nomen der Wachstumshemmung allseitiger analysieren kann, als dies unsererseits getan wurde, sie würden aber unserer Deutung in nichts widersprechen. Sie würden nur dies hervorheben, dass durch die Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax (durch den Fadenring) eine Reihe von physiologischen Vorgängen sehr wahrscheinlich teilweise gestört wird, worin die Ursache der Hemmung des Längenwachstums gegeben ist. Sie würden einen Aufschluss über die Qualität der Korrelation, die zwischen dem Längenwachstum und dem Dickenwachstum des Metathorax besteht, fordern, während wir uns zum Ziel unserer Untersuchungen nur die Bestimmung ihrer Quantität machten, die eben in unseren Versuchen vorliegt. Wir glauben nun auf Grund dieser Überlegung unsere Deutung als richtig ansehen zu können, indem wir in der Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax, die Grundursache aller Veränderungen, die an unseren Versuchstieren nachzuweisen wären, also auch der teilweisen Hemmung des Längenwachstums erblicken.

Das Material, an welchem ich diese Versuche anstellte, entstammt dem Insektorium am Zoologischen Garten in Berlin; die Versuche selbst wurden im Anatomisch-Biologischen Institut an der Universität Berlin vorgenommen. Ich nehme mir nun die Freiheit, Allen, deren Beistand und freundliches Entgegenkommen mir das Unternehmen dieser Versuche ermöglichten, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen: Der Hochlöblichen Akademie der Wissenschaften in Krakau und den Herren Direktor des Anatomisch-Biologischen Instituts Geheimrat Prof. Dr. Oskar Hertwig, Prof. Dr. Heinrich Poll, Priv.-Dozent Dr. Richard Weissenberg, Direktor des Zoologischen Gartens Prof. Dr. Ludwig Heck, Kustos dieser Anstalt Dr. Oskar Heimroth.

Paris, im Juni 1914.

Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

Von Dr. Otto Dickel, Augsburg.

I. Vorbemerkungen.

Durch die Untersuchungen der Neuzeit, namentlich durch die Versuche von Bresslau (1908a, 1908b), die Untersuchungen über die Spermatogenese der Bienen von Meves (1904, 1907), Mark and Copeland (1906) und Doncaster (1906, 1907b), vor allem aber durch die zytologischen Befunde Nachtsheim's (1912, 1913) am Bienenei selbst, ist für die Wissenschaft mit aller wünschenswerten Klarheit der Nachweis erbracht worden, dass die fehlerfreie, normale, begattete Königin in Drohnenzellen unbefruchtete Eier

absetzt. Anders ausgedrückt: In der ungestörten Bienenkolonie entwickeln sich die Drohnen aus unbefruchteten Eiern. Aus diesen Befunden wurde geschlossen, dass die Dzierzon'sche Lehre: Durch Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung wird das weibliche resp. männliche Geschlecht bestimmt, zu recht besteht.

Nun sind schon früher aus den Reihen überzeugter Anhänger dieser Lehre Stimmen laut geworden, die die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugeben. Diese Stimmen mehren sich. Ich erwähne nur beiläufig, dass sich der englische Hymenopterologe Cameron (1890) ganz entschieden auf diesen Standpunkt stellt, dass Cuénot (1909) auf Grund von Vererbungserscheinungen bei Kreuzungen der französischen und italienischen Rasse zu der gleichen Anschauung gezwungen ist, führe aber als Beleg Äußerungen einiger älterer und jüngerer deutscher Autoren an, deren Zahl sich beträchtlich vermehren ließe. Leuckart (1854): „Dass die Bieneneier, wenn sie unbefruchtet bleiben, Drohnen, und zwar ausschließlich Drohnen produzieren, ist eine erwiesene Tatsache, über die ich kein Wort weiter verlieren will. Aber daraus folgt nun keineswegs, dass die Drohnen, wie man wohl behauptet hat, auch ebenso ausschließlich aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln. Wissen wir doch, dass derselbe Effekt gar häufig als Resultat aus sehr differierenden Faktoren hervorgeht. Goldschmidt (1911): „So ist zwar bis jetzt kein wirklicher Beweis gegen die Dzierzon'sche Lehre von der Geschlechtsbestimmung bei der Biene erbracht, trotzdem spricht manches dafür, dass vielleicht doch auch aus befruchteten Eiern Drohnen entstehen können.“ Schleip (1913): „So kann denn die Dzierzon'sche Regel wahrscheinlich auf alle staatenbildenden Hymenopteren ausgedehnt werden, wobei wir uns aber immer bewusst bleiben müssen, dass eine ausnahmsweise Entstehung eines Männchens aus einem befruchteten Ei . . . nicht mit vollständiger Sicherheit ausgeschlossen werden kann.“ R. Hertwig (1912): „Ob sich in manchen Fällen aus befruchteten Eiern der Bienen auch einmal Drohnen entwickeln können, wie man aus einigen Vererbungserscheinungen erschlossen hat, lasse ich dahingestellt.“ Armbruster (1913): „Man hat vor allem z. B. den Vorteil, dass man das ausnahmsweise Entstehen von Männchen aus befruchteten Eiern leichter sich vorstellen kann . . . Denn die beobachtete Vererbung von Drohneneigenschaften auf junge Drohnenbrut in einem Bienenstock und manche Resultate biologischer Experimente lassen es ratsam erscheinen, diese Möglichkeit offen zu lassen.“

Die Honigbiene ist trotz dieser vorsichtigen Einschränkung noch immer das Schulbeispiel syngamer Geschlechtsbestimmung (diplo-progam). Die auf Grund biologischer und zytologischer Beobachtungen aufgestellten theoretischen Auffassungen könnten sich

auch nicht besser ergänzen wie hier. Denn: Erstens, unbefruchtete Eiern entwickeln sich nachweislich zu Männchen, weil sie nur die halbe Chromosomenzahl, oder vielleicht besser nur ein Chromosomensortiment besitzen; zweitens, die befruchteten Eier entwickeln sich zu Weibchen, weil das mit dem Sperma eindringende zweite Chromosomensortiment den weibchenbestimmenden Faktor enthält. Damit ist aber zugleich ausgesprochen, dass befruchtete Eier sich normaliter niemals zu Männchen entwickeln können.

Der erste Satz darf Anspruch auf unbedingte Gültigkeit machen. Eine Ausnahme gibt es nicht. Es ist ganz unmöglich, dass sich ein unbefruchtetes Bienenei zu einer Arbeitsbiene oder Königin entwickelt. Aus den nach vielen Millionen zählenden Eiern, die von buckelbrütigen Königinnen oder eierlegenden Arbeitsbienen in Arbeiter oder Weiselzellen abgelegt worden sind, deren Aufzucht zu weiblichen Wesen von der Biene versucht wird unter Umständen, bei denen der gesamte physiologische Zustand des Volkes auf Heranbildung von Königinnen eingestellt ist, sind, wenn anders die Eier überhaupt entwickelungsfähig waren (wovon unten noch die Rede sein wird) stets nur Drohnen hervorgegangen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Satz 2. Dass hier wahrscheinlich Ausnahmen möglich sind, habe ich an der Hand obiger Zitate gezeigt. Es fragt sich nun, welche Stellung die Wissenschaft zu diesen Ausnahmen zu nehmen hat. Darf sie sich auf den Standpunkt Schleip's (1913) stellen? „Sollte ein solcher Fall wirklich nachgewiesen werden, so braucht darum die Theorie, dass bei diesen Tieren die Befruchtung bezw. die Chromosomenzahl über das Geschlecht entscheidet, nicht falsch zu sein. Ein Ei könnte befruchtet sein, aber der väterliche Kernanteil aus irgendeinem Grunde nicht funktionsfähig sein, so dass in Wirklichkeit doch nur die halbe Chromosomenzahl vorhanden ist.“

Solange es sich um ganz außerordentlich seltene, fast nie beobachtete Ausnahmefälle handelt, mag diese Hypothese nicht ganz ungerechtfertigt sein, obwohl sie mit der zytologisch sicher feststehenden Tatsache in Widerspruch steht, das bei der Biene nur gleichwertige Spermatozoen gebildet werden, und obwohl sich nicht leugnen lässt, dass im Streben, eine Theorie zu stützen, der Natur Zwang angetan wird. Anders aber, wenn nachgewiesen wird, dass das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern keine seltene Ausnahme, sondern zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Zuständen die Regel bildet, die an experimentell herbeigeführten außergewöhnlichen Stockzuständen jederzeit nachgeprüft und studiert werden kann. Da in allen diesen Fällen der Schleip'sche Erklärungsversuch nicht anwendbar ist, muss der Schluss gezogen werden: Die Befruchtung spielt bei der Geschlechtsbestimmung eine sehr wichtige Rolle. Der ausschlaggebende Faktor

aber ist sie nicht. Oder anders: Die Parthenogenese besitzt für das Sexualitätsproblem nicht die Bedeutung, die ihr vielfach zugeschrieben wird. Die Dzierzon'sche Theorie ist falsch.

Der Nachweis für die Richtigkeit der Voraussetzung meines Schlusses wird einen Teil meiner Abhandlung bilden. Meine Darlegungen werden der Auffassung einer syngamen Geschlechtsbestimmung bei der Biene, bei der sie ja als am gesichertsten gilt, den Boden vollständig entziehen. Ebenso haltlos wird eine diploprogame Auffassung sein. Die Lehre von der progamen Geschlechtsbestimmungsweise hat durch die Untersuchungen Shearer's (1911) einen starken Stoß erlitten. Er behauptet, dass bei *Dinophilus*, auf dessen Oogenese sie aufgebaut ist, das Sperma in den Eierstock eindringt und die jungen Ovogonien befruchtet. Bei der Vermehrung der Ovogonien und dem verschiedenartigen Verhalten des Sperma- und Eikerns bei der Teilung resultieren schließlich große, d. i. befruchtete, und kleine, d. i. unbefruchtete Eier, welch letztere Männchen liefern. Bewahrheiten sich Shearer's Angaben, dann ist das jetzt schon sehr rissige Fundament jener Auffassung vollkommen zerstört.

Im Gegensatze hierzu werden meine Darlegungen die verachtete epigame Geschlechtsbestimmungsweise, die ja neuerdings durch verschiedene Autoren, die in der Theorie ein wertvolles wissenschaftliches Hilfsmittel, nicht aber ein Dogma sehen, stark gestützt wird, in den Vordergrund des Interesses rücken helfen.

Eine eingehende Prüfung unserer Frage erscheint somit schon aus prinzipiellen Erwägungen wünschenswert. Sie wird aber zur dringenden Notwendigkeit, weil trotz entgegenstehender, schwerwiegender Bedenken neuerdings wiederholt der Versuch gemacht worden ist, die Dzierzon'sche Lehre auch auf andere Hymenopteren, ja sogar auf die Ameisen und Solitären zu übertragen.

Durch meine einleitenden Bemerkungen habe ich gezeigt, dass das Problem der Geschlechtsbestimmung bei der Biene kein einheitliches ist, dass vielmehr ein Doppelproblem vorliegt, dessen einer Teil lautet: Warum entstehen aus unbefruchteten Eiern stets Drohnen, dessen zweiter Teil heisst: Unter welchen Bedingungen entwickeln sich aus befruchteten Eiern Männchen? Die Erörterung des ersten Teilproblems muss vorläufig ganz ausscheiden. Der Untersuchung des zweiten aber lege ich folgende Fragestellung zugrunde:

1. Können Drohnen aus befruchteten Eiern entstehen?
2. Wenn ja, was bedingt die Entwickelung in männlicher resp. weiblicher Richtung? Diesen Fragen sollen sich anschließen:
3. Ist die Dzierzon'sche Theorie auch auf weitere Hymenopterengruppen anwendbar?
4. Einige zytologische Betrachtungen.

II. Dzierzon-Dickel.

Bevor ich zur Besprechung meines engeren Themas übergehe, scheint es mir wünschenswert, einige kurze historische Bemerkungen einzuflechten, die manche zum Teil recht unerquickliche Erscheinung im Kampfe hie Dzierzon — hie Dickel verständlich machen werden. Ich habe dazu um so größere Veranlassung, als die Darstellungen der Dickel'schen Lehre von seiten einiger Autoren sehr stark von gegnerischer Seite beeinflusst erscheinen und daher, ganz unbewusst, kein genügend objektives Bild der Sachlage geben. Um dem Verdacht, ich könnte in den entgegengesetzten Fehler verfallen und etwa gar aus verwandtschaftlichen Gründen pro domo reden, von vornherein den Boden zu entziehen, bemerke ich, dass ich seit dem Jahre 1904 mit meinem Vater weder brieflichen noch mündlichen Gedankenaustausch über seine Theorie gepflogen habe. Erst in den letzten Wochen, nachdem meine Arbeit in der Hauptsache fertiggestellt war, habe ich eine Korrespondenz wieder aufgenommen, um seine Hilfe bei der zum Teil sehr schwer zu beschaffenden, weil in verschiedenen Bienenzeitungen zerstreuten Literatur in Anspruch zu nehmen. Eine Beeinflussung durch meinen Vater oder gar ein Schönfärben ist daher ganz ausgeschlossen. Meine Mitteilungen sind vielmehr das Resultat einer sehr kritischen Sichtung der verwirrenden Fülle von Wertvollem und Wertlosem, von Tatsächlichem und Hypothetischem, gestützt auf genaue Kenntnis der meisten Versuche aus eigener Anschauung, auf eigene umfangreiche Beobachtungen und Versuche.

Über die Entstehung der Drohnen im Bienenstock herrschten bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts recht wunderliche Anschauungen. Erst dem „Altmeister" der Bienenzucht, Pfarrer Dzierzon, der seiner Entdeckung wegen zum Ehrendoktor ernannt wurde, gelang es Klarheit zu schaffen. Grundlegend war der sichere Nachweis, dass sowohl Arbeitsbiene wie unbegattete Königin unter gewissen Umständen zur Eiablage schreiten und dass sich aus diesen sicher unbefruchteten Eiern stets Drohnen entwickeln. Hieraus folgerte er, dass die Bienenmännchen sich überhaupt nur aus unbefruchteten Eiern entwickeln, dass also die Befruchtung das Geschlecht bestimme, bei den Bienen danach weibchenbestimmend wirke. Die normal begattete Königin lege zweierlei Eier, befruchtete, aus denen sich Arbeitsbienen und Königinnen und unbefruchtete, aus denen sich Drohnen entwickelten. Ausnahmen von dieser Regel ließ er nicht gelten, weder nach der einen, noch nach der anderen Richtung hin. Für ihn war die geschlechtsbestimmende Wirkung der Befruchtung ein ehernes Naturgesetz, das keine Ausnahmen zuließ. Wurden ihm Beispiele entgegengehalten, in denen z. B. Drohnen in Arbeiterzellen entstanden, so half er sich mit den vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus unhaltbaren An-

schauungen, die Königin habe sich geirrt oder sie wisse, dass die Ablage von Drohneneiern zu gewissen Zeiten zwecklos, ja schädlich sei.

Um so mehr Interesse verdient die wenig bekannte Tatsache, dass Dzierzon an seiner eigenen Lehre irre wurde und erst durch den Einfluss seiner Freunde, namentlich von Berlepsch's für seine Theorie zurückgewonnen wurde. Ein Zitat mag das belegen, das ich von Siebold (1856) entnehme: „Ich darf es nicht unerwähnt lassen, dass Dzierzon, nachdem von den verschiedensten Seiten alle möglichen, erdenklichen Einwendungen gemacht wurden, selbst die vollständige Haltbarkeit seiner Theorie zu bezweifeln anfing.“ Eine ähnliche Bemerkung Leuckart's veröffentlichte v. Buttel-Reepen im Biol. Centralbl. 1893, p. 353.

Allgemein verbreitet ist der Irrtum, Dzierzon sei Anhänger oder gar Mitbegründer der Parthenogenese im wissenschaftlichen Sinne, d. h. im Sinne einer spontanen Eientwickelung gewesen. Diese Vorstellung hat er im Gegenteil stets bekämpft. Einige Äußerungen mögen das beweisen: „Ich selbst hatte von jeher die Vermutung, dass auf die Eier der jungfräulichen Königin wenigstens die Flüssigkeit der sonst leeren Samentasche Einfluss übe, damit sie sich entwickeln“ (Bienenz. Bd. XLIX, Nr. 7). Oder: „Mir könnte man noch manches Neue sagen, mir ist noch manches nicht klar, und ich wäre dem zu Dank verpflichtet, der mir meine Zweifel lösen könnte. So bin ich über die Bedingungen, unter welchen sich ein Bienenei zum Männchen, zur Drohne entwickelt, immer noch nicht im klaren. Dass es der Samenfäden dazu nicht bedarf, ist sonnenklar, da auch die unbegattete Königin Drohnen zu erzeugen vermag; dass diese aber, da sie Arbeitsbienen zu erzeugen strebt, den Inhalt ihrer Samentasche, die darin abgesonderte Flüssigkeit auf die Eier wirken lässt, ist sicher anzunehmen.“ Die Folge dieser Anschauungen war ein Konflikt mit v. Buttel-Reepen, der einen bisweilen unnötig scharfen Kampf zeitigte.

Ich wende mich zu Dzierzon's hartnäckigsten Gegner. Eine Reihe von Beobachtungen, die meinem Vater in der Praxis unterlaufen waren, gaben ihm Veranlassung, an der Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre zu zweifeln. Um sich Klarheit zu verschaffen, begann er in den Jahren 1897 und 1898 seine geradezu zahllosen Versuche. Die unausgesetzten Störungen fast aller seiner Völker — die größten und stärksten waren ihm für seine Untersuchungen gerade gut genug — vertrugen sich schlecht mit einem rationellen Betrieb. Sehr zum Leidwesen der Familie, die den gefüllten Honigtöpfen ein viel größeres Interesse entgegenbrachte als aller Theorie. In diesen Jahren war mein Vater täglich mit Sonnenaufgang am Bienenstand, übertrug Eier und Larven, setzte Völker auf Drohnenbau, entweiselte seine besten Kolonien ebenso wie seine

schlechtesten, kurz experimentierte in der vielfältigsten Weise zu jeder freien Stunde. Ich erwähne das alles nur, weil von manchen Gegnern der Anschein erweckt wird, als ob er auf Grund von ein paar, obendrein oberflächlichen Versuchen ein phantastisches Hypothesengebäude errichtet hätte. Damit fügt man ihm bitteres Unrecht zu. Die „Theorie" Dickel ist das Ergebnis, nicht die Veranlassung von äußerst mühsamen, zeitraubenden Arbeiten an Bienenstande, die bewundernswerten Fleiß und Geduld ebenso voraussetzten, wie große Opferwilligkeit. Das sollten auch seine schärfsten Gegner anerkennen, um so mehr, als durch Bresslau (1908, a + b) nachgewiesen worden ist, dass an der Richtigkeit seiner Beobachtungen nicht gezweifelt werden kann, dass ein Teil seiner Versuche sogar der strengsten wissenschaftlichen Kritik standhält, ein anderer Teil bei der Nachprüfung bald die gleichen, bald widersprechenden Resultate lieferte, mit anderen Worten, dass zwar die Beobachtung des Einzelfalls richtig, die an sie geknüpften Folgerungen aber unzulässig sind.

Trotz der Bresslau'schen Feststellungen, die sich im wesentlichen auf vier Versuche beziehen, wurden die Dickel'schen Experimente in Bausch und Bogen verworfen und seine Anschauungen als völlig unhaltbares Phantasiegebilde hingestellt. Die Ursache hierfür liegt aber, wie bereits angedeutet, weniger in den Versuchen selbst, als in den an sie geknüpften Schlüssen, die weit über das Ziel hinausschossen, von denen die erste lautete: Alle von der befruchteten Königin abgelegten Eier, also auch die „Drohneneier" sind befruchtet, der zweite: Über die geschlechtliche Entwickelung dieser Eier entscheiden die Arbeitsbienen durch Zufuhr verschiedener Sekrete.

Die erste These setzte ihn in Widerspruch mit den Ergebnissen der Mikroskopie. Da er seine Anschauungen trotzdem nicht änderte, entspann sich ein lebhafter Kampf über das Wesen der von Petrunkewitsch (1901) beobachteten Strahlung. Während seine wissenschaftlichen Gegner darin übereinstimmten, dass sie als Spermastrahlung zu deuten sei, stellte Dickel die Behauptung auf, sie wäre die Folge der auf Arbeiterinnenbildung gerichteten sekretorischen Einflüsse. Infolge der verschiedenen Einwände war er gezwungen, seine Anschauung über die Wirkungsweise dieser Sekrete mehrfach zu ändern. Diese Modifikationen bezogen sich jedoch nur auf Zeit und Dauer ihrer Wirkung, nicht auf das Wesen der Sekrete selbst. Der von Petrunkewitsch erhobene, von Nachtsheim übernommene Vorwurf, er habe seine Theorie fortwährend geändert, ist in dieser Form nicht richtig. In allen wesentlichen Punkten ist sich Dickel gleichgeblieben und beharrt, soweit ich unterrichtet bin, auf seinem Standpunkte heute noch. Was er unter dem Zwange der mikroskopischen Ergebnisse abgeändert hat, ist nicht

von grundsätzlicher Bedeutung. Unter dem gleichen Zwange hat er eine Reihe von Hilfshypothesen aufgestellt, die mit den Erfahrungen der modernen Wissenschaft zu sehr im Widerspruch stehen, als dass sie ihre Beachtung hätten erwerben können. Diese oft ganz unhaltbaren Erklärungsversuche und die auf ihnen wieder aufgebauten Hypothesen verwischten den guten Kern seiner Theorie vollständig. Zu ihrer Aufstellung aber war er genötigt, weil er den Trugschluss aus seinen Experimenten gezogen hatte: auch die Drohneneier sind befruchtet, anstatt des richtigen: aus befruchteten Eiern können auch Drohnen entstehen und weil in der Hitze des sich an diese Folgerung knüpfenden Streites sich sowohl bei seinem Gegner als bei ihm selbst die Meinung ausbilde, seine Theorie stehe und falle mit dem Nachweis des Befruchtetseins der Drohneneier. Beide Parteien, darunter allerdings Weismann selbst, haben das Programm nicht eingehalten, das er in einem Briefe an Dickel aufstellte, der lautet[1]): „Mir ist besonders viel daran gelegen, dass die Frage ins Reine komme, ob die Drohneneier wirklich — wie Sie annehmen — regelmäßig befruchtet sind, ob das Gegenteil der Fall ist oder — was ja auch denkbar wäre — ob diese Eier bald befruchtet, bald unbefruchtet abgelegt werden. In keinem der drei Fälle folgt schon notwendig, dass die Befruchtung hier das Geschlecht bestimmt; der erste Fall schließt das aus, der zweite lässt es so aussehen, ohne aber beweisend zu sein, und der dritte spricht wieder dagegen. Die Frage, ob Befruchtung der männlichen Eier stattfinde, muss also zunächst ganz für sich entschieden werden, und das ist nur durch die mikroskopische Untersuchung möglich. Mag die Antwort ausfallen wie sie will, die weitere Frage: was bestimmt hier das Geschlecht, ist dann Ihre Sache, und Ihre bisherigen Versuche sprechen ja sehr für eine Bestimmung durch die Arbeiter. Mit dem Mikroskop kann man da kaum etwas zur Lösung beitragen“ (24. April 1900).

Nur die Verquickung beider Fragen trägt die Schuld an dem Wirrwarr und dem Streit, der zum Teil so hässliche und gehässige Formen angenommen hat. Wären beide Probleme unabhängig voneinander geprüft worden, so wäre schon vor mehr als 10 Jahren das Ergebnis gezeitigt worden, das ich hier niederlege.

Als ich 1901 von Ostasien zurückkehrte, war gerade Petrunkewitsch's (1901) Arbeit erschienen. Auf sie gestützt bezweifelte ich die Richtigkeit der Theorie meines Vaters. Nachdem ich aber mit seinen Experimenten aus eigener Anschauung bekannt und eine große Zahl derselben im gleichen und den folgenden Jahren,

1) Von dem Inhalt dieses Briefes erhielt ich erst kurz vor der Reinschrift meiner Arbeit Kenntnis. Die von mir in folgendem aufgestellten Anschauungen, die sich inhaltlich mit ihm decken, habe ich unabhängig davon, auf Grund des Studiums von Nachtheim's Arbeit gewonnen.

teils unter seiner Anleitung, teils selbständig ausgeführt hatte, darunter Experimente, bei denen Fehlerquellen vollständig ausgeschlossen sind, beging auch ich den verhängnisvollen Trugschluss. In meinen Anschauungen wurde ich durch meine Untersuchungen über die Keimblätterbildung bei der Biene bestärkt. Nach Petrunkewitsch (1903) sollen die Urgenitalzellen der Drohnen, die von einer begatteten Mutter abstammen, Abkömmlinge der kopulierten Richtungskörper sein. Aus diesen soll infolge rascher Vermehrung des „Richtungskopulationskerns" ein auffallender Komplex von besonders gelagerten und gearteten Zellen entstehen, die er als „Rz-Zellen" bezeichnet und die nach seinen Angaben nur im Drohnenei, nicht aber im befruchteten Ei nachzuweisen sind. Das ist aber, wie mir meine ersten Präparate zeigten, nicht der Fall. Die „Rz-Zellen" sind nichts anderes als Abkömmlinge der Dotterzellen, die sowohl im befruchteten wie unbefruchteten Eiern vorhanden sind. Ich habe das meinem Vater mitgeteilt und darauf hingewiesen, dass Petrunkewitsch einer Täuschung zum Opfer gefallen ist[2]).

2) Nachtsheim (1913) konnte meine Angaben voll bestätigen. Da ihm zugleich bekannt war, dass meine Arbeit stets, wenn auch unausgesprochen unter dem Gesichtspunkte der Geschlechtsbestimmungsfrage gestanden ist, so hätte er es mit vollem Recht als sehr auffallend bezeichnen können, dass ich in meiner Arbeit nicht ausdrücklich auf die Identität meines Zellsyncythiums und der „Rz-Zellen" hingewiesen habe. Er hätte mit dem gleichen Rechte nach den Gründen fragen können. Meiner Antwort hätte er dann entnehmen können, dass ich die Absicht hatte, Petrunkewitsch eine eigene Abhandlung zu widmen. Die Wertlosigkeit seiner zweiten Arbeit war ja durch das Mitgeteilte erwiesen. Für die Oberflächlichkeit seiner ersten besaß ich damals schon mehrere Beweise, die ich zu vermehren gedachte: 1. Mehrere Präparate, die Sperma selbst, ohne Strahlung zeigten. 2. Mehrere mit dem auffallenden Bild der Fig. 11 Nachtsheim's, die Petrunkewitsch weder schildert noch zeichnet. 3. Mehrere Präparate von Drohneneiern, in denen der weibliche Pronukleus auf die konkave Seite hinübergewandert ist. Mir waren diese Bilder der mangelnden Zwischenstadien wegen völlig rätselhaft. Vergeblich suchte ich bei Petrunkewitsch, der doch diese Entwickelungsvorgänge angeblich genau studiert hat, um Aufschluss. Er erwähnt diese Vorgänge überhaupt nicht. Darin ist zum Teil die Ursache meines Schweigens gelegen. Eingetretene äußere Umstände verhinderten später die Verwirklichung meiner Absicht. Der Schluss Nachtsheim's: „dass er sich seiner Feststellung gar nicht bewusst geworden ist", den ich übrigens gleich nach Kenntnisnahme brieflich berichtigt habe, ist daher nicht begründet.

Es sei mir gestattet, eine Bemerkung über das Schicksal des Zellsyncythiums einzuflechten. Auf Grund umfangreicher, 1904 nahezu abgeschlossener, aber infolge der oben erwähnten Umstände nicht veröffentlichten Arbeit kann ich mit Sicherheit sagen, dass sich aus ihm die Serosa entwickelt. Die gleiche Arbeit zeigt so interessante Verhältnisse, dass ein eingehendes Studium der späteren Entwickelungsvorgänge sehr empfehlenswert ist. Das um so mehr, als die Beschaffung von Material in lückenlosen Serien für den in der Bienenzucht Geübten nicht schwer ist. In dieser Hinsicht wurde ich seinerzeit von meinem Vater gut unterstützt und habe dabei seine präzisen Zeitangaben bestätigen können, ohne die einige Bilder leicht Verwirrung hätten hervorrufen können. Das stimmt schlecht mit den Angaben Nachtsheim's überein, die ich natürlich nicht zu beurteilen vermag. Ich kann

Meine Mitteilungen bestärkten meinen Vater in seinen Zweifeln am Werte der Freiburger Untersuchungsergebnisse. Ich glaube dadurch eine der Hauptursachen gegeben zu haben, zu seinem Verhalten, durch das er nachmals in eine so unhaltbare Lage gedrängt wurde, weil er die Petrunkewitsch gegenüber berechtigten, Nachtsheim gegenüber aber völlig haltlosen Hypothesen aufrecht erhielt. Für den Zoologen ist nach Nachtsheim's Untersuchungen jeder Zweifel an der Richtigkeit des Satzes ausgeschlossen: Die normalerweise in Drohnenzellen abgesetzten Eier sind unbefruchtet.

Ich werde mich im folgenden Kapitel auf die Schilderung von Erscheinungen beschränken, wie sie zum Teil im ungestörten Bienenstock zur Beobachtung kommen, zum Teil von durchaus einwandfreien Forschern unter Ausschluss aller Fehlerquellen und unter Kontrolle von einwandfreien Zeugen wiederholt ausgeführt worden sind, die aber mit der Annahme, dass Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern entstehen, unvereinbar sind.

III. Können Drohnen auch aus befruchteten Eiern entstehen?

1. Jeder erfahrene Bienenzüchter weiß, dass von Ende April ab und im Laufe der folgenden Wochen die Erzeugung von Drohnen kaum hintangehalten werden kann. Wo nur immer die Möglichkeit gegeben ist, versuchen die Bienen Drohnenzellen zu errichten. Dieser Trieb, dem auffallenderweise bei der Beurteilung mancher biologischer Fragen nicht die genügende Würdigung zuteil geworden ist, ist so stark, dass in jeder Lücke, die durch fehlerhaften Bau der Rahmen oder durch schadhaft gewordenes Wachs entstanden ist, ja in den Zwischenräumen zwischen den Waben, wenn diese nicht sorgfältig im richtigen Abstand aneinander gereiht worden sind ebenso wie an den Fenstern und Seitenwänden, wenn sie den Bau

---

nur meine Erfahrungen in dieser Hinsicht feststellen. Ebensowenig vermag ich zu entscheiden, ob mein Vater bei der Auswahl meines Materials besonders sorgfältig zu Werke gegangen ist, oder ob seine in 10 Jahren naturgemäß geschwächten Augen den Widerspruch erklären. Vor 10—15 Jahren, also zur Zeit seiner meisten und wichtigsten Experimente, war das noch nicht der Fall.

Eine Frage kann ich sicher entscheiden: Die von mir untersuchten (etwa 60—70) Eier von einer unbegatteten Königin entwickelten sich auffallend langsam. Mit 12—16, ja mit 20 Stunden, also in einem Alter, in dem das Blastoderm völlig ausgebildet sein sollte, zeigten sie noch Furchungsstadien, resp. das Heraustreten der Furchungskerne an die Peripherie. Dieses Material habe ich selbst in den Ferien in Darmstadt gesammelt. Da es von einer Mutter stammte, so ist zwar das Wirken eines Zufalls nicht ganz ausgeschlossen, aber doch sehr unwahrscheinlich. Nachtsheim schreibt: „Die Zahl der von Arbeiterinnen stammenden Eier, welche mir zur Verfügung standen, war nicht groß genug um diese Frage zu entscheiden. Immerhin muss ich es für unwahrscheinlich halten, dass der erwähnte Unterschied zwischen Arbeiter- und Königindrohneneiern besteht.“ Einen Grund gibt er nicht an. Ich bemerke dazu, dass die genaue Altersbestimmung von Arbeiterinnen unmöglich ist.

nicht richtig abschließen, nach kurzer Zeit Drohnenzellen angelegt worden sind. Bei den verschiedenen Bienenrassen ist dieser Trieb verschieden stark ausgebildet. Bei der Heidebiene z. B. in so hohem Maße, dass ein rationeller Betrieb häufig in Frage gestellt ist.

Fast ebenso regelmäßig werden um diese Zeit hochgewölbte und etwas erweiterte Zellen, die Drohnenlarven enthalten, mitten zwischen der lückenlosen, gedeckelten Arbeiterbrut gefunden. Sie erregen stets den Ärger des Imkers, und wenn sie in großer Zahl auftreten, wohl auch seine Besorgnis, die schon manchen Unerfahrenen veranlasst hat, die Königin als untauglich zu entfernen. Dzierzon und seine Anhänger erklären diese Erscheinung damit, dass sich die Königin bisweilen „irrt". Auch Petrunkewitsch und Nachtsheim akzeptieren diese recht sonderbare Interpretation logischerweise. Denn eine andere Erklärungsart ist von ihrem Standpunkt aus nicht möglich. Armbruster (1913) spricht von „Willkür". Mit dem gleichen oder, wie mir scheint, mit mehr Recht könnte Lenhossek's (1903) Hypothese von der geschlechtlichen Präformation hier zur Erklärung herangezogen werden. Es wäre nur die Hilfsannahme notwendig, dass zahlreiche Drohneneier von den Bienen wieder entfernt werden, einzelne aber übersehen werden. Die Entfernung von Eiern und Larven aus den verschiedensten, zum Teil bekannten, zum Teil unbekannten Ursachen ist ja eine gewöhnliche Erscheinung im Bienenleben.

Auf diese Auffassung komme ich an anderer Stelle zurück. Hier will ich die von mir kurz skizzierten Erscheinungen mit einigen besonders charakteristischen Beispielen belegen, wie sie uns in der Bienenliteratur häufig entgegentreten.

Der Lehrer der Bienenzucht Meyer, Gadernheim, berichtet über einen solchen Fall: Er besaß ein starkes Volk mit prächtiger Königin. Aus rationellen Gründen unterdrückte er, gegen seine sonstige Gewohnheit, jede Drohnenzellenanlage. Bis Mitte April gelang ihm das. Alle Waben zeigten lückenlosen Arbeiterbau mit entsprechender Brut. „Bei genauer Besichtigung zeigten sich in verschiedenen Ecken doch wieder Drohnenzellen, die schleunigst entfernt wurden." Schon nach einiger Zeit trat mitten in der Arbeiterbrut vereinzelte Drohnenbrut auf, die in den folgenden Tagen in so beunruhigendem Maße zunahm, dass er beschloss, die Königin zu töten. Mitleid mit dem prächtigen Tier ließ ihn aber von seinem Vorhaben absehen. Er hing vielmehr dem Volke zwei Drohnenwaben ein „in der Erwägung, dass einem richtigen Volk im Sommer auch Drohnenbrut gehört". Als er nach einiger Zeit das Volk wieder revidierte, waren beide Drohnenwaben mit regelrechter Drohnenbrut besetzt, während alle Arbeiterwaben wieder das ursprüngliche Bild, nämlich tadellos geschlossene Arbeiterbrut zeigten. Seine Freude darüber, dass er das für krank gehaltene Muttertier

nicht getötet hatte, war groß. Eine Erklärung dieser Erscheinung war ihm nicht möglich.

Um eine solche anzubahnen, seien folgende, ebenfalls der Praxis entnommene, also nicht experimentell herbeigeführte, Beispiele mitgeteilt.

C. Theilmann, ein amerikanischer Großbienenzüchter, machte im Jahre 1885, also sicher nicht beeinflusst durch die, erst 1898 aufgestellte Theorie Dickel die Beobachtung, dass königinlos gewordene Schwärme die Fähigkeit haben, aus dargereichter Arbeiterbrut die drei Bienenformen, Königinnen, Drohnen und Arbeitsbienen heranzuziehen. Später von ihm in fünf Fällen angestellte Versuche bestätigten die Richtigkeit seiner damaligen zufällig gemachten Beobachtungen.

W. Ditmar entnahm einem seiner Königinzuchtstöcke die Königin, die er gerade auf der letzten Wabe bei der Eiablage überraschte, um sie anderweitig zu verwerten. Nach einigen Tagen legten die Bienen über den, aus den Eiern hervorgegangenen Larven drei Weiselzellen und fünf Drohnenzellen an auf Kosten der benachbarten Arbeiterzellen. In diesen fünf Zellen entwickelten sich Drohnen, die er kurz nach dem Ausschlüpfen in einem Zustande, in dem sie noch flugunfähig waren, beobachtete. Die Möglichkeit, dass es sich um zugeflogene Drohnen aus einem fremden Volke handelte, ist somit ausgeschlossen. Es ist vielmehr sicher, dass sie sich aus Eiern entwickelt haben, die ursprünglich in Arbeiterzellen abgelegt waren, also unzweifelhaft befruchtet waren. Der Einwand, die Königin könne sich „geirrt“ haben, wird in diesem Falle dadurch widerlegt, dass die Bienen jene Zellen nachträglich umformten.

Ähnliche Berichte, in denen mitgeteilt wird, dass über Eiern oder jungen Larven, die in Arbeiterzellen zur Entwickelung kamen, also sicher befruchtet waren, die drei Bienenformen nachträglich herangezogen wurden, wenn die Völker durch Zufall oder Ungeschick des Imkers weisellos geworden waren, finden sich in der Literatur häufig, vielfach mit, vielfach ohne angefügte Erklärungsversuche. In allen Fällen, die genauere Angaben enthalten, wird ausdrücklich betont, dass die entstandenen Drohnen nur befruchteten Eiern entstammen konnten. Die Möglichkeit, dass sie aus Eiern hervorgegangen sind, die nachträglich von eierlegenden Arbeitsbienen abgesetzt sein könnten, wird durch folgende Gründe treffend widerlegt: Nach den Erfahrungen der Bienenzüchter gilt allgemein die Regel, dass Arbeitsbienen erst dann zur Eiablage schreiten, wenn keine offene Brut, also keine Möglichkeit mehr vorhanden ist, Königinnen nachzuziehen. Ferner ermöglicht die Größe der Larven und namentlich der Augenblick ihrer Deckelung eine verhältnismäßig genaue Altersbestimmung, und als letzter und wich-

tigster Beweisgrund kann gelten, dass in keinem Fall frische Eier gefunden wurden, was doch ganz sicher der Fall sein müsste, wenn Legetiere vorhanden wären.

Lehrer Heck, ein sehr erfahrener Bienenzüchter und guter Beobachter, hat festgestellt, dass das Entstehen von Drohnen unter den geschilderten Verhältnissen nicht zu jeder Jahreszeit zu beobachten sei. Niemals aber bleibt es nach seinen Mitteilungen aus im zeitigen Frühjahr (März), also zu einer Zeit, zu der normalerweise Drohnen noch nicht vorhanden sind, und ganz besonders zahlreich dann, wenn man die von Arbeiterbrut besetzte Wabe halbkreisförmig zuschneidet. Die Drohnen entstehen dann nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend an den eingekürzten Rändern, wo eine Umwandlung der Arbeiterzellen in Drohnenzellen leichter möglich ist. Ich mache auch hier wieder darauf aufmerksam, dass die Bienen stets versuchen, über den zur Heranzucht von Männchen bestimmten Larven Drohnenzellen zu errichten.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass Dzierzon mit den von mir geschilderten biologischen Vorgängen wohlvertraut war und dass er sie als häufige Erscheinung kannte. So berichtet er selbst, dass „oft“ nach Entmutterung der Kolonie gegen die Regel mitten in der gedeckelten Arbeiterbrut auch hochgewölbte Drohnenzellen anzutreffen sind, gleichzeitig mit den Nachschaffungszellen für Königinnen (Bienenzeitung Bd. IX, 1853) [Ich mache auf das Datum aufmerksam sowie auf das obige Zitat von Siebolds (1856). Vielleicht haben gerade diese Erscheinungen ihn in seinen theoretischen Anschauungen wankend gemacht.]

Haben wir somit eine Reihe von Tatsachen kennen gelernt, die beweisen, dass Drohnen nicht unbedingt aus unbefruchteten Eiern entstehen müssen, vielmehr recht häufig auch aus befruchteten Eiern hervorgehen, so dürfen wir wohl ohne Gefahr eines Fehlschlusses die eingangs erwähnte biologische Erscheinung dahin deuten, dass sich die Königin bei ihrer Eiablage nicht „geirrt“ hat, dass vielmehr auch in diesen Fällen, die bald seltener, bald recht häufig vorkommen, aus befruchteten Eiern Drohnen hervorgegangen sind. In diesen Fällen löste nicht eingetretene Weisellosigkeit, sondern der Schwarmtrieb, der ja biologisch in gleicher Weise wirkt, den Anreiz aus. Der physiologische Zustand des Volkes, den der Imker als Drohnentriebigkeit bezeichnet, findet keine normale Ableitung. Der in der verschiedenen Zellengröße gegebene Regulator erweist sich als zu schwach. Nicht bei der Königin, sondern bei den Arbeitsbienen ist der „Irrtum“ zu suchen.

2. Die Fähigkeit der Arbeitsbienen, aus Arbeiterlarven Drohnen zu erziehen, ist für die Praxis von hohem Werte. Nach zerstreuten Mitteilungen in der Bienenliteratur, die aber keinen klaren Einblick gewähren, ist sie bei der Reinzucht der italienischen Bienen schon

verwandt worden. In größerem Umfange ist das durch Petillot bei einer anderen Bienenrasse geschehen. Seine Methode ist so interessant und für unser Problem so bedeutungsvoll, dass ich sie eingehend schildern will.

Petillot, der Vorstand des Bienenzüchtervereins Heiligenwald und Landsweiler (Rheinlande) beschloss mit seiner Imkergemeinde, die goldgelbe amerikanische Bienenrasse einzuführen, und sie inmitten seiner rein deutschen, also schwarzen Bienen rein weiterzuzüchten. Dass das möglich ist, weiß jeder erfahrene Imker. Voraussetzung ist naturgemäß das Vorhandensein einer möglichst großen Zahl reinrassiger Drohnen, im vorliegenden Fall also möglichst vieler amerikanischer und möglichst weniger deutscher Männchen. Petillot ließ sich einen Schwarm für einen recht erklecklichen Preis aus Amerika kommen, der anfangs Mai eintraf, aber während seiner Reise so stark dezimiert worden war, dass es fraglich erschien, ob er im Laufe des Jahres überhaupt noch Drohnen hervorbringen werde. Um trotzdem die genügende Zahl von Männchen zu erhalten, „okkulierten“ sieben Bienenzüchter seiner Gemeinde ihre schwarzen, um diese Zeit schon drohnentriebigen Völker mit Arbeiterlarven der goldgelben Rasse. Nach Verlauf der entsprechenden Zeit bot sich der interessante Anblick, dass in den schwarzen Bienenkolonien goldgelbe Drohnen ein- und ausflogen. Ihre Zahl war zwar nicht allzugroß, aber sie genügte, um mit ebenfalls aus Arbeiterlarven nachgezogenen Königinnen noch im gleichen Jahre „über 50% Reinbefruchtung“ zu erzielen.

Angesichts dieses wenig erschöpfenden Berichts habe ich mich an Herrn Petillot gewandt mit der Bitte um genauere Angaben über die von ihm angewandte Methode des „Okkulierens“ und ihrer Erfolge. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Siebenzigjährigen meinen besten Dank für seine Bemühungen auch an dieser Stelle auszusprechen.

Er schreibt mir (15. April 1914): „Wir wählen ein Volk in möglichst schwarmreifem Zustand. Das ist Grundbedingung. Diesem werden alle gedeckelten Drohnen „geköpft“, also vernichtet. Starke Larven in noch offenen Zellen werden ausgezogen und alle kleinen Drohnenlarven, deren Futterbrei noch schön weiß ist, werden mittels eines Pinsels sorgfältig ausgehoben und an ihre Stelle 1—2 Tage alte Bienenlarven sorgfältig auf den Futterbrei eingebettet. Selbstverständlich werden von der Drohnenwabe alle Bienen abgefegt, damit sie bei der Arbeit nicht stören. Nach 17 Tagen hatte ich bei meinem ersten Versuch 50% durchaus schöne, kräftige Drohnen, dem Ausschlüpfen nahe. Die benützten Larven waren durchschnittlich 2 Tage alt, dazu 3 Tage als Ei gibt $5 + 17 = 22$ Tage und mit 24 Tagen sind die Drohnen reif zum Ausschlüpfen. Fehlerquellen sind also absolut ausgeschlossen.

Als wir im Jahre 1910 zur Massenokkulierung übergingen, wählten wir schwarze Völker aus und okkulierten Arbeitsbienenlarven aus goldgelben amerikanischen Völkern. In 3—4 Wochen wimmelten die schwarzen Völker von schönen goldgelben Drohnen. Auch die schärfsten Gegner bekehrten sich, als sie dies Schauspiel sahen. Meine jahrelangen Vermutungen haben sich aber bestätigt, denn alle gelben Drohnen haben schwarze Hinterleibsspitzen, was bei den im amerikanischen Volke erzogenen, also von gelben Bienen gepflegten nicht der Fall war. Entweiselung ist nicht notwendig. Bei weisellosen Völkern ist aber das Resultat besser. Bis 90 %."

Haben die von mir oben angeführten Tatsachen schon zur Genüge bewiesen, dass aus befruchteten Eiern sowohl Männchen als Weibchen entstehen können, so ist angesichts des zuletzt vorgebrachten jeder Zweifel ausgeschlossen. Es besteht keine Möglichkeit einer anderen Deutung. Diese Feststellungen, die sich unter Berücksichtigung der mitgeteilten Voraussetzungen von jedem einigermaßen erfahrenen Bienenzüchter leicht nachprüfen lassen, kann die Wissenschaft nicht achtlos beiseite liegen lassen. Es wäre doch ein höchst sonderbarer Zustand, wenn die Zoologie lehrte: Die Drohneneier sind, wie Dzierzon biologisch und Nachtsheim zytologisch nachgewiesen hat, stets unbefruchtet, indessen die Praxis auf der entgegengesetzten Grundlage ausgedehnte Erfolge zu verzeichnen hat.

In dem Berichte Petillot's ist mir besonders die Mitteilung aufgefallen, dass die in den schwarzen Völkern gepflegten Drohnen schwarze Hinterleibsspitzen aufweisen. Der Schluss, dass diese Farbvariation etwa mit Verabreichung des Futterbreis unter dem Einfluss der Pflegemütter sich ausgebildet habe, liegt nahe. Mit unserer derzeitigen Erkenntnis der Vererbungserscheinungen ist er unvereinbar. Dabei ist es gleichgültig, ob wir den Kern oder das Plasma als Vererbungsträger auffassen. Ich habe deshalb Herrn Petillot gegenüber die Vermutung ausgesprochen, dass die amerikanischen Arbeitsbienen gleichfalls schwarze Hinterleibsspitzen besitzen. Meine Vermutung hat sich bestätigt. Wenigstens bis zu einem gewissen Grade, wie die folgende vom 24. April 1914 datierte Mitteilung zeigt: „Die amerikanischen Arbeitsbienen besitzen alle die schwarze Hinterleibsspitze. Sie ist aber sehr klein (nur ein Pünktchen), Königinnen und Drohnen dagegen sind durchaus gelb, wie Gold"[3]).

3) Trotzdem will ich nicht verfehlen, auf den in Züchterkreisen weitverbreiteten „Aberglauben" hinzuweisen, dass z. B. die von einem nicht rassereinen Rüden gedeckte Hündin zur Rassezucht untauglich sei, weil bei dem später erfolgenden Wurfe sich der Einfluss des rasselosen Deckhundes sich bemerkbar mache. Das Thema ist ja auch hier und da bei Erörterung der Mendel'schen Regeln gestreift worden und auf ihrer Grundlage eine Erklärung versucht worden. Nichtsdestoweniger möchte ich auf Grund eigener Anschauung die Frage offen lassen, ebenso auch

3. Ich wende mich einer Gruppe biologischer Erscheinungen zu, die in gleicher einwandfreier Weise das Entstehen von Drohnen auch aus befruchteten Eiern demonstrieren. Ich meine damit die Versuche, die zahlreiche Forscher in den verschiedensten Abänderungen mit Völkern auf reinem Drohnenbau angestellt haben. Sie sind zum Teil auch in die fachzoologische Literatur übergegangen, haben aber nicht die Würdigung erfahren, die sie verdienen. Der Streit der Meinungen war zu hitzig geworden, als dass er kühlen Erwägungen hätte Raum geben können. Nur so ist es zu erklären, dass auch sie unwiderlegt, achtlos beiseite geschoben wurden. Die Schuld trägt auch hier wieder der Trugschluss: Die begattete Königin legt nur einerlei, nämlich befruchtete Eier.

Ich verzichte auf die Schilderung eigener, gemeinschaftlich mit meinem Vater unternommenen Experimente und beschränke mich auf die Darstellung von Versuchen. die jeder Zweifel an der nötigen geübten Sorgfalt ausschließen.

Lehrer Heck, Dudenrod in Oberhessen, berichtet in Bienen-Zeitung 1898 wie folgt: „III. Versuch, der auch schlagend beweist, dass die Bienen nicht nur aus Arbeitereiern, sondern auch aus Arbeiterlarven Drohnen erziehen können.

Der zu Hause vorbereitete Versuch wurde zu Salzburg auf dem Ausstellungsplatz (der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte O.D.) zum Austrag gebracht . . . Ein Volk war schon vor längerer Zeit auf lauter Drohnenbau gebracht worden. Am 3. September wurde es zu Salzburg in Gegenwart vieler Zeugen genauestens untersucht und konstatiert, dass sämtliche vorhandene, gedeckelte Brut nur Arbeitsbienen enthielt und nicht eine einzige hochgewölbte vorgefunden wurde, die eine Drohne enthalten hätte. Hierauf wurde die Mutterbiene abgefangen und der Stock versiegelt. 4 Tage später wurde derselbe wieder in Gegenwart vieler Zeugen geöffnet. Und was fand man jetzt? Außer 7 Weiselzellen hätte sich das Völkchen auch 8 zum Teil dem Verdeckeln sehr nahestehende Drohnen erzogen. Dieselben konnten unmöglich aus Eiern herangezogen sein, denn dazu war der Zeitraum von 4 Tagen viel zu kurz.“

Da bei diesem Versuche der Einwand, es könne der Zufall eine Rolle gespielt haben, denkbar wäre, mögen folgende Parallelversuche Heck's geschildert werden, die 1907 gelegentlich der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte in Frankfurt a. M. von ihm öffentlich ausgeführt wurden (Bericht in: Hessische Bienenzeitung

meinen obigen Mitteilungen keine entscheidende Bedeutung zumessen. Ich werde gelegentlich der Erörterung über die Kreuzungsergebnisse auf eine im Bienenleben allgemein bekannte Erscheinung zu sprechen kommen, die solche Zweifel berechtigt erscheinen lassen. Ich werde durch direkte darauf gerichtete Versuche dieser Sache im Laufe des Jahres näher treten.

1907). Er brachte am 1. August ein seit etwa 14 Tagen auf reinem Drohnenbau befindliches, nicht mehr drohnentriebiges Volk zur Ausstellung. Unter Gegenwart von Prof. Merz, Dr. Jakobsthal, Dr. med. Siemon, Dr. med. Schmeel, Lehrer Buss, Gerlach, Günther und Watzel wurde am 1. August das Volk untersucht und festgestellt, dass sämtliche Drohnenzellen ausschließlich Arbeiterbrut in allen Stadien enthielten. Hierauf wurde die Brutwabe, auf der sich die Königin befand, mit den darauf sitzenden Bienen in eine andere Wohnung verbracht. Dann wurden beide Stöcke, um jeden Eingriff unmöglich zu machen, verschnürt und versiegelt. Am 9. August waren alle Herrn wieder zur Stelle. Die Untersuchung ergab: a) Im königinlosen Stock: vier verdeckelte, eine noch offene Weiselzelle. Auf einer Wabe etwa ein Drittel flachgedeckelte Arbeiterbrut, zwei Drittel hochgedeckelte Drohnenbrut. Die nächste Wabe zeigte Arbeiter und Drohnen bunt gemischt. Zahlreiche hochgewölbte Zellen wurden geöffnet und ihre Insassen unzweifelhaft als Drohnen erkannt. Insgesamt waren etwa 300 Drohnen vorhanden. b) Das Vergleichsvölkchen, also das mit der Königin versehene ergab reine Arbeiterbrut. Nicht eine einzige hochgewölbte Zelle war vorhanden.

Den gleichen Versuch hat Bresslau (1908a) mit dem gleichen Erfolg angestellt. „Nach 10 Tagen wurden in dem jetzt weisellosen Volk D, dem die Brutwabe belassen worden war, inmitten der zum Teil nach Arbeiterart gedeckelten, zum Teil noch ungedeckelten Brut neben 5 Weiselzellen 6 hochgedeckelte, also Drohnenlarven enthaltende Zellen beobachtet. Später kamen noch mehrere hinzu, am 9. April habe ich notiert: In Stock D zahlreiche junge Drohnen. Da bis dahin seit dem Beginne des Experiments nur 22 Tage, also der Zeitraum, der ungefähr der normalen Entwickelungsdauer von Drohnen entspricht, verflossen waren, so können diese Drohnen nur aus der am 18. März in den Arbeiterzellen des anscheinend normalen Völkchens vorhanden gewesenen Brut, nicht aber, wie man sonst vielleicht annehmen könnte, aus den Eiern drohnenbrütig gewordener Arbeiterinnen hervorgegangen sein. Die Königin, von der diese Eier abgelegt worden waren, hatte inzwischen im Kasten E regelrechte Arbeiterbrut abgesetzt und erwies sich auch späterhin als durchaus normal.“ Trotz seiner mehrjährigen Bemühungen konnte Bresslau den Versuch mit Erfolg nicht mehr anstellen. Er schließt daraus, dass aus dem singulären Befund ein Befruchtetsein aller Drohneneier nicht gefolgert werden darf. Das stimmt mit meiner Ansicht überein. Aber andrerseits geht aus diesem und den beiden vorerwähnten Versuchen unzweideutig hervor, dass aus befruchteten Eiern nicht nur Königinnen und Arbeitsbienen, sondern auch Drohnen nicht ausnahmsweise, sondern in großer Zahl entstehen können und dass ebenso Arbeiterlarven zu beiderlei Ge-

schlechtstieren herangebildet werden können. Ausschlaggebend sind die physiologischen Zustände des Volkes, hier die Weisellosigkeit.

4. Eine sehr entscheidende Rolle bei der Beurteilung unserer Frage spielen die Übertragungsversuche. Hier ist allerdings große Vorsicht geboten, denn nirgends fließen die Fehlerquellen so reichlich wie bei diesen Versuchen. Ich werde mich daher auf zwei, jeder Kritik standhaltende Beispiele beschränken. Einige allgemeine Bemerkungen aber seien vorausgeschickt.

Nur als Folge des von Dickel gezogenen Trugschlusses ist es verständlich, dass alle Übertragungsexperimente von seinen Gegnern in Bausch und Bogen verworfen worden sind. Allerdings muss hier festgestellt werden, dass das nur insoweit der Fall ist, als sie der Dzierzon'schen Lehre direkt zuwiderlaufen. Die Übertragungsversuche Knocke's, der Eier aus Weiselzellen in Arbeiterzellen übertrug und angeblich Arbeitsbienen erhielt, werden von ihnen als vollgültig akzeptiert. Als Beweis gegen die Richtigkeit der Dickel'schen und seiner Freunde Befunde werden nicht etwa erneute Nachprüfungen, sondern die Misserfolge Bessel's (1868), Kleines (1867), Sanson's et Bastian's (1868) angeführt. Nach den übereinstimmenden Angaben jener Autoren wurden die übertragenen Eier alsbald entfernt. Daraus den Schluss zu ziehen, die entsprechenden Experimente Dickel's und seiner Anhänger seien falsch, ist doch wohl kaum angängig. Was jenen infolge Ungunst der Verhältnisse, Nichtbeachtung der wesentlichen Vorbedingungen oder Ungeschicklichkeit misslang, kann späteren Forschern doch sehr wohl glücken. Wie würde wohl die Antwort lauten, wenn Dickel diesen Schluss auf die mikroskopischen Befunde übertragen wollte und sagen: Weil Petrunkewitsch nur Strahlung gefunden hat, kann die Angabe Nachtsheim's, er habe das Sperma selbst gefunden, unmöglich richtig sein.

Bei dem Versuche Bessel's, auf den sich ja vorwiegend bezogen wird, liegen die Ursachen des Misslingens ganz offenkundig zutage. Bessel's schnitt nämlich mit dem Ei ein Stück des Zellenbodens aus und „lötete“ ihn mit einer heißen Nadel auf dem Boden der neuen Zelle fest. Nun weiß jeder Bienenkenner, dass Brutpflege und Eiablage — ich werde darauf noch eingehender zu sprechen kommen — nur dann eintritt, wenn die Zellen von den Bienen „beleckt“, „behobelt“, „bespeichelt“ worden sind, und wie die verschiedenen Bezeichnungen alle lauten. Das Ergebnis dieser Arbeit ist ein feiner, fettglänzender Überzug. Dieser wurde natürlich bei Bessel's Versuch vollständig zerstört und deshalb die Eier als Fremdkörper entfernt.

Auch mein Vater hat in den meisten Fällen bei seinen Übertragungen keinen Erfolg gehabt. Er betont ausdrücklich, dass anfangs regelmäßig, später fast regelmäßig die Eier entfernt worden

sind. Die Ursache erblickt er darin, dass es nur selten gelingt, ihnen den nötigen festen Halt zu geben. Bei der folgenden Pflege werden sie daher von den Arbeitsbienen rein mechanisch losgerissen und dann entfernt. Wenn es nun ihm und einigen anderen Forschern gelungen ist, durch Fleiß und Ausdauer die notwendige Fertigkeit und die Kenntnis der bedingenden Faktoren zu erwerben und zu positiven Resultaten zu gelangen, dann ist es Pflicht der Wissenschaft, diese Fälle zu prüfen und nachzuforschen, ob und wie sie sich mit unserer derzeitigen Erkenntnis vereinigen lassen.

Ich beziehe mich im folgenden absichtlich nicht auf eigene ältere Versuche oder Versuche meines Vaters, sondern auf solche von zuverlässigen Autoren, die ohne jede Voreingenommenheit an die Sache herantraten. Um jeden Irrtum auszuschließen, zitiere ich dabei wörtlich:

Redakteur der Hessischen Bienenzeitung, Lehrer und hessischer Wanderlehrer der Bienenzucht, Herr Hensel, berichtet in „Bienenzeitung" 1898: Im Juni setzte ich drei Völkchen mit befruchteter Königin in kleine Versuchskästchen. Am 11. Juli fing ich die Königinnen ab. Am 13. Juli morgens 10 Uhr öffnete ich meinen stärksten Vieretager und schob eine, mit etwas Honigwasser bespritzte, reine Drohnenwabe in das Brutnest, direkt an die Wabe, auf welcher die Königin saß und schloss den Stock. Darauf entnahm ich den drei Versuchsvölkchen sämtliche offene Brutttafeln, kehrte die Bienen in die Kästchen ab, brach die schon ausgezogenen Weiselzellen aus und gab die Tafeln anderen Völkern. Nun nahm ich drei leere, saubere Waben, bespritzte sie mit etwas Honigwasser und bildete nach englischer Methode in den einzelnen Waben je vier, drei und zwei Weiselzellen, indem ich an je drei aneinander stoßenden Zellen die senkrechte Mittelwand vorsichtig ausbrach. Gegen 11 Uhr, also nach ungefähr einer Stunde, öffnete ich den Vieretager und fand zu meiner Freude die Königin auf der Drohnenwabe und die eine Seite der Wabe fast vollständig mit Eiern bestiftet. Die Königin ließ ich ablaufen, kehrte das Volk ab und übertrug nun mit einem in Honigwasser abgewaschenen, ganz feinen Marderpinsel je vier, drei, zwei Eier in die hergestellten Zellen, brachte in die Nähe eines jeden Eies eine Spur Königin-Futterbrei aus den ausgebrochenen Weiselzellen und hing die Waben den Völkchen ein. Bemerken muss ich noch, dass der Pinsel vorsichtig unter das Ei geschoben und dann gedreht wird. Dadurch sitzt das Ei auf der Spitze des Pinsels und wird nun in die neue Zelle gebracht und ebenfalls durch eine Drehung auf den Boden gesetzt. Die Lage des Eies muss aber dieselbe sein wie in der ursprünglichen Zelle. Die drei Völkchen erhielten am zweiten Tage je 1 Pfund Honig. Ich konnte den sechsten Tag kaum erwarten. Am 19. Juli öffnete ich das erste Volk, das die Wabe mit vier Eiern er-

halten hatte. Aber nur zwei Weiselzellen waren ausgezogen. Die beiden zuerst übertragenen Eier waren verschwunden. In den zwei anderen Völkchen fand ich drei und zwei Weiselzellen ausgezogen. Also von neun übertragenen Eiern hatte ich sieben mit Larven besetzte Weiselzellen. Nun wartete ich mit größter Spannung bis zum 28. Juli, dem 15. Tag. Ich wollte mich jetzt überzeugen, was in den Weiselzellen war, denn waren Königinnen darin und ich überging den 16. Tag, so schlüpfte möglicherweise inzwischen schon eine oder die andere aus, und die übrigen Näpfe wurden nebst Inhalt vernichtet. In den Völkchen mit zwei Weiselzellen öffnete ich je eine und fand zwei vollständig ausgewachsene Königinnen, und in den Völkchen mit drei Weiselzellen öffnete ich zwei und fand ebenfalls zwei Königinnen. Ich ließ also in jedem Völkchen eine Weiselzelle und fand am 17. Tag beim Nachsehen drei muntere Königinnen. Alle drei wurden regelrecht befruchtet. Zwei davon habe ich anderen Völkern, welche abgängige Mütter hatten, zugesetzt, eine bleibt als Reservekönigin bis zum Frühjahr sitzen."

Meyer, Gadernheim, berichtet (Bienenzeitung 1898): Sie können sich ja wohl recht gut vorstellen, wie schwer es einem fallen muss, sich einer völlig neuen Lehre zu befreunden, wenn man als Lehrer der mit Bienenzucht jahrelang eine andere vorgetragen hat und sich dermaßen in sie hineinlebte, dass sie einem gleichsam in Fleisch und Blut übergegangen ist." „Nach langem, vergeblichem Bemühen hatte ich endlich am 21. Juli das Glück, eine Königin beim Absetzen von Eiern zu treffen, die sie in Drohnenzellen legte. Ein Volk, mit dem ich Versuche anzustellen beabsichtigte, war an jenem Tage gerade 15 Tage lang weisellos und von Eiern oder Larven, die etwa Irrtümer veranlassen könnten, enthielt es keine Spur. Von diesen frisch gelegten Drohneneiern übertrug ich nun mittels einer an der Spitze gebogenen Nadel eine Anzahl in Arbeiterzellen dieses weisellosen Volkes. Am 24. Juli bemerkte ich beim Nachsehen, dass acht Eier fehlten und drei Weiselzellenanfänge entstanden waren. Die Untersuchung am 30. Juli ergab, dass zwei der Näpfe leer waren, der dritte aber eine Larve enthielt und sich regelmäßig zur Weiselzelle ausgebildet hatte, die dem Deckeln nahe war. Am 16. und 17. Tage nach dem Experiment sah ich wieder nach und erwartete, eine Königin sei aus der Zelle zur Welt gekommen, aber vergebens: Die Zelle war noch geschlossen, hatte jedoch ein regelrechtes Aussehen. Ich bemeisterte nun meine Ungeduld noch weitere 4 Tage. Am 11. August, also am 21. Tag nach der Eiübertragung, da nahm ich mir vor, jetzt endlich Klarheit zu bekommen. Ich blies die Bienen durch Rauch weg und beim ersten Anblick glaubte ich schon, die Nymphe sei abgestanden, weil die Zelle noch geschlossen war. Beim näheren Zuschauen aber

bemerkte ich, dass der Deckel halb aufgebissen war und sich zwei große Fühler in dem Spalt blicken ließen. Gespannt sah ich eine Weile zu und hoffte, das Wesen werde auf natürlichem Wege vor meinen Augen die Zelle verlassen. Es dauerte mir jedoch schließlich zu lang und daher packte ich den Deckel behutsam und riss ihn ganz ab. Was aber kam heraus? Eine prächtige Mutterbiene, die ihre Glieder eifrig streckte und von den Arbeitsbienen überaus freudig empfangen wurde.

Meine Hände haben das Ei übertragen aus einer Drohnenzelle in eine Arbeiterzelle, meine Augen haben gesehen, dass an einem sogen. Drohnenei am 21. Tag eine Königin ausgelaufen ist. Bei der heutigen Revision fand ich dieselbe bereits befruchtet, und soviel ich weiß, bin ich der erste Bienenzüchter, der jetzt eine Königin besitzt, die er auf Grund Ihrer Lehre direkt aus einem Drohnenei erzogen hat."

Fehlerquellen können in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden. Ebenso steht die Zuverlässigkeit der Berichterstatter außer Zweifel. Wohl aber ist der von ihnen an ihre Experimente geknüpfte Schluss nicht haltbar, dass nämlich alle von der begatteten Königin abgesetzten Eier befruchtet sein müssten. Da aus unbefruchteten Eiern unmöglich weibliche Wesen entstehen können, muss zugegeben werden, dass dieser Schluss sehr nahe liegt. An seiner Richtigkeit könnte wohl überhaupt nicht gezweifelt werden, wenn nicht die Untersuchungen Nachtsheim's den Beweis erbracht hätten, dass er unzulässig ist. Ebenso unzulässig ist aber auch der Schluss dieses Autors, dass die in Drohnenzellen abgesetzten Eier stets unbefruchtet seien, vielmehr müssen, wie die Experimente zeigen, Ausnahmen vorkommen. Diese Ausnahmen treten aber unter vollkommen normalen Verhältnissen auf und sind nicht seltene Zufallserscheinungen, wie das Resultat Hensel's einwandfrei beweist. Der schroffe Gegensatz, in dem hier Biologie und Cytologie zu stehen scheinen, muss aufgeklärt werden. Eine Handhabe hierzu bieten uns die Angaben über die Zeit der Eiablage. In beiden Fällen wurden die Eier im Monate Juli in Drohnenzellen abgesetzt, zu einer Zeit also, zu der normalerweise Drohnen nicht mehr entstehen, oder um mit dem Imker zu sprechen, der Drohnentrieb erloschen ist. Da um diese Zeit, wie der Versuch Heck's beweist, die Eier in der Regel befruchtet sind, auch wenn sie in Drohnenzellen abgelegt werden, so wird es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die begattete Königin während der Schwarmzeit in Drohnenzellen ausschließlich unbefruchtete Eier, mit dem Abflauen des Triebes nach Erzeugung von Geschlechtstieren mehr und mehr befruchtete, unter Umständen ausschließlich befruchtete Eier absetzt. Es ist interessant, dass Lenhossek (1903) auf Grund theoretischer Erwägungen zu dem gleichen Resultat gekommen ist.

Er bezeichnet es als eine Unüberlegtheit, zu behaupten, die Befruchtung wirke geschlechtsbestimmend. Vielmehr lege die Königin zu gewissen Jahreszeiten männlich präformierte Eier, die nicht befruchtet werden können.

Ich gestehe, dass mein Ergebnis überraschend ist und deshalb etwas Unbefriedigendes besitzt. Ich wüsste aber keine andere Erklärung zu geben. Die Beobachtungen Hensel's und Meyer's, sowie viele andere, sind unbedingt richtig. Ich habe ähnliche Erfolge auf dem Stande meines Vaters und dem des Handelsbienenzüchters Mulot mehrfach beobachtet und mich davon überzeugen können, dass Fehlerquellen nicht zu entdecken waren. Die genannten Experimentatoren zogen daher den Schluss, dass die mikroskopischen Ergebnisse auf Irrtum beruhten. Diesem Schluss aber widerspricht die Theorie meines Vaters selbst. Nach seiner Auffassung müssen die in Drohnenzellen abgesetzten Eier durch die erste Berührung mit den Arbeitsbienen geschlechtlich unabänderlich bestimmt sein. Wenn aber nach der Darstellung unserer Gewährsmänner angenommen werden müsste, dass die Eier von den Bienen unberührt geblieben sind, so müsste eine Häufung von glücklichen Zufällen vorausgesetzt werden, die nicht mehr als unwahrscheinlich, sondern als unmöglich bezeichnet werden muss.

Also auch vom Standpunkte meines Vaters aus ist nur die Annahme möglich, dass die in jenen Drohnenzellen abgesetzten Eier sich gar nicht zu Drohnen, sondern zu Arbeitsbienen entwickelt hätten, oder doch bestenfalls erst nachträglich in Männchen umgewandelt worden wären. Sie waren auf „geschlechtliche Indifferenz" behandelt worden. Bei ihrer mikroskopischen Untersuchung wäre sicher Sperma gefunden worden. So erklärt sich auch der Befund Petrunkewitsch's, dass er in einem Drohnenei Spermastrahlung gefunden habe.

Dzierzon, als gründlicher Kenner der Bienenbiologie, erkannte die Richtigkeit obiger Versuche durchaus an und steht damit in wohltuendem Gegensatze zu jüngeren und unerfahrenen Verteidigern seiner Lehre, die einfach alles, was ihnen nicht passt, als Lüge und Fälschung bezeichnen. Seine Erklärung war anthropomorph. Sie lautete: „So dumm wird doch die Königin nicht sein, dass sie am 11. Juli noch Drohneneier legt." Das deckt sich aber letzten Endes mit meinen Ergebnissen.

Mag man nun einer naturgesetzlich bedingten, einer willkürlichen oder einer verstandesmäßigen Befruchtung den Vorzug geben, das eine steht fest: Die normal begattete Königin legt unter normalen Verhältnissen nicht nur unbefruchtete, sondern auch befruchtete Eier in Drohnenzellen ab.

5. Die Erfahrungen der Bienenzüchter bei Kreuzung verschieden gefärbter Rassen haben von jeher eine große Rolle im Kampfe um

Dzierzon's Lehre gespielt. Die vielen Für und Wider nötigten vorsichtige Forscher zur Reserve. Am besten zeige ich das an einem Zitate Goldschmidt's (1911): „Wenn man auch annimmt, dass im allgemeinen die Dzierzon'sche Lehre, nach der unbefruchtete Eier ♂, befruchtete ♀ liefern, zu Recht besteht, so lässt sich doch bei einiger Vorsicht zunächst nur sagen, dass unbefruchtete Eier sicher ♂ liefern. Ob aber nicht auch befruchtete Eier ♂ geben können, lässt sich vorderhand nicht mit Sicherheit entscheiden. Seit Dzierzon finden sich immer wieder in der Literatur Fälle verzeichnet (vor allem durch Pérez), dass in Bastardstöcken ♂ mit Bastardcharakter auftreten, was ja nur möglich ist, wenn sie aus befruchteten Eiern entstehen. Man hat stets dagegen eingewandt, dass sie die zufälligen Nachkommen von Bastardmüttern gewesen seien, ein Einwand, der aber weder bewiesen, noch nach Kenntnis der Bastardierungsgesetze wahrscheinlich ist. Es sind allerdings in dem so viel diskutierten Bienenproblem durch die besonderen Verhältnisse im Bienenstaate so viel Fehlerquellen zu berücksichtigen, dass bisher noch jede Möglichkeit eines einwandfreien Beweises gegen die Dzierzon'sche Lehre fehlte.“ Diesen einwandfreien Beweis habe ich in Vorstehendem erbracht. Ich würde daher auf die Kreuzungsverhältnisse überhaupt nicht eingehen, wenn nicht in letzter Zeit dieselben in einseitiger Weise ausgebeutet und gegen Dickel verwandt worden wären. Das Gegenteil wäre eher möglich, denn der Satz bleibt unerschüttert: Es besteht keine einzige Beobachtung, die unbedingt zugunsten Dzierzon's, wohl aber sehr viele, die zu seinem Ungunsten sprechen. Umgekehrt aber ist es auch nicht zulässig, aus ihnen allein einen Gegenbeweis abzuleiten. Es steht fest, dass zu einer Zeit, zu der die italienische Biene erst ganz kurz eingeführt worden war, also eine weitverbreitete Bastardierung und damit mangelnde Reinrassigkeit der Königin sehr unwahrscheinlich ist, bei Kreuzung deutscher Drohnen mit italienischen Müttern, auch die männlichen Nachkommen nicht rein italienischen Typus zeigten. Ebenso steht aber auch fest, dass die italienischen Drohnen auch in ihrer Heimat durch große Farbvariabilität ausgezeichnet sind. Weiterhin liegen beglaubigte Beispiele vor, dass bisweilen auch die überwiegende, fast die gesamte Nachkommenschaft von Arbeitsbienen, obwohl sie sicher aus befruchteten Eiern stammten, den rein mütterlichen Typus zeigten, dass dieser also dominant war.

Cuénot beobachtete eine rein schwarze, höchstwahrscheinlich im Mendel'schen Sinne homozygote Königin, deren Arbeiternachkommen durch gelbe Färbung die Merkmale des italienischen Vaters deutlich zum Ausdruck brachten. Die 300 von Cuénot beobachteten Drohnen waren mit Ausnahme von zweien rein schwarz. Diese zwei zeigten breite gelbe Streifen am Hinterleib. Cuénot

konnte sich ihr Auftreten nicht erklären, wogegen Nachtsheim die Behauptung aufstellt: „dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also von einem Hybriden abstammten.“ Also nur um diesen Fall ins Dzierzon'sche Schema zu zwängen, greift er zu einer Erklärung, die mit dem scheinbar nie durchbrochenen Gesetze unvereinbar ist, dass in Gegenwart einer normalen Königin Arbeitsbienen niemals zur Eiablage schreiten, ja dass sogar „Drohnenmütterchen“ nach kurzer Zeit ihre Tätigkeit einstellen, wenn das Volk eine neue Mutterbiene erhält.

Nach meinen Darlegungen ist das Auftreten dieser Drohnen leicht erklärt. Sie sind aus befruchteten Eiern hervorgegangen.

Ich verlasse das Thema und wende mich einer für den Vererbungstheoretiker ebenso interessanten, wie grundsätzlich wichtigen Erscheinung zu, die in der zoologischen Literatur, soweit ich sie überblicke, keine Darstellung gefunden hat. Wird nämlich eine italienische Königin von einer deutschen Drohne begattet, so zeigt das Kreuzungsprodukt sehr häufig zunächst ausschließlich väterliche Merkmale, in späteren Generationen väterliche und mütterliche Eigenschaften gemischt, um schließlich in Nachkommen von rein mütterlichem Typus überzugehen. Als erster hat das, soviel mir bekannt ist, Dzierzon ausgesprochen. Sanitätsrat Dr. Preuss machte ihn auf einen Fall aufmerksam, in welchem eine sicher homozygote italienische Königin Bastarddrohnen erzeugte. Darauf antwortete Dzierzon: Man hält mich in der Bienenkunde für eine Autorität; für infallibel aber erkläre ich mich durchaus nicht. Eins habe ich nur genau bemerkt, dass der mütterliche Körper auf die Nachkommenschaft mit der Zeit mehr und mehr Einfluss gewinnt. Die echt italienische Königin, von einer deutschen Drohne begattet, erzeugt allmählich immer mehr ihr ähnliche Bienen.“ Diese vererbungstheoretisch sehr interessante Erscheinung wird von den verschiedensten Bienenbeobachtern bestätigt. Ich will an dieser Stelle einen in der Literatur noch unbekannten Fall anführen. Petillot berichtete mir: „Mein Schüler Welter hatte 1909 im Herbst eine solche amerikanische Königin bezogen und konnte keine Nachkommen mehr sehen, weil der Winter zu nahe war. Mir verschwieg er die Sache, weil er mich überraschen wollte. Als im Frühjahr 1910 die Brut auslief, bat er mich auf seinen Stand und sagte, er sei schändlich betrogen worden, seine teuere Königin erzeuge nur Bastardbienen. Ich sagte ihm, er möge warten, bis er wenigstens zwei Sätze Brut vor Augen hätte. Zu unserer größten Überraschung fanden wir den zweiten Brutsatz bedeutend schöner und den dritten tadellos rein.“ Petillot glaubt, wie ich nicht verschweigen will, dass die Königin trotzdem von einer amerikanischen Drohne begattet worden war. Er nimmt an, dass der Futterbrei des schwarzen Volkes, dem sie „okkuliert“ war, die Ur-

sache sei, dass ursprünglich Bienen mit schwarzer Farbe auftraten. In Verbindung mit der erwähnten Hinterleibsspitze wird es sich empfehlen, diese Anschauung nicht ohne weiteres zu verwerfen, sondern mit dem Urteil zurückzuhalten, so sehr sie allen Vererbungstheorien widerspricht.

7. Eine den Bienenzüchtern wohlbekannte, wenn auch nicht gerade häufige Erscheinung ist die, dass frisch begattete junge Königinnen zunächst nur Drohnen erzeugen. Nach einiger Zeit tritt dann regelmäßiger Brutsatz ein. Das ist um so auffallender, als solche Königinnen trotz etwa vorhandener Drohnenzellen nur Arbeiterzellen bestiften, also das „Bestreben" haben, befruchtete Eier zu legen. Der umgekehrte Fall, dass nämlich unter solchen Umständen in Drohnenzellen Arbeitsbienen entstünden, wäre mit der Dzierzon'schen Lehre zur Not vereinbar. Man könnte dann annehmen, dass die Samenblase des jung begatteten Weibchens so prall gefüllt ist, dass sich die Muskeln des Receptaculums als Regulator zu schwach erweisen.

Die Lösung des Rätsels ist schon von verschiedenen Seiten versucht worden. Meist wurde angenommen, dass der Geschlechtsapparat einen vorübergehenden Defekt erlitten habe, nach dessen Ausheilung wieder eine normale Eiablage möglich geworden sei. Diese Erklärung ist weder anatomisch, noch biologisch haltbar. Besonders der Umstand, dass mit einer gewissen Regelmäßigkeit der geschilderte abnorme Fall eintritt, wenn die Königin durch ungünstige Witterungsverhältnisse ein Begattungsflug längere Zeit verhindert worden war, erheischen einen anderen Erklärungsversuch.

Ein solcher wurde, allerdings ganz unbewusst, schon durch Huber (1814) angebahnt, dem wir ja so schöne Beobachtungen des Bienenlebens verdanken. Huber wandte seine besondere Aufmerksamkeit dem Begattungsvorgange zu und ist der Entdecker des „Begattungszeichens", d. h. des abgerissenen, in der Scheide der heimkehrenden Königin steckenden Penis. Im Anschluss an seine Beobachtungen stellte er durch Versuche folgendes fest: Wurde eine Königin bis zu 16 Tagen am Begattungsausfluge gehindert, so war in ihrer Eiablage nichts auffallendes zu bemerken. Wurde sie aber länger gefangen gehalten, dann verlor sie die Fähigkeit, weibliche Eier zu legen. Sie erzeugte nur noch Drohnen. Diese Versuche Huber's sind nicht mehr nachgeprüft worden. Es lag dazu auch keine Veranlassung vor, weil man nach Entdeckung des Receptaculums und der Parthenogenese bei den Bienen eine sehr einfache Erklärung zu haben glaubte. Man nahm an, dass in diesen Fällen die Königin unbegattet geblieben sei und natürlich buckelbrütig geworden sei. Hierbei wurde aber übersehen, dass Huber ausdrücklich bemerkt, dass die Königinnen „befruchtet" heimgekehrt seien und in einem Falle, dass sie „mit den unzweideutigen Zeichen

der Befruchtung" zurückkehren. Trotzdem produzierte auch sie ausschließlich Drohnen. Da dem Entdecker des Begattungszeichens wohl ein Irrtum in dieser Hinsicht kaum zugetraut werden darf, bleibt nur die Annahme, dass in der Verzögerung des Begattungsfluges, mit anderen Worten in der Überreife der Ovarialeier die Ursache zu suchen ist. Eier im Zustande der Ovarialerüberreife zeigen bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln, die bei langer Einwirkung der sie bedingenden Faktoren sich bis zur ausschließlichen Produktion von Drohnen steigern kann.

8. Die Zwitterbildungen sind von jeher ein Schmerzenskind aller Befruchtungstheorien gewesen, auch der Dzierzon'schen. Nun kommen Gynandromorphen bei den Bienen durchaus nicht so häufig vor, wie vielfach behauptet wird. Sichere Berichte liegen vor von Lukas, der sie als Stacheldrohnen beschrieb, dem aber zum Dank dafür der Vorwurf der „Lügnerei und des elenden Gewäschs" gemacht worden ist. Genauere Angaben und Untersuchungen berichtet Leuckart (1867) über den Portmann'schen Zwitterstock, der ein Analogon zu dem in der zoologischen Literatur bekannt gewordenen Engster'schen Stocke ist.

Herr Engster in Konstanz besaß eine Königin, die außer normalen Arbeitern ganz abnorm gestaltete Bienenwesen hervorbrachte, die meist kurz nach ihrem Ausschlüpfen abgestochen und von den Bienen entfernt wurden. Die Untersuchungen durch v. Siebold und Leuckart ergaben übereinstimmend, dass es sich um vollkommene Mittelformen zwischen Arbeitsbienen und Drohnen handelte. Leuckart betont dabei ausdrücklich, nie zwischen Königinnen und Drohnen. Die verschiedenen Geschlechtsmerkmale waren unregelmäßig über den Körper zerstreut und ihr Zwittertum erstreckte sich häufig auch auf die inneren Geschlechtsorgane. Sehr bemerkenswert, aber bis jetzt nicht genügend gewürdigt ist der Umstand, dass in allen Fällen, in denen mehr oder weniger verkümmerte Ovarien vorhanden waren, diese leer waren. Mehrfach wird hervorgehoben, dass die vorhandenen Eierstöcke nie Eier enthielten. Im Gegensatze dazu waren in allen Fällen, in denen männliche Geschlechtsorgane vorhanden waren, sowohl Hoden als Nebenhoden gut entwickelt. Auch „die Schläuche der Hoden waren äußerst zahlreich und strotzten von Samenzellen, in denen die Entwickelung der charakteristischen Samenfäden so weit vorgeschritten war, wie in den eben ausgeschlüpften reinen Drohnen" (v. Siebold, 1863). Dieser Umstand weist darauf hin, dass nicht Tiere mit Arbeitercharakteren, sondern Tiere mit Drohnencharakter als Grundform der Missbildungen anzusehen sind.

Ihre Entstehung nahmen sie in reinen Arbeiterzellen. Sie waren auch regelmäßig gedeckelt, so dass von außen ein Unter-

schied zwischen ihnen und Arbeiterbrut nicht zu bemerken war. Sehr bemerkenswert ist ferner, dass auch regelmäßig vollentwickelte Drohnen, also hochgewölbte Zellen (Buckeldrohnen) vorhanden waren.

(Schluss folgt.)

Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwickelung und ihre Ziele.

Herausgeg. von Paul Hinneberg. III. Teil, 4. Abteilung, 4. Bd. Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie. Unter Redaktion von R. Hertwig und R. v. Wettstein bearbeitet von R. Hertwig, L. Plate, R. v. Wettstein, A. Brauer, A. Engler, O. Abel, W. J. Jongmans, K. Heider, J. E. V. Boas. Mit 112 Abb. im Text. Leipzig-Berlin, 1914. B. G. Teubner. — Geh. Mk. 20.—, in Leinwd. geb. Mk. 22.—, in Halbfr. geb. Mk. 24. —.

Von dem großen Monumentalwerk „Die Kultur der Gegenwart", das sich die Aufgabe gestellt hat, eine Darstellung der Fundamentalergebnisse der einzelnen Kulturgebiete nach ihrer Bedeutung für die gesamte Kultur der Gegenwart und für deren Weiterentwickelung, und damit eine Gesamtdarstellung unserer heutigen Kultur zu geben, ist vor kurzem ein neuer Band erschienen. Er gehört zum dritten Teil des Gesamtwerkes, der in 19 Bänden die mathematischen, naturwissenschaftlichen und medizinischen Kulturgebiete darstellen soll, und bildet innerhalb dieses Teiles den vierten Band. Das Gebiet, das er behandelt, bilden Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie und Biogeographie, also Fragen, die in den weitesten Kreisen der Gebildeten auf lebhafteste Anteilnahme rechnen können. Auch in die Bearbeitung dieser Kapitel hat sich eine Anzahl hervorragendster Forscher geteilt, die durch eigene Tätigkeit auf den betreffenden Gebieten für die Behandlung derselben in erster Linie berufen waren. So sind Darstellungen zustande gekommen, die nicht nur in vortrefflicher Weise dem Zwecke dienen werden, den gebildeten Kreisen der Gegenwart die Ergebnisse der wissenschaftlichen Forschung zu vermitteln, sondern die auch für den Fachmann unschätzbar sind und auch für die Zukunft einen bleibenden Wert behalten werden, als Zeugnisse für den derzeitigen Stand der betreffenden Wissenschaft.

Das große zu behandelnde Stoffgebiet ist in sehr zweckmäßiger Weise in 11 Kapitel eingeteilt. Den Beginn, gewissermaßen die Einleitung zu dem ganzen Bande, macht eine Darstellung der Abstammungslehre, weil sie, wie es in dem Vorwort heißt, die bedeutsamste Theorie ist, welche jemals auf dem Gebiet der Biologie Geltung gewonnen hat. R. Hertwig hat es unternommen, diese Darstellung zu geben, und er tut es in ausgezeichneter Weise, durchdrungen von der ungeheuren Bedeutung, die die Abstammungslehre auf die Entwickelung der Biologie gehabt hat und noch jetzt fortwährend ausübt, zugleich aber frei von dem überschwänglichen Optimismus, der gerade in popularisierenden Darstellungen häufig zu finden ist und der Sache oft geschadet hat. Hertwig scheidet Sachliches und Hypothetisches scharf voneinander; er zeigt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Dickel Otto

Artikel/Article: Zur Geschlechtsbestimtnungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. 719-745