

- BARNES, H. F., The biological approach to the species problem in gall midges. *Ann. ent. Fennici.*, 19, 2—24, 1953.
- BECKER, H., Untersuchungen über das Mikroklima einiger Blattgallen. *Anz. Schäd. lingsk.*, 23, 129—131, 1950.
- BENSON, R. B., British sawfly galls of the genus *Nematus* [*Pontania*] on *Salix* (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Journ. Soc. Brit. Entomol.* 4, 206—211, 1954.
- CARLETON, M., The biology of *Pontania proxima* Lep., the bean gall sawfly of willows. *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)* 40, 575—624, (1939).
- DITTRICH, R., Die Tenthredinidocecidien, durch Blattwespen verursachte Pflanzengallen und ihre Erzeuger. In: RÜBSAAMEN, E. H. & HEDICKE, H., Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner. *Zoologica*, Heft 61 (Lfg. 4, Teil 1), p. 585—635, 1922.
- GEBELEIN, H. u. HEITE, H. J., Statistische Urteilsbildung. Berlin/Göttingen/Heidelberg, 1951.
- MAGNUS, W., Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Jena, 1914.
- MEIXNER, O., Coleoptera. In KÜCKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie, Bd. IV, 2. Hälfte, 1. Teil, Insecta 2, Berlin, 1933—36.
- NOLTE, H.-W., Untersuchungen über die stofflichen Grundlagen der Gallenbildung. *Verhandl. Dtsch. Ges. angew. Ent.*, 12. Mitglieder. Vers., 124—128, 1954.
- REITTER, E., Die Käfer des Deutschen Reiches. 5, Stuttgart, 1916.
- RINGLEB, F., Mathematische Methoden der Biologie. Leipzig/Berlin, 1937.
- ROSS, H., Praktikum der Gallenkunde. Berlin, 1932.

Zur Technik der Blattschneidebienen *Megachile bicolor* F. und *M. maritima* Schck.

VON RUDOLF ALTEVOGT

Zoologisches Institut der Universität Münster

(Mit 6 Textfiguren)

Inhalt	Seite
A. Einleitung	152
B. Material und Methode	153
C. <i>Megachile bicolor</i> F.	
1. Die Neströhre und die Brutzellen	154
2. Die Technik des Blattschneidens und die dabei angewandte „Geometrie“	157
3. Die Form und Größe der Blattausschnitte	158
4. Vergleich der bei der Technik von <i>M. bicolor</i> gefundenen Faktoren mit denen von <i>M. maritima</i>	162
Zusammenfassung	164
Literaturverzeichnis	165

A. Einleitung

Die Instinktleistungen der Blattschneidebienen der Gattung *Megachile* waren zum ersten Mal in den frühen Untersuchungen von R. A. F. DE RÉAUMUR (1742) Gegenstand genauerer Beobachtungen. Später haben sich

besonders J. H. C. FABRE (1892—1896), CH. FERTON (1896, 1923) und R. DU BUYSSON (1902) in das Studium dieser spezialisierten Bienengattung vertieft, ohne jedoch über eine rein beschreibende Berichterstattung hinauszugehen, so daß messende Untersuchungen etwa am von den Bienen gelieferten Schnittkurvenmaterial offenbar nicht erfolgten. Über die Situation in der deutschen entomologischen Literatur muß M. SIEBER (1925 und 1930) feststellen, daß „einigermaßen gründliche Untersuchungen der Zellbauten unserer Megachilen so gut wie ganz fehlen“ und daß „die zahlreichen faunistischen Arbeiten meist nur gelegentliche Beobachtungen über die Lage der Nistplätze und die Art der angeschnittenen Blätter enthalten“ (p. 9). Diese Aussage muß auch heute noch als zutreffend bezeichnet werden, denn wenn auch die zusammenfassenden Werke von O. SCHMIEDEKNECHT (1907), H. FRIESE (1923) und H. BISCHOFF (1927) eine Reihe von Gelegenheitsbeobachtungen zitieren können, so ist es doch auch anhand dieses Materials nicht möglich, detailliertere Einblicke in die Technik des Blattschneidens und die ihr zugrunde liegenden Prinzipien zu erlangen. In jüngerer Zeit hat F. SCHREMMER (1954) einige Beobachtungen über *M. sericans*, *pilidens* und *maritima* veröffentlicht, die jedoch auch keine Daten zur Schnittechnik enthalten. Lediglich die schon erwähnten Untersuchungen von M. SIEBER können in ihrer exakten metrischen Auswertung (bei *M. nigriventris*) als Vergleichsmaterial dienen. Dieser deutliche Mangel an *Megachile*-Studien hat wohl zwei Ursachen: erstens liegt das Hauptverbreitungsgebiet der Megachilen in den Tropen, und zweitens sind die Weibchen beim Schneiden der Blattstücke recht scheu und können deswegen nur selten bei ihren Aktionen beobachtet werden. So kann jede Notiz über *Megachile*-Arten dazu beitragen, die noch breiten Lücken in der Kenntnis dieser stark spezialisierten Bienengruppe füllen zu helfen.

B. Material und Methode

Im Zuge einer unter Leitung von Herrn Prof. Dr. B. RENSCH im Jahre 1953 durchgeführten Forschungsreise nach Vorderindien bot sich mir am 22. 3. 1953 Gelegenheit, Bau- und Schneidetätigkeit von *Megachile bicolor* F. am Suswa-River im Gebiet der Siwalik-Hills bei Kansrao zu studieren. Die Blattausschnitte wurden teils im frischen Zustande sorgfältig gepreßt und teils in Form der vollständigen einzelnen Eizellen des Linienbaues (siehe unten p. 155) getrocknet und mitgenommen. Die Vermessung der Schnittkurven erfolgte an mit Hilfe eines Episkops hergestellten Zeichnungen in 8,5facher linearer Vergrößerung. Der zahlenmäßigen Auswertung legte ich die GAUSSSCHE Fehlerquadratmethode zugrunde, die den mittleren Fehler des Mittelwertes einer Meß-(d. h. hier Schnitt-)Reihe nach der Formel $F_m = \pm \sqrt{\frac{\sum \Delta x^2}{n \cdot (n-1)}}$ ergibt, in der Δx die Abweichung des Einzelwertes vom Mittelwert und n die Zahl der Elemente der Meß-

reihe sind. Der relative Fehler ergibt sich dann leicht als das prozentuale Verhältnis des mittleren Fehlers zum Mittelwert. Er ist als besonders „anschauliches“ Maß für die Güte der jeweiligen Schnitfführung gedacht. In eben derselben Weise verarbeitete ich das Vergleichsmaterial der in ganz Deutschland vorkommenden Art *M. maritima*, die bevorzugt an Birkenblättern schneidet. Ich verdanke es der Liebenswürdigkeit von Herrn cand. rer. nat. W. TESCHNER, der es an einer Schnittstelle in der Hohen Wardt bei Münster i. W. im Sommer 1954 aufnahm. Herrn Prof. Dr. H. BISCHOFF schulde ich Dank für die Bestimmung der indischen *Megachile*-Art und für wertvolle Literaturhinweise. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft stellte einen wesentlichen Teil der zur Durchführung der Indienreise notwendigen Mittel zur Verfügung, was auch an dieser Stelle mit ergebendem Dank vermerkt sei.

C. *Megachile bicolor* F.

1. Die Neströhre und die Brutzellen

Den Eingang zur Neströhre von *M. bicolor* fand ich, als ich eine 15 mm lange Biene mit einem auffälligen Blattstück zwischen den Füßen an mir vorbeifliegen und etwa 2 m von mir entfernt sich im Sande niederlassen sah. Ich hatte mich an einem der kleinen, auch in der Trockenzeit noch Wasser führenden Arme des Suswa-River bei Kansrao (Siwalik-Hills) zur Vogelbeobachtung angesetzt und hatte so zugleich Gelegenheit, die weitere Tätigkeit von *M. bicolor* zu protokollieren. Die Biene kam während einer Beobachtungszeit von 2½ Stunden 9mal mit je einem Blattschnitt zum Nest, im Durchschnitt also etwa alle 17 Minuten. Während dieser Zeit trug sie 7 ovale und 2 runde Blattstücke ein, wobei die beiden runden — deutlich kleiner als die ovalen und deshalb auch aus der Entfernung leicht von diesen zu unterscheiden — als erste eingetragen wurden. Der Röhreneingang lag an einer etwa 20 cm hohen, sehr flachen und durch Anschwemmung von ausgewaschenem Flußsand gebildeten Böschung am Ufer des mittleren von drei Wasserläufen. Nach einigen Suchkreisen ließ sich die Biene jedes Mal in Abständen von höchstens 10 cm vor dem Röhreneingang nieder, schleppte das in längs-konvexer Durchbiegung unter dem Körper festgehaltene Blattstück mit den Mandibeln vorwärtsziehend zum Bau und verschwand in dieser Position darin. Die wegen ihres filzartigen Haarüberzuges deutlich helleren Unterseiten der Blattausschnitte (*Buddleia* spec., siehe unten p. 157) waren stets nach oben, also zum Körper der Biene hin gekehrt. Man konnte dieses gut feststellen, weil die Biene beim Eintragen eigenartig hochbeinig einherstelte — sie „reitet“ ja sozusagen auf dem gebogenen Blatt — und weil bei den ovalen Schnittstücken ein Teil des stumpfen Endes unter dem Abdomen der schleppenden Biene hervorragte. Diese Tatsache ist wichtig im Hinblick auf die endgültige Lage der Schnittstücke in der fertigen Brutzelle. Bemerkenswert war,

daß meine Anwesenheit die Biene offenbar nicht oder jedenfalls nur sehr wenig gestört zu haben scheint, obwohl ich in der optisch recht homogenen Nestumgebung eine wesentliche Veränderung darstellen mußte. Beim Aufgraben der Neströhre stellte ich fest, daß ein waagrecht verlaufender, 8 cm langer Gang zu den Brutzellen führte. Der Gang und die daran anschließende, schon mit Zellen gefüllte Röhre verliefen in rund 5 cm Tiefe unter der Erdoberfläche. Ich entdeckte 5 fertige, d. h. mit Larvennahrung und Ei beschickte und verschlossene Brutzellen, während eine sechste Zelle noch unvollständig war. Alle Zellen lagen linear hintereinander und steckten etwa fingerhutartig so zusammen, daß der Boden der einen etwa 1 bis 2 mm in den Deckelteil der anderen hineinragte. Durchschnittlich bildeten 6 ovale Blatt-schnitte die Seitenteile des eimerartigen Eibehälters, wobei jeweils 3 einmal den Umfang des Eimers ergaben, so daß die 3 weiteren eine zweite, innere Umhüllung des Eimerumfanges bildeten (Fig. 1). In dieser Beziehung gleicht also *M. bicolor* durchaus den übrigen bislang beschriebenen Megachilen, die in Erde oder Holz ihre Neströhren anlegen. Eine Verkittung der einzelnen Blattstücke, wie sie z. B. M. SIEBER für *M. nigriventris* fand, wie sie nach FERTON auch *M. xanthopyga* Perez und *M. sericans* Fonsc. ausüben und wie sie schließlich bei den aus Blattausschnitten zusammenge kitteten Freibauten der indischen *M. anthracina* Sm. nötig ist, gibt es bei *M. bicolor* nicht. Auch eine Unterteilung in verschiedenes Blattmaterial für den inneren und äußeren Ring, wie sie etwa bei *M. octosignata* Nyl., *M. thevestensis* Fert. und *M. alpestris* Fr. gefunden wurde, wo für die äußere Lage junge Kastanien-, für die innere Verkleidung aber weiche Brombeerblätter (*M. octosignata*) bzw. Teile von Blütenblättern (*M. thevestensis* und *alpestris*) benutzt werden, war bei *M. bicolor* nicht festzustellen. In der basalen, leichten Umknickung der spitzen Enden der Ovalschnitte nach innen zu und in der gleichsinnigen der stumpfen am oberen Rande der Eimer gleicht *M. bicolor* nach der Beschreibung durch M. SIEBER der europäischen *M. nigriventris*. Den Verschluß der Eibehälter besorgten runde Blattausschnitte, von denen durchschnittlich 4 obere (Deckel) und 1 unterer (Boden) vorhanden waren. Sie zeigten keinerlei Spuren von Kittsubstanzen, sondern waren lediglich durch ihre etwas umgebogenen Kanten befestigt, wobei der untere Boden nach innen zu, die oberen Deckel nach außen zu umgebogen waren. Demnach muß der Boden erst nach Einbringen der Seitenteile in den Behälter eingepaßt worden sein,

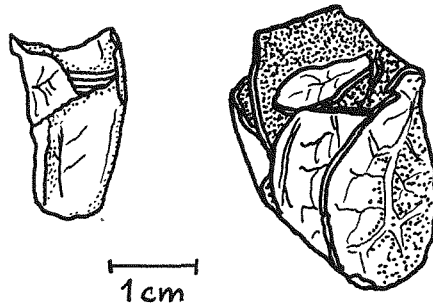


Fig. 1. Zwei verschiedene Stadien der Brutzellen von *Megachile bicolor* F.

was also wahrscheinlich bedeuten muß, daß nach dem Schneiden der Ovalteile der Kreisschnitt für den Boden erfolgt, wonach das Sammeln und Eintragen der Larvennahrung, sowie die Eiablage vor sich gehen. Dann würde nach dem schon begonnenen Schema im Schneiden von kreisförmigen Blatteilen für die Deckel fortgefahren werden können. Diese durch die Lage der Blatteile gegebene Deutung entgeht auch der sonst notwendigen Folgerung, daß die Biene beide Schnittmuster beliebig oft abwechselnd einschalten kann. Da das Vorhandensein eines besonderen Bodenteiles (= 1 runder Blattausschnitt) bei den Brutzellen von *Megachilen* bisher nicht beobachtet worden zu sein scheint, möchte ich noch besonders betonen, daß sich ein solcher bei allen 6 von mir aufgegrabenen Zellen in gleicher Weise vorfand und er nicht etwa ein als Deckel „gemeinter“ Bestandteil der jeweils vorhergehenden Zelle war. Jeder dieser 6 Böden war nämlich durch die unter ihm nach innen zu umgeschlagenen Ovalspitzen ganz eindeutig als solcher erkennbar. Inwieweit die allgemein gehaltene Bemerkung von C. H. EALAND (1921), daß „pieces of varying size are used for the end, the sides, and the top of each cell“ als Beschreibung eines Bodenteils einer Zelle aufgefaßt werden kann, lasse ich dahingestellt, zumal nähere Angaben dort nicht gemacht werden.

Alle Blattstücke mit Ausnahme der als Deckel verwendeten befanden sich mit der Blattunterseite nach der Außenseite des Eimers gekehrt. Schon M. SIEBER hat darauf hingewiesen, daß diese endgültige Lage mit der Art des Eintragens zusammenhängt, indem die Biene das mit der Unterseite in konvexer Biegung unter ihrem Körper getragene Blatt einfach auch in dieser Position weiter befördert, bis es in der Höhle durch seine Eigenelastizität der Rundung des Höhlenquerschnittes sich anlegt. *M. bicolor* arbeitet also bei diesen ovalen Seitenteilen genau so wie z. B. *M. nigriventris* und *M. circumcincta*, aber gegensätzlich zu *M. buyssoni* Pérez und *M. albocincta* Pérez, die nach DU BUYSSON und FABRE die Oberseiten der Blattstücke nach außen kehren sollen. Über die als Deckel und Boden verwendeten Blattausschnitte sind in der Literatur außer bei M. SIEBER keine Angaben bezüglich der Lage ihrer Unter- oder Oberseite zu finden. Nach diesem Autor liegen „auch die kreisrunden Abschnitte ausnahmslos mit der starknervigen Unterseite nach außen, d. h. nach der Röhrenmündung zu“ (p. 18) gekehrt. Die von mir bei *M. bicolor* gefundene Lage (Boden mit der Unter-, Deckel mit der Oberseite zur Eimeraußenseite gekehrt) ist aber insofern auch technisch die einfachste und stellt die geringsten Ansprüche an die Instinktleistung, als die Biene Boden- und Deckelstücke in prinzipiell gleicher Weise eintragen und stets sozusagen nach dem Prinzip „Blattunterseite vom Körper weggekehrt“ verarbeiten kann. Aus diesem Prinzip ergibt sich zwangsläufig dann auch die oben geschilderte Deckellage. Es bleibt abzuwarten, ob dieser Grundsatz der einfachsten Handhabung der Schnitte sich auch bei anderen *Megachile*-Arten wiederfindet.

Die schon verschlossenen Brutzellen waren etwa zu gut einem Drittel mit einer hellgelben pastenartigen Masse angefüllt, die aus Pollen bestand und mit Honig vermennt zu sein schien. Es war jedenfalls ein deutlich süßer Geschmack festzustellen. Die später vorgenommene Pollenanalyse konnte nur sicherstellen, daß es sich nicht um Pollen der *Buddleia* spec. handelte, doch bleibt unklar, von welchen Blüten *M. bicolor* ihre Larvennahrung beschaffte. Auf diesem Nahrungsvorrat stand mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche in jeder Zelle ein Ei. Verschieden weit fortgeschrittene Entwicklungsstadien habe ich bei den Eiern nicht feststellen können.

2. Die Technik des Blattschneidens und die dabei angewandte „Geometrie“

Trotz angestrengten Suchens konnte ich in der Umgegend des oben beschriebenen Linienbaues keine weiteren Nesthöhlen von Megachilen mehr entdecken. Wohl aber fand ich in rund 600 m Entfernung am waldbestandenen Ufer des Suswa eine Schnittstelle von *M. bicolor*, an der ich auch — allerdings nur im Falle des Schneidens von ovalen Blattstücken — den Schneidevorgang selbst aus der Nähe betrachten konnte, da sehr dichtes Unterholz ein ausgezeichnetes Versteck bot. Zum sich öffnenden Flußbett hin befand sich am Waldrand ein reicher *Buddleia*-Bestand, dessen Blätter in großer Zahl angeschnitten worden waren. Die Bestimmung der von mir aufgesammelten Blattstücke aus dem beschriebenen Megachilen-Bau ergab, daß sie ebenfalls alle von dieser *Buddleia*-Art geschnitten worden sein mußten. Ob allerdings gerade diese Schnittstelle zum hier beschriebenen Bau gehört hatte, kann ich nicht entscheiden. Das Schneiden der ovalen Blattstücke durch *M. bicolor* erfolgt durchaus so, wie es u. a. von M. SIEBER für *M. nigriventris* angegeben worden ist, so daß sich eine Beschreibung für *M. bicolor* erübrigen würde, wenn sie nicht zum Verständnis der nachfolgend gegebenen Betrachtungen und einiger Erweiterungen wegen nötig wäre. Bei den mit meinen Feststellungen übereinstimmenden Vorgängen zitiere ich M. SIEBER (1925, p. 17 ff.): „Beim Beginn des Schneidens reitet sie auf dem Blattrande, d. h. die Blattfläche fällt in die Symmetrieebene der Biene, die Biene der einen Körperhälfte sind auf der Unter-, die der anderen auf der Oberseite des Blattes fixiert (Einschränkung des Verf.: bei *M. bicolor* gilt das nur für die Vorder- und Mittelbeine, die Hinterbeine stehen auf dem Blattrand). Beim weiteren Hineinschneiden biegt sich der abgetrennte Teil des Blattes zwischen den rechten und linken Beinen der Biene derart um, daß nunmehr die Blattunterseite von allen 6 Beinen umklammert und der Biene zu-gekehrt wird. . . Infolge des Gewichtes der Biene klappt schließlich das halb abgetrennte Blattstück samt dieser nach unten; aber selbst in diesem kritischen Augenblick wird der Schnitt weitergeführt. . . Der Schnitt wird meist vom Blattgrunde nach der Blattspitze zu geführt. . . Aus-

nahmslos beginnt die Biene mit dem Ausschneiden des stumpfen Poles, und es ist leicht, an unversehrten Ausschnitten und an angeschnittenen Blättern die Richtung der Schnittlinien anzugeben“. Nach dem Durchbeißen der letzten Verbindung von Ausschnitt und Blatt fliegt die Biene davon, wobei das zuletzt geschnittene spitze Ende der Ellipse mit den Mandibeln festgehalten wird, während das stumpfe Ende nach hinten weist und meist ein gutes Stück unter dem Hinterende des Abdomens hervorragt. Zur Ausführung eines Ovalschnittes benötigt *M. bicolor* rund 20 sec. Die weiteren Betrachtungen setzen die Kenntnis der Form und Abmessungen der Blattausschnitte voraus, die im folgenden Abschnitt vermittelt werden soll.

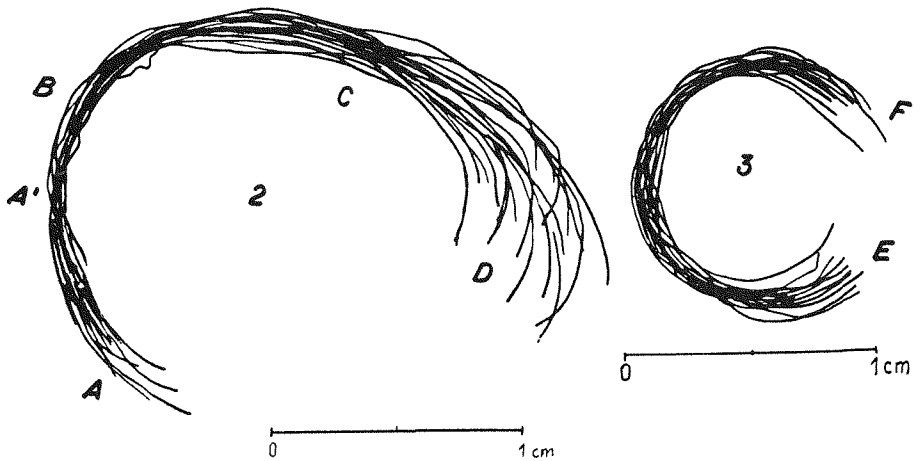


Fig. 2 und 3. Das ovale und das kreisförmige Schnittmuster von *Megachile bicolor* F. als Kurvenschar aus 37 (Fig. 2) bzw. 18 (Fig. 3) Schnitten an *Buddleia* spec.

3. Die Form und Größe der Blattausschnitte

Die Figuren 2 und 3 zeigen die beiden *M. bicolor* zur Verfügung stehenden „Schnittmuster“ und geben auch schon ohne Betrachtung der in Tabelle 1 angegebenen Zahlen einen Begriff von der recht geringen Fehlerbreite bei der viele Male wiederholten Schnittführung der Biene. Seit den frühen, oben zitierten Untersuchungen an Megachilen hat man versucht, diese Regelmäßigkeit zu erklären, und M. SIEBER schließt 1925 (p. 20): „Die Mechanik des Blattschneidens entspricht der des Zirkels: die Tarsen eines Beinpaars fixieren den Drehpunkt, ihr Abstand von den schneidenden Mandibeln gibt den Krümmungshalbmesser. Durch eine wohl kaum analysierbare Koordination instinktiver Bewegungen ändert die Biene beim Schneiden ovaler Stücke Fixationspunkt und Krümmungshalbmesser.“ Wie also das Zirkelprinzip angewandt wird, ist keineswegs klar. SIEBER meint auch, daß „zur Konstruktion des Ovals ein größerer Kreis

Tabelle 1. Vergleichszahlen der Blattschnitte von *Megachile bicolor* und *M. maritima*

Die mm-Angaben beziehen sich auf 8,5-fache Vergrößerung

	<i>Megachile bicolor</i>	<i>Megachile maritima</i>
I. Kreisförmige Schnitte		
Anzahl der Schnitte n	18	21
Mittlerer größter Durchmesser und mittl. Fehler	$8,0 \pm 0,1$ mm	$8,2 \pm 1,4$ mm
Relativer Fehler $\frac{\Delta x}{x}$	1,3%	17%
Lage auf basalem Blatteil	?	13
= %	—	62%
Lage auf apikalem Blatteil	?	8
= %	—	38%
Lage am linken Blattrand	?	9
= %	—	43%
Lage am rechten Blattrand	?	12
= %	—	57%
II. Ovale Schnitte		
Anzahl der Schnitte n	37	53
Mittlere größte Länge und mittlerer Fehler	$15,7 \pm 0,3$ mm	$14,3 \pm 0,3$ mm
Relativer Fehler $\frac{\Delta x}{x}$	1,9%	2,1%
Lage auf basalem Blatteil	?	43
= %	—	81%
Lage auf apikalem Blatteil	?	10
= %	—	19%
Lage am linken Blattrand	16	17
= %	43%	32%
Lage am rechten Blattrand	21	36
= %	57%	68%
Mittelrippe durchgenagt	?	12
= %	—	23%

am stumpfen und ein kleiner Kreis am spitzen Pol zugrunde gelegt wird. Gelingt der schneidenden Biene ein einigermaßen stetiger Übergang vom größeren zum kleineren Krümmungshalbmesser, so entstehen hübsche Ovallinien, wenn nicht, so kommt es zu einer nierenförmigen Einbuchtung zwischen den beiden Kreisen“ (p. 20). Aus Gründen der Blattform und -nervatur von *Buddleia* spec. gibt es bei *M. bicolor* offenbar keine nierenförmigen Einbuchtungen der ovalen Schnittlinien, und es wird auf sie bei der Behandlung der Birkenblätter schneidenden *M. maritima* zurückzukommen sein. In welcher Weise aber das Zirkelprinzip angewendet werden muß, zeigt eine nicht allzu schwierige analytisch-geometrische Überlegung, die auch durch den Schneidevorgang selbst, die Form der resultierenden Kurve und die Verteilung der Fehler entlang derselben gut ge-

stützt wird. Beim Schneidebeginn sitzt die Biene mit dem Kopf bei A (Fig. 2), mit den Hinterbeinen bei D rittlings auf der Blattrkante, die durch A und D geht und bei *Buddleia* bei dem hier vorliegenden Vergrößerungsmaßstab fast geradlinig durch den bei unserer Betrachtung in Frage kommenden Bereich zieht bzw. eine etwas nach außen (also von AD nach unten) gerichtete Wölbung beschreibt. Dies erklärt auch die Tatsache, daß die Länge der Biene immer in ganz bestimmtem Verhältnis zu den von ihr gefertigten Schnittstücken steht. Die bei A in Richtung BC schneidenden Mandibeln arbeiten also zu Beginn mit dem Radius Mandibel-Hinterbeintarsen um die in D auf oder nahe dem Blattrand stehenden Hinterbeine als Mittelpunkt. Das würde — wenn nichts weiter erfolgte — einen Kreis mit dem Radius AD um D ergeben. Die Hinterbeine bewegen sich nun aber langsam entlang des Blattrandes vorwärts und verschieben damit dauernd den Krümmungsmittelpunkt des von den Mandibeln erarbeitet werdenden Kreises. Dabei wandert dieser Mittelpunkt den Blattrand entlang, weil auch die Hinterbeine an diesem entlang „spuren“. So ergibt die resultierende Kurve ungefähr ein Oval. Es ist nun leicht einzusehen, daß der Verlauf dieser Mittelpunktsverschiebung, d. h. die Form des Blattrandes, von entscheidender Bedeutung auf die entstehende Kurve ist. Selbstverständlich ist dabei nur der gröbere Verlauf des Blattrandes ausschlaggebend (vgl. die Befunde bei den Birkenblättern auf p. 162), denn die Beine spuren nicht Millimeter für Millimeter, sondern wohl in „bienenadäquaten“ Schritten. Kleinste Zacken, Bogen oder Härchen dürften kaum irgendeine Rolle spielen. Die kurvimetrische Auswertung der Strecken AC und DA ergibt, daß das Schneidesystem von *M. bicolor* so arbeiten muß, daß die Geschwindigkeit von Vorder- und Hinterende im Verhältnis 2:1 steht, wobei also die Mandibeln doppelt so schnell schneiden wie die Hinterbeine den Blattrand entlang spuren bzw. wie die Mittel- und Vorderbeine mit dem Aufbiegen des schon geschnittenen Blattstückes nach oben zu fertig werden. Man kann sich demnach die schneidende Biene etwa durch einen Wagen ersetzt denken, dessen Vorderräder A doppelt so schnell laufen wie die Hinterräder D und dessen Kurs durch die entlang der Strecke DA erfolgende Führung der langsameren Hinterräder bestimmt wird. Die Langsamkeit des „Hinterwagens“ kann man natürlich bei der schneidenden Biene nicht feststellen, sie wird aber durch die Kurvenform eindeutig bewiesen. Es ist wohl ziemlich sicher, daß sie durch die von den Mittel- und Vorderbeinen geleistete Arbeit des Aufbiegens des schon geschnittenen Blattstückes bedingt ist. Nach dem hier geschilderten Modus verfährt die Biene, bis sich ihr Körper in Stellung CA befindet, die Hinterbeine also am Ende des ursprünglichen Blattrandes angelangt sind und etwa bei oder kurz vor A (von C aus gesehen) stehen. Damit findet auch der richtungsbestimmende Einfluß des Blattrandes DA sein Ende, was sich ganz eindeutig in der bei C beginnenden größeren Schnittstreuung ausprägt. Da die Aufbiegung des schon geschnittenen Blattstückes

bis etwa zum Erreichen von C nur einen jeweils kleinen Teil der ganzen Fläche ABCD betrifft — es werden wohl stets nur die schnittnahen Randpartien etwas nach oben in Richtung Bienenkörper gebogen —, war der ganze Vorgang bisher ein hauptsächlich zweidimensionales Problem. Erst nach Durchlaufen der Stellung AC ist ja die deutlichere Anbahnung der endgültigen, etwa um die Strecke DA' als Raumachse erfolgenden konvexen Flächenkrümmung möglich, bei der schließlich die Blattunterseite dem Bienenkörper zugekehrt ist, der Schnitttrand BC also parallel der Längsachse der Biene nach AD (räumlich gesehen) sich verschiebt und so schließlich an den rechten Beinen der Biene zu liegen kommt. Der Vorgang wird also zwischen den Stellungen AC und AD zunehmend dreidimensionaler Natur. Hinzu kommt die Tatsache, daß sich das System Blattstück-Biene immer mehr vom festen Halt der ganzen Blattfläche löst und schließlich sogar durch sein Gewicht herunterklappt. All diese Faktoren sind wohl dafür verantwortlich, daß die Schnittführung deutlich „fehlerhafter“ wird, sobald das Bienenhinterende die Stelle A erreicht bzw. durchläuft (siehe auch den gleichen Hinweis in den Kurven von *M. maritima* auf p. 162). Man darf also wohl kaum annehmen, daß dem sogenannten spitzen Ovalende der Konstruktion „ein kleinerer Kreis zugrunde gelegt wird“ (M. SIEBER, p. 20). Auch wird nicht auch noch der Krümmungshalbmesser kontinuierlich verändert, sondern es ist vielmehr so, daß die Biene mit dem gleichbleibenden Radius ihrer Körperlänge (d. h. dem Abstand Mandibel-Hinterbeintarsen) etwa um A den Kreis beschreibt, und in der Tat lassen sich die Mittelwerte der bei C beginnenden Kurvenschar CD am besten durch einen Kreis mit der Bienenlänge (15 mm) um A approximieren.

So läßt die hier skizzierte, durch Beobachtung des Vorganges angeregte und durch Auswertung der Schnittkurven gestützte Geometrie die Technik der Biene in einem anderen Lichte erscheinen, indem sie eine Änderung des Krümmungshalbmessers während des Schneidens nicht anzunehmen braucht, sondern alle Kurvenelemente lediglich mit dem gleichen Radius der Bienenlänge deuten kann. Nachfolgend wird sich zeigen, daß auch die Schnitte der Art *M. maritima* an Birkenblättern offenbar den gleichen Bedingungen unterliegen und nach den gleichen Prinzipien verstanden werden können wie die von *M. bicolor*.

Ein Verständnis der der Herstellung der kreisrunden Blattschnitte zugrunde liegenden Prinzipien ist mir nicht möglich, da auch ich leider keine Gelegenheit hatte, das Schneiden runder Kurven zu beobachten. Eine rein theoretische Deutung scheint am ehesten auf der Grundlage der Entfernung Mandibel-Mittelbeintarsen als Parameter möglich zu sein, da diese bemerkenswert genau dem Abstand EF gleichkommt, doch muß hier zunächst die genaue Beobachtung des Vorganges am lebenden Objekt abgewartet werden.

4. Vergleich der bei der Technik von *M. bicolor* beschriebenen Faktoren mit denen von *M. maritima*

Die in Fig. 4 gezeigte Kurvenschar der ovalen Schnitte von *M. maritima* an Birkenblättern zeigt in auffälliger Übereinstimmung mit denen von *M. bicolor* ein recht plötzliches Einsetzen einer größeren Schnittabweichung in der Gegend von C. Sie dürfte beweisend sein für die Annahme, daß *M. maritima* nach dem gleichen Schnittmusterprinzip verfährt wie *M. bicolor*. Auch der Abstand AD steht in gleicher Übereinstimmung zur Bienenlänge wie bei *M. bicolor*. Unterschieden sind die

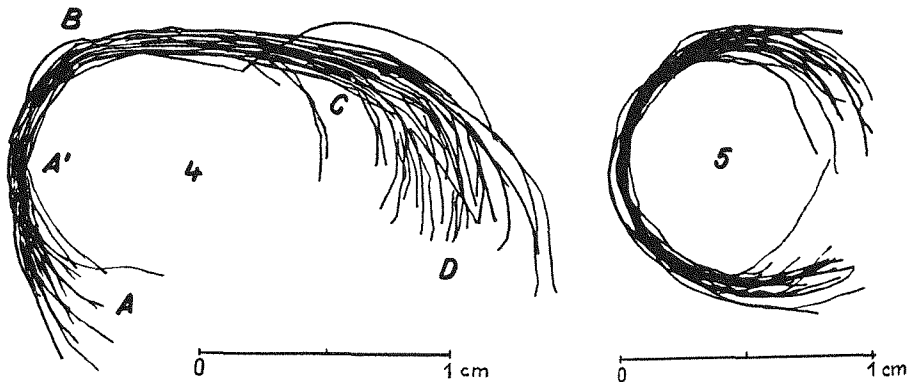


Fig. 4 und 5. Die Schnittführung von *Megachile maritima* Schck. als Kurvenschar von 53 ovalen (Fig. 4) und 21 kreisförmigen (Fig. 5) Schnitten an Birkenblättern

Schnittkurven lediglich durch den zwischen A' und C deutlich flacheren Kurvenverlauf, das Auftreten von nierenförmigen Einbuchtungen und eine etwas größere Fehlerbreite in den Abmessungen der größten Länge der Ovale (vgl. Tabelle 1). Die flachere Kurvenform ist offenbar bedingt durch den Randverlauf des Birkenblattes, das wesentlich stärker gebogen ist als etwa ein *Buddleia*-Blatt. Man muß sich also unter Berücksichtigung des Vergrößerungsmaßstabes für die „Spurstrecke“ DA bei *M. maritima* eine deutlich stärker nach unten-außen ausgebuchtete Linie vorstellen, während wir sie für *M. bicolor* im Bereich DA als fast geradlinig verlaufend ansehen konnten. Es ist leicht einzusehen oder auch durch Probieren herauszufinden, daß eine von DA nach außen durchgebogene Spurstrecke der Grund für den flacheren Kurvenverlauf bei BC ist. Die typische Flachkurve von *M. maritima* beweist also einmal die Richtigkeit des für *M. bicolor* beschriebenen Arbeitsprinzips, zum anderen aber zeigt sie, daß der Verlauf des Blattrandes als Spurkurve die Schnittführung verändert. Die auch von M. SIEBER beobachteten nierenförmigen Einbuchtungen bei *M. maritima* (siehe Fig. 4) können nun auf zweierlei Weisen zustande kommen: einmal

durch eine besonders bei etwas größeren Birkenblättern häufiger vorkommende, verstärkte Ausbuchtung des Blattrandes um die Spitze der ersten oder zweiten basalen Blattrippe (vgl. Fig. 6), wodurch zwangsläufig eine plötzliche Eindellung der Schnittkurve erfolgen muß, und zweitens durch den Einfluß der Blattmittlerippe. Schon M. SIEBER hat festgestellt, daß die Biene vermeidet, „starke Rippen, besonders Mittel-

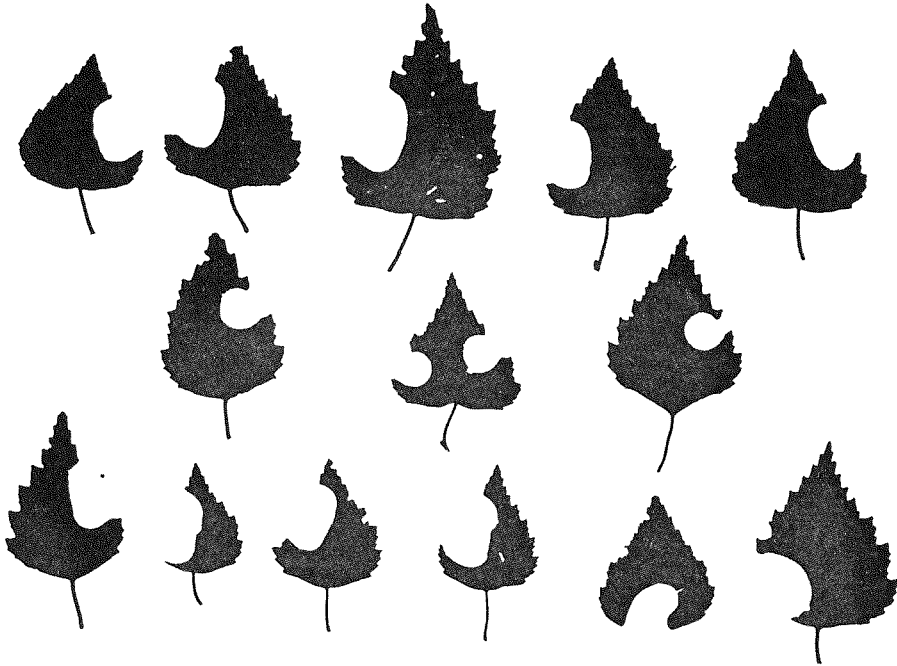


Fig. 6. Birkenblattschnitte von *Megachile maritima* Schck. in normaler (obere und mittlere Reihe) und aberranter Ausführung (untere Reihe)

rippen zu durchschneiden . . . nicht weil sie es nicht könnte . . . , sondern weil sich der Ausschnitt sonst nicht so leicht und gleichmäßig zurecht biegen läßt. Trifft sie auf die Mittelrippe, . . . so gibt sie entweder die Arbeit auf oder schneidet ein großes Stück geradlinig an der Mittelrippe entlang“ (p. 20). Wenn *M. maritima* auch nicht ganz diesem Bericht entsprechend handelt — sie durchschneidet sehr wohl stärkere Rippen oder gar die Mittelrippe (siehe Fig. 6) —, so wird doch bei oder nach Durchtrennung der Mittelrippe der Kurvenzug oft etwas im Sinne einer nierenförmigen Eindellung verändert. Unter meinem Material ist allerdings der letztere Grund offensichtlich von geringerer Bedeutung als der Einfluß des gezackten Blattrandes.

Daß aber auch die Blatt- und Mittelrippen in der Arbeitstechnik von *M. maritima* eine Rolle spielen, zeigt sich in der Verteilung der Lage der

Schnitte auf den Birkenblättern (vgl. Tabelle 1 und Fig. 6). In der Mehrzahl der Fälle (81 %) liegt nämlich der Schnitt gerade so, daß apikal von der ersten basalen (und meist recht kräftigen) Seitenrippe begonnen, diese aber nicht durchgenagt, sondern allenfalls berührt wird. Diese Schnittlage hat darüber hinaus noch den Vorteil, daß dabei nur selten die Mittelrippe berührt oder gar durchgeschnitten werden muß. Wie die tabellarische Aufstellung und die Fig. 6 zeigen, gibt es allerdings eine Anzahl von Ausnahmen von der Schnittlage.

Auch bei *M. maritima* muß die Frage nach dem Arbeitsprinzip für die kreisförmigen Blattschnitte (Fig. 5) weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Beim Vergleich der Fehlerbreiten für beide Kurventypen ergibt sich, daß *M. bicolor* „genauer“ schneidet als *M. maritima*. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß die Faktoren Blattrandverlauf und -nervatur diese Fehlerdifferenzen bedingen und kann demnach sagen, daß *M. bicolor* in den glattrandigen *Buddleia*-Blättern das für eine genauere Schnittführung günstigere Material benutzt.

Zusammenfassung

1. Die indische Blattschneidebiene *Megachile bicolor* F. wurde beim Anlegen ihres Linienbaues im Sande und beim Schneiden von Blattstücken für ihre Brutzellen beobachtet. Als Baumaterial wurden die grünen Blätter einer *Buddleia*-Art zerschnitten.

2. Die Form und Größe der für den Zellenaufbau verwendeten Blattausschnitte werden beschrieben und messend ausgewertet.

3. Anhand des Schneidevorganges für ovale Stücke und der daraus resultierenden Kurven ergibt sich eine Deutung der den ovalen Schnittverlauf von *M. bicolor* steuernden Prinzipien. Um den entlang dem (bei *Buddleia* weitestgehend glattrandigen und geradlinigen) Blattrand vorrückenden Mittelpunkt des Bienenhinterendes wird mit dem Radius Mandibel-Hinterbeintarsen der Kreis beschrieben. Dabei verhalten sich die Geschwindigkeiten von Vorder- zu Hinterende des Bienenkörpers wie 2:1. Unter diesen Bedingungen resultiert der erste Teil der für *M. bicolor* typischen Schnittkurve. Der zweite Teil dieser Kurve weist eine deutlich erhöhte Fehlerbreite auf und beginnt, sobald die Hinterbeine am Ende des als Spurkurve dienenden Blattrandes und am Beginn der geschnittenen Kurve angekommen sind. Die erhöhte Fehlerbreite ist bedingt durch die zunehmende Aufrollung des geschnittenen Abschnittes, der unter dem Körper der Biene in längs-konvexer Lage gehalten wird, durch die zunehmende Loslösung des Systems Biene-Blattausschnitt vom ursprünglichen Blatt und die dadurch gegebene Dreidimensionalität des zunächst rein flächigen Vorganges.

4. Die Herstellung der runden Blattschnitte konnte nicht beobachtet werden und bleibt weiterhin ungeklärt, wenn auch die theoretische Deutung der fertigen Rundschnittkurven am ehesten mit dem Abstand Mandibel-Mittelbein als Zirkelmaß möglich zu sein scheint.

5. Das für *M. bicolor* gefundene Arbeitsprinzip erweist sich auch für die ovalen Schnittkurven von *M. maritima* als brauchbar. Es erklärt die für diese an Birkenblättern schneidende Art typische flachere Form der Ovalschnitte.

6. Die Oval- und Rundschnitte von *M. bicolor* zeigen eine kleinere Fehlerabweichung als die von *M. maritima*. Dieses ist durch die verschiedenartige Beschaffenheit (Blattrand, -nervatur) des verwendeten Schnittmaterials (*Buddleia* gegen Birke) bedingt.

Literaturverzeichnis

- BISCHOFF, H., Biologie der Hymenopteren. 598 pp., Berlin, 1927.
 BUYSSON, R. du, Nidification de quelques Mégachiles. Ann. Soc. ent. France, **71**, (1902), 751—755, 1903.
 EALAND, C. H., Insect Life, p. 248 ff, London, 1921.
 FABRE, J. H. C., Souvenirs entomologiques. Paris, 1892—1896.
 FERTON, Ch., Nouvelles observations sur l'instinct des hyménoptères gastrilégides de France. Act. Soc. Linn. Bordeaux, **48**, 241—249, 1896.
 —, La vie des abeilles et des guêpes; Oeuvres choisies par Rabaud et Picard. Paris, 1923.
 FRIESE, H., Die europäischen Bienen. Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. 456 pp., Berlin, 1923.
 RÉAUMUR, R. A. F. de, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, **6**, 93—130, Paris, 1742.
 REUTER, O. M., Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Aus dem Schwedischen von A. und M. BUCH. 448 pp., Berlin, 1913.
 SCHMIEDEKNECHT, O., Die Hymenopteren Mitteleuropas. 804 pp., Jena, 1907.
 SCHREMMER, F., Ergänzende und neue Beobachtungen über den Nestbau bei Blattschneiderbienen der Gattung *Megachile* LATR. (*Hymenoptera, Apidae*). Biol. Zbl., **153**, 281—288, 1954.
 SIEBER, M., Über die Verbreitung und Lebensweise der Blattschneidebiene *Megachile nigriventis* SCHCK. Sitzungsber. Abh. naturw. Ges. Isis, Dresden, 1925, p. 1—23, 1926.
 —, Die Blattschneiderbienen. Aus der Heimat, **43**, 211—217, 1930.

Genera Encyrtidarum regionis palaearcticae

Auctoribus

J. ERDŐS	et	S. NOVICKY
Tompa, Hungaria		Vindobona, Austria

Post tabellas dichotomicas MAYRI et THOMSONI (1875), quae genera et species huius familiae delicatissimae amplexae sunt, publicatio talis tabellae a MERCET (1921) facta progressus magnos in systemate Encyrtidarum significavit. At decenniis elapsis variationes in nomenclatura, novaeque detectiones in systemate fortius in dies postulaverunt confectionem novarum tabellarum. Hoc et factum est duobus operibus eximiis editis, quarum una a NIKOLSKAJA (1952), altera a FERRIÈRE (1953) publicata est.

Eodem tempore, independenter ab his duabus tabellis ultimis, constituimus unam tabellam dichotomicam pro generibus Encyrtidarum Hungariae. Problemata systema Encyrtidarum spectantia in praevis epistolis amplis inter nos mutatis dissolvere nitebamur, tandem, tamquam