

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Universität Leiden.)

ÜBER DIE ORIENTIERUNG DES BIENENWOLFES (*PHILANTHUS TRIANGULUM* FABR.).

Von

N. TINBERGEN.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 15. Januar 1932.)

Inhalt.		Seite
I.	Die Lebensweise von <i>Philanthus triangulum</i> FABR.	305
II.	Fragestellung	309
III.	Die Heimkehrfähigkeit der Hymenopteren	310
IV.	Versuche über die Heimkehrfähigkeit.	312
	A. Dressur auf den Reizkomplex „Zapfenkreis“	312
	B. Dressur auf optische Merkmale	315
	C. Dressur auf olfaktorische Merkmale	317
	D. Einige weitere Untersuchungen über die Natur der optischen Orientierung	319
	1. Dressur auf Farbplatten.	319
	2. Die Grenze zwischen Fernorientierung und Nahorientierung	322
	E. Zusammenfassung der Versuche über die Heimkehrfähigkeit	323
V.	Die Bienenjagd	324
	A. Beobachtungen	324
	B. Versuche	325
	1. Versuche mit antennenlosen Wespen	326
	2. Versuche mit bienendufttragenden Fliegen	327
VI.	Der Bau der antennalen Sinnesorgane	328
VII.	Zusammenfassung der Ergebnisse	333
VIII.	Literaturverzeichnis.	334

I. Die Lebensweise von *Philanthus triangulum* Fabr.

Obwohl wir an verschiedenen Stellen (BOUVIER [6], BOUWMAN [7], BISCHOFF [3, 4], FABRE [9], VERHOEFF [28], HAMM a. RICHARDS [16] u. a.) Angaben über die Lebensweise des „Bienenwolfes“ finden, scheint es mir angebracht, der Beschreibung meiner Versuche eine kurze Schilderung der normalen Lebensweise voranzuschicken, erstens weil dieses zum besseren Verständnis der Versuche nützlich sein wird, zweitens weil ich einige ergänzende Tatsachen mitteilen kann.

Der Bienenwolf, *Philanthus triangulum* FABR., ein zu den Grabwespen gehöriges Hymenopteron, ist in Holland ein wahres Sommertier; man sieht die Imagines vom Anfang Juli bis zum Ende September; die

Fortpflanzungszeit fällt zwischen Mitte Juli und Ende August. Zu dieser Zeit wurden die Versuche angestellt und zwar im Freien an einem Nistplatz unweit des Zuiderseestädtchens Harderwijk in der holländischen Provinz Gelderland, wo Hunderte von Wespen im Sandboden einer ausgewehten Heidelandschaft ihre Höhlen hatten. Auch hier beobachtete ich Anfang Juli die ersten Wespen. Da *Philanthus* gegen Kälte und Feuchtigkeit sehr empfindlich ist und erst bei schönem warmem Wetter rege wird (er scheint noch beträchtlich empfindlicher zu sein als die Biene), gab es bei regnerischem und sogar schon bei trübem Wetter wenig zu beobachten, weil die Wespen dann den ganzen Tag in ihren Höhlen verblieben. Es ist auch der ungünstigen Witterung zuzuschreiben, daß einige von meinen Beobachtungen, namentlich die aus den ersten Wochen stammenden, mehr oder weniger fragmentarisch sind.

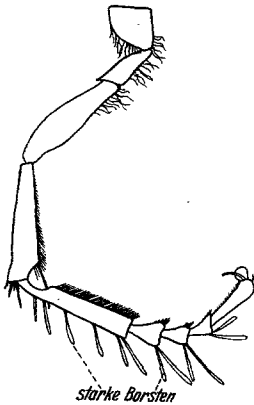


Abb. 1. Rechtes Vorderbein von *Philanthus triangulum* ♀.

Aus den Zellen heraus, in denen die Puppen den ganzen Winter verbracht hatten, gruben sich die geschlüpften Imagines ziemlich senkrecht empor, und zwar stammten aus jedem Nest bis zu 7 Tiere, sowohl ♂♂ als ♀♀. Diese ♀♀ — über welche die hier folgenden Beobachtungen und Versuche ausschließlich handeln werden — fingen nicht sofort an, neue Nester zu graben und Beutetiere zu sammeln, sondern trieben sich einige Tage hindurch über die sonnige Fläche herum. Es ist vielleicht anzunehmen, daß sie sich in dieser Periode mit den optischen Eindrücken, welche die Umgebung bot, vertraut machten.

Vom Moment des Ausschlüpfens an zeigten alle Tiere dadurch ihre Grabwespenatur, daß sie immer wieder aufs Neue an den verschiedensten Stellen zu graben angingen, wobei sie nicht in derselben Weise wie es für *Bembex* (z. B. von BISCHOFF [4]) angegeben wird, ihren „Scharrkamm“ gebrauchten, sondern mit den an den Außenseiten der Tarsalglieder sich befindenden starken Borsten den Sand fortschaufelten (Abb. 1).

Es kam aber vorläufig nicht soweit, daß wirkliche Nester entstanden, sondern es wurde jedesmal nur einige Minuten bis zu 1 Stunde lang gegraben, dann ließ die Wespe plötzlich das Ganze im Stich und fing an einer neuen Stelle zu graben an. Diese ganze „Grableidenschaft“ mutete sonderbar und sehr unzweckmäßig an. Jede Wespe wiederholte dieses Verfahren während mehrerer Tage unendlich viele Male, bevor sie zuletzt ein richtiges Nest anfertigte und zu jagen anfang. Man würde dies vielleicht als ein „Wählen“ einer zusagenden Niststelle betrachten können,

wenn sich das unvollendete Graben nicht an denselben Stellen abspielte, wo nach einigen Tagen zahlreiche Nester entstanden. Ich beobachtete sogar zu wiederholten Malen, daß eine Wespe ein von einer anderen Wespe verlassenes Grabwerk zu einem ordentlichen Nest vervollkommnete. Ich glaube vielmehr, wir müssen dieses Verhalten als das „Erwachen“ des Grabtriebes deuten, der in den ersten Tagen noch nicht final gerichtet und mit anderen Handlungen zweckmäßig verkettet ist. Wir sehen hier, bei diesen in ihren Instinkthandlungen so wenig plastischen Insekten, eine Periode auftreten, die wir eine „Jugend“ nennen müssen.

Am 16. Juli sah ich die erste Wespe mit Beute heimkehren und bald nachher waren viele Wespen mit der Brutsorge beschäftigt. Die Anzahl der arbeitenden Tiere nahm jedoch bis Ende August regelmäßig zu.

Das Graben einer neuen Höhle dauerte höchstens etwa 3—6 Stunden, nahm jedenfalls nie mehr als einen halben Tag in Anspruch. Die Höhle bestand aus einem 40—80 cm langen Schacht, der anfänglich fast horizontal, bald aber schräg nach unten verlief, so daß die Zellen in etwa 20—50 cm Tiefe lagen. Der Sand wurde von der Wespe hinausbefördert und blieb draußen am Eingang liegen, so daß jedes Nest an einem ovalen Sandfleck von etwa 10 cm Durchmesser erkennbar war. An verschiedenen Stellen des Schachtes wurden die Zellen seitwärts ausgegraben, jede Zelle wurde mit 3—6 Bienen versehen (nach BOUWMAN 5—8, nach VERHOEFF 2), dann wurde das Ei an eine von den Bienen abgesetzt und die Zelle wurde mit Sand verschlossen, worauf eine neue Zelle gegraben wurde. Hieraus ergab sich, daß jede Wespe, nachdem sie eine Zelle gefüllt hatte und also eine Zeitlang regelmäßig aus- und eingeflogen war, während längerer Zeit unten blieb, ein Umstand, der beim Experimentieren oft sehr hinderlich war. Nachdem in dieser Weise vier oder fünf, manchmal noch mehr Zellen angefertigt worden waren, verließ die Wespe das Nest und grub ein neues, bald in der unmittelbaren Nähe, bald in ansehnlicher Entfernung, wie ich zufällig an einer markierten Wespe feststellen konnte, die im Verlauf einer Woche nach einer etwa 50 m vom ursprünglichen Nest entfernten Stelle umgesiedelt war. Diese Beobachtungen zeigen, daß die Wespen sich bei jedem neugegrabenem Nest aufs neue orientieren müssen. Während eine Wespe mit dem Graben eines neuen Schachtes beschäftigt war, kam sie dann und wann heraus, flog auf und schwebte einige Sekunden über dem Nest. Diese kurzen Ausflüge wurden maximal etwa 10mal wiederholt, bevor die Wespe endgültig ausflog. Dann aber beschrieb sie einen richtigen „Orientierungsflug“, indem sie längere Zeit (bis zu 2 Min., durchschnittlich jedoch etwa 20 Sek.) um das Nest herumflog. Hierbei stellte sie sich immer wieder aufs neue symmetrisch in der Richtung des Nestes ein, beschrieb immer weitere Bogen und erhob sich allmählich höher, so daß sie eine immer größere Umgebung übersehen konnte.

Diese Orientierungsflüge beim Verlassen des Nestes sind von manchen Forschern (WAGNER [31], FERTON [10], den PECKHAMS [23], OFFINGER [22a]) bei verschiedenen Hymenopteren beschrieben worden. Über ihre Bedeutung hat erst OFFINGER auf experimentellem Wege Näheres erfahren. Es stellte sich heraus, daß der Orientierungsflug der Biene dazu dient, sich die Lage einer Sammelstelle mit Hilfe der in der weiteren Umgebung vorhandenen Orientierungsmarken ins Gedächtnis einzuprägen. Eine Dressur auf Marken der unmittelbaren Umgebung der Sammelstelle erfolgt ausschließlich während des Anfluges.

Nach dem Orientierungsflug begab sich die Wespe ins Jagdrevier und fing sich eine Biene. Das Töten der Biene ist ausführlich von FABRE beschrieben worden und meine Beobachtungen stimmen mit den FABRESCHEN genau überein. Zur Beobachtung stellte ich eine Wespe und eine Biene unter eine Glasglocke (Käseglocke). Anfänglich versuchten beide zu fliehen und die Wespe achtete nicht auf die Biene, aber schon bald wurde sie ruhiger und wenn die Biene in ihre Nähe kam, reagierte sie, gewöhnlich erst, nachdem die Biene zufällig die Antennen der Wespe be-



Abb. 2. Das Stechen der Biene.

rührt hatte, im Nu durch Einnehmen der Stichhaltung und tötete die Biene, indem sie ihr Abdomen vor der Ventralseite der Biene krümmte und ihren Stachel ventral hinten in den Kopf der Biene führte (Abb. 2). Die Biene versuchte vergeblich

auf der glatten und harten Oberfläche des Abdomens der Wespe einen Anhaltspunkt zu finden. Nach einigen Sekunden war sie bereits völlig wehrlos und bewegte nur noch schwach die Beine.

BISCHOFF (4) beschreibt die Jagdweise von *Philanthus* wie folgt: „*Philanthus* bringt der sammelnden Honigbiene blitzschnell einen Stich bei und wartet neben seiner zu Boden gefallenen Beute, bis deren Bewegungen aufgehört haben.“ Dieses trifft, wie aus dem Obengesagten hervorgeht, nicht zu.

Jetzt fing die Wespe immer sofort an, der Biene ihren Honigvorrat zu nehmen. Mit den großen Mandibeln hielt sie sich den Kopf des Opfers vor, preßte dessen Hinterleib kräftig zwischen zwei Beinpaare und das Abdomen und leckte sorgfältig den am Munde hervortretenden Honig auf. Nachdem sie dieses einige Male wiederholt hatte, nahm sie die Biene in der üblichen Weise unter sich, nämlich mit dem Kopf nach vorne und dem Bauch nach oben, und versuchte davonzufliegen.

Das Heimkehren der beutetragenden Wespen konnte ich im Felde unendlich viele Male beobachten. Die Wespen brachten nur Bienen (*Apis mellifica* L.) an. Von den meisten Autoren wird als Beute von *Philanthus* nur die Honigbiene, manchmal auch *Halictus*-Arten angegeben; ich fand einmal eine Hummel (*Bombus terrestris* L.), die aber von der Wespe wieder hinausbefördert wurde.

Beim Nest angelangt, ließ sich die Wespe langsam nieder und gelangte gewöhnlich genau vor den fast immer verschlossenen Eingang,

klopfte mit den Antennen auf den Sand und fing ohne ihre Beute hinzulegen zu graben an, schob die Biene ein wenig zurück und kroch hinein. Im Anfang der Saison nach etwa 30 Min., später aber meistens innerhalb 10 Min., kam sie wieder heraus, verschloß (obwohl nicht immer) die Öffnung und flog nach kurzem Orientierungsflug davon, sich eine neue Biene zu holen.

Über die Plastizität des Verhaltens läßt sich folgendes bemerken. Wenn die mit Beute heimkehrende Wespe eine etwaige Störung am Neste vorfand, legte sie manchmal die Biene hin und widmete sich ganz dem Auffinden bzw. Wiederherstellen des Nestes. Wenn dieses fertig war, suchte sie entweder zu Fuß oder fliegend nach der Biene. Fand sie diese wieder, so führte sie die Beute bald in der richtigen Weise, bald aber ganz schief oder quer in der Lage in der sie sie vorgefunden hatte, wieder mit sich und brachte sie heim. Nur in einem Falle beobachtete ich, wie eine Wespe unter diesen Umständen die Biene von neuem stach, in den mehr als 25 anderen Fällen aber unterblieb das Stechen.

Bis Anfang September gruben und jagten die Wespen regelmäßig, insofern das Wetter es erlaubte. Dann aber kamen nach und nach weniger Wespen mit Bienen heim, obwohl in der angrenzenden Heidelandschaft noch reichlich Bienen vorhanden waren. Bei genauerer Beobachtung zeigte sich, daß die Wespen an sonnigen Tagen zwar immer rege waren und herauskamen; sie waren aber nur noch mit Graben beschäftigt und flogen nicht mehr zur Bienenjagd aus. Das Graben geschah wie im Anfang Juli wieder ganz unzweckmäßig an den verschiedensten Stellen. Von Brutfürsorge war nicht mehr die Rede. Bis zum Tode blieben die Wespen nur noch „Grabtiere“, die ihrem letzten mit dem Fortpflanzungsgeschäft im Zusammenhang stehenden Trieb „blindlings“ gehorchten.

Wir sehen also, wie sich das Grabinstinkt sowohl nach- wie vortempiert äußert.

II. Fragestellung.

Im vorigen Abschnitt haben wir ganz oberflächlich die Lebensweise der Weibchen von *Philanthus triangulum* kennengelernt. In zwei Hinsichten schien mir das Verhalten dieser Wespen einer experimentellen Prüfung besonders zugänglich. Erstens fragt es sich, auf Grund welcher Sinnesreize die Tiere imstande sind, mit einer so großen Gewißheit heimzufinden; und ob hier die Erinnerung eine große Rolle spielt. Zweitens fällt es auf, daß die Wespen fast ausnahmslos Honigbienen erbeuten und keine anderen, ähnlichen Insekten. Die verschiedensten Insekten kamen nämlich in der Nähe vor, und die Wespen mußten also wohl eine „Wahl“ treffen.

Diese beiden Arten der Orientierung, das Heimfinden und das Erkennen der richtigen Beute, können in grundverschiedener Weise vor sich gehen. Es ist also notwendig, die beiden Fragen einzeln zu untersuchen.

III. Die Heimkehrfähigkeit der Hymenopteren.

Es gibt viele ausgezeichnete Arbeiten über die Orientierung der Insekten, insbesondere über das Heimkehrvermögen der Hymenopteren. Am eingehendsten sind wohl die sozialen Hymenopteren, namentlich die Bienen und die Ameisen untersucht worden. Auch bei den solitären Hymenopteren ist die Heimkehrfähigkeit schon von vielen Forschern studiert worden, aber dadurch, daß diese Tiere solitär und also selten in beliebiger Zahl vorhanden sind, fehlen hier systematisch durchgeführte Untersuchungen. Bevor wir also die Resultate besprechen, welche die nachfolgenden Experimente mit einem solitären Hymenopteron ergaben, gilt es einen Überblick über das von den sozialen Hymenopteren Bekannte zu gewinnen.

WATSON (32) macht einen Unterschied zwischen „proximate orientation“ = Nahorientierung und „distant orientation“ = Fernorientierung. Er redet von Nahorientierung, wenn das Tier sich nur auf das Ziel, das heißt nur mit Hilfe der vom Ziel ausgehenden Reize orientiert. Sobald es außerhalb der Einflußsphäre des Zieles gerät, nützt ihm diese Orientierungsart nicht mehr. Erst wenn sich ein Tier außerhalb dieses Gebietes orientiert zum Ziel begeben kann, spricht WATSON von Fernorientierung. Diese Fernorientierung ist also auf nicht vom Ziel ausgehende Reize gerichtet. Sie wird meistens auf Mnemotaxien (KÜHN [18]) beruhen, also mittels ins Gedächtnis aufgenommenen Reize vor sich gehen. Diese WATSONSche Einteilung entspricht den natürlichen Verhältnissen wohl sehr gut.

In den früheren Arbeiten hat man immer wieder versucht, das Heimfinden zu erklären, ohne mnemische Vorgänge anzunehmen. Später haben sich diese Versuche als verfehlt erwiesen.

Bei der Biene war man lange Zeit darüber im Ungewissen, ob das Heimfinden auf Grund einer mnemischen Orientierung oder nur in anderer Weise vor sich geht (BETHE [2] kontra v. BUTTEL-REEPEN [8] und FOREL [15]). In letzterer Zeit hat sich aber WOLF (33, 34) mittels moderner Methoden endgültig mit BETHES „unbekannter Kraft“ auseinandergesetzt. WOLF hat gezeigt, daß die Biene imstande ist, sich ausschließlich mnemisch zu orientieren. Die Fähigkeiten, verschiedene Farben und Düfte zu unterscheiden, die v. FRISCH (12, 13) in seinen klassischen Arbeiten nachgewiesen hat, spielen auch beim Heimfinden eine große Rolle. Während die Fernorientierung hauptsächlich optisch zustande kommt, werden zur Nahorientierung sowohl olfaktorische wie optische Merkmale benutzt, und zwar wird an den olfaktorischen am hartnäckigsten festgehalten. Viele Versuche widmete WOLF der von BETHE angenommenen aber von v. BUTTEL-REEPEN u. a. wieder verworfenen „unbekannten Kraft“. Das Sichstauen der Bienen bei Stockverschiebungen enthielt ja noch immer ein rätselhaftes Element, das mit den bereits bekannten Tatsachen nicht befriedigend zu deuten war. Die WOLFSchen Versuche nun wiesen ein durch die Antennen ermöglichtes „Registriervermögen für gemachte Drehungen“ nach, also wieder eine auf mnemische Vorgänge beruhende Fähigkeit.

Wenden wir uns jetzt den solitären Hymenopteren zu. Wie gesagt, liegen hier größere, planmäßig durchgeführte Untersuchungen nicht vor und vielleicht ist es diesem Umstand zuzuschreiben, daß hier eine recht große Verwirrung herrscht.

FABRE (9) beschreibt seine Beobachtungen an *Bembex*, *Cerceris* und *Chalicodoma*. *Bembex* findet das Nest sofort wieder, wenn während ihrer Abwesenheit

optische Änderungen am Nest angebracht worden sind. FABRE bringt weiter eine Anzahl *Cerceris*-♀♀ in eine 3 km vom Nistort entfernte Stadt und läßt sie dort fliegen. Viele, nicht alle, finden zum Nest zurück. Ein ähnlicher Versuch mit *Chalicodoma* ergibt ein ähnliches Resultat. Wenn dagegen das Nest um 2 m verstellt wird, findet die *Chalicodoma* nicht heim, sondern kommt immer an die alte Stelle zurück, dreht sich zu wiederholten Malen von neuem in die Flugbahn ein und sucht an der ursprünglichen Stelle weiter.

FERTON (10) hat viele ausgezeichnete Beobachtungen an solitären Hymenopteren gemacht. In einem Kapitel über die Orientierung und die Heimkehrfähigkeit kommt er auf Grund seiner Beobachtungen und Versuche an *Osmia rufo-hirta* und *Osmia ferruginea* zu dem Ergebnis, daß bei der Heimkehrfähigkeit der Gesichtssinn, der Fern- und der Kontaktgeruchssinn eine Rolle spielen und außerdem die Fähigkeiten („les facultés“) der Erinnerung und der Aufmerksamkeit („l'attention“). Auf Grund der FERTONschen Angaben schließt aber PIÉRON (24) bei *Osmia rufo-hirta* auf einen „Muskelsinn“ („sens musculaire“) statt eines von FERTON angenommenen optischen Ortsgedächtnisses. Den Interpretierungen FERTONS, insbesondere wo es den Geruchssinn betrifft, möchte ich aber nicht ohne weiteres beipflichten. Ebenso wenig wie die meisten Forscher auf diesem Gebiet wandte auch er Dressurmethode an und erhielt daher meistens mehr negative als positive Ergebnisse. FERTON beschreibt sehr deutlich, wie *Osmia ferruginea* einen Orientierungsflug über dem Nest abhält, „afin de s'en fixer dans la mémoire le nouvel emplacement“.

Die PECKHAMS (23), denen wir viele sorgfältige Beobachtungen an solitären Wespen verdanken, widmen einen ganzen Abschnitt dem „Richtungssinn“ der solitären Wespen. Sie erwähnen und beschreiben „locality studies“ bei *Ammophila urnaria*, *Sphex ichneumonea*, *Astata bicolor*, *Astata unicolor*, *Cerceris deserta*, *Cerceris nigrescens* und *Cerceris clypeata*. Es ist aus den Beschreibungen klar, daß es sich hier um „Orientierungsflüge“ handelt. Ihre Schlußfolgerung lautet: „... that wasps are guided in their movements by their memory of localities.“

BOUVIER (5) hat einen Dressurversuch bei *Bembex labiatus* FABR. angestellt. Er legte einen flachen Stein über den Nesteingang und verstellte ihn 2 Tage nachher um 20 cm. Als die Wespe zurückkam, ließ sie sich ohne Zögern an der Stelle des „Scheinestes“ nieder. Als beim Kontrollversuch der Stein wieder an die ursprüngliche Stelle zurückgelegt wurde, wählte die Wespe wieder das richtige Nest, wodurch sie ihre Dressur auf den Stein deutlich zeigte.

MARCHAND (21) kommt für *Bembex rostrata* FABR. zur Schlußfolgerung, daß sie sich mittels ihres Gedächtnisses auf Marken in der Umgebung orientiert.

MARCHAL (20) drückt sich deutlicher aus; bei *Pompilus sericeus* genügt nach diesem Autor die Erinnerung an optische Eindrücke, um das Nest und die Beute wiederzufinden.

WAGNER (31) ordnet die Literatur, was ihre Schlußfolgerungen betrifft, „nach zwei einander entgegengesetzten Gesichtspunkten“: es gäbe Forscher, die einen Richtungssinn und solche, die ein Ortsgedächtnis zur Erklärung der Orientierungsfrage annehmen. Daß WAGNER beide Annahmen für berechtigt hält, geht aus der Interpretation seiner Beobachtungen an Hummeln hervor, „durch welche der Beweis erbracht wird, daß die Wahrheit in der Mitte zwischen beiden einander entgegengesetzten Ansichten liegt“.

Schließlich sei noch eine Arbeit RAUS (26) genannt, der mit *Xylocopa virginica* und *Anthophora abrupta* arbeitete. Diese Bienen finden nicht heim, wenn sie keine Erinnerungsbilder der Gegend besitzen.

Aus dieser kurzen Übersicht geht ohne weiteres hervor, daß über die Verhältnisse bei den solitären Hymenopteren keine Klarheit herrscht.

Experimentelle Untersuchungen waren daher sehr erwünscht. Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag dazu sein.

IV. Versuche über die Heimkehrfähigkeit.

A. Dressur auf den Reizkomplex „Zapfenkreis“.

Schon die einfache Beobachtung im Felde läßt vermuten, daß die Wespen sehr empfindlich für optische Reize sind. Wenn man in geringer Entfernung, nämlich etwa 3 m von einer grabenden Wespe eine unvorsichtige Bewegung macht, fliegt sie auf. Wenn eine Wespe auf der Bienenjagd ist, fixiert sie eine sich bewegende Biene schon in ziemlich großer Entfernung, nämlich aus mindestens 50 cm. Einmal beobachtete ich, wie eine Wespe, die ihre Biene einen Augenblick hingelegt hatte, diese in einer Entfernung von etwa 70 cm offenbar bemerkte, da sie plötzlich schnurstracks auf sie zuflug und sie nochmals zu stechen versuchte.

Diese gelegentlichen Beobachtungen rechtfertigen die Vermutung, daß optische Reize bei der Orientierung eine wichtige Rolle spielen. Zur Nachweisung der optischen Orientierung stellte ich einige Versuchsreihen an.

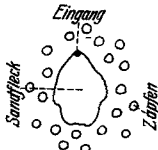


Abb. 3.

1. Versuch, Dressuranordnung.

Nach den Untersuchungen von v. FRISCH (12, 13, 14) wird die Dressur allgemein als die beste Methode zur Nachweisung der bei der mnemischen Orientierung wirksamen Reize anerkannt. Ich versuchte daher die Wespen auf Umweltmerkmale zu dressieren und sodann

hieraus die optischen Merkmale zu isolieren.

1. Versuch. Aus weiter unten näher zu erörternden Gründen benutzte ich zur Nachweisung der optischen Orientierung Kiefernzapfen, die auf der Sandfläche in Mengen herumlagen und also allem Anschein nach ein natürliches Merkmal bilden könnten. Ich dressierte die Wespen auf einen aus 20 Zapfen bestehenden Kreis um das Nest herum, den ich morgens zwischen 8 und 10 Uhr anfertigte. Im Laufe des Nachmittags wurde dann der folgende Versuch ausgeführt. Wenn die Wespe ausgeflogen war, um sich eine Biene zu holen, machte ich ein „Scheinnest“ in einer Entfernung von etwa 30 cm des Nestes, indem ich ziemlich genau den Sandfleck und die Öffnung nachahmte. Das wirkliche Nest wurde intakt gelassen oder ich änderte den Sandfleck, immer aber blieb der Nesteingang intakt. Der Zapfenkreis wurde um das Scheinnest herum verlegt. Wenn die Wespe mit einer Biene zurückkam und sich auf eines von den beiden Nestern niederließ, jagte ich sie vorsichtig — damit sie die Biene nicht fallen ließe — auf und ließ sie so aufs neue „wählen“. Nachdem ich in dieser Weise mindestens fünf Beobachtungen gemacht hatte, nahm ich sofort den Kontrollversuch, indem ich nur die Kiefernzapfen um das richtige Nest zurücklegte. Auch in dieser Aufstellung ließ ich die Wespe

mindestens 5mal entscheiden. Durch diesen Kontrollversuch isolierte ich also als Merkmal den ganzen Reizkomplex „Zapfenkreis“; es war also ganz egal, ob ich in der Umgebung des richtigen Nestes etwas änderte oder nicht, denn beim Kontrollversuch wurde nur der Zapfenkreis verlegt.

Bei meinen ersten Versuchen änderte ich außer der Stelle des Zapfenkreises auch noch andere Merkmale in der Umgebung des Nestes (Form und Ausdehnung des Sandfleckes usw.), denn ich zweifelte damals daran, ob ich die Tiere wirklich dermaßen auf den Zapfenkreis würde dressieren können, daß sie diesem einen Merkmale „blindlings“ folgen würden. Da ich aber zwischen Versuch und Kontrollversuch immer nur den Zapfenkreis änderte, sind die Ergebnisse aller dieser Versuche mitverwertet.

Die Dressur wurde erstaunlich schnell erreicht; in den 4—6 Dressurstunden flog die Wespe ja oft nur zwei- oder dreimal aus. Es war außerdem meine Absicht, die Dressurzeit möglichst kurz zu machen, weil sich auch unter natürlichen Bedingungen jede Wespe in unglaublich kurzer Zeit auf die Lage des neu gegrabenen Nestes orientiert; durch eine längere Dressur würde die Wespe sich vielleicht nach verschiedenen Merkmalen orientieren können, die von ihr unter natürlichen Bedingungen nur in beschränktem Maße als Orientierungsmerkmal benutzt werden. Wie das ja immer bei sinnesphysiologischen Versuchen empfehlenswert ist, so galt es auch hier, die Umweltsbedingungen möglichst natürlich zu halten.

Im Vergleich mit den groß angelegten Bienenstudien v. FRISCHS und WOLFS sind meine Versuchsreihen mit *Philanthus* wenig ausführlich. Hierzu nötigte mich aber erstens der Umstand, daß *Philanthus* solitär ist und außerdem nicht in großer Anzahl, z. B. auf

Nahrung, zu dressieren ist. Ich konnte daher immer nur mit einer Wespe zu gleicher Zeit experimentieren. Zweitens nahm ich mit jedem Individuum nie mehr als einen Versuch vor, um keine Trübung der Ergebnisse dadurch zu verursachen, daß die Wespe beim ersten Versuch hinderliche Assoziationen erwerben würde, oder auch dadurch, daß die Tiere nach öfterem Wechsel bestimmter Merkmale diese nicht mehr beachten würden, ähnlich wie WOLF das bei wiederholtem Wechsel der „Stockfrontfarben“ erreichte. Drittens ist *Philanthus* sehr stark vom Wetter abhängig; sie arbeitet und sammelt regelmäßig nur an warmen und zumal trockenen Tagen und deren gab es eben nicht viele im letzten Sommer.

Ich wiederholte den 1. Versuch bei 17 verschiedenen Wespen und als Resultat stellte sich das in der Tabelle 1 Wiedergegebene heraus. Es erwies sich also, daß alle Wespen ohne eine einzige Ausnahme immer beim Versuch und beim Kontrollversuch den Zapfenkreis wählten.

Als Beispiel sei das folgende Versuchsprotokoll angeführt. Ein *Philanthus*-Nest ist seit morgens 9 Uhr mit einem Zapfenkreis versehen. Um 14.25 Uhr kommt der *Philanthus* mit einer Biene, läßt sich ohne Zögern auf das Nest nieder und bringt die Biene hinein. Nach 11 Minuten kommt er heraus, schließt die Öffnung und fliegt nach fast unmerklichem Orientierungsflug davon.

Ich fertige jetzt ein Scheinnest in 30 cm Entfernung an, verlege den Zapfenkreis um das Scheinnest herum, so daß er ähnlich liegt wie vorher.

Um 15.00 Uhr kommt die Wespe mit einer Biene zurück, läßt sich ohne merkliches Zögern auf das Scheinnest nieder und klopft mit den Antennen an die



Abb. 4. 1. Versuch, Versuchsanordnung.

Tabelle 1. Dressur auf den Reizkomplex „Zapfenkreis“.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	9	5	—
2	—	6	5	—
3	—	7	5	—
4	—	5	5	—
5	—	5	6	—
6	—	5	5	—
7	—	7	5	—
8	—	5	5	—
9	—	6	5	—
10	—	8	5	—
11	—	12	5	—
12	—	5	5	—
13	—	5	5	—
14	—	5	5	—
15	—	5	5	—
16	—	5	5	—
17	—	5	5	—
	—	105	86	—

Stelle, wo sich am richtigen Nest der Eingang befindet, fängt hier auch zu graben an (!).

Ich lasse sie neunmal auffliegen, jedesmal wählt sie das Scheinnest, einmal fliegt sie etwa 10 m davon und dreht sich wieder in die gewohnte Flugbahn hinein, wählt aber auch dann das Scheinnest. Schließlich läßt sie hier die Biene liegen. Dann verlege ich den Zapfenkreis wieder nach dem wirklichen Nest, wobei ich nicht darauf achte, jeden Zapfen in genau derselben Weise wie vorher hinzulegen, vielmehr nur den ganzen Komplex „Zapfenkreis“ in ungefähr gleicher Weise zu gestalten wie im Anfang. Jetzt wählt die Wespe das wirkliche Nest, öffnet den Eingang, sucht und findet die auf dem Scheinnest zurückgelassene Biene und fliegt mit ihr nach dem Nest. Hier lasse ich sie noch viermal entscheiden, dann lasse ich sie hineingehen, beobachte dann aber, wie sie die Biene liegen läßt, in die Höhle hineinkriecht, mit dem Kopf nach vorn wieder herauskommt und dann die Biene mit den Mandibeln ergreift und sie quer hineinzuschleppen versucht, was ihr nach vielem Herumzerren gelingt. — Ich beobachtete also auch hier eine gewisse Plastizität der instinktiven Handlung, wie man diese nicht so auffällig erwarten würde, gelten doch gerade die Grabwespen als Tiere mit sehr starren Instinkten. Man vergleiche hierzu auch das im 1. Abschnitt Erwähnte.

Dieser Versuch zeigt also, daß der Reizkomplex „Zapfenkreis“ als der Orientierung dienendes Merkmal wirksamer war als alle anderen Merkmale aus der Umwelt der Wespe, und zwar sehr viel wirksamer, denn nicht ein einziges Mal hat eine der 17 Wespen sich „geirrt“ und nur sehr selten habe ich Zweifel zu sehen geglaubt!

Es galt jetzt aber zu ermitteln, welche von dem Zapfenkreis ausgehenden Reize hier wirksam waren. Am wahrscheinlichsten handelte es sich

um optische Reize und die nächsten Versuche dienten also dazu, diese zu isolieren.

B. Dressur auf optische Merkmale.

2. Versuch. Die Zapfenkreisdressur wurde mit einer Dressur auf *Oleum pini sylvestris* kombiniert. Dieses Öl verursacht ja den charakteristischen Duft der Kiefern. Zu dieser Dressur legte ich an beiden Seiten des Nesteinganges ein Stückchen mit Öl befeuchteter Pappe, von denen ich eine Anzahl optisch ähnliche angefertigt hatte. Zusammen mit diesen Pappstreifen wendete ich den Zapfenkreis an.

Beim Versuch verlegte ich den Zapfenkreis um das Scheinnest herum und stellte daselbst zwei Pappstückchen ohne Kiefernölduft, während

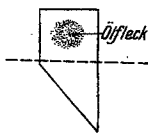


Abb. 5.

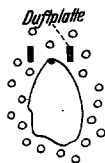


Abb. 6.



Abb. 7.

Abb. 5. Duftplatte aus Pappe. — Abb. 6. 2. Versuch, Dressuranordnung. — Abb. 7. 2. Versuch, Versuchsanordnung.

die Duftpappstückchen an Ort und Stelle blieben, oder aber ich verstellte beim Versuch die Duftpappstückchen und ließ sie beim Kontrollversuch stehen.

Auch hier ließ ich jede Wespe beim Versuch sowie beim Kontrollversuch mindestens 5mal „wählen“. Die Duftplatten und namentlich die duftlosen wurden von mir mit größter Vorsicht hantiert, damit sich keine Duftspuren an die duftlosen Platten hefteten.

Tabelle 2. Dressur auf Zapfenkreis kombiniert mit Dressur auf Kiefernölduft.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	5	5	—
2	—	5	5	—
3	—	6	5	—
4	—	8	5	—
5	—	5	5	—
	—	29	25	—

Dieser Versuch fiel, wie in der Tabelle 2 ersichtlich, auch sehr eindeutig aus, d. h. die Dressur auf den Zapfenkreis gelang nicht weniger gut als beim 1. Versuch. Man kann aber gegen den 2. Versuch den Einwand erheben, daß die Wespen eventuell auf eine Duftkonzentration und zwar gerade auf diese der Kiefernzapfen selber dressiert sein könnten. Um

diesen Einwand zu entkräften, mußte eine Duftdressur soviel wie möglich ausgeschaltet werden.

3. Versuch. Um die eventuelle Duftdressur möglichst unwirksam zu machen, nahm ich Versuche mit duftschwach gemachten Zapfen, indem ich alte, verwittrte und also an sich schon duftschwache Zapfen eine Nacht hindurch in Alkohol stehen ließ, sie dann in heißem Wasser spülte und in der Sonne trocknen ließ. Die Wespen wurden mit Hilfe frischer Zapfen dressiert, welche beim Versuch gegen die duftlosen verwechselt wurden.

Auch die Resultate dieser Versuche weichen in keinerlei Hinsicht von denen der ersten zwei Versuche ab. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 3

Tabelle 3. Dressur auf die optischen Merkmale des Zapfenkreises (Versuche mit duftlosen Zapfen).

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	5	5	—
2	—	5	5	—
3	—	5	5	—
4	—	5	5	—
5	—	12	5	—
6	—	5	5	—
	—	37	30	—

zusammengestellt. Es scheint mir nicht notwendig, Versuchsprotokolle zu geben.

Da es mir wichtig schien, in verschiedener Weise Düfte als Orientierungsmerkmal auszuschalten, machte ich noch einen Versuch mit antennenlosen Wespen. Aus aprioristischen Gründen sowie auf Grund später (Abschnitt V) näher zu erörternder Versuche hatte ich ja in den Antennen den Sitz des Geruchssinnes zu suchen.

4. Versuch. Mit Hilfe der „Bienenschere“ (v. FRISCH [14]) und einer feinen Pinzette amputierte ich unter der Lupe bei einigen, auf den „Zapfenkreis“ dressierten Wespen beide Antennen. Sie flogen meistens wild davon, kehrten aber bald heim. Unterdessen hatte ich aber den 1. Versuch aufgestellt und ließ die Wespen wieder beim Versuch und beim Kontrollversuch je 5mal entscheiden.

Die Resultate sind aus der Tabelle 4 ersichtlich. Es seien noch einige Notizen aus den Protokollen angeführt.

Ein *Philanthus* ist seit morgens etwa 10 Uhr auf den Komplex „Zapfenkreis“ dressiert. Nachmittags um 15.40 Uhr sehe ich wie er mit einer Biene heimkehrt. Er läßt sich in normaler Weise herunter und geht ohne Zögern in das Nest hinein, woraus ich schließe, daß er sich zur Genüge gewöhnt hat und die Dressur erreicht ist. Wie er herauskommen will, fange ich ihn ein, stelle ihn in die Bienen-

Tabelle 4. Dressur auf die optischen Merkmale des Zapfenkreises (Versuche mit antennenlosen Wespen).

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	5	5	—
2	—	5	5	—
3	—	5	5	—
4	—	5	5	—
	—	20	20	—

schere fest und lasse ihn nach erfolgter Amputation beider Fühler sofort wieder fliegen. Er fliegt davon, und ich mache schnell die Versuchsanordnung. Schon nach einigen Minuten kommt er zurück. Ich bemerke sofort, daß, ähnlich wie es v. FRISCH (14) bei antennenamputierten Bienen feststellte, der Flug dieser Wespe unsicher ist; sie fliegt viel wilder und unvorsichtiger. Jedesmal wenn sie sich niederläßt, jage ich sie auf und kann in dieser Weise deutlich feststellen, daß ihren Bewegungen beim Sichniederlassen und beim Gehen jene feine Regulierung fehlt, die eben das ganze Benehmen normaler Wespen kennzeichnet. Ein schwacher Windhauch ist in der Lage sie umzuwerfen. Sie wählt fünfmal beim Versuch, fünfmal beim Kontrollversuch und zwar jedesmal den Zapfenkreis.

Aus den vorhergehenden Versuchen geht überraschend eindeutig hervor, daß die optischen Merkmale in der Nähe des Nestes für die Nahorientierung ausschlaggebend sind. Die Wespen sind ja sehr leicht auf optische Merkmale zu dressieren und aus der Tatsache, daß keine einzige Wespe sich auch nur einmal „geirrt“, d. h. sich auf andere Merkmale orientiert hat, dürfen wir schließen, daß eine andere Orientierungsweise hier kaum in Betracht kommt. Daß eine olfaktorische Orientierung nicht sehr wichtig sein kann, zeigen uns die Versuche 2, 3 und 4. Der 4. Versuch beweist außerdem — und das ist für die Verwertung späterer Versuche wichtig —, daß nach Amputation der Antennen die optische Dressur erhalten bleibt, daß also von einer schweren allgemeinen Schädigung, einer Shockwirkung nicht die Rede sein kann.

Es galt aber nicht nur zu ermitteln, ob optische Reize imstande sind das Tier zum Nest zu führen, sondern auch, ob andersgeartete Reize diese Aufgabe ebenfalls zu erfüllen vermögen. Es wurde deshalb versucht, eine Dressur auf einen Duft herzustellen.

C. Dressur auf olfaktorische Merkmale.

Zuerst versuchte ich zu erfahren, wie die Tiere auf einen Duft reagierten.

Nachdem ein *Philanthus* ausgeflogen war, sich eine Biene zu holen, besprengte ich den Sand unmittelbar vor dem Eingang des Nestes mit einigen Tropfen *Oleum pini sylvestris*. Als die Wespe mit einer Biene zurückkam, war ihr Verhalten normal, bis sie in eine Entfernung von einigen Zentimetern von ihrer Höhle gekommen war, dann stockte sie.

zögerte einen Moment, ließ sich aber bald nieder und fing zu graben an. Als sie dabei in der üblichen Weise mit den Antennen auf den Boden klopfte, berührte sie den mit Öl getränkten Sand und reagierte sofort mit einem Zucken des ganzen Körpers und mit einem hohen Summen, sie flog sofort auf und blieb in einer eigentümlichen schwebfliegenähnlichen Weise in der Luft „stehen“, ein Verhalten, das ich schon früher als Schreckreaktion kennengelernt hatte. Sie ließ sich nach kurzer Zeit wieder herunter, und dasselbe Verhalten wiederholte sich noch zweimal. Allmählich kam sie zur Ruhe, wahrscheinlich auch dadurch, daß das Öl durch ihre Grabbewegungen allmählich mit frischem Sand bedeckt wurde.

Bei einem anderen Neste brachte ich in derselben Weise einige Öltropfen an, während die Wespe unten in ihrer Höhle beschäftigt war. Als sie hinauskam, berührte sie mit den Antennen den Ölfleck und flog auf, ließ sich auf verschiedene Nester nieder, kam nochmals zu ihrem eigenen Nest, erschrak wieder, nachdem sie den Ölfleck mit den Antennen berührt hatte, gewöhnte sich aber allmählich an den Duft und nach einer Stunde grub und sammelte sie wieder normal.

Aus diesen Beobachtungen wird klar, daß der Duft von der Wespe bemerkt wurde, nicht nur bei Berührung mit den Antennen, sondern vermutlich schon in einiger Entfernung. Demgegenüber stehen Beobachtungen, die vermuten lassen, daß normalerweise keine von der Höhle ausgehenden Duftreize aufgenommen werden.

Beim 1. Versuch konnte ich nämlich zu wiederholten Malen feststellen, daß eine Wespe, nachdem sie sich auf das Scheinnest heruntergelassen hatte, unter ständigem Klopfen mit den Antennen an die Stelle, wo sich der „Scheineingang“ befand, zu graben anfang. Öfters kam es auch vor, daß eine heimkehrende Wespe den richtigen Eingang nicht fand und an den verschiedensten Stellen in den Sandfleck zu graben anfang, sogar ihre Biene dabei fallen ließ, unruhig weiter suchte und schließlich offenbar zufällig den richtigen Eingang fand.

Die Beobachtungen beweisen also nichts über die Rolle der eventuellen Duftreize. Ich stellte daher den folgenden Versuch an.

5. Versuch. Es wurde bei dem Neste einer arbeitenden Wespe zwei mit *Oleum pini sylvestris* versehene Pappstreifen aufgestellt, an beiden Seiten der Nestöffnung einer. Nach 2 oder 3 Tagen stellte ich, nachdem die Wespe ausgeflogen war, ein Scheinnest her. Beim richtigen Nest wurden zwei duftlose Platten aufgestellt, beim Scheinnest zwei Duftplatten. Nachdem ich die heimkehrende Wespe mindestens 5mal hatte entscheiden lassen, verwechselte ich die duftlosen gegen die dufttragenden Platten (Kontrollversuch) und ließ sie von neuem 5mal wählen.

Hätten wir es mit einer Duftorientierung zu tun, so wäre zu erwarten, daß nach einer so langen Dressur mit einem so sehr den natürlichen Ver-

hältnissen entsprechenden Duft der Versuch positiv ausfallen würde. Wie aus der Tabelle 5 ersichtlich, mißlang aber die Dressur auf Duftplatten

Tabelle 5. Dressur auf *Oleum pini sylvestris*.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	6	1	5	—
2	5	—	5	—
3	7	—	5	—
4	3	2	4	1
	21	3	19	1

völlig. Daß verschiedene Wespen sich einige Male für das Scheinnest entschieden, können wir nicht ohne weiteres als Resultat der Duftdressur ansehen, da Nest und Scheinnest einander optisch sehr ähnlich waren. Wir sehen ja auch, daß eine Wespe ebenfalls beim Kontrollversuch einmal das Scheinnest wählte.

Auffällig war das Benehmen dieser Versuchswespen im Vergleich mit den für die vorigen Versuche verwendeten Wespen. Nach Erreichung der optischen Dressur beobachtete ich kaum einmal ein bemerkbares Zögern, bei der mißlungenen Duftdressur zögerten die Wespen bei der ersten Wahl auffällig. Beim 5. Versuch waren aber, wie schon gesagt, Nest und Scheinnest einander optisch sehr ähnlich, in den vorhergehenden Versuchen gab es immer einen erheblichen Unterschied.

Man kann aber gegen diese Versuche einwenden, daß die Möglichkeit eines Eigengeruches hierdurch noch nicht ausgeschlossen sei. Ein Eigengeruch, der den Nesteingang markieren würde, ist aber auf Grund verschiedener Beobachtungen nicht anzunehmen:

1. Die Wespen fingen, wie erwähnt, am Scheinnest oft zu graben an.
2. Sie gruben auch ohne experimentellen Eingriff meinerseits nicht so sehr selten an verschiedenen Stellen am Rande des Sandfleckes, bevor sie den richtigen Eingang des Nestes fanden.
3. Wenn ich die Umgebung eines Nestes während der Abwesenheit der Wespe optisch stark änderte, indem ich den ganzen Boden in einem Umkreis von etwa 50 cm auflockerte, war die Wespe bei ihrer Ankunft immer völlig desorientiert und verließ das Nest endgültig.

D. Einige weitere Untersuchungen über die Natur der optischen Orientierung.

1. Dressur auf Farbplatten.

Nachdem nun bewiesen worden war, daß *Philanthus* sich während der Heimkehr optisch orientiert, wollte ich die Natur dieser optischen Orientierung näher kennenlernen.

Wie bekannt, und wie ich es auch habe beobachten können, sucht die Wespe die sammelnde Honigbiene auf. Sie muß also imstande sein, die

Stellen aufzufinden, wo sich die sammelnden Bienen aufzuhalten pflegen. Daher interessierte es mich in mancherlei Hinsicht zu erfahren, ob die Wespe genau so wie die Biene imstande sei, die Sammelblumen ihrer Beute wiederzuerkennen. Wäre sie wirklich dazu imstande, so wäre zu erwarten, daß sie diese Fähigkeit ähnlich wie es die Biene tut, auch beim Heimfinden benutzen würde. Ich suchte daher nach einem eventuellen Farbensinn.

6. Versuch. Hierzu wählte ich wieder dieselbe Dressurmethode wie im 1. Versuch, mit dem Unterschied, daß ich farbige Heringpapiere sowie 30 Nummern der HERINGSchen Grauserie verwendete, die hinter gesäuberte photographische Platten (9 × 12 cm) geklebt wurden (damit eventuelle Duftspuren gewaschen werden könnten). Ich legte eine Farbplatte neben den Nesteingang und wartete, bis sich die Wespe daran gewöhnt hatte. Sodann unternahm ich den Versuch, indem ich während der Abwesenheit der Wespe ein Scheinnest anfertigte und die Farbplatte dorthin verlegte. In die Nähe des wirklichen Nestes legte ich eine Grauplatte.

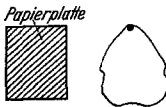


Abb. 8.

7. Versuch, Dressuranordnung.

Ich stellte diesen Versuch mit Rot (Nummer 1 der Heringserie), Gelb (Nummer 5 der Heringserie) und Blau (Nummer 12 der Heringserie, vgl. v. FRISCH [12]) an, erzielte aber sogar nach 3tägiger Dressur nur negative Resultate. Fast immer wurde das wirkliche Nest gewählt, manchmal zweifelte eine Wespe, aber das Scheinnest wurde nie bevorzugt. Dieses gewissermaßen enttäuschende Verhalten schien mir in einer von zwei Weisen gedeutet werden zu müssen:

a) Entweder benutzt die Wespe hauptsächlich die Formen der Gegenstände als optische Orientierungsmarken;

b) oder aber sie benutzt, ähnlich wie es v. FRISCH bei dem Formensinn der Biene feststellte, nur „natürliche“ Merkmale, d. h. solche, die in ihrer Umgebung regelmäßig vorhanden sind, und nicht solche, die ihr ganz fremd sind.

Ich neigte zu der letzten Auffassung und versuchte dieses einigermaßen exakt zu prüfen, indem ich auf den ganzen Reizkomplex „blaue Platte“ oder „graue Platte“ und auch auf den Reizkomplex „zwei Platten“ dressierte.

7. Versuch. Eine Wespe wurde in der üblichen Weise auf eine oben beschriebene Platte dressiert, bis zu 2 Tage lang. Im Versuch wurde die Platte nach der Umgebung eines Scheinnestes verlegt, nach dem wirklichen Nest kam jetzt keine Platte hin.

8. Versuch. Wie der 7. Versuch, allein mit zwei Platten, einer an beiden Seiten des Nesteinganges.

Zum Vergleich dressierte ich auf eine bzw. zwei Gruppen von Kiefern-

zapfen, die ebensogroß waren wie die Platten und in ein 9 × 12 cm messendes Rechteck gelegt waren.

9 Versuch Wie der 6. Versuch, allein mit einer „Zapfenplatte“ statt einer Papierplatte.

10. Versuch. Wie der 9. Versuch, allein mit zwei Zapfenplatten.

Der einzige Unterschied zwischen den Papierplatten und den Zapfenplatten bestand also darin, daß diese aus Papier und Glas, jene aus Kiefernzapfen angefertigt waren, die Ausdehnung beider Reizkomplexe war aber annähernd gleich.

Die Tabellen 6, 7, 8 und 9 geben die Ergebnisse wieder. Während die Dressur auf „Zapfenplatten“ tadellos gelang, erreichte ich mit den Papierplatten, auch nach einer 3tägigen Dressur, in manchen Fällen eine schwach positive, in den meisten Fällen aber keine positive Reaktion.

Tabelle 6. Dressur auf eine Papierplatte.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	5	—	5	—
2	4	3	5	—
3	5	—	5	—
4	4	2	5	—
	18	5	20	—

Tabelle 7. Dressur auf zwei Papierplatten.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	4	1	5	—
2	3	3	5	—
3	5	—	5	—
4	5	—	5	—
5	5	—	5	—
	22	4	25	—

Tabelle 8. Dressur auf eine „Zapfenplatte“.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	5	5	—
2	—	6	5	—
3	—	5	5	—
	—	16	15	—

Tabelle 9. Dressur auf zwei „Zapfenplatten“.

Nr. der Wespe	Versuch		Kontrollversuch	
	Nest	Scheinnest	Nest	Scheinnest
1	—	5	5	—
2	—	5	5	—
3	—	10	5	—
4	—	7	8	—
5	—	5	5	—
6	—	5	5	—
7	—	6	4	—
	—	43	37	—

2. Die Grenze zwischen Nahorientierung und Fernorientierung.

Wir wissen jetzt also, daß *Philanthus* das Nest mit Hilfe optischer Merkmale finden kann. Wenn sie aber fliegend mit ihrer Beute heimkehrt, kann sie erst aus kurzer Entfernung die Nestumgebung selber sehen, und zwar erstens weil ihre Sehschärfe eine bestimmte Grenze hat, läßt doch der Bau des Insektenauges scharfes Sehen nicht zu, und zweitens dadurch, daß die mit Kiefern bewachsenen Sandhügel den selten höher als 10 m fliegenden Wespen die unumschränkte Aussicht nicht ermöglichen.

Wir müssen also auch hier unterscheiden zwischen einer Fernorientierung und einer Nahorientierung. Mit Hilfe der Fernorientierung, deren experimentelle Untersuchung bei *Philanthus* recht schwierig sein dürfte, findet die Wespe ein Gebiet, die Umgebung des Nestes, innerhalb welches sie das Nest selbst ins Auge faßt zur Nahorientierung. Diese Nahorientierung einigermaßen zu analysieren ist also der Zweck meiner Versuche. Es fragt sich nun: wo liegt die Grenze zwischen Nah- und Fernorientierung, d. h., wie groß ist das Gebiet, das mit Hilfe der Fernorientierung gefunden wird?

Wir haben gesehen, daß die Nahorientierung der Wespen völlig von einem Zapfenkreis geleitet werden kann. Legen wir nun nach Dressur auf Zapfenkreis dieses Merkmal außerhalb des fraglichen Gebietes, das ich der Kürze halber als „Nestumgebung“ bezeichne, so wird die Wespe nicht imstande sein, das Scheinnest aufzufinden. Wird der 1. Versuch also mit einer immer größer werdenden Verschiebung wiederholt, so ist zu erwarten, daß, wenn die Grenze der „Nestumgebung“ überschritten wird, die Wespe nicht das Scheinnest wählt, sondern entweder sucht oder das wirkliche Nest wählt.

Leider war ich durch ungünstige Witterung nicht in der Lage, eine vollständige Versuchsreihe zu machen; die wenigen Ergebnisse, die ich anführen kann, scheinen mir aber erwähnenswert. Sie sind in der Tabelle 10 zusammengestellt.

Tabelle 10. Ergebnisse des 1. Versuches, in verschiedenen Entfernungen wiederholt. Die Ergebnisse der Kontrollversuche sind hier weggelassen worden.

Anzahl der Wespen	Entfernung cm	Nest	Scheinnest
32	50	—	191
2	60	—	10
3	70	—	14
2	100	—	7
1	200	2 ¹	—

Insofern wir aus dieser Tabelle Schlüsse ziehen dürfen, würde die Größe der „Nestumgebung“ etwa einem Kreis mit einem Radius von 1—2 m entsprechen. Wahrscheinlich aber wird die Größe der Nestumgebung, im Zusammenhang mit der Gestaltung der Nestumgebung, individueller Variation usw., verschiedenen Schwankungen unterworfen sein.

Es ist aber unbedingt sicher, daß die Wespe innerhalb ihrer „Nestumgebung“ zwischen mehreren Nestern zu wählen imstande ist, wie die folgenden Beobachtungen zeigen werden.

Es gibt manche Stellen, wo die verschiedenen Höhlen so dicht nebeneinander liegen, daß sich auf 1 qm wohl 20 Nester befinden. Überzeugender aber als diese Beobachtung ist die folgende. Einmal war ich mit verschiedenen „Zapfenkreisen“ versuchen zu gleicher Zeit beschäftigt. Nachdem eine der Wespen ausgeflogen war, fertigte ich 70 cm westlich vom richtigen Neste (Nest 1) entfernt, ein Scheinnest mit dem Zapfenkreis an. 1 m östlich von Nest-1 befand sich ein anderes Nest, Nest 2, das mit einem Zapfenkreis versehen worden war. Die Dressur der hierhergehörigen Wespe war noch nicht beendet. Nach einer halben Stunde kommt eine Wespe mit Biene und läßt sich 2mal auf Nest 2 nieder, dann dreht sie sich aufs neue in die Flugbahn ein und wählt von jetzt an das Scheinnest und beim Kontrollversuch sowie nachher immer Nest 1. Diese Wespe fand also in ihrer „Nestumgebung“ zwei Zapfenkreisnester vor. Hier war also eine Nestumgebung mit einem Durchmesser von mindestens 200 cm; innerhalb dieses Gebietes befanden sich insgesamt fünf Nester.

E. Zusammenfassung der Versuche über die Heimkehrfähigkeit.

Übersehen wir die Resultate der vorhergegangenen Versuche, so ergibt sich daraus, daß die Wespen mittels einer Fernorientierung, auf deren Natur hier nicht näher eingegangen wird, die Nestumgebung auffinden. Diese Nestumgebung entspricht vermutlich etwa einem Kreis mit einem etwa 1—2 m messenden Radius, und innerhalb dieses Gebietes müssen die Tiere zwischen mehreren Nestern zu wählen imstande sein.

¹ Nach längerem Suchen.

Dies wird dadurch ermöglicht, daß die Tiere bestimmte optische Merkmale aus der unmittelbaren Umgebung des Höhleneinganges mnemisch zu behalten vermögen, so daß die Tiere innerhalb der „Nestumgebung“ beliebig mit den Dressurmarken irrezuführen sind. Wir haben es hier also mit einem Beispiel optischer Mnemotaxis (KÜHN [18]) zu tun.

Es ist mir nicht gelungen, einen Farbensinn nachzuweisen. Es sei betont, daß dieses keineswegs bedeutet, daß *Philanthus* keine Farben sehen kann. Es ist sehr gut möglich, daß sich mit Hilfe „natürlicher“ Merkmale ein gut entwickelter Farbensinn nachweisen läßt.

Über die Natur der optischen Mnemotaxis des *Philanthus* läßt sich weiter folgendes sagen: Die Wespen orientieren sich weder auf eine bestimmte Zapfenzahl, noch auf die genaue Form des Kreises, sondern auf einen nicht scharf begrenzten Reizkomplex, den wir den optischen Reizkomplex Zapfenkreis nennen müssen. Daß dieses nicht vom Bau der Rezeptoren, sondern psychisch bedingt ist, geht aus den Ergebnissen der Versuche 7—10 hervor.

Eine Dressur auf olfaktorische Reize, namentlich auf Kiefernölduft, konnte nicht ermittelt werden.

Es ist vielleicht nicht überflüssig zu betonen, daß diese Resultate nicht auf andere Grabwespen bezogen werden dürfen. Es ist ja klar, daß sich die Orientierung etwa einer *Ammophila* ganz anders gestalten kann.

Über eine Beteiligung eines Registriervermögens für gemachte Drehungen wie WOLF (33, 34) ihn bei den Bienen aufspürte, läßt sich auf Grund meiner Beobachtungen nur wenig sagen. Nur beobachtete ich, daß den der Antennen beraubten Wespen ähnlich wie den so behandelten Bienen die feine Regulierung der Bewegungen zu fehlen scheint. Die Aufgabe eines Registriervermögens für gemachte Drehungen kann aber bei einem fliegenden Tier nur sein, die optische Orientierung zu unterstützen, nicht aber die Orientierung selbständig zu vermitteln.

V. Die Bienenjagd.

A. Beobachtungen.

Wie bekannt, holt sich *Philanthus* seine Bienen von den Blumen, also von Stellen, wo sich nebst Honigbienen viele andere nektarsaugende Insekten aufhalten. Er muß also imstande sein, die Biene aus vielen anderen, sich ähnlich verhaltenden Insekten zu „wählen“. Auf Grund unserer Kenntnisse von der Sehschärfe des Facettenauges (vgl. z. B. BAUMGÄRTNER [1]) können wir schwerlich annehmen, daß *Philanthus* imstande sein kann, die Biene optisch unter vielen anderen Insekten zu erkennen, hat er auch zweifelsohne sehr leistungsfähige Augen. Es ist zwar meiner Ansicht nach wahrscheinlich, daß die Orientierung während der Bienenjagd sowie das Auffinden der Beute größtenteils optisch ge-

schiebt, aber es muß bei dem positiven Wiedererkennen der Beute ein anderer Faktor regulierend mitwirken.

Bevor ich über diesen Faktor auf experimentellem Wege etwas zu vermitteln versuchte, schien es mir angebracht, durch Beobachtung des normalen Verhaltens die verschiedenen Möglichkeiten zu prüfen.

Stellte ich, wie im I. Abschnitt beschrieben, eine eingefangene Wespe und eine Biene unter die Glasglocke, so fiel mir auf, daß die Wespe der Biene nicht die geringste Aufmerksamkeit schenkte, sondern nur versuchte davonzufliegen. Das Resultat war, daß sie, immer gegen die Glaswand stoßend, herumtollte. Die Wespe war also unter der Glocke in einer ganz anderen Disposition als wenn sie sich im Freien auf die Bienenjagd begibt. Sie war jetzt zur Flucht und nicht zur Bienenjagd „gestimmt“. Bald aber beruhigte sie sich ein wenig und setzte sich gelegentlich während kurzer Zeit. Dann kam es vor, daß sie die Biene bemerkte, was ich der Tatsache entnahm, daß sie die umherfliegende Biene mittels Kopfdrehungen zu fixieren anfang, wobei sie sich, ähnlich wie die Libellen, „telotaktisch“ einstellte. Das dauerte aber immer nur kurz, bald ergriff sie wieder die Fluchtstimmung und sofort tummelte sie sich wieder herum.

Es geschah nun aber nach kürzerer oder längerer Zeit, daß Biene und Wespe bei ihrem wilden Umherfliegen aufeinander stießen und meistens griff dann die Wespe augenblicklich zu und tötete die Biene; und zwar glaube ich in allen Fällen festgestellt zu haben, daß die Wespe erst, als ihre Antennen von der Biene berührt wurden, darauf mit Stechen reagierte.

Ich gewann also aus diesen Beobachtungen die nachfolgende Vorstellung: der bei der Berührung der Antennen einwirkende Reiz ist imstande, selbst bei „Fluchtstimmung“, eine Stichreaktion hervorzurufen. Dieser Reiz ist vermutlich der charakteristische Bienenduft, und dieser Bienenduft würde dann auch das endgültige Erkennen der Beute möglich machen. Dieses wäre experimentell zu prüfen durch isoliertes Darbieten oder Ausschalten des Geruchsreizes.

B. Versuche.

Die Versuche wurden unter der Glocke ausgeführt, also unter nicht normalen Bedingungen. Dabei galt es zuerst festzustellen, daß auch in dieser Umgebung die Bienen allen anderen Insekten vorgezogen wurden. Tatsächlich widmeten die Wespen auch hier den Fliegen und Hummeln gar keine Aufmerksamkeit, jede Biene wurde aber nach kurzer Zeit getötet. Dieses wurde an 13 Wespen festgestellt. Diese Wespen bekamen jede einige Fliegen, meist Syrphiden, und Hummeln (*Bombus terrestris* L.) unter die Glocke. Nach 1½ Stunde wurde dann eine Biene hinzugefügt. In allen Fällen waren die Bienen innerhalb einer halben Stunde getötet, auf kein anderes Insekt aber wurde jemals mit Stichhaltung reagiert.

Man kann nun den Geruch in zwei Weisen isolieren, und zwar erstens durch Amputierung der Antennen, also durch Ausschaltung des Geruchsreizes, und zweitens indem man anderen, normaliter von *Philanthus* verweigerten Insekten Bienenduft als Merkmal beigibt.

1. Versuche mit antennenlosen Wespen.

Fünf Wespen wurde eine Antenne amputiert, zehn Wespen wurden beide Antennen abgeschnitten und drei Wespen amputierte ich nur die fünf letzten Glieder beider Antennen.

Zur Amputierung wurden die Wespen in der Bienenschere festgehalten; es ließen sich dann unter der Lupe mit einer feinen Pinzette oder mit einer feinen Schere Antennenstücke beliebiger Größe abschneiden.

Eine Versuchswespe wurde jedesmal etwa $1\frac{1}{2}$ Stunde mit einer oder zwei Bienen beobachtet. Immer wurde zu gleicher Zeit eine normale Wespe mit einer Biene unter einer zweiten Glocke aufgestellt. Wenn diese Kontrollwespe ihre Biene nach Ablauf der Versuchszeit nicht getötet hatte, so wurde ein negatives Resultat mit der Versuchswespe als wertlos betrachtet und somit nicht verwertet. Tötete dagegen die Kontrollwespe ihre Biene, so wurde das Ergebnis des Versuches verwertet.

Die fünf Wespen, denen ich eine Antenne amputierte, zeigten sich nicht langsamer als die normalen Wespen und erstachen alle die ihr gegebene Biene. Ich beobachtete, daß die Biene durch Berührung mit der antennenlosen Kopfseite der Wespe keine Stichreaktion auslöste, sondern nur die Wespe zum Einnehmen der Schreck- oder Abwehrstellung veranlaßte, wobei sie die Vorderbeine erhob und die starken Mandibeln öffnete. Diese Abwehrstellung wurde auch bei unerwarteten Begegnungen der Wespen untereinander eingenommen.

Drei Wespen amputierte ich wie gesagt die fünf letzten Glieder beider Antennen. Von diesen so operierten Wespen beachteten zwei die ihnen dargebotenen Bienen nicht, die dritte Wespe aber, die anfänglich ebenfalls kein Interesse für die sie manchmal berührende Biene gezeigt hatte, tastete auf einmal, nachdem ihre Antennenreste etwas länger mit einer Biene im Kontakt geblieben waren, diese Biene ganz sorgfältig und aufmerksam ab und reagierte nach etwa einer halben Minute plötzlich mit einer schwachen, und bald nachher mit einer normalen Stichreaktion, wobei sie die Biene in richtiger Weise tötete.

Schließlich beobachtete ich längere Zeit die zehn Wespen, denen ich beide Antennen total amputiert hatte. Kein einziges dieser Versuchstiere hat je einmal einiges Interesse für Bienen, Fliegen oder Hummeln gezeigt, während Kontrollwespen in normaler Weise Stichreaktion zeigten.

Bevor wir unsere Schlüsse aus dem vorhergehenden ziehen, müssen wir kurz die Frage besprechen, inwieweit die operierten Tiere als geschädigt betrachtet werden müssen. Es gibt verschiedene Tatsachen, die

darauf hinweisen, daß von einem Ausbleiben einer Reaktion auf Grund einer Shockwirkung nicht die Rede sein kann. Die beiderseits amputierten Wespen lebten noch ziemlich lange, länger jedenfalls als antennenlose Bienen, und zwar mindestens 1 Woche. In dieser Zeit — ich amputierte, wie schon gesagt, auch Wespen im Freien — arbeiteten die Tiere normal, nur mit diesem Unterschied, daß sie keine Bienen mehr heimbrachten. Ich hatte sie amputiert in der Hoffnung, daß sie dann mit verschiedenartigen Beutetieren heimkommen würden, aber obwohl diese Wespen normal das Nest verschlossen und ausflogen, trugen sie nie mehr Beute heran. Ich wage es nicht, mich für eine Erklärung zwischen den verschiedenen Möglichkeiten zu entscheiden. Entweder sind die Wespen nicht mehr imstande, solche fein kontrollierte Bewegungen auszuführen, wie sie für den Bienenfang notwendig sind, oder es ist für das Auslösen der Stichreaktion der positive Reiz des Bienenduftes notwendig.

Wie aber v. FRISCH (14) auseinandersetzt, ist die Schädigungsfrage erst endgültig gelöst, wenn sich zeigen läßt, daß eine Dressur auf andersgeartete, mit unverletzten Sinnesorganen rezipierte Umweltsmerkmale wohl hergestellt werden kann. Eine ähnliche Beobachtung kann ich hier anführen. Wie schon im vorigen Abschnitt erwähnt, blieb die optische Dressur beim Heimfinden nach Amputation der Antennen erhalten, denn diese auf Zapfenkreis dressierten Wespen waren nicht weniger zu täuschen als die ungeschädigten. Ich betrachte dieses daher als starkes Argument dafür, daß von einer allgemeinen Schädigung der operierten Wespen nicht gesprochen werden kann.

Die vorhergehenden Versuche zeigen also, daß mit den Antennen ein von der Biene ausgehender Reiz aufgenommen wird, der imstande ist, selbst wenn die Wespe zur Flucht gestimmt ist, eine Stichreaktion auszulösen. Es ist gewiß verführerisch anzunehmen, daß dieser Reiz, den ja nur die Biene zu liefern vermag, auch das *endgültige* Erkennen der Beute ermöglicht.

2. Versuche mit bienendufttragenden Fliegen.

Es galt jetzt die Frage zu untersuchen, ob wir es hier wirklich mit dem Geruchsorgan zu tun haben. Das ist zwar sehr wahrscheinlich, wissen wir doch durch verschiedene Untersuchungen, daß die Antennen bei den Hymenopteren die Träger der Geruchsorgane sind, aber die oben angeführten Versuche erbringen keinen Beweis dafür.

Ich setzte dazu verschiedenen unverletzten Versuchswespen eine Anzahl Fliegen vor, und stellte durch fortwährende sorgfältige Beobachtung fest, daß sie in 1 oder 1 1/2 Stunde keine Stichreaktion zeigten. Sodann nahm ich die Fliegen heraus, rieb sie tüchtig mit einer frisch auf mechanischem Wege getöteten Biene, gesellte diese olfaktorisch bienenähnlichen Fliegen wieder zu den Wespen und beobachtete deren Verhalten.

Ich stellte diesen Versuch mit sechs Wespen an, von denen fünf mit richtigem Stechen reagierten, die meisten 3- oder 4mal in kurzer Zeit. Es war aber auffällig, daß keine einzige Wespe ihre Beute auch wirklich tötete; immer ließen sie schon bald die Fliege los. Es sah danach aus, als ob die Wespe im letzten Augenblick (vielleicht mit am Abdomen befindlichen Tastorganen) ihren Irrtum bemerkte.

Auf Grund der in diesem Abschnitt angeführten Beobachtungen und Versuche sind wir meiner Ansicht nach berechtigt anzunehmen, daß *Philanthus* imstande ist, die Biene auf Grund charakteristischer Geruchsreize zu erkennen. *Wir können uns vorstellen, daß er die Bienen optisch aufsucht, aber olfaktorisch prüft.* Inwieweit optische Eindrücke das Unterscheiden der Bienen von anderen Insekten ermöglichen, entzieht sich jetzt noch meiner Beurteilung. Als Sitz der Geruchsorgane müssen wir auf Grund der experimentellen Untersuchung die Antennen betrachten. Sehen wir, ob dies mit den anatomischen Befunden im Einklang ist.

VI. Der Bau der antennalen Sinnesorgane.

Wir können, wie schon dargetan, annehmen, daß sich die Geruchsorgane auf den Antennen befinden. Dasselbe ist auf experimentellem Wege schon für mehrere Hymenopteren nachgewiesen worden (vgl. v. FRISCH [14], MURR-DANIELCZICK [22]).

Bevor man über die Funktion der antennalen Sinnesorgane im klaren war, kannte man die Morphologie schon ziemlich genau. Außer den hierüber handelnden älteren Arbeiten, von welchen die von FOREL (15), HAUSER (17), LEYDIG (19), VOM RATH (25) und RULAND (27) erwähnt seien, kennen wir drei neuere, technisch feinere Arbeiten: die schon genannte von v. FRISCH (12) und die unabhängig voneinander entstandenen Abhandlungen VOGELS (29) und WACKERS (30).

Meine Ergebnisse stimmen im großen und ganzen mit denen der obigen Autoren überein, insofern sich die schon öfters beschriebenen Haare, Kegel, Flaschen und Champagnerpfropforgane mit geringen Modifikationen bei *Philanthus* wiederfinden lassen. Nur die Porenplatten fehlen ganz und gar.

Die feinen histologischen Einzelheiten, die von WACKER beschrieben und abgebildet worden sind, konnte ich in meinen Schnitten meistens nicht entdecken, was wohl zum Teil der Schnittdicke zuzuschreiben ist. Die Endfasern in den Flaschen und in den Champagnerpfropforganen waren jedoch sehr schön zu sehen; was die Flaschen anbetrifft, weichen meine Ergebnisse von den WACKERSchen ein wenig ab.

Zur anatomischen Untersuchung benutzte ich 5 μ dicke Längs- und Querschnitte¹. Die im FREILINGSchen Gemisch (11) bei etwa 50° C fixierten Antennen

¹ Die Herstellung guter Serien verdanke ich Frl. K. NEUMANN.

wurden nach einer etwa 2wöchigen Behandlung mit Chlordioxydessigsäure (Dianaphanol) in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN bewährte sich namentlich für die Flaschen- und Champagnerpfropforgane besonders gut.

Die 12gliedrigen Fühler von *Philanthus* (Abb. 9) bestehen aus einem Schaft und einer 11gliedrigen Geißel. Die Glieder sind gelenkig miteinander verbunden, mit Ausnahme des zweiten und dritten Gliedes (des ersten und zweiten Geißelgliedes), die mittels längsverlaufenden Chitinbrücken fest miteinander verwachsen sind. Im Querschnitt erscheinen die Antennen als hohle Gebilde. Im Zentrum verlaufen die Tracheen und der Antennennerv; beide verästeln sich hauptsächlich an der Basis der Glieder. Die Nervenäste treten an die unter der Hypodermis befindlichen Sinneszellengruppen heran. Diese Sinneszellengruppen senden ihre Fortsätze durch die Porenkanäle in die Sensillen hinein.

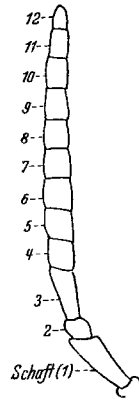


Abb. 9. Antenne von *Philanthus triangulum* ♀.

Die Verteilung der Sensillen und somit diejenige der Sinneszellengruppen ist keine gleichmäßige; die meisten befinden sich an der Innen- und Ventralseite der Fühler (Abb. 10), also nicht an denselben Stellen wie nach VOGEL bei den Arbeiterinnen der Biene; bei ihnen befinden sich die meisten Sensillen an der Innen- und Oberseite.

Es finden sich auf den Antennen: starke Haare, niedergelegte Haare, schlanke Kegel, Grubenkegel, FORELSche Flaschen und Champagnerpfropforgane. Alle besitzen einen Porenkanal, durch welchen der Sinneszellenfortsatz sich in das Sensillum hineinbegibt.

Die starken Haare (Abb. 11) befinden sich in einigen Gruppen auf dem ersten und zweiten Glied, außerdem in geringer Anzahl zerstreut auf den anderen Gliedern. Die des ersten und zweiten Gliedes sind größer als die anderen. Alle besitzen eine ziemlich dicke Chitinwand. Ein feiner Strang, der vermutlich aus Sinneszellenfortsätzen besteht, zieht sich durch den Porenkanal und tritt an der Basis des Haares, wo sich der Porenkanal plötzlich verengt, in den schmalen Hohlraum des Haares hinein.



Abb. 10. Antennenquerschnitt, schematisch.

Die niedergelegten Haare stehen in großer Anzahl auf den letzten zehn Gliedern. Auch diese Sensillen haben eine dicke Chitinwand (Abb. 12). Im Querschnitt erscheinen sie als runde oder ovale, an der Oberseite schwach zugespitzte Chitinringe (Abb. 13). Es fehlen ihnen die verdickten Leisten, die WACKER bei *Formica rufa* — ♀♀ und *Camponotus herculeanus* — ♀♀ abbildet. Die Haare von *Philanthus* ähneln im Querschnitt dem von WACKER in seiner Abb. 14 auf S. 752 dargestellten Typus

(„kreisrundem Tasthaar“ von *Camponotus herculeanus* ♀). Den Verlauf der Sinneszellenfortsätze bekam ich selten gut zu sehen; es ist mir nicht gelungen nachzuweisen, wie sie im Inneren des Haares verlaufen.

Außer diesen dickwändigen Sensillen tragen die zehn letzten Antennenglieder zahlreiche Sensillen mit sehr dünner Chitinwand. Es sind dies an erster Stelle die Kegel. Ich konnte drei verschiedene Typen von diesen Kegeln unterscheiden.

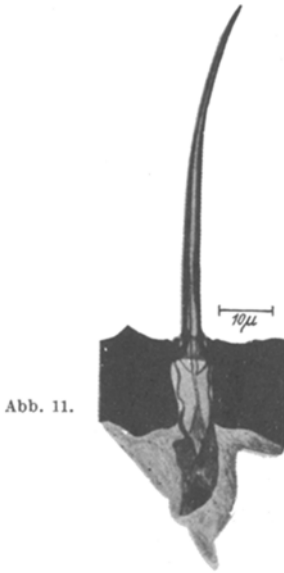


Abb. 11.

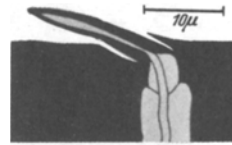


Abb. 12.

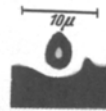


Abb. 13.

Abb. 11. Starkes Haar im Fühlerlängsschnitt.
Abb. 12. Niedergelegtes Haar im Fühlerlängsschnitt.
Abb. 13. Niedergelegtes Haar im Fühlerquerschnitt.

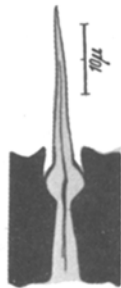
Abb. 14.
Schlanker Kegel.

Abb. 15.

Grubenkegel im Antennenlängsschnitt.

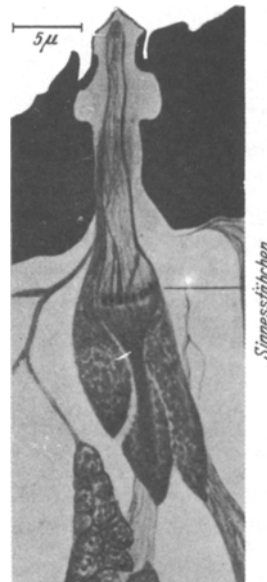


Abb. 16.

Grubenkegel im Antennenquerschnitt.

Die häufig vorkommenden schlanken Kegel (v. FRISCH) ähneln den *Sensilla trichodea olfactoria* VOGELS in starkem Maße. Sie sind ein wenig in das Fühlerchitin eingesenkt, wie die Abb. 14 zeigt. Das Chitin ist nur an der Basis ziemlich dick, ist aber dort, wo das Haar über die Fühleroberfläche hinausragt, sehr dünn. Im Inneren des Haares ist ein sehr feiner Strang bis dicht an der Spitze zu verfolgen.

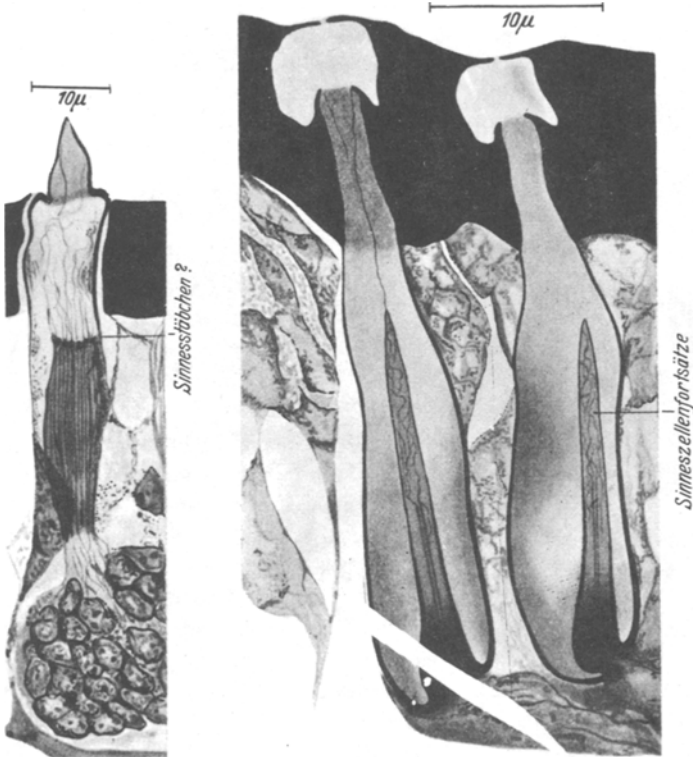


Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 17. Großer Kegel im Antennenlängsschnitt.
Abb. 18. FORELSche Flaschen im Antennenlängsschnitt.

Ungefähr gleich häufig fand ich die plumpen, eingesenkten Kegel, die ich als Grubenkegel bezeichnen muß. Sie sind wie die schlanken Kegel ein wenig unter der Fühleroberfläche eingepflanzt, ragen aber fast nicht über diese empor. Die Spitzen dieser Kegel sind zu der Fühlerspitze geneigt (Abb. 15). Wie in der Abb. 16 ersichtlich, ist der Verlauf der Sinneszellenfortsätze in dem Fühlerquerschnitt gut zu verfolgen. Aus einer Gruppe von Ganglienzellen geht ein breiter Faserstrang hervor, der von mindestens drei Deckzellen umgeben ist. Bevor dieser Strang sich in den Porenkanal begibt, erweitert er sich ein wenig und an dieser Stelle

ist eine Reihe nicht scharf begrenzter, dunkler Punkte zu sehen, zweifels- ohne die „Sinnesstäbchen“ (WACKER) oder „Riechstäbchen“ (VOGEL).

Die großen Kegel endlich, die Riechkegel (v. FRISCH) oder Sensilla basiconica (VOGEL) stehen in viel beschränkter Anzahl auf den letzten zwölf Gliedern zerstreut herum. Die Chitinwand dieser Kegel ist ein wenig dicker als die der vorigen Kegeltypen (Abb. 17). Die eigentliche „Mütze“ des Kegels steht auf einem ziemlich starken, horizontalen Chitinring. Auffälligerweise befindet sich in dem Porenkanal eine dünne Chitinhülle, welche zwischen sich und der großen Masse des Fühlerchitins einen Hohlraum übrigläßt. Die Fasern verlaufen wie bei den Grubenkegeln; in der Spitze des Kegels aber konnte ich die Endigungen nicht entdecken. Obwohl weniger deutlich als bei den Grubenkegeln war auch hier eine Stäbchenzone zu sehen.



Abb. 19. Champagnerpfropforgan im Antennenlängsschnitt.

Sehr auffällige Gebilde sind die „Flaschenorgane“, „FORELSche Flaschen“, „Sensilla ampullacea“ (VOGEL). Sie stehen nicht so streng lokalisiert wie die Flaschen der Bienenfühler, sondern befinden sich auf den neun letzten Fühlergliedern — in allerdings beschränkter Anzahl — in zwei Längsreihen, deren Lage aus dem Querschnitt in der Abb. 10 ohne weiteres hervorgeht. Jedes Glied enthält deren 40—50 Stück, nur die letzten Glieder besitzen deren weniger. Sie ähneln den FORELSchen Flaschen der *Vespa saxonica* ♂♀, die von WACKER beschrieben und abgebildet worden sind, mehr als den Flaschen der Biene

(v. FRISCH), der Hals ist aber schlanker. Der Innenraum steht durch eine kleine, auch in der Flächenansicht gut sichtbare Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung. Der Basalteil ist meistens stark gekrümmt, und vielleicht war es mir eben dadurch unmöglich, die feineren Einzelheiten in dem Faserstrang zu entdecken. In den meisten Schnitten aber waren die Endfasern ganz gut zu sehen (Abb. 18). Ein dünnes Faserbündel zieht sich, anfangs geschlossen, aber mehr oder weniger bald divergierend, bis zur Spitze des zentralen Haares hin. Das ganze sieht wie ein sich verästelnder Baum aus. Manchmal fehlt der „Stamm“, dann haben sich die einzelnen Fasern schon an der Basis des Haares gelöst.

Die Champagnerpfropforgane endlich, Sensilla coeloconica (VOGEL) sind nur in sehr geringer Anzahl vorhanden, nie mehr als fünf auf jedem Fühlerglied. Manchmal stehen sie allein, manchmal zu zwei oder drei dicht nebeneinander zwischen den Flaschen. Auch hier steht der innere

Hohlraum mittels einer kleinen Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung. In den Endfasern glaubte ich Sinnesstäbchen zu sehen (Abb. 19).

Dieser kurze Überblick genügt, die große Übereinstimmung der antennalen Sinnesorgane von *Philanthus* mit denjenigen von anderen bereits bekannten Hymenopteren aufzuweisen. Es fällt aber nur das absolute Fehlen von Porenplatten oder ähnlichen Gebilden auf. Eins oder mehrere der anderen Sinnesorgantypen müssen also sicher dem Geruch dienen. Es liegt auf der Hand, die Geruchsfunktion den offenliegenden Organen mit dünner Chitinhülle, also den verschiedenen Kägeln, zuzuschreiben. Die Tatsache, daß die Flaschen und Champagnerpfropforgane fast von der Außenluft abgeschlossen sind, macht eine Geruchsfunktion dieser Organe nicht sehr wahrscheinlich.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die ♀♀ von *Philanthus triangulum* FABR. sind imstande, mit großer Gewißheit das einmal hergestellte Nest zurückzufinden, wenn sie mit Beute heimkehren.

2. Dieses Heimkehrvermögen beruht auf zwei verschiedenen Orientierungsweisen; wir unterscheiden eine Fernorientierung und eine Nahorientierung. Mit Hilfe der Fernorientierung, die sich nicht nach dem Neste, sondern nach im umgebenden Gelände befindlichen Marken richtet, findet die Wespe die nähere Umgebung des Nestes. Dieser „Nestumgebung“ entspricht ungefähr ein Kreis von etwa 200 cm Durchmesser. Innerhalb dieses Gebietes orientiert sich die Wespe nach vom Nest ausgehenden Reizen. Diese Nahorientierung wurde näher analysiert.

3. Es erwies sich beim Versuch, daß die Wespen nur auf optische Merkmale zu dressieren sind und daß sie somit durch Verlegung dieser Dressurmerkmale irrezuführen sind. Unter natürlichen, ungestörten Bedingungen dressieren sich die Wespen auf die Merkmale der Umgebung durch „Orientierungsflüge“.

4. Die optische Dressur wird in sehr kurzer Zeit erreicht, wenn es sich um „natürliche“, d. h. in der Umgebung der Wespen häufig vorkommende Merkmale handelt.

5. Das „Prüfen“ der Biene, die als Beutetier allen anderen Tieren besonders stark vorgezogen wird, erfolgt durch Aufnahme von Geruchsreizen. Auf experimentellem Wege wurde festgestellt, daß inadäquate Beutetiere, die mit dem typischen Bienenduft versehen worden waren, von den Wespen als Beute betrachtet wurden.

6. Als Träger des Geruchssinnes kommen auf Grund der experimentellen Untersuchungen nur die Antennen in Betracht.

7. Der Bau der antennalen Sinnesorgane stimmt im großen und ganzen mit dem bereits bei anderen Hymenopteren bekannten überein, es fehlen aber bei *Philanthus* die Porenplatten.

VIII. Literaturverzeichnis¹.

1. **Baumgärtner, H.:** Der Formensinn und die Schärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. 7 (1928). — 2. **Bethe, A.:** Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Zbl. 22 (1902). — 3. **Bischoff, H.:** Biologie der Hymenopteren. Berlin 1923. — 4. Hymenoptera. In: Schulze, P.: Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin 1923. — 5. **Bouvier, E. L.:** Le retour au nid chez les Hyménoptères prédateurs du genre *Bembex*. C. r. Soc. Biol. Paris 52 (1900). — 6. Quelques observations sur les Philanthes. Ann. Inst. Pasteur 1916. — 7. **Bouwman, B. E.:** *Philanthus triangulum* F. In: De Graafwespen van Nederland. De Levende Natuur 32 (1927). — 8. **v. Buttel-Reepen, H.:** Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Zbl. 20 (1900). — 9. **Fabre, J. H.:** Souvenirs entomologiques, 80. Ausgabe, I. u. 4. Serie. Paris 1923. — 10. **Ferton, Ch.:** La Vie des Abeilles et des Guêpes, œuvres choisies, groupées et annotées par E. Rabaud et F. Picard. Paris 1923. — 11. **Freiling, H. H.:** Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge. Z. Wiss. Zool. 92 (1909). — 12. **v. Frisch, K.:** Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 35 (1914). — 13. Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Ebenda 37 (1919). — 14. Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Ebenda 38 (1921). — 15. **Forel, A.:** Das Sinnesleben der Insekten. Übersetzt von M. Semon. München 1910. — (16.) **Hamm, A. H. a. Richards, O. W.:** The biology of the British Fossorial Wasps. Trans. Entomol. Soc. Lond. 1930. — 17. **Hauser, G.:** Physiologische und histologische Untersuchungen über den Geruchssinn der Insekten. Z. Wiss. Zool. 34 (1880). — 18. **Kühn, A.:** Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — 19. **Leydig, Fr.:** Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. 9 (1886). — 20. **Marchal, P.:** Le retour au nid chez le *Pompilus sericeus*. C. r. Soc. Biol. Paris 52 (1900). — 21. **Marchand, E.:** Sur le retour au nid de *Bembex rostrata* Fabr. Bull. Soc. Sci. nat. Ouest 10 (1900). — 22. **Murr-Danielczick, L.:** Über den Geruchssinn der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon Juglandis* Ashmead. Z. vergl. Physiol. 11 (1930). — 22a. **Opfinger, E.:** Über die Orientierung der Biene an der Futterquelle. Z. vergl. Physiol. 15 (1931). — 23. **Peckham, G. W. a. E. G.:** On the Instincts and Habits of the solitary wasps. Wisconsin Geol. a. Nat. Hist. Survey, Bull. 2, Sci. Ser. 1 (1898). — (24.) **Piéron, M.:** Bull. Inst. gén. psychol. 1906. — 25. **Vom Rath, O.:** Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Z. Wiss. Zool. 46 (1888). — 26. **Rau, Ph.:** Experimental studies on the homing of carpenter and mining bees. J. comp. Psychol. 7 (1928). — 27. **Ruland, Fr.:** Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Z. Wiss. Zool. 46 (1888). — 28. **Verhoeff, C.:** Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jb., Abt. System. 6 (1892). — 29. **Vogel, R.:** Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Z. Wiss. Zool. 120 (1923). — 30. **Wacker, Fr.:** Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Hymenopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4 (1925). — 31. **Wagner, W.:** Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. Zoologica 19 (1907). — 32. **Watson, J. B. a. Lashley, K. S.:** Homing and related activities of Birds. Publ. 211 from the Carnegie Inst. of Washington (1915). — 33. **Wolf, E.:** Das Heimkehrvermögen der Bienen, I. Mitt. Z. vergl. Physiol. 3 (1926). — 34. Das Heimkehrvermögen der Bienen, II. Mitt. Ebenda 6 (1928).

¹ Die eingeklammerten Nummern sah ich nicht im Original.