

or that Dr. Brandes is not correct in his account of it: I am quite ready to be convinced that the former is the true explanation, and only suggest the latter in a spirit of friendly retaliation. I feel compelled to add, however, that to pronounce authoritatively on the histology of an animal of this kind from the examination of material that has been thirty-five years in a Museum¹, having originally probably been preserved simply in alcohol, seems to me somewhat rash.

Sydney, June 11th 1892.

3. Neue und wenig bekannte Gesetze aus der Hymenopteren-Biologie.

Von C. Verhoeff, stud. phil., Bonn.

eingeg. 20. Juli 1892.

Unter **Proterothese der Männchen** verstehe ich jene merkwürdige Erscheinung, in den Linienbauten der Fossorien, Anthophilien, Vesparien und ihrer Parasiten, daß nämlich die In-sassen der vorderen Zellen männlichen, die der hinteren Zellen weiblichen Geschlechtes sind.

Ich führe zunächst folgende, absolut sicher gestellte Beispiele an:

1) *Crabro capitosus* Shuk. Von drei Zellen enthalten die beiden vorderen je 1 ♂, welche am 16. März Imagines werden, die hinterste 1 ♀, am 19. März Imago. ♂ ♂ ♀.

2) *Crabro sambucicola* Verh. Die beiden vordersten und die vierte Zelle enthalten Männchen, die dritte und hinterste Weibchen. ♂ ♂ ♀ ♂ ♀.

Die Männchen erscheinen am 9. April, die Weibchen am 11. und 12. April.

3) *Rhopalum clavipes* L. Ein Männchen in der vorderen Zelle schlüpft am 13. Mai, die zwei Weibchen der beiden hinteren Zellen am 14. Mai aus. ♂ ♀ ♀.

4) *Trypoxylon figulus* L. Stollen mit vier Zellen. Aus den drei vorderen erscheinen Männchen, aus der hintersten ein Weibchen. ♂ ♂ ♂ ♀.

5) *Chevrieria unicolor* Pz. Im ersten Falle erschienen bei einem Bau von neun Zellen aus den sechs vorderen Männchen, aus den drei hinteren Weibchen, im zweiten Falle fand ich genau dasselbe, sechs ♂ vorn, drei ♀ hinten im Bau. ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♀ ♀ ♀.

¹ See Monticelli »Di una nuova specie del genere *Temnocephala*, Blanch.« Napoli, 1889. The figures of the animal here given are quite sufficient to raise misgivings as to the state of preservation of the specimens.

6) *Prosopis brevicornis* Nyl. In einem Bau von zwei Zellen entwickelte sich aus der vorderen ein Männchen und zwar viel früher als das Weibchen der hinteren. ♂ ♀.

7) *Osmia rubicola* Friese. Ein Stollen mit acht Zellen enthält in den sieben vorderen Männchen, im hintersten ein Weibchen. ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♀.

8) *Osmia tridentata* Dufour.

Erster Fall ♂ ♂ ♂ ♀ ♀.

Zweiter Fall ♂ ♂ ♂ ♂ ♀ ♀ ♀.

9) *Ephialtes divinator* Rossi. ♂ ♂ ♀ ♀ ♀ ♀.

Die beiden Männchen in den vordersten Zellen erschienen am 28. und 29. Juli. Die vier Weibchen vom 31. Juli bis 8. August.

Von den elf hier mitgetheilten Fällen habe ich zehn selbst festgestellt, den elften verdanke ich der Genauigkeit H. Friese's (cf. Osmien-Studien. Entomol. Nachrichten 1891. No.17. p.257). Diese Fälle sind aber auch alle, welche ich genau auf diese Erscheinung hin untersuchte, d. h. es ist mir kein Fall bekannt geworden, in welchem bei Linienbauten Proterothese der Männchen nicht stattfände. Verschiedene andere Fälle, in welchen ich diese Erscheinung sehr wahrscheinlich machen konnte, sollten dennoch unterdrückt werden.

Ich zweifle übrigens nicht, daß die Proterothese der Männchen (wie auch die Proterandrie) eine allgemeine und darum gesetzmäßige Erscheinung des Aculeaten-Stammes ist, so weit dessen Unterordnungen hier in Betracht kommen.

Zunächst sei eine weitere und bisher fast gänzlich unbeachtete, aber zur vorigen in Beziehung stehende Erscheinung erwähnt, welche ich (analog der Botanik) als **Polygamie** der Bauten bezeichne. Dieselbe sagt: Eine und dieselbe Aculeaten-Art kann ein- und zwei-geschlechtige Bauten herstellen. Oder es giebt viele (natürlich solitäre und arbeitende) Aculeaten, welche sowohl rein männliche als auch rein weibliche als auch zwitterige Bauten verfertigen.

Auch hier führe ich die genau bekannten Beispiele an, wobei ich bemerke, daß zwitterige Bauten nicht besonders erwähnt aber bei allen nachfolgenden Arten sicher festgestellt sind. (Meistentheils habe ich solche an verschiedenen Orten mitgetheilt.)

Eingeschlechtige Bauten:

1) *Crabro capitosus* Shuk. nur sechs ♀.

2) *Crabro sambucicola* Verh. nur vier ♀. Erster Fall.
nur vier ♂. Zweiter Fall.

- 3) *Rhopalum clavipes* L. nur drei ♂.
- 4) *Chevrieria unicolor* Pz. nur vier ♂.
- 5) *Passaloecus turionum* Dlb. nur vier ♀.
- 6) *Agénia carbonaria* Scop. nur vier ♀.
- 7) *Odynerus parietum* L. nur drei ♂.
- 8) *Odynerus spinipes* H. S. nur vier ♀.
- 9) *Eurytoma rubicola* Giraud. nur drei ♀.
- 10) *Osmia rubicola* Friese nur sieben ♀. Erster Fall.
nur sechs ♀. Zweiter Fall.
- 11) *Osmia tridentata* Dufour nur vier ♂. Erster Fall.
nur acht ♀. Zweiter Fall.

Von diesen 14 Fällen habe ich selbst zwölf festgestellt, zwei verdanke ich Herrn Friese (cf. l. c.), welcher ein sorgfältiger Beobachter ist. Auf etwaige andere Mittheilungen mochte ich mich nicht einlassen.

Die Polygamie der Bauten scheint also eine ähnliche Verbreitung unter den Aculeaten zu haben wie die Proterothésie der Männchen.

Sofort schließe ich eine dritte biologische Erscheinung an, welcher ich bereits nach Abfassung meiner »Biologischen Aphorismen¹« auf die Spur kam, und welche ich daher auf p. 77 Anm. 2 noch kurz mittheilte.

Ich habe sie seitdem weiter verfolgt und weiter bestätigt gefunden, diese Erscheinung, die ich kurz **Proterocratie** nenne, definierte ich l. c. folgendermaßen: »Die frühesten der früher erscheinenden Männchen sind die kräftigsten, die letzten die schwächsten.«

Nunmehr gebe ich die verbesserte Definition: Die früher erscheinenden Individuen unter den Männchen sind die kräftigeren und die früher erscheinenden Individuen unter den Weibchen sind ebenfalls die kräftigeren.

Diese Erscheinung habe ich zunächst fast nur bei Hymenopteren untersucht und nachgewiesen, ob und wie weit sie auch bei anderen Insectenklassen zur Beobachtung gelangt, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Beispiele:

Crabro chrysostomus und *Biorrhiza terminalis* führte ich bereits an. Bei letzterer erscheinen die winzigen Männchen also größtentheils zuletzt.

Von *Chevrieria unicolor* erschienen aus einem männlichen Bau

¹ Verhandlungen des naturhistorischen Vereins für Rheinland und Westfalen. Bonn 1891.

am 19. Mai drei ♂ von 8 und 7 $\frac{1}{2}$ mm Länge, am 20. Mai erst ein ♂ von 7 mm (vorderste Zelle).

Bei *Crabro sambucicola* erschienen zwei ♂ von 7 mm und zwei ♂ von 6 $\frac{1}{2}$ mm am 9. und 10. April, ein ♂ von 5 mm dagegen erst am 12. April (dies in der vordersten Zelle).

Von *Trypoxylon figulus* zeigten (in einem Stollen mit sechs Zellen [Linienbau]) die Larven von der hintersten zur vordersten Zelle abnehmende Größen:

No. 1 = 7,7 mm Länge

» 2 = 7,3 » »

» 3 = 7,0 » »

» 4 = 6,5 » »

» 5 = 6,5 » »

» 6 = 5,5 » »

Die dem Eingang nächstliegende Zelle ist also No. 6. No. 1 wurde ♀ am 20. Mai. Alle übrigen ♂♂ und zwar No. 2 und 3 am 13. Mai. No. 4 und 5 am 15. Mai.

In einem zweiten Falle maß ich bei *Trypoxylon fig.* die erwachsenen, überwinterten ♂ Larven auf:

No. 1 = 6,5 mm (zuerst Imago)

» 2 = 5,5 »

» 3 = 5,5 » (vorderste Zelle).

In einem weiblichen Neste von *Crabro capitosus* war ein ♂ von 7,3 mm am 14. Mai Morgens entwickelt, zwei ♀ von 6,5 mm erst am Abend, ein viertes ♀ verkrüppelte und erschien erst mehrere Tage später². Hier befand sich das zuerst erscheinende ♀ nicht in der hintersten sondern in der zweitvordersten Zelle. Ein Beispiel kann auch von Lepidoptera angeführt werden.

Papilio Machaon (natürlich stammen die Thiere von einer Mutter!)

♂ mit 37 mm Flügellänge, Imago 10. März

♂ » 32 » » » 16. »

♂ » etwas verkrüppelten Flügeln, Imago 29. März.

Was die Aculeata mit Linienbauten betrifft (also *Chevrieria*, *Crabro*, *Trypoxylon* etc.), so müssen die Insassen der hinteren Zellen offenbar früher erscheinen als die der vorderen, da sie früher geboren wurden. Diese Vergegenwärtigung würde also in allen Fällen, in welchen die kräftigeren Individuen die hinteren Zellen inne hatten, schon erklären, weshalb diese früher erschienen als die Insassen der vorderen Zellen. So ist es in mehreren der angeführten Fälle.

² Es gehörte in die vorderste Zelle.

Aber weshalb sind die Insassen der vorderen Zellen, aus denen die Bewohner später erscheinen müssen, schwächer als die der hinteren Zellen? Dies führt mich wieder auf obige beiden Erscheinungen, während ich die Fälle von *Biorhiza* und *Papilio* vorläufig nicht zu erklären vermag.

Bevor ich aber auf diese Beziehungen eingehe, muß eine vierte biologische Erscheinung besprochen werden, welche ebenfalls mit den vorigen in Zusammenhang steht und dieses ist die einzige, welche bisher eine Beachtung fand, sie wurde von W. H. Müller Proterandrie genannt³. Seine Behauptung, daß »auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, daß jeder der einzelnen Zweige der Bienen für sich die Gewohnheit proterandrischer Brutanlage erworben habe«, muß durchaus zurückgewiesen werden. Ich habe nämlich nicht nur für Bienen, sondern auch für die verschiedensten Fossorien, sowie für Ichneumoniden, Cynipiden und Chalcidier Proterandrie nachgewiesen, desgleichen für Lepidoptera (*Papilio*) und für Diptera (*Cyrtoneura*, *Lucilia* und *Tipula*) und habe sie für Diplopoden sehr wahrscheinlich gemacht.

Die Proterandrie ist somit eine uralte Errungenschaft des Tracheaten-Kreises.

W. H. Müller hat übrigens seine Proterandriebeweise stets auf Beobachtungen an blumigen Sammelplätzen der Bienen gestützt. Dagegen will ich durchaus nichts einwenden, doch ist der correcteste Beweis, welcher Irrthümer völlig ausschließt, jedenfalls der, welcher sich auf Zuchtversuche stützt und diese Beweisführung habe ich bisher ausnahmslos verfolgt, wenn sie auch viel mühevoller ist⁴.

W. H. Müller sieht die Bedeutung der Proterandrie darin, daß die Weibchen bei ihrem Ausschlüpfen sogleich Männchen bereit finden, sie zu begatten«. Es ist überaus leicht diese Ansicht als irrige zu erweisen.

³ Proterandrie der Bienen. Inaugural-Dissertation. Jena 1882.

⁴ Nebenbei gebe ich hier die Proterandrie von *Orthopelma luteolator* Grv. an:

Erstes Beispiel: 21. März			
	1 ♂		
	16. April	1 ♂	
	18. »		2 ♀
	19. »	1 ♂	
	21. »	2 ♂	
	25. »	2 ♂	3 ♀
	5. Mai		2 ♀
Zweites Beispiel: bis 5. April			
	12 ♂		
	7. »	4 ♂	3 ♀
	10. »		2 ♀
	13. »		2 ♀
	bis 14. Mai		noch 4 ♀

Wäre das nämlich die Bedeutung der Proterandrie, so müßten, in einem zwitterigen Linienbau z. B., Männchen und Weibchen gleichzeitig erscheinen. Daß Proterothese der Männchen herrscht, wußte Müller offenbar nicht. Wenn er das aber nicht wußte, wenn er also annehmen mußte, daß die Zellen der Männchen und Weibchen willkürlich mit einander abwechselten, so war seine Schlußfolgerung über die Bedeutung der Proterandrie ein Widerspruch in sich selbst. Denn wenn (immer die Proterothese der Männchen als unbekannt vorausgesetzt) Männchen und Weibchen desselben Baues gleichzeitig erscheinen, damit eben »die Weibchen gleich Männchen bereit finden sie zu begatten« so herrscht ja gar keine Proterandrie! Giebt es dagegen eine Proterothese der Männchen, so würde, bei gleichzeitigem Erscheinen beider Geschlechter desselben Baues, dennoch Proterandrie stattfinden. In Wahrheit jedoch findet nicht nur diese statt, sondern auch ein wirkliches Vorhererscheinen der Männchen.

Freilich sollen »die Weibchen gleich Männchen bereit finden sie zu begatten«, aber nicht »sogleich bei ihrem Ausschlüpfen«, vielmehr erst später, nachdem die Männchen desselben Baues längst in's Freie geflogen sind, und nachdem hiermit die erste und hauptsächlichste Bedeutung der Proterandrie erfüllt ist, nämlich:

Verhinderung einer Begattung zwischen Insassen desselben Baues, vorausgesetzt, daß derselbe zwitterig ist.

Auf die Frage, weshalb zur Erreichung von Kreuzung gerade Proterandrie und nicht Proterogynie zur Ausbildung gelangte, kann ich W. H. Müller's Satz in der That geltend machen:

Die Weibchen sollen nach ihrem Ausschlüpfen »Männchen bereit finden sie zu begatten«.

Die Weibchen haben ihre Zeit sehr auszunutzen, die Männchen dagegen spielen nach der Begattung keine Rolle mehr. Würden sie also nach den Weibchen erscheinen, so gieng Zeit nutzlos verloren.

Anpassungen zur Erreichung von Kreuzung sind in der Pflanzenwelt sehr verbreitet, interessant ist es, daß solche auch bei den so tausendfach mit der Pflanzenwelt verketteten Insecten zu finden sind. Die Proterandrie aber führt mich auf die drei oben angeführten Erscheinungen zurück.

Die Proterothese der Männchen hat die Proterandrie zur Voraussetzung.

Würde für die Bewohner der so sehr verbreiteten Linienbauten keine Proterandrie gelten, so wäre die Proterothese der Männchen überflüssig. Es würden die Bewohner alsdann einfach nach dem Alter erscheinen, d. h. alle hinteren auf die vorderen warten müssen. Dieser

Umstand aber des Ehererscheinens der Insassen der hinteren Zellen hat eben die Proterothese der Männchen zur Ausbildung gelangen lassen, es ist eine biologische Anpassung an Kreuzung. Bestünde Proterandrie, aber keine Proterothese der Männchen, wären also Zellen der Männchen und Weibchen willkürlich durch einander gelagert, so könnte die Proterandrie nichts oder doch nur wenig nützen, denn die früher erscheinenden Männchen, so weit sie nicht zufällig in den vordersten Zellen lägen, müßten auf die vor ihnen befindlichen Weibchen warten. Durch die Proterothese der Männchen ist dieser Mißstand beseitigt. Die hinteren Männchen müssen zwar auf die vorderen Männchen und die hinteren Weibchen auf die vorderen Weibchen warten, doch das ist ein unbedeutender Nachtheil, Hauptsache bleibt, daß alle Männchen vor dem vordersten Weibchen bereits ausgeflogen sind.

Wie kommt es aber, daß die Insassen der vorderen Zellen männlich, die der hinteren weiblich werden ?

Ich habe im vorigen Jahre bei *Crabro sambucicola* beobachtet, daß von zwei von einem ♀ hergestellten Bauten, von welchen der eine zwitterig, der andere eingeschlechtlich und zwar männlich war, der männliche später angelegt wurde als der weiblich-männliche. Da nun in diesem zwitterigen die männlichen Zellen später angelegt wurden als die weiblichen und da ich weiß, daß diese Art auch rein weibliche Nester herstellt, so dürfte mit Gewißheit gefolgert werden, daß die Arten von Aculeaten, bei welchen Polygamie der Bauten vorkommt, anfangs nur weibliche Nachkommen, später nur männliche Nachkommen erzeugen. Nehmen wir nun an, daß ein Wespenchen z. B. 16 Zellen in seinem Leben anfertigt und dieselben auf drei Bauten vertheilt, von denen der erste und zweite sechs Zellen, der dritte vier Zellen enthalten mag⁵, so würde der erste sechs weibliche Zellen, der zweite vielleicht zwei hintere weibliche, vier vordere männliche, der dritte nur vier männliche Zellen enthalten. Auf diese Weise ist mir die Polygamie der Bauten durchaus verständlich.

Auf die Frage aber, wie es bewirkt wird, daß die späteren Individuen männliche, die früheren weibliche werden, ist vorläufig nur hypothetisch etwas zu äußern. Man könnte an einen Verbrauch von Spermatozoen denken, oder an ein willkürliches Verfügen über dieselben.

Beides halte ich für unwahrscheinlich. Daß die etwaige stärkere Erwärmung⁶ der vorderen Zellen keinen Einfluß hat, beweisen schon

⁵ Die Brutversorgungsenergie nimmt nämlich ab.

⁶ Dieses Moment findet man hier und da erwähnt, als hätte es auf Erscheinungsfolge der Thiere Einfluß, es ist eine sehr müßige Betrachtung; die Bauten haben ja auch sehr verschiedene Lage.

die eingeschlechtigen Bauten. Derjenige Factor, welchem ich den größten Einfluß zuschreibe, ist die Güte der Ernährung, die Nahrungsmenge. Damit stimmen alle meine bisherigen Messungen an Larven und Imagines, wovon ich auch oben Beispiele anführte. Ob dieses jedoch der einzige beeinflussende Factor ist, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich sage also vorläufig auf die obige Frage: die Insassen der vorderen Zellen sind meist schwächer als die der hinteren (desselben Geschlechtes), weil sie später versorgt wurden und daher meist weniger reichliche Nahrung erhielten. Da nun die hinteren Individuen desselben Geschlechtes in den Linienbauten früher erscheinen als die vorderen, so ergibt sich hiermit die Erklärung der Proterocritie. Für die nicht auf Linienbauten bezüglichen Fälle derart und für solche außerhalb der Hymenopteren, für welche ein weiteres Prüfen sehr erwünscht wäre, kann ich keine Erklärung liefern. Wenn die kräftigeren Individuen zuerst erscheinen, hinterlassen sie auch die meisten Nachkommen und verbreiten damit ihre Eigenart. Die Proterocritie dürfte also sehr wichtig sein.

Anmerkung. Über die »versteckte Proterandrie«, sowie über die Zeit der hauptsächlichsten Ausbildung der Proterandrie vgl. Zoolog. Jahrbücher. Herbst 1892. Ich kam zu dem Schlusse, daß:

»Die Proterandrie vorwiegend durch schnellere Entwicklung der Männchen im Nymphenstadium erzeugt wird.«

Schließlich erwähne ich noch als einer wenig beachteten Erscheinung der **Polyandrie**. Dieselbe erleidet zwar Ausnahmen, ist jedoch größtentheils herrschend. Ich habe sie wiederholt nachgewiesen bei Anthophilen, Fossorien und Entomophagen⁷. Im Verein mit Proterandrie und Proterocritie wird offenbar eine gewaltige Wirkung zur natürlichen Zuchtwahl ermöglicht. Besonders die oft recht auffallenden secundären Geschlechtscharaktere der Männchen werden dem Verständnis wesentlich näher gerückt, da nicht nur ein Kampf⁸ zwischen den Männchen um die Weibchen stattfindet, wobei das am besten ausgerüstete am ehesten zu einer Begattung gelangt, sondern wir erfahren, daß ferner

1) die große Zahl von Männchen eine Auslese nur tüchtiger Individuen gestattet (Polyandrie),

2) jede Inzucht unmöglich gemacht und die Concurrenz um den Besitz der Weibchen verschärft wird (Proterandrie und Polygamie der Bauten),

⁷ Bei Cynipiden giebt es nach Beyerink's ausgezeichneten Beobachtungen alle Übergänge von der Polyandrie bis zur Parthenogenesis.

⁸ Eine Beobachtung über kämpfende Bienenmännchen theile ich demnächst noch mit.

3) die kräftigsten Individuen, weil zuerst erscheinend, ihre Eigenart am besten erhalten (Proterocratie).

Also liegen hier Raum-, Zeit, Zahl- und Kraft-Verhältnisse der Fortbildung der Art zu Grunde.

Bonn, 18. Juli 1892.

4. Berichtigung.

Von R. v. Lendenfeld, Innsbruck.

eingeg. 23. Juli 1892.

Herr Dendy wirft mir vor (Zoologischer Anzeiger No. 395) ich hätte seine Anschauungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Teichonidae* (Studies etc. on Sponges. Quart. Journ. micr. Sc. Bd. XXXII. p. 1) gewissermaßen geraubt und als eigene Entdeckung in meiner Arbeit (Die Spongien der Adria I. Zeitschr. f. wiss. Zool. LIII) veröffentlicht. Dies ist unwahr. Ich bin ganz unabhängig von D. zu meinem Ergebnis gelangt. Es wird genügen, wenn ich als Beweis hierfür die Thatsache anführe, daß ich dieses Ergebnis in einer vorläufigen Mittheilung (Das System der Kalkschwämme. Sitzungsberichte der kais. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. C, Januar 1891) veröffentlichte, welche in der Sitzung der naturwissenschaftlichen Classe der Wiener Academie am 8. Januar 1891 vorgelegt wurde, während D.'s diesbezügliche Angaben (l. c.) auch im Januar 1891 in London erschienen sind und mir lange nach dem 8. zukamen.

Auch das Manuscript meiner, später 1891 erschienenen größeren Arbeit (l. c.) war schon fertig und in den Händen des Redacteurs der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, als ich D.'s Arbeit erhielt.

Ich kann also weder eine Priorität D.'s in dieser Sache anerkennen, noch gelten lassen, daß ich D.'s Arbeit in meine Litteraturliste hätte aufnehmen sollen. Damit aber diese Sache klargelegt werde, habe ich im Januar dieses Jahres an anderer Stelle (Biologisches Centralblatt No. 2, 30. Januar 1892) den vorliegenden Gegenstand erörtert und ich meinerseits könnte mich nun darüber beklagen, daß D. in seiner jetzt (am 11. Juli) publicierten Anschuldigung, diese letztgenannte Mittheilung von mir unberücksichtigt läßt. Das wäre nun nicht so schlimm. Anders verhält es sich aber mit der Thatsache, daß D. die Existenz meiner obenerwähnten am 8. Januar vorgelegten vorläufigen Mittheilung absichtlich ganz verschweigt, um seine Anschuldigung gerechtfertigt erscheinen zu lassen: das ist ein Vorgehen, welches ich auf das schärfste zu verurtheilen genöthigt bin.

Innsbruck, den 21. Juli 1892.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Verhoeff Karl Wilhelm [Carl]

Artikel/Article: [3. Neue und wenig bekannte Gesetze azs der Hymenopteren-Biologie 362-370](#)