mesonotalbehaarung etwas langsamer auf die Einflüsse der Umwelt (Abb. 27).

An dieser Stelle sei noch darauf hingewiesen, daß das *tricuspis*-Problem schon wiederholt und von verschiedenen Autoren gestreift wurde. Zum Schluß seiner vorbildlichen Untersuchungen kommt E. Krüger betreffs der *tricuspis*-Formen zu folgender Zusammenfassung<sup>1)</sup>: „Ein Zentrum der *Tricuspis*-Färbung, die sich beim eigentlichen *B. mniorum* in der totalen Schwarzfärbung des Mesonotums

<sup>1)</sup> Krüger, E.: Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* Fabr. II. — Z. Morph. Ökol. XXIV/1, p. 236.

äußert, findet sich auf den dänischen Inseln. Etwas geringere Tendenz zum Schwarzwerden des Mesonotums haben die Exemplare von Schleswig-Holstein. Von hier aus nimmt die Schwarzfärbung des Mesonotums sehr schnell ab; jedoch ließen sich lange schwarze Haare auf dem Mesonotum selbst noch beim *B. frey-gessneri* von Zentralfrankreich, der Westschweiz und Savoyens feststellen. Weitere Zentren für Tricuspis-Färbung bilden der *B. romanioides* von Holland und der *B. reh-*

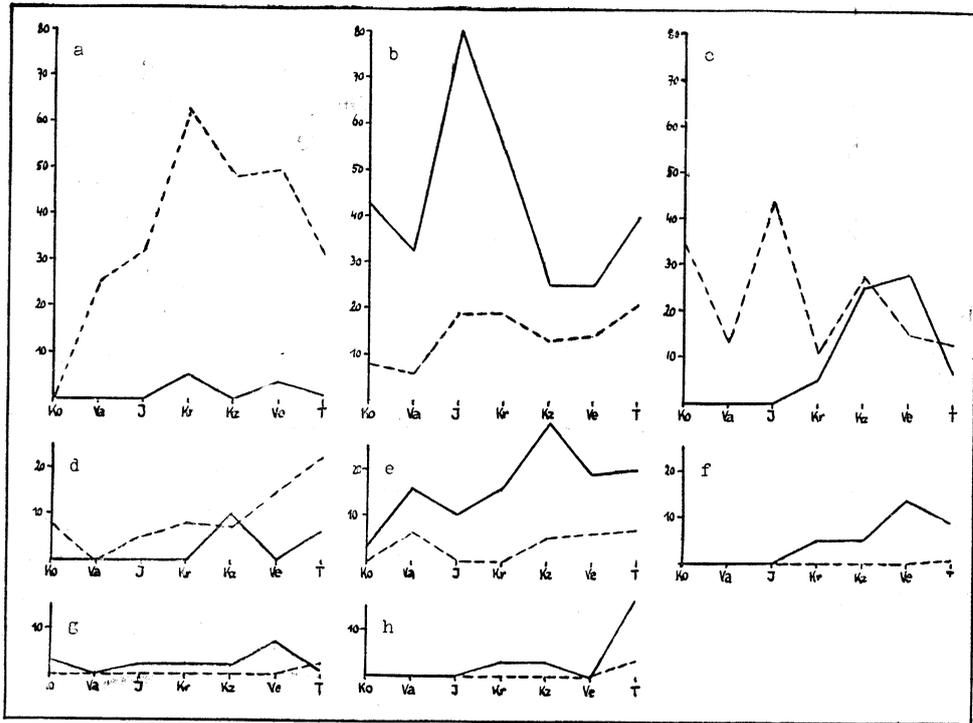


Abb. 27. — Abdominale und mesonotale Melanisation der ♀♀ von *drenowskianus*. Die 8 häufigsten Abdominalstufen wurden mit den 8 Mesonotalstufen kombiniert, um die weitgehende Parallelität der Melanisation zu zeigen: a) Stufe 1 und III, — b) Stufe 2 und VII, — c) Stufe 3 und VIII, — d) Stufe 4 und IX, — e) Stufe 5 und X, — f) Stufe 6 und XI, — g) Stufe 7 und XII, — h) Stufe 8 und XIII. (Abdominale ———, mesonotale - - - - - Melanisationsintensität).

*binderi* von Transkaukasien. Sehr bedeutsam ist meines Erachtens, daß die gleiche Färbung isoliert in den Mittelgebirgen Zentraleuropas auftritt, ob in allen, mag dahingestellt bleiben, und daß sie auch in einer gewissen mittleren Höhenlage der nördlichen Alpen vorkommt. In den Pyrenäen findet sich eine solche Zone nicht. Es erscheint wahrscheinlich, daß sowohl das besondere Milieu der Mittelgebirge als auch das Hollands, Dänemarks und Transkaukasiens, so verschieden es auch in mancher Beziehung sein mag, in anderer für die Tricuspis-Färbung jedoch maßgeblicher Beziehung gleiche Wirkung auszuüben vermag“. Also — Dänische Inseln, Schleswig-Holstein, Holland, Transkaukasien, Mittelgebirge Zentraleuropas und mittlere Höhenlage der nördlichen Alpen. Wie die oben zitierten Ausführungen Krügers zeigen, war es dem Autor vollkommen klar, daß es sich um etwas Gemeinsames der aufgeführten — als tricuspis-Zentren erkannten — Gebiete handeln mußte, das diese tricuspis-Tendenzen fördert und zu stellenweiser höchster Entwicklung bringt. Es ist eigentlich verwunderlich, daß er es

nicht ausgesprochen hat, welcher einzige gemeinsame Zug allen diesen Gebieten eigen ist! Es ist dies wohl nur dadurch erklärlich, daß seine Untersuchungen sich lediglich darauf beschränken sollten, Tatsachenmaterial zu sammeln, und nicht auch darauf sich erstrecken sollten, die auslösenden Ursachen der tricuspis-Färbungen aufzudecken. Umso verwunderlicher ist es aber, daß W. F. Reinig<sup>1)</sup> in seiner Arbeit über diese von Krüger so einwandfrei erwiesenen Tatsachen nicht allein hinweggeht, sondern auf Seite 24 im Abschnitt über Inselelmanismus sogar schreibt: „Hier wäre auch die schwarze Rasse unserer Ackerhummel von den dänischen Inseln (*B. agrorum mniorum* Fabr.) zu nennen. Geringere Verdunkelungen, wie z. B. ein dreieckiger schwarzer Fleck auf dem Thorax (forma *tricuspis* Fabr.), sind aus den verschiedensten Teilen des Verbreitungsgebietes bekannt geworden, vor allem aus den Alpen und dem Kaukasus, aber auch aus ungarischen Steppengebieten (z. B. aus Simontornia, Iroksö und Velam)“. Mit diesen Worten sucht der Autor die Tatsache des Bestehens eines Inselelmanismus zu entkräften. Aber nicht allein, daß er die genauen Angaben Krügers „Mittlere Höhenlage der nördlichen Alpen“ und „Transkaukasien“ zu „Alpen“ bzw. „Kaukasus“ schlechthin verallgemeinert, fügt er als besonders schwerwiegend sein sollendes Gegenbeispiel auch die „ungarischen Steppengebiete“ hinzu! Für diese nennt er als Beispiele 3 Orte: Simontornia, Iroksö und Velam. Zu diesen Orten sei folgendes bemerkt: Der erstgenannte Ort liegt fast genau an der Vereinigung des Sió-Kanals, der den Plattensee entwässert, mit dem Kapos. Wer diese ungarischen Kanäle kennt, weiß, daß sie wahre Sammelpunkte der höhere Feuchtigkeitsgrade liebenden Tierwelt sind. Es wäre aber gar nicht nötig, die Verhältnisse von eigenem Augenschein her zu kennen; ein Blick in ein besseres geographisches Werk bringt eindeutigen Aufschluß über die landschaftlichen Gegebenheiten in dem interessierenden Gebiet am Zusammenfluß des Sió mit dem Kapos. So steht etwa in der Hundertjahrausgabe der Seydlitz'schen Geographie folgender Passus<sup>2)</sup>: „Das Land südlich vom See (Plattensee) ist alter Dünenboden mit streng parallel NNW-SSO angeordneten Hügelwellen und breiten Tälern. Südlich vom Kapos bildet es ein ebenes, zum Teil versumpftes Alluvialland...“ Also versumpft! Mitten im ungarischen Steppenland ein Inselgebiet mit hoher Bodenfeuchtigkeit — und schon tritt tricuspis-Färbung auf! Die beiden anderen von Reinig genannten Orte Iroksö<sup>3)</sup> und Velam<sup>4)</sup> versagen ebenfalls als Gegenbeispiele. Beide Orte liegen am Köszegeger-Gebirge (zu deutsch „Geschriebenstein“) an der ehemaligen österreichisch-ungarischen Staatsgrenze. Dieses Gebiet, das mir persönlich sehr gut bekannt ist, hat aber mit ungarischem Steppengebiet nicht viel zu tun. Der Geschriebenstein selbst bildet mit seiner Meereshöhe von fast 900 m einen letzten Ausläufer der Alpen, der faunistisch sogar durch den hohen Prozentsatz typisch alpiner Tiere gekennzeichnet ist. Er ist fast zur Gänze bewaldet mit herrlichen Buchen- und Eichenwäldern, nur in den tiefsten Lagen treffen wir auch Föhrenwälder. Dieser Ausläufer der Alpen, der sich zahnartig weit in das ungarische Tiefland hinaus vorschiebt, unterscheidet sich klimatisch ganz gewaltig von den umgebenden Steppengebieten. Er bildet geradezu eine durch deutlich feuchteres Klima gekennzeichnete klima-

<sup>1)</sup> Reinig, W. F.: Melanismus, Albinismus und Rufinismus. — Verlag G. Thieme, Leipzig, 1937.

<sup>2)</sup> E. von Seydlitz'sche Geographie — Hundertjahrausgabe — II. Band, Europa (1931), p. 182.

<sup>3)</sup> Soll richtig heißen Irottkö; Köszegeger-Gebirge, 882 m.

<sup>4)</sup> Richtig Velem, am bewaldeten Fuße des Köszegeger-Gebirges.

tische Halbinsel, die von drei Seiten vom ungarischen Tiefland mit seinem mehrweniger ausgesprochenen Steppenklima umgeben ist. Und wieder tritt sofort *tricuspis*-Färbung auf! Somit hat Reinig — allerdings ohne dies zu beabsichtigen — Beispiele für und nicht gegen den Inselmelanismus gebracht. — Ich habe an diesem Orte nur deshalb diese beiden Autoren zitiert, weil sie beide letzten Endes zu mit den meinen völlig übereinstimmenden Resultaten kommen: *Tricuspis*-Färbung ist eine Folge höherer Feuchtigkeit.

Werfen wir zum Schluß noch einen Blick auf das auf S. 287 gebrachte Schema (Abb. 26), das einzig auf Grund der aus der Verbreitung der Formengruppen erschlossenen ökologischen Ansprüche derselben entworfen wurde, dann sehen wir, daß sich auch die *tricuspis*-Färbung sinngemäß in dieses Schema eingliedern läßt. Wir haben erkannt, daß *tricuspis*-Typen in allen hier dargestellten Formengruppen auftreten können, daß sie aber bei *drenowskianus subtypicus* besonders selten sind. Das Schema vermag diesen Umstand mit überraschender Einfachheit zu erklären. Ganz allgemein können wir nämlich sagen, daß *tricuspis*-Typen dann auftreten, wenn bei gleichbleibender Temperatur höhere Feuchtigkeitsgrade einwirken. Dies würde im Schema bedeuten, daß der betreffende Formengruppen-Kreis um eine Spalte nach rechts — also in die nächsthöhere Feuchtigkeitskolonne — gerückt wird. Wir sehen, daß dies bei *agrorum ciliatus*, *agrorum typicus* und *drenowskianus typicus* ohne weiteres möglich ist; daher das verhältnismäßig häufige Auftreten *tricuspoider* Färbungen bei diesen drei Formengruppen. Ein Nachrechtsrücken des Formengruppen-Kreises *drenowskianus subtypicus* aber bedeutet, daß wir eben in jene ökologischen Verhältnisse kommen, die charakteristisch sind für den *drenowskianus typicus*. Statt also mit zunehmender Feuchtigkeit vermehrte *tricuspis*-Tendenzen zu zeigen, geht der *subtypicus* allmählich in den *typicus* über und erst dieser vermag bei noch weiterer Steigerung der Feuchtigkeit (Tschamkurija!) die *tricuspis*-Typen dann tatsächlich zu bilden.

### 3. Verbreitung der ciliaren Typen

Wie bereits erwähnt, befanden sich in dem gewaltigen untersuchten Material aus Bulgarien nur 5 ♂♂, die mehrweniger ausgesprochene ciliare Typen

TABELLE 15.

Abdominal-Stufen	Tschamkurija														% der <i>drenowskianus</i> -Stufe		
	<i>drenowskianus subtypicus</i>							<i>drenowskianus typicus</i>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6		7	8
VII			1						1			1					5%
XIII														2			10%

repräsentierten. Diese 5 Exemplare verteilen sich auf Fundorte, bzw. Abdominal- und Mesonotalstufen wie in Tabelle 15 ersichtlich gemacht ist. Was ergibt sich nun aus dieser Tabelle? Erstens, daß ausgesprochene ciliare Typen überhaupt nur von Tschamkurija bekannt wurden. Zweitens, daß sie in der Formengruppe *dre-*

*nowskianus subtypicus* fünfmal seltener sind als beim *typicus*. Drittens, daß sie nur mit verhältnismäßig dunklen Abdominalstufen (VII — 5%, XIII — 10%) und meist auch nur mit ebenfalls stärker verdunkelten Mesonotalstufen (I — 20%, III — 20%, IV — 20%, V — 40%) gekoppelt auftreten.

Im Abschnitt über die ciliaren Typen habe ich gesagt, daß ich ihre Entstehung auf eine Hemmung im Ausfärbungsprozeß zurückführe, hervorgerufen durch Außeneinflüsse, die entweder hemmend auf den Oxydationsprozeß bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit wirken oder aber die Entwicklung beschleunigen bei gleichbleibender Oxydationsintensität. Versuchen wir nunmehr, diesen Erklärungsversuch mit den oben aufgeführten Tatsachen in Einklang zu bringen. Wir sahen, daß ciliare Typen nur in Tscham kurija auftraten. Tscham kurija ist uns aber als besonders hervorstechendes Zentrum intensiver Melanisierung bekannt geworden, einer Melanisierung, die — wie jetzt wohl als eindeutig erwiesen angenommen werden kann — auf die hohen Feuchtigkeitsgrade dieses Ortes zurückzuführen ist. Wir sahen ferner, daß uns von dem trocken-kühl liebenden *agrorum ciliatus* kein einziges Exemplar bekannt geworden ist aus dem Gebiet von Bulgarien, von dem trocken-warm bevorzugenden *drenowskianus subtypicus* nur ein einziges, von dem feucht-warm abhängigen *drenowskianus typicus* jedoch 4 Exemplare. Und endlich erkannten wir, daß es vor allem die stark melanisierten Tiere sind, die zur Entwicklung ciliarer Typen neigen. Alle diese drei Punkte sind aber sehr leicht auf einen einzigen gemeinsamen Nenner zu bringen. Der Umstand, daß *agrorum ciliatus* fehlt, beweist, daß die hier in Bulgarien herrschenden Temperaturverhältnisse zur Entstehung des *agrorum ciliatus* zu warm sind. Gerade dadurch aber lassen sich die ciliaren Typen des *drenowskianus typicus* sehr gut erklären. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die bei hoher Feuchtigkeit vermehrte Verdunstungskälte sehr leicht einen Grad erreichen kann, der die Oxydationsvorgänge an besonders exponierten Körperstellen bereits zu hemmen imstande ist, während die Entwicklungsgeschwindigkeit noch nicht beeinflußt zu werden braucht. Wir hätten dann den Fall vor uns, daß infolge hoher Feuchtigkeit physiologisch bevorzugte Körperteile, die weniger exponiert sind, eine starke Melanisierung, physiologisch benachteiligte Körperstellen aber infolge der mit der hohen Feuchtigkeit verbundenen Verdunstungskälte eine schwache — weil gehemmte — Melanisierung (also in der Ausfärbung auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen gebliebene Haare) aufweisen. Diese in der Ausfärbung stecken gebliebenen Haare aber sind eben die greisen Cilien. Bleibt nur noch zu erklären, weshalb dann bei dem ebenfalls Wärme beanspruchenden *drenowskianus subtypicus* ciliare Typen so selten sind.

Und auch hier erweist sich das Schema von S. 287 außerordentlich aufschlußreich (Abb. 26). Im Vorstehenden haben wir erkannt, daß Ausfärbungshemmung — also in den meisten Fällen wenigstens lokal wirkende Kälte — die Ursache der Cilienbildung ist. Wenn wir aber im Schema den Kreis des *drenowskianus subtypicus* unter Beibehaltung der gleichen Feuchtigkeitskolonne in die nächsttiefere Temperaturkolonne verschieben wollten, würden wir auf den Kreis des *agrorum typicus* stoßen. Tatsächlich tritt in kühleren Gebieten der Balkanhalbinsel ja auch nicht etwa eine *ciliatus*-Form des *drenowskianus subtypicus*, sondern eben der *agrorum typicus* auf. Hemmungserscheinungen aber infolge von Verdunstungskälte

bei höherer Feuchtigkeit kommen beim *subtypicus* nicht in Betracht, da er ja bei höherer Feuchtigkeit und gleichbleibender Temperatur (siehe Schema) in den *typicus* übergeht. Die Erklärung ist also mit überraschender Logik gegeben. Hingegen sehen wir ebenfalls aus dem Schema, daß eine solche Verschiebung des *drenowskianus typicus* sehr wohl möglich ist; tatsächlich sind bei dieser Formengruppe die ciliaren Typen wieder deutlich häufiger.

Bleibt zum Schluß noch nachzuweisen, daß es sich bei der Cilienbildung tatsächlich um eine Erscheinung handelt, die auch bei anderen Hummelarten unter ähnlichen Umweltbedingungen — also infolge Hemmung des Ausfärbungsprozesses bei ungünstigen Klimaverhältnissen — auftritt. Untersuchen wir daraufhin die nächsten Verwandten des *agrorum*, so sehen wir, daß Arten, für die solche Cilienbildung geradezu charakteristisch ist, in der Untergattung *Agrobombus* sehr häufig sind. Dabei ist aber deren Verbreitungsgebiet wiederum sehr aufschlußreich. Es handelt sich nämlich fast ausschließlich um Arten, deren Hauptverbreitungsgebiet die sibirische Taiga ist, wobei sie aber auch in Mitteleuropa weit nach W reichen können. Dabei ist wiederum sehr bemerkenswert, daß derartige Arten, wenn sie bis in wärmere Gebiete vorstoßen, diese Cilien meist ganz oder wenigstens fast ganz verlieren: Der *silvarum* Südeuropas hat meist rein rot behaarte Analtergite (ssp. *rogenhoferi*). Damit steht in schönem Einklang, daß alle *Agrobombus*-Arten, die Bewohner mehrweniger sommerwarmer Steppengebiete sind (*zonatus*, *laesus* etc.), nicht die Spur einer Cilienbildung aufweisen. Aber auch bei den Arten, die nicht zum Subgenus *Agrobombus* gehören, läßt sich ganz die gleiche Tendenz feststellen. Reinig<sup>1)</sup> berichtet über eine ganze Zahl von *ciliatus*-Formen verschiedenster Hummelarten, die er im Pamirgebirge erstmalig antraf. Also in größeren Gebirgshöhen *ciliatus*-Formen, in tieferen Lagen die Formen ohne Cilienentwicklung. Vielleicht gehören auch die *ciliatus*-Formen des *vorticoides* und *niveatus* hierher, die ich als fast ausschließliche Bewohner des Elbursgebirges in Persien nachweisen konnte<sup>2)</sup>, während die gleichen Arten auf der Balkanhalbinsel in viel tieferen — und daher wärmeren — Lagen nur in der cilienfreien Ausbildung anzutreffen sind. Es ist richtig, daß es sich bei den vorerwähnten Fällen nur um Beispiele handelt; ich will aber nicht in den Fehler anderer Autoren verfallen, die zur Stützung ihrer Theorien nur mit Beispielen arbeiten. Hier müßte ebenso wie in der vorliegenden Arbeit rein statistisch zu Werke gegangen werden. Dazu wäre aber nicht nur der hier zur Verfügung stehende Raum zu gering, es würde dies auch weit über den Rahmen des hier zu behandelnden Themas hinausgehen. Ich wollte nur darauf hinweisen, daß Cilienbildung — und zwar unter derartigen ungünstigeren Klimaverhältnissen — nicht etwa auf *agrorum* allein beschränkt bleibt, sondern eine ganz allgemeine Erscheinung bei den Hummeln ist.

Handelt es sich aber wirklich um ein infolge Hemmung des Ausfärbungsprozesses eingetretenes Stehenbleiben auf einer ontogenetisch früheren Entwicklungsstufe, dann wäre es interessant festzustellen, ob solche Cilienbildung nicht

<sup>1)</sup> Reinig, W. F.: Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir-Hochlandes. — Z. Morph. Ökol. XVII, p. 257—280 (1930).

<sup>2)</sup> Pittioni, B.: Eine Hummelausbeute aus dem Elburs-Gebirge (Iran). — Konowia XVI/2, p. 113-129 (1937).

auch phylogenetisch ein Vorstadium des heutigen Färbungsbildes darstellt. Nun, der Umstand, daß — zumindest beim Subgenus *Agrobombus* — solche Cilienbildung artcharakteristisch sein kann, spricht schon eine sehr schwerwiegende Sprache. Diese Tatsache weist darauf hin, daß es sich bei ciliatus-Färbung um ein vielen Arten gemeinsames Merkmal handeln kann, daß gerade dadurch als artbindendes Charakteristikum sich als primitives Merkmal erweisen könnte. Gehen wir aber über die Gattung *Bombus* hinaus und betrachten wir das nächstverwandte Genus (abgesehen von den ganz analog reagierenden Arten des Genus *Psithyrus*!) — *Anthophora* — so sehen wir, daß dort die ciliare Färbungsform geradezu die häufigste ist, daß Arten, denen dieses Merkmal fehlt, einen fast atypischen Eindruck erwecken.

Nach diesen Abschweifungen zu verwandten Arten und Genera können wir den Schluß ziehen, daß es sich bei den Cilien der Hummelarten tatsächlich um ein primitives Merkmal handelt, das auch bei *agrorum* als Folge oxydationshemmender Außeneinwirkungen auftreten kann und dann den Eindruck eines Atavismus hervorruft.

### Klimatologische Schlussbemerkungen

In den vorhergehenden Abschnitten wurde immer wieder auf die Beziehungen zwischen Färbung und ökologisch bedeutungsvollen Umweltbedingungen Bezug genommen, ohne daß aus dem dort Gesagten irgendwie zu ersehen gewesen wäre, ob die Schlußfolgerungen, die Verfasser vorliegender Studie aus der geographischen und ökologischen Verbreitung der Färbungsstufen gezogen hat, auch tatsächlich mit klimatologischen Forschungsergebnissen im Einklang stehen. Es sei daher an dieser Stelle auch kurz auf diese Fragen eingegangen.

Wenngleich die meteorologischen Angaben, die uns vom Gebiete Bulgariens zur Verfügung stehen, sowohl in Bezug auf ihr Zurückreichen auf eine entsprechende Anzahl von Jahren als auch in Bezug auf die Dichte des Stationsnetzes manches zu wünschen übrig lassen, so genügen sie dennoch, um sich durch ihre Verwendung in klimatologischen Formeln ein rohes Bild über die klimaökologischen Verhältnisse einzelner Teilgebiete Bulgariens zu verschaffen. Ich habe versucht, aus den zur Verfügung stehenden Angaben die für unsere Untersuchungen wichtigen meteorologischen Daten aus den bulgarischen meteorologischen Schriften auszuheben und sie als Elemente für klimatologische Formeln zu verwenden. Als wichtigste Grundlagen hierfür dienten mir folgende Schriften:

- Kiroff, K. T.: Der jährliche Temperaturgang in Bulgarien und seine Besonderheiten. — Sbornik Bulg. Ak. Wiss. XXIII, p. 7—30 (1928).  
 Klimatische Skizze von Bulgarien. — Ib. XXV, p. 5—120 (1929).  
 Ein Beitrag zur Kenntnis des Bergklimas Bulgariens. — Mitt. Bulg. Geogr. Ges. I, p. 1—16 (1933).  
 La limite septentrionale de l'influence climatique méditerranéenne dans la Presqu'île Balkanique. — Ib. II, p. 132—159 (1934).  
 La limite de l'influence de la Mer Noire sur le climat de la Péninsule Balkanique. — Ib. III, p. 297—239 (1935).  
 Die Grenze des Bergklimas in Bulgarien. — Kroat. Geogr. Z. 1939/8—10, p. 101—129 (1939).

Landwirtschaftlich-Meteorologisches Bulletin XXXI (1929) — XXXVII (1935).

Ich bin dabei — um nur ja sicher zu gehen — in der Weise vorgegangen, daß ich mich nicht mit einer einzigen Formel begnügt habe, sondern darüber hinaus getrachtet habe, auch eine Kontrolle dadurch vorzunehmen, daß ich die auf Grund der einen Formel gewonnenen Ergebnisse an Hand einer anderen Formel — mit zum Teil anderen Elementen — überprüft habe. Das Ergebnis ist in Tabelle 16 dargestellt. Um damit auch die Schwärzungstendenzen vergleichen zu können, habe ich in die Tabelle 16 auch die Indices der abdominalen und tricuspiden Melanisationsintensität mitaufgenommen<sup>1)</sup>. Nun noch ein Wort über die beiden zur Anwendung gelangten Klimaformeln: Die Indices in der Spalte der Klimaformel 1 sind auf Grund der Köppen'schen Klimaformel errechnet worden. Diese Formel lautet:

$$I = \frac{N}{1 + 1/40 \cdot (t + 16)}$$

Formel 2 hingegen (Spalte 4) wurde dadurch ermittelt, daß neben Niederschlägen und Temperatur auch die geographische Breite und die absolute Höhe mitberücksichtigt wurden<sup>2)</sup>. Dies erschien mir deswegen wünschenswert, da diese beiden Faktoren in außerordentlichem Maße an der Klimabildung mitbeteiligt sind. Wenn auch die Temperatur an sich bereits durch geographische Breite und absolute Höhe in hervorragendem Maße mitbedingt ist, so schien mir die Aufnahme dieser Faktoren dennoch wichtig, da es z. B. absolut nicht gleichgültig ist, ob zwei Orte die gleiche Temperatur und die gleichen Niederschläge haben, aber in ihrer absoluten Höhe oder in ihrer geographischen Breite sich verschieden verhalten. In der von mir verwendeten klimaökologischen Formel gelangen nur solche Faktoren zur Anwendung, die jederzeit in jedem besseren geographischen Nachschlagewerk leicht festgestellt werden können, bzw. die in jedem Atlas sofort auffindbar sind. Es erübrigt sich somit ein mühevolleres Aufsuchen der nötigen Daten aus meteorologischen Tabellenwerken. Außerdem hat die Formel den Vorteil, daß sie für alle Gebiete der Erde in gleicher Weise gilt. Die von mir verwendete Klimaformel (Formel 2) lautet:

$$\frac{N \cdot (t + 20)}{100 \cdot (G + 100) - (H + 1000)} \text{ } ^3)$$

Wie aus Tabelle 16 zu ersehen ist, decken sich die auf Grund der beiden Klimaformeln und der Indices der Melanisationsintensität gefundenen Reihenfolgen der Fundorte zufriedenstellend. Zwischen den Fundortsfolgen auf Grund der Schwärzung und denjenigen auf Grund der klimatischen Faktoren sind

<sup>1)</sup> Die tricuspoide Melanisationsintensität wurde in ganz analoger Weise ermittelt wie die abdominale (vergl. Fußnote auf S. 292).

<sup>2)</sup> In diesen beiden Formeln bedeuten: N — Jahresdurchschnitt der Niederschläge, t — Jahresdurchschnitt der Temperatur, B — geographische Breite und H — absolute Höhe.

<sup>3)</sup> Diese Formel bedarf nur insofern einer Erweiterung, als bei Fundorten mit einer Jahresdurchschnittstemperatur von weniger als 0° C der gewonnene Index noch durch  $\frac{H}{1000}$  dividiert werden muß, wobei aber erst Höhen von mehr als 100 m berücksichtigt werden dürfen.

TABELLE 16.

Fundortsreihe nach:			
Klimaformel 1 (Indices)	tricuspoider Melanisations- intensität (Indices)	abdominaler Melanisations- intensität (Indices)	Klimaformel 2 (Indices)
Varna . . . . . 269	Kotel . . . . . 102	Kotel . . . . . 367	Varna . . . . . 1·10
Kritschim . . . . . 294	Varna . . . . . 106	Varna . . . . . 391	Kritschim . . . . . 1·26
Kotel . . . . . 406	Jumruktschal . . . . . 161	Jumruktschal . . . . . 695	Kotel . . . . . 1·47
Kostenez . . . . . 543	Kritschim . . . . . 165	Kritschim . . . . . 697	Jumruktschal . . . . . 1 53
Jumruktschal . . . . . 633	Kostenez . . . . . 207	Velebit . . . . . 847	Kostenez . . . . . 2 05
Tscham kurija . . . . . 735	Velebit . . . . . 217	Kostenez . . . . . 855	Velebit . . . . . 2·21
Velebit . . . . . 838	Tscham kurija . . . . . 284	Tscham kurija . . . . . 968	Tscham kurija . . . . . 2·37

eigentlich nur zwei auffallendere Abweichungen zu verzeichnen, und zwar in Bezug auf die Fundorte Kritschim und Kotel. Beide sind auf Grund der Klimaformeln etwas stärker abweichend gereiht als auf Grund der Melanisationsintensität. Diese Abweichung, die bezeichnenderweise bei beiden Klimaformeln auftritt, ist zweifellos auf nicht vollständig einwandfreie meteorologische Daten zurückzuführen. Dies beruht aber darauf, daß Angaben über N von Kritschim erst seit einigen Jahren zur Verfügung stehen, t aber mußte von dem Kritschim zunächst liegenden Plovdiv verwendet werden, während die Daten für Kotel größtenteils nach den für Sliwen vorhandenen meteorologischen Angaben erschlossene Annäherungswerte darstellen. Darin liegt zweifellos eine nicht zu gering zu schätzende Fehlerquelle, da die klimatischen Verhältnisse Plovdivs und insbesondere Sliwens doch einigermaßen abweichend sind von denjenigen Kritschims bzw. Kotels. Dazu kommt, daß die aus Kritschim untersuchte Population aus dem Kgl. Revier stammt, einem — wie bereits erwähnt — ausgedehnten Buchenwald, durch den die lokalklimatischen Verhältnisse des Biotops sicherlich noch sehr stark beeinflußt werden, was aber in der Formel nicht berücksichtigt werden konnte, da diesbezügliche Angaben fehlen. Es ist aber als ganz sicher anzunehmen, daß — stünden solche genaue Daten zur Verfügung — Kritschim in der Reihung auf Grund der Klimaformeln etwas weiter rücken würde und dadurch eine weitere Annäherung an die auf Grund der Melanisationsintensität gefundene Reihung erfolgen würde. Desgleichen würde auch der Fundort Kotel höchstwahrscheinlich eine der Melanisationsintensität besser entsprechende Stelle in den auf Grund der Klimaformeln gefundenen Fundortsreihen einnehmen.

Zusammenfassend glaube ich wohl mit Recht behaupten zu können, daß — abgesehen von diesen auf mangelnde meteorologische Daten zurückzuführenden Abweichungen — die Zusammenhänge zwischen Melanisationsintensität und klima-ökologischen Umweltbedingungen an den beiden Formengruppen *drenowskianus subtypicus* und *typicus* des *B. agrorum* eindeutig erwiesen sind.

## Zusammenfassung

1. Die Formengruppen des *B. agrorum* F. in Bulgarien: An Hand eines reichen Materiales werden die beiden in Bulgarien vertretenen Morphphen des *B. agrorum* F. in drei Formengruppen aufgeteilt; die Aufteilung erfolgt in der Weise, daß der bulgarische *agrorum typicus* als Formengruppe beibehalten wird, während die m. *drenowskianus* in zwei Formengruppen, den *drenowskianus suptypicus* (mit hellem ersten Tergit) und den *drenowskianus typicus* (mit dunklem ersten Tergit) geschieden wird.

2. Die Tergitfärbung der bulgarischen *agrorum*-Formen: Die drei Formengruppen werden nach ♂♂, ♀♀ und ♂♂ gesondert behandelt. Jede Fundortspopulation wird vorerst für sich betrachtet und erst am Ende des Abschnittes eine theoretische Variabilitätskurve für den bulgarischen *agrorum* m. *drenowskianus* daraus errechnet. Durch Tabellen und mit Hilfe von Diagrammen wird nachgewiesen, daß die abdominale Schwärzung an gewissen Fundorten besonders stark — und zwar qualitativ wie quantitativ — auftritt. Hingegen kann ein sicherer Zusammenhang zwischen Körpergröße und Schwärzungsintensität nicht nachgewiesen werden, wenngleich die Berechtigung zu einer derartigen Vermutung nicht von der Hand gewiesen werden kann.

3. Das Entstehen der tricuspis-Färbung bei den bulgarischen *agrorum*-Formen: Das Material wird in der gleichen Weise wie bei der Untersuchung der abdominalen Färbung vorgenommen. Auch hier kann mit Hilfe von Tabellen und Diagrammen nachgewiesen werden, daß die dunkelsten Färbungen — ebenfalls qualitativ wie quantitativ — an gewissen Fundorten deutlich vorherrschen. Ein Vergleich der auf Grund tricuspoider bzw. abdominaler Melanisationsintensität aufgestellten Fundortsreihen ergibt die Tatsache, daß die beiden Reihungen nahezu identisch sind, woraus sich die enge Kopplung tricuspoider und abdominaler Schwärzung neuerlich bestätigt. Ein Zusammenhang zwischen Größe und tricuspis-Färbung konnte nicht einwandfrei nachgewiesen werden.

4. Der ciliare Typus: Dieser in Bulgarien nur sehr vereinzelt auftretende Färbungstypus wird als Folgeerscheinung einer Hemmung des Ausfärbungsprozesses erkannt. Die in erster Linie auf den Tergithinterrändern auftretenden greisen Cilien zeigen durch basale Braunfärbung an, daß sie ontogenetisch den braunen Haaren gleichzustellen sind. Die Ausfärbung wurde gehemmt durch verminderte Oxydation bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit oder durch vermehrte Entwicklungsgeschwindigkeit bei gleichbleibender Oxydation, was auf Umwelteinflüsse zurückgeführt wird, die auf die physiologisch stark benachteiligten Tergithinterränder (starke Exponiertheit schon im Puppenstadium!) stärker einzuwirken vermögen als auf die übrigen Teile der Körperoberfläche.

5. Geographische Verbreitung der Formengruppen des bulgarischen *B. agrorum*: Die geographische Verbreitung der Formengruppen

des *agrorum* wird zuerst für das Gebiet der Balkanhalbinsel im allgemeinen und hernach für das Gebiet Bulgariens im besonderen kartographisch dargestellt. Es wird gezeigt, daß die Grenzen zwischen den Morphen sowohl wie auch zwischen den Formengruppen durch klimatische Grenzen gebildet werden. Ein Fundortsverzeichnis und eine damit verbundene Tabelle der absoluten und relativen Häufigkeit der Formengruppen gibt ein anschauliches Bild über die Verbreitung der in Betracht kommenden Formengruppen in Bulgarien. Ein aus ihrer Verbreitung und den daraus erschlossenen klima-ökologischen Ansprüchen entworfenes Schema zeigt, daß sich daraus nicht allein die klimabedingte geographische Verbreitung der Formengruppen, sondern darüber hinaus auch die klima-ökologisch bedingte lokale Verbreitung der Formen, der tricuspiden und ciliaren Typen auf überzeugend logische Weise erklären läßt.

6. Geographische und ökologische Verbreitung der Färbungsformen, Färbungsstufen, tricuspiden und ciliaren Typen: Die sieben besterforschten Fundorte werden auf die in ihren Populationen vertretenen abdominalen und tricuspiden Färbungsstufen und die ciliaren Typen hin untersucht und verglichen. Dieser Vergleich ergibt, daß sich die abdominalen und die tricuspiden Färbungsstufen deutlich gleichsinnig verhalten in ihrer Bevorzugung gewisser Lokalitäten. Bei beiden ist es ohne Zweifel zunehmende Feuchtigkeit, die ihr Auftreten bedingt und ihre Intensivierung fördert. Ciliare Typen wurden nur in der Population des klimatisch stark abseits stehenden Tscham kurija festgestellt. Es konnte daraus die Richtigkeit der Annahme, daß ciliare Bildungen durch Oxydationshemmung — was in diesem Falle gleichbedeutend ist mit Wärmeverminderung — hervorgerufen werden, sehr wahrscheinlich gemacht werden. Die außerordentlich hohen Niederschläge in Tscham kurija können infolge der lokal leicht möglichen starken Verdunstungskälte bei vereinzelt, physiologisch schwächeren Individuen an physiologisch benachteiligten Körperstellen zu solchen Oxydationshemmungen und damit zu Ausfärbungshemmungen führen. Damit aber wurden die drei Färbungskategorien — abdominale, tricuspoide und ciliare — in ihrer Bewirkung auf den gleichen Nenner gebracht, und das im vorhergehenden Abschnitt gebrachte Schema beweist, daß damit der Wahrheit sehr nahe gekommen wurde, da sich die Ursachen für geographische Verbreitung — die wohl als genügend einwandfrei gesichert angesehen werden können — mit den Ursachen für die Hervorrufung der drei Färbungsreihen vollkommen decken, bzw. damit in Einklang zu bringen sind.

7. Klimatologische Schlußbemerkungen: In diesem letzten Abschnitt wird mit Hilfe zweier Klimaformeln gezeigt, daß die auf Grund der Melanisationsintensität gefundene Reihung der 7 Fundorte fast völlig übereinstimmt mit einer Reihung, die sich bei Anwendung der Klimaformeln ergibt. Wenn man dabei berücksichtigt, daß die Klimaformeln nur ein rohes Bild zu vermitteln imstande sind, erstens, weil die hiezu zur Verfügung stehenden Daten zum Teil recht große Fehlerquellen in sich schließen, und zweitens, weil es sich bei diesen Formeln um Formeln handelt, die ausschließlich das Makroklima betreffen und nicht das uns in erster Linie interessierende oft außerordentlich stark davon abwei-

chende Mikroklima, dann drängt sich einem angesichts der trotzdem weitgehenden Übereinstimmung der Reihungen unwillkürlich der Gedanke auf, den auf Grund der Melanisationsintensität gefundenen Fundortsfolgen größere Richtigkeit beizubilligen — und zwar in Bezug auf die uns interessierenden mikroklimatischen Verhältnisse — als den auf Grund der beiden Klimaformeln gefundenen Reihungen. Die Tatsache, daß die auf Grund der tricuspiden und der abdominalen Schwärzung gefundenen Reihen untereinander viel besser übereinstimmen als irgend eine davon mit einer der auf Grund der Klimaformeln gefundenen, läßt uns die Melanisationsintensität als sichereren Ausdruck sichtbar gewordener mikroklimatischer Einflüsse erscheinen als es Zahlen sein können, die bei Anwendung von — für makroklimatische Untersuchungen wahrscheinlich sehr gut verwendbarer — Klimaformeln gefunden wurden. So lange uns aber mikroklimatische Daten in ausreichendem Maße nicht zur Verfügung stehen, sind wir zur Kontrolle der Richtigkeit unserer Behauptungen noch auf makroklimatisch gültige Klimaformeln angewiesen. Sie geben uns im Rohen die Bestätigung dafür, daß die auf Grund der Melanisationsintensität gefundene Reihung klimabedingt ist, sie können aber in der Mehrzahl der Fälle mit den ökologisch bedingten Reihen nicht absolut zusammenfallen, da die Daten des Makroklimas zum Teil stark abweichend sein können. Es ist daher wohl nicht übertrieben, wenn man — nachdem man sich von der allgemeinen Richtigkeit der Melanisationsintensitätsreihen an Hand von Klimaformeln überzeugt hat — die Reihen auf Grund der Melanisationsintensität als mikroklimatisch besser zutreffend annimmt als die auf Grund der Klimaformeln gefundenen Fundortsreihen.

Wir haben demnach in der Hummelfärbung einen feinst reagierenden und aufzeichnenden Registrierapparat für das Mikroklima, unter dem jedes einzelne Individuum die für Außeneinflüsse empfindlichen Entwicklungsstadien durchzulaufen hat, vor uns, und in der Gesamtfärbungstendenz aller Individuen einer Fundortspopulation ein getreues Abbild der für diesen Fundort charakteristischen mikroklimatischen Verhältnisse.

Im Druck erschienen am  
10. IV. 1940.