

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N. F. 8	2	289—303	Abb. 42—47	Taf. 14	Freiburg im Breisgau 15. Oktober 1962
--	---------	---	---------	---------------	---------	--

## Über einen Fall von Gynandromorphismus bei der Hummel *Bombus agrorum* FABR.

von

PETER-FRANK RÖSELER, Freiburg i. Br.\*

Mit Abb. 42—47 und Taf. 14

Im August 1962 sind einhundert Jahre vergangen, seit die Öffentlichkeit zum ersten Mal etwas über die sogenannten Zwitterbienen des Imkers Joh. Jak. EUGSTER in Konstanz erfuhr (MENZEL 1862). Das Auftreten solcher gynandromorphen Tiere, die die Merkmale beider Geschlechter in oft unregelmäßiger Anordnung über den ganzen Körper verstreut besitzen, war zu diesem Zeitpunkt nichts Neues mehr. Schon 1801 hatte LAUBENDER eine „Stacheldrohne“ beschrieben und sich Gedanken über deren Entstehung gemacht. Bis zum Jahre 1862 waren 5 Bienengynandromorphe neben solchen anderer Hymenopteren-Arten bekannt geworden. Während es sich bei diesen Exemplaren jedoch um Einzeltiere handelte, produzierte die Bienenkönigin des Herrn EUGSTER<sup>1</sup> im Jahre 1862 bereits „seit 3 Jahren alle Sommer in durchschnittlich 3-wöchentlichen Pausen“ (MENZEL 1862, zitiert nach DALLA TORRE und FRIESE 1898) solche Zwitter. Damit ergab sich zum ersten Mal die Möglichkeit, eine größere Zahl dieser Exemplare vergleichend zu untersuchen, das Volk und das Auftreten der Gynandromorphen zu beobachten und vielleicht so eine Erklärungsmöglichkeit über deren Ursprung zu finden. Der größte Teil des Materials ging in der folgenden Zeit in die Hände des damaligen Münchener Zoologen von SIEBOLD über, der eine vorläufige Mitteilung darüber veröffentlichte (1864). Die von ihm angekündigte ausführliche Arbeit ist nie erschienen. Im Jahre 1865 starb die Königin. Sie gehörte der hellen italienischen Rasse *Apis mellifica ligustica* L. an und war von einer Drohne der dunklen deutschen Rasse *Apis mellifica mellifica* L. begattet worden. Bemerkenswert war die Tatsache, daß auch eine ihrer Töchter Gynandromorphe hervorbrachte, wenn auch in einem weit geringeren Umfang. Diese Tochterkönigin war von dunkler Farbe, da das dunkle Pigment der Rasse

\* Museum für Naturkunde, Gerberau 32.

<sup>1</sup> Vor ungefähr einhundert Jahren entdeckte der badische Imker JOHANN JAKOB EUGSTER in Konstanz die später nach ihm benannten und berühmt gewordenen „Zwitterbienen“. Bis heute ist die Frage ihrer Entstehung immer wieder aufgegriffen worden, da damit der Vorgang der Geschlechtsbestimmung geklärt werden kann. In der benachbarten Schweiz hat der 1936 verstorbene Bienenforscher LEUENBERGER wichtige Ergebnisse beigetragen. Die Literatur über die bisherigen Beobachtungen und Untersuchungen ist weit verstreut und schwer zugänglich. Aus diesen Gründen wird der Beschreibung des neugefundenen Falles eine kurze zusammenfassende Darstellung vorausgeschickt.

(M. SCHNETTER)

*mellifica* über das helle der Rasse *ligustica* dominierte. Ihre Gynandromorphen waren durchweg dunkler gefärbt (v. SIEBOLD 1866), doch sind genaue Darstellungen und Beschreibungen nicht erschienen. Das Material verscholl.

Alle Erklärungsversuche über die Entstehung gynandromorpher Bienen mußten sich in dieser Zeit bereits mit der Theorie des Pfarrers DZIERZON (1852, 1856) auseinandersetzen. Diese besagt: „Alle Eier entwickeln sich im Eierstock der Königin als keimfähige männliche und bleiben diese, wenn sie beim Abgehen mit der in dem Samenbehälter der Mutterbiene befindlichen Samenfeuchtigkeit der Drohne nicht in Berührung treten, werden hingegen in weibliche umgewandelt, wenn jenes geschieht.“ (DZIERZON 1852, zitiert nach MENZEL 1862a.) Daran knüpfte auch v. SIEBOLD (1864) mit seiner Erklärung an: Da aus unbefruchteten Eiern nur Drohnen entstehen, ist „eine gewisse Anzahl Samenfäden nöthig“, um das Bienenei so umzustimmen, daß sich ein weibliches Tier daraus entwickelt. Erhält nun ein Ei eine ungenügende Menge Samen, so entwickelt sich ein Zwitter. Neben dieser Theorie verdient aus der Vielzahl der übrigen noch vor allem diejenige von DÖNHOF (1860) Beachtung. Er nahm an, daß ein Ei zwei Dotter gehabt habe, von denen nur einer befruchtet wurde. „In dem einen Dotter hätte eine Drohne, in dem anderen eine Biene angefangen, sich zu entwickeln. Beide Tiere hätten zuletzt zu einem Tier sich verschmolzen.“

Nach dem Tode v. SIEBOLD's verstummten die Erklärungsversuche, bis im Jahre 1903 BOVERI von neuem den Fall aufgriff. Er hatte bei seinen Versuchen mit Seeigeleiern festgestellt, daß unter bestimmten Bedingungen die Spermien nach dem Eindringen in das Ei gleichsam gelähmt liegen bleiben. In der Zwischenzeit teilt sich das Ei, so daß das Spermium nach dem Ende seines Lähmungszustandes nur mit der Blastomere, in die es bei der Furchung zu liegen kam, verschmelzen kann („partielle Befruchtung“ nach BOVERI 1888). Diesen bei den Seeigeln festgestellten Befund übertrug er auch auf die Entstehung der gynandromorphen Bienen. Wenn ein Spermium aus irgendwelchen Ursachen erst mit einem Tochterkern des Eikernes verschmelzen kann, entwickeln sich aus dem befruchteten Kern weibliche Teile, aus dem unbefruchteten männliche. Je nachdem auf welchem Furchungsstadium die Verschmelzung erfolgt, entwickeln sich dann zur Hälfte, zu Vierteln usw. nur noch weibliche Teile. Nachdem BLOCHMANN (1889) die Polyspermie bei dem Bienenei entdeckte und NACHTSHEIM (1913) diese bei seinen zytologischen Untersuchungen bestätigte, erweiterte BOVERI (1915) seine Theorie dahin, daß sich evtl. auch mehrere Furchungskerne mit Spermien vereinigen könnten.

Dieser Theorie BOVERI's stellte MORGAN (1905) eine andere gegenüber. Er ging von der Polyspermie im Bienenei aus und nahm an, daß sich unter bestimmten Bedingungen die überzähligen Spermien selbständig entwickeln. Im Normalfall degenerieren diese (NACHTSHEIM 1913). Entscheidend war, daß bei der MORGAN'schen Theorie die haploiden männlichen Teile der gynandromorphen Bienen vom Vater abstammen müssen, bei der Theorie BOVERI's dagegen von der Mutter.

Diese Tatsache veranlaßte BOVERI, das Material des EUGSTER'schen Stockes erneut zu untersuchen. Er hatte sich um die Auffindung der konservierten Bienen lange Zeit bemüht, aber erst 1910 wurden die restlichen Exemplare des v. SIEBOLD'schen Materials wiederentdeckt. Wie oben erwähnt, stammen die EUGSTER'schen Gynandromorphen von einer Königin, die der hellen italienischen Rasse *ligustica* angehörte und von einer Drohne der dunklen Rasse *mellifica* begattet war. Trifft die BOVERI'sche Theorie zu, dann müssen die Gynandromorphen in ihren männlichen Teilen gleich der Rasse *ligustica* das helle Pigment zeigen, im

anderen Fall das dunkle Pigment der Rasse *mellifica*. Da die genaue Arbeit v. STEBOLD's über die Anatomie dieser Bienen nie erschienen war, ließ BOVERI zunächst seine Schülerin MEHLING (1915) die konservierten Stücke daraufhin untersuchen. Er selbst ging an Hand dieses Materials der obigen entscheidenden Frage nach. Das Ergebnis war eine Bestätigung der Theorie BOVERI's, denn die männlichen Teile der Gynandromorphen zeigten tatsächlich die Merkmale der italienischen Mutter.

1914 veröffentlichte v. ENGELHARDT eine Arbeit über gynandromorphe Bienen. Diese Tiere stammten ebenfalls von einer *ligustica*-Königin ab, die, wie v. ENGELHARDT schreibt, von einer „einheimischen Drohne“ begattet war. Da die Stücke aus dem Kaukasus stammen, nimmt BOVERI (1915) die Rasse *remipes* an. Die Befunde v. ENGELHARDT's widersprechen denen von BOVERI, da die männlichen Teile der Gynandromorphen hier dunkel gefärbt sind, also die väterlichen Merkmale zeigen. Da jedoch die Rassenzugehörigkeit der väterlichen Drohne nicht eindeutig ermittelt werden konnte und die mögliche Rasse *remipes* zudem noch dunkle wie auch sehr helle Färbungen zeigen kann, ließ BOVERI diese Befunde unberücksichtigt.

Dagegen versuchten MORGAN und BRIDGES (1919) diese sich widersprechenden Ergebnisse mit einer neuen Theorie in Einklang zu bringen. Sie hatten bei ihren Untersuchungen über die Entstehung gynandromorpher Individuen bei *Drosophila* herausgefunden, daß hier die Ursache in der Elimination eines X-Chromosoms liegt. In den diploiden Zellen mit nur einem X-Chromosom ist dann das Balanceverhältnis zwischen der männlich-bestimmenden Wirkung der Autosomen und der weiblich-bestimmenden des X-Chromosoms zur männlichen Seite hin verschoben, so daß die Abkömmlinge dieser Zelle alle männlich determiniert sind. Diesen Mechanismus versuchten MORGAN und BRIDGES auch auf die Honigbiene zu übertragen. Dieser Versuch ist jedoch rein theoretischer Natur, da ein X-Chromosom bei der Honigbiene bis heute nicht eindeutig nachgewiesen werden konnte.

Einen neuen Anstoß brachten die Untersuchungen LEUENBERGER's (1925) über die von ihm entdeckten gynandromorphen Bienen. Er stellte fest, daß nicht nur rein weibliche und männliche Merkmale scharf getrennt an demselben Tier nebeneinander vorkommen, sondern viele intermediäre Übergangsbildungen vorhanden sind, die weder dem einen noch dem anderen Geschlecht zugeordnet werden können. Dieses Phänomen, das im Gegensatz zu den Befunden BOVERI's steht, führte er auf eine innige Durchmischung männlicher und weiblicher Zellen zurück, die gemeinsam ein intermediäres Organ bilden. Außerdem fand LEUENBERGER, daß das Chitin der männlichen Teile im mazerierten Zustand heller ist als das der weiblichen. Diesen unterschiedlichen Ausfärbungsgrad erklärte er damit, daß die weiblichen Teile zum Zeitpunkt des Schlüpfens um 3 Tage „älter“ als die männlichen sein müssen, da die Weibchen sich in 21 Tagen, die Drohnen dagegen in 24 Tagen entwickeln.

Einen neuen Hinweis für die Entstehung gynandromorpher Bienen brachten die Untersuchungen von RÖSCH (1926, 1928). Ihm gelang es durch Unterkühlen frisch abgelegter Eier, einen geringen Prozentsatz Gynandromorpher zu erzielen. Seiner Erklärung legte er die Theorie BOVERI's zugrunde, mit der Annahme, daß die Temperatur einerseits hoch genug war, um die Teilungen des Kernes ablaufen zu lassen, andererseits auf die Spermien bereits lähmend wirkte. Leider wurde außer den beiden vorläufigen Mitteilungen nichts weiter bekannt. Wünschenswert wären im Hinblick auf die obige Annahme vor allem zytologische Untersuchungen gewesen.

Erst spät wurde diese Frage von neuem aufgegriffen. ROTHENBUHLER u. a. (1949, 1951, 1952, 1953, 1957) entdeckten eine zwitterbrütige Bienenkönigin, deren Töchter ebenfalls Gynandromorphe hervorbrachten. Durch künstliche Begattung konnte er sich bei seinen Experimenten unabhängig von der sich normalerweise unkontrollierbar in der Luft vollziehenden Kopulation machen. Es gelang ihm, verschiedene Augenfarbenmutationen einzukreuzen. Dabei stellte es sich heraus, daß die männlichen Teile der gynandromorphen Bienen rein väterlicher Herkunft waren, also von überzähligen Spermien abstammen mußten. Mit diesem Ergebnis war ein Beweis für die erste Theorie MORGAN's (1905) erbracht.

Weiterhin stellte ROTHENBUHLER (1957) bei diesen Untersuchungen fest, daß die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene durch multiple Allele bewirkt wird. Sind diese Allele heterozygot, so entwickelt sich eine weibliche Biene; eine haploide Drohne ist hemizygot, während Homozygotie eine diploide Drohne ergibt. Da Homozygotie jedoch letal wirkt, sterben die Keime auf einem frühen Entwicklungsstadium ab. In gynandromorphen Mosaikbienen konnte sich das diploide männliche Gewebe entwickeln (ROTHENBUHLER 1957). Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene ist aber anscheinend dadurch noch nicht völlig geklärt. Neuere Untersuchungen über die unterschiedliche Eistruktur von Arbeiterinnen- und Drohneiern lassen zudem noch eine prägame Geschlechtsbestimmung möglich erscheinen (REINHARDT 1960).

Den gleichen Modus der Geschlechtsbestimmung durch multiple Allele hatte schon WHITING (1943) bei der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis* ASHMEAD entdeckt. Interessant ist, daß bei dieser Art die Gynandromorphen in ihren männlichen haploiden Teilen die Merkmale der Mutter zeigen, sich also aus Abkömmlingen des Eikernes entwickelt haben müssen. Eine genetische Analyse ergab, daß hier der zweite Richtungskern selbständig an der Entwicklung teilnimmt (WHITING 1928, 1932).

Bei dem heutigen Stand der Forschung über die gynandromorphen Bienen müssen wir sowohl die bisher noch nicht widerlegte Theorie BOVERI's wie auch die jetzt bewiesene von MORGAN als Möglichkeit für die Entstehung annehmen. Ungeklärt bleibt die Frage nach den natürlichen Faktoren, die die eine oder andere Entwicklungsmöglichkeit bedingen. Zweifellos handelt es sich um einen Erbfaktor, wie das Auftreten Gynandromorphen in mehreren Generationen des EUGSTER'schen Stockes wie auch der Völker ROTHENBUHLER's zeigen. Daß der gleiche phänotypische Effekt auch rein modifikatorisch erzielt werden kann, bewies RÖSCH. Bei der Lösung dieses Problems muß — worauf mich Herr Dr. SCHNETTER in einer Diskussion hinwies — auch berücksichtigt werden, daß die Gynandromorphen des EUGSTER'schen Stockes wie auch die von v. ENGELHARDT beschriebenen aus einer Rassenkreuzung hervorgingen, wobei die Störung auf eine mangelnde Affinität der Gameten bzw. auf nicht genau passende Gamone im Sinne HARTMANN's zurückzuführen wären.

Im Gegensatz zu den Bienen und anderen Hymenopteren-Arten, von denen bisher schon eine beträchtliche Anzahl Gynandromorphen bekannt wurde, sind von der den Bienen nah verwandten Gattung *Bombus* LATR., den Hummeln, bis jetzt erst 5 Exemplare gefunden worden.

Als älteste Mitteilung berichtet SICHEL (1858) über einen gynandromorphen *Bombus lapidarius* L. Das Stück wurde in Moutiers (Savoyen) gefangen. Der Autor beschreibt eingehend die äußere Morphologie: Kopf und Thorax sind rechts männlich, links dagegen weiblich. Das Abdomen ist nach Ansicht SICHEL's rein männlich. Die innere Morphologie, also besonders Kopulations-, beziehungsweise Stachelapparat hatte der Autor bis zu der Veröffentlichung noch nicht un-

tersucht, doch schließt er aus dem Bau des Abdomens, daß es sich um einen männlichen Gynandromorphen handeln müsse.

Über einen gleichen Fall von Gynandromorphismus berichtet RITSEMA (1881) bei *Bombus mastrucatus* GERST. Er beschreibt das Stück nicht näher, sondern teilt lediglich mit, daß Kopf und Thorax rechts männlich, links weiblich sind, und daß das Abdomen im Gegensatz dazu rein männlich ist. Ob er die innere Morphologie untersucht hat, geht aus seiner Mitteilung nicht hervor.

Vierzig Jahre vergingen, bis STÖCKHERT (1921) einen weiteren Fall erwähnt, wieder bei *Bombus lapidarius* L. Während die beiden genannten Tiere zumindest teilweise dem lateralen Typ angehören, rechnet dieses Exemplar zu den Fällen frontaler Gynandromorphie. Die Hummel hat einen weiblichen Habitus, lediglich der Clypeus besitzt den für die Männchen dieser Art kennzeichnenden gelben Haarbüschel; die Oberlippe ist ebenfalls nach Art der männlichen Tiere behaart, und auch auf der Stirnmitte stehen einige gelbe Haare, wie sie für die Männchen charakteristisch sind. Während STÖCKHERT die Ausbildung des Clypeus wegen der dichten Behaarung nicht näher untersuchte, stellte er fest, daß der Bau und die Skulptur der Oberlippe intermediären Charakter zeigen.

1932 beschrieb LAIDLAW einen *Bombus agrorum* FABR. aus Schottland, bei dem lediglich der Kopf gynandromorph ist, und zwar rechts männlich, links weiblich. Thorax und Abdomen sind dagegen rein männlich ausgebildet, auch die Genitalarmatur ist normal gestaltet.

Als letzter berichtete MAY 1959 über einen Gynandromorphen der Art *Bombus silvarum* L., den er 1947 bei Karlsbad (Tschechoslowakei) gefangen hatte. Das allerdings nicht eingehender beschriebene Stück gehört dem Mosaik-Typ an. Es ist im wesentlichen weiblich, da es einen Stachelapparat besaß und auch Pollen sammelte.

Im folgenden berichte ich über einen weiteren Fall von Gynandromorphismus bei den Hummeln. Das Exemplar gehört der Art *Bombus agrorum* FABR. an, und zwar der mitteleuropäischen Rasse *typicus* O. VOGT. Ich fing es am 20. Juli 1961 am Rande des Hinterzartener Moores im südlichen Schwarzwald. Das Tier wurde erst nach einigen Tagen präpariert und dabei der gynandromorphe Charakter bemerkt. Somit konnten nur die Morphologie des Chitingerüstes, der Ausfärbungsgrad des Chitins und die Behaarung im Hinblick auf die geschlechtsunterschiedliche Ausbildung untersucht werden.

Ich möchte Herrn Dozent Dr. M. SCHNETTER herzlich dafür danken, daß er mir die Untersuchung im Museum für Naturkunde (Freiburg) ermöglichte, mit steter Anteilnahme meine Arbeit verfolgte und mir mit wertvollen Literaturhinweisen sehr hilfreich war.

Die Hummel hat eine Länge von 9,3 mm; sie ist somit weitaus kleiner als die Männchen (nach HOFFER [1883]: 15—18 mm), aber auch kleiner als die Arbeiterinnen (nach HOFFER [1883]: 12—14 mm) bei *Bombus agrorum* FABR.; doch kommen ja gerade bei dieser Art sehr kleine Arbeiterinnen häufig vor. Der allgemeine Habitus ist der einer kleinen Arbeiterin; dieser Eindruck wird durch die geringe Größe und durch den Bau des Abdomens bedingt (s. u.!). Die Hummel gehört dem lateral-gynandromorphen Typ an (links männlich, rechts dagegen weiblich gestaltet).

Der Kopf zeigt die Ausbildung der sekundären Merkmale beider Geschlechter in charakteristischer Weise (Taf. 14, Fig. 1). Er hat eine Länge von 3,5 mm, eine maximale Breite von 3,3 mm. Der Index liegt bei 94,5. Ein Vergleich mit den Werten der Arbeiterinnen ist nicht angebracht, da die Kopfindices sehr stark mit

der Größe variieren (KRÜGER 1919). Die Stirn ist auf der männlichen Seite etwas breiter, da das männliche Auge kürzer ist. Die Punktierung ist auf beiden Seiten gleichmäßig ausgebildet. Auf dem Clypeus sind die Vorderrandeindrücke beiderseits gleich, und zwar sind sie intermediär ausgebildet zwischen der Form der Arbeiterinnen und derjenigen der Männchen. Auf dem weiblichen Teil ist die Punktierung allerdings etwas größer. Hier ziehen von dem Vorderrandeindruck 2 Reihen grober Punkte zur hinteren oberen Ecke (in Aufsicht) und enden in der üblichen Punktierung am Rande. Dadurch wird die glänzende Scheibe auf der weiblichen Seite unterteilt, was sonst nicht der Fall ist. Die männliche Seite ist bis auf den üblichen kahlen, glänzenden Mittelstreifen gleichmäßig punktiert. Der Quereindruck auf der Oberlippe ist auf der weiblichen Seite etwas stärker ausgebildet als auf der männlichen, ohne jedoch so prägnant zu sein wie sonst bei den weiblichen Tieren. Die dadurch entstehende Schwiele an der oberen Ecke ist etwas flacher. Der Quereindruck auf der männlichen Seite ist dagegen typisch gestaltet. Die Punktierung zeigt die für beide Geschlechter charakteristische Ausbildung. Die Wangen auf der männlichen Seite ist nur in einem Streifen unterhalb der Augen glatt, sonst spärlich, aber gleichmäßig fein punktiert; auf der weiblichen Wange finden sich nur an der hinteren Mandibelwurzel ein paar Punkte. Die Mandibeln zeigen die für die Geschlechter charakteristische Gestalt: Die weibliche ist kräftig, die männliche schwach und mit dem typischen Kieferbart versehen. Ebenso sind die Fühler geschlechtstypisch gebildet: Der weibliche kurz, zwölfgliedrig, der männliche lang, dreizehngliedrig. Bei den Mundwerkzeugen sind die männliche Mittelkieferlade (Maxille, bzw. Außenlade der 1. Maxille) und der Hinterkiefertaster (Palpen der 2. Maxille) etwas länger als die weiblichen. LEUENBERGER (1925) beobachtete bei gynandromorphen Bienen eine Krümmung der Zunge zur kürzeren Seite hin, falls die Trennlinie zwischen den beiden Geschlechtsanteilen mitten durch die Zunge verläuft. Eine solche Krümmung der Zunge konnte ich bei der Hummel nicht feststellen. Das Auge auf der männlichen Seite ist gedrungener und breiter, während das auf der weiblichen Seite schlanker ist und höher auf die Stirn hinaufreicht. Von den Ozellen hat die auf der weiblichen Seite einen etwas kleineren Durchmesser und steht ein wenig höher als die männliche Ozelle im Verhältnis zu der mittleren Ozelle auf der Nahtlinie.

Am Thorax sind die drei Beinpaare links männlich, rechts weiblich. Da sie die typische Ausbildung des jeweiligen Geschlechtes zeigen, wird hier nicht näher darauf eingegangen. Als Anhänge des ersten, zweiten und dritten Thorakalringes deuten sie bereits auf den lateralen Charakter auch dieser Segmente hin, doch habe ich zur genaueren Abgrenzung noch die Flügel, die Behaarung und den Ausfärbungsgrad des Chitins als Merkmale mit herangezogen.

Bei den Untersuchungen der Flügel hatte ich kein Vergleichsmaß aus der Literatur zur Verfügung. Denn soweit mir bekannt ist, wurden lediglich bei den Bienen die Länge und Breite, sowie der daraus resultierende Flächeninhalt des Flügels im Verhältnis zum Körpergewicht (STELLWAAG 1910) und der Index einzelner Adern des Drohnenflügels als Rassenmerkmal untersucht (GOETZE 1943). Da die Größe der Arbeiterinnen bei den Hummeln im Gegensatz zu den Bienen sehr schwankt, konnten hier absolute Größenmaße als Vergleich nichts nutzen. Ich habe deshalb den Index der Flügel bestimmt, den ich aus  $\frac{\text{Breite}}{\text{Länge}} \times 100$  errechnet habe. Als Länge habe ich die Entfernung von der Flügelwurzel bis zur Flügelspitze parallel zur Medialader gemessen; als größte Breite habe ich die Linie genommen, die senkrecht zu der obigen Längslinie und ungefähr durch das

senkrecht herabgebogene Apikalende der vorderen Cubitalzelle verläuft. Zum Vergleich habe ich die Flügel von 10 Arbeiterinnen und 10 Männchen gemessen.

Es ergab sich trotz dieser geringen Zahl, daß sich die Mittelwerte der beiden Indices deutlich unterscheiden, wenn sie auch wegen der geringen Individuenzahl statistisch noch nicht gesichert werden konnten. Die Verteilung der Werte zeigt die Abbildung 42. Bei den Arbeiterinnen beträgt der Mittelwert 35,6, bei den Männchen 34,1. Das Maximum bei den Arbeiterinnen liegt bei 36,9, das Minimum bei 33,3 (Differenz = Variationsbreite 3,6). Bei den Männchen beträgt das Maximum 35,4, das Minimum 32,3 (Differenz = Variationsbreite 3,1). Man sieht, daß sich die Variationsbreiten zwar überlappen, das Maximum aber deutlich bei den Arbeiterinnen mit dem größeren Index liegt, das Minimum bei den Männchen mit dem kleineren. Ob sich diese Ergebnisse auch bei einer größeren Individuenzahl ergeben, müssen künftige Meßreihen ergeben.

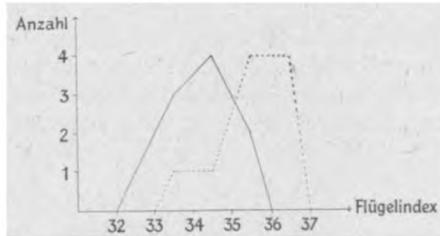


Abb. 42: Verteilung der Flügelindices von je 10 *Bombus agrorum* F. ♀♀ und ♂♂.  
(· · · · · ♂♂; - - - - - ♀♀.)

Die Messung der Flügel der gynandromorphen Hummel brachte, daß auch hier der männliche Flügel einen kleineren Index (32,6) hat als der weibliche (34,0). Die absoluten Werte betragen: Männlicher Flügel: Länge 9,2 mm, Breite 3,0 mm; weiblicher Flügel: Länge 9,4 mm, Breite 3,3 mm. Dieses Ergebnis zeigt, daß der Index unabhängig von der Körpergröße sein muß, die hier ja für beide Flügel dieselbe ist, und er wohl als geschlechtsbedingt betrachtet werden kann.

Das Abdomen der gynandromorphen Hummel macht bei äußerlicher Betrachtung einen weiblichen Eindruck, da das 10. Tergit in typisch weiblicher Form das Abdomen abschließt. Am Hinterrande läuft dieses nämlich in der Mitte spitz zu und ist davor rund eingebuchtet. Durch die damit verbundene Aufwölbung der Hinterleibsspitze liegt die Analöffnung nicht ventral wie bei den Männchen, sondern in der Mitte des Hinterleibsendes. Die Grenze der beiden Geschlechtsanteile verläuft jedoch auch hier in der Mitte, wie die leicht asymmetrische Verschiebung der Spitze am Hinterrand zur weiblichen Seite und die unterschiedliche Ausfärbung des Chitins zeigen. Doch wurde der männliche Anteil in die Gestaltung eines weiblichen Hinterleibsendes mit einbezogen und so ein einheitlicher Abschluß des Abdomens erreicht.

Unter dem 10. Tergit liegt auf der männlichen Seite noch das 11. Tergit des Männchens (Abb. 43). Es ist nur halb ausgebildet, da das Gegenstück auf der weiblichen Seite den Stachelapparat mit aufbaut. Wie alle Abdominaltergite besitzt auch dieses eine Stigmenöffnung.

Das 10. Sternit ist im Gegensatz zu dem 10. Tergit deutlich in seine beiden Anteile getrennt (Taf. 14, Fig. 2). Die Spitze am Hinterrande bricht hier ganz abrupt in der Mitte ab. Bei den Weibchen ist normalerweise dieses Sternit gekielt und mit einer kreisrunden Verdickung versehen. Eine Kielung ist hier ebenfalls vorhanden. Sie entsteht dadurch, daß sich der verdickte weibliche Teil deutlich

von dem dünneren männlichen abhebt. Außerdem läßt die beiderseitige Aufwölbung eine Mittellinie entstehen.

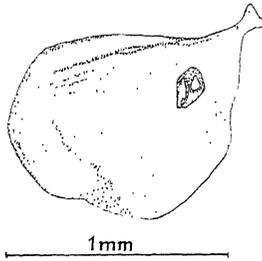


Abb. 43: Tergit 11 von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von dorsal.

Das 11. und 13. Sternit, die in das Innere verlagert sind und unter dem Kopulationsapparat liegen, sind hier ebenfalls nur halb ausgebildet (Abb. 44 und 45). Über die Ausbildung der übrigen Abdominalsegmente lassen sich äußerlich keine Unterschiede zwischen männlicher und weiblicher Seite feststellen.

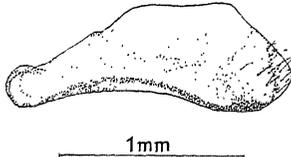


Abb. 44: Sternit 11 von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von ventral.

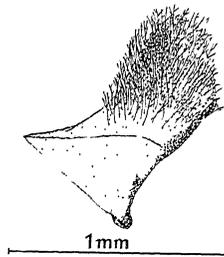


Abb. 45: Sternit 13 von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von ventral.

In dem Inneren des Abdomens liegen auf der männlichen Seite ein halber Kopulationsapparat, auf der weiblichen ein halber Stachelapparat (Abb. 46). Verbunden sind beide Teile durch dünne Häute, die auf der Zeichnung nicht wiedergegeben sind. Ein stärker chitinisierter Zapfen zieht dagegen von der Basis der Stachelrinne zu der Basis der Spatha, wo er sich in einem dünnen Häutchen in die Höhlung des Cardo fortsetzt.

Bei dem halben Stachelapparat fällt auf, daß der Stechborstenbogen nicht als Bogen wie im Normalfall, sondern gestreckt ausgebildet ist. Auch verläuft die Stechborste isoliert von dem Stechborstenbogen und der Stachelrinne. Durch die fehlende Krümmung des Stechborstenbogens und die zusätzliche Loslösung der quadratischen Platte von diesem liegen die einzelnen Teile gegenüber dem Nor-

malfall abweichend. Auch der Winkel ist hier nicht gekrümmt wie sonst. Eine Erklärungsmöglichkeit für die abnorm „entspannte“ Zuordnung bietet die Entwicklungsgeschichte des Stachelapparates. Alle Teile werden isoliert angelegt und wachsen erst am Ende der Puppenzeit zu einer Funktionseinheit zusammen. Der schwache Ausfärbungsgrad des Stachelapparates läßt darauf schließen, daß die gynandromorphe Hummel auf der weiblichen Seite beim Zeitpunkt des Schlüpfens noch nicht fertig entwickelt war. Die Einzelteile konnten sich deshalb nicht zusammenfügen (siehe unten).

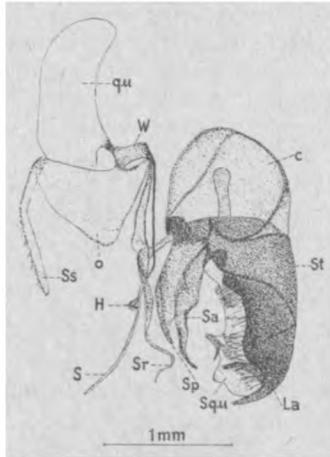


Abb. 46: Stachel- und Kopulationsapparat von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von ventral. Die Stigmenplatte wurde nicht eingezeichnet. (C Cardo, H Hemmplatte, La Lacinia, o oblonge Platte, qu quadratische Platte, S Stechborste, Sa Sagitta, Sp Spatha, Squ Squama, Sr Stachelrinne, Ss Stachelscheide, St Stipes, W Winkel.)

An der Genitalarmatur ist die Squama dorsal etwas weiter zur Mitte hin vorgezogen als gewöhnlich. Die Sagitta zeigt im apikalen Teil nicht die typische Ausbildung mit der breit-runden Spitze und den feinen Zähnen subapikal, sondern ist einfacher, formloser gestaltet. Die Spatha ist zur männlichen Seite hin leicht eingerollt.

Die Länge und die Ausfärbung der Haare wurden als weiteres Kriterium zur Abgrenzung der geschlechtsverschiedenen Teile untersucht. Im Gegensatz zu den Hummelarten, bei denen ♀♀, ♂♂ und ♂♂ verschieden gefärbt sind, und die somit gute Unterscheidungsmöglichkeiten bieten, sind die beiden Geschlechter der Rasse *Bombus agrorum typicus* O. VOGT in gleicher Weise gefärbt. Allerdings kommen dunkel ausgefärbte Männchen bei dieser Rasse selten vor. Hier kommt die große Variabilität der einzelnen Individuen zu Hilfe, die in ihren zahlreichen Stufen gute Unterscheidungsmerkmale bietet. Es ist auch sehr unwahrscheinlich, daß zwei gleiche Variationsstufen in einem Tier zusammentreffen, zumal zwischen den einzelnen Körperabschnitten oft keine Korrelationen bestehen und diese deshalb verschiedenen Variationsstufen angehören können (KRÜGER 1928, 1932).

Der Kopf der gynandromorphen Hummel ist auf der männlichen Seite dicht und lang behaart, auf der weiblichen dagegen spärlich (Taf. 14, Fig. 1). Diese Anordnung entspricht der normalen Ausbildung bei ♀♀, ♂♂ und ♂♂. Weiterhin läßt Taf. 14, Fig. 1 erkennen, daß die Haare auf der männlichen Thoraxseite län-

ger als auf der weiblichen sind, und daß die Grenze zwischen beiden Anteilen in der Mitte verläuft.

Die Verteilung der schwarzen Haare zeigt Abb. 47. Der weibliche Teil weist bedeutend mehr schwarze Haare auf. Auf der männlichen Seite herrschen greisgelbe Haare vor. Bei der Untersuchung wurden die verschiedenen Arten der hellen Haare außer acht gelassen.

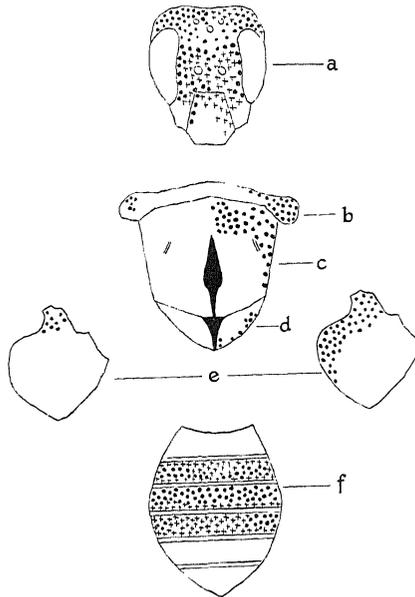


Abb. 47: Verteilung der hellen und schwarzen Haare bei *B. agrorum* F. (gynandromorph). a Kopf, b Prothorax, c Mesonotum, d Scutellum, e Episternum, f Abdomen. a links weiblich, rechts männlich; b, c, d, e, f, links männlich, rechts weiblich. · · · schwarze Haare, + + + helle Haare. Ganz schwarz: haarlose Bezirke, Bezirke ohne Symbole: nur helle Behaarung, am Kopf haarlos (Schemata nach KRÜGER [1928, 1932], z. T. verändert).

Für die Kopffregion habe ich die Einteilung von KRÜGER (1928) übernommen. Die Area frontalis ist auf der weiblichen Seite ganz schwarz behaart. Auf dem männlichen Teil treten schwarze Haare oberhalb der Facettenaugen auf und auch in der spärlich behaarten Region unterhalb der Ozellen. Die Gesichtsregion, in die ich hier die Area triangularis und die Area centralis zusammenfasse, zeigt auf der weiblichen Seite helle und schwarze Haare vermischt. Und zwar treten die schwarzen Haare am Rande der Facettenaugen und im vorderen Teil zwischen diesen, dem Clypeus und den Fühlerwurzeln auf. Bei der männlichen Seite stehen die schwarzen Haare nur als schmaler Saum am Rande der Ozellen und vereinzelt auf dem oberen Teil der Gesichtsregion an der Grenze zur Stirnregion. Auf dem Clypeus finden sich auf der weiblichen Seite schwarze Haare in dem Randsaum, während die männliche Hälfte mit langen hellen Haaren besetzt ist. Interessant ist die Erscheinung, daß sich auch auf der oberen weiblichen Hälfte einige lange gelbe Haare befinden. Ein Vergleich mit den von KRÜGER (1928, 1932) aufgestellten Variationsstufen ergibt für die einzelnen Bezirke folgende Einteilung (wo KRÜGER *typicus*-Formen nicht im einzelnen aufführt, habe ich

die Werte eingeklammert): Von der weiblichen Seite gehört die Area frontalis der monochromatischen Endstufe (6) an, die Gesichtsregion entspricht der Variationsstufe 2, während der Clypeus der Stufe (5) zuzurechnen ist, unberücksichtigt des Einflusses männlicher Haare im oberen Teil. Auf der männlichen Seite entspricht die Stirnregion der Stufe (4), die Gesichtsregion der Stufe (2) und der Clypeus der Stufe (1). Das Auftreten der schwarzen Haare vollzieht sich hier nach den von KRÜGER (1928, 1932) ermittelten Gesetzmäßigkeiten, und zwar treten diese in der Gesichtsregion zuerst am Rande auf und breiten sich dann zentralwärts aus.

Der Prothorax zeigt auf seiner weiblichen Seite auf dem Pronotallobus viele schwarze Haare, sowie einen dünnen Saum am Vorderrand, der jedoch nicht bis zur Mitte reicht. Auf der männlichen Seite finden sich nur in der vorderen Hälfte des Pronotallobus einige schwarze Haare. Im Vergleich mit den von KRÜGER (1928, 1932) erarbeiteten Variationsstufen ist bemerkenswert, daß sich auf dem horizontalen Teil der weiblichen Seite sehr wenig schwarze Haare befinden im Verhältnis zu der schon starken Schwarzfärbung des Pronotallobus. Im Normalfall müßte der orale Teil schon einen dichten schwarzen Haarbesatz tragen. Auf der männlichen Seite stehen im horizontalen Teil überhaupt keine schwarzen Haare. Es fällt somit schwer, diese Stufen in die KRÜGER'sche Reihe einzuordnen, doch entspricht wohl die weibliche Seite der Stufe (4), die männliche der Stufe (2), sieht man von dem horizontalen Teil des Prothorax ab.

Auf dem Mesonotum stehen nur auf der weiblichen Seite schwarze Haare. Auffallend ist, daß sich neben dem haarlosen Bezirk noch keine schwarzen Haare befinden, während die Ausbreitung im oralen und lateralen Teil schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Nach KRÜGER (1928, 1932) wandern die schwarzen Haare schon in einer frühen Variationsstufe den kahlen Mittelstreifen entlang und über die Parapsidenfurchen caudalwärts, so daß zuletzt nur noch der caudolaterale Teil frei von schwarzen Haaren ist. Während die männliche Seite der monochromatischen Anfangsstufe 1 zugehört, rechne ich die weibliche Seite trotz des Fehlens schwarzer Haare am Mittelstreifen der Stufe 5 zu.

Der weibliche Teil des Scutellums zeigt ebenfalls eine abweichende Anordnung der schwarzen Haare. Die männliche Seite ist wiederum frei von schwarzen Haaren. Im Normalfall entwickelt sich die Schwarzfärbung auf dem Scutellum zunächst im medianen Bezirk, und zwar sowohl median-oral wie median-caudal. Von der Mitte dieses Streifens rücken dann die schwarzen Haare zum lateralen Teil hin vor. Bei dem vorliegenden Gynandromorphen jedoch befinden sich nur im median-caudalen Teil zwei lange schwarze Haare, die übrigen stehen lateral, und zwar oralwärts etwas dichter. Eine Verbindung zwischen dem medianen und lateralen Bezirk besteht hier also nicht. Diese abnorme Anordnung läßt sich nun nicht mehr in eine Variationsreihe einordnen. Die männliche Seite dagegen entspricht wie das Mesonotum der monochromatischen Stufe 1.

Das weibliche Episternum zeigt im Gegensatz zu den vorher behandelten Bezirken eine normale Anordnung der schwarzen Haare. Am Vorderrand sind sie bis zu dem oralen Winkel vorgedrungen, während sie caudal noch nicht ganz den ventralen Teil des 1. Epimeriten erreicht haben. Im oralen Teil hat auch schon eine Vermehrung der schwarzen Haare begonnen. Diese Variation entspricht der Stufe 6. Auf dem männlichen Episternum stehen die schwarzen Haare nur im dorsalen Winkel, und zwar subapikal etwas dichter. Diese Anordnung fand auch KRÜGER (1928) bei den Männchen von *Bombus agrorum typicus* O. VOGT häufig. Sie ist an diese Rasse gebunden. Da bei *typicus* schwarze Haare hauptsäch-

lich nur im dorsalen Winkel auftreten, hat KRÜGER keine Einteilung in Variationsstufen vorgenommen.

Bei den Epimeriten fand ich nur auf der weiblichen Seite einige schwarze Haare im dorsalen Bezirk des 1. Der 2. auf der weiblichen Seite, sowie die beiden männlichen zeigten keine.

Am Abdomen wurden nur die Tergite auf ihre Behaarung untersucht (im folgenden als Tergit 1 bis 6 bezeichnet). Tergit 1, 5 und 6 zeigen weder auf der männlichen noch auf der weiblichen Seite schwarze Haare. Das 2. ist auf beiden Seiten fast gleichmäßig schwarz behaart; die Ausnahme bildet ein schwarzes Haar in dem hellen Hinterrandsaum auf der weiblichen Seite. Trotz dieser geringfügigen Abweichung kann man beide Seiten der Variationsstufe 6 zurechnen. Auf dem 3. Tergit ist der helle Hinterrandsaum auf der männlichen Seite etwas breiter ausgebildet (Stufe 7) als auf der weiblichen (Stufe 8). Das 4. zeigt auf der männlichen Seite nur im orolateralen Teil einige wenige schwarze Haare (Stufe 1), während die weibliche Seite der Stufe 7 entspricht. Allerdings reichen die schwarzen Haare hier nicht bis an die Medianlinie heran.

Die Ausfärbung der Extremitäten wird hier nur ganz allgemein behandelt, da KRÜGER (1928) auf eine Untersuchung der *typicus*-Formen verzichtete und somit Vergleichsmöglichkeiten fehlen. Der Femur der 1. Extremität der weiblichen Seite zeigt an der Basis und im ventralen Teil der Hinterseite helle Haare, die aber nicht bis zur Spitze reichen. Im übrigen Teil ist er schwarz behaart. Der 2. Femur ist in ähnlicher Weise ausgefärbt, doch stehen die hellen Haare dichter. Auch finden sich auf der Mitte der Hinterseite zwei helle Haare. Beim 3. Femur nimmt die helle Behaarung fast den ganzen hinteren und ventralen Teil ein, dorsal und auf der Vorderseite stehen dagegen noch schwarze Haare. Die Tibien des 1. und 2. Beines sind ganz schwarz behaart. Die Tibia des 3. Beines zeichnet sich durch die hellen Corbiculahaare aus, die zwischen den schwarzen stehen. Die hellen Haare befinden sich nur auf den distalen Zweidritteln, während das proximale Drittel ganz schwarz behaart ist.

Auf der männlichen Seite stehen am 1. Femur nur an der Spitze und auf der Vorderseite schwarze Haare; am 2. sind sie noch mehr zurückgedrängt und beim 3. finden sie sich nur noch vereinzelt im ventralen Teil der Vorderseite. Die 1. Tibia ist ganz schwarz behaart, die 2. zeigt helle Haare auf der ganzen Fläche, besonders aber am Hinterrand, und die 3. ist schließlich ganz hell behaart mit einigen eingestreuten schwarzen Haaren auf der Ober- und Unterseite.

Bei der oben geschilderten Verteilung der Haarfarbe ist die häufige Abweichung in der Anordnung der schwarzen Haare auf der weiblichen Seite auffallend. Diese Abweichungen beschränken sich jedoch nur auf die Bezirke, die an die gleichen der männlichen Seite grenzen (Clypeus, Pronotallobus, Mesonotum, Scutellum, Abdominaltergite). Man findet sie aber nicht bei getrennten Abschnitten wie z. B. dem Episternum. Von diesen gemeinsamen Bezirken wiederum sind nur die Streifen betroffen, die unmittelbar an den männlichen Teil angrenzen. Und zwar fehlen die schwarzen Haare, die man bei den einzelnen Variationsstufen an dieser Stelle erwarten sollte, wenn die benachbarten männlichen Teile hell gefärbt sind (Mesonotum, Scutellum, Abdominaltergit 4), nicht jedoch wenn die benachbarte männliche Region auch wenigstens zum Teil schwarze Haare zeigt, beziehungsweise in der gleichen Variationsstufe ausgefärbt ist (Gesichtsfeld, Area frontalis, Abdominaltergit 2 und 3). Abweichend verhält sich lediglich der Prothorax, der auch auf der männlichen Seite in seinem horizontalen Teil etwas aberrant ausgefärbt ist. Der Grund scheint darin zu liegen, daß sich in diesen Fällen von der männlichen Seite her ein flavistischer Einfluß gel-

tend macht, der die Ausbildung der schwarzen Haare auf den unmittelbar benachbarten weiblichen Randbezirken unterdrückt oder zumindest stark zurückdrängt. Einen ähnlichen Randeffect zeigten auch verschiedene Mutationen der Augenfarbe zueinander bei Mosaikgynandromorphen der Honigbiene (ROTHENBUHLER 1953).

Als letztes wurde noch der Färbungsgrad des Chitins der einzelnen Körperteile im mazerierten Zustand untersucht. LEUENBERGER (1925) hatte zuerst darauf hingewiesen, daß bei Bienengynandromorphen die heller ausgefärbten männlichen Teile darauf zurückzuführen sind, daß die Drohne sich in 24 Tagen entwickelt, die Arbeiterin aber nur 21 Tage benötigt. Somit sind bei gynandromorphen Bienen zum Zeitpunkt des Schlüpfens die weiblichen Teile in der Entwicklung den männlichen voraus. Es fragt sich, ob dieses auch auf die Hummeln zutrifft. In der Literatur liegen exakte Angaben über die Entwicklungsdauer nicht vor, eigene Beobachtungen fehlen mir noch.

Als Beispiele für die Unterschiede im Färbungsgrad des Chitins zeigen die Fig. 2 u. 3, Taf. 14 die Abdominalsternite 4, bzw. 6.

Überraschend war die Feststellung, daß im Gegensatz zu den Bienen hier der männliche Teil kräftiger ausgefärbt ist. Wie Fig. 2 und 3 zeigen, verläuft die Grenze deutlich in der Mitte. Am 6. Sternit ist der Unterschied nicht klar zu erkennen. Das mag daran liegen, daß der weibliche Anteil im Normalfall kräftiger entwickelt und dunkler gefärbt ist, so daß sich bei dem vorliegenden Gynandromorphen dieses Verhältnis ausgleicht. Auffallend ist auch der oben schon erwähnte Ausfärbungsgrad des Kopulations- und Stachelapparates (Abb. 46), wobei letzterer zum Teil fast weichhäutig ist. Ob sich dieser Befund, der demjenigen der Bienen entgegengesetzt ist, grundsätzlich bei den Hummel-Gynandromorphen so verhält oder ob es sich hier um einen Einzelfall handelt, müssen künftige Untersuchungen erweisen. Legt man die Annahme LEUENBERGER's (1925) zugrunde, so würde es bedeuten, daß bei den Hummeln oder zumindest bei der vorliegenden Art die Männchen eine kürzere Entwicklungszeit haben als die Arbeiterinnen bei gleichen Außenbedingungen. Das Postulat der gleichen Außenfaktoren ist ja bei einem gynandromorphen Tier in geradezu idealer Weise gegeben.

Die ausführliche Untersuchung der gynandromorphen Hummel wurde durchgeführt, um zu zeigen, welche Bedeutung auch heute noch Einzelfunde dieser Art für die Lösung der sich daraus ergebenden Probleme besitzen. Es lohnt sich deshalb, Hymenopteren-Sammlungen auf solche Zwitter hin durchzusehen, besonders auf die zum Teil schwer zu erkennenden Mosaiktiere. Um bei der Untersuchung der oben angeführten Fragen nicht nur auf zufällige Einzelfunde angewiesen zu sein, sind zur Zeit Untersuchungen im Gange, Hummelgynandromorphe im Experiment zu erzeugen.

#### Schrifttum :

- ANKEL, W. E.: Über Zwitterbildung und Vererbung bei der Honigbiene. — Natur u. Volk, 64, S. 61—72, 108—117, 1934.
- BALAZUC, J.: La tératologie des hyménoptéroïdes. — Ann. Soc. ent. France, 127, S. 167—203, 1959.
- BLOCHMANN, F.: Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. — Morph. Jb., 15, 1889.
- BOVERI, T.: Über partielle Befruchtung. — Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München 4, 1888.

- BOVERI, T.: Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. — Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., 35, S. 67—90, 1903.
- Über die Entstehung der EUGSTERSchen Zwitterbienen. — Roux' Arch. 41, S. 264—311, 1915.
- BRIAN, A. D.: Brood development in *Bombus agrorum* (Hym., Bomb.). — Ent. mon. Mag., 87, S. 207—212, 1951.
- v. DALLA TORRE, K. W. & FRIESE, H.: Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren. — Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 24, S. 1—96, 1899.
- DÖNHOF: Ein Bienenzwitter. Bienenz., S. 174, 1860 (Zit. nach DALLA TORRE u. FRIESE, 1899).
- DZIERZON, J.: 1852 (Zit nach MENZEL, 1862b).
- Der Bienenfreund aus Schlesien, Brieg 1856.
- v. ENGELHARDT, V.: Über den Bau der gynandromorphen Bienen (*Apis mellifica* L.). — Z. wiss. Ins.-biol., 10, S. 161—167; 215—222, 1914.
- GOETZE, G. & HOEHN: Der Flügelindex der Drohnen als Rassekennzeichen. Deutscher Imkerführer, 18, 1944.
- HÖFFER, E.: Die Hummeln Steiermarks. — Graz 1882/83.
- KRÜGER, E.: Beiträge zur Systematik und Morphologie der mitteleuropäischen Hummeln. — Zool. Jb. Syst. 42, S. 289—464, 1920.
- Über die Farbvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* FABR. — Z. Morph. Oek. Tiere, 11, S. 361—494, 1928.
- Über die Farbvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* FABR. II. Teil. — Z. Morph. Oek. Tiere, 24, S. 148—237, 1932.
- LAIDLAW, W. B. R.: A gynandromorphic form of *Bombus*, with other notes on bees and wasps in Scotland. — Scott. Nat., 193, S. 25—27, 1932.
- LAUBENDER, B.: Einige Bemerkungen über die von Herrn Schulmeister LUKAS neu entdeckten Stacheldrohnen. Oekonomische Hefte, 18, S. 429—437, 1801 (Zit. nach DALLA TORRE u. FRIESE, 1899).
- LEUENBERGER, F.: Zwitterbienen. — Aarau 1925.
- Die Biene. 3. Aufl. — Aarau 1954.
- MAY, J.: Čmeláci v ČSR, jejich bionomie, chov a hospoářský význam. — Prag 1959.
- MEHLING, E.: Über die gynandromorphen Bienen des EUGSTERSchen Stockes. — Ver. phys.-med. Ges. Würzburg, 48, S. 173—236, 1915.
- MENZEL, A.: Über Zwitterbienen. — Bienenz., S. 167—168; 186—187, 1862 (Zit. nach DALLA TORRE u. FRIESE, 1899).
- Hymenopterologische Beobachtungen I. Über die Geschlechtsverhältnisse der Bienen im Allgemeinen und über die Befruchtung der Königin, über Parthenogenesis und Zwitterbildung im Besonderen. — Mitt. schweiz. entom. Ges., 1, S. 15—20, 1862 (1862a).
- Hymenopterologische Beobachtungen II. Über Zwitterbildung bei Bienen. — Mith. schweiz. entom. Ges., 1, S. 41—56, 1863.
- Tod der Zwittermutter des EUGSTERSchen Stockes in Konstanz. — Bienenz., 20, S. 163, 1864 (Zit. nach DALLA TORRE u. FRIESE, 1899).
- MORGAN, T., H.: An alternative interpretation of the origin of gynandromorphous insects. — Science, 21, S. 632—634, 1905.
- Hybridology and gynandromorphism. — Amer. Nat. 43, S. 251—253, 1909.
- The EUGSTER gynandromorph bees. — Amer. Nat. 50, S. 39—45, 1916.
- MORGAN, T., H. and BRIDGES, C., B.: The origin of gynandromorphs. — Carnegie Inst. Washington, Publ., 278, S. 1—122, 1919.
- NACHTSHEIM, H.: Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. — Arch. Zellforsch., 11, S. 169—241, 1913.
- REINHARDT, E.: Kernverhältnisse, Eisystem und Entwicklungsweise von Drohnen- und Arbeiterinneneiern der Honigbiene (*Apis mellifera*). — Zool. Jb. Anat., 78, S. 167—234, 1960.

- RITSEMA, C.: Verslag van de veertiende Wintervergadering der Nederlandsche Entomologische Vereeniging, gehouden te Leiden op 19 December 1880. Tijdschr. Entomol., 24, S. CXI (Bombus mastrucatus), 1881.
- RÖSCH, G. A.: Über einen Weg, Zwitter der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) im Experiment zu erzeugen. — Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München, 37, S. 71—81, 1926.
- Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Zwittern bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). — Verh. deutsch. zool. Ges., 32, S. 219—226, 1928.
- ROTHENBUHLER, W. C.: Origin of gynandromorphic honey bees. Unpublished M. S. Thesis. Ames, Iowa, Iowa State College Library, 1952 (Zit. n. ROTHENBUHLER, 1957).
- Diploid male tissue as new evidence of sex determination in honey bees (*Apis mellifera* L.). — Journ. Hered., 48, S. 160—168, 1957.
  - Progress and problems in the analysis of gynandromorphic honey bees. Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, 1957 (1957a, Zit. n. ROTHENBUHLER, 1957).
- ROTHENBUHLER, W. C., GOWEN, J. W. and O. W. PARK: Androgenesis in gynandromorphic honey bees (*Apis mellifera* L.). — Genetics, 36, S. 573, 1951.
- Androgenesis with zygogenesis in gynandromorphic honey bees (*Apis mellifera* L.). — Science, 115, S. 637—638, 1952.
  - Action of eye-color mutations as revealed in mosaic honey bees (*Apis mellifera* L.). — Genetics, 38, S. 686, 1953.
- ROTHENBUHLER, W. C., POLHEMUS, M. S., GOWEN, J. W. and O. W. PARK: Gynandromorphic honey bees. — Journ. Hered., 40, S. 308—311, 1949.
- SCHEL, J.: Description d'un *Bombus lapidarius* gynandromorphe. — Ann. Soc. ent. France, (3), 6, Bull. 4<sup>e</sup> trim., S. 247—249, 1858.
- v. SIEBOLD, C. T.: Ueber Zwitterbienen. — Z. wiss. Zool., 14, S. 73—80, 1864.
- Ersatz der abgestorbenen Zwittermutter des Eugster'schen Zwitterstockes in Constanz. Bienenz., S. 14—16, 1866 (Zit. nach DALLA TORRE u. FRIESE, 1899).
- STELLWAAG: 1910 (Zit. n. ZANDER 1951).
- STÖCKHERT, F., K.: Ueber einen Fall von frontaler Gynandromorphie bei *Bombus lapidarius* L. (Hym.). — Z. wiss. Ins.-biol., 16, S. 132—135, 1921.
- WHITING, P. W.: The relation between gynandromorphism and mutation in *Habrobracon*. — Amer. Nat., 62, S. 59—62, 1928. Z. f. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, Suppl. 2, S. 1591—1593.
- Mosaicism and mutation in *Habrobracon*. — Biol. Bull., 54, S. 289—307; 1928 (1928a).
  - Diploid male parts in gynandromorphs of *Habrobracon*. — Biol. Bull., 61, S. 478—480, 1931.
  - Modification of traits in mosaics from binucleate eggs of *Habrobracon*. — Biol. Bull., 63, S. 296—309, 1932.
  - Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon*. — Genetics, 28, S. 365—382, 1943.
- ZANDER, E.: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. III. Der Bau der Biene. — Stuttgart. 4. Aufl., 1951.

(Am 27. 3. 1962 bei der Schriftleitung eingegangen.)

## Tafel 14

Fig. 1: Kopf von *Bombus agrorum* F. (gynandromorph). Das Tier ist rechts weiblich, links männlich. Weitere Erklärungen im Text (Aufn. B. THON, Freiburg).

Fig. 2: Abdominalsternit 4 (= 8) von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von ventral (Aufn. B. THON, Freiburg).

Fig. 3: Abdominalsternit 6 (= 10) von *B. agrorum* F. (gynandromorph) von ventral (Aufn. B. THON, Freiburg).

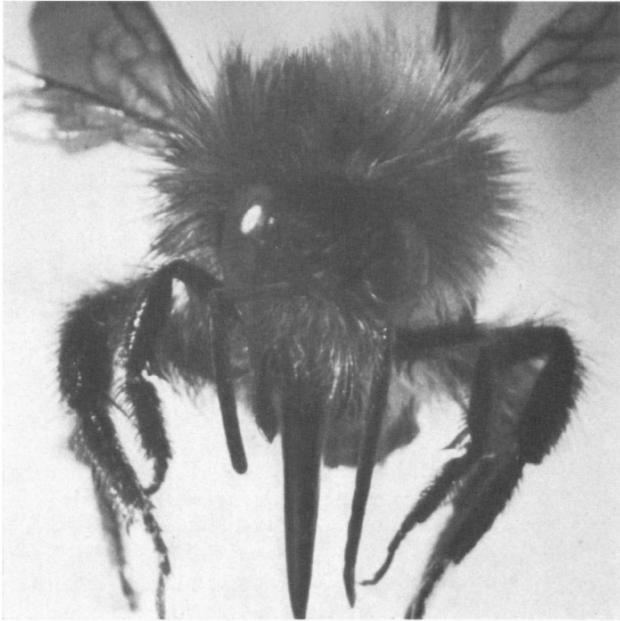


Fig. 1

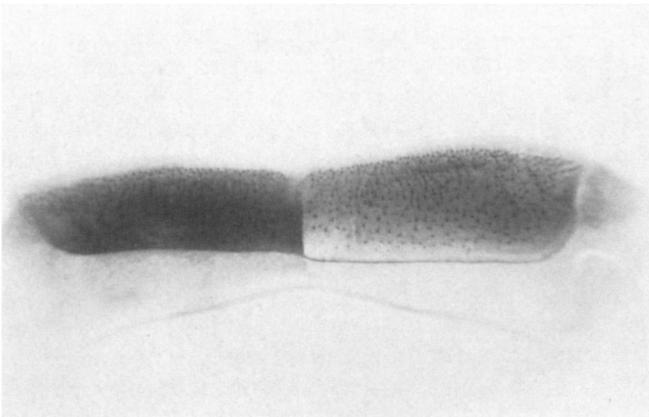
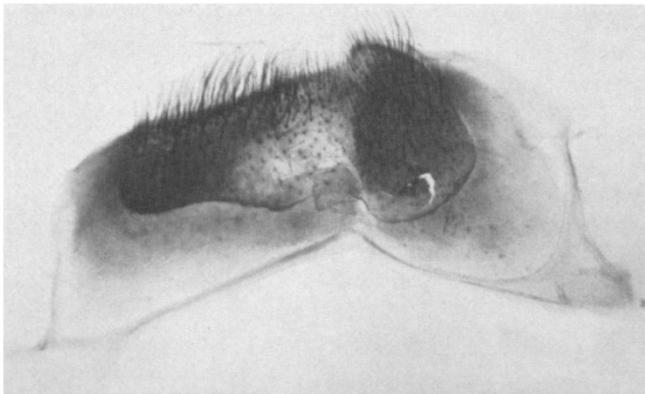


Fig. 2



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 1961-1965

Band/Volume: [NF\\_8](#)

Autor(en)/Author(s): Röseler Frank Peter

Artikel/Article: [Über einen Fall von Gynandromorphismus bei der Hummel \*Bombus agrorum\* Fabr. \(1962\) 289-303](#)