

hinter den Augen, Nacken, ein Ring um die Augen und eine Verbindung davon über dem Nasenrücken etwas dunkler, fast schwarz. Stelle zwischen den Augen und Längsstreifen zwischen den Schultern rein weiß, Streifen zwischen den Ohren weiß mit einem rötlichen Hauch. Alle noch nicht genannten Teile des Gesichtes, Kinn, Kehle, Backe, Bauch, Innenseite der Vorderextremität schmutzig gelbweiß.

Herpestes leucurus n. sp. 2 Felle.

Ähnlich wie *Herpestes auropunctatus*, aber dunkler gefärbt. Das Charakteristischste sind die langen weißen Haarspitzen des Schwanzes.

2. Der Samenblasengang der Bienenkönigin.

(Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. I.)

Von Dr. Ernst Bresslau.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Straßburg.)

(Mit 7 Figuren.)

eingeg. 20. Juni 1905.

Unter den Organen des Geschlechtsapparates der Königin von *Apis mellifera* L., die in der Bienenbiologie bisher eine besonders hervorragende Rolle gespielt haben, ist ohne Zweifel der sog. Splincter des Samenblasenganges, »der Ringmuskel, welcher die Ausgangsöffnung der straff gefüllten Samenblase umgibt« (v. Buttel 1905), mit an erster Stelle zu nennen.

Die erste Beschreibung dieses Ringmuskels stammt von Leuckart (1858), dem die Bienenbiologie so viele wichtige Beobachtungen verdankt. Nach Leuckart sollte nicht nur die Samenblase (Receptaculum seminis) der Bienenkönigin selbst, wie dies schon Swammerdam (1738) und v. Siebold (1856) angegeben hatten, mit einem dem Tracheengeflecht¹, das sie umspinnt, aufliegenden weitmaschigen Muskelfasernetz ausgerüstet sein, sondern es sollte auch, was bis dahin übersehen war, der Samenblasengang² von einer ziemlich dichten und dicken Schicht deutlich quergestreifter Ringmuskelfasern umgeben sein, die an der Einmündungsstelle der Anhangsdrüsen (*a*) des Receptaculum in den Samenblasengang beginnen und sich bis fast in die Mitte des Ganges verfolgen

¹ Vgl. hierzu die ausgezeichnete Beschreibung Swammerdams (1738, S. 476): »Der runde Teil des Leimbeutelchens (i. e. Samenblase) der Biene hat zwei Hüllen. Die äußere ist weißlich und muskulös und mit einer unzählbaren Menge von Luftrohren wunderbarlich und sehr artig verwebt und künstlich damit gleichsam verbrämt«. In Fig. 1 ist dies Tracheennetz nicht mitgezeichnet.

² D. h. der dünne Ausführungsgang (Fig. 1 *sg.*), der die mächtige, schon dem freien Auge als große weißliche Kugel leicht erkennbare Samenblase (*sbl.*) mit dem unpaaren Eileiter (*el.*) verbindet.

lassen. Die Funktion dieses Ringmuskels sollte einmal darin bestehen, »die Samenfäden, die durch die Zusammenziehungen des Receptaculum bis in den Anfangsteil des Samenganges gelangt sind, vollends in die Scheide hinein zu treiben«. Zweitens sollte der Muskel aber auch dazu dienen können, bei stärkerer Zusammenziehung seiner Fasern den Samenblasengang vollkommen zusammenzuschnüren und dadurch »die Kommunikation der Samentasche mit der Scheide je nach der Dauer seiner Kontraktion eine längere oder kürzere Zeit hindurch zu unterbrechen«. Auf diese Weise hielt es Leuckart für genügend erklärt, »nicht bloß wie überhaupt eine Befruchtung geschieht, sondern auch weiter, wie es möglich ist, daß die Bienenkönigin, selbst bei normaler Füllung des Receptaculum, ihre Eier eventuell (Drohneier) unbefruchtet läßt«.

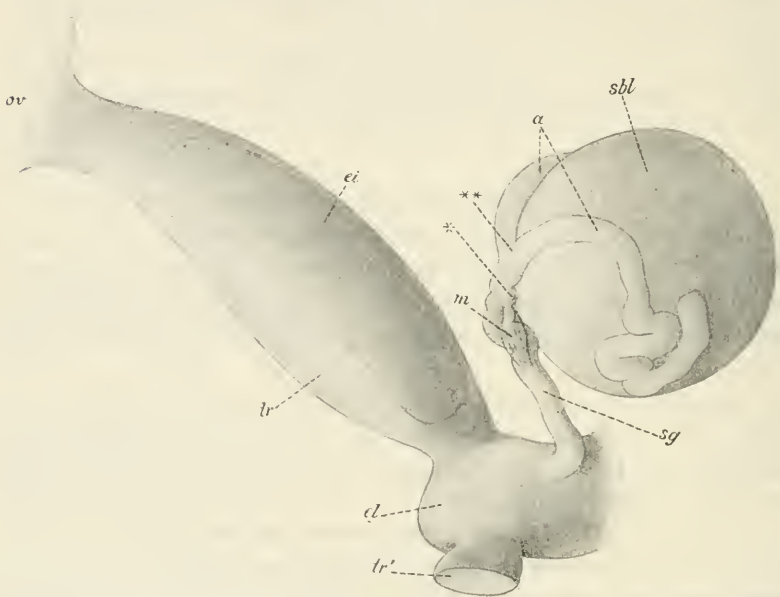


Fig. 1. Receptaculum seminis der Bienenkönigin in situ, von der Seite gesehen. 30 \times . *a*, Anhangsdrüsen der Samenblase; *el*, unpaarer Eileiter; *m*, Längsmuskulbündel; *ov*, linker Eierstock; *sbl*, Samenblase; *sg*, Samenblasengang; *tr*, *tr'*, paarige Eileiter (Trompeten), der linke Eileiter (*tr*) enthält ein Ei (*ei*), der rechte (*tr'*) ist in der Nähe seiner Einmündung in den unpaaren Eileiter abgeschnitten; *, Einmündung des Samenblasenganges in das Receptaculum; **, Einmündung der Anhangsdrüsen in den Samenblasengang.

Diese Vorstellung mußte indessen schon bald erheblich modifiziert werden, da die anatomischen Grundlagen, auf die sie sich stützte, zum Teil erschüttert wurden. Bereits Küchenmeister (1857) hatte gegenüber den älteren Angaben Swammerdams (1738) und v. Siebolds (1856) die Kontraktilität der Samenblase bestritten, weil sich in ihren Wänden

keine Muskelfasern nachweisen ließen³. Vor allem aber war es Leydig (1858, 1867), der auf Grund sorgfältiger Untersuchungen das Vorhandensein von Muskelfasern in der Wand des Receptaculum seminis auf das bestimmteste in Abrede stellte. Schließlich mußte sich auch Leuckart selbst von der Unrichtigkeit seiner früheren Angaben über den Muskelüberzug der Samenblase überzeugen, wie er 1867 an von Berlepsch berichtet (v. Berlepsch 1873). Die Samenblase selbst entbehrt jeglicher Muskulatur. »Die einzigen Muskelfasern, die der Befruchtungsapparat der Bienenkönigin besitzt, sind die Muskelfasern des Ausführungsganges, die diesen in Form eines ziemlich dicken Ringes umgürten und zusammenschnüren, so daß der Durchtritt des Samens in die Scheide dadurch für gewöhnlich verhindert wird. Ohne diese Muskeleinrichtung würde — unter sonst normalen Verhältnissen — ein solcher Übertritt aber deshalb geschehen müssen, weil der Samenbeutel prall angefüllt ist und mit einem dichten Netze zarter Luftröhren umspinnen wird, die den Wandungen desselben einen hohen Grad von Elastizität geben.« Infolgedessen gab Leuckart nunmehr an, daß die Bienenkönigin »zum Zwecke der Befruchtung der durch die Scheide herabgleitenden Eier nicht, wie man früher annahm, den Samenbeutel willkürlich zusammendrückt, sondern durch willkürliche Erschlaffung eines Ringendes bald das Hindernis beseitigt, welches die durch die Elastizität der umgebenden Wandungen zusammengepreßte Samenmasse für gewöhnlich am Ausfließen verhindert«.

Diese zweite Annahme Leuckarts besagte, genau genommen, ungefähr das Gegenteil von der Vorstellung, die er sich vorher von dem Befruchtungsmechanismus gebildet hatte. Nach der früheren Anschauung sollte der Ringmuskel des Samenblasenganges für gewöhnlich unkontrahiert sein und nur dann sich zusammenziehen, wenn Eier an der Einmündungsstelle des Samenganges in den Eileiter vorbei passierten, sei es um das durch die Wandungsmuskulatur der Samenblase hervorgepreßte Sperma durch schwächere Kontraktion zu den Eiern hinzubefördern, sei es — im Falle von Drohneneiern — um es von ihnen durch energischere Kontraktion fern zu halten. Nach der zweiten Annahme dagegen sollte der Ringmuskel als Schließmuskel normalerweise dauernd kontrahiert sein, um durch seine tonusartige Zusammenziehung das Abfließen des Spermas aus der zwar muskelfreien, aber

³ Auf die weiteren Angaben Küchenmeisters über das Vorhandensein von Muskelfasern, die die Lage der Samenblase verändern und dadurch geeignetenfalls das Ausfließen des Spermas aus ihr herbeiführen sollten, gehe ich hier nicht weiter ein, da sie schon von Leuckart (1858, als irrig nachgewiesen wurden. Mit Recht ist das höchst absonderliche Hypothesengebäude, das Küchenmeister auf seine vermeintlichen Befunde aufbaute, in Vergessenheit geraten, ohne jemals Anerkennung gefunden zu haben.

desto elastischeren Samenblase zu verhüten. Nur beim Passieren von zu befruchtenden Eiern sollte der Tonus des Schließmuskels etwas nachlassen und infolge dieser vorübergehenden Erschlaffung des Sphincters etwas Sperma austreten.

So einfach die erste, wenn auch unrichtige Annahme Leuckarts gewesen war, um so gekünstelter war die zweite. Denn sie mußte, da der Ringmuskel allein zur Erklärung des Befruchtungsmechanismus nicht ausreichte, noch die eigentümliche Hilfshypothese herbeiziehen, daß durch das die Samenblase umspinnende Tracheennetz ihr Spermainhalt unter ständigem Druck gehalten werde. Als Beweis für diese Annahme führt Leuckart zwar an, daß der Inhalt der Samenblase, wenn man sie ansticht, in Form eines weißen Fadens hervortritt. Indessen läßt sich leicht feststellen, daß dies Ausfließen des Spermainhaltes wahrscheinlich nur in osmotischen Druckdifferenzen (infolge der hohen Konzentration der Samenflüssigkeit) seine Ursache hat, wie daraus hervorgeht, daß die Wandungen der angestochenen Samenblase trotz des Samenaustrittes in keiner Weise kollabieren. In gleichem Sinne spricht gegen die Richtigkeit jener Hilfshypothese die oft, u. a. auch von Leuckart beobachtete Tatsache, daß das leere Receptaculum einer unbefruchteten Bienenkönigin durchaus die gleiche Kugelgestalt besitzt wie das eines befruchteten Weibchens; nicht minder auch die leicht zu bestätigende Beobachtung Leydigs (1867), daß »die wirbelnden Bewegungen der Zoospermien innerhalb der Samentasche keineswegs den Anblick gewähren, als ob die Fäden dem Lumen des Ausführungsganges zustrebten und nur durch die Kontraktionen des Samenganges abgehalten würden, in dessen Lichtung vor- und durchzudringen«. Es sei endlich auch noch angeführt, daß Leuckart 1858 die Funktion desselben Tracheennetzes, das er 1867 die Kompression der Samenblase bewirken ließ, gerade in entgegengesetzter Weise gedeutet hatte. Damals glaubte Leuckart noch an die Existenz des Muskelnetzes in der Samenblasenwand, und sah sich im Verlauf seiner Deduktionen sogar zu der Voraussetzung gezwungen, »daß die Bienenkönigin ein nur beschränktes Kontraktionsvermögen ihrer Samentasche besitze«⁴. Infolgedessen erblickte er damals in dem Tracheennetz den Antagonisten der Samenblasenmuskulatur, »der bei der Weite der anastomosierenden Stämme und der Stärke des Spiralfadens einen sehr wirksamen elastischen Apparat bildet, dessen Federkraft eine stärkere Kontraktion und damit ein vollständiges Auspressen des Inhaltes kaum zulassen möchte«.

Nicht minder bedenklich mußte auch ein zweiter Punkt der Leuckartschen Annahme erscheinen. Das Lumen des Samenblasen-

⁴ Im Original gesperrt.

ganges ist von einer verhältnismäßig starren Cuticula ausgekleidet, die dem Gang eine recht große Festigkeit verleiht. Es erhebt sich also die Frage, ob eine derartige Chitinröhre von einem Ringmuskel so zusammengeschnürt werden kann, daß sie dadurch für bewegliche Fäden von der außerordentlichen Dünne der Spermatozoen — die zumal noch infolge der Kompression der Samenblase das Bestreben haben sollen, hinauszugelangen — unpassierbar wird. Die in dieser Frage liegende Schwierigkeit, die keineswegs ohne weiteres von der Hand gewiesen werden kann, ist denn auch schon zu wiederholten Malen bis in die allerneueste Zeit hinein (v. Buttel, 1905) in der Bienenliteratur diskutiert worden.

Trotz aller dieser Bedenken, die sich schon auf Grund theoretischer Erwägungen notwendig aufdrängen mußten, erfreute sich die Leuckart'sche Lehre von dem die Befruchtung der Bieneier regelnden Mechanismus in der Fassung, wie sie 1867 aufgestellt war, bis zum heutigen Tage der uneingeschränktesten Geltung und Anerkennung in der Bienenliteratur, in den populären Lehrbüchern der Bienenzucht, die sich mit der Bienenbiologie befassen nicht minder, als in den wissenschaftlichen Untersuchungen, die in irgendeinem Punkte die Fortpflanzung der Bienen berühren. In fast allen diesen Werken und Aufsätzen — ich nenne aus der letzteren Kategorie nur die Arbeiten von Grobber (1895), Petrunkevitch (1901) und v. Buttel (1904) — wird regelmäßig mit besonderem Nachdruck auf den Schließmuskel oder Sphincter des Samenblasenganges der Bienenkönigin und auf seine Funktion, die aus dem Receptaculum seminis herausdrängende Samenmasse nur beim Vorbeipassieren zu befruchtender Eier austreten zu lassen, hingewiesen.

Als ich anfang, mich mit der Bienenbiologie und mit den zahlreichen, noch immer unentschiedenen Problemen, die sich an die Fortpflanzung der Bienen knüpfen, zu beschäftigen, interessierte es mich natürlicherweise sehr, den so viel genannten Schließmuskel des Samenblasenganges aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Es erschien mir selbstverständlich, daß, wer an die Bearbeitung dieser Probleme herantrete, sich auch ein eignes Urteil über die morphologischen Verhältnisse des Geschlechtsapparates der Bienen bilden müsse, anstatt einfach nachzuschreiben, was andre vor ihm behauptet hatten. Das Material zu derartigen Untersuchungen war ja leicht genug zu beschaffen.

Wie sehr diese Untersuchung sich der Mühe lohnte, stellte sich sofort heraus, als ich das erste wohlgelungene Präparat des Samenblasenganges unter dem Mikroskop betrachtete. Zu meiner nicht geringen Überraschung zeigte sich, daß der seit 50 Jahren beschriebene und zitierte Ringmuskel des Samenblasenganges überhaupt nicht existiert, daß vielmehr an seiner Stelle ein wunderbar sinnreicher und überaus komplizierter Apparat

vorhanden ist, dessen Funktion am ehesten mit einer Saugpumpe verglichen werden kann. Es ist mir vollkommen unbegreiflich, wie die zahlreichen und z. T. so ausgezeichneten Beobachter, die im Laufe der letzten 5 Jahrzehnte den Geschlechtsapparat der Bienenkönigin studiert haben, diese wunderbare Einrichtung übersehen konnten, da eine besondere Technik zu ihrer Darstellung nicht nötig ist, alle Hauptsachen vielmehr bei sauberer Präparation schon an dem einfach gefärbten und aufgehellten Totalpräparat des Samenblasenganges erkannt werden können; nur zum Studium der feineren Details, die z. T. allerdings sehr schwierig festzustellen sind, ist die Anfertigung von Schnittserien erforderlich.

Ein Teil der von mir beobachteten Verhältnisse ist, wie ich erst nach Abschluß meiner eignen Untersuchungen in Erfahrung brachte, bereits vor 10 Jahren von Cheshire (1885, 1886) gesehen worden. Indessen sind die Angaben des englischen Autors, dessen Arbeiten in der Bienenliteratur bisher so gut wie völlig unbekannt geblieben sind⁵, gänzlich ungenau und vielfach falsch, wie ich unten bei der Besprechung meiner Befunde auseinandersetzen werde. Gegen einen der evidentesten Irrtümer Cheshires — gegen die Angabe, daß sich der Samenblasengang bei seiner Einmündung in die Scheide in zwei Kanäle gabelt, — hat übrigens bereits Marchal (1894) gelegentlich seiner Untersuchungen über das Receptaculum seminis der Wespe Stellung genommen.

Wenn ich mich jetzt der Darstellung meiner eignen Beobachtungen zuwende, so bitte ich zunächst noch einmal Fig. 1 ins Auge zu fassen. Man beachte dabei, daß die Samenblase (*sbl*) ihrem Ausführungsgang (*sg*) nicht etwa direkt aufsitzt, wie z. B. der Knopf einer Stecknadel, sondern daß sie an ihm, und zwar an seiner caudalwärts gerichteten Seite wie an einem Galgen aufgehängt ist. Hinter der Verbindungstelle (Fig. 1*) zwischen Samenblase und Samenengang setzt sich der letztere noch ein kurzes Stück weiter fort bis zu der Stelle, wo die beiden Anhangsdrüsen (*a*) in ihn einmünden (**). Diese stellen zwei blind geschlossene Schläuche dar, die der Wölbung der Samenblase dicht aufliegend nach rechts und links auseinander weichen, um seitlich angelangt nach abwärts umzubiegen und hier in mehrfacher Windung zu endigen. Trotz dieser Anordnung helfen sie dem Samenblasengang nicht die Last der mächtigen, einen Durchmesser von mehr als 1 mm erreichenden Samenblase zu tragen; vielmehr sind sie dem das Receptaculum umspinnenden Tracheennetz nur äußerlich aufgelagert, ohne

⁵ Das einzige mir bekannte Werk, in dem sich die Darstellung der morphologischen Verhältnisse von Samenblase und Samenblasengang an die Angaben Cheshires anschließt, ist das soeben erschienene allgemeine Lehrbuch der Bienenzucht von Alfonsus (1905).

irgendwie mit ihm verbunden zu sein, und lassen sich daher leicht von ihm abheben.

Unmittelbar vor der Einmündung (*) des Samenblasenganges in das Receptaculum sieht man ihn eine scharfe S-förmige Biegung beschreiben, die im Gegensatz zu den schwachen und veränderlichen Krümmungen, die der Samengang sonst noch aufweist, konstant auftritt. An dieser Stelle findet sich der merkwürdige saugpumpenartige Apparat, der den Samenabfluß aus dem Receptaculum regelt. Von diesem Apparat ist in Fig. 1 nur die mächtige laterale Muskelmasse *m* gut erkennbar, die die beiden Enden der S-Krümmung miteinander verbindet. Diese Muskelmasse, der selbstverständlich auf der andern Seite des Samenblasenganges eine zweite, gleich stark entwickelte entspricht, besteht, wie man auf den ersten Blick erkennen kann, nicht aus Ring-, sondern aus Längsfasern, die parallel zur Haupttrichtung des Samenblasenganges verlaufen. Neben diesen beiden Längsbündeln finden sich noch andre Muskelfasern, die den Samenblasengang auf seiner Dorsalseite halbboogen-, nicht ringförmig umfassen. Diese Fasern sind es, die jedenfalls, obwohl viel schwächer entwickelt und weniger auffällig als die Längsmuskelmassen, den Anlaß zu der Aufstellung des »Ringmuskels« gegeben haben. Nichtsdestoweniger erscheint es mir schwer verständlich, wie die mächtig entwickelten Längsmuskelbündel den früheren Beobachtern — mit Ausnahme von Cheshire — entgehen konnten, oder gar wie Leuckart auf seiner bekamnten Bientafel (Leuckart u. Nitzsche, Zool. Wandtafeln Nr. 27, Fig. 5) sie als Ringfasern zeichnen konnte.

Ehe wir jedoch des Näheren auf die im einzelnen sehr komplizierte Anordnung der Muskulatur des Samenblasenganges eingehen können, müssen wir zunächst diesen selbst und vor allem die höchst eigentümliche Gestaltung seiner Chitinauskleidung etwas genauer betrachten.

Wie schon aus Fig. 1 hervorgeht, stellt der Samenblasengang eine Ausstülpung der dorsalen Wand des unpaaren Eileiters dar, Epithel und cuticulare Chitinauskleidung des letzteren setzen sich daher, wenn auch beträchtlich verändert, in den Samengang hinein fort. Das Epithel der dorsalen Wand, des Eileiters ist in der Gegend, wo der Samenblasengang (Fig. 4 und 7 *sg*) von ihm abzweigt, verhältnismäßig niedrig. Am Beginn des Samenganges strecken sich seine Zellen jedoch ziemlich unvermittelt in die Länge und bilden so ein Zylinderepithel von beträchtlicher Höhe (Fig. 2 und 3 *ep*). Umgekehrt verhält sich die Cuticula, die gerade an der dorsalen Wand des unpaaren Eileiters eine besonders starke Entwicklung zeigt. Sie nimmt bei ihrem Übergang zum Samenblasengang sehr rasch an Dicke ab, wie Fig. 4 und 7 deutlich erkennen lassen.

Cheshire (1885) hatte angegeben, daß das Epithel des Samenblasenganges in seinem proximalen Abschnitt ein Drüsenepithel darstelle, dessen Sekret zur größeren Verdünnung und Weiterbeförderung der aus dem Receptaculum austretenden Samenflüssigkeit dienen solle. Ich kann diese Angabe in keiner Weise bestätigen, vielmehr ist nach meinen Beobachtungen das Epithel des Samenganges in seiner ganzen Ausdehnung bis zur Abgangsstelle der Anhangsdrüsen hin durchweg aus gleichförmig gebauten langen, schmalen, dicht hinter- und nebeneinander liegenden Zylinderzellen zusammengesetzt, wie ich sie etwas schematisch in Fig 2 (*ep*), genau aber in den Querschnitten der Fig. 3 gezeichnet habe. Gegen die Auffassung dieser Zellen als Drüsenzellen spricht auch schon die gleichmäßige Ausbildung der Cuticula, die das

Fig. 2.

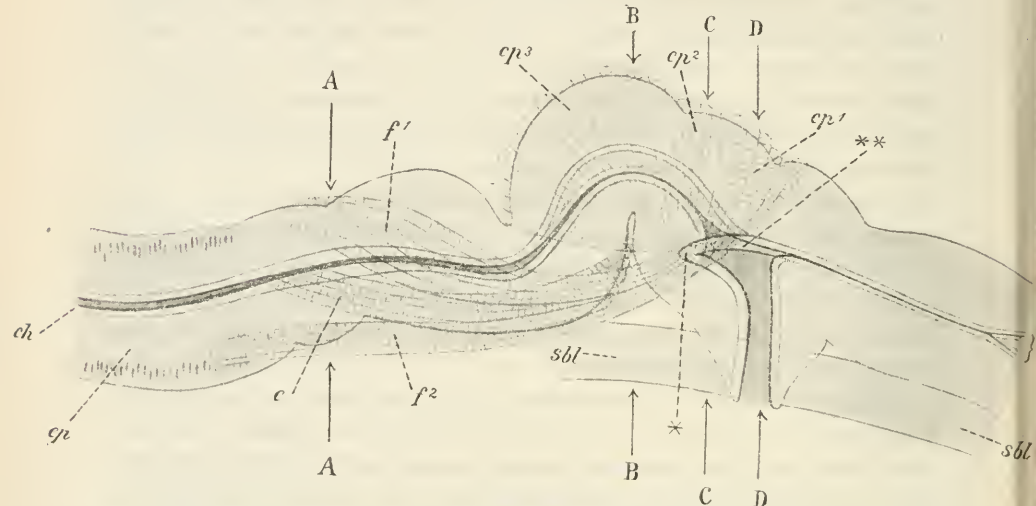


Fig. 2. Distales Ende des Samenblasenganges der Bienenkönigin in Seitenansicht.
160 \times .

Lumen des Samenblasenganges auskleidet. Während in den Anhangsdrüsen von den sie in ihrer ganzen Länge zentral durchsetzenden Chitinkanälen ringsum unzählige zierliche kleinste Röhrchen abzweigen und zu den deutlich mit Sekretröpfchen erfüllten Drüsenzellen hinziehen, wird die Cuticula des Samenblasenganges nirgends von derartigen Gängen durchbrochen, die zur Abfuhr des von den vermeintlichen Drüsenzellen produzierten Sekretes dienen könnten.

Die Cuticula des Samenblasenganges bildet somit ein solides Chitinnrohr von verhältnismäßig geringer Wandstärke. Sein Lumen stellt sich auf Querschnitten im allgemeinen als querer Spalt dar, ähnlich wie es Figur 3 A (*ch*) erkennen läßt. Doch ist hier der Stelle des Samen-

blasenganges, durch die der Schnitt geführt ist (s. Fig. 2, Schnittlinie *AA*), entsprechend der Hohlraum des Rohres etwas enger und seine Chitinauskleidung etwas dicker als in seinen weiter proximal gelegenen Abschnitten. Es hängt dies damit zusammen, daß von dem Samenblasengang an der Stelle, deren Querschnittsbild Fig. 3 *A* wiedergibt, die lateralen Muskelmassen entspringen, deren ich schon oben Erwähnung getan habe. Infolgedessen sind an dieser Stelle die Wandungen des den

Fig. 3.

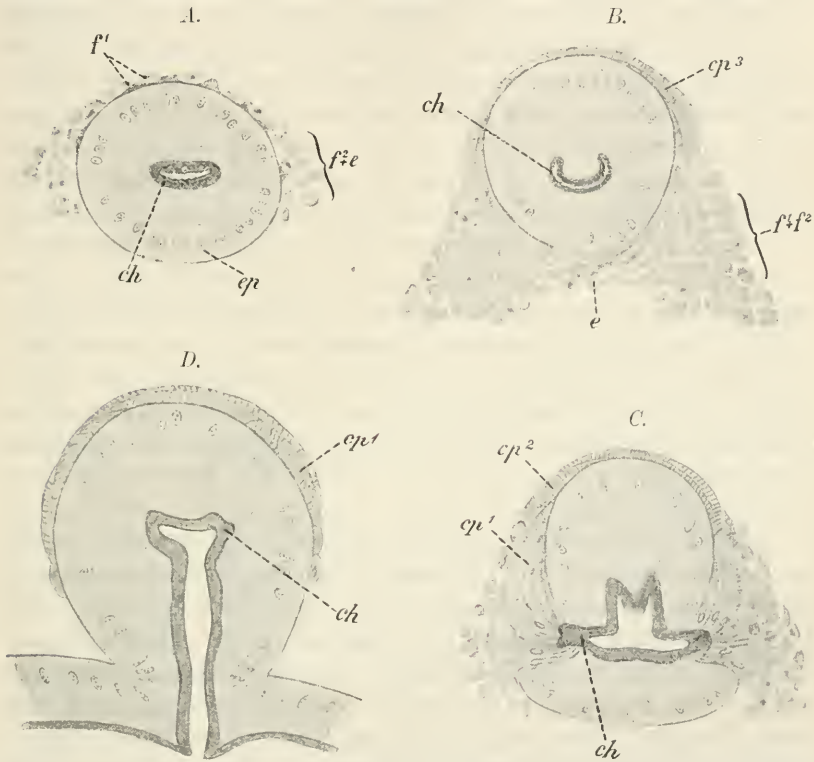


Fig. 3. *A*—*D*, Querschnitte durch den Samenblasengang in der Richtung der Linien *AA*, *BB*, *CC*, *DD* der Fig. 2. 240 \times . *a*, Anhangsdrüse; *ch*, cuticulare Chitinauskleidung des Samenblasenganges; *ep*₁—₃, Musculus compressor 1—3, *e*, Musculus extensor; *ep*, Epithel des Samenblasenganges; *f*₁—₂, Musculus flexor 1—2; *sbl*, Samenblase; Erklärung von * und ** s. im Text.

Samenblasengang stützenden Chitinrohres (Fig. 2 *ch*) etwas dicker und daher mehr versteift als anderwärts.

Der in Fig. 2 durch die Schnittlinie *AA* bezeichnete Abschnitt des Samenblasenganges entspricht aber gleichzeitig auch dem Anfang jener S-förmigen Krümmung, die sich, wie ich schon hervorgehoben habe, konstant vor seiner Einmündung in das Receptaculum findet. Im Verlauf

dieser Krümmung zeigt nun das Cuticularrohr des Samenblasenganges folgendes Verhalten (Fig. 2). Zunächst nehmen unmittelbar hinter der Stelle *AA* seine Wandungen wieder so weit an Stärke ab, bis sie ihre normale Dicke erreicht haben; wie mir scheint, werden sie hier sogar noch etwas dünner als vorher. Gleichzeitig erweitert sich dabei sein Lumen, das hierdurch einen ovalen bis kreisrunden Querschnitt erhält. Diese Erweiterung des Kanals schreitet in der Richtung auf die in Fig. 2 mit *BB* bezeichnete Stelle zu allmählich fort, so daß sein Höhendurchmesser hier mehr als das Doppelte der früheren Länge erreicht haben würde, — wenn nicht der ganze Effekt dieser in der Tat hier nur scheinbaren Erweiterung dadurch wieder zunichte gemacht würde, daß sich die dorsale Wand des Chitinrohres wie ein Falz ventralwärts in das Lumen des Ganges hineinstülpt. Durch diese Einfalzung, die sich über die ganze Ausdehnung der gegen die Samenblase (*sbl*) gekehrten Konkavität des **S**-Bogens erstreckt, wird die Lichtung des Cuticularrohres, die sich kurz vorher zylindrisch erweitert hatte, wieder bis auf einen minimalen Spalt reduziert. Auf diese Weise erklärt sich das eigentümliche Bild, das der optische Längsschnitt des Chitinrohres (*ch*) in Fig. 2 bei *BB* darbietet, ein Bild, das wohl dem Verständnis keine weiteren Schwierigkeiten mehr darbietet, wenn man noch den der Stelle *BB* entsprechenden Querschnitt der Fig. 3 *B* (*ch*) hinzunimmt. Diese merkwürdige Einfalzung, die an dieser Stelle den inneren Kanal des Samenblasenganges fast vollkommen verschließt, ist bisher noch von allen Beobachtern übersehen worden; auch Cheshire ist sie vollständig entgangen.

Die eben beschriebene Einfalzung erstreckt sich, wie schon gesagt, nur auf den Abschnitt der Chitinauskleidung des Samenblasenganges, der im Bereich der dem Receptaculum zugekehrten Konkavität der **S**-förmigen Krümmung gelegen ist. Am Ende dieses Abschnittes verschwindet sie ebenso allmählich wieder, wie sie an seinem Anfang aufgetreten war, wie dort, so auch hier von einer Erweiterung des Kanal lumens begleitet. Unmittelbar nach dem Verschwinden der Einfalzung gabelt sich der Samenblasengang in 2 Äste. Der eine von ihnen schlägt wieder die ursprüngliche Hauptrichtung des Ganges ein bis zu der Stelle *lin*, wo die beiden Anhangsdrüsen in ihm einmünden (Fig. 2*a*). Der andre kürzere Ast dagegen setzt den letzten Bogen der **S**-förmigen Krümmung weiter fort und stellt auf diese Weise, fast rechtwinklig zu der ursprünglichen Richtung des Samenblasenganges verlaufend, die Verbindung mit dem Receptaculum (*sbl*) her. Der erstgenannte Ast, der zu den Anhangsdrüsen hinführt, besitzt ein ziemlich enges Lumen von rundlichem Querschnitt. Desto weiter ist der zum Receptaculum ziehende Kanal, wie Fig. 2 und der ihn längs durchsetzende Schnitt der Fig. 3 *D* zeigen.

An der Stelle, wo sich der Samenblasengang in die beiden eben be-

sprochenen Äste gabelt (in Fig. 2 durch die Linien *CC* und *DD* bezeichnet), zeigt nun das ihn auskleidende Cuticularrohr wiederum ein höchst eigentümliches Verhalten, das ganz besondere Beachtung verdient. Zunächst fällt bei der Betrachtung von Fig. 2 und der zu den Schnittlinien *CC* und *DD* gehörigen Schnitte der Fig. 3 *C* und 3 *D* neben der bedeutenden Verdickung seiner Wandungen die ganz außerordentliche Erweiterung seines Lumens auf, die nicht nur in dem Verschwinden der Einfalzung ihren Grund hat, sondern auch noch aktiv durch das Hinzukommen besonderer Ausstülpungen herbeigeführt wird. So läßt der optische Längsschnitt der Fig. 2 erkennen, daß die Wand des Cuticularrohres sich an dieser Stelle (Fig. 2*) in der Richtung auf den unpaaren Eileiter zu bedeutend vorbuchtet, und noch deutlicher zeigt der Sagittalschnitt der Fig. 4(*) den proximalwärts gerichteten hornartigen Vorsprung dieser Ausstülpung. Dazu kommt aber noch, daß sich diese Ausstülpung seitlich in zwei rinnenartige Ausbuchtungen fortsetzt, die das Cuticularrohr hier nach rechts und links vortreibt. Sie stellen sich am deutlichsten auf den Querschnitten der Fig. 3 *C* und 3 *D* (*ch*) dar, und bedürfen danach wohl keiner näheren Erläuterung. In dem optischen Längsschnitt der Fig. 2 präsentiert sich selbstverständlich nur eine dieser seitlichen rinnenartigen Ausstülpungen und zwar, weil in Aufsicht gesehen, als vorspringende Leiste, die von dem hornartigen Vorsprung der proximalen Ausbuchtung (*) ausgehend quer über das Lumen des in die Samenblase mündenden Kanals weg zu dem zu den Anhangsdrüsen (*a*) führenden Gang hinzieht (Fig. 2**). Ich muß auf dies Verhalten deswegen ausdrücklich aufmerksam machen, weil es wahrscheinlich den Anlaß zu dem hauptsächlichsten Irrtum der Angaben Cheshires (1885, 1886) gegeben hat. Nach Cheshire nämlich soll an dieser Stelle des Samenblasenganges eine verdickte Chitinplatte (an indurated integument, probably a chitinous plate) liegen, die mit Hilfe von Muskeln gegen den in das Receptaculum führenden Gang gedrückt oder von ihm abgehoben werden und auf diese Weise den Gang verschließen oder öffnen soll. Augenscheinlich hat Cheshire — und wenn ich seine Figuren mit den meinigen vergleiche, wird diese Vermutung mir fast zur Gewißheit — die nach den Seiten zu vorspringenden Chitinleisten, unter deren Bilde die lateralen rinnenartigen Ausstülpungen des Samenblasenganges in der Seitenansicht erscheinen, infolge eines Mikroskopierfehlers nach der Mitte des Ganges zu verlegt und so aus der paarigen Vorwölbung jene unpaare Chitinplatte gemacht, die in seiner Anschauung von dem die Samenabfuhr regelnden Mechanismus die Hauptrolle spielt. Wenn Cheshire angibt, daß an diese Chitinplatte Muskelfasern herantreten, so liegt dieser Angabe die richtige Beobachtung zugrunde, daß die verdickten Wandungen dieser rinnenartigen Ausstülpungen wirklich zum

Muskelansatz dienen, wie wir später sehen werden (vgl. Fig. 3 C). Tatsächlich aber existiert die Chitinplatte Cheshires nicht, und damit fallen seine ganzen Angaben über den Befruchtungsmechanismus bei der Biene in sich zusammen. Hätte er Schnitte angefertigt, so würde er sich leicht über seinen Irrtum haben aufklären können.

Nicht minder verwickelt als der Bau des Chitinrohres, das den Samengang auskleidet, ist die Anordnung der Muskelfasern, die an ihn herantreten. So leicht die Hauptsache — das schon erwähnte Vorhandensein zweier verschiedener Muskelgruppen, von Längsfasern und

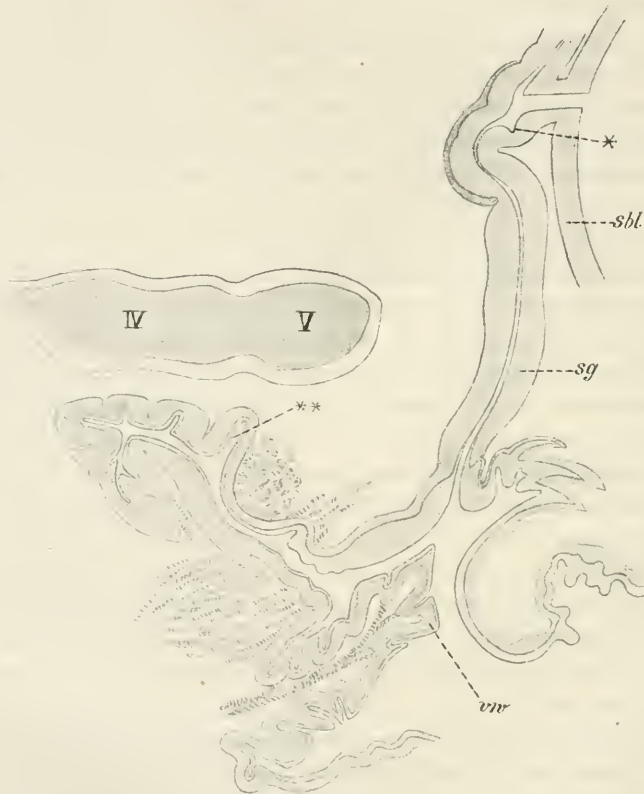


Fig. 4. Medianschnitt durch den unpaaren Eileiter mit einmündendem Samenblasengang. 70 \times . IV, V, 4. und 5. Abdominalganglion; sg, Samenblasengang; sbl, Wand der Samenblase; vw, Ventilwulst; *, proximal gerichtete Ausbuchtung des Samenblasenganglumens; **, Gegend der Einmündung des paarigen Eileiters in den unpaaren.

von halbbogenförmig verlaufenden Fasern — zu erkennen ist, so schwierig und mühevoll ist es für die Untersuchung, die Details dieser Anordnung festzustellen. Immerhin glaube ich, daß es mir gelungen ist, ein klares

und verhältnismäßig gut zu übersehendes Bild von der Anordnung der Muskulatur des Samenblasenganges zu erhalten.

Von den beiden Hauptmuskelgruppen, die wir schon mehrfach unterschieden haben, wollen wir zunächst die der halbbogenförmigen Fasern etwas näher betrachten. Wie Fig. 2 zeigt, sind diese Fasern (ep_{1-3}) auf den Bezirk des Samenblasenganges beschränkt, der dem Bereich der Einfalzung des inneren Cuticularrohres entspricht. Ihre Ansatzpunkte sind, wie ebenfalls schon aus Fig. 2 (ep_{1-3}) und Fig. 3 C (ep_1, ep_2) ersichtlich, die proximalen Abschnitte der beiden Chitinleisten, die durch die lateralen rinnenförmigen Ausstülpungen des Cuticularrohres erzeugt werden. Die Muskelfasern zeigen hier dasselbe Verhalten, das man in der Gruppe der Arthropoden sehr oft, z. B. beim Ansatz der Skelettmuskel beobachten kann. Wie dort die Muskelfasern die Hypodermis durchbrechen, um sich direkt an den Chitinpanzer anzuhängen, so durchsetzen sie hier mit ihren Sehnen das Epithel des Samenblasenganges, um an der besonders stark verdickten Wandung der beiden lateralen rinnenartigen Ausstülpungen des Cuticularrohres einen festen Ansatzpunkt zu finden (Fig. 3 C *ch*). Die Muskelfasern ziehen also von der Chitinleiste der einen Seite aus über die dorsale Konvexität des Samenblasenganges hinweg im Bogen zu der Chitinleiste der andern Seite hinüber, in einfacher Schicht⁶, eine Muskelfaser neben der andern (Fig. 2, 5). Jede Faser schlägt einen andern Weg ein als ihre Nachbarin; und indem sie so von nahezu demselben Punkt der einen Seite divergent ausstrahlen, um auf der andern Seite an dem entsprechenden Punkt alle wieder zusammenzutreffen, bedecken sie die Konvexität dieses Bezirkes des Samenblasenganges mit einer Muskelkappe von höchst eigenartigem Aussehen. Der Ausdruck Muskelkappe ist allerdings insofern *cum grano salis* zu nehmen, als die Gesamtheit der sie zusammensetzenden Fasern nicht etwa ein einheitliches Gebilde darstellt. Bei genauerem Zusehen erkennt man vielmehr, daß sie sich aus 3 Fasergruppen oder Muskelbündeln zusammensetzt, die ich in den Fig. 2 und 5 mit ep_{1-3} bezeichnet habe. Am schwächsten von diesen 3 Muskeln ist der mittlere (ep_2), dann folgt der distal von ihm gelegene (ep_1), dessen Mächtigkeit allerdings wechseln kann, indem ich ihn einige Male etwas weiter distal nach der Mündung der beiden Anhangsdrüsen (*a*) zu sich ausbreiten sah, als indem Falle der Fig. 2. Trotz alledem bleibt er stets hinter der proximalen Fasergruppe (ep_3) zurück, die immer das stärkste der 3 Muskelbündel bildet.

⁶ Daß auf den Querschnitten, z. B. Fig. 3 D, öfters mehrere Muskelfasern getroffen sind, spricht nicht gegen ihre Einschichtigkeit, sondern hat seinen Grund in der starken Krümmung des Samenblasenganges an dieser Stelle. Es können ihn nur ganz wenige Schnitte genau quer treffen.

Die Funktion dieser Muskelbündel muß zu der oben beschriebenen Einfalzung des Cuticularrohres in Beziehung stehen, darauf weist ihre

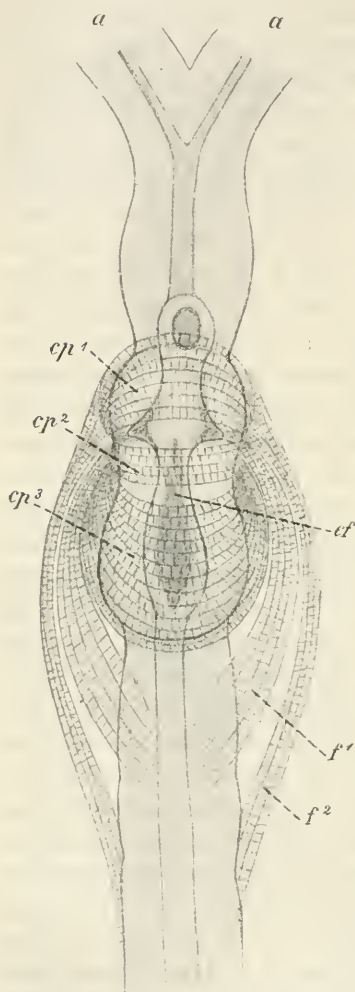


Fig. 5. Distales Ende des Samenblasenganges, von oben gesehen. 160 \times . *a*, Anhangsdrüse; *cp*₁₋₃ Musculus compressor 1-3; *ef*, Einfalzung des Chitinrohres; *f*₁₋₂, Musculus flexor 1-2. (Der Extensor [s. S. 314] ist, da der Verlauf seiner Fasern bei dieser Ansicht zum größten Teil von den andern Muskeln verdeckt wird, in der Figur nicht eingezeichnet.)

Beschränkung auf den dieser Einfalzung entsprechenden Bezirk des Samenblasenganges mit Deutlichkeit hin. Ich halte mich daher zu der Annahme berechtigt, daß die halbbogenförmigen Muskelbündel dazu dienen, diese Einfalzung des Cuticularrohres in ihrer Lage zu erhalten und möchte sie demgemäß als Compressoren des Samenblasenganges bezeichnen. Ich werde auf die Funktion dieser 3 Compressoren übrigens später bei Besprechung des Mechanismus der ganzen in dieser Arbeit beschriebenen Einrichtung noch zurückzukommen haben.

Cheshire hat von den 3 Compressoren nur 2, den proximalen und den distalen (*cp*₃ und *cp*₁), gesehen. Den mittleren Compressor hat er nicht als Muskel erkannt, ihn vielmehr für eine »keilförmige Scheibe« gehalten, die die beiden andern Muskelbündel voneinander trennen sollte. Auch über den Verlauf und die Funktion der Muskeln macht er gänzlich irrige Angaben. Davon, daß die Fasern bloß im Halbbogen die Konvexität des Samenblasenganges umziehen, sagt er nichts, vielmehr bezeichnet er sie einfach als »sphincters«, also als Ringmuskel. Der distale Compressor (*cp*₁) soll nach ihm als Schließmuskel für die Anhangsdrüsen dienen, indem er die Fortsetzung des Samenblasenganges, die zu der Abgangsstelle der beiden Anhangsdrüsen hinführt (Fig. 2*a*), umgreifen soll, wovon nach meinen Beobachtungen keine Rede sein kann. In dem proximalen Compressor (*cp*₃) erblickt Cheshire den Schließmuskel des Samenblasen-

den Schließmuskel des Samenblasen-

ganges. Seine Kontraktion soll die schon besprochene, vermeintliche, chitinige Platte gegen die Mündung des in das Receptaculum führenden Kanals drücken und auf diese Weise den Verschuß des Samenblasenganges bewirken. Über die Irrigkeit dieser Annahme brauche ich wohl kein Wort zu verlieren.

Betrachten wir nunmehr die Gruppe der längs verlaufenden Muskelfasern, so sehen wir sie alle in der Gegend des Samenblasenganges von ihm entspringen, die den Anfang der S-förmigen Krümmung bildet (Fig. 2, Gegend der Schnittlinie AA). Dabei durchsetzen sie an ihrer Ursprungsstelle nicht das Epithel des Samenblasenganges, um sich an das innere Chitinrohr anzuhängen, wie wir das vorhin von den Compressorfasern festgestellt haben, sondern befestigen sich lediglich an der dünnen, äußeren Cuticula, die die Peripherie der Epithelzellen überzieht (Fig. 3 A, f_1). Daß trotzdem das innere Cuticularrohr in dieser Gegend (Fig. 2 AA) erheblich verdickt ist, um den Samenblasengang an der Muskelursprungsstelle gehörig zu versteifen, habe ich schon früher hervorgehoben.

Von dieser Stelle entspringen nun zunächst zwei Paare von Muskelfaserbündeln (Fig. 2, 5, f_1 u. f_2) die an den Seiten des Samenblasenganges, parallel zu seiner Längsrichtung verlaufend, direkt — ohne der S-förmigen Krümmung zu folgen — zu denselben Chitinleisten hinziehen, an denen die Compressorfasern sich ansetzen. Sie inserieren dort auch in gleicher Weise wie jene, indem sie mit ihren Sehnenenden das Epithel durchbrechen. Die Funktion dieser beiden seitlichen Längsmuskelpaare ergibt sich ohne weiteres aus ihrer Lage. Indem sie an den beiden Enden des S-Bogens sich ansetzen, werden sie dazu dienen, seine Krümmung zu erhalten, bzw. zu erhöhen, so daß sie also nach ihrer Funktion als Flexoren bezeichnet werden müssen. Die Verschiedenheit der Ursprungsstellen der beiden Flexorenpaare — Flexorenpaar f_1 entspringt von der dem Receptaculum ab-, Flexorenpaar f_2 von der ihm zugekehrten Seite des Samenblasenganges — dürfte dazu beitragen, eine genauere Regulierung des Krümmungsgrades der S-förmigen Biegung zu ermöglichen. Denselben Zweck dürfte es haben, daß einige Fasern der Flexoren f_2 , wie aus Fig. 2, besonders aber aus Fig. 5 ersichtlich ist, nicht an den lateralen Chitinleisten endigen, sondern den Fasern des distalen Compressors (cp_1) folgend zu der dorsalen Konvexität des Samenblasenganges hinaufziehen. Der Verlauf dieser Muskelfasern ist ganz besonders schwer zu verfolgen, so daß es mir nicht gelungen ist, festzustellen, ob sie auf der Dorsalseite des Samenblasenganges endigen, oder ob sie nicht statt dessen wie die Compressorfasern um den Samenblasengang herumziehen. Im letzteren Falle würden diese Fasern neben den zwei Flexorenpaaren noch einen fünften unpaaren Flexor bilden, der von der Ursprungsstelle des einen Flexors f_2 aus zuerst mit dessen

Fasern und sodann mit den Fasern des Compressors ep , verlaufen würde, um dann im Bogen um den Samenblasengang herum zu der Ursprungsstelle des andern Flexors f_2 hinzuziehen und hier zu inserieren. Irgendwelche Wichtigkeit dürfte die Feststellung, ob wir es hier nur mit Fasern, die den Flexoren f_2 zuzuzählen wären, oder mit einem besonderen unpaaren Flexor zu tun haben, übrigens nicht besitzen. Das Wesentliche ist vielmehr die Erkenntnis, wie außerordentlich hoch entwickelt der Muskelapparat ist, der die eigenartige S-förmige Krümmung des Samenblasenganges reguliert.

Seiner ganzen Lage nach augenscheinlich als Antagonist der eben beschriebenen Flexoren, also als Strecker (Extensor) des Samenblasenganges dient nun ein tatsächlich unpaarer Längsmuskel, den ich in Fig. 2 mit e bezeichne habe. Er umzieht den Samenblasengang in einer längsgerichteten, nach dem Eileiter zu offenen Schleife, deren Ansatzpunkte rechts und links zwischen den Ursprungsstellen der Flexoren f_1 u. f_2 gelegen sind. In Fig. 2 ist natürlich nur der eine seiner Ansatzpunkte in der durch die Schnittlinie AA bezeichneten Gegend zwischen dem Ursprung der Flexoren f_1 u. f_2 zu sehen. Von hier aus ziehen seine Fasern an der Seite des Samenblasenganges entlang bis zu der Stelle, wo dieser den durch die Einfaltung des Cuticularrohres charakterisierten Bogen der S-förmigen Krümmung beschreibt. An dieser Stelle (Fig. 2, Gegend der Schnittlinie BB) ist der Samenblasengang an seiner dem Receptaculum zugekehrten Seite infolge der bedeutenden Krümmung des zu beschreibenden Bogens für gewöhnlich stark eingefaltet. Während nun die andern Längsmuskel (Flexoren) die auf diese Weise gebildete Falte des Samenblasenganges überbrücken, um zu ihren jenseits gelegenen Ansatzpunkten, den seitlichen Chitinleisten des Cuticularrohres, zu gelangen, dient sie den Extensorfasern dazu, um in ihr im Bogen auf die andre Seite des Samenblasenganges hinüberzutreten und auf dieser dann rückläufig zu ihrem zweiten Ansatzpunkt zwischen den Flexoren f_1 u. f_2 dieser Seite hinzuziehen. Die Funktion dieses Muskels habe ich schon oben kurz erwähnt. Die Kontraktion seiner Fasern kann lediglich bewirken, daß die S-förmige Krümmung des Samenblasenganges ganz oder teilweise ausgeglichen, der Samenblasengang also gestreckt wird. Es verdient noch angeführt zu werden, daß die Fasern des Extensors die einzigen Muskelfasern sind, die die dem Receptaculum zugekehrte Seite des Samenblasenganges umgreifen (Fig. 2, Gegend der Schnittlinie BB). Infolgedessen findet man an Querschnitten durch diese Stelle (Fig. 3B) den Samenblasengang rings von Muskelfasern umgeben. Aber auch an dieser einzigen Stelle, die dies Verhalten zeigt, handelt es sich nicht um Ringfasern, wie wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden braucht; viel-

mehr gehören die Fasern, die wir in Fig. 3B rings um den Samenblasengang antreffen, nicht weniger als 6 verschiedenen Muskeln an: oben (in der Figur) sehen wir die Fasern des proximalen Compressors (cp_3), zu beiden Seiten die quer getroffenen Fasern der beiden Flexorenpaare (f_1 u. f_2) und endlich unten die schief getroffenen und daher statt in einfacher, in mehrfacher Schicht erscheinenden Fasern des Extensors (e).

Die Längsmuskulatur des Samenblasenganges setzt sich somit, wie wir gesehen haben, aus 5 verschiedenen Muskeln zusammen, dem unpaaren Extensor und den zwei Flexorenpaaren⁷. Von diesen Muskeln hat Cheshire, der in seinen Arbeiten 3 Längsmuskel beschreibt, einmal das Flexorenpaar f_2 beobachtet, schreibt ihm aber die Funktion zu, mit dem von ihm als Schließmuskel des Samenblasenganges gedeuteten Compressor cp_3 zusammen jene für seine Annahme so wichtige, in Wirklichkeit aber gar nicht existierende Chitinplatte auf die Mündung des in die Samenblase führenden Kanals herunter zu drücken. Der dritte Längsmuskel Cheshires soll unpaar sein und, indem er sich an das Cuticularrohr des Samenblasenganges in der Nähe seines Eintrittes in das Receptaculum ansetzt, durch seine Kontraktion das Lumen dieses Rohres erweitern. Nach der Figur Cheshires scheint mir dieser Muskel dem Flexor f_1 der einen Seite zu entsprechen, obwohl es mir unverständlich ist, wie Cheshire die Paarigkeit dieses Muskels übersehen konnte, da er sie doch für den andern Flexor richtig festgestellt hat. Daß der unpaare Längsmuskel Cheshires mit dem von mir beobachteten unpaaren Extensor identisch sein könnte, ist nach seiner Zeichnung vollkommen ausgeschlossen.

In dem im Vorstehenden geschilderten, so überaus komplizierten Bau des Samenblasenganges haben wir eine Einrichtung kennen gelernt, die den von ihr schon auf Grund theoretischer Überlegungen zu fordernden Leistungen in ungeahnt vollkommener Weise entspricht. Der Umstand, daß die Königin nur einmal in ihrem Leben befruchtet wird, und daß der dabei empfangene Spermavorrat für die Besamung einer außerordentlich großen Zahl von Eiern ausreichen muß, macht es erforderlich, daß der Mechanismus, der die Herausbeförderung des Spermas aus der Samenblase regelt, in exaktester Weise funktioniert und jedes der zu befruchtenden Eier, wenn auch nicht mit nur einem einzigen Spermatozoon, so doch mit einer möglichst geringen Anzahl von Samenfäden versieht. Cheshire (1885) schätzt die Anzahl der von einer fruchtbaren Königin abgelegten Eier auf anderthalb Millionen, die der in der Samenblase aufbewahrten Spermatozoen auf nicht mehr als vier Mil-

⁷ Ich sehe dabei ganz davon ab, daß eventuell noch ein unpaarer Flexor als sechster hinzuzurechnen wäre.

tionen, so daß auf jedes Ei kaum 3 Samenfäden zu rechnen wären. Aber selbst wenn auch die erste Zahl wohl sicher zu hoch, die zweite dagegen zu niedrig⁸ gegriffen ist, und selbst wenn man die Zahl der Spermatozoen hundertmal so groß annimmt als die der Eier, so bilden doch bei der außerordentlichen Dünne⁹ der Samenfäden auch hundert Spermatozoen nach meinen Messungen immer noch ein Paket von so geringem Querschnitt, daß es nicht verwunderlich erscheinen kann, wenn anstatt einer so rohen Einrichtung, wie sie der Ringmuskel der alten Annahme vorstellte, ein derart verwickelter Mechanismus notwendig ist, um das Sperma in möglichst sparsamen Portionen aus der Samenblase herauszubefördern.

Wenn wir uns nun zunächst rasch ein Bild von der Wirkungsweise dieses Mechanismus machen wollen, so gelingt dies, wie ich schon früher hervorgehoben habe, am besten, wenn wir ihn mit einer Saugpumpe vergleichen. Wir werden sehen, daß der ganze Apparat in der Tat wie eine solche funktioniert, und ich möchte ihm daher, um einen kurzen Ausdruck zu wählen, den wenig schönen, aber bezeichnenden Namen Spermepumpe geben, ebenso wie man die an den Speicheldrüsen zahlreicher Insekten vorhandene ähnlich funktionierende Einrichtung als Speichelpumpe zu bezeichnen pflegt.

Die Auffassung dieses Apparates als saugpumpenartig wirkende Einrichtung enthält zunächst der alten Leuckartschen Ringmuskelttheorie gegenüber den Fortschritt, daß es danach nicht mehr nötig ist, nach einer besonderen Einrichtung an der Samenblase selbst zu suchen, die das Sperma aus ihr her austreibt. Die Samenblase braucht keinerlei Kontraktilität zu besitzen und besitzt sie ja tatsächlich auch nicht, da sie weder mit Muskelfasern ausgestattet ist, noch durch das sie umspinnende Tracheennetz irgendwie komprimiert wird. Auch die Auffassung Marchals (1894), der dem Receptaculum seminis der Wespe ein eigentümliches Muskelepithel zuschreibt, läßt sich auf die Honigbiene nicht anwenden, da hier die Zellen der Samenblasenwand die von Marchal bei der Wespe beobachtete Querstreifung in keiner Weise erkennen lassen¹⁰. Die Samenblase dient vielmehr lediglich als Behälter,

⁸ Leuckart (1873) schätzt z. B. die Kapazität der Samenblase auf 25 Millionen Spermatozoen.

⁹ Nach meinen bei stärkster Vergrößerung (Zeiß Apochromat homog. Immers. 2 mm, Oc. 18) angestellten Messungen beträgt die Dicke der Spermien der Honigbiene nur $\frac{1}{5300}$ mm (0,19 μ).

¹⁰ Dagegen habe ich auf Schnitten durch die Samenblase von *Vespa vulgaris* ebenso wie Marchal eine feine Querstreifung der Zellen erkennen können, die mir jedoch durchaus nicht den Eindruck einer muskulären Differenzierung macht. Ich würde das Epithel auf diesen Befund hin keineswegs als Muskelepithel bezeichnen. Bei Marchal ist wohl auch nur der Wunsch, eine Einrichtung zu finden, die die Kraft zur Herausbeförderung des Spermas aus der Samenblase liefert, der Vater des Gedankens gewesen.

in dem die Spermatozoen während der ganzen mehrjährigen Lebensdauer der Bienenkönigin lebend aufbewahrt werden; daraus — aus der Sorge für die Erhaltung der Lebensfähigkeit und die Ernährung der Spermatozoen — erklärt sich die so reiche Ausbildung des Tracheennetzes und die besonders starke Entwicklung der Anhangsdrüsen. Die Spermatozoen selbst haben gar nicht das Bestreben aus der Samenblase herauszudringen, und es bedarf daher nicht erst eines Ringmuskels, um sie daran zu verhindern, wie dies schon Leydig (1867) hervorgehoben hat, dessen durchaus richtige Beobachtung (s. S. 302) ich hiermit wieder zu Ehren bringen möchte. Vielmehr ist umgekehrt ein Apparat nötig, der jeweils, wenn Sperma zur Befruchtung von Eiern nötig ist, eine kleine Anzahl von Spermatozoen aus der Samenblase herausholt und ihrer Bestimmung zuführt. Diese Funktion ist es, die die Spermapumpe des Samenblasenganges in der vollkommensten Weise erfüllt.

Unter diesem Gesichtspunkt wird dann auch der eigenartige Bau des Samenblasenganges verständlich, vor allem aber die Bedeutung der merkwürdigen Einfaltung seines Cuticularrohres, die gewissermaßen als Stempel der Spermapumpe dient. Für gewöhnlich — d. h. in der Ruhe, wenn kein Ei zu befruchten ist — ist durch die Einfaltung das Lumen des Samenblasenganges an dieser Stelle bis auf einen minimalen Spalt reduziert (s. Fig. 2, 3B u. 4). Tritt dann ein Ei in den unpaaren Eileiter über, so erfolgt reflektorisch¹¹ eine Kontraktion der Muskulatur des Samenblasenganges, durch die sich der Grad der S-förmigen Krümmung ändert und eine Erweiterung des Lumens in der Gegend der Einfaltung herbeigeführt wird. In den so entstandenen leeren Raum wird infolgedessen etwas Sperma aus der Samenblase angesogen. Dann kehrt der Falz des Chitinrohres wieder in seine Ausgangslage zurück und befördert dabei das angesogene Samenbündel weiter in den Samenblasengang hinein, das von hier aus dann in den Eileiter gleitet.

Die vorstehenden Angaben sind keineswegs Theorie, wie ich ausdrücklich hervorheben möchte. Sie beruhen vielmehr auf eigens zu diesem Zweck angestellten Untersuchungen an Bienenköniginnen, die ich in verschiedenen Momenten der Eiablage tötete¹². Auf diese Weise ge-

¹¹ Das Zentrum dieses Reflexbogens dürfte das V. Abdominalganglion des Bauchmarkes sein, das mit dem IV. Ganglion zusammen unmittelbar dorsal über dem unpaaren Eileiter gelegen ist (Fig. 4) und zahlreiche Nervenfäden zu allen Teilen der ausführenden Geschlechtswege entsendet.

¹² Dabei wurde so vorgegangen, daß die Königin auf der Wabe während der Eiablage in dem geeignet erscheinenden Moment mit einer Pincette ergriffen und rasch ihr Hinterleib etwa in der Höhe des zweiten Abdominalringes mit einer scharfen Schere durchschnitten wurde. Das abgetrennte Hinterleibsstück wurde sofort in ein bereitstehendes Glas mit einer Konservierungsflüssigkeit — am besten Sublimat-Eisessig-Alkohol — fallen gelassen und darin einige Male hin- und hergeschüttelt.

lang es mir, nicht nur die erste Ansaugung des Spermaballens in den aus dem Receptaculum hinausführenden Kanal hinein (Fig. 6 *sp*) zu beobachten, sondern auch seinen weiteren Weg durch den Samenblasengang zu verfolgen. Vor allem wurde es nur dadurch möglich, zu entscheiden, welche Muskeln — der Extensor oder die Flexoren — es sind, deren Kontraktion die Erweiterung des Samenblasenganglumens herbeiführt. Denn die Frage, ob sich der Rauminhalt eines derart gebogenen und eingefalzten Chitinrohres, wie es die Cuticularauskleidung des Samenblasenganges darstellt, vergrößert, wenn man es streckt oder wenn man seine Krümmung noch steigert, dürfte wohl einer jeden theoretischen Beantwortung spotten. Die Beobachtung des glücklich in dem ersten Anfangsstadium einer Pumpbewegung konservierten Samenblasenganges den ich in Fig. 6 abgebildet habe, ergibt aber die Lösung dieser Frage ohne



Fig. 6. Distales Ende eines im Moment der Spermaansaugung fixierten Samenblasenganges. 160 \times . *sbl*, Wand der Samenblase; *sp*, angesogenes Spermatozoenbündel.

weiteres. Man erkennt auf den ersten Blick die bedeutende Streckung des Samenblasenganges, insbesondere des gegen das Receptaculum zu konvexen Schenkels der S-förmigen Krümmung (vgl. z. B. dazu Fig. 2), dessen Biegung fast verstrichen ist. Somit ist es also der Extensor, dessen Kontraktion die Erweiterung des Lumens des Samenblasenganges — die man gleichfalls aus der Fig. 6 auf das deutlichste erkennen kann — und damit die Ansaugung des Spermaballens aus dem Receptaculum herbeiführt. Der Tätigkeit der andern Muskel dürfte dann die Aufgabe zufallen, die angesogene Spermamasse weiter in den Samenblasengang hinein zu befördern. Vor allem werden hierbei die Compressoren eine wichtige Rolle zu spielen haben. Sie dürften, während gleichzeitig die Flexoren den ursprünglichen Krümmungsgrad des Samenblasenganges wieder herstellen, das Spermabündel, das ja durch die Pumpbewegung

unmittelbar bis zu der Stelle der Erweiterung im Bereich der dorsalen Einfaltung hingesogen wird, durch successive Kontraktion ihrer Fasern — bei dem distalen Muskel (cp_1) anfangend und von hier aus proximalwärts fortschreitend — allmählich durch das Gebiet der S-förmigen Krümmung hindurch und in den proximalen Abschnitt des Samenblasenganges hinein treiben, der geradewegs zum unpaaren Eileiter absteigt (s. Fig. 1). Hier angelangt wird das Samenbündel direkt in den Eileiter hinuntergleiten, getrieben von dem gleichfalls durch die Pumpbewegung angesogenen Sekret der Anhangsdrüsen, einer Flüssigkeit, deren feinkörniges Gerinnsel man regelmäßig antrifft, so oft man Spermafäden im Samenblasengang findet.

Wahrscheinlich dürfte es aber auch Aufgabe der Compressorenfasern sein, die Anzahl der aus dem Receptaculum austretenden Samenfäden zu regulieren, d. h. falls die Zahl der angesogenen Spermatozoen zu groß ausgefallen ist, einen Teil von ihnen wieder zur Samenblase zurückzubefördern. Der Querschnitt des angesogenen Samenbündels muß ja annähernd konstant sein, da er durch den Querschnitt des kurzen dickwandigen Kanals bestimmt ist, der aus der Samenblase hinausführt (s. Fig. 6). Wesentlich variieren kann nur die Länge des Spermabündels. Da nun die Pumpbewegung das Samenbündel stets nur bis zu dem proximalen Anfang der Erweiterung des Chitinkanals hinsaugen kann, so wird die Zusammenziehung der Fasern des Compressors cp_1 nur diejenigen Spermatozoen im Samenblasengang in der Richtung nach dem Eileiter zu vorwärts schieben, die zu Beginn der Kontraktion bereits mit dem größeren Teil ihrer Länge proximal von diesen Fasern liegen. Alle andern Spermien aber müssen durch dieselbe Kontraktion wieder nach der Samenblase zurückgedrängt werden. Auf diese Weise würde die Zahl der durch die Spermapumpe jeweils aus dem Receptaculum herausgeschafften Samenfäden auf die denkbar gleichmäßigste Weise geregelt sein: eine jede Pumpbewegung fördert ein Samenbündel von annähernd konstantem Querschnitt und bestimmter Länge¹³.

Damit die Spermapumpe dergestalt ihre Funktion erfüllen kann, ist aber noch eine weitere Einrichtung notwendig, die gewissermaßen als

¹³ Ich möchte hierbei noch besonders hervorheben, daß trotz der so komplizierten Einrichtung der Spermapumpe nicht etwa jeweils nur 1 oder 4—5, oder gar 7 Spermatozoen aus der Samenblase herausbefördert werden, wie in allen Lehrbüchern oder Abhandlungen über die Biologie der Bienen zu lesen ist, sondern stets ein ganzes Bündel, schätzungsweise 75—100 Samenfäden. Ich habe noch nicht feststellen können, was aus den überschüssigen, nicht unmittelbar zur Befruchtung gelangenden Samenfäden wird, und werde daher darauf bei nächster Gelegenheit zurückkommen, ohne der Versuchung, an die beobachtete Tatsache eine Anzahl sehr nahe liegender Folgerungen anzuknüpfen, schon jetzt nachzugeben.

Ventil dient, das im Moment der Saugbewegung den Samenblasengang von dem unpaaren Eileiter abschließt. Denn sonst wäre nicht einzusehen, warum das Sperma aus dem Receptaculum in den Eileiter und nicht umgekehrt der Inhalt des Eileiters in die Samenblase hineingepumpt werden sollte. Auch für diesen Zweck ist nun in vollkommener Weise gesorgt, indem sich von der ventralen Wand des unpaaren Eileiters der Mündungsstelle des Samenblasenganges direkt gegenüber ein langgestreckter, querer, an seiner Oberfläche mehrfach gefalteter, von Muskeln durchsetzter, wulstiger Vorsprung (Fig. 4 *vv*) erhebt, dessen Spitze genau in die Mündung des Samenblasenganges hineinpfaßt. Ich glaube, daß der Hinweis auf Fig. 4 genügt, um die Funktion dieses Ventilwulstes, wie ich ihn nennen möchte, in jeder Weise klarzustellen.

Die Ansaugung des Samenbündels aus dem Receptaculum vermittels der Spermapumpe geht in dem Augenblick vor sich, wo das Ei gerade aus einem der paarigen Eileiter in den unpaaren übertritt. Im nächsten Moment, wenn dieser Übertritt fast beendet ist, erhält man das Bild, das in Fig. 7 dargestellt ist. Der Ventilwulst klappt caudalwärts um und zieht sich derart zusammen, daß er genau in die Verlängerung des vorausgehenden Abschnittes der ventralen Wand des Eileiters zu liegen kommt. Damit öffnet er dem in den Samenblasengang angesogenen Spermaballen den Weg in den Eileiter und ermöglicht so die Befruchtung des Eies, sobald dessen oberer Pol an der Mündung des Samenblasenganges vorüberzieht.

Der Ventilwulst ist bereits mehrfach von früheren Autoren gesehen worden. Leuckart (1858) der ihn zuerst beobachtete, gibt unter anderm als seine Funktion an, »daß durch denselben das herabsteigende Ei mit seinem oberen (Mikropyl-)Ende genau an die Öffnung des Samenganges angedrängt werden muß«, eine Annahme, die nach dem Bilde der Fig. 7 wahrscheinlich nicht zutreffen dürfte. Ganz unglaublich konfus sind die Angaben Cheshires (1885, 1886), die diese Verhältnisse betreffen. Nach ihm soll sich der Samenblasengang bei seiner Einmündung in den unpaaren Eileiter in zwei Arme gabeln, von denen der eine weitere sich schnell mit dem unteren Abschnitt des Eileiters vereinigen, der andre dagegen in einen in der Mitte des Eileiters gelegenen, merkwürdig gefalteten Apparat (a central and curiously folded apparatus) führen soll, den er als Befruchtungstasche (fertilizing pouch) bezeichnet. Wenn man mit dieser Beschreibung meine Fig. 4 vergleicht, kann man sich ungefähr vorstellen, in welcher Weise die ungenaue Beobachtung der tatsächlichen Verhältnisse zu der Fülle von Irrtümern geführt hat, die in den wenigen Sätzen Cheshires, die darüber handeln, enthalten sind, was übrigens, wie schon erwähnt, bereits Marchal (1894) nach Unter-

suchung mehrerer Bienenköniginnen festgestellt hat. Es ist daher unnötig, auf die sonderbaren Vorstellungen einzugehen, die Cheshire auf Grund der Entdeckung seiner »Befruchtungstasche« entwickelt, da diese ja nichts anderes als den vollkommen mißverstandenen Ventilwulst darstellt.

Mit der Funktion der Spermapumpe als Apparat, der die exakte Versorgung der Eier mit Sperma regelt, ist aber ihre Bedeutung für das Leben der Bienenkönigin nicht erschöpft. Ihr Vorhandensein erklärt vielmehr noch ein anderes Problem, das in der Bienenbiologie bis jetzt völlig dunkel geblieben ist, nämlich die Frage, wie nach vollzogener Begattung die ejakulierte Spermamasse der Drohne in die Samenblase hinein gelangt. Es würde zu weit führen, wenn ich hier

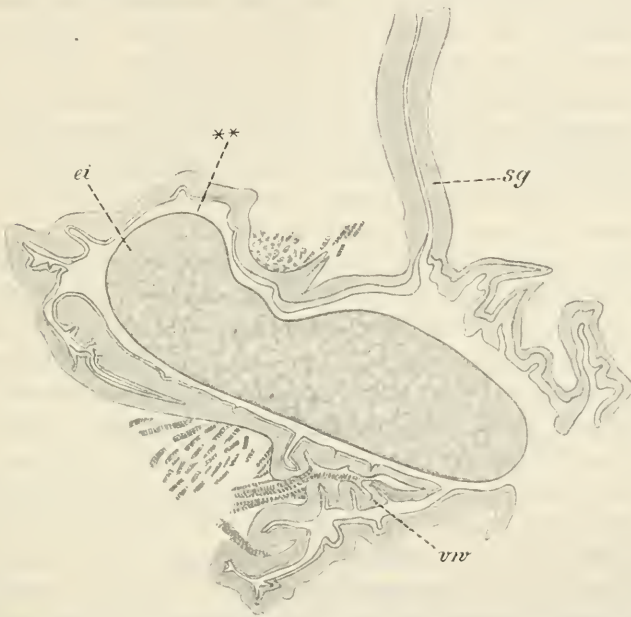


Fig. 7. Medianschnitt durch den unpaaren Eileiter mit einmündendem Samenblasengang *sg* während der Eiablage. 70 \times ; *ei*, austretendes Ei; *viv*, Ventilwulst; **, Gegend der Einmündung des paarigen Eileiters in den unpaaren.

die zahlreichen und oft sehr komplizierten Hypothesen erörtern wollte, die zur Erklärung dieses Problems von den Bienenforschern entwickelt wurden, ich verweise daher nur auf die beiden geistreichen Hypothesen Leuckarts (1858, S. 71 ff. und 1873, S. 46 ff.) oder auf die Muskelepitheltheorie Marchals (1894). Die Lösung dieser Frage liegt vielmehr jetzt auf der Hand: dieselbe Spermapumpe, die die Samenfäden aus dem Receptaculum seminis herausbefördert, dient auch dazu, die bei der Begattung empfangenen Spermatozoen in die Samenblase hinein zu transportieren.

Was das Problem der Geschlechtsbestimmung bei den Bienen anlangt, das ja das eigentliche Ziel meiner Untersuchungen und damit indirekt auch die Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit bildet, so können die hier mitgeteilten Befunde selbstverständlich nichts zu seiner Entscheidung beitragen. Die Gegner wie die Anhänger der Lehre Dzierzons werden in der Spermapumpe eine Einrichtung sehen können, die sich dem Kreise ihrer Vorstellungen willig einfügt. Die einen, indem sie in ihr lediglich den Apparat erblicken, der die sparsame Verteilung der im Receptaculum aufbewahrten Spermamasse auf die Hunderttausende der zu legenden Eier in exakter Weise reguliert, die andern indem sie den Mechanismus der Spermapumpe normalerweise nur dann reflektorisch in Wirksamkeit treten lassen, wenn das austretende Ei in einer Arbeiter- oder in einer Weiselzelle deponiert werden soll. Zur Entscheidung dieses Problems sind vielmehr ganz anders gerichtete Untersuchungen notwendig, über die ich später ausführlich berichten werde, sobald meine Arbeiten vollständig abgeschlossen sind. Bis dahin verschiebe ich auch die Beantwortung der Ausführungen v. Buttels, die dieser nachträglich der Diskussion zu seinem Tübinger Vortrage über diese Frage (v. Buttels 1904) angefügt hat¹⁴.

Auf ein andres Problem treffen wir, wenn wir die Entstehung des Apparates der Spermapumpe bei den Hymenopteren untersuchen. Daß bei den Vespiden eine ähnliche Einrichtung vorhanden ist, geht schon aus den Untersuchungen Cheshires (1885), die außer der Bienenkönigin auch die Weibchen von *Vespa vulgaris* behandeln, hervor, wie ich übrigens auch durch eigne Beobachtungen feststellen konnte. Aber auch in der Familie der Apiden selbst, und zwar nicht nur bei den Hummeln, sondern auch bei einzelnen Formen der solitären Bienen finden sich entsprechende Apparate, die, z. T. einfacher gebaut als die Spermapumpe von *Apis mellifera*, sich als deutliche Vorstufen dieser so komplizierten Einrichtung auffassen lassen. Ich habe allerdings bis jetzt erst wenige Formen auf diese Verhältnisse hin untersuchen können, glaube aber doch mit der Annahme nicht fehl zu gehen, daß wir in dem zu den biologischen Eigentümlichkeiten der Apiden in so engen Beziehungen stehenden Apparat der Spermapumpe ein Organ vor uns

¹⁴ Ich erhielt von diesem nachträglichen Zusatz erst nach der Rückkehr von einer überseeischen Reise in den letzten Oktobertagen 1904 Kenntnis. Die mir seinerzeit zugegangenen Korrekturen der Diskussion hatten nur die tatsächlichen Schlußworte v. Buttels enthalten. Wäre mir der Zusatz vor dem definitiven Druck bekannt geworden, so hätte ich v. Buttels wenigstens über seinen Irrtum, das Exzerpt aus Dicks Arbeiten, dessen ich mich bei der ausführlichen Zitierung der Dickschen Versuche bedienen mußte, für das Manuskript meiner Diskussionsbemerkung angesehen zu haben, aufklären können. So bleibt mir nichts andres übrig, als hiermit nachdrücklich auf die völlige Unrichtigkeit des ersten Satzes, mit dem v. Buttels sein Nachwort beginnt, hinzuweisen.

haben, dessen vergleichend-anatomische Untersuchung wichtige Schlüsse auf die Stammesentwicklung der Bienen ermöglichen wird.

Literaturverzeichnis.

- Alfonsus, A., Allgemeines Lehrbuch der Bienezucht. Wien, 1905.
 v. Berlepsch, A., Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben. 3. Aufl. Mannheim, 1873.
 v. Buttel-Reepen, H., Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. In: Verhandlg. deutsch. zool. Ges. Tübingen, 1904.
 ——— Stimmen der Wissenschaft. In: Bienenwirtsch. Centrabl. Jahrg. 41. No. 5. 1905.
 Cheshire, F. R., The Apparatus for differentiating the Sexes in Bees and Wasps. An Anatomical Investigation into the Structure of the Receptaculum Seminis and adjacent parts. In: Journ. R. Micr. Soc. Ser. II. Bd. 5. 1885.
 ——— Bees and Bee-keeping, Scientific and Practical. Bd. 1. Scientific. London, 1886.¹⁵
 Grobden, C., Über eine Bienenkönigin, welche unfähig war, Drohneneier abzulegen. In: Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien Bd. 45. 1895.
 Küchenmeister, F., Warum legt eine Bienenkönigin ein unbefruchtetes Ei in eine Drohnenzelle? Warum ein befruchtetes in die Arbeiterzelle und primäre Weiselzelle (Schwarmweiselzelle)? Bedarf es hierzu seitens der Königin einer besonderen Intelligenz, eines besonderen Wissens oder Instinktes? In: J. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. III. 1857.
 Leuckart, R., Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt, 1858.
 ——— Kapitel II und IV in v. Berlepsch, die Biene und ihre Zucht. 3. Aufl. 1873.
 Leydig, F., Zur Anatomie der Insekten II. In: Arch. f. Anat. Physiol. Jahrg. 1859.
 ——— Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. In: Nov. Act. k. Ak. Leop.-Carol. Bd. 25. 1867.
 Marchal, P., Sur le réceptacle séminal de la Guêpe (*Vespa germanica*). In: Ann. Soc. entomol. de France. Bd. 63. 1894.
 Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienei. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14. 1901.
 v. Siebold, C. Th., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig, 1856.
 Swammerdam, J., Biblia naturae. Leyden, 1738.

3. On some Pseudoscorpions from South America in the collection of Prof. Dr. F. Silvestri.

By Edv. Ellingsen, Kragerö (Norway).

eingeg. 24. Juni 1905.

Genus: *Chelifer*.

Subgenus: *Atemnus*.

Chelifer nidificator Balzan.

var. *minor* Balzan.

Ecuador: Guayaquil 50 specimens, 9 ♂, 41 ♀ (Vic. Ortoneda, 5 April 1899).

Like the variety from Venezuela, on which Balzan constituted his var. *minor*, the animals from Ecuador are distinguished from more

¹⁵ Diese Arbeit war mir nicht zugänglich. Ihr Inhalt ist mir nur aus dem Lehrbuch von Alfonsus (1905) bekannt geworden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Bresslau Ernst

Artikel/Article: [Der Samenblasengang der Bienenkönigin. 299-323](#)