

LES ENNEMIS DES BOURDONS

I. — ÉTUDE D'UNE ZOOCÉNOSE : LE NID DE BOURDONS

A. POUVREAU

*Laboratoire d'Ethologie et d'Ecologie des Insectes, I.N.R.A.,
91440 - Bures sur Yvette*

SUMMARY

THE ENEMIES OF BUMBLE-BEES

I. — STUDIES ON A ZOOCOENOSIS : THE BUMBLE-BEES' NEST

The author draws up a schedule of animals associated with members of bumble-bees' nests of different species. The observations have been performed either on nests discovered in nature, or nests founded in a glass-house.

Detailed informations on the modalities of infestation in bumble-bees' nests by some predators, parasites and commensals are exposed. Then the author investigates the nature of the interactions which come out in this zoocoenosis.

The presence of predators and parasites in the bumble-bees' nests exercises an influence on the decrease of populations of these pollinators. It is very difficult to estimate the percentage of mortality attributed to different enemies of bumble-bees' nests.

RÉSUMÉ

L'auteur dresse un inventaire détaillé des animaux associés aux membres des nids de différentes espèces de Bourdons. Les observations ont été effectuées soit sur des nids découverts dans leur milieu naturel, soit sur des nids, fondés en serre, et disposés dans la nature.

Après avoir essayé de préciser les modalités d'infestation des nids de Bourdons par divers prédateurs, parasites et commensaux, l'auteur étudie la nature des interactions qui se manifestent au sein de cette zoocénose.

La présence de prédateurs et de parasites dans le nid de Bourdons exerce une influence sur la diminution des populations de ces Insectes pollinisateurs, bien qu'il soit très difficile d'évaluer le pourcentage de mortalité attribué aux différents ennemis des nids de Bourdons.

INTRODUCTION

La découverte de nids de Bourdons dans la nature permet, entre autres investigations intéressantes, d'observer un certain nombre d'animaux dont la présence, temporaire ou permanente, a déjà attiré l'attention de quelques auteurs (SLADEN, 1912; FRISON, 1926; PLATH, 1934; CUMBER, 1949; POSTNER, 1952; FREE et BUTLER, 1959) et suscité l'étude suivante.

Dès le début de la fondation du nid de Bourdons, et quel que soit son emplacement — souterrain ou à la surface du sol — ce nid peut être envahi par des animaux qui y recherchent soit un abri, soit leur nourriture, ou bien les deux. Certains d'entre eux n'apparaissent qu'occasionnellement dans les nids de Bourdons et leurs conditions d'existence ne sont aucunement subordonnées au milieu physique ou biotique des nids. Il est probable que certaines espèces polyphages peuvent jouer un rôle épisodique non négligeable dans les fluctuations de telles communautés.

Les Bourdons sont affectés, à tous les stades de leur cycle biologique, par des organismes dont l'action s'exerce de manière très différente (prédatation, parasitisme, commensalisme...). D'autres animaux se nourrissent des substances accumulées dans le nid (cleptoparasitisme) et destinées à l'alimentation larvaire, ou même des cellules cireuses contenant la progéniture; d'autres enfin, coprophages ou nécrophages, pourvoient à leur propre subsistance dans les débris du vieux nid.

Le but de cette étude est d'effectuer un recensement des espèces animales rencontrées dans les nids de Bourdons, et de chercher à préciser la nature des faits de dépendance entre les Bourdons et les organismes vivant dans leurs nids. Dès que s'installent et se précisent, dans le groupement, des rapports de dépendance réciproque, alors se fait une régulation qui peut aller jusqu'à l'élimination de certaines espèces, et qui donne lieu à une véritable zoocénose.

Les problèmes de la terminologie biocénotique étant extrêmement délicats, et les classifications généralement « improches à exprimer l'ordre naturel » (GRASSE, 1935), je tiendrai compte non seulement des données de la nature, mais encore de l'opportunité, de l'usage.

L'interprétation des relations d'interdépendance se compliquent encore du fait que souvent, la distinction entre prédateurs et parasites, ou bien entre parasites et commensaux, est difficile à établir. Il existe des formes de transition entre les différents types de coactions.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Nous avons examiné les nids de différentes espèces de *Bombus*, parmi les plus fréquentes de la faune française : *B. terrestris* L., *B. lucorum* L., *B. lapidarius* L., *B. pratorum* L., *B. hypnorum* L., *B. agrorum* Fab., *B. sylvarum* L., *B. hortorum* L., *B. ruderarius* Müll.

Les nids provenaient de caisses d'élevage installées dans la nature — les colonies de Bourdons étaient utilisées en vue de travaux de pollinisation — ou bien étaient extraits de l'endroit où ils avaient été repérés : nids souterrains, nids à la surface du sol, cavités de vieux murs, bourre entreposée dans un grenier ou un débarras.

Les nids « naturels » étaient transférés dans des caisses d'élevage et les matériaux du nid intégralement récupérés, ainsi que la partie du substrat — terre, poussière, bois, débris divers — sous-jacente au nid.

La provenance géographique variée (région parisienne, Poitou, Normandie, Bretagne, Orléanais, Bourgogne) des nids nous a permis de poursuivre un certain nombre d'observations dans des biotopes variés.

Pour des raisons de commodité, la description des différentes espèces animales est effectuée en fonction des stades d'évolution des Bourdons qu'elles affectent :

1. — Le nid de Bourdons (étude d'une zoocénose).

2. — Organismes affectant les adultes¹.

Cette classification est quelque peu arbitraire. En effet, les Bourdons adultes peuvent être l'objet d'attaques dans le nid même, en particulier de la part des Psithyres. Toutefois, nous nous sommes attaché à décrire les relations hôte-parasite, proie-prédateur, indépendamment du lieu où cette action peut s'exercer.

Dans certains cas, une brève description morphologique de certaines espèces animales nous a paru nécessaire à leur identification.

Nous avons examiné un assez grand nombre de nids, ce qui nous a permis d'établir un rapport entre l'intensité d'infestation et la période où ont eu lieu les observations. Il est intéressant de remarquer que l'infestation des nids de Bourdons peut varier suivant leur stade de développement et la période de l'année.

Aussi convient-il, dans l'interprétation des tableaux, de considérer que les chiffres ou les pourcentages de destruction ou d'infestation sont des données quantitatives obtenues à des stades différents de l'évolution des nids ; en conséquence, ces taux ne sont pas cumulatifs.

1. — ANIMAUX PRÉDATEURS²

L'estimation du nombre de nids de Bourdons détruits par divers prédateurs, dans les conditions naturelles, paraît extrêmement difficile à faire.

Petits Mammifères

Parmi les prédateurs des nids de Bourdons, certaines espèces de micro-mammifères peuvent causer de graves déprédatations³.

1. Cette deuxième partie fera l'objet d'une publication ultérieure.

2. *Prédateur* : (du latin « praedator » = pillard, chasseur). Organisme qui vit aux dépens d'autres organismes appelés proies, en les tuant pour les dévorer immédiatement, ou en les « anesthésiant » pour les offrir à sa progéniture.

3. En Amérique du Nord, l'espèce animale la plus nuisible aux nids de Bourdons est la Moufette — ou Skung — (*Mephitis mephitis* Schreb., *Fissipeda*, *Mustelidae*). Ce carnivore, d'autant plus nuisible qu'il présente une certaine tendance au grégarisme, s'attaque aux ouvrières de Bourdons, et va même jusqu'à renverser les caisses contenant des colonies pour en dévorer les insectes (PLATH, 1923).

Le couvain, et, à un moindre degré, les adultes de Bourdons constituent la proie d'animaux insectivores comme le hérisson (*Erinaceus europaeus*), la taupe (*Talpa europaea*), les musaraignes (*Sorex* L.), largement répandus dans les champs, les broussailles et les bois, et de rongeurs : les mulots (*Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis*), nombreux dans le sous-bois des hêtraies et des chênaies, les campagnols (*Microtus arvalis*), fréquents dans les prairies et les champs, le rat des moissons (*Micromys minutus*) et la souris (*Mus musculus* L.), à large répartition.

L'adaptation des Rongeurs à la vie souterraine, leurs pullulations considérables dues à des capacités fort importantes de reproduction, ainsi que leurs mœurs nocturnes, contribuent à faire de ces animaux des ennemis dangereux des nids de Bourdons¹.

Il convient également de prendre en considération les dégâts causés aux nids de Bourdons par les blaireaux (*Meles meles*, *Mustelidae*) et les fouines (*Martes foina*, *Mustelidae*).

CUMBER (1953) a constaté que, sur 80 nids de *Bombus agrorum* Fab., localisés dans deux comtés du centre de l'Angleterre, 17 (soit 21 %) étaient détruits par des Rongeurs et des blaireaux. Ce pourcentage serait en réalité plus élevé, mais il est malaisé d'obtenir des informations sur les jeunes nids de Bourdons.

Insectes

Forficula auricularia L. (Dermaptera, Forficulidae)

Les forficules s'accommodent des conditions écologiques les plus variées et vivent dans les forêts, les vergers, les prés et les jardins (LHOSTE, 1957). Ce sont des insectes de mœurs nocturnes, à régime omnivore. Les nids de Bourdons envahis par les forficules, au printemps, périssent par la disparition rapide du couvain. L'intrusion des forficules dans les caisses contenant des nids de Bourdons semble répondre initialement à la recherche d'un abri, la phase prédatrice n'intervenant que secondairement. L'absence plus ou moins prolongée de la reine de *Bombus* en quête de nourriture, les moyens de défense peu efficaces

1. « Le Bourdon seul visite le trèfle violet (*Trifolium pratense* L.), parce que les autres abeilles ne peuvent pas en atteindre le nectar... Nous pouvons donc considérer comme très probable que, si le genre bourdon venait à disparaître, ou devenait très rare en Angleterre, le trèfle violet deviendrait aussi très rare ou disparaîtrait complètement. Le nombre des Bourdons, dans un district quelconque, dépend, dans une grande mesure, du nombre de mulots qui détruisent leurs nids et leurs rayons de miel; or, le colonel NEWMAN, qui a longtemps étudié les habitudes du Bourdon, pense que plus des deux tiers de ces insectes sont aussi détruits chaque année en Angleterre. D'autre part, chacun sait que le nombre des mulots dépend essentiellement de celui des chats, et le colonel NEWMAN ajoute : « J'ai remarqué que les nids de Bourdons sont plus abondants près des villages et des petites villes, ce que j'attribue au plus grand nombre de chats qui détruisent les mulots ». Il est donc parfaitement possible que la présence d'un animal félin dans une localité puisse déterminer l'abondance de certaines plantes en raison de l'intervention des souris et des Bourdons ». (Extrait de : DARWIN C. — « L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ».)

dont disposent les Bourdons, exposent les nids à des attaques par les forficules.

En serres d'élevage, quelques nids de Bourdons ont été dévastés par les forficules (tableau 1).

TABL. 1. — *Nids de Bourdons détruits ou abandonnés après invasion par les forficules.*

TAB. 1. — *Hummelnester, die nach dem Eindringen von Forficuliden zerstört oder verlassen wurden.*

Espèces de <i>Bombus</i> <i>Bombus-Art</i>	Nombre de nids détruits		Année Jahr
	Zahl der zerstörten Nester en serre Im Glashaus	dans la nature Im Freien	
<i>B. lucorum</i> L.	1 (4) 2 (6) 1 (6) —	1 (3) 1 (3) 1 (3)	1963 1964 1966 1968
<i>B. pratorum</i> L.	2 (5) 1 (3) 2 (7) 1 (7) —	— 1 (3) 1 (4) 1 (4)	1964 1965 1966 1967 1968
<i>B. lapidarius</i> L.	1 (4) 1 (4) —	1 (2) — 1 (2)	1964 1965 1968
<i>B. hypnorum</i> L.	1 (2) — — —	— 1 (4) 1 (5) 1 (3)	1963 1965 1967 1969

(Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre total de nids observés).

Die Zahlen in Klammern geben die Gesamtzahl der beobachteten Nester an.

Aphomia sociella L. (Lepidoptera, Pyralididae, Galleriinae)

Les dégâts provoqués par *Aphomia sociella* consistent en la destruction et la consommation des cellules du nid de *Bombus* par les chenilles. Celles-ci exercent leur action destructrice dans les réserves de nourriture, mais également dans les cellules du couvain.

Des données morphologiques et biologiques concernant les stades évolutifs d'*Aphomia sociella* ont fait l'objet de recherches récentes (POUVREAU, 1967) que nous résumerons ci-dessous.

Après avoir hiverné à l'état larvaire — vraisemblablement au dernier stade — à l'intérieur des cocons solidement accolés les uns aux autres, les sujets d'*Aphomia sociella* se transforment en nymphes. La durée de la période nymphale est très variable et dépend principalement de la température (27 jours à 15° C; 15 jours à 20° C; 8 jours à 30° C).

L'émergence des adultes se produit généralement au mois de mai. La copulation a lieu quelques heures après la première apparition des papillons. Les femelles d'*Aphomia* recherchent aussitôt un nid de Bourdons pour y déposer leurs œufs. Le début de la ponte et le développement embryonnaire sont variables du fait qu'ils dépendent, non seulement des facteurs externes, mais aussi de l'âge des femelles et de leur fécondation. Les œufs sont déposés en paquets, en plusieurs endroits dans les matériaux du nid¹. La durée du développement embryonnaire (6 à 8 jours à 30° C) est largement influencée par certaines conditions du milieu (température, hygrométrie).

Les larves fraîchement écloses d'*Aphomia sociella* se mettent immédiatement à la recherche de nourriture. Les jeunes chenilles dévorent les cellules cireuses, et creusent, dans les matériaux du nid, des galeries aux parois tapissées de fils soyeux. Ces galeries offrent aux larves d'*Aphomia*, agiles et lucifuges, une protection contre les Bourdons, et un abri à l'intérieur duquel elles subissent leurs mues. En conditions expérimentales, j'ai observé 8 ou 9 stades larvaires. Pendant l'ensemble de leur développement², les larves consomment d'importantes quantités de nourriture. C'est surtout à partir du quatrième stade que les larves provoquent des dégâts considérables.

La perte de colonies de Bourdons, élevées en conditions contrôlées, puis disposées dans la nature, peut atteindre 50 à 75 %.

Il y a suspicion d'une attaque par *Aphomia sociella*³, soit lorsque les papillons ou les chenilles sont visibles dans la caisse d'élevage, ou bien lorsqu'on trouve des toiles constituées de fils fins.

L'utilisation par les larves d'*Aphomia sociella* des réserves alimentaires accumulées dans les nids de Bourdons correspond à la première phase des relations qui s'établissent entre hôtes et intrus. Par la suite, les chenilles se conduisent plutôt comme des prédateurs spécialisés.

Le passage du parasitisme à la prédation ne s'effectue pas dans tous les cas de façon inéluctable. La phase prédatrice peut n'intervenir que plus tard après l'invasion du nid, permettant ainsi l'apparition des adultes sexués.

La présence de chenilles de *Galleria mellonella* L. dans les nids de Bourdons a été signalée par MILUM (1940), MEDLER (in OERTEL) et OERTEL (1963). D'après les observations de ce dernier auteur, il semble possible que, dans certaines régions, les nids de Bourdons puissent contribuer au maintien de populations de *Galleria mellonella*, en l'absence de ruches d'abeilles domestiques.

1. Le nombre total des œufs déposés par une femelle d'*Aphomia sociella* fécondée varie de 65 à 230 (chiffres observés en laboratoire).

2. La durée totale du développement larvaire dépend des conditions du milieu, en particulier de la température et de l'hygrométrie. En laboratoire, à 25° C., les durées de développement se situent entre 72 et 96 jours (POUVREAU).

3. En Amérique du Nord, les nids de Bourdons sont envahis par une teigne, *Vitula edmandsii* (Packard) dont les larves s'alimentent principalement de vieilles cellules cireuses. Il ne semble pas que les chenilles de ce Lépidoptère s'attaquent au couvain (FREE et BUTLER, 1959).

En conclusion, on peut dire que les animaux prédateurs peuvent provoquer d'importantes destructions des nids de Bourdons. Les colonies installées dans les champs, les forêts, ou en lisière, sont particulièrement exposées aux Rongeurs ou autres prédateurs vivant dans ces biotopes. La difficulté de découvrir des nids de Bourdons dans leur milieu naturel ne permet pas de donner une évaluation des nids ainsi détruits.

En ce qui concerne les Oiseaux prédateurs, en particulier certains *Falco-nidae*, leur densité de population est généralement trop faible pour que leur nocivité ne se réduise pas à des cas très rares et sans importance pour les nids de Bourdons.

2. — ANIMAUX PARASITES

Les parasites¹, contrairement aux prédateurs, sont beaucoup plus étroitement liés, pour les besoins de leur nutrition, à leurs victimes. Le parasite, qui vit normalement sur (ectoparasite) ou dans (endoparasite) le corps de son hôte, et dont il tire obligatoirement ses ressources alimentaires, exploite celui-ci pendant un certain temps, et la mort de la victime n'intervient, la plupart du temps, que lorsque le développement du parasite est achevé.

Les espèces parasites des nids de Bourdons appartiennent à différents ordres d'insectes, et sont représentées principalement par les larves.

Meloe L. (Coleoptera, Cucujoidea, Meloidae)

Ces parasites sont depuis longtemps connus des apiculteurs, mais les larves de *Meloe* se rencontrent également dans les nids d'autres Hyménoptères mellifères.

Les femelles de *Meloidae* déposent leurs œufs dans le sol. Après 22 à 25 jours de vie embryonnaire, les jeunes larves — ou triongulins² — éclosent; elles remontent ensuite à la surface et grimpent sur les fleurs voisines où elles se tiennent immobiles. Dès qu'un Apoïde visite la fleur, le triongulin se cramponne, à l'aide de ses griffes, sur le corps ou les poils de l'Insecte, et se fait ainsi transporter³ dans son nid.

Une fois parvenue dans le nid, la larve de *Meloe* pénètre dans une cellule et dévore les œufs ou les jeunes larves qu'elle contient, puis subit une mue. La larve secondaire, de type caraboïde, se nourrit des provisions accumulées par

1. *Parasite* : (de « para » = auprès, et « sitos » = blé) qui fait métier de manger à la table d'autrui.

2. Le cycle complexe des *Meloidae* (FABRE, 1920-1924) a reçu le nom d'« hypermétamorphose ». On désigne ainsi la faculté qu'ont divers insectes de présenter une évolution morphologique au cours des stades larvaires successifs.

3. Ce transport des triongulins, appelé aussi « phorésie », conduit à un véritable parasitisme, lorsque les larves sont ainsi amenées dans le nid d'une espèce d'insecte qui convient pour assurer la suite de leur développement.

son hôte, et après une deuxième mue, prend l'aspect mélolonthoïde. Deux autres mues amènent cette larve à un stade d'immobilité, sans pattes ni appendices céphaliques distincts, la pseudo-nymph. Suit une larve pré-nymph qui ne prend aucune nourriture. Au bout d'un temps généralement court, la larve pré-nymph se transforme à son tour en une véritable nymph, d'où sortira l'imago.

Les larves de *Meloe proscarabaeus* L. et de *Meloe variegatus* Donov. constituent, selon certains auteurs (BELIAVSKY, 1933; ÖROSIPAL, 1937), des parasites dangereux des Abeilles domestiques¹. Aucune observation semblable n'a été rapportée chez les Bourdons, bien que POSTNER (1952) ait observé des larves primaires de *Meloe* accrochées aux poils de Bourdons.

J'ai découvert quelques larves de *Meloe proscarabaeus*, dissimulées sous les cellules de deux nids de *Bombus lucorum*, dans la nature. La présence des parasites ne semblait pas incommoder l'activité des Bourdons dans le nid.

L'insuffisance des informations ne nous permet pas d'estimer l'importance des dégâts causés par les larves de *Meloe* sp. dans les nids de Bourdons. Il est probable qu'un certain nombre de larves de *Meloe* périssent sans pouvoir entrer en contact avec des insectes; le nombre de celles qui sont introduites dans les nids de Bourdons est généralement assez faible.

Brachycoma devia Fallen (Diptera, Tachinidae)

Les adultes de *Brachycoma devia* apparaissent habituellement au mois de mai. Les femelles pénètrent dans les nids de Bourdons, où leur agilité leur permet d'échapper aux ouvrières gardiennes. Les femelles de Tachinaires, vivipares², déposent de jeunes larves à l'intérieur des cellules à œufs ou bien sur les cellules larvaires de *Bombus*. Le développement larvaire des Diptères s'effectue normalement, sans augmentation sensible de taille, jusqu'au moment où les larves de Bourdons cessent de s'alimenter et tissent leurs cocons. Les larves de *Brachycoma devia* attaquent alors les larves de Bourdons en perforant le cocon, puis les dévorent. On trouve généralement une à quatre larves de *Brachycoma* par cocon (CUMBER, 1949 — prétend en avoir découvert 24 dans un seul cocon) qui se développent rapidement. Les cocons de prénymphes parasités se reconnaissent ordinairement à leur aspect mou; dans les colonies fortement parasitées, une odeur fétide se dégage du nid. A la fin de cette période sarcophage, les larves de Tachinides s'échappent des cocons et se nymphosent parmi les matériaux du nid. Les Mouches adultes apparaissent après une pé-

1. Les larves primaires de *Meloe variegatus*, grâce à leurs mandibules bien développées, pénètrent dans le corps de l'Abeille et se nourrissent de l'hémolymphe de celle-ci. Elles peuvent également provoquer des convulsions et la perte de la faculté de vol des Hyménoptères.

2. Chez ces Insectes, il semble que les jeunes larves naissent au premier stade, généralement au moment même de l'oviposition sur les hôtes qui seront parasités (SELLIER, 1955). Les larves de *Brachycoma devia* apparaissent comme des asticots blancs, la tête effilée et l'extrémité postérieure arrondie.

riode nymphale de 8 à 14 jours. Plusieurs générations de Tachinaires peuvent ainsi être engendrées au cours d'une année. Les larves produites durant l'arrière-saison ne se nymphosent pas, mais émigrent dans le sol, au voisinage du nid, et hivernent.

Les larves de *Brachycoma devia*, peu fréquentes — du moins dans nos régions — sont responsables de graves dommages parmi les populations naturelles de Bourdons. Les nids situés à la surface du sol paraissent être les plus exposés; mais les nids souterrains, même pourvus d'une galerie sinuuse, n'échappent pas à ces parasites.

J'ai découvert trois nids de *Bombus lucorum* envahis par *Brachycoma devia*. L'un de ces nids, situé à 40 cm de profondeur, comportait une galerie de 90 cm de longueur environ; la plupart des coccons de prénymphes de reines de *Bombus* présentaient une petite tache, et étaient ramollis et moites.

Brachycoma devia se rencontre également chez *Bombus agrorum*, *Bombus hortorum*, *Bombus terrestris*, *Bombus lapidarius*, *Bombus pratorum*, *Bombus sylvarum*, *Bombus ruderarius*.

Mutilla europaea L. (Hymenoptera, Scolioidea, Mutillidae)

Les Mutilles, ou fourmis-abeilles, se caractérisent par un dimorphisme sexuel très prononcé.

Les mâles (longueur : 11 à 17 mm), velus et ailés, possèdent des yeux et des ocelles bien développés. La tête et le thorax sont colorés en brun-rouge, l'abdomen a des reflets argentés. Les mâles se rencontrent généralement sur les fleurs.

Les femelles (longueur : 10 à 15 mm), dont le corps est généralement recouvert d'une abondante pilosité, sont aptères (d'où le nom de Mutille = mutilée, donné par LINNE). Elles sont dépourvues d'ocelles et ont des yeux plus petits que ceux des mâles. La tête, volumineuse, est de couleur noire, le thorax d'un rouge brillant, et l'abdomen brun-noir. La femelle possède un aiguillon recourbé vers la face ventrale et qui atteint, faisant saillie, presque la longueur de l'abdomen. Les femelles courent sur le sol, où elles sont visibles du fait de leurs couleurs plus ou moins brillantes.

Mutilla europaea présente, en règle générale, deux générations annuelles.

Après avoir hiverné dans des lieux abrités, les femelles de *Mutilla* recherchent un nid de Bourdons, au printemps, pour y pondre. L'insecte parasite perfore l'enveloppe circuse des cellules larvaires de l'hôte et dépose un œuf à travers l'orifice. Les larves de Mutilles se nourrissent des larves de Bourdons, puis se nymphosent.

L'ensemble du développement dure environ 30 jours. L'accouplement a

lieu aussitôt après l'émergence des imagos. Les femelles de Mutilles se mettent alors en quête d'autres nids de Bourdons, tandis que les mâles demeurent encore parfois dans les nids de *Bombus*, dont ils mangent les provisions, puis meurent. Les sujets de la deuxième génération éclosent généralement en août. Après accouplement, les mâles disparaissent et les femelles de *Mutilla* s'enfouissent dans le sol pour passer l'hiver.

Les femelles de *Mutilla europaea* envahissent surtout les nids de Bourdons souterrains. Il ne semble pas y avoir une grande spécificité parasitaire chez *Mutilla*. Le couvain des Abeilles domestiques, les nids de *Vespidae* comptent également parmi les hôtes des *Mutillidae*.

Le degré d'infestation des nids de Bourdons par *Mutilla* est variable. Parmi les nids examinés, j'ai découvert des parasites chez les espèces suivantes :

- Bombus terrestris* (un nid; 1968);
- Bombus lucorum* (deux nids; 1969, 1971);
- Bombus lapidarius* (deux nids; 1970, 1971);
- Bombus hypnorum* (un nid, 1970; deux nids, 1972).

L'infestation semble plus forte dans les nids fondés tardivement; ce fait peut s'expliquer par une plus grande abondance des parasites à une époque (juin-juillet) qui facilite leur dissémination et l'infestation de nouveaux nids.

Melittobia sp. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae)

Ces Chalcidiens parasites ont depuis longtemps retenu l'attention des entomologistes, par leur présence dans les nids de plusieurs familles d'Hyménoptères (*Tenthredinidae*, *Sphecidae*, *Vespidae*, *Megachilidae*, *Apidae*). Les Bourdons comptent également parmi les hôtes de *Melittobia*¹.

Notre description concerne le mode de vie de deux espèces de *Melittobia* : *Melittobia acasta* Walker et *Melittobia chalybii* Ashmead, dont l'aspect externe, l'éthologie et le cycle biologique présentent certaines ressemblances.

Les *Melittobia* sont des insectes de petite taille, de couleur habituellement noire. Les mâles possèdent des antennes filiformes.

Alimentation des insectes adultes

Les mâles de *Melittobia* ne s'alimentent pas. Les femelles réservent une partie des proies à leur propre alimentation, et ne prélèvent pas de nourriture sur les hôtes où elles déposent leurs œufs. Pour s'alimenter, les femelles introduisent leur ovipositeur dans le corps de l'hôte, puis le retirent, et aspirent le liquide qui s'échappe de la blessure ainsi faite. TORCHIO (1963) a constaté que les femelles mangent parfois les gouttelettes d'hémolymphe qui sèchent et se solidifient sur le tégument de leur hôte.

1. *Bombus vagans* Sm. (PLATH, 1922); *Bombus sp.* (FRISON, 1926; PLATH, 1934); *Bombus terrestris* L. (HOLM, 1960); *Bombus fervidus* Fab. (KNEE et MEDLER, 1965; EDWARDS et PENGELLY, 1966).

Ponte

La ponte commence 24 heures environ après l'accouplement chez les deux espèces. Les femelles de *Melittobia* pénètrent à l'intérieur du cocon, anesthésient leur hôte et déposent leurs œufs sur celui-ci.

Les processus de ponte diffèrent sensiblement suivant les espèces. Chez *Melittobia chalybii*, les œufs sortent entre les valves de l'ovipositeur et glissent le long de cet organe jusque sur le tégument de l'hôte, où ils adhèrent légèrement.

Chez *Melittobia acasta*, les femelles vierges ne pondent que 10 à 36 œufs, donnant des mâles. Fécondée par ses fils, une femelle pond alors, en trois mois, plus de mille œufs.

Au début de la ponte, la femelle de *Melittobia chalybii* dépose 4 ou 5 œufs par jour (SCHMIEDER, 1933). Par la suite, le rythme de ponte est inconnu.

Vie larvaire

Après une période embryonnaire de quelques jours (tableau 2), les jeunes larves éclosent et commencent à s'alimenter.

La durée des stades larvaires et nymphal est sujette à des variations importantes en fonction de l'alimentation larvaire et de la température. En effet, étant donné le nombre élevé de larves de *Melittobia* susceptibles de se développer à l'intérieur d'un seul hôte (en moyenne, 175 larves de *Melittobia chalybii* peuvent être élevées dans une prénymphe de *Megachile rotundata* Fab., HOBBS and KRUNIC), la quantité de nourriture disponible pour chaque parasite est très variable. BROWNE (1922) a constaté que les larves de *Melittobia acasta* étaient cannibales. Les larves de *Melittobia chalybii* qui ne reçoivent pas suffisamment de nourriture avant que les viscères de l'hôte soient épuisés se recroquevillent et meurent. Le plus souvent l'hôte périt prématurément, à la suite des prélèvements alimentaires des larves de *Melittobia*. Lorsque la prénymphe de Bourdon meurt, les larves parasites continuent de s'alimenter des viscères en décomposition. Des déficiences alimentaires entraînent, chez *Melittobia chalybii*, l'apparition d'un polymorphisme et l'entrée en diapause (ANDREWARTHA and BIRCH, 1954).

Cycle biologique

Les individus de *Melittobia chalybii* hivernt à l'état de prénymphe à l'intérieur des cocons de leur hôte. Il y a, annuellement, alternance de 2 générations; la première comprenant deux sortes de mâles et deux sortes de femelles (une forme normale, macroptère, et une forme rougeâtre, brachyptère). Les femelles brachyptères ne pondent que 60 œufs en moyenne, contre 500 à 800 pour les femelles macroptères.

Chez *Melittobia acasta*, l'hibernation a lieu généralement au dernier stade larvaire, parfois au stade nymphal. Cette espèce possède 6 à 8 générations par an.

L'envahissement des nids de Bourdons par *Melittobia* est faible (deux nids de *Bombus hypnorum* détruits; 1967, 1970); mais ces infestations sont généralement fatales pour la colonie hôte.

TABL. 2. — *Comparaison des durées de développement (en jours) de Melittobia acasta et de Melittobia chalybii*
TAB. 2. — *Vergleich der Entwicklungsdauer (in Tagen) von Melittobia acasta und von Melittobia chalybii.*

Stades Stadien	<i>Melittobia acasta</i> ¹	<i>Melittobia chalybii</i> ²	
		♀	♂
Œuf	3 à 9	4	3
Ei			
Larve	8 à 9	7	6
Larve			
Nymphe	7 à 8	8	5
Nymphe			
Total	18 à 26	19	14
Gesamt			

1. D'après les données de BROWNE (1922).

1. Nach den Angaben von Browne (1922).

2. D'après les données de HOBBS et KRUNIC (1971).

2. Nach den Angaben von Hobbs und Krunic (1971).

3. — ANIMAUX COMMENSAUX

Insectes

Antherophagus Latr. (Coleoptera, Cryptophagidae)

Normalement floricoles, les adultes d'*Antherophagus* s'accrochent aux Bourdons¹ venus butiner sur les fleurs, en mai, et se laissent ainsi véhiculer jusqu'au nid. Après accouplement, les femelles déposent leurs œufs dans les matériaux du nid, où s'effectuent les développements larvaire et nymphal. Une seconde génération d'adultes d'*Antherophagus* apparaît aux mois de juillet et d'août. Puis les Coléoptères gagnent d'autres nids de Bourdons pour y déposer une nouvelle ponte. Après éclosion, les larves se développent parmi les matériaux du nid et hivernent, vraisemblablement, au dernier stade.

Antherophagus nigricornis Fab. se rencontre, en Europe, dans les nids de la plupart des espèces de *Bombus*.

Selon certains auteurs (WAGNER, 1907; POSTNER, 1952; HOBBS *et al.*, 1962), la présence d'*Antherophagus* dans les nids de Bourdons serait nuisible au couvain. HOBBS et *al.* soulignent que les larves d'*Antherophagus* contribuent à la disparition de nombreux nids de Bourdons au Canada, en consommant le contenu des cocons.

1. Les Coléoptères s'agrippent soit à un appendice céphalique (antenne, langue) du Bourdon, soit à une patte, ou bien aux poils (von FRISCH, 1952).

D'après les observations que j'ai effectuées sur l'évolution des nids de plusieurs espèces de *Bombus*, il ne semble pas que les *Antherophagus* exercent une action nuisible sur le couvain lorsqu'ils sont en petit nombre. Certes, les larves d'*Antherophagus* prélèvent leur nourriture parmi les réserves alimentaires (pollen) et les matériaux (fragments de cire) du nid de Bourdons. Il est probable que cette forme de xénophilie cause un certain préjudice aux nids de Bourdons, en particulier si les larves de Coléoptères sont nombreuses. Cependant, je ne peux pas apporter la preuve de l'action prédatrice des larves d'*Antherophagus*.

La détérioration des nids de Bourdons s'effectue très rapidement, après le départ des sexués en fin de saison, sous l'action des *Antherophagus*.

Les nids de Bourdons hébergent d'autres Coléoptères, parmi lesquels : *Cryptophagus setulosus* Sturm. (*Cryptophagidae*), insecte floricole à l'état adulte ;

Epuraea depressa Gyllenhal (*Nitidulidae*), espèce sténophage qui effectue son développement à l'intérieur du nid de Bourdons.

Leptinus testaceus Müll. (*Leptinidae*), s'observe à l'état larvaire et imaginal dans les nids de *Bombus*.

Les formes adultes de ces Coléoptères sont floricoles. Les larves sont saprophages, se nourrissant principalement des débris de pollen et de cire laissés par les Hyménoptères, et de leurs déjections. Certains de ces insectes ont donc un rôle de nettoyeur non négligeable. Cette xénophilie peut même s'accentuer, dans le cas de *Leptinus*, dont les larves, carnassières, mangent de petits acariens, nombreux dans la plupart des nids de Bourdons.

Fannia sp. (Diptera, Muscidae)

De nombreux nids de *Bombus* hébergent des Diptères du genre *Fannia* (*F. canicularis* L., *F. scalaris* Fab.).

Les œufs de ces *Muscidae* sont déposés sur les matières en décomposition, au voisinage du nid, particulièrement aux endroits où les Bourdons rejettent leurs excréments et les larves malades. Un degré d'humidité assez élevé est nécessaire à l'évolution des œufs de ces Diptères.

Les larves de *Fannia* se développent sur les matériaux où les œufs ont été déposés.

Les *Fannia* passent l'hiver en diapause nymphale dans les décombres du nid de Bourdons. Selon les conditions météorologiques au début du printemps, les imagos apparaissent plus ou moins précocement, et recherchent de nouveaux nids d'Apoïdes.

Les nids de Bourdons abritent également d'autres Diptères (*Musca domestica* L., *Sciara brunnipes* Meig., *Sciara fenestralis*), dont les larves sont saprophages.

Toutes ces Mouches sont attirées dans les nids de Bourdons par les matières en voie de putréfaction.

La présence de larves de Muscides dans les nids demeure généralement indifférente aux Bourdons.

Étant donné leur mode général de vie dans un milieu putride, les larves de Muscides entretiennent des conditions favorables à une dissémination des agents pathogènes à l'intérieur de la colonie. En effet, la plupart des Bourdons occupés aux soins du couvain se débarrassent, à proximité des matériaux du nid, de leurs matières fécales qui renferment parfois des germes pathogènes. Les Mouches adultes peuvent également contribuer à la diffusion de certaines maladies des Bourdons.

D'autres Diptères commensaux ont été identifiés dans les nids de Bourdons : *Megaselia rufipes* Meig., *Gymnoptera* sp. (*Phoridae*). Les larves de ces Phorides sont coprophages et se développent soit dans les déjections des Bourdons, soit dans le couvain mort, en fin de saison.

Volucella bombylans L. (Diptera, Syrphidae)

Les *Syrphidae* sont des mouches floricoles vivant du nectar et du pollen des fleurs.

Les Volucelles adultes sont particulièrement intéressantes à cause de la ressemblance de couleurs de leur pilosité avec celles de certaines espèces de *Bombus*. Ainsi, *Volucella bombylans bombylans* L. porte la livrée des femelles de *Bombus lapidarius* L. ou de *Bombus ruderarius* Müll. — La variété *plumata* de Geer ressemble à *Bombus hortorum* L. ou à *Bombus lucorum* L. — *Volucella bombylans haemorrhoïdalidis* Zetterst., différente de la variété *plumata* par la présence de poils roux sur l'extrémité abdominale, présente une ressemblance avec *Bombus pratorum* L.

Ce mimétisme des Volucelles avec les Bourdons ne se limite pas aux couleurs de la pilosité, mais se manifeste également par des émissions sonores. En effet, les Volucelles émettent un bourdonnement caractéristique voisin de celui des Bourdons, sur un ton plus élevé.

Les Volucelles recherchent les nids de Bourdons pour y effectuer leur ponte¹. Les œufs de *Volucella* sont enveloppés d'une substance visqueuse qui durcit immédiatement au contact de l'air; cette enveloppe servirait à fixer les œufs sur un support, et à les protéger contre les attaques des Bourdons.

1. Certains auteurs (WALLACE, 1871; POULTON, 1890) ont supposé que ces ressemblances entre modèles et mimes constituaient un moyen permettant aux Volucelles de pénétrer dans les nids de Bourdons pour y déposer leur ponte sans être inquiétées. Cette explication paraît difficilement admissible, car un certain nombre de nids de Bourdons hébergent des espèces de *Volucella* où le mimétisme n'intervient en aucune façon. Peut-être convient-il de considérer que les Volucelles, sous la protection d'une ressemblance avec les Bourdons, échappent à certains Vertébrés prédateurs. Il ne s'agirait plus alors d'un mimétisme agressif, mais d'un mimétisme défensif.

Les larves de *Volucella* ont un corps large et aplati, effilé antérieurement, comportant latéralement deux rangées de petites épines. Des épines plus grandes sont disposées en demi-cercle autour de l'extrémité postérieure. Les larves de Syrphides dévorent les cadavres et les résidus (pollen, fragments de cire) qui s'accumulent dans les matériaux au-dessous du nid. Elles envahissent le couvain lorsque les Bourdons ont presque disparu en fin de saison.

La présence de larves de *Volucella* contribue largement à la destruction du nid, après le départ des derniers membres de la colonie de *Bombus*. Toutefois, l'action prédatrice de ces larves à l'égard du couvain n'est pas à exclure dans les colonies de Bourdons tardives¹.

Psithyrus Lep. (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae)

Les Psithyres ressemblent aux Bourdons, et les analogies entre les deux genres sont telles qu'on les a longtemps confondus. Cependant, un certain nombre de caractères morphologiques, anatomiques et biologiques permettent de distinguer les deux genres.

Si ressemblant que soit l'aspect d'un Bourbon et de l'espèce commensale de Psithyre, ce dernier possède une pilosité abdominale plus clairsemée, de sorte que la segmentation apparaît plus nettement. Au point de vue anatomique, les Psithyres se caractérisent par l'absence de *corbiculae* sur les tibias postérieurs, par l'étroitesse des tibias postérieurs, velus, par l'absence d'oreillette aux métatarses postérieurs, par une cuticule plus épaisse et plus dure. Bien que les cycles biologiques des Bourdons et des Psithyres présentent des traits communs (émergence au printemps², apparition des individus sexués à la fin du printemps — au début de l'été, fécondation au cours de l'été, hibernation des femelles fondatrices dans le sol), l'absence d'ouvrières dans les nids de Psithyres suffit à légitimer la distinction de ces deux genres.

Il existe plusieurs espèces de Psithyres, chacune étant commensale d'une ou de plusieurs espèces de Bourdons. Le tableau (3) suivant montre l'association entre les espèces de Psithyres et celles de Bourdons.

Ce tableau comporte des lacunes dues au manque d'observations concernant les relations entre le commensal et l'hôte.

Une espèce donnée de Psithyre est, dans certains cas, associée à une seule espèce de Bourdon, avec laquelle elle présente des similitudes dans la coloration de la pilosité; dans d'autres cas, une espèce de Psithyre peut se rencontrer dans des nids d'espèces de *Bombus* dont la pilosité présente des couleurs différentes.

1. Selon GABRITSCHEWSKY (in SEGUY, 1950), les larves de Volucelles peuvent dévorer des larves de Bourdons.

2. Il existe généralement un certain décalage (2-3 semaines) dans l'émergence des femelles de Psithyres au printemps, par rapport à la sortie d'hibernation des reines de Bourdons de l'espèce correspondante.

TABL. 3. — Concordance entre les espèces de *Psithyrus Lep.* et de *Bombus Latr.*
 TABL. 3. — Konkordanz zwischen den Arten von *Psithyrus Lep.* und von *Bombus Latr.*

Espèces de <i>Psithyrus</i> <i>Psithyrus-Art</i>	Espèces de <i>Bombus</i> <i>Bombus-Art</i>
<i>Ps. bohemicus</i> Seidl. (= <i>Ps. distinctus</i> Per.)	<i>B. lucorum</i> L. (*)
<i>Ps. vestalis</i> Fourer.	<i>B. terrestris</i> L. (*)
<i>Ps. rupestris</i> Fab.	<i>B. lapidarius</i> L. (*) <i>B. pratorum</i> L. <i>B. pomorum</i> Panz. <i>B. agrorum</i> Fab. (1)
<i>Ps. campestris</i> Panz.	<i>B. pratorum</i> L. (*) <i>B. agrorum</i> Fab. (*) <i>B. variabilis</i> Schmied. <i>B. hortorum</i> L. <i>B. sorœensis</i> Fab. <i>B. muscorum</i> Fab. <i>B. equester</i> Fab.
<i>Ps. barbutellus</i> Kirb.	<i>B. pratorum</i> L. (*) <i>B. hortorum</i> L. <i>B. hypnorum</i> L. (*) <i>B. jonellus</i> Kirb. <i>B. ruderarius</i> Müll. <i>B. distinguendus</i> Mor.
<i>Ps. maxillosus</i> Klug.	<i>B. ruderatus</i> Fab. <i>B. argillaceus</i> Scop. <i>B. subterraneus</i> L.
<i>Ps. norvegicus</i> Sp. Schn.	<i>B. hypnorum</i> L.
<i>Ps. sylvestris</i> Lep.	<i>B. pratorum</i> L. (*) <i>B. jonellus</i> Kirb. <i>B. sorœensis</i> Fab.
<i>Ps. quadricolor</i> Lep.	<i>B. pratorum</i> L. (*) <i>B. jonellus</i> Kirb <i>B. ruderarius</i> Müll.
<i>Ps. flavidus</i> Eversm. (<i>Ps. lissonurus</i> Thoms.)	<i>B. lapponicus</i> Fab.

(*) Les astérisques indiquent les espèces de *Bombus* dans les nids desquelles des femelles de *Psithyres* et leurs descendants ont été découverts par l'auteur.

* Mit * sind die *Bombus*-Arten bezeichnet, in deren Nestern der Autor selbst Weibchen und Nachkommen von *Psithyrus* gefunden hat.

1. D'après les observations de HAESELER (1970).

1 Nach den Beobachtungen von Haeseler (1970).

Cependant, REINIG (1935) fait remarquer que la femelle de *Psithyre* offre une ressemblance plus étroite avec son hôte principal.

Il convient également de noter que dans le cas d'un pluricommensalisme par une espèce de *Psithyre*, les espèces de *Bombus* appartiennent, pour un certain nombre, au même sous-genre.

Nos connaissances sont extrêmement restreintes concernant le comportement des femelles de *Psithyres* en quête de nids de Bourdons.

Il semble bien qu'une femelle de *Psithyre* soit capable de découvrir un nid de Bourdons d'après son odeur. L'emplacement du nid, de même que la longueur de la galerie d'accès, ne paraissent pas constituer une protection contre l'invasion d'une femelle de *Psithyre*. Il est probable que les femelles de chaque espèce de *Psithyre* recherchent instinctivement l'odeur caractéristique de l'espèce de Bourdon hôte. Mais le problème se pose différemment lorsqu'une espèce de *Psithyre* est susceptible d'envahir les nids de deux ou de plusieurs espèces de Bourdons. Il convient alors de considérer plusieurs points de vue :

- la présence d'une femelle de *Psithyre* dans un nid de *Bombus* autre que celui de l'hôte principal, est tout à fait fortuite;
- les espèces de *Psithyres* susceptibles de s'introduire dans des nids de Bourdons d'espèces différentes présentent des variations de la sensibilité dans la perception des substances odorantes;
- les nids des différentes espèces de Bourdons occupés par une même espèce de *Psithyre* émettent des odeurs analogues.

Des recherches sur la nature des substances odorantes émises par différentes espèces de *Bombus* permettraient peut-être d'expliquer l'appartenance de ces espèces à un même sous-genre, et, de ce fait, l'attraction olfactive monospécifique des *Psithyres*.

L'accueil qu'une femelle de *Psithyre* reçoit lorsqu'elle pénètre dans un nid de Bourdons dépend principalement de son propre comportement et de l'importance de la colonie de Bourdons.

Dès leur intrusion dans le nid de Bourdons, certaines femelles de *Psithyre* manifestent un comportement agressif en saisissant les ouvrières entre leurs pattes, sans que pour autant cette prise soit suivie de piqûre. Cette agressivité peut aller parfois jusqu'à la mise à mort de certains individus, notamment de la reine. SLADEN (1912) estime même qu'il s'agit du cas général.

Contrairement à cette situation, les femelles de *Psithyres* peuvent être assaillies par les ouvrières de Bourdons, surtout lorsque le nid contient un nombre important d'individus, ou bien des ouvrières pondeuses. Il est assez rare, toutefois, qu'une femelle de *Psithyre* soit tuée par les membres d'une colonie de Bourdons, car elle possède des caractères anatomiques (cuticule plus épaisse que celle des Bourdons, membranes intersegmentaires plus rigides

et plus résistantes, en particulier dans les régions vulnérables : cou, *propodeum*) qui lui permettent de résister aux attaques des Bourdons.

Il arrive également que la femelle de *Psithyre* essaie d'éviter toute rencontre avec la reine et les ouvrières de la colonie de Bourdons. Lorsque la femelle de *Psithyre* pénètre dans le nid, elle se dissimule sous les matériaux du nid ou le couvain pendant quelque temps. De cette manière, le *Psithyre* s'imprègne de l'odeur commune aux membres de la colonie. Cette imprégnation au contact des matériaux du nid tendrait à supprimer toute hostilité de la part des Bourdons et permettrait à la femelle de *Psithyre* de s'immiscer parmi ses hôtes.

Un nombre d'ouvrières de Bourdons relativement restreint, afin d'éviter toute velléité d'affrontement, mais suffisamment important toutefois, pour assurer l'élevage des couvées de *Psithyres*, constitue une condition favorable à l'intrusion d'une femelle de *Psithyre* dans un nid.

Une fois à l'intérieur du nid de Bourdons, la femelle de *Psithyre* détruit souvent les œufs et les larves de son hôte, et dépose sa ponte¹ dans une cellule cireuse qu'elle édifie elle-même. La femelle de *Psithyre* ne prend aucun soin (incubation, alimentation) de sa progéniture. Ce sont les ouvrières de Bourdons qui approvisionnent les larves et les adultes de *Psithyres* en miel et pollen.

Le nombre de mâles et de femelles de *Psithyres* produits dans une colonie dépend non seulement du potentiel de ponte² de la fondatrice, mais aussi de l'importance de la population en ouvrières de Bourdons.

Les jeunes femelles de *Psithyres* demeurent dans le nid assez longtemps. Après l'accouplement, qui a lieu soit dans le nid, ou, le plus souvent, dans des territoires marqués par les mâles (HAAS, 1949, 1952), les femelles recherchent un lieu d'hibernation.

L'action nuisible des *Psithyres* s'exerce par la destruction des œufs et des jeunes larves de Bourdons, au moment de l'intrusion des femelles dans le nid. L'évolution du nid de Bourdons se trouve, le plus souvent, interrompue, soit par la destruction des premiers stades, soit par l'inhibition de la ponte chez la reine de *Bombus*, lorsque les fondatrices des deux genres cohabitent.

Le pourcentage de nids de Bourdons occupés par des *Psithyres* est difficile à établir, car la découverte de nids dans la nature demeure très aléatoire. Le tableau 4 indique le nombre de nids découverts et infestés par les *Psithyres*.

Les nids de certaines espèces de Bourdons sont moins « parasités » que d'autres. C'est ainsi qu'aux États-Unis, on n'a jamais rencontré de *Psithyres*

1. La ponte de la femelle de *Psithyre* ne se produit généralement qu'après une période variant de un à quelques jours, au cours de laquelle l'insecte s'alimente des provisions du nid.

2. Chez les reines de *Bombus*, chaque ovaire comporte quatre ovarioles. Chez les femelles de *Psithyrus*, le nombre d'ovarioles est plus élevé et variable. CUMBER (1949) a dénombré de 6 à 18 ovarioles par ovaire chez les femelles de différentes espèces de *Psithyres*, chaque ovaire étant composé parfois d'un nombre d'ovarioles différent.

dans les colonies de *Bombus fervidus* Fab., probablement à cause de leurs moyens de défense, observés par PLATH (1922) : les ouvrières de Bourdons enduisent la femelle de Psithyre de miel et provoquent sa fuite.

TABL. 4. — *Estimation numérique de l'infestation de nids de Bourdons par les Psithyres (1967-1971).*

TAB. 4. — *Zahlenmäßige Schätzung des Befalls der Hummelnester durch Psithyrus (1967-1971)*

Espèces de <i>Bombus</i> Hummel-Art	Nombre de nids de <i>Bombus</i> Zahl der Hummelnester		Espèces de <i>Psithyrus</i> Psithyrus-Art
	découverts dans la nature in freier Natur gefunden	infestés par <i>Psithyrus</i> von Psithyrus befallen	
<i>B. lucorum</i>	8	3	<i>Ps. bohemicus</i>
<i>B. terrestris</i>	3	1	<i>Ps. vestalis</i>
<i>B. lapidarius</i>	7	3	<i>Ps. rupestris</i>
<i>B. pratorum</i>	5	2	<i>Ps. campestris</i>
<i>B. hypnorum</i>	6	1	<i>Ps. sylvestris</i>
<i>B. agrorum</i>	4	1	<i>Ps. barbutellus</i>
<i>B. ruderarius</i>	3	1	<i>Ps. campestris</i>
			<i>Ps. barbutellus</i>

Formicidae (Hymenoptera)

Les Fourmis sont d'autant plus indésirables dans les nids de Bourdons qu'elles ont un goût marqué par les produits sucrés. J'ai eu l'occasion d'observer le pillage des provisions de miel d'une colonie de *Bombus agrorum* par des ouvrières de *Lasius niger*. Trois autres nids de *Bombus agrorum* ont été abandonnés par les femelles fondatrices, à la suite de l'invasion de Fourmis appartenant aux genres *Formica* et *Lasius*.

Aux États-Unis, selon FYE et MEDLER (1954), 27 pour 100 des caisses aménagées pour la nidification des Bourdons dans la nature étaient envahis par des Fourmis; quelques nids seulement ont été abandonnés. HOBBS et Coll. (1962) attribuent notamment à *Lasius alienus* Foerster et à *Myrmica lobicornis fracticornis* Emery le pillage des premières couvées de Bourdons dans des abris souterrains, et l'abandon des nids par les reines.

En dehors des animaux dont l'action spoliatrice se manifeste principalement sur le couvain des Bourdons, on rencontre, de façon irrégulière, un certain nombre d'insectes — détritivores — vivant dans les nids de ces Hyménoptères sans y exercer d'effets nocifs.

Collemboles

Les nids de Bourdons abritent occasionnellement certaines espèces de Collemboles. *Entomobrya marginata* Tullberg, *Isotomurus palustris* Börn.,

Pseudosinella alba Schäffer se rencontrent dans les nids des différentes espèces de Bourdons. La population en Collemboles est généralement plus importante dans les nids souterrains que dans ceux situés à la surface du sol ou au-dessus. L'humidité du sol joue un rôle prépondérant sur la distribution des espèces de Collemboles et sur la densité de leur peuplement. Ces Insectes se nourrissent de détritus accumulés au fond du nid, et n'ont aucune action nuisible sur les Bourdons.

Acariens

Le nombre d'Acariens présents dans les nids de Bourdons est généralement très important. Vivant sur la terre ou sur les plantes, les Acariens se laissent transporter par les Bourdons et amener dans les nids de ceux-ci (phorésie), où ils trouvent des conditions de nourriture et de développement convenables.

La plupart des nids de Bourdons sont envahis par des Acariens. Le nombre d'Acariens (de quelques dizaines à plusieurs milliers) trouvé dans un nid de Bourdon varie avec la grosseur du nid, sa localisation, et le stade de développement.

Les Acariens occupent principalement les parties périphériques du nid, en particulier les matériaux sous-jacents. Les populations d'Acariens sont plus importantes dans les nids de Bourdons situés dans leur habitat naturel que dans les conditions artificielles.

Les espèces d'Acariens les plus fréquentes dans les nids de Bourdons sont *Parasitus fucorum* de GEER, et *Tyrophagus (Kuzinia) laevis* DUJARDIN.

a) *Parasitus fucorum* de Geer (Parasitidae)

Les individus de *Parasitus fucorum*, très communs dans les nids de *Bombylius*, sont de couleur brune. Leur corps atteint, 1,6 mm de long et 0,7 mm de large. Les œufs et les larves de *Parasitus fucorum* se trouvent dans les matériaux du nid, tandis que les nymphes et les adultes se rencontrent généralement sur les Bourdons. Ces Acariens se multiplient dans le nid de leur hôte.

Parasitus fucorum est considérée, en général, comme une espèce inoffensive. Cependant, l'abondance de ces Acariens est telle, dans certains nids de Bourdons, que les reines sont incommodées et abandonnent leur nid. *Parasitus fucorum* est une espèce coprophage, se nourrissant principalement des excréments des Bourdons. Selon SKOU, NORGAARD HOLM et HAAS (1963), les dommages causés aux Bourdons sont de faible importance en comparaison du danger que présentent ces Acariens comme vecteurs de maladies.

b) *Tyrophagus (= Kuzinia) laevis* Dujardin (Tyroglyphidae)

Cette espèce se rencontre fréquemment dans les nids de Bourdons. La propagation de *Tyrophagus laevis* s'effectue au stade de deutonymphe (l'onto-

genèse de cet Acarien comporte les stades suivants : œuf, larve, protonymphé, deutonymphe, adulte). Les deutonymphes, après avoir hiverné sur les reines de Bourdons, s'échappent dans les matériaux du nid et poursuivent leur développement complet.

La présence de *Tyrophagus laevis* dans les nids de Bourdons entraîne la détérioration des conditions sanitaires des nids, par accumulation d'excréments, d'exuvies, de cadavres. Simultanément, selon CHMIELEWSKI (1971), une abondante microflore fungique et bactérienne se développe dans le nid, accentuant la dégradation des matériaux du nid.

En fin de saison, les deutonymphes de *Tyrophagus laevis* s'agrippent aux jeunes reines de Bourdons et passent l'hiver sur leur hôte, tandis que les Acariens restés dans le nid périssent.

Les individus de *Tyrophagus laevis* se nourrissent du pollen et du nectar entreposés par les ouvrières de Bourdons, ainsi que de divers débris organiques.

La multiplication rapide de *Tyrophagus laevis* peut entraîner une réduction des réserves alimentaires de la colonie de Bourdons. Toutefois, la densité de population de ces Acariens n'atteignant son maximum qu'en fin de saison, le préjudice causé par ce type de commensalisme n'affecte pas gravement l'évolution de la colonie de *Bombus*.

D'autres espèces d'Acariens se rencontrent également — en plus petits nombres — dans les nids de Bourdons. *Scutacarus acarorum* Goeze (*Scutacaridae*), dont le corps, aplati dorso-ventralement, ressemble à un disque, serait un parasite des Bourdons (CHMIELEWSKI, 1971); cet Acarien se nourrit de l'hémolymphé des Bourdons en perforant le tégument des Insectes aux endroits les plus minces.

En dehors des espèces précitées se trouvent aussi des représentants des familles des *Acaridae* et des *Glycyphagidae*. Ces Acariens sont polyphages, commensaux le plus souvent, se nourrissant de débris organiques, ou nécrophages.

DISCUSSION — CONCLUSIONS

Durant toute son existence, un nid de Bourdons est soumis à de multiples invasions animales dont la nocivité est extrêmement variable, et s'exerce de façon plus ou moins durable.

C'est au début de leur développement que les nids sont les plus vulnérables. L'absence de la reine, en quête de provende, expose le nid aux ravages des prédateurs, en particulier des petits Mammifères.

La pénétration dans un nid de Bourdons peut s'avérer dangereuse pour l'intrus, si la colonie hôte est déjà d'importance moyenne. Plus la colonie est

petite, plus elle est exposée à l'invasion des Psithyres. Les opinions diffèrent sur les rapports existant entre les Psithyres et les membres de la colonie. Certaines de ces contradictions proviennent de la différence de comportement des espèces en présence, mais il semble que SLADEN ait exagéré l'antagonisme entre les femelles fondatrices des deux genres.

Les limites entre les différents types de coactions existant dans un nid de Bourdons paraissent fort difficiles à établir.

La prédation et le parasitisme ne peuvent suffire à expliquer le réseau d'interactions qui se manifestent dans cette zoocénose. Les organismes commensaux que nous avons étudiés répondent à une définition *sensu lato* du commensalisme. Par exemple, l'étude des relations entre Bourdons et Psithyres montre que, dans la plupart des cas, il s'agit d'une influence plus défavorable aux Bourdons que la définition même du commensalisme ne l'indique. On désigne ce type de compétition par le terme d'amensalisme¹. La limite entre le commensalisme et le parasitisme reste très floue, certains auteurs n'hésitant pas à qualifier les Psithyres de parasites sociaux.

Si les relations entre Bourdons et Muscides correspondent à une forme d'indifférence, la présence de certains Muscides dans un nid peut avoir une influence pernicieuse. L'accumulation d'excréments, de larves malades et de cadavres à proximité du nid de Bourdons constitue un milieu de putréfaction qui attire les Mouches. A partir de ce foyer d'infection, il est vraisemblable que les Mouches contribuent largement à une dissémination des germes pathogènes à l'intérieur d'une colonie, et arrivent aussi à contaminer des nids voisins.

Un facteur physique vient s'ajouter au facteur alimentaire pour établir le commensalisme. Les Mouches sont attirées par l'odeur des excréments, mais le développement des larves ne peut s'effectuer sans le supplément de chaleur et surtout d'humidité qu'elles trouvent dans les nids de Bourdons.

L'insuffisance des données n'a pas permis, jusqu'à présent, de préciser l'ampleur de la fréquence d'infestation des nids de Bourdons dans leurs milieux naturels.

Il ne fait aucun doute que les prédateurs peuvent avoir une influence prépondérante sur la diminution des populations de Bourdons. Ce fait doit être considéré comme un facteur aléatoire et non comme un mécanisme régulier.

Toutefois, les ravages causés par *Aphomia sociella* font exception à cette règle. L'intensité d'infestation des nids de Bourdons par *Aphomia* ne varie pratiquement pas durant une période de trois mois (juin-août). Les facteurs propres à l'hôte (espèce, emplacement du nid, stade de développement de la colonie) n'interviennent pas dans les variations d'infestation. Une étude des

1. Dans ce type de coaction, une espèce dite amensale est inhibée dans sa croissance ou dans sa reproduction, tandis que l'autre, dite inhibitrice, ne l'est pas (DAJoz, 1971).

facteurs propres au parasite (abondance dans la nature, fécondité, chance de rencontrer l'hôte) et des facteurs écologiques (température, humidité) favorisant ou défavorisant l'infestation permettrait de préciser le degré de cette infestation.

La destruction de nids de Bourdons par des prédateurs et des parasites entraîne un affaiblissement des populations de ces Insectes. Mais l'infestation des individus des stades pré-imaginaires paraît relativement moins néfaste que pour les adultes, en particulier les reines. L'invasion d'un nid tient parfois à l'éventualité de la visite d'un Bourdon sur une fleur pour le transport du parasite ou du commensal. La phorésie constitue une étape indispensable à l'intrusion dans le nid.

Les nids de Bourdons infestés le sont avec une intensité variable suivant la nature du prédateur ou du parasite. Cependant, des infestations simultanées se rencontrent assez fréquemment. Il s'ensuit généralement une dégénérescence rapide de l'activité du nid. L'affaiblissement d'un nid par la présence d'un parasite ou d'un commensal — ou par ingestion de germes pathogènes — favorise une infestation ultérieure.

Les influences prédatrices et parasites constituent l'un des principaux facteurs d'appauvrissement de la faune des Bourdons, mais les interventions humaines jouent également un rôle dans ces processus régressifs.

L'évolution de l'urbanisation, la mise en cultures de friches, le bitumage des chemins, ont pour conséquences l'éradication des haies et des bosquets, l'arasement des talus et des bords de route, la régression des paysages ruraux. La destruction de ces biotopes, qui constituent autant de lieux de nidification pour les Bourdons, entraîne la raréfaction ou la disparition des Insectes autochtones.

Recu pour publication en novembre 1972

Eingegangen im November 1972

Deutsche Übersetzung ()*

DIE FEINDE DER HUMMELN

I. — UNTERSUCHUNG EINER ZOOZÖNOSE : DAS NEST DER HUMMELN

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser gibt ein eingehendes Inventar der Tiere, die mit den Bewohnern und den verschiedenen Teilen der Nester einiger Hummelarten assoziiert sind. Die Beobachtungen wurden entweder in Nestern in ihrem natürlichen Milieu im Freiland gemacht oder in solchen, die zunächst im Gewächshaus gegründet und später in das Freiland übertragen wurden.

Vor dem Versuch, die Modalitäten des Befalls der Hummelnester durch verschiedene Räuber, Parasiten und Kommensalen genau zu bestimmen, untersucht der Autor die wechselseitigen Beziehungen, die sich innerhalb des Bereiches dieser Zoozönosen feststellen lassen.

Die Anwesenheit von Räubern und Parasiten im Hummelnest hat einen Einfluß auf die Verminderung der Population dieser blütenbestäubenden Insekten, aber es ist im Einzelfall sehr schwer, den Prozentsatz der Mortalität abzuschätzen, der den verschiedenen Feinden der Hummelnester zuzuschreiben ist.

EINLEITUNG

Das Auffinden von Hummelnestern im Freien gestattet — neben anderen interessanten Untersuchungen — die Beobachtung einer bestimmten Anzahl von Tieren, deren zeitweilige oder permanente Anwesenheit schon früher die Aufmerksamkeit einiger Autoren geweckt hat (Sladen, 1912. Frison, 1926. Plath, 1934. Cumber, 1949. Postner, 1951. Free und Butler, 1959.), und die auch die vorliegende Studie ausgelöste hat.

Von Beginn seiner Gründung an drängen in das Hummelnest — gleichgültig wo es errichtet wurde, unterirdisch oder an der Bodenoberfläche — Tiere

* Übersetzung F. Ruttner, Oberursel.

ein, die hier Schutz oder Nahrung suchen oder vielleicht auch beides. Einige von ihnen treten nur gelegentlich in Hummelnestern auf, und ihre Lebensansprüche stehen in keinerlei Zusammenhang mit den physikalischen oder biotischen Bedingungen des Nestes. Wahrscheinlich können einige polyphage Arten eine zwar episodische, aber keineswegs unbedeutende Rolle in der Fluktuation solcher Gemeinschaften spielen.

Die Hummeln werden während aller Stadien ihres biologischen Zyklus von Organismen beeinflußt, deren Tätigkeit sich auf ganz verschiedene Weise auswirken kann (Räuberei, Parasitismus, Kommensalismus...). Die anderen Tiere ernähren sich von Substanzen, die im Nest als Vorrat angesammelt wurden und die zur Ernährung der Larven bestimmt sind (Kleptoparasitismus), oder sogar von den Wachszellen, die die Nachkommenschaft enthalten; andere schließlich finden ihren Lebensunterhalt in den Abfällen eines alten Nestes, im Kot oder in abgestorbenen Tieren (Koprophagen und Nekrophagen).

Das Ziel dieser Untersuchung ist eine Bestandsaufnahme der Tierarten, die man in den Hummelnestern antreffen kann, und der Versuch der Erfassung der gegenseitigen Abhängigkeit zwischen den Hummeln und den Mitbewohnern in ihren Nestern. Sobald sich in der Gruppe Beziehungen gegenseitiger Abhängigkeit ausbilden und festigen, dann entsteht eine Regulation, die bis zur Eliminierung bestimmter Arten gehen kann und die zur Entstehung einer richtigen Zoozönose führt.

Da die Probleme der Terminologie in der Biozönoseforschung äußerst schwierig und Klassifikationen gewöhnlich « ungeeignet sind, die natürliche Ordnung zur Darstellung zu bringen » (Grasse, 1935), werde ich nicht nur die in der Natur festgestellten Daten berücksichtigen, sondern auch den Gesichtspunkt der Zweckmäßigkeit und der Anwendbarkeit.

Die Interpretation der Beziehungen einer wechselseitigen Abhängigkeit wird noch dadurch erschwert, daß die Unterscheidung zwischen Räubern und Parasiten, oder auch zwischen Parasiten und Kommensalen häufig nur schwer zu treffen ist. Es gibt Übergangsformen der verschiedenen Typen der Beziehungen zwischen den Individuen.

METHODIK

Wir haben die Nester verschiedener Arten von *Bombus* untersucht, darunter die häufigsten in der französischen Fauna : *B. terrestris* L., *B. lucorum* L., *B. lapidarius* L., *B. pratorum* L., *B. hypnorum* L., *B. agrorum* Fab., *B. sylvarum* L., *B. hortorum* L., *B. ruderarius* Müll.

Die Nester stammten aus Zuchtkästchen, die im Freien aufgestellt worden waren — die Hummelvölkchen wurden für Arbeiten über die Blütenbestäubung gehalten —, oder sie wurden von den Stellen entnommen, wo man sie zufällig gefunden hatte : Nester in der Erde oder am Boden, in Höhlungen in alten Mauern, in irgendeinem Wollknäuel, der in einem Dachboden oder Schuppen gelagert wurde.

Die « natürlichen » Nester wurden in Zuchtkästchen übertragen, zusammen mit dem gesamten Nestmaterial und dem Substrat (Erde, Kohlenstaub, Holz, verschiedene Abfälle). Die

verschiedenartige geographische Herkunft der Nester (Region von Paris, Poitou, Normandie, Bretagne, Orléan, Bourgogne) hat es uns gestattet, eine Anzahl von Beobachtungen in verschiedenen Biotopen zu machen. Aus Gründen der Zweckmäßigkeit wird die Beschreibung der verschiedenen Tiergruppen in Anlehnung an die Entwicklungsstadien der von ihnen affizierten Hummeln vorgenommen:

I. — Das Nest der Hummeln (*Untersuchung einer Zoonose*).

II. — Organismen bei adulten Hummeln¹.

Diese Klassifizierung ist allerdings etwas willkürlich. Denn die adulten Hummeln können auch im Nest selbst befallen werden, besonders z.B. von *Psithyrus*. Wir sind jedoch bestrebt, die Beziehungen Wirt — Parasit, Beute — Räuber ohne Rücksicht auf den Ort des Ereignisses zu beschreiben.

In einigen Fällen ist uns eine kurze morphologische Beschreibung bestimmter Tierarten zu ihrer Bestimmung notwendig erschienen.

Wir haben eine genügend große Anzahl von Nestern untersucht, um eine Beziehung zwischen dem Befallsgrad und dem Zeitpunkt der Beobachtungen herstellen zu können. Es ist interessant festzustellen, daß der Befall der Hummelnester je nach Entwicklungsstadium und Jahreszeit variieren kann.

Bei der Betrachtung der Tabellen ist zu berücksichtigen, daß die Zahlen oder die Prozentsätze der Zerstörung oder des Befalls quantitative Daten darstellen, die zu verschiedenen Stadien der Entwicklung des Nestes gewonnen wurden; als Folge davon sind diese Werte nicht kumulativ.

1. RÄUBER²

Eine Schätzung der Anzahl der Hummelnester, die von verschiedenen Räubern unter natürlichen Bedingungen zerstört werden, ist außerordentlich schwierig.

Kleinsäuger

Unter den Räubern der Hummelnester verursachen einige Arten von Kleinsäugern besonders schwere Zerstörungen³.

Die Brut und — zu einem geringeren Grad — die Adulten der Hummeln bilden die Beute insektenfressender Tiere, wie des Igels (*Erinaceus europaeus*), des Maulwurfs (*Talpa europaea*), der Spitzmaus (*Sorex L.*), die alle weit verbreitet sind in Feldern, Gebüsch und Wald, und zahlreicher Nagetiere:

Der Wald- und Brandmäuse (*Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis*), verbreitet im Unterwuchs der Buchen- und Eichenwälder; der Feldmäuse (*Microtus arvalis*) auf den Feldern und Wiesen, der Zergmaus (*Micromys minutus*) und der Hausmaus (*Mus musculus L.*).

Die Anpassung der Nagetiere an das Leben in der Erde, ihre rasche

1. Dieser 2. Teil wird später gesondert veröffentlicht werden.

2. (=Praedatoren — Tiere, die auf Kosten anderer Organismen, der Beute, leben, indem sie diese töten, um sie sofort zu verzehren, oder indem sie diese lähmen, um sie ihrer Nachkommenschaft als Nahrung anzubieten.

3. In N-Amerika ist das für Hummelnester schädlichste Tier der Skunk (*Mephitis mephitis* Schreb., *Fissipedidae*, *Mustelidae*). Dieser Carnivore, der dadurch umso schädlicher wird, weil er gerne in Gruppen lebt, attackiert vor allem die Hummel-Arbeiterinnen, und er wirft manchmal sogar die Zuchtkästchen um, damit er zu den Tieren in ihrem Inneren gelangt (Plath 1925).

Vermehrung und ihre nächtliche Lebensweise machen sie zu gefährlichen Feinden der Hummelnester¹.

Außerdem muß man die Schäden an Hummelnestern in Betracht ziehen, die durch Dachse (*Meles meles, Mustelidae*) und durch Marder (*Martes foina, Mustelidae*) verursacht werden.

Cumber (1953) hat festgestellt, daß unter 80 Nestern von *Bombus agrorum* Fab., die in 2 Grafschaften im Zentrum Englands gefunden wurden, 17 (= 21 %) durch Nager und durch Dachse zerstört worden sind. In Wirklichkeit ist dieser Prozentsatz noch höher, aber es ist sehr schwer, Angaben über junge Hummelnester zu erhalten.

Insekten

Forficula auricularia L. (Dermaptera, Forficulidae)

Die Ohrwürmer können sich an die verschiedensten ökologischen Bedingungen anpassen, und sie leben in Wäldern, Obstplantagen, Wiesen und Gärten (Lhoste 1957). Diese Insekten sind Nachttiere und Allesfresser. Werden Hummelnester im Frühjahr von Forficuliden befallen, so kommen sie wegen des raschen Verlustes der Brut in Gefahr. Wenn die Forficuliden in ein Zuchtkästchen mit einem Hummelnest eindringen, so geschieht dies offenbar zunächst deshalb, weil sie Schutz suchen, und die räuberische Phase schließt sich dann erst sekundär an. Die mehr oder weniger lange Abwesenheit der Hummel-Weibchen bei ihren Ausflügen zur Nahrungssuche und die an sich geringe Verteidigungsmöglichkeit der Hummeln geben die Nester den Angriffen der Ohrwürmer preis.

Auch in Zuchträumen aus Glas wurden Hummelnester durch Forficuliden zerstört (Tab. 1).

Aphomia sociella L. (Lepidoptera, Pyralidae, Galleriinae)

Die Raupen von *Aphomia sociella* zerstören die Zellen der Hummelnester, indem sie sie auffressen. Dies geschieht sowohl bei Vorratszellen wie bei den

1. « Allein die Hummeln besuchen den Rotklee (*Trifolium pratense* L.), denn die anderen Bienen können den Nektar nicht erreichen... Wir können es deshalb als sehr wahrscheinlich annehmen, daß bei einem Verschwinden oder Seltenwerden der Hummeln in England auch der Rotklee verschwinden oder an Häufigkeit abnehmen würde. Die Zahl der Hummeln in irgendeinem Distrikt aber hängt weitgehend von der Zahl der Wühlmause ab, die ihre Nester und Honigwaben zerstören; Oberst Newman, der durch lange Zeit die Lebensgewohnheiten der Hummeln studiert hat, schätzt, daß jährlich in England mehr als 2/3 dieser Insekten auf diese Weise vernichtet werden. Andererseits weiß jedermann, daß die Zahl der Wühlmause von der Zahl der Katzen abhängt, und Oberst Newman fügt hinzu : « Ich beobachtete, daß Nester der Hummeln in der Nähe von Dörfern und kleinen Städtchen viel häufiger sind, und ich führe dies auf die große Zahl von Katzen zurück, die die Mäuse vernichten. » Es ist also durchaus möglich, daß die Anwesenheit von Katzen in einem Gebiet die Häufigkeit bestimmter Pflanzen bestimmt, und zwar auf Grund der Aktivitäten von Mäusen und von Hummeln. » (Auszug aus Ch. Darwin, Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl).

Brutzellen. Die Morphologie und Biologie der Entwicklungsstadien von *Aphomia sociella* sind erst kürzlich untersucht worden (Pouvreau 1967); hier wollen wir uns auf eine Zusammenfassung der Fakten beschränken.

Nach Überwinterung als Larve — wahrscheinlich im letzten Larvalstadium — in Kokons, die dicht einer an den anderen gepackt sind, erfolgt die Metamorphose zur Nymphe. Die Dauer des Nymphenstadiums ist sehr variabel, sie hängt vor allem von der Temperatur ab (27 Tage bei 15° C; 15 Tage bei 20° C; 8 Tage bei 30° C).

Das Ausschlüpfen der Adulten erfolgt gewöhnlich im Mai. Die Kopulation erfolgt schon wenige Stunden nach dem Erscheinen der Falter. Die Weibchen von *Aphomia* suchen dann ein Hummelnest, um dort ihre Eier abzulegen. Der Beginn der Eiablage und die Embryonalentwicklung sind variabel, denn sie hängen nicht nur von Außenfaktoren ab, sondern auch vom Alter der Weibchen und von ihrer Besamung. Die Eier werden in Paketen abgelegt, an verschiedenen Stellen im Nestmaterial¹.

Die Dauer der Embryonalentwicklung (6-8 Tage bei 30° C) wird stark durch Umweltbedingungen beeinflußt (Temperatur, Feuchte).

Die frisch geschlüpften Larven von *Aphomia sociella* begeben sich sofort auf Nahrungssuche. Die jungen Larven fressen die Wachszellen und bohren mit Seidenfäden ausgekleidete Gänge in das Nestmaterial. Diese Gänge bieten den sehr agilen und lichtscheuen *Aphomia*-Larven einen Schutz vor den Hummeln, und in diesen Schlupfwinkeln vollziehen sich auch die Häutungen. Unter experimentellen Bedingungen habe ich 8-9 Larvenstadien beobachtet. Während der Gesamtzeit ihrer Entwicklung konsumieren die Larven beachtliche Nahrungsmengen².

Vor allem vom 4. Larvenstadium an verursachen die Larven beträchtlichen Schaden. Der Verlust von Hummelnestern, die zuerst unter kontrollierten Bedingungen begonnen und dann ins Freie gesetzt wurden, kann 50-75 % betragen. Ein Verdacht auf einen Befall durch *Aphomia sociella*³ besteht, sobald im Zuchtkästchen Falter oder Raupen beobachtet werden oder sobald man ein Spinngewebe aus feinen Fäden entdeckt.

Der Verzehr der Nahrungsreserven im Hummelnest durch die Larven von *Aphomia sociella* entspricht der ersten Phase der Beziehungen zwischen Wirt und Eindringling, später verhalten sich die Raupen eher wie spezialisierte Räuber. Aber der Übergang von Parasitismus zur Räuberei erfolgt keineswegs

1. Die Zahl der von einem begatteten Weibchen von *Aphomia* abgelegten Eier schwankt nach eigenen Laborversuchen zwischen 65 und 230.

2. Die gesamte Entwicklungszeit der Larve hängt vor allem von der Temperatur und der Feuchtigkeit ab. Im Laboratorium beträgt sie bei einer Temperatur von 25° C zwischen 72 und 96 Tagen (Pouvreau).

3. In Nordamerika werden die Hummelnester von einer Motte befallen (*Vitula edmandsii* (Packard)), deren Larven sich vor allem von alten Wachszellen ernähren. Die Raupen dieser Lepidoptere scheinen aber die Brut nicht anzugreifen (Free und Butler, 1959).

unausweichlich in allen Fällen. Die räuberische Phase kann erst geraume Zeit nach dem Befall des Nestes einsetzen, so daß noch adulte Geschlechtstiere von Bombus entstehen können.

Über das Vorkommen von Raupen von *Galleria mellonella L.* in Hummelnestern ist von Milum (1940), Medler (s. Oertel) und von Oertel (1963) berichtet worden. Nach den Beobachtungen dieses letzteren Autors erscheint es als möglich, daß die Hummelnester zur Aufrechterhaltung der Populationen von *Galleria mellonella* selbst bei Abwesenheit von Völkern der Honigbiene beitragen können.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Räuber in Hummelnestern beträchtlichen Schaden anrichten können. Die Kolonien, die in den Feldern, Wäldern oder am Waldrand nisten, sind in besonderem Maße durch Nagetiere und andere Räuber gefährdet, die in diesen Biotopen leben. Die Schwierigkeit, Hummelnester in ihrer natürlichen Umgebung aufzufinden, erschwert die Abschätzung der Zahl zerstörter Nester.

Was die Raubvögel betrifft, insbesondere gewisse *Falconidae*, so ist ihre Populationsdichte im allgemeinen zu gering, um — abgesehen von seltenen Fällen — in Hummelnestern Schaden von Bedeutung anzurichten.

2. — PARASITEN

Die Parasiten sind im Gegensatz zu den Räubern in ihrer Ernährung viel stärker auf ihre Wirte angewiesen. Auch der Lebenszyklus des Parasiten ist gewöhnlich so auf den des Wirtes abgestimmt, daß dieser nicht zugrunde geht, bevor nicht der erstere seine Entwicklung abgeschlossen hat. Die Parasiten im Hummelnest gehören verschiedenen Insekten-Ordnungen an, und es sind meist Larven, die sich auf diese Weise ernähren.

Meloe L. (Coleoptera, Cucujoidae, Meloidae)

Diese Parasiten sind den Bienenzüchtern schon seit langem bekannt, aber *Meloe*-Larven findet man nicht nur bei Honigbienen, sondern auch in den Nestern anderer honigsammelnder Hymenopteren.

Die Weibchen der *Meloidae* legen ihre Eier in den Erdboden. Nach 22-25 Tagen Embryonalentwicklung schlüpfen die jungen Larven (Triungulinen¹) aus.

Sie verlassen den Boden und klettern auf benachbarte Blüten, wo sie unbeweglich verharren. Sobald eine Apoide die Blüte besucht, krallen sich die

1. Der komplexe Entwicklungszyklus der *Meloidae* (Fabre 1920-1922) hat die Bezeichnung Hypermetamorphose erhalten. Man versteht darunter eine morphologische Entwicklung im Verlaufe mehrerer aufeinanderfolgender Larvenstadien bei verschiedenen Insekten.

Trinugulinen mittels ihrer Klauen am Körper oder im Haarkleid des Insekts fest, um sich auf diese Weise in das Nest transportieren zu lassen¹.

Im Hummelnest dringt die Meloe-Larve in eine Zelle ein, um dort die Eier und jungen Larven aufzufressen und sich dann zu häuten. Die Sekundärlarve von caraboidem Typ ernährt sich von den Vorräten ihres Wirtes; nach einem Ruhestadium mit regressiven Veränderungen und einer 2. Häutung entsteht eine Larve von scarabaeidem Typ. Zwei weitere Häutungen verwandeln diese Larve in ein Ruhestadium, ohne Beine oder deutliche Kopfanhänge, die Pseudonymphe. Dann folgt als weiteres Stadium eine Praenymphé, die keine Nahrung zu sich nimmt. Nach kurzer Zeit erfolgt die Verwandlung in eine echte Nymphe, aus der die Imago ausschlüpft (Handlirsch 1927).

Die Larven von *Meloe proscarabaeus* L. und von *Meloe variegatus* Donov. bilden nach einigen Autoren (Beliaovsky, 1933. Örosi-Pal, 1937) gefährliche Parasiten der Honigbiene. Die Primärlarven von *Meloe variegatus* dringen mit Hilfe ihrer gut entwickelten Mandibeln in den Körper der Biene ein und ernähren sich von deren Haemolymphé.

Sie können bei diesen Bienen zu krampfartigen Zuständen und zum Verlust der Flugfähigkeit führen.

Von Hummeln gibt es keine entsprechenden Beobachtungen, obwohl Postner (1951) Primärlarven von Meloe im Haarkleid von Hummeln festgekrallt fand.

Ich selbst habe einige Larven von *Meloe proscarabaeus* versteckt unter den Zellen von 2 Nestern von *Bombus lucorum* in der freien Natur gefunden. Die Anwesenheit dieser Parasiten schien die Aktivität der Hummeln im Nest nicht zu stören.

Wegen der nicht ausreichenden Information können wir das Ausmaß der durch Meloelarven verursachten Schäden in den Hummelnestern nicht abschätzen. Wahrscheinlich wird ein gut Teil der Meloelarven zugrunde gehen, ohne mit Insekten in Kontakt gekommen zu sein; nur eine relativ geringe Zahl scheint in Hummelnester zu gelangen.

Brachycoma devia Fallen (Diptera, Tachinidae)

Die Adulten von *Brachycoma devia* erscheinen gewöhnlich im Mai. Die Weibchen dringen in Hummelnester ein, wobei sie dank ihrer Flinkheit keine Schwierigkeiten haben, an den Wächterinnen vorbei zu kommen.

1. Dieser Transport der Triungulinen, auch als « Phoresie » bezeichnet, führt zu einem echten Parasitismus, da die Larven damit in ein Nest einer Insektenart gebracht werden, das ihre weitere Entwicklung gewährleistet.

Die viviparen¹ Weibchen der Tachiniden legen die jungen Larven in die Zellen der Hummelnester, die Eier oder Larven enthalten.

Die Larvelentwicklung der Diptere verläuft ohne merkliche Vergrößerung des Körpers bis zu dem Moment, wo die Hummellarven mit dem Fressen aufhören und beginnen, einen Kokon zu spinnen. Dann durchbohren die Brachycoma-Larven den Kokon, greifen die Larven an und fressen sie auf. Gewöhnlich findet man 1-4 Brachycoma-Larven pro Kokon (Cumber gab 1949 an, in einem einzigen Kokon 24 Larven gefunden zu haben), die sich rasch entwickeln. Die parasitierten Kokons der Pränymphen sind an ihrer deformierbaren Gestalt kenntlich; in stark parasitierten Völkern verbreitet sich ein fauliger Geruch im Nest. Am Ende dieser Periode schlüpfen die Tachiniden aus den Kokons, und sie verpuppen sich zwischen dem Nestmaterial. Die adulten Fliegen erscheinen nach einer Nymphenzeit von 8-14 Tagen. Im Laufe einer Saison können also mehrere Generationen dieser Tachinide erzeugt werden. In der Nachsaison entstandene Larven verpuppen sich nicht, sonder sie wandern in den Boden aus und überwintern in der Nähe des Nestes.

Die Larven von *Brachycoma leavia* (die nicht sehr häufig auftritt, wenigstens in unsereren Regionen) sind für schwere Schäden in den natürlichen H.-Populationen verantwortlich. Die Nester an der Bodenoberfläche scheinen am meisten exponiert zu sein; aber auch unterirdische Nester sind vor diesen Parasiten nicht sicher — nicht einmal dann, wenn sie nur durch einen gewundenen Gang zu erreichen sind.

Ich habe 3 Nester von *Bombus lucorum* gefunden, die von *Brachycoma leavis* befallen waren. Eines von diesen Nestern, das sich in 40 cm Tiefe im Boden befand, besaß einen Eingangskanal von etwa 90 cm Länge; die meisten der Kokons mit Königinnen-Pränymphen von *Bombus* zeigten einen kleinen Fleck und sie waren schlaff und feucht.

Brachycoma devia befindet sich gleichermaßen bei *Bombus agrorum*, *Bombus hortorum*, *Bombus terrestris*, *Bombus lapidarius*, *Bombus pratorum*, *Bombus sylvarum*, *Bombus ruderarius*.

Mutilla europaea L. (Hymenoptera, Scolioidea, Mutillidae)

Die Mutilen, oder Bienenameisen, sind durch einen sehr ausgeprägten sexuellen Dimorphismus ausgezeichnet.

Die Männchen (Länge 11-17 mm), behaart und geflügelt, besitzen gut entwickelte Augen und Ocellen. Kopf und Thorax sind braunrot, am Abdomen

1. Es hat den Anschein, daß die jungen Larven im 1. Stadium ausschlüpfen, gewöhnlich in dem Moment, in dem sie bei ihrem Wirt abgelegt werden (Sellier, 1955). Die Larven von *Brachycoma devia* sind weiße Maden mit spitzem Kopf und abgerundetem Hinterende.

finden sich silbrige Reflexe. Die Männchen sind gewöhnlich auf Blüten anzu-treffen.

Die Weibchen (Länge 10-15 mm) sind meist am ganzen Körper reich behaart und flügellos (der Name « *Mutilla* », der von Linné stammt, kommt aus dem Französischen : *mutilée* = verstümmelt). Sie besitzen keine Ocellen und ihre Facettenaugen sind kleiner als die der Männchen. Der große Kopf ist schwarz, der Thorax leuchtend rot und das Abdomen braun-schwarz. Die Weibchen besitzen einen nach ventral gebogenen Stachel, der im vorgestreckten Zustand fast die Länge des Abdomens erreicht. Sie finden sich meist auf dem Boden, wo man sie dank ihrer brillanten Farben gut sehen kann.

Mutilla europaea bringt im Regelfall 2 Generationen im Jahr hervor. Nach der Überwinterung an geschützten Stellen suchen die *Mutilla*-Weibchen im Frühjahr ein *Bombus*-Nest auf, um dort ihre Eier abzulegen. Sie durchbohren die Wachshülle der Larvenzellen des Wirtes und legen das Ei ab. Die *Mutilla*-Larven ernähren sich von den Hummellarven und verpuppen sich dann.

Die gesamte Entwicklung dauert etwa 30 Tage. Die Paarung erfolgt unmittelbar nach dem Schlüpfen der Imagines. Die Weibchen begeben sich dann auf die Suche nach anderen Hummelnestern, während die Männchen manchmal noch in ihrem Nest bleiben und sich von den Vorräten ernähren, bevor sie sterben. Die 2. Generation schlüpft gewöhnlich im August. Nach der Paarung verschwinden die Männchen, und die *Mutilla*-Weibchen verkriechen sich in den Boden, um zu überwintern.

Die Weibchen von *Mutilla europaea* befallen vor allem die Nester der Erdhummeln. Bei *Mutilla* scheint es keine besonders parasitäre Spezialisierung zu geben. Auch die Brutnester der Honigbiene und der *Vespidae* gehören zu den Brutplätzen dieser Parasiten.

Der Befallsgrund der Hummelnester durch *Mutilla* ist variabel. Ich selbst habe diese Parasiten bei folgenden Arten gefunden :

Bombus terrestris (ein Nest; 1968).

Bombus lucorum (zwei Nester; 1969, 1971).

Bombus lapidarius (zwei Nester; 1970, 1971).

Bombus hypnorum (ein Nest; 1970; zwei Nester, 1972).

Der Befall scheint bei Nestern mit später Entwicklung stärker zu sein. Das kann dadurch erklärt werden, daß die Parasiten im Sommer (Juni-Juli) häufiger sind als im Frühjahr, wodurch die Ausbreitung begünstigt wird.

Melittobia sp. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae)

Diese Schlupfwespen erregen seit langem die Aufmerksamkeit der Entomologen, weil sie bei einer Reihe von Familien der Hymenopteren als Parasiten

aufreten (*Tenthredinidae*, *Sphecidae*, *Vespidae*, *Megachilidae*, *Apidae*). Auch die Hummeln gehören zu den Wirten von *Melittobia*¹.

Unsere Beschreibung befaßt sich mit der Lebensweise von zwei Arten : *Melittobia acasta* Walker und *Melittobia chalybii* Ashmead, die sich im Aussehen, im Verhalten und in ihrem biologischen Zyklus einigermaßen ähnlich sind. Die *Melittobia*-Arten sind klein und meist von schwarzer Farbe. Die Männchen sind an den langen, fadenförmigen Antennen kenntlich.

Ernährung der adulten Tiere

Die Männchen von *Melittobia* nehmen überhaupt keine Nahrung zu sich. Die Weibchen reservieren einen Teil der Beute für ihre eigene Ernährung, aber sie verwenden dazu nicht die Wirtse, in denen sie ihre Eier ablegen. Zu ihrer Ernährung führen die Weibchen den Ovipositor in den Körper des Wirtes ein, dann ziehen sie ihn wieder zurück, und sie saugen die Flüssigkeit auf, die aus der Einstichöffnung austritt. Torchio (1963) hat beobachtet, daß die Weibchen manchmal die eingetrockneten Haemolymphtröpfchen am Tegument ihrer Wirtse fressen.

Eiablage

Bei beiden Arten beginnt die Eiablage ungefähr 24 Stunden nach der Paarung. Die Weibchen von *Melittobia* stechen in das Innere des Kokons, lämmen das Wirtstier und legen dann die Eier auf dieses.

Der Prozeß der Eiablage ist bei den beiden Arten verschieden. Bei *Melittobia chalybii* treten die Eier zwischen den Valven des Ovipositors aus und gleiten an diesem Organ entlang bis zum Tegument des Wirtstieres, wo sie lose anhaften. Bei *Melittobia acasta* legen zunächst die unbegatteten Weibchen, aber nicht mehr als 10-36 Eier. Daraus entstehen nur Männchen. Nach Begattung durch ihre eigenen Söhne legt das Weibchen dann im Verlaufe von 3 Monaten mehr als 3.000 Eier.

Zu Beginn der Legetätigkeit legt das Weibchen von *Melittobia chalybii* 4-5 Eier pro Tag (Schmieder, 1933). Der weitere Rhythmus der Legetätigkeit ist nicht bekannt.

Das Leben der Larve

Nach einer Embryonalentwicklung von einigen Tagen (Tab. 2) schlüpfen die jungen Larven aus und beginnen zu fressen. Die Dauer der Larven- und Nymphenstadien ist sehr variabel, abhängig von der Ernährung der Larven und von der Temperatur. Je nach der Zahl der *Melittobia*-Larven, die sich im Inneren eines einzigen Wirtstieres entwickeln, ist die für einen einzelnen Parasiten zur Verfügung stehende Nährstoffmenge sehr variabel.

1. *Bombus vagans* Sm. (Plath, 1922); *Bombus* sp. (Frison, 1926; Plath, 1934); *Bombus terrestris* L. (Holm, 1960); *Bombus fervidus* Fab. (Knee und Medler, 1965; Edwards und Pengelly, 1966).

Im Durchschnitt können in einer Praenymphé von *Megachile rotundata* Fab. 175 Larven von *Melittobia chalybii* aufgezogen werden (Hobbs und Krunic 1971). Browne (1922) hat festgestellt, daß die Larven von *Melittobia acasta* Kannibalen sind.

Die Larven von *Melittobia chalybii*, die vor Schädigung der inneren Organe des Wirtes nicht genug Nahrungsstoffe aufgenommen haben, schrumpfen ein und sterben. Gewöhnlich stirbt das Wirtstier (die Praenymphé der Hummel) infolge des Parasitenbefalls vorzeitig; dann ernähren sich die Larven des Parasiten von den in Zersetzung übergehenden Organen. Nahrungsmangel führt bei *Melittobia chalybii* zur Entstehung von Polymorphismus und zur Diapause (Andrewartha und Birch, 1954).

Der biologische Zyklus

Melittobia chalybii überwintert im Stadium der Praenymphé im Inneren der Kokons ihrer Wirte. Jährlich gibt es 2 Generationen; bei der ersten treten zwei Sorten Männchen und zwei Sorten Weibchen auf (eine normale, langflügelige Form, und eine rötliche, kurzflügelige Form). Die kurzflügeligen Weibchen legen nicht mehr als 60 Eier im Durchschnitt, gegen 500-800 Eier der langflügeligen Weibchen. Bei *Melittobia acasta* erfolgt die Überwinterung gewöhnlich im letzten Larvenstadium, manchmal auch im Nymphenstadium. Diese Art erzeugt 6-8 Generationen pro Jahr.

Ein Befall der Hummelnester durch *Melittobia* ist selten (es wurden 2 zerstörte Nester von *Bombus hypnorum* festgestellt; 1967, 1970). Aber für die Wirtskolonie ist der Befall meist verhängnisvoll.

3. — KOMMENSALEN

Insekten

Antherophagus Latr. (Coleoptera, Cryptophagidae)

Die Adulten von *Antherophagus*, normalerweise Blütenbewohner, klammern sich im Mai an Hummeln, die in diesen Blüten Nahrung sammeln, und lassen sich in das Nest tragen. Die Käfer klammern sich entweder an den Kopfanhängen (Antenne, Rüssel) der Hummel, oder an ein Bein oder an die Haare (v. Frisch, 1952). Nach der Paarung legen die Weibchen ihre Eier in das Nestmaterial, wo die Larven- und Nymphenentwicklung stattfindet. Eine 2. Generation von adulten *Antherophagus* erscheint im Juli/August. Hier suchen die Käfer ein anderes Hummelnest auf, um dort ein neues Gelege zu hinterlassen. Nach dem Ausschlüpfen entwickeln sich die Larven im Nestmaterial und überwintern wahrscheinlich im letzten Stadium.

Antherophagus nigricornis Fab. wird in Europa in den Nestern von fast sämtlichen Hummelarten gefunden.

Nach einigen Autoren (Wagner, 1907. Postner, 1952. Hobbs und Al., 1962) ist die Anwesenheit von *Antherophagus* im Hummelnest schädlich für die Brut. Hobbs et Al. betonen, daß die Larven von *Antherophagus* in Kanada für das Verschwinden von zahlreichen Hummelnestern verantwortlich sind, weil sie den Inhalt der Kokons verzehren.

Nach meinen eigenen Beobachtungen über die Entwicklung der Nester verschiedener Hummelarten hat es nicht den Anschein, daß *Antherophagus* einen schädlichen Einfluß auf die Brut hat, solange der Parasit nur in geringer Zahl auftritt. Sicherlich, die *Antherophagus*-Larven nehmen ihre Nahrung aus den Reserven (Pollen) und dem Material (Wachsteile) des Hummelnestes. Wahrscheinlich verursacht diese « Fremdenfreundlichkeit » gewisse Schäden im Hummelnest, besonders dann, wenn die Käferlarwen zahlreich sind. Ich kann jedoch keinen Beweis für ein räuberisches Verhalten der *Antherophagus*-Larven anführen.

Sobald die Geschlechtstiere der Hummeln das Nest am Ende der Saison verlassen haben, wird es sehr rasch durch die Aktion von *Antherophagus* zerstört.

Die Hummelnester beherbergen auch andere Coleopteren, darunter die folgenden :

Cryptophagus setulosus Sturm, (*Cryptophagidae*), ein im adulten Stadium blumenbewohnendes Insekt;

Epuraea depressa Gyllenhall (*Nitidulidae*), eine stenophage Art, die ihre Entwicklung im Inneren des Hummelnestes durchläuft.

Leptimus testaceus Müll. (*Leptinidae*), den man sowohl im Larven- wie im Imaginalzustand in den Nestern von Bombus feststellen kann.

Die adulten Formen von diesen Coleopteren sind Blumenbewohner (floricol). Die Larven sind Saprophenen, die sich vor allem von den Pollen- und Wachsabfällen der Hymenopteren und deren Ausscheidungen ernähren. Einigen dieser Insekten kommt eine durchaus nicht unbedeutende hygienische Bedeutung zu. Im Falle von *Leptinus* ist diese Xenophilie noch dadurch akzentuiert, daß sich die fleischfressenden Larven von kleinen Milben ernähren, die in den meisten Hummelnestern sehr häufig sind.

Fannia sp. (*Diptera, Muscidae*)

Zahlreiche Bombus-Nester beherbergen Dipteren von Genus *Fannia* (*F. canicularis* L., *F. scalaris* Fab.).

Die Eier dieser Musciden werden auf Material in der Umgebung des Nestes abgelegt, das sich in Zersetzung befindet, vor allem in den Ablagerungs-

stätten für Exkremeante und kranke Larven. Für die Entwicklung der Eier dieser Dipteren ist ein ziemlich hoher Feuchtigkeitsgrad erforderlich.

Die Larven von *Fannia* entwickeln sich in dem Nestsubstrat an den Stellen, wo die Eier abgelegt wurden. Die Überwinterung erfolgt in der nymphalen Diapause in den Überresten des Hummelnestes. Je nach den meteorologischen Verhältnissen erscheinen die Imagines mehr oder weniger zeitig im Frühjahr, um neue Nester von Apoiden aufzusuchen.

Die Hummelnester beherbergen auch noch andere Dipteren (*Musca domestica* L., *Sciara brunnipes* Meig., *Sciara fenestralis*) mit saprophagen Larven. Alle diese Fliegen werden durch das verfaulende Material zu den Hummelnestern gelockt. Die Anwesenheit der Fliegenlarven bleibt im allgemeinen ohne Bedeutung für Hummeln.

Entsprechend ihrer Lebensweise in faulendem Milieu tragen die Muscidenlarven aber zur Verbreitung von Krankheitskeimen innerhalb des Nestes bei. Die mit der Brutpflege beschäftigten Hummeln setzen ihren Kot und damit die in ihm enthaltenen pathogenen Keime in unmittelbarer Nähe des Nestes ab. Auch die adulten Fliegen können zur Verbreitung bestimmter Erkrankungen der Hummeln beitragen.

In Hummelnestern wurden auch noch andere kommensale Dipteren bestimmt : *Megaselia rufipes* Meig., *Gymnoptera* sp. (Phoridae).

Die Larven dieser Phoridae sind coprophag, und sie entwickeln sich entweder in den Ausscheidungen der Hummeln oder in der toten Brut am Ende der Saison.

Volucella bombylans L. (Diptera, Syrphidae)

Die Syrphiden sind blütenbewohnende Fliegen, die sich vom Nektar und vom Pollen der Fliegen ernähren.

Die adulten Volucellen sind wegen der Ähnlichkeit der Färbung ihrer Behaarung mit bestimmten Hummelarten von besonderem Interesse. So trägt *Volucella bombylans bombylans* dasselbe Haarkleid wie die Weibchen von *Bombus lapidarius* L. oder von *Bombus ruderarius* Müll. Die Varietät *plumata* de Geer ähnelt *Bombus hortorum* L. oder *Bombus lucorum* L.

Volucella bombylans haemorrhoidalis Zetterst., die sich von der Varietät *plumata* durch eine rote Behaarung an der Abdominalspitze unterscheidet, zeigt eine Ähnlichkeit mit *Bombus pratorum* L.

Diese Nachahmung der Hummeln durch die Volucellen beschränkt sich nicht auf die Haarfarbe, sondern zeigt sich auch bei den Klangäußerungen. Die Volucellen geben einen sehr charakteristischen Summtion ab, ganz ähnlich dem der Hummeln, nur etwas höher.

Die Volucellen suchen die Nester der Hummeln auf, um dort ihre Eier abzulegen¹.

Die Eier von *Volucella* sind mit einer klebrigen Substanz überzogen, die bei Kontakt mit der Luft sofort erhärtet; durch diesen Überzug kleben die Eier an der Unterlage fest, und außerdem werden sie dadurch vor den Angriffen der Hummeln geschützt.

Die *Volucella-Larven* besitzen einen großen und abgeplatteten Körper, vorne zugespitzt, der seitlich zwei Reihen kleiner Dornen trägt. Größere Dornen sind halbkreisförmig um das Hinterende angeordnet. Diese Syrphidenlarven fressen die Kadaver und Abfälle (Pollen, Wachsfragmente), die sich unterhalb des Nestes ansammeln. Sie befallen auch die Brut, sobald sich das Volk zum Ende der Saison in Auflösung befindet.

Die Anwesenheit der *Volucella-Larven* trägt in beträchtlichem Maße zur Zerstörung des Nestes bei, sobald die letzten Hummeln im Herbst das Nest verlassen. Bei Hummelnestern mit später Entwicklung lässt sich aber ein räuberisches Verhalten dieser Larven gegenüber der Brut nicht ausschließen. Gabritschewsky (in Seguy, 1950) berichtet, daß die *Volucella-Larven* Hummellarven auffressen können.

Psithyrus Lep. (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae)

Die Schmarotzerhummeln ähneln den echten Hummeln, und die Analogien zwischen den beiden Gattungen sind so groß, daß man sie lange Zeit verwechselt hat. Eine Anzahl von morphologischen, anatomischen und biologischen Merkmalen ermöglicht eine Unterscheidung der beiden Gattungen.

So ähnlich das Aussehen einer Hummel und einer kommensalen Art von *Psithyrus* auch sein mag, so besitzt die letztere eine weniger dicke Behaarung am Abdomen, so daß die Segmentierung viel deutlicher hervortritt. Vom anatomischen Gesichtspunkt sind die Psithyren durch das Fehlen der Körbchen an den Hintertibien und ihre Schmalheit und ihre starke Behaarung, durch das Fehlen von Pollenknetern an den Hintertarsen und durch eine dickere und härtere Cuticula charakterisiert. Obwohl der biologische Zyklus von *Bombus* und *Psithyrus* gemeinsame Züge aufweist (Ausschlüpfen im Frühjahr², Auftreten von Geschlechtstieren zum Ende des Frühjahrs — Beginn des Som-

1. Einige Autoren (Wallace, 1871; Poulton, 1890) haben die Vermutung ausgesprochen, daß die Ähnlichkeit zwischen Modell und Nachahmer ein Mittel ist, das den Volucellen gestattet, in das Hummelnest einzudringen und dort ungestört ihre Eier abzulegen. Diese Annahme läßt sich aber schwer aufrecht erhalten, denn eine ganze Anzahl von Hummelnestern beherbergt *Volucella-Arten*, bei denen keinerlei Mimikry-Ähnlichkeit vorliegt. Man könnte annehmen, daß die Volucellen durch ihre Ähnlichkeit mit den Hummeln einen gewissen Schutz vor Räubern genießen. Es würde sich also nicht um eine aggressive, sondern um eine defensive Mimikry handeln.

2. Es besteht eine gewisse Verschiebung (von 2-3 Wochen) zwischen dem Ausschlüpfen der *Psithyrus*-Weibchen im Frühjahr und dem Verlassen der Winterquartiere durch die Hummelköniginnen der korrespondierenden Art.

mers, Begattung während des Sommers, Überwinterung der Königinnen im Erdboden), so genügt doch die Abwesenheit von Arbeiterinnen im *Psithyrus*-Nest, um eine Unterscheidung der beiden Gattungen zu treffen.

Es gibt mehrere Arten von *Psithyrus*, von denen jede bei einer oder bei mehreren Bombus-Arten lebt. Die nachstehende Tabelle 3 zeigt die Zusammengehörigkeit zwischen den einzelnen Hummel- und *Psithyrus*-Arten.

Tabelle 3 weist einige Lücken auf infolge des Fehlens von Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Kommensalen und Wirt.

In einigen Fällen ist eine bestimmte *Psithyrus*-Art mit einer einzigen Bombus-Art assoziiert, mit der sie Ähnlichkeiten in der Haarfarbe aufweist. In anderen Fällen kann sich eine *Psithyrus*-Art in Nester einer Hummel-Art finden, deren Haarfarbe ganz anders ist. Reinig (1935) macht jedoch darauf aufmerksam, daß die *Psithyrus*-Weibchen eine stärkere Ähnlichkeit mit ihrem Hauptwirt besitzen.

Man kann auch feststellen, daß beim Plurikommensalismus einer *Psithyrus*-Art die betreffenden Hummel-Wirte meist zu derselben Untergattung gehören. Unsere Kenntnisse über das Verhalten der *Psithyrus*-Weibchen beim Aufsuchen der Hummelnester sind außerordentlich gering. Es hat den Anschein, daß ein *Psithyrus*-Weibchen ein Hummelnest nach seinem Geruch entdecken kann. Weder Nistplatz noch Länge des Eingangskanals scheinen einen Schutz gegen das Eindringen des *Psithyrus*-*Weibchens* zu bieten. Wahrscheinlich suchen die Weibchen jeder *Psithyrus*-Art instinktiv den charakteristischen Geruch ihrer speziellen Wirtsart unter den Hummeln. Aber diese Frage ist anders zu beantworten, wenn eine *Psithyrus*-Art im Stande ist, in Nester von 2 oder mehreren verschiedenen Hummel-Arten einzudringen. Dann muß man verschiedene Möglichkeiten in Betracht ziehen :

- Die Anwesenheit eines *Psithyrus*-*Weibchens* in einem anderen Bombus-Nest als dem ihres Hauptwirtes ist völlig zufällig.
- Die *Psithyrus*-Arten, die in der Lage sind in die Nester verschiedener Hummel-Arten einzudringen, sind unterschiedliche Varianten in der Wahrnehmungsempfindlichkeit der Geruchsstoffe.
- Die Nester verschiedener Hummel-Arten, die durch ein und dieselbe *Psithyrus*-Art besetzt werden, geben analoge Gerüche ab.

Die Erforschung der Geruchsstoffe verschiedener Hummel-Arten würde vielleicht deren Zugehörigkeit zur selben Untergattung und auch die monospezifische Attraktion der *Psithyren* erklären.

Der Empfang, der einem *Psithyrus*-*Weibchen* bei seinem Eindringen in ein Hummelnest zuteil wird, hängt vor allem von seinem eigenen Verhalten und von der Größe des Hummelnestes ab.

Manche *Psithyrus*-*Weibchen* zeigen vom Augenblick des Eindringens in das

Hummelnest ein aggressives Verhalten, indem sie die Arbeiterinnen an ihren Beinen fassen, meist jedoch ohne sie zu stechen. Diese Aggressivität kann bis zum Tode einiger Individuen führen, besonders der Königin. Sladen (1912) war sogar der Ansicht, daß dies der Normalfall sei.

Die *Psithyrus-Weibchen* können aber im Gegensatz dazu auch von den Hummel-Arbeiterinnen angegriffen werden, besonders dann, wenn das Nest individuenreich ist und es legende Arbeiterinnen enthält. Es kommt jedoch selten vor, daß ein *Psithyrus-Weibchen* durch die Hummeln getötet wird, denn seine anatomischen Merkmale machen es widerstandsfähig gegen diese Angriffe (dickere Cuticula als die der Hummeln, widerstandsfähigere Intersegmental-membranen, besonders an den verletzbaren Stellen wie Hals und Propodaeum).

Es kommt auch vor, daß das *Psithyrus-Weibchen* jedem Zusammentreffen mit der Königin und den Arbeiterinnen im Hummelnest auszuweichen sucht. Nach dem Eindringen in das Nest versteckt es sich für einige Zeit im Nestmaterial oder zwischen der Brut. Auf diese Weise nimmt es den Nestgeruch an. Dadurch wird jede feindliche Reaktion seitens der Hummeln unterdrückt, und das *Psithyrus-Weibchen* kann sich nach einer Weile ohne weiteres unter seine Wirte mengen.

Eine relativ geringe Zahl von Hummel-Arbeiterinnen im Nest, die keine Abwehrhaltung entstehen läßt, die aber doch groß genug ist, um die Aufzucht der *Psithyrus-Brut* zu gewährleisten, bildet günstige Voraussetzungen für das Eindringen des *Psithyrus-Weibchens* in ein Hummelnest.

Einmal in das Nest eingedrungen, zerstört das *Psithyrus-Weibchen* häufig die Eier und die Larven seines Wirtes und legt dann seine Eier in selbst-gebaute Wachszellen. Die Eiablage beginnt gewöhnlich erst nach einer variablen Pause von einem bis zu mehreren Tagen, in denen sich das Weibchen von den Vorräten des Nestes ernährt. Das *Psithyrus-Weibchen* übernimmt keinerlei Brutpflege (Wärzung, Ernährung). Es sind die Hummel-Arbeiterinnen, die die Versorgung der Larven und der adulten *Psithyrus-Tiere* mit Pollen und Honig übernehmen.

Die Zahl der *Psithyrus-Männchen* und -Weibchen, die aus einem Hummelnest hervorgehen können, hängt nicht allein von der Legeleistung des Weibchens, sondern auch von der Stärke des Hummelvolkes ab. Bei der Hummel-Königin enthält ein Ovar nur 4 Ovariole, bei den *Psithyrus-Weibchen* ist die Zahl der Ovariole größer und variabel. Cumber (1949) hat bei Weibchen verschiedener *Psithyrus-Arten* 6-18 Ovariole pro Ovar gezählt, oft verschiedene Zahlen in den beiden Ovarien.

Die jungen *Psithyrus-Weibchen* bleiben lange Zeit im Hummelnest. Nach der Paarung, die entweder im Nest oder — am häufigsten — auf den von den Männchen markierten Flugbahnen stattfindet (Haas 1949, 1952) suchen die Weibchen den Überwinterungsort auf.

Der durch die Psithyren angerichtete Schaden entsteht durch die Vernichtung der Eier und jungen Larven der Hummeln zum Zeitpunkt des Eindringens der Weibchen in das Nest.

Die Entwicklung der Hummelnester wird häufig unterbrochen, entweder durch die Vernichtung der ersten Entwicklungsstadien oder durch die Behinderung der Eiablage der Hummel-Königin durch Anwesenheit des anderen Weibchens.

Der Prozentsatz der von Psithyren befallenen Hummelnester ist schwer festzustellen, weil die Entdeckung der Nester in der Natur dem Zufall überlassen bleibt. Tabelle 4 gibt die Zahl der entdeckten und der von Psithyrus befallenen Nester an.

Die Nester bestimmter Hummel-Arten sind weniger parasitiert als die anderer. In den Vereinigten Staaten z.B. hat man niemals Psithyren in den Nestern von *Bombus fervidus* Fab. gefunden. Wahrscheinlich deshalb, weil sie eine von Plath (1922) beschriebene Verteidigungsmethode entwickelt haben : Die Hummel-Arbeiterinnen bestreichen das *Psithyrus-Weibchen* mit Honig und veranlassen es auf diese Weise zur Flucht.

Formicidae (Hymenoptera)

Die Ameisen sind in den Hummelnestern umso unerwünschter, als sie eine ausgesprochene Vorliebe für alle zuckerhaltigen Stoffe haben. Ich hatte Gelegenheit, die Ausplünderung der Honigvorräte eines Volkes von *Bombus agrorum* durch Arbeiterinnen von *Lasius niger* zu beobachten. Drei andere Nester von *Bombus agrorum* waren von den Königinnen nach der Invasion durch Ameisen vom Genus *Formica* und *Lasius* verlassen worden.

Fye und Medler (1954) fanden in den Vereinigten Staaten 27 von 100 der zur Nestgründung der Hummeln im Freien eingerichteten Kästchen von Ameisen befallen; nur einige Nester waren verlassen worden. Hobbs und Coll. (1962) schrieben die Ausraubung der ersten Brut der Hummeln in ihren unterirdischen Nestern und das Verlassen des Nestes durch die Königin vor allem *Lasius alienus* Foerster und *Myrmica lobicornis fracticornis* Emery zu.

Außer den Tieren, deren räuberische Aktivität vor allem die Brut der Hummeln betrifft, trifft man fallweise eine Anzahl von detritusfressenden Insekten in den Nestern dieser Hymenopteren, ohne dort jedoch Schaden anzurichten.

Collembolen

Die Hummelnester beherbergen gewöhnlich bestimmte Collembolen-Arten. In den Nestern verschiedener *Bombus*-Arten findet man *Entomobrya marginata* Tullberg, *Isotomurus palustris* Börn., *Pseudosinella alba* Schäffer.

Die Größe der Collembolen-Populationen ist in den unterirdischen Nestern gewöhnlich größer als in den Nestern an der Oberfläche. Die Bodenfeuchte spielt eine ausschlaggebende Rolle für die Verbreitung der Collembolen-Arten und ihre Populationsdichte. Diese Insekten ernähren sich vom Abfall, der sich am Grund des Nestes ansammelt, sie haben keinen schädlichen Einfluß auf die Hummeln.

Acaris

Die Zahl der Milben in den Hummelnestern ist gewöhnlich sehr groß. Auf der Erde oder auf den Pflanzen lebend, lassen sich die Milben von den Hummeln in deren Nest transportieren (Phoresie), wo sie gute Ernährungs- und Entwicklungsbedingungen finden.

Der Großteil der Hummelnester ist von Milben befallen. Die Zahl der Milben (zwischen einigen Dutzenden und mehreren Tausend), die man in einem Hummelnest findet, schwankt mit der Größe des Nestes, seiner Lage und dem Entwicklungsstadium.

Die Milben besiedeln vor allem die Peripherie des Nestes, besonders das darunterliegende Material. Die Milbenpopulationen sind größer in den Hummelnestern in ihrem natürlichen Habitat als unter künstlichen Bedingungen.

Die häufigsten Milbenarten in Hummelnestern sind *Parasitus fucorum* de Geer und *Tyrophagus (Kuzinia) laevis* Dujardin.

a) *Parasitus fucorum* de Geer (Parasitidae)

Die Tiere des *Parasitus fucorum*, die in den Nestern von *Bombus* sehr häufig vorkommen, sind 1,6 mm lang und 0,7 mm breit, von brauner Körperfarbe. Die Eier und Larven von *Parasitus fucorum* findet man im Nestmaterial, die Nymphen und Adulten hingegen vorwiegend auf den Hummeln. Diese Milben pflanzen sich im Nest ihrer Wirte fort.

Parasitus fucorum wird im allgemeinen als eine nichtoffensive Art betrachtet. Manchmal ist die Zahl der Milben im Nest so groß, daß sich die Königinnen belästigt fühlen und ihr Nest verlassen. *Parasitus fucorum* ist eine coprophage Art, die sich in erster Linie von den Exkrementen der Hummeln ernähren. Nach Skou, Norgaard Holm und Haas (1963) sind die den Hummeln zugefügten Schäden geringfügig gegenüber der Gefahr, die die Milben als Überträger von Krankheiten darstellen.

b) *Tyrophagus (= Kuzinia) laevis* Dujardin (Tyroglyphidae)

Auch diese Art findet man häufig in den Hummelnestern. Die Fortpflanzung von *Tyrophagus laevis* erfolgt im Stadium der Deutonymphe (in der Entwicklung dieser Milbe werden folgende Stadien durchlaufen : Ei, Larve,

Protonymphe, Deutonymphe, Adulte). Die Deutonymphen überwintern auf der Königin und übersiedeln dann im Frühjahr in das Material des Nestes, um dort ihre Entwicklung zu vollenden.

Die Anwesenheit von *Tyrophagus laevis* im Hummelnest führt durch die Ansammlung von Exkrementen, Exuvien und Kadavern zu einer Verschlechterung der hygienischen Verhältnisse im Nest. Nach Chmielewski (1971) entwickelt sich auf dieser Basis eine sehr reiche Mikroflora von Pilzen und Bakterien, wodurch die Zersetzung des Nestmaterials beschleunigt wird.

Am Ende der Saison klammern sich die Deutonymphen von *Tyrophagus laevis* an die jungen Hummel-Königinnen, um den Winter auf ihrem Wirt zu überdauern, während die im Nest verbleibenden Milben zugrunde gehen.

Tyrophagus laevis ernährt sich von dem durch die Hummeln eingetragenen Pollen und Nektar, wie von verschiedenen organischen Abfällen. Die rasche Vermehrung dieser Milbe kann zu einer Verminderung der Vorräte im Hummelnest führen. Da die größte Populationsdichte des Kommensalen jedoch erst gegen Ende der Saison erreicht wird, kommt es durch ihn zu keiner schweren Störung der Entwicklung des Hummelvolkes.

Auch andere Milbenarten finden sich in Hummelnestern, allerdings in geringer Zahl. *Scutacarus acarorum* Goeze (Scutacidae), dessen Körper infolge seiner dorso-ventralen Abplattung einer Scheibe ähnelt, soll ein Parasit der Hummel sein (Chmielewski, 1971); diese Milbe ernährt sich von der Hämolyphe der Hummeln, indem sie das Integument der Insekten an den dünnsten Stellen durchbohrt.

Außer den bisher angeführten Arten findet man auch Arten der Familien *Acaridae* und *Glycyphagidae*. Diese Milben sind polyphag oder nekrophag, meist ernähren sie sich als Kommensalen von organischen Abfällen.

DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Während seiner gesamten Lebensdauer ist das Hummelnest einer Vielzahl von Invasionen verschiedener Tiere ausgesetzt, deren schädigender Einfluß außerordentlich verschieden ist und sich über einen verschiedene langen Zeitraum erstreckt.

Am stärksten verwundbar sind die Nester zu Beginn ihrer Entwicklung. Die Abwesenheit der Königin während ihrer Versorgungsflüge gibt das Nest der Plünderung durch verschiedene Räuber preis, besonders Kleinsäugern. Hat das Hummelvolk einmal eine mittlere Größe erreicht, dann kann sich die Störung des Nestes für den Eindringling als gefährlich erweisen. Je kleiner das Volk ist, desto stärker ist es dem Eindringen von *Psithyrus* ausgesetzt. Die Ansichten über die Beziehungen zwischen den Psithyren und Gliedern des

Volkes gehen auseinander. Einige dieser widersprüchlichen Meinungen lassen sich durch Verhaltensunterschiede der untersuchten Arten erklären, aber es hat auch den Anschein, daß Sladen den Antagonismus zwischen den Fundatrix-Weibchen der beiden Gattungen übertrieben hat.

Die Grenzen zwischen den verschiedenen Typen wechselseitiger Beziehung im Hummelnest sind sehr schwer zu ziehen. Die Begriffe Räuberei und Parasitismus reichen nicht aus, um das Netz von Wechselbeziehungen, die man in dieser Zoozönose vor sich sieht, zu beschreiben.

Die kommensalen Organismen, die wir studiert haben, entsprechen in ihrer Lebensweise einer sehr weiten Auslegung des Begriffs Kommensalismus. Das Studium der Beziehungen zwischen Bombus und Psithyrus z.B. zeigt, daß es sich in den meisten Fällen um einen wesentlich abträglicheren Einfluß auf die Hummel handelt, als es in der Definition des Kommensalismus zum Ausdruck kommt. Man bezeichnet diesen Typ der Konkurrenz mit dem Terminus Amensalismus. Bei dieser Art von Wechselbeziehung, wird die eine, als « amensal » bezeichnete Art in Wachstum und Fortpflanzung behindert, während dies bei der anderen, « inhibitorisch » genannte Art nicht der Fall ist (Dajoz, 1971). Die Grenze zwischen Kommensalismus und Parasitismus ist sehr fließend, und einige Autoren zögern nicht, die Psithyren als Sozialparasiten zu bezeichnen.

Obschon die Beziehungen zwischen Hummeln und Musciden sonst indifferent sind, so kann die Anwesenheit bestimmter Fliegen im Nest verderbliche Auswirkungen haben. Die Ansammlung von Exkrementen, kranke Larven und Kadaver in der Nähe des Hummelnestes bilden einen Fäulnisherd, der die Fliegen anlockt. Von diesem Infektionsherd aus tragen die Fliegen wahrscheinlich in hohem Maße zu einer Verbreitung pathogener Keime ins Innere des Nestes und auch in benachbarte Nester bei.

Ein physikalischer Faktor kommt zu dem Nahrungs faktor noch hinzu, damit ein Kommensalismus entstehen kann. Die Fliegen werden durch den Geruch der Exkreme nte angelockt, aber die Larven können sich ohne die Wärme und vor allem die Feuchtigkeit nicht entwickeln, die sie im Hummelnest finden.

Die Lückenhaftigkeit der Daten hat es bisher noch nicht gestattet, die Befallshäufigkeit der Hummelnester in ihrem natürlichen Milieu exakt zu erfassen.

Es steht außer Zweifel, daß die Räuber einen entscheidenden Einfluß auf die Verminderung der Hummel-Populationen haben können. Diese Tatsache muß aber als zufälliger Faktor und nicht als regelmäßiger Mechanismus betrachtet werden.

Die Verwüstungen, die von *Aphomia sociella* angerichtet werden, machen jedoch eine Ausnahme von dieser Regel. Die Befallsintensität durch *Aphomia*

in den Hummelnestern zeigt während einer Periode von drei Monaten (Juni-August) praktisch keine Schwankungen. Faktoren des Wirtes (Art, Lage des Nestes, Entwicklungsstadium des Volkes) haben keinen Einfluß auf den Befallsgrad. Eine Untersuchung der speziellen Faktoren auf der Seite des Wirtes (Häufigkeit in der Natur, Fruchtbarkeit, Wahrscheinlichkeit, einen Wirt zu finden) und der ökologischen Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit), die einen Befall begünstigen oder hemmen, könnte den Grad dieses Befalls erklären.

Die Zerstörung der Nester durch Räuber und Parasiten führt zu einer Schwächung der Hummel-Populationen. Aber ein Befall der praeimaginalen Stadien scheint im Verhältnis weniger schädlich zu sein als ein Befall der Adulten, besonders der Weibchen. Der Befall eines Nestes hängt manchmal von dem Zufall des Besuches einer bestimmten Blüte durch eine Hummel ab, damit es zu einem Transport des Parasiten oder Kommensalen in das Nest kommt. Die Phoresie bildet eine notwendige Etappe bei dem Eindringen in das Nest.

Der Befall der Hummelnester ist von variabler Stärke, je nach der Art des Räubers oder Parasiten. Nicht selten ist ein Simultanbefall durch mehrere Schädlinge zu beobachten. Gewöhnlich erfolgt dann ein rapider Abbau der Aktivitäten der Kolonie. Die Schwächung eines Nestes durch die Anwesenheit eines Parasiten oder Kommensalen — oder infolge einer Infektion durch pathogene Keime — begünstigt einen zusätzlichen Befall.

Die Folgen räuberischer und parasitärer Eingriffe bilden einen der wesentlichsten Faktoren bei der Verarmung der Fauna an Hummeln, aber menschliche Einflüsse spielen ebenfalls ihre Rolle bei dieser rückläufigen Entwicklung.

Das Fortschreiten der Urbanisierung, die Kultivierung von Brachland, die Asphaltierung von Wegen führen zur Beseitigung von Hecken und Gebüsch, zur Angleichung von Böschungen und Wegrändern, zu einer rückläufigen Entwicklung des ländlichen Typus der Landschaft. Die Zerstörung dieser Biotope, welche die Nistplätze für die Hummeln enthalten, führt zur Verminderung oder zum Verschwinden der antochthonen Insekten.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWARTHA H. G. and BIRCH L. C., (1954). The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press; XV + 872 p.
- BELIAVSKY A. G., (1935). The *Mutilla europaea* L. as a Bee ennemy. Bee World, p. 122.
- BORCHERT A., (1970). *Les maladies et parasites des abeilles*. Vigot Fr. Edit. Paris, 486 p.
- BROWNE F. B., (1922). On the life-history of *Melittobia acasta* Walker; a chalcid parasite of bees and wasps. Parasitology, 14 (3-4) : 349-370.
- BUCKELL E. R., (1928). Notes on the life-history and habits of *Melittobia chalybii* Ashmead (*Chalcidoidea*). The Pan-Pacific Entomologist; 5, (1) : 14-22.
- CHMIELEWSKI W., (1971). The mites (*Acarina*) found on bumble-bees (*Bombus Latr.*) and in their nests. Ekol. Polska, XIX, (4) : p. 57-71.

- CUMBER R. A., (1949). Humble-bee parasites and commensals found within a thirty mile radius of London. Proc. roy. Entomol. Soc. London (A) 24, 10-12 : 119-127.
- DAJOZ R., (1971). *Précis d'écologie*. Dunod. Paris.
- EDWARDS C. J. and PENGELLY D. H., (1966). *Melittobia chalybii* Ashmead (*Hymenoptera; Eulophidae*) parasitizing *Bombus fervidus* Fab. (*Hymenoptera; Apidae*). Proc. Entomol. Soc. Ont. 96 : 98-99.
- FABRE J.-H. (1920-1924). Souvenirs entomologiques. Paris. Delagrave, édit. (10 vol.).
- FREE J. B. and BUTLER C. G., (1959). Bumblebees. The New Naturalist. London, 208 p.
- FRISCH K. von, (1952). Hummeln als unfreiwillige Transportflieger. Natur und Volk, 82 (6) : 171-174.
- FRISON T. H., (1926). Contribution to the knowledge of the inter-relations of the Bumblebees of Illinois with their animate environment. Ann. Entomol. Soc. of America, xix : 203-235.
- FYE R. E. and MEDLER J. T., (1954). Field domiciles for bumble bees. Jour. Econ. Entomol. 47 : 672-676.
- GRASSE P.-P., (1935). *Parasites et parasitisme*. Colin, Paris.
- HAAS A., (1949). Arttypische Flugbahnen von Hummelmännchen. Z. vergl. Physiol. 31; S. 281-307.
- HAAS A., (1952). Die Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. Naturwissenschaften 39; S. 484.
- HAESELER V., (1970). Zur Wirtswahl des *Psithyrus rupestris* Fab. (*Hymenoptera Apidae*). Faun. Ökol. Mitteil. III (9-10) : 296-298.
- HANDLIRSCH A., (1927). Die postembryonale Entwicklung. Schröders Handbuch der Entomologie I, 1117-85.
- HOBBS G. A. and KRUSIC M. D., (1971). Comparative behavior of three Chalcidoid (*Hymenoptera*) parasites of the Alfalfa Leafcutter Bee, *Megachile rotundata* in the laboratory. The Canad. Entomol., 103 (5) : 674-685.
- HOBBS G. A., NUMMI W. O., VIROSTEK J. F., (1962). Managing colonies of bumble bees (*Hymenoptera, Apidae*) for pollination purposes. The Canad. Entomol. 94, (11) : 1121-1132.
- HOLM Sv. Norgaard., (1960). Experiments on the domestication of bumble-bees (*Bombus Latr.*) in particular *B. lapidarius* L. and *B. terrestris* L. Royal Vet. and Agric. Coll., Copenhagen; Yearbook : 1-19.
- LHOSTE J., (1957). Données anatomiques et histophysioliques sur *Forficula auricularia* L. (Dermaptère). Arch. Zool. expér. et génér., T. 95, fasc. 2 : 75-252.
- MILUM V. S., (1940). Larval pests common to nests of bumblebees and of the honeybees. Jour. Econ. Entomol. 33 : 81-83.
- OERTEL E., (1963). Greater wax moth develops on bumble bee cells. Jour. Econ. Entomol. 56 (4) : 543-544.
- OROSI-PAL Z., (1937). Über die Ernährung der Triungulinen der Meloë-Arten, insbesondere des *Meloë proscarabaeus* L. (*Coleoptera*). Z. Parasitenkde. IX; S. 674-676.
- PAULIAN R., (1943). *Les Coléoptères* (Formes - Mœurs - Rôle). Biblioth. Scient. Payot. Paris 396 p.
- PLATH O. E., (1934). Bumblebees and their ways. Macmillan Co., New York; 201 p.
- PLATH O. E., (1922). Notes on *Psithyrus* with records of two American hosts. Biol. Bull. 43 : p. 23.
- POSTNER M., (1952). Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern. Veröffentl. Museum f. Natur-, Völker- und Handelskunde in Bremen. Reihe A, Bd. 2, Ht. 1; S. 45-86.
- POULTON E. B., (1890). The colours of animals, their meaning and use. London.
- POUVREAU A., (1967). Contribution à l'étude morphologique et biologique d'*Aphomia sociella* (*Lepidoptera, Pyralididae*), parasite des nids de Bourdons (*Hymenoptera, Apoidea*). Ins. soc., vol. XIV, (1) : 57-72.
- REINIG W. F., (1935). On the variation of *Bombus lapidarius* L. ans its cuckoo, *Psithyrus rupestris* Fabr., with notes on mimetic similarity. Jour. of Genetics, XXX, (3) : 321-356.

- SCHMIEDER R. G., (1933). The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production (*Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae*). Biol. Bull., 65 : 338-354.
- SEGUY E., (1950). *La biologie des Diptères*. Encyclop. entomol.; Lechevalier Edit.; Paris, 609 p.
- SELLIER R., (1955). La viviparité chez les Insectes. Ann. biol., T. 31, fasc. 7-8 : 525-545.
- SKOU J. P., HOLM sv. N. and HAAS H., (1963). Preliminary investigations on diseases in Bumblebees (*Bombus Latr.*). Royal Veterinary and Agric. College, Copenhagen; Yearbook : 27-41.
- SNIDER R. J. and HUSBAND R. W., (1966). Collembola found in Bumblebee nests. Trans. Amer Microsc. Soc. 85 (3) : 473-475.
- SLADEN F. W. L., (1912). The Humblebee. Its life-history and how to domesticate it. Macmillan Co. London. 283 p.
- TORCHIO P. F., (1963). A chalcid wasp parasite of the alfalfa leafcutting bee. Utah Farm et Home Sci., 24 : 70-71.
- TOUMANOFF C., (1939). Les ennemis des abeilles. Hanoï. 178 p.
- WAGNER W., (1907). Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln I et II mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreich. Zoologica H. 46. Stgt.