



**HAL**  
open science

# DIE FEINDE DER HUMMELN. II. – DIE FEINDE DER ERWACHSENEN TIERE

A. Pouvreau

► **To cite this version:**

A. Pouvreau. DIE FEINDE DER HUMMELN. II. – DIE FEINDE DER ERWACHSENEN TIERE. Apidologie, 1974, 5 (1), pp.63-81. hal-00890357

**HAL Id: hal-00890357**

**<https://hal.science/hal-00890357>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

*Deutsche Übersetzung \**

## **DIE FEINDE DER HUMMELN**

### **II. — DIE FEINDE DER ERWACHSENEN TIERE**

---

#### **ZUSAMMENFASSUNG**

Der Autor untersucht die Beziehungen zwischen den Hummeln und ihren Feinden, Räubern wie Parasiten, sofern die Kontakte ausserhalb des Nestes entstanden sind.

Der Schaden, der für die verschiedenen Mitglieder der Hummelkolonien entsteht, ist oft schwer abzuschätzen, je nach den Plätzen, an denen diese « Kontakte » stattfinden können. Dies ist besonders bei Räubern der Fall.

Manchmal können Räuber und Parasiten in den Hummel-Völkern eine beträchtliche Mortalität verursachen und auf diese Weise ihre Zahl verringern. Zu den biotischen Faktoren, die die Hummelpopulationen unter natürlichen Bedingungen begrenzen, kommen noch die Faktoren der künstlichen Kontrolle, besonders Vergiftungen durch die Anwendung von Insektiziden.

#### **EINLEITUNG**

Das Studium der Feinde der Hummeln ermöglicht eine Abschätzung der Verluste, die eine Anzahl von Tieren durch ihre mehr oder weniger offensichtlich schädliche Aktion verursachen. Die Bezeichnung « Feind » hat aber keineswegs in allen Fällen dieselbe Bedeutung. Sie wird in einem sehr weiten Sinne auf Tiere angewandt, die mit Hummeln in Kontakt treten und die ihnen in der Freiheit schädlich werden können.

In dem 1. Teil dieser Arbeit <sup>1</sup> haben wir uns mit den Tieren beschäftigt, die sich zumindest zeitweise im Hummelnest befinden und die auf dessen Insassen schädigend einwirken. In diesem Teil der Arbeit wollen wir die Beziehung zwischen den Hummeln und ihren Feinden ausserhalb des Nestes untersuchen.

1. « Die Feinde der Hummeln. I. Studie einer Zoozönose : Das Nest der Hummeln ». (A. POUVREAU, 1973).

\* Übersetzung F. RUTNER, Oberursel.

Die Probleme der Dynamik von Populationen werden durch die Untersuchung der tieferen Ursachen der Schwankungen der Populationsdichte analysiert. Mortalität bildet einen der wichtigsten Faktoren für die Populationsschwankungen bei den Hummeln. Die Ursachen der Mortalität sind vielfältig. Wir beschränken die Untersuchung der Populationsschwankungen auf die Mortalität, die auf den Einfluss von Parasiten oder Räuber zurückzuführen ist. Solche Untersuchungen über die Populationsdynamik erfordern eine gründliche Kenntnis der Biologie der betreffenden Tiere.

### 1. — RÄUBER

Räuber jagen ihre lebende Beute, um sich von ihr zu ernähren oder um sie unmittelbar zur Ernährung ihrer Nachkommenschaft zu verwenden. Das führt zum unmittelbaren Tod und zur völligen oder teilweisen Verzehrung des Opfers. Die Beziehungen zwischen Räuber und Beute sind deshalb auf eine kurze Zeitspanne im Verlauf der Nahrungsaufnahme beschränkt.

#### *Insekten*

Hummeln gehören unter anderem zu den Opfern der *Asilidae* (Dipterae), besonders von *Asilus crabroniformis* L. Diese Art, deren Körpergrösse zwischen 16-30 mm schwankt, ist durch dunkelrote Palpen, einen braunen Thorax und durch braune Oberschenkel charakterisiert. Die gelblichen Flügel sind am Hinterrand gefleckt. Asiliden jagen ihre Beute, in dem sie eine charakteristische Stellung einnehmen: Sie sitzen unbeweglich auf Blättern, Blüten, Zweigen oder sogar am Boden, um sich plötzlich auf ein vorbeifliegendes Insekt zu stürzen, sobald es in ihr Gesichtsfeld gerät<sup>1</sup>. Die Fliege hält ihre Beute mit ihren kräftigen Fussgliedern fest und sticht ihren stark sklerotisierten Rüssel in den Körper des Beutetieres. In den meisten Fällen wird der Rüssel in die membranösen Abschnitte des Nackens, der Flügelwurzel oder des Scutellums eingeführt. Die Tiere werden durch eine Injektion von Speichel in die Körperhöhle sofort getötet oder gelähmt.

Anschliessend saugt die Fliege die Körperflüssigkeit des Beutetieres aus. Nicht alle Angriffe gelingen, selbst wenn die Asilide die Hummel mit ihren Beinen berührt; im Falle des Misslingens nimmt die Fliege ihre Lauerstellung wieder ein, um auf eine bessere Gelegenheit zu warten.

1. MELIN (1923) hat die verschiedenen Gattungen der *Asiliden* hinsichtlich ihrer Wahrnehmungsfähigkeit der Beute untersucht. Fliegen der Gattung *Laphria* sind demnach imstande, ihre Beutetiere schon aus einer Entfernung von einem Dutzend Metern wahrzunehmen. Für die anderen Gattungen soll diese Distanz kürzer sein (z. B. 2 m für *Stenopogon*).

Die Schnelligkeit der Wirkung des injizierten Giftes <sup>1</sup> spricht dafür, dass es sich um eine neurotoxische Substanz handelt, aber ihre Natur ist noch unbekannt. WHITEFIELD (1925) konnte nachweisen, dass diese Substanz von den Speicheldrüsen des Thorax ausgeschieden wird, während der Speichel für die Aussenverdauung von besonderen Labialdrüsen abgesondert wird. Die Beutetiere befinden sich gewöhnlich in einem Zustand der Erschlaffung. Abgesehen von der toxischen Wirkung des Speichels halten POWELL u. STAGE (1962) die Stelle des Einstiches für wesentlich. Diese Autoren sind der Ansicht, dass der Hypopharynx ein nervöses Zentrum darstellt, vergleichbar mit einem thorakalem Ganglion; der Wirkungsgrad der Lähmung des Beutetieres ist das Ergebnis der gezielten Durchführung der Injektion.

Von BROWER et AL. (1960) wurde ein kopulierendes Fliegenpärchen beobachtet, dessen einer Partner gleichzeitig den Körper einer Hummel aussaugt.

Die Asiliden zeigen ein Abwehrverhalten gegenüber Artgenossen. ADAMIVIC (1963) erklärt mit diesem Verhalten die gleichmässige Verteilung der Tiere in einem bestimmten uniformen Areal. Die Asilide verteidigt aktiv den zentralen Bereich ihres Jagdgebietes.

Es gibt keine systematische Untersuchung über die Zusammensetzung der erzielten Beute. Es erscheint jedoch als wahrscheinlich, dass vor allem kleinere Hummeln — Arbeiterinnen und Männchen — den *Asiliden* zum Opfer fallen. LINSLEY (1960) hat Unterschiede nach Grösse und Farbe bei der Auswahl der Beutetiere durch verschiedene Gattungen der Asiliden festgestellt. *Mallophora* z. B. bevorzugt dunkle Tiere, während Fliegen der Gattung *Blepharepium* Insekten von glänzendem Aussehen wählen. Grosse Asiliden ziehen im allgemeinen grössere Beutetiere vor.

Hummeln gehören auch zu den Beutetieren von anderen Asiliden: *Laphria fulva* Meig., *Selidopogon diadema* Fabr., *Stenopogon sabaudus* Fabr.

PLATH (1934) hält die Asiliden in Nordamerika für gefährliche Feinde der Hummeln; dieser Autor hat *Dasyllis grossa* beim Fang von Hummeln beobachtet. Mehrere Gattungen der Asiliden wurden im Südosten der Vereinigten Staaten untersucht; unter diesen ahmt die Gattung *Mallophora*, die fünf Arten umfasst, die Hummelweibchen nach (BROMLEY, 1925, 1950). *Mallophora bomboides*, eine Asilide, die *Bombus americanorum* nachahmt, lebt von Arbeiterinnen dieser Art. *Mallophora bromlevi* Curran, die den Arten *Bombus sonorus*, *Bombus morrisoni* und *Bombus nevadensis* ähnelt, wird häufig im Sammelgebiet dieser Hummeln gefunden (LINSLEY 1960).

Auf Grund dieser Beobachtungen haben BROWER et AL. (1960) die Vermu-

1. In einigen Fällen tritt die Lähmung kleiner Beutetiere schon nach 2-3 Sek. ein, aber gewöhnlich ist diese Zeitspanne länger, in der Grössenordnung von einigen Minuten.

tung geäussert, dass es sich um ein Mimikry<sup>1</sup> von aggressivem Typ handelt, der aber gleichzeitig gegenüber räuberischen Wirbeltieren vom Bates'schen Typ sei. Diese Fliegen ernähren sich zwar von einer gewissen Anzahl von Hummeln, aber sie vernichten auch zahlreiche andere Insekten. Diese MIMIKRY hat wahrscheinlich für beide Gruppen einen Schutzeffekt gegenüber räuberischen Wirbeltieren. Die Hummelähnlichkeit der Asiliden und der damit erworbene Schutz scheint das Ergebnis einer natürlichen Selektion zu sein.

RETTENMEYER (1970) schätzt, dass es viermal mehr Hummeln gibt als *Mallophora*-Fliegen, aber es gibt keine quantitativen Ergebnisse über das Ausmass an Verlusten der Hummeln durch diese *Asiliden*. Jedenfalls scheinen diese Fliegen nicht genügend häufig zu sein, um den Hummelkolonien ernste Schäden zuzufügen.

In den USA frisst eine räuberische Wespe, *Philanthus bicinctus*, die Arbeiterinnen mehrerer *Bombus*-Arten. Die Wespen zeigen eine klare Präferenz für Beutetiere, deren Grösse sich in bestimmten Grenzen hält (MASON 1965). Die Hummel-Männchen werden nicht gefangen, wahrscheinlich wegen ihres etwas grösseren Körpers. Dieses selektive Beutevertalten hat wahrscheinlich einen direkten Einfluss auf die Populationen der sammelnden Arbeiterinnen.

### Vögel

Insekten bilden oft die ausschliessliche Nahrung zahlreicher Vogelarten, und einige besonders spezialisierten, wie die Schwalben (*Hirundo rustica*, *Hirundinidae*), die Mauersegler (*Apus*) und die Ziegenmelker (*Caprimulgus*) ernähren sich von Beutetieren, die sie im Fluge fangen. Aber nur wenige Vogelarten können als wirklich gefährlich für die Hummeln betrachtet werden. Ihre Nester bilden gelegentlich die Nahrungsgrundlage für den Wespenbussard (*Pernis apivorus*, *Falconidae*). Er lebt vor allem in Waldgebieten und jagt nicht nur Hymenopteren, sondern auch andere Insekten; vor allem sammelt er auch Schmetterlingsraupen, die er oft als Nahrung für die Jungen in seinen Horst trägt. Aber seine Hauptnahrung sind Wespen und Hummeln. GEROUDET (1947) schreibt : « Sowie der Wespenbussard ein Wespen- oder Hummelnest gefunden hat, gräbt er es aus, indem er kräftig scharrt; beim Scharren wirft er

1. « Mimikry ist die Ähnlichkeit einer Art mit einer anderen zum Zwecke des Schutzes oder der Aggression. Sie hängt nicht von der Verwandtschaft ab und beruht allein auf den Merkmalen, die die Sinne eines Räubers täuschen...

Bei der Mimikry können im allgemeinen zwei grundsätzliche Kategorien unterschieden werden : Der Typ von BATES und der Typ von MÜLLER. Beim ersten Typ spielen die beiden Mitglieder der Assoziation zwei ganz verschiedene Rollen : 1) Das Modell ist eine Art, die über eine wirksame Schutzvorrichtung verfügt, z. B. über einen Stachel... 2) Ihr Nachahmer gewinnt von der Ähnlichkeit mit dem Modell einen potentiellen Vorteil, ohne jedoch selbst über Schutzvorrichtungen zu verfügen.

Die Müller'sche MIMIKRY dagegen beruht nicht auf einer ungleichen Zusammenarbeit dieser Art, sondern sie umfasst eine Anzahl von Arten, von denen jede einzeln geschützt ist und die dadurch einander ähnlich geworden sind ». (FORD 1972).

die Erde hinter sich, indem er bald einen Fuss, dann den anderen oder den Schnabel benutzt. Meist gräbt er so tief, bis das Nest freiliegt. Der Bussard frisst die Brut — Larven und Puppen mitsamt dem Honig —, aber er fängt ohne Schwierigkeit auch die erwachsenen Tiere, indem er sie quer am Körper fasst und beim Schliessen des Schnabels das Ende des Abdomens abtrennt. Dieser Teil des Körpers des Beutetieres, der durch seinen Stachel und die Giftdrüse gefährlich sein kann, fällt zu Boden und der Bussard frisst den Rest. »

Nach einigen Beobachtern jagt der Wespenbussard die Hymenopteren im Flug und fängt sie vor allem zur Zeit ihrer grössten Aktivität. Man muss sich jedoch fragen, ob die Schäden, die er verursacht, nicht kompensiert werden durch die Vertilgung vieler Schadinsekten.

Im Süden Frankreichs ist der europäische Bienenfresser (*Merops apiaster*, *Meropidae*) ein beachtlicher Feind der Hymenopteren. Die Meropiden sind reine Insectivoren, die verschiedene Insekten fangen, vor allem aber Apiden, ihre bevorzugte Nahrung. Man findet sie vor allem in Gebieten mit reicher Blütenflora, wo sie mit grosser Wahrscheinlichkeit Hymenopteren antreffen. Die Bienenfresser jagen fliegend und manchmal verschlingen sie ihre Beute während des Fluges, aber häufiger lassen sie sich nieder, um die Hummeln mit ihrem Schnabel zu zerkleinern und dann zu verschlucken.

Die Vorliebe dieser Vögel für Hymenopteren ist von zahlreichen Autoren in verschiedenen Ländern festgestellt worden.

Der Rotrückige Würger *Lanius collurio* (*Passeriformes*, *Laniidae*) wird als gefährlicher Feind der Hummeln betrachtet.

ATKINSON (1964) hat über den Fang von Hummeln durch den Sperling (*Passer domesticus*) berichtet.

Auch andere Vögel jagen Hummeln, so Kohlmeisen (*Parus major*), der Specht (*Picus major*) und der graue Fliegenschnäpper (*Muscicapa grisella*)<sup>1</sup>.

Die Gefahr, die die Vögel für die Hummeln darstellen, ist im allgemeinen jedoch gering. Unter den insektenfressenden Vögeln lebt keine einzige Art ausschliesslich von Hummeln. Diese Vögel sind polyphag und sie vernichten eine grosse Zahl von Insekten, die für den Menschen schädlich sind.

### *Amphibien und Reptilien*

Es liegen keine Freilandbeobachtungen darüber vor, dass Hummeln von Kröten (*Bufo* *sp.*) gefangen worden sind. Fliegende Insekten, wie die Hymenopteren, mit Ausnahme der Ameisen, haben einen nur unwesentlichen Anteil

1. Unter arktischen Breiten, an den Küsten Grönlands, sind *Bombus arcticus* und *Bombus hyperboreus* die Beute des Steinschmätzers *Oenanthe oenanthe* L., *Carinates*, *Turdidae*.

an der Ernährung der Kröten (2-3 %), denn die letzteren fangen ihre Beute nur sehr selten im Flug. Dazu kommt, dass die Kröte vor allem in der Dämmerung aktiv wird, zu einer Zeit also, da die Apiden ihren Flug meist schon eingestellt haben. Dagegen können die terrestrischen Nester der Hummeln von Kröten angegriffen werden. Im Vivarium werden Hummeln von Kröten gefressen (LESCURE, 1965).

Wenn Hummelweibchen gefressen werden, kommt es nicht selten vor, dass sie die Kröten dabei in den Schlund stechen. Nach COTT (1936) lernen die Kröten ziemlich rasch, die ihnen angebotenen Tiere als Beute anzunehmen. Aber diese bilden für sie nur eine gelegentliche Nahrung; sie nehmen sie nur, wenn sie keine andere Nahrung finden oder wenn sie unerfahren sind.

In diesem Zusammenhang müssen die Experimente von BROWER et AL. (1960) mit dem Fangverhalten der Kröte (*Bufo terrestris*, Bonn.) gegenüber Hummeln (*Bombus americanorum*) und der Asilide (*Mallophora bomboides* Weid.), eine mimetische Art für diese Hummeln, erwähnt werden. Wenn man den Kröten Hummeln und Fliegen anbietet, dann lernen sie nach einigen Versuchen sehr rasch sowohl das Modell wie den Nachahmer — die Fliege — zu meiden und sie versuchen gar nicht mehr, sie zu fangen. Die Asiliden werden wegen ihrer Hummelähnlichkeit verschmäht, wenn die Kröten vorher von einer Hummel gestochen worden sind.

Unter den Reptilien kann die Rolle der Eidechsen (*Lacerta viridis*, *Lacerta agilis*) als Feind der Hummeln nicht von grosser Bedeutung sein.

### Arachniden

Die Spinnen ernähren sich vorwiegend von Insekten. Je nach ihrer Lebensart stellt man morphologische oder biologische Veränderungen fest, die als Anpassung an ihr Milieu betrachtet werden müssen. Aber keine einzige Art scheint sich in einer besonderen Weise auf Hummeln spezialisiert zu haben.

Von den Spinnen, die in der Lage sind, Hummeln zu fangen, erwähnen wir nur *Araneus diadematus*. Diese Art, die man häufig in Gärten und Wiesen findet, baut ihre Netze in Büschen und Sträuchern.

Einige Mitglieder der Familie der *Thomisiden* (Blumenspinnen) nehmen ihren besonderen Platz unter den Hummelfeinden ein, vor allem gegenüber den sammelnden Arbeiterinnen.

Man findet diese Spinnen « auf Stämmen von Bäumen, auf Blättern und vor allem auf Blüten, die von zahlreichen Insekten besucht werden, aus denen sie ihre Beute wählen » (BREHM, in Toumanoff, 1939). Die häufigste Art, *Thomisius onustus* Walk., greift die blütenbesuchenden Insekten an, indem sie sie bei einem Körperteil fasst und augenblicklich durch einen Biss ihrer Cheli-

ceren — meist in den Nacken — tötet. Dann saugt die Spinne die Haemolymphe ihres Opfers aus.

Eine andere Art, *Mesumena ratia*, legt sich ausschliesslich in den Blüten auf die Lauer. Sie krallt sich mit ihren vier (kleineren) Hinterbeinen in der Blüte fest, während ihre viel längeren Vorderbeine horizontal ausgestreckt werden, bereit, sich über der Beute zu schliessen. Die Insekten werden in einem Augenblick angegriffen, in dem sie nicht in der Lage sind, Widerstand zu leisten.

## 2. — PARASITEN

### *Insekten*

*Syntretus splendidus* Marshall (*Hymenoptera*, *Braconidae*, *Euphorinae*).

#### *Allgemeines*

Diese Hymenoptere wurde in der Literatur zum ersten Mal von MARSHALL (1887) unter dem Namen *Microctonus splendidus* erwähnt. Es ist wahrscheinlich, dass Beschreibungen der Larven von *Syntretus splendidus* von PLATH (1934) in Nordamerika gegeben wurden, von LEGGE (1937) bei *Bombus terrestris* und von CUMBER (1949) in Grossbritannien. In einer neueren Publikation (1968) hat Alford die Entwicklungsstadien und den biologischen Zyklus dieses Braconide im einzelnen studiert.

#### *Lebensweise*

Die Infektion durch die Braconiden findet während des Blütenbesuches und nicht im Nest statt — zu einem Zeitpunkt also, in dem die Hummeln am wehrlosesten sind.

Es hat den Anschein, dass das Weibchen des Parasiten in der Lage ist, die Eiablage auch nach der Grösse des jeweiligen Wirtes zu regulieren. Jedenfalls hat Alford festgestellt, dass die grossen *Bombus*-Arten (*Bombus lapidarius*, *Bombus terrestris*) mehr Eier und Larven von *Syntretus splendidus* beherbergen als die kleineren Arten (*Bombus agrorum*, *Bombus pratorum*).

#### *Entwicklung des Parasiten (Abb. 1, S 46)*

Die Eier der Braconide entwickeln sich nach der Ablage im Körper des Wirtes sehr rasch. Nach ihrem Ausschlüpfen aus der Eimembran entwickeln sich die Larven frei im Haemocoel der Hummeln. Es ist nicht nachgewiesen, dass sich die Larven direkt von den Eingeweiden ihres Wirtes ernähren. Nach



der Häutung vom vierten zum fünften Stadium stellen die Larven die Nahrungsaufnahme ein und sie verlassen die Hummeln, indem sie die Intersegmentalmembran zwischen dem ersten und dem zweiten Abdominalsegment durchbohren, meist an der Seite des Körpers. Angaben über die Dauer der verschiedenen Larvenstadien im Körper des Wirtes fehlen.

Die Larven des letzten Stadiums sind sehr aktiv und bewegen sich kriechend an der Erdoberfläche fort. Schliesslich spinnt jede Larve einen seidigen, weissen Kokon. Die Nymphe entwickelt sich im Inneren ihrer widerstandsfähigen Schutzhülle.

### *Biologischer Zyklus*

*Syntretus splendidus* erzeugt nur eine einzige Generation pro Jahr. Die Periode der Infektion erstreckt sich von Anfang Mai bis zum Juli. Es ist festzuhalten, dass bei Königinnen von Arten mit zeitiger Aktivität im Frühjahr (*Bombus pratorum*, *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*, *Bombus hypnorum*) keine Infektion auftritt.

Die reifen Larven von *Syntretus* verlassen ihren Wirt drei bis vier Wochen nach der Infektion.

Man hat noch nicht feststellen können, in welchem Stadium *Syntretus splendidus* unter natürlichen Verhältnissen überwintert. Jedenfalls geschieht dies im Kokon.

### *Folgen der Infektion*

Von *Syntretus splendidus* parasitierte Hummel-Königinnen unterscheiden sich morphologisch nicht von gesunden Königinnen. Einige Veränderungen im Verhalten können jedoch die Anwesenheit der Parasiten verraten, kurz bevor diese ausschlüpfen.

Die infizierten Hummel-Königinnen zeigen ein normales Verhalten, abgesehen von der Eiablage. Bis zum Erscheinen des letzten Larvenstadiums von *Syntretus splendidus* geht die Eiablage im Hummel-Nest ganz normal vor sich. Dann verlassen diese Hummel-Königinnen ihre Brut und zeigen ein unbeeiltes Verhalten gegenüber dem Nest. Nachdem die Larven das Wirtstier verlassen haben, verfällt die Hummel in Lethargie und stirbt gewöhnlich einige Stunden später.

Bei der Untersuchung der toten Tiere kann man manchmal die von der *Syntretus*-Larve gesetzte Perforation durch die Intersegmentalmembran sehen. Bei allen präparierten Hummeln war die Honigblase leer. Nach Alford ist die Todesursache der Apiden ein Verhungern und nicht die durch den Parasiten zugefügte Verletzung. Obwohl sich die Larven von *Syntretus splendidus* nicht direkt vom Körpergewebe des Wirtes ernähren, ist das Volumen des Fettkör-

pers beträchtlich reduziert und sind die Trophozyten deformiert. Die Ovarien sind atrophisch oder degeneriert.

### *Grad der Parasitierung*

Die meisten Arten von *Bombus* und von *Psithyrus* können durch *Syntretus splendidus* parasitiert werden. Aber nur bei solchen Individuen — Königin, Arbeiterin, Männchen — hat man Larven dieser Schlupfwespe finden können, die eine Sammelaktivität entfaltet, vor allem während der Monate Mai und Juni.

Die Anzahl der Parasiten pro Hummel ist sehr verschieden. Gewöhnlich findet man zwischen 1 und 30 Parasiten pro Hummel, unabhängig vom Entwicklungsstadium. Offenbar beherbergen die Hummelköniginnen mehr Bracniden als die Arbeiterinnen und die Männchen. Alford hat bei einem Weibchen von *Psithyrus vestalis* 77 Larven des zweiten Stadiums von *Syntretus splendidus* gefunden (Tab. I, S. 48).

Sofern die Anwesenheit von *Syntretus splendidus* -Larven auf *Bombus*-Arbeiterinnen beschränkt ist, kann ihr Einfluss auf die Kolonie als geringfügig betrachtet werden, denn die Sammlerinnen setzen ihre Tätigkeit trotzdem fort. Allerdings wird ihre Aktivität verringert. Bei den nestgründenden Königinnen hingegen kann die Parasitierung durch *Syntretus splendidus* zu schweren Folgen, nämlich zur Vernichtung der jungen Kolonie führen.

### *Conopidae*

Die Conopiden leben im Larvenstadium als Innenparasiten in adulten Hymenopteren, vor allem bei *Vespoidea*, *Sphecoidea* und *Apoidea*. Die ersten Beobachtungen der Parasitierung von Hummeln durch diese Dipteren gehen auf BAUMHAUER u. LATREILLE im Jahre 1809 zurück (nach DE MEIJERE, 1904).

Nach den Feststellungen von DUFOUR (1837) legen die Conopiden ihre Eier in das Abdomen ihrer Wirte. PANTEL (1910) und DE MEIJERE (1904) haben die Eier von Conopiden innerhalb des Körpers ihrer Wirtstiere gefunden. Aber nach anderen Untersuchungen werden die Eier aussen am Abdomen des Wirtstieres abgelegt (FRISSON, 1926; PLATH, 1934; CUMBER, 1949).

Nach ihrem Ausschlüpfen (Juni-Juli) halten sich die adulten Conopiden relativ inaktiv auf Pflanzen oder auf irgendeinem anderen Objekt auf. Sie ernähren sich von Blüten, putzen Körper und Flügel und wechseln gelegentlich ihren Standort. Für die Aktivität ihrer Wirtstiere zeigen die Fliegen in diesem Stadium kaum Interesse.

Nach der Paarung warten die Conopiden-Weibchen, auf einer Pflanze sitzend, das Vorbeifliegen eines Wirtstieres ab. Sobald sich eine Hymenoptere zeigt, stürzt sich die Fliege auf diese und fasst sie von rückwärts am Thorax. Die

Hymenoptere reagiert augenblicklich, indem sie vergeblich versucht, den Angreifer zu stechen. Nach einem kurzen Kampf (von ein — zwei Sek.) sucht die Diptere wieder einen « Ansitz », während die Hymenoptere ihren Flug fortsetzt.

Nach Ansicht von Howell (1967) sticht das Conopiden-Weibchen seinen Legestachel zwischen die Tergite der Hymenoptere ein, sobald diese ihr Abdomen bewegt<sup>1</sup> (Abb. 2, S. 49). Der Legestachel soll die Intersegmentalmembran des Wirtstieres durchbohren — meist zwischen dem 3. und 4. Tergit —, worauf das Ei in die Abdominalhöhle gelegt wird.

Einige morphologische und biologische Merkmale der verschiedenen Entwicklungsstadien der Conopiden sind in Tabelle 2 angeführt (s. auch Abb. 3, S. 50).

TAB. 2. — *Morphologische Beschreibung der verschiedenen Stadien von Conops flavipes L. (Conopidae)*

Entwicklungsstadium	Grösse			Aussehen	Entwicklungs-Dauer
Ei	Mittlere Länge : 0,90 mm Mittlerer Durchmesser : 0,18 mm			Farbe glänzend cremeweiss. Chorion fein, durchsichtig, ohne Netzstruktur. Dottermembran transparent.	24-48 Std.
Larve I		Beim Schlüpfen	Vor der Häutung	12 Segmente (Kopf 1, Thorax 3, Abdomen 8). Weisse, halbtransparente Larven. Vorderende zugespitzt und leicht abgeplattet. Tegument fein, nackt (ohne Haare und Borsten). Rückwärtige Stigmen, Häkchen, sichtbare Sinneshaare auf dem 8. Abdominalsegment.	5-6 Tage
	∅ Länge	0,1 mm	3,1 mm		
	∅ Breite	0,35 mm	1,1 mm		
Larve II	∅ Länge 4,0 mm ∅ Breite 1,8 mm			Deutliche Segmentierung. Keilförmig. Dorsoventrale Abplattung des Körpers. Tegument glatt.	4-7 Tage
Larve III	∅ Länge 8,2 mm ∅ Breite 3,2 mm			Deutliche Segmentierung. Birnenförmig. Farbe weissgelblich. Kopfsegment zweilappig.	6-10 Tage
Puppe	∅ Länge 7,5 mm ∅ Breite 3,6 mm			Zylindrisch, aber leichte dorsoventrale Abflachung. Farbe gewöhnlich ein klares Braun. Vorderende konisch, Hinterende abgerundet.	

1. Nach SEGUY (1950) besitzen einige Conopiden-Weibchen asymmetrische Kopulationsapophysen, die es ihnen gestatten, die an einem Pol mit Fixierungshäkchen versehenen Eier am Abdomen einer Hymenoptere anzubringen.

Zu Beginn ihrer Entwicklung führen die *Conopiden*-Larven ein freibewegliches Leben in der Leibeshöhle ihres Wirtes, wo sie sich ernähren. Gewöhnlich findet man die jungen Larven in den dorsalen oder lateralen Regionen des Abdomens. Ihre Mundwerkzeuge sind noch nicht in Funktion; die Nährstoffe werden durch das Tegument absorbiert. Die metapneustischen<sup>1</sup> Larven des ersten Stadiums atmen durch die Haut.

Die Stigmen sind einfach, sie stehen mit dem Tracheensystem ihres Wirtes nicht in Verbindung.

Die Larven des zweiten Stadiums fixieren sich mittels ihrer rückwärtigen Stigmen und der Dornen des caudalen Segmentes am Tracheensystem (einem Luftsack) an der Dorsal- oder Lateralseite ihres Wirtes. Diese Verbindung bleibt bis zu Beginn des dritten Stadiums bestehen. Die Stigmen der Larve dringen direkt in die Tracheen ihres Wirtes ein, um auf diese Weise die O<sub>2</sub>-Versorgung sicherzustellen (Abb. 4, S. 52).

Die Larven des zweiten Stadiums ernähren sich durch kutikuläre Absorption von der Haemolymphe ihres Wirtes. Andere Gewebe als die Haemolymphe scheinen nicht geschädigt zu werden. CUMBER (1949) hat jedoch festgestellt, dass sich der Fettkörper parasitierter Hummeln entfärbt. Die zweite Larvenhäutung erfolgt, ohne dass es zu einer Unterbrechung der Fixation am Tracheensystem des Wirtes kommt.

Die Larve des dritten Stadiums behält anfangs dieselbe Position wie das Vorhergehende.

Die Larve macht einige Bewegungen um ihren Fixationspunkt am Tracheensystem, um sich von dem Fett- und Muskelgewebe in ihrer Umgebung zu ernähren.

Die Larve des dritten Stadiums ist amphipneustisch<sup>2</sup>. Die Stigmen bleiben bis zu dem Zeitpunkt fixiert, zu dem das Wirtstier verendet oder die Körperflüssigkeit verzehrt ist. Nach dem Tode des Wirtes verzehrt die Larve die in Zersetzung übergehenden Gewebe.

Am Ende des dritten Stadiums liegen die Larven invertiert — in der Längsachse um 180° gedreht — im Abdomen des Wirtes. Kurz vor der Verpuppung sind die Kopf- und Thoraxsegmente vollständig eingezogen.

Die Puppe überwintert in der Abdominalhöhle ihres Wirtes, die sie fast vollständig ausfüllt. Gewöhnlich bleibt das Abdomen der Hummel bis zum Ausschlüpfen der Diptere im nächsten Jahr intakt.

1. Metapneustisch : Stigmen befinden sich nur am Hinterende des Körpers. Dieser Ausdruck wird für Insekten verwendet, bei denen nur das letzte Stigmenpaar in Funktion ist.

2. Amphipneustisch : Insekten, bei denen nur das erste Paar und ein oder zwei weitere Stigmenpaare in Funktion sind. Meist sind nur Stigmen am vordersten und am hintersten Körpersegment vorhanden.

### *Folgen der Parasitierung*

Mit *Conopiden*-Larven infizierte Hummeln zeigen ein normales Verhalten, solange die Parasiten haematophag bleiben. Einige der parasitierten Arbeiterinnen fliegen jedoch umher ohne Ziel<sup>1</sup>. Der Verfall der Hummel wird beschleunigt, sobald die *Conopiden*-Larven das dritte Stadium erreicht hat<sup>2</sup>.

Gewöhnlich besetzt nur eine einzige *Conopiden*-Larve die Leibeshöhle eines Wirtstieres. Ich habe aber Hummel-Arbeiterinnen gefunden, die zwei oder drei Larven des ersten Stadiums beherbergt haben. Von Larven des ersten oder zweiten Stadiums, die sich nicht von festen Geweben ernähren, können zwei oder mehrere ohne weiteres zusammenleben und sich gemeinsam in demselben Wirt entwickeln. Die Larve des dritten Stadiums jedoch verzehrt nicht nur die Gewebe im Abdomen des Wirtes, sondern auch sämtliche Artgenossen.

Die *Conopiden* befallen sämtliche Hummel-Arten (Tab. 3, S. 54).

In der Hummel-Kolonie zeigen die Arbeiterinnen den höchsten Infektionsgrad, wobei aber nur Sammeltiere parasitiert sind<sup>3</sup>. Die Hummel-Männchen werden von den *Conopiden* weniger attackiert. Die Fliegen können zwar das Geschlecht ihrer Wirtstiere nicht unterscheiden, aber sie halten sich in besonders grosser Zahl in den Gebieten auf, wo die Hummeln sammeln.

Obwohl die biologischen Zyklen der *Conopiden* und einiger Hummel-Arten eng synchronisiert sind, hat man nicht den Eindruck, dass die Populationsdichte der Wirtstiere durch diese Diptere wesentlich verringert wird. Auch bei mehrfachem Parasitismus führt die Konkurrenz zwischen den Larven des dritten Stadiums dazu, dass nur eine einzige von ihnen ihre Entwicklung abschliessen kann.

### *Senotainia tricuspis* Mg. (Diptera, Sarcophagidae)

Diese Diptere wird in verschiedenen europäischen Ländern als gefährlicher Feind der Bienen betrachtet, aber sie greift auch Vespiden, solitäre Apoiden und Bombinae an.

Die Fliege setzt sich auf die Hymenopteren, während diese eine Blüte besuchen. Während des Kontaktes legt die Fliege eine Larve ab, die in den Körper des Wirtes eindringt (BORCHERT, 1970). Die weisslichen Larven von

1. CUMBER (1949) hat *Bombus*-Arbeiterinnen beobachtet, die trotz Parasitierung ganz normale Trachtflüge ausführten. Eine Deformierung des Abdomens oder ein abnormaler Flug ist kein sicherer Hinweis auf eine Parasitierung.

2. Nach den Beobachtungen von RIEDEL u. SHIMANUKI (1966) verursachen die Larven des ersten Stadiums von *Physocephala texana* Will. den Tod ihrer Wirtstiere dadurch, dass sie die Eingeweide und die Gewebe verzehren. Eine Biene stirbt, bevor die *Conopiden*-Larve das zweite Stadium erreicht.

3. In Kanada haben HOBBS et AL. (1960) in einem Jahr nur eine parasitierte Königin und 109 parasitierte Arbeiterinnen von *Bombus* sp. festgestellt. Die Parasiten waren *Physocephala texana* Will. und *Physocephala sagittaria* Say.

*Senotainia* besitzen ein fadenförmiges Vorderende und ein leicht abgerundetes Hinterende. Sie ernähren sich zuerst von der Haemolymphe des Wirtes, später von seinen Geweben; dazu sind die Mundwerkzeuge mit Häkchen versehen, die zangenartig gegeneinander bewegt werden. Nach einigen Tagen stirbt das parasitierte Insekt und die *Senotainia*-Larve verlässt ihren Wirt, um sich in der Erde zu verpuppen. Die adulten Fliegen schlüpfen nach 10-12 Tagen.

Die Angaben über das Ausmass des Befalls mit *Senotainia* ist sehr verschieden. BOJCO (1948) hat in der Ukraine eine Larve in zwei Proben von *Bombus terrestris* (unter 77 untersuchten Tieren) und in einer Probe von *Bombus lapidarius* (unter 43 Tieren) gefunden. Wir haben vor kurzer Zeit möglicherweise *Senotainia*-Larven bei einer Anzahl von toten *Bombus*-Sammlerinnen gefunden, aber der Erhaltungszustand war so schlecht, dass die Parasiten nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnten.

### Nematoden

#### *Sphaerularia bombi* Dufour (Tylenchida, Allantonematidae)

*Sphaerularia bombi* wurde in der Literatur erstmals von REAUMUR (1742) erwähnt, Seit dieser Zeit war dieser Nematode Gegenstand einer ganzen Anzahl von Arbeiten.

Diese Würmer sind ein wichtiger Faktor bei der natürlichen Kontrolle der Hummeln. Ausser der Sterilisierung des Wirtes verursachen sie noch weit massivere Destruktionen (POUVREAU, 1962).

#### Morphologie

Die Larven, sowie die männlichen und weiblichen Jungtiere haben die normale wurmförmige Gestalt, mit einem zylindrischen Körper, der vorne etwas eingezogen und hinten zugespitzt ist. Die Cuticula zeigt eine feine Ringelung.

Der Geschlechtsdimorphismus ist wenig ausgeprägt, nur in der Grösse unterscheidet sich das Weibchen (mittlere Körperlänge 1,20 mm) vom Männchen (mittlere Körperlänge 1,05 mm). Bei beiden Geschlechtern ist die Mundöffnung von Lippen umgeben, deren Verschmelzung dieser Region ein gleichmässig abgerundetes Aussehen verleiht. Die Sklerotisierung des vorderen Teils des Verdauungskanals — ein buccales Stilett mit leicht nach ventral gekrümmter Spitze — sind die einzigen morphologischen Merkmale dieser Region.

Die *Sphaerularien* sind gonochor (getrenntgeschlechtlich). ♂ und ♀ unterscheiden sich durch die Lage der Geschlechtsöffnungen: Die Spermidukten münden im terminalen Abschnitt des Rektums, während die weibliche Ge-

schlechtsöffnung vor dem Anus liegt und unabhängig ist vom Verdauungskanal. Das Männchen besitzt zwei chitinöse Haken, die Spicula, Bildungen der Rektalwand, die zur Offenhaltung der weiblichen Vulva benutzt werden und die auch bei der Wanderung der Spermien eine Rolle spielen. Beim Männchen ist nur ein einziger, länglicher Hoden vorhanden, der sich über zwei Drittel der Länge des Wurmes erstreckt. Von ihm entspringt ein Kanal, das *Vas efferens*, das sich zu einem Samenbläschen — ein Vorratsorgan für das Sperma — erweitert. Ein zweiter Kanal, das *Vas deferens*, dient der Entleerung des Spermas.

Im weiblichen Genitalapparat ist ebenfalls nur ein einziges Ovar vorhanden. Es handelt sich um einen tubulären Sack, in dem sich die Keimzellen entwickeln. Die verschiedenen Elemente der Geschlechtsorgane (Ovidukte, Uterus, Vagina) sind nur sehr schwer zu unterscheiden. Nur der Endabschnitt des Genitaltraktes und ein langer Uterussack sind sichtbar.

In einer Fortpflanzungsperiode zeigt das *Sphaerularia*-Weibchen beträchtliche sexuelle Veränderungen. Nach der Kopulation dringt das Weibchen in einen Wirt ein. Die Fortpflanzungsorgane des Parasiten machen jetzt einen gigantischen Wachstumsprozess durch, wobei die Gonade vollkommen ausgestülpt wird. Es entsteht ein schlauchartiges Gebilde, bestehend aus Ovar und Uterus, dessen Wachstum durch eine Streckung der Uteruszellen erfolgt. Im Verlauf seiner Entwicklung im Muttertier kann die hypertrophische Gonade ein im Verhältnis zum Körper des Weibchens unproportionales Volumen annehmen (ein 15-20 000 faches Volumen nach einigen Autoren). Am Ende seiner Entwicklung kann sich der Uterussack vom mütterlichen Körper lösen.

### Entwicklung

Nach der Befruchtung im Uterus erfolgt die Embryonalentwicklung innerhalb des « Schlauches », bevor die Eier in den Körper des Wirtes übertragen werden. Während der Postembryonalentwicklung kommt es zu mehreren Häutungen, so dass man fünf Larvenstadien unterscheiden kann.

Die Larven von *Sphaerularia bombi* halten sich nur kurze Zeit in der Leibeshöhle der *Hummeln* auf. Es hat den Anschein, dass sie ihren Wirt noch vor der Imaginalhäutung verlassen.

**Biologie :** Die parasitierende Form ist das Weibchen (Abb. 5, S. 57). Obwohl verschiedene Autoren (SCHNEIDER, 1883; STEIN, 1956; NICKLE, 1967) versucht haben, die Infektion der Hummeln durch das Eindringen der Nematoden in die Larven im Nest zu erklären<sup>1</sup>, ist es wahrscheinlich, dass die Infektion der

1. Falls man annimmt, dass die Infektion im Nest der Hummeln erfolgt, erhebt sich die Frage, wie die Nematoden in das Nest gelangen, denn die parasitierten Königinnen werden steril und haben keine Möglichkeit, eine Kolonie zu gründen. Ausserdem müssten die Nematoden die Fähigkeit besitzen, die Larven einer bestimmten Kaste auszuwählen, denn die Arbeiterinnen und die Männchen sind niemals parasitiert.

Hummeln während der Überwinterung der Königinnen erfolgt<sup>1</sup> (LEUCKART, 1887; CUMBER, 1949; POUVREAU, 1962; ALFORD, 1969; POINAR u. Van der Laan, 1972).

Im Herbst dringen die befruchteten Weibchen von *Sphaerularia bombi* zu einer Zeit in den Körper der *Hummel*-Königin ein, wo sich diese im Boden in Winterruhe befindet. Der Vorgang des Eindringens in den Körper des Wirtes ist nur ungenügend bekannt. Es scheint, dass die Einwanderung durch die Intersegmentalmembran oder durch die Analöffnung erfolgt.

Nach Beendigung der Winterruhe (März-April) begeben sich die *Hummel*-Königinnen auf Nahrungssuche. Äusserlich ist ihnen die Parasitierung nicht anzumerken. Erst später im Frühjahr zeigt sich ein Unterschied im Verhalten gegenüber gesunden Tierun. Parasitierte Tiere sind an ihrem schwerfälligen Flug und in ihrer geringeren Aktivität kenntlich.

Nach einer Entwicklungszeit in der Leibeshöhle der *Hummeln* durchbohren die *Sphaerularia*-Larven die Darmwand und verlassen den Körper durch den Anus oder sie werden mit den Exkrementen ausgeschieden.

POINAR u. Van der LAAN (1972) haben gezeigt, dass infizierte *Hummel*-Königinnen Larven des dritten Stadiums auf die Erde absetzen. Hier erfolgen zwei weitere Häutungen, bevor die Nematoden kopulieren und die Weibchen bereit sind, in einen neuen Wirt einzudringen.

Als Folge der Läsionen in den Fortpflanzungsorganen der *Hummel*-königin durch die Parasiten unterbleibt die Nestgründung.

Zu Beginn der Flugperiode gibt es meist nicht den geringsten Unterschied zwischen den Gonaden gesunder und infizierter Königinnen. Während der Winterruhe wird also der Körper des Wirtstieres durch den Nematoden nicht geschädigt.

Zu einem späteren Zeitpunkt im Frühjahr zeigt jedoch die histologische Untersuchung, dass es nicht nur zu einem Stillstand der Ovarentwicklung, sondern auch zu einer Degeneration verschiedener Elemente des Ovars gekommen ist. Die Schädigung betrifft zuerst die Oozyten und die Nährzellen. Die Oozyte degeneriert und wird durch das sie umgebende Follikel epithel resorbiert. Später werden auch die Nährzellen von den Veränderungen betroffen und resorbiert.

Die durch die Parasitierung hervorgerufenen Veränderungen sind nicht auf die parasitäre Kastrierung beschränkt. Eine genaue Untersuchung der *Corpora allata* ergibt, dass auch bei dieser die Aktivität eingestellt wird (PALM, 1948). Die *Corpora allata* infizierter Tiere sind oft viel kleiner als die von

1. Für diese zweite Hypothese ist nicht ganz klar, wie die Verteilung der Nematoden auf die Überwinterungsplätze erfolgen soll. Einige Autoren haben festgestellt, dass mit *Sphaerularia bombi* infizierte *Hummel*-Königinnen später zu ihren Überwinterungsplätzen zurückkehrten, und dass sich in der Folge die Nematoden hier verbreiten konnten.



gesunden. Dagegen sind die histologischen Veränderungen nicht immer sehr deutlich.

Die Art der durch die Parasitierung hervorgerufenen Effekte erweist sich als komplex. Palm betrachtet den Nematoden als pathogenen Organismus, der eine toxische Substanz abscheidet, verantwortlich für den Grossteil der Störungen bei den parasitierten Hummel-Königinnen. Die Tiere würden eine Unterversorgung mit gonadotropem Hormon aufweisen, die als direkte Ursache des Stillstands der Ovarentwicklung und der parasitären Kastration zu betrachten sei. Die Störungen in dem Corpora allata würden demnach die wesentlichsten Auswirkungen der Parasitierung bilden. Es wäre von Interesse, das Problem im Licht unserer heutigen Kenntnisse über die Zusammenhänge zwischen der Vitellogenese und den endokrinen Stimuli aus dem retrocerebralen Komplex von neuem zu untersuchen. Dabei wäre der Einfluss der retrocerebralen Drüsen und der *Pars intercerebralis* auf die sexuelle Aktivität gesunder und parasitierter Hummel-Königinnen zu untersuchen.

### *Intensität der Infektion*

Der Infektionsgrad der einzelnen Königinnen schwankt von einem Jahr zum anderen. Der Grossteil der Königinnen beherbergt zwischen ein bis sechs Nematodenweibchen. Nur selten findet man eine grössere Anzahl.

Der Prozentsatz der Infektion ist verschieden, je nach Art der Überwinterung und nach verschiedenen Faktoren der Infektion (POUVREAU 1962). Der Prozentsatz der Hummel-Königinnen, die in der freien Natur infiziert werden, schwankt je nach Art zwischen 35-90 %.

Wir konnten bei sämtlichen in Frankreich gesammelten Hummel-Arten und bei einigen Psithyrus-Weibchen Infektionen mit *Sphaerularia bombi* feststellen.

## DISKUSSION — SCHLUSSFOLGERUNGEN

Ein Überblick über die Feinde der *Hummeln* zeigt, wie komplex die Beziehungen zwischen ihnen und den Hummeln sind. Manche Tiere sind den Hummeln nützlich, weil die deren Feinde vernichten, gleichzeitig aber auch schädlich, weil sie diese selbst angreifen. So z. B. die Asiliden, welche Bienen, Hummeln, Wespen und andere Insekten jagen; dasselbe trifft auf gewisse Spinnen, Kröten und manche Vögel zu, die zwar alle auf Hummeln Jagd machen, infolge ihrer Polyphagie aber auch Insekten fressen, die Hummel-feinde sind.

Während ihres ganzen Lebenszyklus sind die adulten Hummeln Räubern und Parasiten ausgesetzt. Während der Überwinterung werden Hummel-

Königinnen zur Beute von räuberischen Nagetieren und sie werden zu Wirten für Nematoden wie *Sphaerularia bombi*. Im Frühjahr werden junge und erwachsene Stadien gleichermassen von Nagetieren vernichtet. Und während des Sommers können zahlreiche Räuber und Parasiten die Hummelpopulationen reduzieren, zumindest in begrenzten Gebieten.

Leider besitzen wir keine präzisen Informationen darüber, in welchem Umfang Räuber und Parasiten die Hummelpopulationen verringern. Die publizierten Beobachtungen geben meist den Prozentsatz der in den Kolonien festgestellten Parasitierung an. Die durch Asiliden verursachten Verluste sind meist gering, da diese Insekten nur selten in grosser Häufigkeit vorkommen. Die Angriffe der *Conopidae* auf die sammelnden Hummeln können Rückwirkungen auf ihre Bestäubungsleistung (CLAUSEN, 1940) wie auf die Entwicklung der Kolonie haben, obwohl auch diese Insekten relativ selten sind.

Von den Wirbeltieren fressen die Vögel vor allem die erwachsenen Insekten, die Säuger jedoch die im Boden lebenden Entwicklungsstadien. Die schwerwiegendsten Folgen hat die Vernichtung der Mutterkönigin der Kolonie.

Ohne Zweifel können Räuber in beträchtlichem Masse die Zahl ihrer Beutetiere beeinflussen. Man muss sich aber fragen, ob es sich dabei um zufällige Ereignisse handelt, oder um einen Regulationsmechanismus für die Population. Es ist nicht immer leicht, die in der Natur oder im Laboratorium erhaltenen Resultate richtig zu interpretieren, da man oft schwer sagen kann, ob eine festgestellte Ursache einer Mortalität von primärer oder sekundärer Wirkung ist.

Wenn z.B. ein erschöpftes Insekt von einem Räuber getötet wird, so ist die Funktion des letzteren nur sekundär. Wenn Insekten nach einer Parasitierung zugrunde gehen, muss man sich fragen, ob die Mortalität die direkte Folge der Parasitierung ist, oder ob nicht die Resistenz des Wirtstieres aus anderen Gründen geschwächt worden war. Die unmittelbare Todesursache darf nicht verwechselt werden mit primären Faktoren, die vielleicht schon zu einer früheren Zeit wirksam waren.

Neben den biotischen Faktoren, die zu einer natürlichen Begrenzung der *Hummel*-Population führen, müssen auch die Faktoren der künstlichen Kontrolle, d.h. die menschlichen Eingriffe, erwähnt werden. Es bilden vor allem die Pflanzenschutzmittel eine grosse Gefahr für die blütensuchenden Tiere. Die Vergiftung dieser Insekten erfolgt dann, wenn Insektizide zur Blütezeit der Pflanze angewandt werden.

Vergiftungen können auch auf anderem zunächst unerwartetem Wege eintreten :

1. Bei der Behandlung von Obstbäumen können auch blühende Wildpflanzen der Umgebung kontaminiert werden.

2. Die bestäubenden Insekten können mit vergiftetem Wasser von Blättern oder Blüten in Berührung kommen.
3. Die Insekten können vergifteten Nektar oder Pollen eintragen. Manche Insektizide (besonders die Phosphorverbindungen) hinterlassen ziemlich stabile Rückstände.

Eine Anzahl von Arbeiten beschäftigt sich mit Bienengiftungen durch fluorhaltige Abgase. DREHER (1965) hat festgestellt, dass eine erhöhte Mortalität zu erwarten ist, wenn eine Biene während ihres Lebens mehr als 10 µg Fluor aufgenommen hat. Obwohl keine genaueren Angaben darüber vorliegen, haben wir doch keinen Grund zur Annahme, dass *Hummeln* gegenüber Vergiftungen resistenter sind.

Schliesslich muss als weiterer menschlicher Eingriff erwähnt werden, dass *Hummeln* oft Objekte von massiven Jagden sind, die für die eigene Sammlung oder für den Tausch durchgeführt werden.

*Eingegangen im April 1973*

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMOVIC Z. R., 1963. The feeding habits of some Asilid species (*Asilidae, Diptera*) in Yugoslavia. *Arch. Biol. Sci.* XV (1-2); 41-74.
- ADAMOVIC Z. R., 1963. Ecology of some Asilid-species (*Asilidae, Diptera*) and their relation to honeybee (*Apis mellifica* L.) Mus. Hist. Nat., Beograd (édit. hors série); 102 p. (En yougoslave ; résumé anglais).
- ALFORD D. V., 1968. The biology and immature stages of *Syntretus splendidus* (Marshall) (*Hymenoptera : Braconidae : Euphorinae*), a parasite of adult bumblebees. *Trans. roy. entomol. Soc. London*, 120 (17), 375-393.
- ALFORD D. V., 1969. *Sphaerularia bombi* as a parasite of bumble bees in England. *J. Apic. Res.* 8 (1); 49-54.
- ATKINSON N. K., 1964. House sparrow eating bumble-bee. *Brit. Birds*; 57.
- BOJCO A. K., 1948. A new kind of myiasis in Bumble Bees. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR (N.S.)*, 61 (2); 423-424. (En russe; résumé anglais).
- BROWER L. P., BROWER J. V. Z., WESTCOTT P. W., 1960. Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to bumblebees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboïdes*), with a discussion of aggressive mimicry. *The Amer. Naturalist*. 94 (878); 343-355.
- COTT H. B., 1936. The effectiveness of protective adaptations in the hive-bee illustrated by experiments on the feeding reactions, habit formation and memory of the common Toad. *Proc. Zool. Soc. London*; 111-133.
- CUMBER R. A., 1949. Humble-bee parasites and commensals found within a thirty mile radius of London. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, A, 24; 119-127.
- DREHER K., 1965. Empoisonnement des abeilles par le fluor. *Pull. apic., Doc. scient. et techn. inform.*, VIII (2); 123-126.
- FORD E. B., 1972. Génétique écologique. Gauthier-Villars édit., Paris; 448 p.
- FRISON T. H., 1926. Contributions to the knowledge of the inter-relations of the bumble-bees of Illinois with their animate environment. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 19; 203-234.
- GEROUDET P., 1947. *Les rapaces*. Édit. Delachaux et Niestlé. 270 p.

- HOWELL J. F., 1967. Biology of *Zodion obliquefasciatum* (Macq.) (Diptera : Conopidae). A parasite of the alkali bee, *Nomia melanderi* Ckll. (Hymenoptera : Halictidae). Wash. Agric. Exper. Stat., Techn. Bull. 51; 1-33.
- JOHANSEN C. A., 1966. Digest on bee poisoning, its effects and prevention, with an annotated list of 92 insecticides. *Bee World*, 47 (1); 9-25.
- LESCURE J., 1965. *L'alimentation et le comportement de prédation chez Bufo bufo L.* Thèse. Paris. 164 p.
- LEUCKART R., 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. *Abh. kgl.-Sächs. Gesellsch. Wiss.*, 22; 567-704.
- LINSLEY E. G., 1960. Ethology of some bee- and wasp-killing robber flies of southeastern Arizona and Western New-Mexico (Diptera : Asilidae). *Univ. Calif. Public. Entomol.* 16 (7): 357-392.
- MASON L. G., 1965. Prey selection by a non-specific predator. *Evolution*, 19; 259-260.
- MEIJERE J. C. H. de, 1904. Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopiden. *Tijdschr. v. Entomol.*, 46; 144-225.
- MELIN D., 1923. Contributions to the knowledge of the biology, metamorphosis and distribution of the Swedish Asilids in relation to the whole family of Asilids. *Zoll. Bidrag Fran Upsala*, 8; 1-317.
- NICKLE W. R., 1967. On the classification of the insect parasitic nematodes of the *Sphaerulariidae* Lubbock, 1861 (Tylenchoidea; Nematoda). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 34; 72-94.
- PANTEL J., 1910. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. *La Cellule*, 26; 27-216.
- PLATH O. E., 1934. Bumblebees and their ways. *MacMillan Co.*, N. Y. 201 p.
- POINAR G. O. JR et LAAN P. A. VAN DER, 1972. Morphology and life history of *Sphaerularia bombi*. *Nematologica*, 18; 239-252.
- POUVREAU A., 1962. Contribution à l'étude de *Sphaerularia bombi* (Nematoda, Tylenchida), parasite des reines de Bourdons. *Ann. Abeille*, 5 (3); 181-199.
- POUVREAU A., 1973. Les ennemis des Bourdons. I. Étude d'une zoocénose : le nid de Bourdons. *Apidologie* 4 (2); 103-148.
- POWELL J. A. & STAGE G. I., 1962. Prey selection by Robberflies of the genus *Stenopogon*, with particular observations on *S. engelhardti* Bromley (Diptera, Asilidae). *The Wasm. Journ. of Biol.*, 20 (1); 139-157.
- RÉAUMUR R. A. F. DE 1742. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 6, 22.
- RETTENMEYER C. W., 1970. Insect mimicry. *Ann. Rev. Entomol.*, 15; 43-74.
- RIEDEL S. M. & SHIMANUKI H., 1966. A conopid fly parasite found in the honey-bee. *Journ. of Invert. Pathol.*, 8 (2); 272-273.
- SCHNEIDER A., 1885. Über die Entwicklung der *Sphaerularia bombi*. *Zool. Beitr.* I; 1-9.
- STEIN G., 1956. Weitere Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Dufour. *Zeitschr. f. Parasitenkunde* 17; 383-393.
- WHITFIELD F. G. S., 1925. The relation between the feeding habits and the structure of the mouth-parts in the *Asilidae* (Diptera). *Proc. Zool. Soc. London*, II; 599-638.
-