

Über Gynandromorphie bei Bienen und die Beziehungen zwischen den primären und sekundären Geschlechtscharakteren der Insekten.

Von

Dr. F. K. Stöckhert, Erlangen.

I. Vorbemerkung.

Im Jahre 1899 veröffentlichten v. Dalla Torre und Friese ein Verzeichnis der bis zu diesem Jahre in der Literatur bekannt gewordenen gynandromorphen Hymenopteren. Die Arbeit enthält neben einem geschichtlichen Überblick über die Theorien, welche sich mit der Entstehung der Gynandromorphie befassen, eine sorgfältige Zusammenstellung von 24 Bienenarten, bei denen gynandromorphe Formen beobachtet wurden. Eine wertvolle Ergänzung erfuhr diese Liste im Jahre 1913 durch Enderlein, welcher ihr die nach dem Jahre 1899 beobachteten gynandromorphen Hymenopteren anfügte, sodaß das Verzeichnis nunmehr bereits 38 verschiedene Bienenarten aufwies.

Seitdem ist noch eine Reihe von gynandromorphen Bienen beschrieben worden, welche ich, soweit sie mir bekannt geworden sind, neben zwei anderen Zwittern, welche in den Zusammenstellungen von v. Dalla Torre-Friese und Enderlein nicht aufgeführt sind, im folgenden aufzähle:

1. *Apis mellifica* L. — F. Maidl, Verhandl. d. zool.-bot. Gesellschaft Wien, v. 62 (1912) p. 24.
2. *Bombus pratorum* L. — Frey-Geßner, Fauna Insekt. Helvetiae, Apidae, vol. I, p. 49.
3. *Xylocopa micans* Lep. — F. Maidl, Verhandl. d. zool.-bot. Gesellschaft Wien, v. 62 (1912), p. 19.
4. *Andrena bimaculata* K. — R. C. L. Perkins, Ent. Mo. Mag. (1914), 2nd Series, vol. 25, p. 218.
5. *Andr. flavipes* Panz. — R. C. L. Perkins, Ent. Mo. Mag. (1914), 2nd Series, vol. 25, p. 218.
6. *Andr. labialis* K. — H. Müller, Hall. Ent. Zeitschr. 1917, p. 76.
7. *Nomada braunsiana* Schmied. — Schmiedeknecht, Apidae Europaeae (1883), p. 146.
8. *Prosopis minuta* F. — Noskiewicz, Bull. Ent. de la Pologne, T. II, 1923.

9. *Osmia rufa* L. — Noskiewicz, Bull. Ent. de la Pologne, T. II, 1923.
10. *Coelioxys rufescens* Lep. — Noskiewicz, Bull. Ent. de la Pologne, T. II, 1923.

Ich selbst habe im Jahre 1920 einen Zwitter von *Bombus lapidarius* L. beschrieben, welcher die Merkmale der frontalen Gynandromorphie insofern aufweist, als er bei vollkommen normalem weiblichen Habitus die charakteristische gelbe Clypeusbehaarung des ♂ zeigt und auch bezüglich der Größe eine Mittelstellung zwischen ♂ und ♀ einnimmt.

Neuerdings fing ich bei Erlangen drei weitere Zwitterbienen (*Halictus lativentris* Schck., *Sphecodes reticulatus* Thoms. und *Halictus malachurus* K.). Außerdem erhielt ich einen gynandromorphen *Bombus ruderarius* Müll. (*derhamellus* K., *rajellus* K.) von Herrn Dr. R. Müller in Elberfeld und zwei weitere Zwitter (*Anthidium oblongatum* Latr. und *Prosopis albofasciata* Fr.) von Herrn Dr. Reinhold Meyer in Landsberg a. d. Warthe und schließlich einen gynandromorphen *Bombus masticatus* Gerst. von meinem Bruder Gerichtsassessor Emil Stöckhert in Starnberg (Oberbayern).

Für die gütige Überlassung der interessanten Tiere sei auch an dieser Stelle verbindlichst gedankt.

II. Beschreibung der neuen Zwitterbienen.¹⁾

1. Laterale Gynandromorphie bei *Sphecodes reticulatus* Thoms.

Typischer lateraler Zwitter; rechts ♂, links ♀.

Fühler rechts lang und 13-gliedrig, mit gebogenen, tief-schwarzen und glänzenden Geißelgliedern, links kurz und 12-gliedrig, mit geraden, matten und unten gebräunten Geißelgliedern.

Kopf und Thorax rechts viel dichter punktiert als links, besonders auf dem Kopfschild und Mesonotum. Hinterleib ziemlich regelmäßig punktiert, wie ja auch die beiden Geschlechter in dieser Beziehung kaum verschieden sind.

¹⁾ v. Engelhardt (1914) unterscheidet sagittale, transversale, frontale und „mosaische“ (!) Gynandromorphen. Von sagittaler Gynandromorphie spricht er bei solchen Zwittern, bei welchen eine symmetrische Verteilung der männlichen und weiblichen Geschlechtscharaktere auf die linke und rechte Körperhälfte festzustellen ist, während bei frontaler Gynandromorphie Ober- und Unterseite des Körpers bezüglich der Geschlechtsmerkmale ein verschiedenes Verhalten zeigen. Transversale Gynandromorphie liegt nach v. Engelhardt dann vor, wenn einerseits Kopf bzw. Kopf und Thorax und andererseits Abdomen männliche und weibliche Tendenz besitzen. Bei unregelmäßiger Verteilung der Merkmale der beiden Geschlechter aber spricht er von mosaischer Gynandromorphie.

Hinterleib mit sechs deutlichen Segmenten, ein siebentes, sehr kleines (männliches) Segment ist in der leicht geöffneten Analspalte erkennbar. Außerdem ragt aber auch ein deutlicher, von links nach rechts gebogener Stachel aus der Analspalte hervor, während männliche Geschlechtsorgane nicht zu sehen, vielleicht aber doch wenigstens rudimentär ausgebildet sind.

Behaarung von Kopf und Thorax auf der rechten Seite viel stärker als auf der linken, besonders auf dem Kopfschild, dessen dicht silberweiß behaarte rechte (männliche) Seite sich auffallend von der fast kahlen und schwarzen linken (weiblichen) Seite abhebt. Hingegen zeigen das 5. und 6. Abdominalsegment auf der linken Seite am Ende eine deutliche Analfranse, wie beim normalen ♀, während die rechte Seite fast kahl ist.

In der Färbung bestehen nur geringfügige Unterschiede zwischen der männlichen und weiblichen Seite, was ja im Hinblick auf den unbedeutenden Dichromismus der beiden Geschlechter und die große Variabilität der Färbung nicht verwunderlich ist. 1.—3. Hinterleibssegment rot, die übrigen schwarz, das 3. Segment auf der rechten (männlichen) Seite mit einem schwarzen Flecken. Auf der Bauchseite dagegen ist die Färbung ziemlich verschieden, indem die Segmente 1—4 rechts (♂) fast schwarz sind und nur rote Endränder besitzen, links (♀) aber einfarbig rot.

Sehr deutlich ist der Geschlechtsdimorphismus an den Beinen ausgeprägt: Die Beine der rechten (♂) Seite sind dünn und nur schwach behaart, mit glatten Schienen, während diejenigen der linken (♀) Seite viel kräftiger und stark borstig behaart sind und bedornete Schienen besitzen. Flügel ohne Unterschiede, wie auch bei normalen Stücken.

Das Tier ist 8 mm lang, merklich schwächer gebaut als ein normales ♀ und besitzt im allgemeinen die schlanke Gestalt des ♂. Es ist vollkommen frisch und wurde gefangen bei Erlangen am 19. Juli 1919.

Die Benennungsweise v. Engelhardts weicht insofern ab von der Nomenklatur, welche v. Dalla-Torre und Friese (1898) in die Literatur eingeführt haben, daß sie die frontale Gynandromorphie (im Sinne dieser beiden Autoren) als transversal, die transversale aber als frontal bezeichnet und für die laterale Gynandromorphie eine neue Bezeichnung (sagittale Gynandromorphie) gebraucht. Diese neue Namengebung ist deswegen abzulehnen, weil die Nomenklatur von v. Dalla Torre und Friese die Präzision hat und außerdem auch die Verhältnisse besser zum Ausdruck bringt. Ich werde deshalb, wie auch Escherich (1917) in seinem trefflichen Buch über die Ameise, in vorliegender Arbeit nach v. Dalla Torre und Friese von lateraler, frontaler, transversaler und gemischter Gynandromorphie sprechen.

2. Frontale Gynandromorphie bei *Halictus lativentris* Schck. (*decipiens* Perk.).

Typischer frontaler Zwitter.

Kopf vollkommen männlich, also der Clypeus schnauzenförmig verlängert und am Vorderrand gelb gezeichnet, desgleichen die Oberlippe, die Fühler sind lang, 13-gliederig und mit gebogenen Geißelgliedern.

Der ganze übrige Körper dagegen ist durchaus weiblich gebaut; die Geschlechtsorgane sind zwar nicht sichtbar, aber zweifellos gleichfalls weiblich, wie aus der Form des Analsegments zu entnehmen ist.

Das Tier ist etwas schwächer als ein normales ♀ (7,5 mm lang) und gehört sicherlich zur Sommergeneration, da es stark abgeflogen ist. Im Hinblick auf den rein weiblichen Charakter der Geschlechtsorgane und das Vorhandensein eines wohl ausgebildeten Sammelapparats ist mit Sicherheit anzunehmen, daß das Tier auch gebrütet hat, zumal sich zwischen den Haaren der Schienenbürste auch Pollenkörner befinden.

Das Tier wurde gefangen am 7. September 1919 bei Erlangen.

3. Frontale Gynandromorphie bei *Anthidium oblongatum* Latr.

Ein typisches ♀, welches nur an den Endsegmenten männliche Geschlechtsmerkmale aufweist.

Bekanntlich hat das ♂ von *Anthidium oblongatum* am Endrand des 6. Segments 3 spitze Zähne, und zwar in der Mitte und an den beiden Seiten, während das 7. Segment in der Mitte tief ausgeschnitten und dadurch in zwei breite, viereckige Lappen geteilt ist; das 6. (End-) Segment des ♀ hat dagegen einen gerundeten, nur schwach granulierten Endrand ohne Zähne.

Das fragliche Tier zeigt nun folgende merkwürdige Bildung: 6. Segment links mit dem typischen Zahn des ♂, rechts ohne jede Spur eines Zahnes, in der Mitte des Endrandes aber mit einer schwachen Einkerbung, deren linke Seite etwas zahnartig vorgezogen ist.

Außerdem ragt unter der Rückenplatte des 6. Segments eine breite, gelb gezeichnete, viereckige Platte hervor, ohne Zweifel ein 7. (männliches) Segment, das nur auf einer Seite ausgebildet ist. Im übrigen besitzt das Tier vollkommen weiblichen Habitus, insbesondere auch eine normale Bauchbürste; sicherlich sind auch die Geschlechtsorgane weiblich.

Das Tier ist schwach abgeflogen und wurde im Jahre 1914 bei Jena von Dr. Reinhold Meyer, nun in Landsberg a. Warthe, in Gesellschaft einer Anzahl normaler Stücke gefangen, die in einer Steinmauer nisteten.

4. Gemischte Gynandromorphie bei *Bombus ruderarius* Müll.

Ein gemischter Zwitter mit überwiegenden weiblichen Geschlechtscharakteren und deutlicher Neigung zur lateralen Gynandromorphie.

Rechter Fühler lang und 13-gliederig (männlich), linker Füller kurz und 12-gliederig (weiblich). Im übrigen ist der Kopf vollkommen weiblich entwickelt, besonders die Mandibeln sind breit, schaufelförmig und ungezähnt und der Kopfschild unbehaart und glänzend, während beim ♂ die Mandibeln schmal und zweizählig sind und der Clypeus einen dichten Haarbüschel trägt.

Thorax und Abdomen zeigen durchaus weiblichen Charakter; Hinterleib mit sechs Segmenten, das Analsegment spitz (beim ♂ dagegen breit und abgerundet), woraus zu schließen ist, daß die Geschlechtsorgane gleichfalls weiblich sind.

Die Beine dagegen sind wiederum nach beiden Geschlechtern entwickelt, und zwar sind sie auf der rechten Seite männlich und auf der linken Seite weiblich. Dementsprechend ist die linke Hinterschiene stark verbreitert und besitzt ein völlig normales Körbchen, während die rechte schmal ist und keine Spur einer Körbchenbildung aufweist.

Die Haarfärbung ist durchaus einheitlich, also auf beiden Körperseiten nicht verschieden, obwohl doch gerade in der Haarfärbung, die überdies noch außerordentlich variabel ist, der Geschlechtsdimorphismus bei den Hummeln besonders stark ausgeprägt ist. Das Tier gehört zur var. *integer* Alf. Behaarung im allgemeinen schwarz; Prothorax und Schildchen graugelb mit eingemischten schwarzen Haaren, Segment 1 und 2 gelblich, Segment 3 schwarz, Segment 4—6 hellroströt behaart. Auffallenderweise sind die Körbchenhaare durchaus schwarz, während sie sonst bei *ruderarius* Müll. mehr oder weniger rot gefärbt sind.

Im übrigen besitzt das Tier den Habitus und die Größe eines normalen Hilfsweibchens („Arbeiters“). Es ist 13 mm lang und stark abgeflogen. Es ist deshalb wohl anzunehmen, daß es auch gesammelt hat.

Das Tier wurde gefangen am 4. Juli 1911 von Herrn Dr. R. Müller in Elberfeld bei Leverkusen im Rheinland.

5. Gemischte Gynandromorphie bei *Bombus masticus* Gerst.

Habitus und Größe eines normalen ♂.

Kopf im allgemeinen männlich, besonders die Oberkiefer ziemlich schmal und mit starkem Bart. Clypeus dicht gelblich-weiß behaart, auch auf dem Scheitel zahlreiche eingemischte helle Haare. Fühler rechts kurz und 12-gliederig (also weiblich), links lang und 13-gliederig (also männlich).

Thorax schwarz behaart, die linke Hälfte dagegen mit der gelblich-weißen Binde des ♂, die genau in der Mitte endigt. Auch das Schildchen mit zahlreichen eingemischten hellen Haaren, besonders auf der linken Seite.

Hinterleib mit stumpfem Ende und sechs deutlichen Rücken-segmenten. Ob ein verkümmertes 7. Segment vorhanden ist, ist wegen der dichten Behaarung nicht festzustellen. Färbung des Hinterleibs wie gewöhnlich, das 2. Segment jedoch auf der linken Seite mit einem gelblichweißen Haarbüschel. In der geöffneten Analspalte sind wohl ausgebildete männliche Geschlechtszangen zu erkennen. Außerdem aber ist auch ein deutlicher, wenn auch etwas schwach entwickelter Stachel vorhanden, welcher gegen die rechte Seite verschoben ist.

Beine vollkommen weiblich, insbesondere die Hinterbeine mit normalen Körbchen.

Die Behaarung von Thorax und Abdomen ist sehr ungleich und struppig, also wie beim ♂. Das Tier ist vollkommen frisch und hat offensichtlich nicht gesammelt.

Es wurde am 20. August 1922 von meinem Bruder, Gerichts-assessor Emil Stöckhert im Leutstettener Moor bei Starnberg (Oberbayern) auf *Cirsium lanceolatum* gefangen.

6. Laterale Gynandromorphie bei *Prosopis albofasciata* Friese.

Kopf rechts männlich, links weiblich. Der übrige Körper rein weiblich. Infolge der verschiedenen Gesichtsfärbung der beiden Geschlechter ist die Zwitterbildung trotz der geringen Körpergröße des Tieres auch mit unbewaffnetem Auge sofort erkennbar.

Die rechte (männliche) Gesichtsseite, d. h. das Nebengesicht (orbita interior) und die rechte Hälfte des Kopfschildes und des Stirnschildchens sind blaßgelb gefärbt, die linke (weibliche) Seite hingegen schwarz, mit Ausnahme eines großen, etwas dunkler gelben Längsfleckens des Nebengesichts, den auch das normale Weibchen besitzt. Die Grenze der gelben und schwarzen Färbung verläuft genau in der Mitte des Gesichts; die gelbe Zeichnung zeigt jedoch am unteren Rande des Kopfschildes und auf dem Stirnschildchen kleine eckige Vorsprünge.

Auch die Skulptur der beiden Gesichtsseiten ist etwas verschieden: die rechte Seite ist weniger deutlich gerunzelt, aber etwas kräftiger punktiert als die linke Seite, daher auch stärker glänzend.

Sehr auffallend ist auch die Fühlerbildung. Der rechte Fühler ist lang und 13-gliedrig, rotgelb, oben etwas gebräunt, der Schaft vorne gelb. Der linke Fühler ist kurz und 12-gliedrig und einfarbig rotbraun.

Der übrige Körper besitzt in Habitus, Skulptur und Färbung durchaus weiblichen Charakter; insbesondere hat der Hinterleib

nur sechs Segmente, von denen das letzte am Ende spitzig zuläuft. Auch die Größe des Tieres entspricht derjenigen des ♀ (6 mm), während das normale ♂ durchschnittlich nur 5 mm lang ist.

Das interessante Tier befindet sich in der Sammlung des Herrn Dr. Reinhold Meyer in Landsberg a. Warthe und wurde zusammen mit mehreren normalen Stücken auf dem Ölberg bei Jerusalem erbeutet.

7. Gemischte Gynandromorphie bei *Halictus malachurus* K.

Gemischter Zwitter mit überwiegend männlichen Charakteren.
Größe: 7 mm, also wie bei einem kleinen ♂.

Habitus: Im allgemeinen männlich, insbesondere besitzt das Tier den bekannten schlanken Körperbau der *Halictus*-Männchen.

Kopf: Klein und langgestreckt wie beim ♂ (beim ♀ viel größer und kaum länger als breit), Kopfschild aber weniger deutlich vorgezogen als sonst beim ♂ und mit der groben Punktur des ♀. Oberkiefer schwach, gelb mit brauner Spitze, also männlich (beim ♀ viel kräftiger, schwarz). Rechte Gesichtshälfte bis zu den Ozellen dicht weiß befällt (♂), auf der linken Seite dagegen nur ein schmaler Streifen am inneren Augenrand. Kopfschild kahl, ohne jede Filzhaare, also weiblich. Rechter Fühler männlich (Geißel nicht gekniet, lang, mit 12 Gliedern, schwarz, unten gelbbraun), linker Fühler weiblich (Geißel gekniet, kurz und dick, mit 11 Gliedern, schwarz, unten rotbraun, während beim normalen ♀ die Fühler stets ganz schwarz sind).

Thorax und Hinterleib: Bau und Skulptur wie beim ♂; insbesondere hat der Hinterleib sieben vollkommen ausgebildete Segmente. Das 5. Segment zeigt keine Spur der bekannten kahlen Längsfurche der *Halictus*-Weibchen und das Analsegment ist stumpf abgerundet. In der leicht geöffneten Analspalte sind deutlich die Haltezangen der männlichen Geschlechtswerkzeuge zu erkennen.

Behaarung und Färbung zeigen jedoch einige Besonderheiten: Mesonotum und Brust sind rechts merklich länger behaart als links, also rechts ♀, links ♂. Ebenso sind die Schulterbeulen rechts dunkel (♀), links gelb (♂).

Die Beine sind links ausgesprochen männlich (etwas schwächer, mit dünner Behaarung, Schienen und Tarsen gelb, erstere mit schwarzen Mittelflecken), rechts hingegen weiblich (kräftiger, mit dichter Behaarung, deutlicher Sammelbürste an den Hinter-schienen, schwarz, Endtarsen rotbraun).

Das Tier wurde am 14. August 1923 bei Erlangen gefangen.

III. Die Ursachen der Gynandromorphie bei Bienen.

a) Gynandromorphie infolge partieller Befruchtung.

Die Frage nach den Ursachen solcher Zwitterbildungen ist in den letzten Jahrzehnten mit dem Fortschreiten der cytologischen Wissenschaft wenigstens hinsichtlich der Apiden in bedeutsamer Weise geklärt worden. In erster Linie verdanken wir das dem leider viel zu früh verstorbenen Würzburger Ordinarius für Zoologie Theodor Boveri, der in einer im Jahre 1915 erschienenen geistvollen Arbeit über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen das Problem zum mindesten der Lösung sehr nahe gebracht hat. Da der großen Mehrzahl der Entomologen die Fachzeitschriften der wissenschaftlichen Zoologie nicht immer zugänglich sind, will ich im folgenden die Gedankengänge der Boverischen Hypothese wenigstens in ihren Grundzügen schildern.

Im Jahre 1888 beobachtete Boveri! bei seinen cytologischen Untersuchungen an Seeigeleiern, daß unter gewissen abnormen Bedingungen der in das Ei eingedrungene Spermakern nicht sogleich gegen den Eikern vorrückt, um mit ihm zum Furchungskern zu verschmelzen, sondern in einem gleichsam gelähmten Zustand verharret, während die vom Spermatozoon gebildete Sphäre in die Nähe des Eikernes wandert und dessen karyokinetische Teilung einleitet. Die durch die erste Furchung entstehenden zwei Blastomeren enthalten deshalb in ihren Kernen lediglich die mütterlichen Chromosomen-Elemente. Der bisher völlig passive Spermakern kommt auf diese Weise in eine der beiden Blastomeren zu liegen und verschmilzt in der Regel mit dem Kern dieser Zelle. Boveri hat diesen Vorgang als „partielle Befruchtung“ beschrieben. Solche partiell befruchtete Eier entwickeln sich bei den Seeigeln zu Tieren, welche in ihrer einen Körperhälfte nur Derivate des Eikerns, also mütterliches Chromatin, in der anderen Derivate des Ei- und Spermakerns, also mütterliches und väterliches Chromatin enthalten.

Als Boveri im Jahre 1888 die partielle Befruchtung bei Seeigeln beobachtete, erkannte er sofort ihre Bedeutung für die Entstehung der Gynandromorphie bei der Honigbiene, wenn er auch erst im Jahre 1911 in der Lage war, seine Hypothese an den von v. Siebold gesammelten Zwitterbienen des Konstanzer Bienenzüchters Eugster nachzuprüfen.

Die Grundlage für die Hypothese Boveris bildet die Dzierzon'sche Theorie, welche bekanntlich aussagt, daß die weiblichen Bienen aus befruchteten, die männlichen Bienen aus unbefruchteten Eiern entstehen. Bei partieller Befruchtung müßte demnach der eine Teil des Keimes, dessen Kerne nur mütterliches Chromatin enthalten, männlichen Geschlechtscharakter tragen, während der andere Teil väterliche und mütterliche Kernelemente und damit weiblichen Habitus aufweisen

müßte. Gerade bei den Bienen ist die Möglichkeit einer partiellen Befruchtung besonders groß, da ja das Bienen-*Ei* ganz spontan in den Furchungsprozeß eintritt und auf parthenogenetischem Weg einen vollkommenen Organismus erzeugt, ohne daß es erst des Hinzutretens eines Spermatozoons bedarf. Es kann deshalb mitunter der Fall eintreten, daß sich der Eikern schon vor der Kopulation mit dem Spermakern teilt und dieser dann nicht mit dem ganzen Eikern, sondern nur mit einem seiner Abkömmlinge verschmilzt.

Im einfachsten Falle vereinigt sich der Spermakern nach der ersten Furchung mit einem von den beiden Eikernderivaten. Diese Form der partiellen Befruchtung führt zur Entwicklung einer gynandromorphen Biene, welche männliche und weibliche Geschlechtscharaktere zu gleichen Teilen aufweist. Erfolgt dagegen die Kopulation von Spermakern und Eikernderivat erst auf späteren Furchungsstadien, dann werden verhältnismäßig wenige Zellen auch väterliches Chromatin erhalten und Zellkomplexe weiblicher Tendenz nur in geringer Ausdehnung auftreten. Das Vorkommen von Zwittern mit starkem Überwiegen der weiblichen Eigenschaften ist nach Boveri auf polysperme Befruchtung zurückzuführen.

Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, daß in die Eier vieler Wirbeltiere und Insekten auch unter normalen Verhältnissen mehrere Spermatozoen eindringen (physiologische Polyspermie), während sonst im Tierreich Monospermie die Regel und Polyspermie eine pathologische Erscheinung ist. Nach den Beobachtungen von Nachtsheim (1913) dringen in das Bienen-*Ei* durchschnittlich drei bis sieben, manchmal sogar zehn Samen-fäden ein, von denen aber nur einer mit dem Eikern verschmilzt, während die übrigen degenerieren. Es kann aber nach Boveri auch der Fall eintreten, daß die Spermatozoen nicht der Degeneration verfallen, sondern mit den infolge eingetretener Furchung gebildeten Eikernderivaten verschmelzen und so eine weitgehende partielle Befruchtung des Keimes herbeiführen. Nehmen wir z. B. an, der Eikern hätte bereits acht Furchungskerne geliefert, so wird es unter Umständen vorkommen können, daß bei Anwesenheit von acht Spermatozoen sämtliche acht Furchungskerne befruchtet werden. In diesem Fall würde sich der Keim natürlich wie ein normal befruchtetes Ei zu einem weiblichen Tier entwickeln. Würden aber von den acht Eikernderivaten nur sieben mit ebensovielen Spermakernen verschmelzen, so würde naturgemäß ein Tier entstehen, das bei vorwiegend weiblichem Habitus auch kleinere Zellkomplexe männlicher Tendenz aufweisen würde.

Soviel über die Hypothese Boveris. Ich muß es mir leider versagen, auf die Ergebnisse der Arbeiten Boveris und seiner Schülerinnen Elsa Mehling und Maria Oehninger näher einzugehen, da das über den Rahmen dieser Abhandlung hinaus-

gehen würde. Wer sich für diese Fragen interessiert, mag darüber bei den Autoren selbst nachlesen.

Der Vollständigkeit halber sei nur noch erwähnt, daß der Amerikaner T. H. Morgan (1905) eine andere Hypothese über die Entstehung der Gynandromorphie aufgestellt hat, die sich in erster Linie auf die bei Insekten häufig beobachtete Polyspermie stützt. Morgan vertritt nämlich die Ansicht, daß sich unter Umständen die in die Eizelle eingedrungenen überzähligen Spermatozoen neben dem befruchteten Eikern selbständig weiterentwickeln und auf diese Weise Zellkomplexe von männlichem Habitus ergeben können. Die beiden Hypothesen unterscheiden sich demnach in der Hauptsache dadurch, daß Boveri in den männlichen Teilen des Zwitter Derivate des unbefruchteten Eikernes, Morgan dagegen Abkömmlinge des Spermakernes erblickt.

Von rein theoretischem Standpunkt aus betrachtet, wäre ein Entwicklungsgang, wie ihn Morgan annimmt, nicht unmöglich. Denn Boveri hat bereits im Jahre 1889 an Seeigeleiern nachgewiesen, daß in dispermen Eiern nach Kopulation des einen Spermakernes mit dem Eikern der zweite Spermakern sich selbständig weiterentwickeln kann. Die Larven, die aus solchen Eiern hervorgehen, besitzen in ihrer einen Körperhälfte Zellkerne mit väterlichem und mütterlichen Chromatin (diploide Kerne), in der anderen dagegen solche mit nur väterlichem Chromatin (haploide Kerne). Da bei den Seeigellarven die Größe der Zellkerne abhängig ist von der Zahl der in ihnen enthaltenen Chromosomen, sind die Zellkomplexe mit haploiden und diploiden Kernen im mikroskopischen Präparat leicht zu unterscheiden.

Bei der Honigbiene ist ein solches Abhängigkeitsverhältnis zwischen Chromatinbestand und Kerngröße nicht nachzuweisen, weshalb der Versuch Boveris aus der Größe des Kernes seinen haploiden bzw. diploiden Charakter zu ermitteln, ein negatives Ergebnis haben mußte. Dagegen hatten seine Bemühungen, die Herkunft der Körperteile männlicher Tendenz festzustellen, einen vollen Erfolg. Die Eugsterschen Zwitterbienen sind nämlich, wie zweifellos feststeht, Abkömmlinge einer italienischen Mutter (*Apis mellifica* var. *ligustica* Spin.) und eines deutschen Vaters (*Apis mellifica* var. *mellifica* L.). Wenn sie, wie Boveri behauptet, infolge partieller Befruchtung des Eikernes entstanden sind, dann müssen ihre auf parthenogenetischem Wege aus Derivaten des Eikernes hervorgegangenen männlichen Teile die Rassemerkmale der italienischen Mutter aufweisen. Sind aber, wie Morgan annimmt, die Körperteile, welche männlichen Habitus zeigen, Abkömmlinge eines überzähligen Spermakernes, so können sie nur die Merkmale der deutschen Rasse besitzen. Die eingehenden Untersuchungen Boveris haben einwandfrei ergeben, daß alle männlichen Parteien der Eugsterschen Zwitterbienen reinen *ligustica*-Typ aufweisen, während in den weiblichen

Teilen der Einfluß des deutschen Vaters nicht zu verkennen ist. Diese Feststellung ist ein Beweis für die Unmöglichkeit der Morgan'schen Hypothese und spricht deutlich für die Richtigkeit der Auffassung Boveris.

Es ist übrigens interessant, daß v. Siebold (1864) für die Entstehung der Gynandromorphie bei Bienen eine Erklärung gegeben hat, welcher bis zu einem gewissen Grade ganz ähnliche Gedankengänge zugrunde liegen wie der Hypothese Boveris. v. Siebold nimmt nämlich an, daß ein gewisses Minimum von Samenmasse notwendig ist, um ein Fieri zu befruchten und zur Weiterentwicklung anzuregen. Würde eine geringere Quantität von Samen in die Eizelle eindringen, so würde der Befruchtungsprozeß gar nicht zustande kommen und bei den Tieren, bei denen Parthenogenese nicht vorkommt, eine Weiterentwicklung nicht möglich sein. Bei den Bienen aber, bei welchen nach der Dzierzonschen Theorie auch die unbefruchteten Eier imstande sind, in den Furchungsprozeß einzutreten, würde die parthenogenetische Entwicklung unter dem Einfluß einer unzureichenden Anzahl von Samenfäden in der Weise gestört werden, daß sich neben männlichen Zellkomplexen auch Komplexe weiblicher Tendenz entwickeln und auf diese Weise infolge „unvollkommener Befruchtung“ die verschiedensten Grade von Zwitterbildung zustande kommen könnten. Wenn auch die von v. Siebold gegebene Erklärung nach unseren heutigen Kenntnissen von der Befruchtung unmöglich erscheint, so müssen wir doch anerkennen, daß der große Gelehrte auch in diesem Falle mit bewundernswertem Scharfsinn die Ursachen in der richtigen Richtung gesucht hat.

Versuchen wir nun, uns auf Grund der Hypothese Boveris eine Vorstellung von dem Entwicklungsgang der oben beschriebenen Zwitterbienen zu machen. Der Zwitter von *Sphecodes reticulatus* Thoms. zeigt in schönster Weise die Merkmale der lateralen Gynandromorphie. Männliche und weibliche sekundäre Geschlechtsmerkmale — der Charakter der Geschlechtsdrüsen ist leider infolge Trockenpräparation des Tieres nicht mehr festzustellen — halten sich ungefähr die Wage. Eine solch gleiche Verteilung der Geschlechtscharaktere ist nach Boveri nur dann zu erwarten, wenn sich nach der 1. Furchung der eine Abkömmling des Eikernes mit einem Spermakern vereinigt, oder aber, wenn auf einem späteren Furchungsstadium eine polysperme Befruchtung der Hälfte der Eikernderivate stattfindet.

Von rein theoretischem Standpunkt aus sollte man erwarten, daß auf diese Weise echte Hermaphroditen entstehen, bei welchen die eine Hälfte nur männliche, die andere nur weibliche Geschlechtsdrüsen erzeugt. In Wirklichkeit zeigen aber die anatomischen Befunde meist ein anderes Bild. Es sind wohl einzelne Fälle bekannt, in denen die Verteilung der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale zusammenfällt, in der Regel jedoch ist

keinerlei Übereinstimmung festzustellen. Vielmehr kommt es zumeist infolge verschiedener Wachstumstendenz der männlichen und weiblichen Zellkomplexe zu einer mehr oder weniger starken Vermengung der männlichen und weiblichen Geschlechtswerkzeuge, sodaß nicht selten Hoden und Eierstöcke unter einander gemischt vorkommen. In vielen Fällen aber sind die Geschlechtsdrüsen, besonders bei frontalen und gemischten Gynandromorphen überhaupt nicht zwittrig, sondern nur nach einem Geschlecht entwickelt oder unter Umständen völlig verkümmert. In keinem Falle aber konnte bisher eine Funktionsfähigkeit beider Geschlechtsdrüsen nachgewiesen werden.

In dieser Hinsicht stimmen die Beobachtungen von v. Siebold (1864), Zander (1910) und v. Engelhardt (1914) überein und Mehling (1915) kam bei der anatomischen Untersuchung von Gynandromorphen des Eugsterschen Stockes zu demselben Ergebnis, wenn auch der Umstand, daß die Tiere länger als ein halbes Jahrhundert in Alkohol gelegen hatten, eine einwandfreie Feststellung der Topographie der einzelnen Organe mitunter erschwerte. Dagegen hatten die chitinösen Teile nur geringfügige Veränderungen erfahren, sodaß Mehling eine sorgfältige Untersuchung der sekundären Geschlechtscharaktere an 40 Zwitterbienen vornehmen konnte.

Unter diesen 40 Tieren fanden sich nur 8 Stücke, welche männliche und weibliche Geschlechtsmerkmale in annähernd gleicher Weise aufwiesen, während bei den übrigen die Geschlechtsmerkmale des einen oder anderen Typs überwogen. Mehling zerlegt die Oberfläche des Kopfes jeder Biene in 10, die des Thorax in 20 und die des Abdomens in 30 Teile und bestimmt für jeden dieser Teile den Geschlechtscharakter. Sie erhält auf diese Weise die Proportion ♂/♀, welche für den Idealfall der lateralen Gynandromorphie, wie wir ihn oben bei *Sphecodes reticulatus* Thoms. kennen gelernt haben, den Ziffernwert $\frac{3}{30}$ annehmen würde.

Bei dem gynandromorphen *Halictus lativentris* Schck. zeigt der Kopf männlichen Habitus, während der übrige Körper in jeder Beziehung dem des ♀ gleicht. Das Mengenverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtscharakteren dürfte der Proportion $\frac{1}{30}$ entsprechen. Die Entstehung eines solchen Zwitters läßt sich nur durch polysperme Befruchtung nach mehreren Furchungen erklären. Würde z. B. das Ei nach Verlauf der drei ersten Furchungen, also im Achtzellenstadium, in der Weise befruchtet, daß sieben von den acht Eikerndervaten mit je einem Spermakern verschmelzen, während der achte Abkömmling des Eikernes unbefruchtet bleibt, so müßte eine gynandromorphe Biene entstehen, deren männliche und weibliche Geschlechtscharaktere ungefähr dem obigen Zahlenverhältnis entsprechen würden. In ähnlicher Weise ließe sich auch die Entstehung der beiden Zwitter von *Anthidium oblongatum* Latr. und *Prosopis albofasciata* Fr. erklären.

Auch die gynandromorphen *Bombus mastrucatus* Gerst. und *B. ruderarius* Müll. machen der Hypothese Boveris keinerlei Schwierigkeiten. Es handelt sich, wie schon erwähnt, in beiden Fällen um sogenannte gemischte Zwitter, bei denen männliche und weibliche Geschlechtsmerkmale nach Ausdehnung und Anordnung sehr verschieden kombiniert sein können. Um die Entstehung dieses „gynandromorphen Mosaiks“ zu erklären, nimmt Boveri an, daß beim Aufsteigen der Furchungskerne an die Oberfläche des Eis unter Umständen eine Vermengung der diploiden und haploiden Kerne erfolgen kann, was bei der weiteren Entwicklung zu einer ungleichen Verteilung der männlichen und weiblichen Geschlechtsmerkmale führen muß. Durch mehr oder weniger starke Wachstumsverschiebungen, wie sie Boveri in sehr schöner Weise zwischen den diploiden und haploiden Bezirken dispermer Seeigelembryonen beobachten konnte, kann sich die mosaikartige Anordnung der Geschlechtscharaktere noch okkupierter gestalten.

Schwierigkeiten ergeben sich dagegen bei Betrachtung des oben erwähnten Zitters von *Bombus lapidarius* L., welcher bei ausgesprochen weiblichem Habitus die für das ♂ charakteristische gelbe Behaarung des Clypeus zeigt. Es handelt sich hier zweifellos um einen Fall von frontaler Gynandromorphie, allerdings in sehr enger Begrenzung. Ein so weitgehendes Überwiegen der weiblichen Geschlechtsmerkmale erscheint nur dann als möglich, wenn man annimmt, daß die partielle Befruchtung auf einem ganz außergewöhnlich weit vorgeschrittenem Furchungsstadium erfolgt ist. Die Spermatozoen, welche die Befruchtung vermitteln, müßten dabei in einer Zahl auftreten, welche zu den bisherigen Beobachtungen über die Polyspermie bei Bienen in scharfem Widerspruch stünde.

Oder aber man müßte annehmen, daß die Verschmelzung der Spermakerne mit den Abkömmlingen des Eikernes nicht zu gleicher Zeit, sondern nacheinander auf verschiedenen Furchungsstadien erfolgen kann. In diesem Fall würde dann eine ganz geringe Zahl von Spermatozoen hinreichen, um eine Zwitterbildung solcher Art hervorzubringen.

Nehmen wir z. B. an, es würden fünf Spermatozoen in das Ei eindringen und die Befruchtung in der Weise vor sich gehen, daß nach jeder Kernteilung ein Spermakern mit einem Eikernabkömmling verschmelzen würde. Es würde dann von der Zellmasse befruchtet sein

nach der	1. Furchung	$\frac{1}{2}$
	2.	$\frac{1}{2} + \frac{1}{4}$
	3.	$\frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \frac{1}{8}$
	4.	$\frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \frac{1}{16}$
	5.	$\frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \frac{1}{16} + \frac{1}{32}$
	d. i.	$\frac{31}{32}$ der Zellmasse.

Diese Annahme würde in gewissem Sinne eine Erweiterung der Hypothese Boveris darstellen, welche wohl geeignet wäre, die Entstehung von Zwittern mit ganz geringfügigen Komplexen männlicher Tendenz zu erklären.

Aber vielleicht ist es im vorliegenden Falle garnicht nötig, solche komplizierten Vorgänge zur Erklärung heranzuziehen, denn das Tier zeigt auch noch in anderer Hinsicht die Merkmale der Gynandromorphie, nämlich insofern, als es bezüglich der Körpergröße eine deutliche Mittelstellung zwischen ♂ und ♀ einnimmt. Denn bei allen Arten, bei denen ♂ und ♀ in der Größe stark voneinander abweichen, kann auch die Körpergröße den gynandromorphen Charakter zum Ausdruck bringen, indem sie einen Mittelwert zwischen ♂ und ♀ annimmt. Allerdings darf man dabei nicht übersehen, daß es gerade bei den Hummeln nicht leicht ist, einen solchen Mittelwert für die Körpergröße der beiden Geschlechter festzustellen, da bei dieser Gattung infolge Auftretens weiblicher Kummerformen, der Arbeiter, die Körpergröße der weiblichen Tiere außerordentlichen Schwankungen unterworfen ist. Mit Recht weist deshalb auch Escherich (1917) darauf hin, daß bei den Ameisen viel mehr gynandromorphe Kombinationen möglich sind als bei den übrigen Tieren, weil der Gynandromorphismus nicht nur zwischen ♂ und ♀, sondern auch zwischen ♂ und ♀ bestehen kann.

Sicherlich handelt es sich aber in unserem Fall nicht um einen gynandromorphen Arbeiter, sondern um eine junge Königin, welche den schönen Spätsommertag zu einem Ausflug benutzt hatte. Für diese Annahme spricht einerseits schon der Umstand, daß das Tier nicht die geringsten Spuren einer ausgeübten Sammel-tätigkeit zeigt, indem Flügelränder und Haarkleid unversehrt und die Körbchen völlig rein sind, andererseits aber sein ganzes Verhalten am Fundorte selbst, wo es nach Art der jungen, im Spätsommer erscheinenden Königinnen träge auf einer Rotklee-blüte saß, während die Arbeiter von *Bombus lapidarius* um diese Zeit noch fleißig zu sammeln pflegen.

Daß die gynandromorphe Natur eines Tieres auch in der Körpergröße ihren Ausdruck finden kann, wird uns ohne weiteres verständlich, wenn wir uns vorstellen, daß bei der Bildung des Blastoderms die unbefruchteten Derivate des Eikernes auf die Bauchseite des Embryos wandern und später bei Anlage der Primitivrinne in das Innere des Körpers zu liegen kommen. Sie können auf diese Weise mesodermalen Charakter erhalten und infolge der haploiden Natur ihrer Zellkerne den Derivaten des mittleren Keimblattes ausgesprochen männliches Gepräge verleihen, während Farbe, Skulptur und Behaarung infolge des diploiden Charakters der Ektodermzellen weiblichen Typus aufweisen. Rein äußerlich betrachtet wird sich ein solches Tier kaum als Zwitter erkennen lassen, da sich unsere systematischen Unterscheidungsmerkmale ausschließlich auf die ektodermalen

Körperbezirke beschränken, aber die Mesodermzellen werden eine abweichende Wachstumstendenz besitzen und die Körpergröße wesentlich beeinflussen. Auch unser Zwitter von *Bombus lapidarius* würde in keiner Weise seine gynandromorphe Natur erkennen lassen, wenn nicht auch ein kleiner Bezirk des Ektoderms männlichen Habitus aufweisen würde.

Die Hypothese Boveris ist also sehr wohl geeignet, uns die Entstehung der Zwitterbienen verständlich zu machen, und man kann bei eingehendem Studium ihrer Grundlagen sehr wohl zu der Überzeugung kommen, daß Boveri recht hat, wenn er sagt: „Die Annahme, daß die Zwitterbienen durch sogenannte partielle Befruchtung entstehen, hat eine fast an Gewißheit grenzende Wahrscheinlichkeit für sich.“

b) Gynandromorphie infolge parasitärer Kastration.

Obgleich nun die Hypothese Boveris sehr gut begründet erscheint, gibt es bei den Bienen doch Fälle von Gynandromorphie, oder vielleicht besser Intersexualität, welche ganz unmöglich auf partielle Befruchtung zurückgeführt werden können. Es ist schon lange in der Literatur bekannt, daß „stylopisierte“ Bienen, d. h. solche Bienen, welche von einem der eigentümlichen Insektenordnung der Strepsipteren angehörigen Schmarotzer besetzt sind, vielfach in ganz charakteristischer Weise die Merkmale der Gynandromorphie zeigen, indem die Weibchen in mehr oder weniger deutlicher Ausprägung die sekundären Geschlechtscharaktere der Männchen und umgekehrt die Männchen solche der Weibchen aufweisen.

Die Veränderungen erstrecken sich in erster Linie auf den Sammelapparat, besonders die Scopa, die Behaarung und Skulptur von Kopf, Brust und Abdomen und die Färbung des Chitinpanzers, vor allem des Clypeus, sofern in diesen Beziehungen Sexualdimorphismus zu beobachten ist. Dabei zeigt es sich, daß auch die Gonaden unter dem Einflusse des Parasiten mehr oder weniger starke Umwandlungen erleiden, welche sich allerdings auf das weibliche Geschlecht zu beschränken scheinen, während die Hoden nach den neueren Untersuchungen von Smith (1914) und Perkins (1918) durch die Anwesenheit des Parasiten in keiner Weise beeinflußt werden. Immerhin scheint mir diese Angabe der englischen Autoren einer genauen Nachprüfung zu bedürfen, nachdem Pérez (1886) einige Fälle von Stylopisation schildert, bei denen die Hoden wenigstens auf einer Seite starke Veränderungen zeigten.

Es handelt sich hier offenbar um dieselbe Erscheinung, welche von Giard (1889) als „castration parasitaire“ beschrieben wurde. Giard beobachtete nämlich, daß die Blattläuse *Typhlocyba Douglasi* und die nahe Verwandte *Typhlocyba hippocastani*, wenn sie von den Larven der Schlupfwespe *Aphelopus melaleucus* bzw. der Diptere *Atelenevra spuria* besetzt sind, neben einer

deutlichen Rückbildung der Gonaden auch eine auffallende Reduktion der Legescheide und des Penis aufweisen. Noch auffallender sind die Veränderungen, zu welchen die parasitäre Kastration der Krabbe *Inachus scorpio* durch den Rhizocephalen *Sacculina* führt. Während hier das Weibchen auf die Anwesenheit des Parasiten verhältnismäßig wenig reagiert, zeigen sich beim Männchen bei starker Rückbildung der Hoden und ihrer Ausführungsgänge deutlich entwickelte weibliche Abdominalfüße und in extremen Fällen kommt es sogar zur Entwicklung von rudimentären Eiern in den Hoden. Die parasitäre Kastration führt also zweifellos bei krankhafter Veränderung der Gonaden zu mehr oder weniger ausgeprägter Intersexualität.

Das Phänomen der Intersexualität bei stylopisierten Bienen scheint mir nun in bemerkenswerter Weise geeignet zu sein, der Hypothese Boveris Schwierigkeiten zu bereiten. Um so auffallender ist es, daß weder Boveri noch eines seiner Schülerinnen diese merkwürdige Erscheinung in irgendeiner Weise erwähnt. Nach Boveri sind, wie wir oben gesehen haben, die Geschlechtscharaktere lediglich eine Funktion des Chromatinbestandes der verschiedenen Zellkomplexe, sie zeigen männliches Gepräge im Bereich der haploiden, weiblichen Haoitus im Bereich der diploiden Zellkerne. Um die Beimischungen von Charakteren des anderen Geschlechts zu erklären, müßte man deshalb annehmen, daß durch den Parasiten die Zahl der Chromosomen irgendwie beeinflußt werden könnte. Das ist natürlich völlig undenkbar. Oder aber man müßte die Auffassung vertreten, daß bei den Insekten correlative Zusammenhänge zwischen den primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bestehen.

IV. Die Beziehungen zwischen den primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen der Insekten.

Daß bei den Wirbeltieren die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere in vielen Beziehungen abhängig ist von den Geschlechtsdrüsen, steht jetzt wohl endgültig fest. Diese Erkenntnis findet ihren Ausdruck in der von Brown-Séguard (1890) aufgestellten Theorie der inneren Sekretion, nach welcher unter den inneren Organen vor allem die Gonaden gewisse für die Funktionsfähigkeit der anderen Organe wichtige Stoffe, die sogenannten Hormone, in das Blut ausscheiden und auf diese Weise auf rein chemischem Wege die Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere beeinflussen. Über das wahre Wesen dieser Hormone sind wir uns allerdings noch nicht im Klaren. Eine Reihe von Forschern, wie Sand, Steinach u. a. haben in neuerer Zeit die Zusammenhänge zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren bei den höheren Wirbeltieren untersucht und sind dabei übereinstimmend zu dem Ergebnis gekommen, daß die Theorie von der inneren Sekretion zu Recht

besteht. Ganz allgemein zeigt es sich, daß Kastrationen infolge Ausfallens der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen zu einem Verschwinden der Merkmale des betreffenden Geschlechts führen und Transplantationen der entgegengesetzten Drüsen die Charaktere des anderen Geschlechts hervorbringen. Besonders bemerkenswert sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen von Steinach (1912) und Sand (1918), welchen es durch gleichzeitige Transplantation von Hoden und Eierstöcken auf kastrierte Männchen gelang, auf experimentellem Wege Hermaphroditen zu erzeugen, welche sich sowohl in körperlicher wie in psychosexueller Beziehung als Zwitter erwiesen.

Analoge Versuche bei den Insekten zeigen dagegen ganz andere Ergebnisse. Weder Kastrationen noch Transplantationen können bei den Insekten die Entwicklung der Geschlechtscharaktere in irgendwelcher Beziehung beeinflussen. Diese Erkenntnis ist das Resultat einer ganzen Reihe von schwierigen Kastrations- und Transplantationsversuchen, welche vor allem von Oudemans, Meisenheimer und Kopec an Schmetterlingen vorgenommen wurden.

Oudemans (1898) kastrierte Raupen von *Ocnaria* (*Lymantria*) *dispar* L. nach der 3. und 4. Häutung und konnte an den völlig normal entwickelten Imagines keinerlei Veränderung der sekundären Geschlechtsmerkmale feststellen. Da Herbst (1901) gegen die Versuche Oudemans den Einwand erhob, daß bei einer Kastration auf einem so späten Entwicklungsstadium die Geschlechtsdrüsen bereits vor der Operation ihren Einfluß auf die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere ausgeübt haben könnten, machten Kopec (1911) und Meisenheimer (1908/09) völlig unabhängig voneinander weitere Versuche, indem sie die Tiere bereits nach der ersten bzw. vor der ersten Häutung kastrierten. Auf diesen frühen Entwicklungsstufen ist die histologische Differenzierung der Gonaden so wenig fortgeschritten, daß ihnen wohl kaum ein bestimmender Einfluß auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zugeschrieben werden kann. Tatsächlich konnten Meisenheimer und Kopec bei diesen Untersuchungen in völliger Übereinstimmung feststellen, daß die Imagines, welche aus solchen Raupen gezogen werden, in jeder Beziehung den normalen Tieren gleichen. Auch Bluttransfusionen und Injektionen von Keimplasma aus den Geschlechtsdrüsen des anderen Geschlechts, dessen formative Reizwirkung bei den höheren Tieren wiederholt beobachtet wurde, hatten ein negatives Ergebnis.

Daß unter diesen Umständen Transplantationen von Keimdrüsen des anderen Geschlechts ohne Einfluß auf die Entwicklung der somatischen Geschlechtscharaktere bleiben müssen, ist ohne weiteres zu erwarten. In schönster Weise zeigen dies die umfangreichen Transplantationsversuche von Meisenheimer, welcher in männliche Raupen nach Entfernung der Hoden Ovarien über-

trug und umgekehrt weiblichen Raupen die Eierstöcke herausnahm und dafür Hoden einsetzte. In beiden Fällen entwickelten sich die transplantierten Gonaden zu völlig normal ausgeildeten Geschlechtsdrüsen, welche vollkommen reife Spermatozoen bzw. Eier zur Entwicklung brachten, ohne daß die sekundären Geschlechtsmerkmale irgendwelche Veränderungen zeigten. Meisenheimer erhielt auf diese Weise typische Männchen, deren Hinterleib von reifen Eiern strotzte, und typische Weibchen, deren Geschlechtsapparat von lebenden Samenfäden erfüllt war. In anderen Fällen gelang es Meisenheimer, innere Zwitterbildungen hervorzubringen, indem er sich auf die Herausnahme einer Gonade beschränkte und sie durch eine Keimdrüse des anderen Geschlechts ersetzte. Aber auch an solchen Tieren zeigten die somatischen Geschlechtsmerkmale in keiner Beziehung Abweichungen von normalen Tieren.

Im Gegensatz zu den Säugetieren ist es also bei den Schmetterlingen nicht möglich, auf experimentellem Wege die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu beeinflussen. Nachdem Regen (1909, 1910) bei analogen Versuchen an der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) die gleichen Verhältnisse für die Geradflügler nachweisen konnte, dürfte es wohl außer Zweifel stehen, daß auch bei den übrigen Insektenordnungen eine innere Sekretion von Sexualhormonen nicht stattfindet.

Goldschmidt (1920) unterscheidet deshalb in seinem trefflichen Buch „Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung“ im Hinblick auf die Determination der Geschlechtscharaktere zwei große Gruppen im Tierreich. Zur ersten Gruppe gehören vor allem die Insekten, bei welchen mit vollzogener Befruchtung entschieden ist, welches Geschlecht mit der Gesamtheit seiner Charaktere oder auch welche sexuelle Zwischenstufen sich entwickeln werden. Bei diesen Tieren enthält demnach jede einzelne Zelle die sämtlichen Faktoren der Geschlechtsbestimmung in sich vereinigt und ist in dieser Beziehung von den übrigen Zellen unabhängig. Bei der zweiten Gruppe dagegen, vertreten durch die Vögel, Säugetiere und einige Wirbellose, ist die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale eine Folge der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen. Hier kommt es also zur Entwicklung eines zentralen Organs, der innersekretorischen Drüse, welche ihrerseits erst die zur Vollendung der Determination nötigen Stoffe, die „Hormone“ erzeugt. Intersexuelle Formen der ersten Gruppe werden demnach schon mit vollzogener Befruchtung festgelegt, also zygotisch sein, solche der zweiten Gruppe werden durch den Zustand der inneren Sekretion bedingt, also hormonisch sein. Aus diesen Gründen unterscheidet Goldschmidt scharf zwischen „zygotischer“ und „hormonischer“ Intersexualität.

Daß die normalen Fälle von Gynandromorphie, wie ich oben einige beschrieben habe, zygotischen Charakter besitzen,

ist völlig einleuchtend und entspricht in jeder Beziehung der Auffassung Boveris. In welche der beiden Kategorien sollen wir aber die durch Stylopisation entstandenen intersexuellen Formen einordnen, nachdem bei den Insekten einerseits eine innere Sekretion der Gonaden nicht nachzuweisen und andererseits eine Veränderung der zygotischen Konstitution durch die Anwesenheit des Parasiten nicht denkbar ist?

Es ist uns zur Zeit noch nicht möglich, eine befriedigende Antwort auf diese Frage zu finden. G. Smith (1910, 1913, 1914), welcher die Folgeerscheinungen der parasitären Kastration näher studierte, glaubt aus seinen Untersuchungen schließen zu müssen, daß die Lehre von der hormonischen Geschlechtsdifferenzierung falsch ist und setzt an ihre Stelle eine neue Theorie, die er als die Theorie der Stoffwechselreizungen bezeichnet. Er vertritt nämlich die Ansicht, daß die Anwesenheit des Parasiten einen bestimmenden Einfluß auf den Stoffwechsel des Wirtes auszuüben vermöge und tiefgreifende Umwälzungen in der physiologischen Gesamtstimmung des Organismus zur Folge hätte. Bei den parasitär kastrierten Krebsen konnte er solche Veränderungen bezüglich des Fettstoffwechsels auch experimentell nachweisen.

Daß bei Insekten und Wirbeltieren der Stoffwechsel in beiden Geschlechtern verschieden verläuft, ist neuerdings durch verschiedene Autoren festgestellt worden. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die Untersuchungen, welche Steche (1912) an Lepidopteren vorgenommen hat. Er hatte nämlich beobachtet, daß bei den Schmetterlingen ganz allgemein und vereinzelt auch bei anderen Insektenordnungen die Hämolymphe der beiden Geschlechter insofern Unterschiede aufweist, als sie bei den weiblichen Larven mehr oder weniger intensiv grün, bei den männlichen dagegen farblos ist. Da sich diese Erscheinung nur bei phytophagen Larven zeigte, lag die Vermutung nahe, daß der grüne Farbstoff, der sich im Blute der weiblichen Larven gelöst findet, mit dem Chlorophyll der Pflanzen identisch sein könnte. Tatsächlich gelang es auch Steche, auf spektroskopischem Wege die Identität der beiden Farbstoffe nachzuweisen. Während also bei den weiblichen Larven das Chlorophyll der Futterpflanzen in das Blut übertritt, wird es bei den männlichen Larven offenbar schon in den Darmzellen abgebaut. Mit dieser Feststellung waren die Darmzellen, welche man früher für sexuell indifferent gehalten hatte, in einwandfreier Weise als geschlechtlich differenziert erkannt. Daß sich aber die geschlechtliche Differenzierung nicht nur auf die Darmzellen beschränkt, sondern auf alle somatischen Zellen erstreckt, ist eine unabweisbare Folgerung, welche im übrigen mit der Auffassung Goldschmidts von der zygotischen Intersexualität der Insekten vollkommen übereinstimmt.

Wir können schon aus diesen kurzen Betrachtungen ersehen, daß die physiologischen Grundlagen für die Smithsche Theorie zweifellos gegeben sind. Es erhebt sich nur die Frage, ob die

Theorie der Stoffwechselreizungen überhaupt in der Lage ist, die letzten Ursachen der somatischen Umwandlungen, wie sie die parasitäre Kastration mit sich bringt, zu erklären. In dieser Beziehung ergeben sich aber meines Erachtens bedenkliche Schwierigkeiten. Vor allem wird sich der Einwand erheben lassen, daß die Verschiedenheit der Stoffwechselreaktionen bei den beiden Geschlechtern der Arthropoden als sekundäre Geschlechtsmerkmale aufgefaßt werden können, und man wird Goldschmidt zustimmen müssen, wenn er die Ansicht vertritt, daß der veränderte Stoffwechsel der parasitär Kastrierten eben auch ein umgewandelter sekundärer Geschlechtscharakter ist. Immerhin wird man anerkennen müssen, daß die Smithsche Theorie die Folgeerscheinungen der parasitären Kastration von ganz neuen Gesichtspunkten aus betrachtet, wenn sie auch den Kern des Problems nach meiner Auffassung nicht berührt.

V. Schlußbemerkung.

Wenn ich in vorliegender Arbeit versucht habe, das Problem der Gynandromorphie wenigstens in seinen Grundzügen zu erörtern, so war ich dabei von dem Bestreben geleitet, das Interesse unserer deutschen Apidologen für diese in wissenschaftlicher Hinsicht so bedeutungsvollen Fragen zu wecken. Wenn es auch der großen Mehrzahl der wenigen Sammler, welche sich die Erforschung unserer solitären Bienen zum Ziel gesetzt haben, aus technischen Gründen nicht möglich sein wird, sich selbst eingehender mit dem Studium dieser schwierigen Fragen zu befassen, so ist doch jedem einzelnen Gelegenheit gegeben, für seinen Teil an der Lösung des Problems mitzuarbeiten. Es handelt sich zunächst vor allem darum, das erforderliche Material zusammenzutragen und in zweckmäßiger Weise zu konservieren. Früher oder später wird sich dann sicherlich ein Spezialist auf zytologischem und vererbungswissenschaftlichem Gebiet finden, welcher die Bearbeitung des Materials mit allen Hilfsmitteln der modernen Wissenschaft in Angriff nehmen kann.

Die Konservierung erfolgt am einfachsten in der Weise, daß man die Tiere im Zustande leichter Narkose in heißes Wasser von 80° C. bringt und nach dem Erkalten in Alkohol von 70 % überführt. Bei kleinen Tieren genügt im allgemeinen diese Methode, um das Eiweiß der Zellgewebe schnell zum Gerinnen zu bringen. Bei größeren Tieren mit starkem Chitinpanzer dagegen empfiehlt es sich, mit einer feinen Präparationsschere den Chitinpanzer am Hinterleib etwas zu öffnen, damit das Konservierungsmittel leichter in den Körper eindringen kann. Wenn histologische Präparate der inneren Organe angefertigt werden sollen, ist eine solche Vorbehandlung zur Konservierung immer nötig. Auf keinen Fall aber sollte man die Tiere trocken präparieren, da auf diese Weise eine spätere anatomische Untersuchung un-

möglich gemacht wird. Vielfach wird es allerdings vorkommen, daß die Zwitter nicht sofort beim Einfangen als solche erkannt und abgetötet werden. In solchen Fällen hat eine nachträgliche Konservierung in der oben geschilderten Weise keinen Zweck, da die inneren Organe sehr empfindlich sind und sich in der Regel schon nach ganz kurzer Zeit zersetzen. Solche Zwitter mag man dann immerhin trocken präparieren und seiner Sammlung einverleiben oder, was natürlich noch besser ist, in Alkohol konservieren. Auf diese Weise bleiben wenigstens die chitinösen Teile für eine spätere Untersuchung erhalten. Zumeist ist es aber gar nicht so schwer, den gynandromorphen Charakter eines Tieres bereits am Fundort mit einiger Sicherheit zu erkennen, besonders bei stylopisierten Bienen und solchen Arten, bei denen ausgeprägter Sexualdimorphismus zu beobachten ist. In diesen Fällen sollte eine entsprechende Konservierung im Interesse der wissenschaftlichen Forschung nicht versäumt werden.

Literatur.

1. Boveri, Th. (1888). Über partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. 4.
2. Derselbe (1915). Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XLI. 2. Heft.
3. Brown-Séguard (1890). Exposé des effets produits chez l'homme par des injections sous-cutanées. Paris 1890.
4. v. Dalla Torre, K. W. u. Friese, H. (1898). Die hermaphroditen u. gynandromorphen Hymenopteren. Ber. d. naturw. u. med. Vereins Innsbruck. 24. Jahrg. 1898.
5. Enderlein, G. (1913). Ein hervorragender Zwitter von *Xylocopa mendozana* aus Argentinien. Mit einem Verzeichnis aller bisher beobachteten gynandromorphen Hymenopteren. Stettiner Entomol. Zeitschrift, Jahrgang 1913.
6. v. Engelhardt, V. (1914). Über den Bau der gynandromorphen Bienen (*Apis mellifica* L.). Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biologie, Bd. 10 (1. Folge Bd. 19), Heft 5—7.
7. Enslin, E. (1912/17). Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. Deutsch. Entom. Zeitschr., Beihefte 1912—17.
8. Derselbe (1914). Die Blatt- und Holzwespen. (Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands, herausgegeben von Dr. Chr. Schröder, v. 3, Stuttgart 1914).
9. Escherich, K. (1917). Die Ameise, Braunschweig 1917.
10. Giard, A. (1886). De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôtes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris T. 103.
11. Derselbe (1889). Sur la castration parasitaire de *Thyphlocyba* par une larve d'Hymenoptère (*Aphelopus melaleucus*

Dalm.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* Meig.).
Compt. Rend. Acad. Sc. Paris T. 109.

12. Goldschmidt, R. (1920). Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung.

13. Herbst, C. (1901). Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

14. Kopec, St. (1911). Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XXXIII.

15. Lang, A. (1912). Vererbungswissenschaftliche Miscellen. Zeitschr. f. induct. Abst.-u. Vererbungslehre Bd. 8.

16. Meisenheimer, J. (1908). Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verhandl. d. deutsch. zoologischen Gesellschaft 1908.

17. Derselbe (1909). Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena 1909.

18. Derselbe (1921). Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Jena 1921.

19. Mehling, E. (1915). Über die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes. Verh. d. phys.-med. Ges. z. Würzburg, N. F., Bd. 43.

20. Morgan, T. H. (1905). An alternative interpretation of gynandromorphous insects. Science N. S. Vol. 21.

21. Derselbe (1909). Hybridology and gynandromorphism. Americ. Naturalist, Vol. 43.

22. Nachtsheim, H. (1913). Zytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Archiv f. Zellforsch. Bd. 11.

23. v. Neugebauer, F. (1908). Hermaphroditismus beim Menschen.

24. Oehninger, M. (1913). Über Kerngrößen bei Bienen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 42.

25. Oudemans, J. Th. (1898). Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Bd. 22.

26. Pérez, J. (1886). Des effets du Parasitisme des *Stylops* sur les Apiaires du genre *Andrena*. Soc. Linn. Bordeaux 12, 1886.

27. Perkins, R. C. L. (1918). Further notes on *Stylops* and styloped bees. Ent. Mo. Mag., 3rd ser., vol. 10.

28. Potts, F. A. (1906). The modification of the sexual characters of the hermit crab caused by the parasite *Peltogaster*

(Castration parasitaire of Giard). Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 50.

29. Regen, J. (1909). Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. ♂. 1. Mitt. Zool. Anzeiger, Bd. 34.

30. Derselbe (1910). Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. 2. Mitteilung, Zool. Anz. Bd. 35.

31. Sand, K. (1918). Experimentelle Studien über Geschlechtscharaktere bei Säugetieren. Pflügers Archiv. Kopenhagen 1918.

32. v. Siebold, C. Th. (1864). Über Zwitterbienen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 14.

33. Smith, G. (1910/13). Studies in the experimental analysis of sex. Quatr. Journ. Micr. Sc. V, 50, 57, 59.

34. Derselbe (1914). Stylops and stylopisation. Quart. Journ. Micr. Sc. 60, 1914.

35. Steche, O. (1912). Die „sekundären“ Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 8.

36. Steinach, W. (1916). Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Archiv für Entw.-Mechanik, Bd. 42.

37. Stöckhert, F. K. (1920). Über einen Fall von frontaler Gynandromorphie bei *Bombus lapidarius* L. Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie, Bd. 16 (1. Folge).

38. Zander, E. (1910). Eine interessante Zwitterbiene. Die deutsche Bienenzucht in Theorie u. Praxis, 1910, No. 1.

39. Derselbe (1921). Die Krankheiten und Schädlinge der erwachsenen Bienen. 2. Auflage. Stuttgart.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [90A_2](#)

Autor(en)/Author(s): Stöckert F. K.

Artikel/Article: [Über Gynandromorphie bei Bienen und die Beziehungen zwischen den primären und sekundären Geschlechtscharakteren der Insekten 109-131](#)