

## 7. Fortsetzung der Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei der Honigbiene.

Von F. Dickel in Darmstadt.

eingeg. 21. Januar 1909.

Wie ein jeder fundamentale Vorstellungsumbau, der sich bis zur vollen Überzeugung ausgestaltet, nicht plötzlich erfolgt, sondern für die Regel das Ergebnis langwieriger Umgestaltungsprozesse ist, so hat auch der von mir gewonnene Standpunkt in Beurteilung der Geschlechtsbildungsweise bei der Honigbiene eine lange Entwicklungsgeschichte hinter sich. Meine vorausgehenden Ausführungen in dieser Sache ließen es jedoch weder zu, diesen Entwicklungsgang vorzuführen, noch den Lesern die Ergebnisse in dem Zusammenhang darzulegen, daß sie einen vollen Überblick derselben ermöglichten. Insbesondere ist aus den früheren Mitteilungen nicht zu ersehen, welche Resultate meine Versuche zeitigt haben über den Werdeprozeß jener Bienenformen, die wir mit Fug und Recht als die primären Geschlechtstiere koloniebildender Insekten bezeichnen dürfen. Das zu wissen ist aber deshalb höchst wichtig, weil gerade der Befund bei diesen Tieren erst eine Handhabe bietet zum Vergleich mit analogen Entwicklungsvorgängen bei andern Tiergruppen ohne Abspaltung einer zweiten weiblichen Form.

Ich gestatte mir daher, nachfolgend den Verlauf meiner Versuche in jener Anordnung mitzuteilen, wie sie sich als notwendig erwiesen, um den durch die Zufälle der Praxis der Bienenzucht aufgestiegenen Zweifeln an der Richtigkeit der seitherigen Anschauungen ein endgültiges andres Gepräge aufzudrücken. Die Darstellung trägt den Charakter eines gedrängten Auszugs aus jenen umfangreichen Aufsätzen, die ich 1898 in der »Bienenzeitung« und weiterhin in andern bienenwirtschaftlichen Zeitschriften in vorliegender Frage veröffentlicht habe.

Nachdem ich durch eine Reihe von zufälligen Beobachtungen in meiner Bienenpraxis zu der Vermutung gedrängt wurde, die Entscheidung über das Entwicklungsschicksal der Bienenembryonen sei an die sie treffenden Einflüsse seitens der Sekundärweibchen gebunden, drängte sich auch gleichzeitig mit zwingender Notwendigkeit der Gedanke in den Vordergrund, derartige schicksalsbestimmende Einflüsse seien nur auf Grundlage gleichbeschaffener, d. h. besamter Eier möglich. Wußte ich doch längst, und auch Leuckart war fest davon überzeugt, daß aus unbesamten Eiern unter allen im Bienenstaat möglichen Entwicklungsbedingungen ausschließlich männliche Formen zur Welt kommen. Trotzdem sorgte ich für persönliche Bestätigung und Überzeugung von diesem

Faktum durch Reihen von Versuchen. Sie bestanden a) darin, daß entweder das neugeborene Primärweibchen am Begattungsausflug behindert wurde. Solche Weibchen gelangen dann nach Verlauf von mehreren Wochen unter später darzustellenden Umständen dennoch zur Ablage von Eiern, die aber unmöglich besamt sein können, da die Begattung mit der Drohne unterblieb. Oder die Versuche wurden b) derartig modifiziert, daß durch fortgesetzte Wegnahme der Primärweibchen, wie der aus noch vorhandenem geeigneten Larvenmaterial nachgezogenen Primärweibchen, die Sekundärweibchen (unter den später ebenfalls besprochenen Umständen) selbst zur Eiablage schritten. Da nun Sekundärweibchen der Honigbiene begattungsunfähig sind, so können sie ebenfalls nur unbesamte Eier produzieren. In beiden Modifikationen entstanden aus den regelmäßig zur Entwicklung gelangenden Eiern in allen Fällen ausschließlich männliche Formen, die nur hier und da unbeträchtliche Attribute von Sekundärweibchen aufwiesen. Die längst festgestellte Tatsache des Entstehens von ausschließlich männlichen Bienenformen aus unbesamten Eiern stand somit auch für mich unerschütterlich fest.

Nun unternahm ich die schon bekannten Versuchsreihen mit Verpflanzung normaler Bienenkolonien auf reinen Drohnenzellenbau. Die Folgerungen, welche ich aus den Ergebnissen gezogen habe, wurden ebenfalls schon dargelegt. So sehr wahrscheinlich diese Ergebnisse auch das Besamtsein aller normalen Bienenener machten, so waren sie dennoch nicht geeignet, mich hinsichtlich der wichtigen Frage zu befriedigen: Wann und in welchem Bildungsstadium hebt die Differenzierung der gleichbesamten Eier der regelrecht begatteten, fehlerlosen Bienenweibchen an? Über diese Fragen konnten nur direkte Übertragungen von Bienenembryonen aller Entwicklungsstadien in die verschiedenen Zellenformen positive Entscheidungen herbeiführen.

Zu Anfang dieser Studien vermutete ich, die Differenzierung setze ein mit jenem Augenblicke, wo der Embryo die Eihaut sprengt und die erste wahrnehmbare Zufuhr von Bildungssubstanz durch die Sekundärweibchen erfolgt. Diese Vermutung erwies sich durch eine Reihe von Versuchen als verfehlt. Ich übertrug hunderte ganz junger Larven aus Drohnenzellen in Arbeiterzellen, um Sekundärweibchen aus ihnen zu gewinnen, aber der Erfolg war stets ein negativer. Die übertragenen Larven verschwanden entweder schon bald wieder, oder ergaben, wenn sie ganz ausnahmsweise zur Entwicklung gelangten, Drohnen.

Es erfolgten nun Übertragungen von Larven für Sekundärweibchen in Drohnenzellen entmutterter Kolonien, um aus ihnen Drohnen zu erzielen. Schon früher hatten gewissenhafte, zuverlässige Bienenbeobachter als enthusiastische Anhänger Dzierzons zu ihrem großen Befremden nach Entmutterung einer Normalkolonie mitten zwischen der Arbeiter-

brut aus den gleichen Zellen vereinzelt auch Drohnen entstehen sehen, die der Zeit nach unmöglich aus andern Eiern denn solchen hervorgegangen sein konnten, die nur das Primärweibchen in die Arbeiterzellen abgelegt hatte, und sie sahen sich genötigt, diese merkwürdige Erscheinung den Einflüssen der Sekundärweibchen nach Entmutterung den Kolonien zuzuschreiben. In Erkenntnis der Bedeutung der Zelle für das Entwicklungsergebnis verband ich also Entmutterung gleichzeitig mit Übertragung von Sekundärlarven in Drohnenzellen. Das schöne positive Ergebnis dieser Übertragungen ist den Lesern bereits bekannt. Die Nachprüfung erfolgte mit gleichem Ergebnis durch verschiedene zuverlässige Forscher. Die alten Sekundärlarven ergeben bei diesem Experiment meist Sekundärweibchen oder (nach erfolgtem Umbau der Zellen) Primärweibchen. Die jüngeren Larven aber ergeben Drohnen, und es ist durch dieses Versuchsergebnis der positive Beweis somit erbracht, daß die Dzierzon-v. Sieboldsche Lehre von einem Ausnahmegesetz der Entwicklungsmöglichkeit besamter Bieneneier auf Irrtümern beruht.

Es ist hier der Ort, die Frage zu besprechen: Warum werden (wie auch Bresslau auf Seite 736, Anmerkung 14 richtig bemerkt) nicht in allen Fällen der Entmutterung von Kolonien gleichzeitig mit Primärweibchen auch Drohnen aus Sekundärlarven herangebildet? Man wolle sich erinnern, was ich gesagt habe über den Zusammenhang von Zelle und den Entwicklungsgang des in ihr erwachsenden Embryos. In einem entmutterten Volk wird niemals ein Primärweibchen nachgeschaffen, wenn für den erwählten Embryo nicht gleichzeitig auch die der Entwicklung eines solchen entsprechende runde Zellenform geschaffen wird. So verhält es sich auch bei der Nachzucht von Drohnen aus Sekundärlarven, wenn sie in ihrem, der eignen Entwicklung entsprechenden (mathematisch gesprochen) kleineren Ausdruck geschlechtlicher Leistung der Sekundärweibchen: in der Sekundärzelle, eingebettet sind. Die Herstellung dieser Bedingung: Erweiterung der Zelle, ist den Tieren an und für sich schon fast unmöglich, denn es reiht sich Zelle an Zelle, und sechs andre angrenzende Zellen, die mit Embryonen besetzt sind, leiden bei Erweiterungsversuchen Not. Was diese Erweiterungsversuche erreichen, das wird wieder aufgehoben durch den Gegendruck der die sechs angrenzenden Embryonen pflegende Arbeit dieser Tiere, und es ist fast ein Wunder zu nennen, daß es dem lebhaften Verlangen nach Männchen dennoch gelingt, hier und da die erforderlichen Bedingungen zur Heranzucht solcher zu erfüllen. Bei Versuchen mit larvenbesetzten Sekundärzellen, die schon oft bebrütet wurden, und die daher der Druckleistung wegen ihrer festen Chitinauskleidung<sup>1</sup> widerstehen, wird

<sup>1</sup> Diese Chitinauskleidungen werden allgemein als »Jungfernhäutchen« be-

man daher vergeblich auf das Entstehen von Drohnen warten. Bei jüngeren Zellen ist das schon eher möglich, und mit größter Wahrscheinlichkeit darf man bei solchen Versuchen dann auf Drohnen rechnen, wenn innerhalb des Brutnestes solche Partien von Sekundärzellen eio- oder larvenbesetzt sind, die noch nicht ganz ausgebaut, also sog. Jungfernzellen, sind. Unter Beachtung letzterer Bedingung haben 1898 nicht weniger als 16 zuverlässige Bienenforscher gleichzeitig mit Primärweibchen auf Sekundärzellenbau selbst bis zu 40 Drohnen erzielt.

Nachdem diese und die vorausgehend beschriebenen Resultate erzielt worden waren, handelte es sich um Feststellung der Frage: Ist irgendwelche Umwandlung der Primärlarve in eine der beiden andern Tierformen möglich? Diese Frage ist aber für einen Bienendrüsenforscher wie z. B. Schiemenz von größter Wichtigkeit, und mit vollem Recht sagt derselbe in seiner Abhandlung hierüber in »Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 38. Jahrg. 1883: »Es wird noch mehr denn noch einmal soviel beobachtet und geschrieben werden müssen, bis wir über Bau und Wesen der Honigbiene völlig orientiert sind.« Gelingt es der empirischen Bienenforschung, den Charakter der organbestimmenden Drüsensecrete für Primärweibchen festzustellen, so sind damit für den Anatomen ganz unberechenbar wichtige Anhaltspunkte zur Deutung seiner Befunde gegeben.

Von vornherein ausgeschlossen war für mich die Möglichkeit der Umwandlung einer weiblichen Primärlarve in eine Drohne. Ebenso wenig als die Drohnenlarve ein Sekundärweibchen ergeben kann, ebenso wenig vermag sie ein Primärweibchen zu werden. Es handelte sich also nur um Versuche, aus solchen Larven Sekundärweibchen zu gewinnen, da dies immerhin denkbar wäre. Hier kann ich leider nur sagen: Ich glaube das nicht. Alle meine Versuche sind negativ ausgefallen. Alle noch so jungen Original-Primärlarven, die ich in Sekundärzellen übertrug, verschwanden ausnahmslos. Um die Wichtigkeit eines positiven Ergebnisses dieses Versuches im Sinne der Vererbungsfrage zu würdigen, erwäge man mit mir folgendes:

Die Sekundärlarven erziehen aus Larven der eignen Entwicklungsrichtung Primärweibchen und Männchen. Da aber beide andre Organe und Triebe haben, als diese Tiere selbst, so folgt nach heutiger Anschauung hieraus, daß die vererbenden Keimzellen die Vorbildung der charakteristischen Merkmale für Sekundärweibchen nicht enthalten, die Schaffung solcher vielmehr an die organbestimmenden Drüsensecrete

---

zeichnet, d. h. als die Häutungsergebnisse der verdeckelten, metamorphosierenden Wesen. Das ist aber ein großer Irrtum, den ich in Verbindung mit andern ungeklärten Fragen der Bienenmetamorphose in einem späteren Aufsätze berichtigen werde.

gebunden ist. Zu dieser Annahme sind wir logisch vorerst gezwungen. Wäre es aber möglich, aus einer Original-Primärlarve ein Sekundärweibchen zu erzielen, so müßten wir unsre Vorstellung dahin korrigieren: In den beiden Keimkernen sind zwar auch die Vorbildungen für die Eigentümlichkeiten der Sekundärweibchen vorhanden, aber sie kommen bei dem eigenartigen Fortpflanzungsmodus der Honigbiene an den keimschaffenden Geschlechtstieren selbst nicht zum Ausdruck.

Das mir als Bienenforscher selbst gesteckte Ziel hinsichtlich der Vererbungsfrage habe ich mithin nur einseitig erreicht, und ich befürchte, daß ich bei meinen sonstigen großen Lebensverpflichtungen nicht mehr die nötige Zeit und Muße finde, um diese wichtige Lücke ausfüllen zu können. Möchten andre dies an meiner Statt tun. Es können das aber nur Leute übernehmen, die über meine Feststellungen und Folgerungen klar und genau orientiert sind und wissen, daß die Original-Primärlarve stets aus dem erstarrten Ausdruck mit rundem Zellenboden und dem darin abgelegten besamten<sup>2</sup> Ei entsteht, so daß dasselbe von Anbeginn seiner Laufbahn in der Außenwelt durch die entsprechenden organbestimmenden Drüsensecrete beeinflusst wurde. Primärweibchen als Nachschaffungsweibchen liegen stets in Zellen mit definitiv pyramidalem Boden, und nur allein dieser entscheidet im Zweifelfall, in den der Forscher so oft hineingerät oder richtiger hineingeraten kann, in ihm vorliegenden Fällen.

Erst nachdem ich die Existenz von organ- und volumbestimmenden Drüsenabsonderungen der Sekundärweibchen erkannt hatte, wurde ich auf den Gedanken hingewiesen, die Differenzierung erfolge schon im Eizustand. Organbestimmende, ölähnliche Substanzen wasserheller Beschaffenheit, die man nicht erkennen kann, könnten vom Micropylpole her die Eier recht wohl beeinflussen, volumbestimmende aber nicht, denn sie würden ihrer feinkörnigen Beschaffenheit wegen nicht in die Micropyle eindringen, dieselbe vielmehr verstopfen.

Als ich diesen Gedanken auf die Erscheinungen im Bienenleben anhielt, da wurde mir mit einemmal eine solche klar, über die sich die besten Köpfe unter den Bienenforschern, wie z. B. W. Vogel, vergeblich klar zu werden suchten. Sie besteht darin, daß die normalen Bienen-eier nicht dem Boden aufliegen, sondern mit dem dem Micropylpole entgegengesetzten Ende am Boden angeheftet sind, und mit dem Micropylpole selbst frei in der Luft schweben. Erst später senkt sich das Bienen-ei und liegt längsseitig auf dem Boden. Ein von Anbeginn flach aufliegendes Ei würde aber die Bienen nicht beeinflussen können,

---

<sup>2</sup> Aus dem unbesamten Ei entsteht in dieser Zellenform — was von allergrößter Wichtigkeit ist — niemals ein Lebewesen!

und dann müßte es zugrunde gehen. Schon früher hatte ich festgestellt, daß alle von Anbeginn dem Zellenboden flach aufliegenden Eier, wie solche vorzugsweise von unbegattet gebliebenen Primär- und begattungsunfähigen Sekundärweibchen zwar nicht ausschließlich, aber doch zum guten Teil abgelegt werden, stets zugrunde gehen.

Meine Versuchsaufgabe war jetzt schon wesentlich enger begrenzt. Es handelte sich nur darum, aus irgendwelchen Normaleiern in Drohnenzellen durch Übertragung in Arbeiterzellen Sekundärweibchen zu gewinnen. Ich habe nach Überschätzung im Laufe der Jahre gegen 6000 solcher Übertragungen vorgenommen, und wäre ich nicht bereits dahin überzeugt gewesen, daß die Bieneeier — entgegen der seitherigen Annahme — von den Sekundärweibchen wirklich gepflegt werden, so hätten mich meine Resultate der Eiübertragung (die ich seit der Zeit so geschickt ausführte, daß auch der beste Kenner meine Kunst- von der Naturleistung nicht unterscheiden konnte) hiervon überzeugen müssen. Nach einigen Stunden waren gewöhnlich schon viele, nach einem Tage meist alle verschwunden. Mehrmals hatte ich das Glück, zu beobachten, wie solche übertragene Eier an den Mundteilen der rückwärts den Zellen entschlüpfenden Bienen hingen und entweder vor meinen Augen aufgefressen oder fallen gelassen wurden. Die Erklärung ist sehr nahelegend. Die Adhäsion zwischen Eiern und den die Micropyle berührenden Mundteilen der Sekundärweibchen ist größer als jene der aus den Originalzellen in andre Zellen übertragenen Eier mit dem Zellenboden, dem sie künstlich zugeführt wurden. Daher mußten sie denn an den Mundteilen hängen bleiben und waren für den Versuch verloren. Es konnten also alle gelingenden Versuche nur als günstige, aber um so glücklichere Ausnahmen betrachtet werden.

Wirklich reichte diese Adhäsion auch in einigen Fällen aus — sie sind in »Bienenzeitung« 1898 genau beschrieben — und ich erwartete mit feieberhafter Spannung den Entwicklungsverlauf. Ich beobachtete bei den gewordenen Larven die merkwürdigsten Störungerscheinungen, auf die ich jedoch hier nicht eingehen will. Das Resultat aber war — Enttäuschung. Die Larven erreichten zwar die Bedeckelung nach fast Sekundärbienenform, aber sie brachen am zweiten und dritten Tage nach der Deckelung durch die Verschußdeckel durch und wurden von den Bienen — in einem Falle wenigstens vor meinen Augen — vernichtet.

Diese Erscheinungen überzeugten mich dahin, ich müsse noch einen Schritt zurückgehen, und damit wurde die Aufgabe noch schwieriger. Bevor ich jedoch an die dadurch notwendig gewordenen, in ihrem Erfolg so vom Zufall abhängigen, Neuübertragungen von Eiern herantrat, nahm ich einen Versuch vor, der mir sicher Aufschluß geben mußte

über die Abhängigkeit der Eientwicklung von der Beeinflussung durch die Sekundärweibchen. Zu dem Zwecke mußte ich tagelang auf der Lauer liegen, um das Primärweibchen bei der Eiablage (einerlei welcher Zellengattung) zu ertappen. Nachdem das gelungen und etwa 30—50 Eier vor meinen Augen abgelegt waren, fegte ich Primär- und Sekundärweibchen von der Wabe ab und überspannte die Eier derart mit feinsten Drahtgaze, daß es den Bienen unmöglich war, die Eier zu berühren. Hierauf wurde die so präparierte Wabe mitten ins Brutnest eingehängt. Nach 3 Tagen war ich meiner Sache sicher. Die Untersuchung ergab, daß ein Teil der Eier voll eingetrocknet war, und das waren die sicher von Sekundärweibchen unberührten. Andere waren weniger oder gar nicht eingetrocknet, und hier lagen jene vor, die während der Eiablage bereits mehr oder weniger durch die Sekundärweibchen beeinflusst waren. Petrunkewitsch untersuchte solche von mir eingesandte Eier und stellte den Zerfall derselben fest.

Jetzt wußte ich: Die Geschlechtsbestimmung der Primärtiere erfolgt mit der ersten Beeinflussung durch die Sekundärtiere, und nur Larven ihrer eignen Entwicklungsweise besitzen den eigenartigen Zwittercharakter, noch in beide Primärgeschlechtstiere übergeführt werden zu können. Jetzt begannen neue Eiübertragungen trotz ihres zweifelhaften Erfolges.

Sie mußten erfolgen mit vor meinen Augen in Drohnzellen abgelegten, von Sekundärweibchen noch nicht berührten Eiern. Als Versuchskolonie wurde ein schon lange sekundär drohnenbrütiger Stock gewählt, dessen eigne Eier also ausschließlich Drohnen ergeben konnten. Schon der erste Versuch hatte positiven Erfolg: Ich erzielte aus angeblich unbesamten Drohneneiern drei tadellose Sekundärweibchen. Damit hätte ich mich vollkommen bescheiden können, allein ich wollte durch immer noch mehr Fälle meine Überzeugungskraft in dem Maße stärken, daß ich auch den auf ihre Sache schwörenden Gegnern zurufen konnte: Und doch habt ihr euch geirrt! So gelang es mir denn, im Laufe der Jahre nach dieser Methode 39 Sekundärweibchen aus Normaldrohneneiern zu erzielen.

Die Bienenforscher Hensel zu Hirzenhain und Meyer zu Gadernheim erzielten durch Übertragung solcher Eier in Primärzellen mehrere Primärweibchen. Meine eignen dahin gerichteten Versuche waren zu spärlich, auch nicht mit der besseren Methode der Übertragung von Hensel ausgeführt, als daß sie Erfolg gehabt hätten, auf den ich ohnedies, angesichts der Sachlage, ruhig verzichten konnte.

Fasse ich die Ergebnisse des hier dargelegten Untersuchungsganges nochmals kurz zusammen, so besagen sie: Die dreierlei normalen Bienenwesen einer Kolonie entstehen ausschließlich aus besamten Eiern des

regelrecht begatteten, fehlerlosen Primärweibchens. Unechte Drohnen dagegen entstehen ausschließlich aus Eiern von — wie das Leuckart kurz zusammenfaßt — primär (d. h. unbegattet gebliebenen) oder sekundär (d. h. infolge organischer Mängel oder aus Altersschwäche) drohnenbrütigen Primärweibchen oder auch aus solchen Eiern, die von den begattungsunfähigen Sekundärweibchen herrühren. Die Geschlechtsbestimmung der primären Geschlechtstiere (Drohne und Primärweibchen) erfolgt mit dem Augenblick der ersten Beeinflussung durch die Sekundärweibchen, und jede nachträglich eintretende andre Beeinflussung hat bei der Drohne Mißbildungen zur Folge, die, im Eizustand eintretend, nicht zur Entwicklung gelangen, im Larvenzustand eintretend allerdings oft der Drohne im äußeren Ansehen zur Entwicklung verhilft, die jedoch — wie ich vor Jahren irgendwo in einer Abhandlung O. v. Rath's gelesen habe — die eigenartigsten Verwachsungen innerer Organe zur Folge hat. (Umwandlungsversuche von Primäreiern und -Larven in Sekundärweibchen blieben bis jetzt erfolglos.) Die andersartige Beeinflussung der Larven für Sekundärweibchen, die im physiologischen Sinne gleichzeitig Zwitter sein müssen, hat dann die Entstehung beider Keimzellenproduzenten zur Folge, wenn gleichzeitig die entsprechenden erstarrten Ausdrücke geschlechtlicher Leistung der Sekundärweibchen: die Zellen, entsprechende Umformung erfahren.

Nach Darstellung dieses der Honigbiene eignen Fortpflanzungs- und Geschlechtsbildungsmodus gestatte ich mir nunmehr noch wenige Fragen allgemeinen Charakters von meinem gewonnenen Standpunkt aus zu beleuchten. Die Honigbiene ist schon oft als eine unverständliche Ausnahme von der bei den Tieren geschlechtlicher Fortpflanzung festgestellten Regel bezeichnet worden, wonach beide Geschlechter in annähernd gleicher Zahl vertreten sind. Diese Behauptung hat nur da und solange ihre Berechtigung, als man herkömmlich das Primärweibchen als das wahre Weibchen im Bienenstaat bezeichnet.

Nachdem wir jetzt aber ersehen, daß das Bienenweibchen ein Kollektivbegriff ist, der sich zusammensetzt aus Primär- und Sekundärweibchen, nachdem ist auch diese scheinbare Ausnahme in Wegfall gekommen. Gibt man einem starken Bienenvolk im Mai Raum zum Neubau von Zellen, so errichtet es in großen Flächen fast nur Drohnenzellen und pflegt Männchen, so daß weibliche und männliche Tiere in annähernd gleicher Zahl vertreten sind. Der heutige praktische Bienenzuchtbetrieb ist kaum noch in der Lage, diese annähernde Gleichzahl der Geschlechter festzustellen, die normal nur dann in die Erscheinung tritt, wenn die Kolonie den Höhepunkt der Entwicklung, bei reichlicher Ernährung und einem konstant hohen Wärmegrad, erreicht. Da nun aber die Männchen zur Beschaffung von Nahrungsvorräten und damit als Honiglieferanten

unfähig sind, so verhindert man deren massenhafte Entstehung durch Zwangsmittel, die, sog. Kunstwaben. Es sind das dreiseitig pyramidale Eindrücke in dünne Wachsfächen, die den Zellenböden der Sekundärweibchen nachgebildet sind. Jede der drei Grundflächen einer solchen annähernd wagerecht liegenden Pyramide wird aber wieder durch zwei Seiten begrenzt, die an der der Spitze entgegengesetzten lotrechten Stelle einen nach außen gerichteten stumpfen Winkel bilden. Auf dieser dadurch im Zickzack sechsseitig gewordenen Begrenzung der dreiseitigen Pyramide können die bauenden Bienen mathematisch nichts andres errichten als kleine sechsseitige Prismen, eben die Zellen für Sekundärweibchen.

Die bauenden jungen Bienen fügen sich nun zwar diesem Zwang, aber doch nur bis zu einer gewissen Grenze. Mir kommt fast in jedem Jahre der Fall vor, daß starke Kolonien die Vordrücke schließlich gar nicht mehr berücksichtigen und auf ihnen die größeren Zellen für Männchen errichten, die dann recht unregelmäßig ausfallen. Bringt man eine starke Kolonie auf lauter Zellenbau für Sekundärweibchen, oder besitzt sie solchen durch das Zuchtverfahren (Kunstwaben), so reißen die Tiere oft ganze Partien dieser Zellen nieder und verwenden den gewonnenen Raum für Drohnenzellen. Kleinere Kolonien tun beides niemals. Wenn ich diese den Wissenschaftler scheinbar gar nicht interessierenden Erscheinungen hier erwähne, so geschieht es deshalb, um ihn auf die so bedeutende Hindernisse beseitigende Energie hinzuweisen, mit der in starken, wohlgenährten Kolonien der Trieb nach Erzeugung männlicher Geschlechtstiere sich geltend macht.

Wiederholt schon ist seitens vergleichender Naturforscher, die das Dzierzon-v. Sieboldsche Ausnahmegesetz der Entwicklungsfähigkeit besamter Drohneier als erwiesen erachteten, dem Gedanken Ausdruck verliehen worden: Es ist eine in der Entwicklung der Honigbiene gänzlich unverständliche Erscheinung, daß sich die Charaktere der Drohnen nirgends geltend machen. Diese Erscheinung mußte so lange wundernehmen, als man glaubte, normale Drohnen seien vaterlose Wesen, d. h. sie gingen aus unbesamten Eiern hervor. Prof. Chun, der ebenfalls dieser unerklärbaren Erscheinung Ausdruck verlieh, würde sich jetzt nicht mehr darüber wundern, denn Charaktere der Männchen kommen als Folge der Geschlechtsbestimmung durch die Sekundärweibchen nicht bei den Töchtern, sondern bei den Söhnen der Bienennachkommen normalerweise zum Ausdruck, trotzdem die Anlage für Entstehung weiblicher Bienen an das Sperm gebunden ist und der Eikern für sich nur die Entstehung von Männchen zuläßt.

Hier drängt sich unwillkürlich wieder die ägyptische Honigbiene

in den Vordergrund. Ich kann dieselbe in Wahrheit nur als Beweis für die Existenz von zweierlei Drohnen bei dieser Varietät anführen.

Gerade bei ihr zeigt sich der einzige angeblich erbrachte Beweis Dzierzons vom Unbesamtsein normaler Drohneneier aufs gründlichste hinfällig. Dzierzon führte bekanntlich die gelbe italienische Honigbiene auf seinem Bienenstande ein und glaubte beobachtet zu haben, daß einer Kreuzung des gelben italienischen Weibchens mit dem schwarzen deutschen Männchen nur gelb gezeichnete Männchen, aber gemischtfarbige Sekundärbienen entspringen. Daraus folgerte er: Haben die normalen Bienenmännchen nur Färbungsmerkmale der Mutter, so entspringen sie mithin unbesamten Eiern.

Abgesehen aber davon, daß dieser Irrtum längst von vielen Seiten her aufgedeckt worden ist und auch von mir zum Gegenstand besonderer, Dzierzon widerlegender Studien gemacht wurde, würde jedermann, wäre damals schon die ägyptische Honigbiene bekannt gewesen, alsbald die Haltlosigkeit eines solchen Beweises erkannt haben. Bei der ägyptischen Bienenrasse liegt nämlich die Tatsache vor, daß beide keimproduzierende Geschlechtstiere jenes, das Sekundärweibchen auszeichnende gelbe Schildchen nicht besitzen. Die Färbungserscheinungen lassen also bei der Honigbiene keine Schlüsse auf die Vererbungsfrage zu, solange die Frage ungelöst ist: Können Original-Primärlarven auch in Sekundärweibchen umgewandelt werden oder nicht?

In meiner vorigen Arbeit habe ich erklärt, daß ich die Existenz der Parthenogenese bei den Bienen überhaupt nicht anerkenne und aus welchen Ursachen ich das nicht kann. Auf Grund der bei allen Bienenwesen durch Petrunkevitch festgestellten Gleichzahl der Chromosomen behaupte ich vielmehr: Auch die Eier für unechte Drohnen, die primär- oder sekundär drohnenbrütigen Primär- oder begattungsunfähigen Sekundärweibchen entspringen, sind befruchtet, wenn auch nicht besamt. Diese Befruchtung geht aber bei den Bienen ohne Frage von den Sekundärweibchen aus. Wenn man ein eben zur Welt gekommenes Primärweibchen durch Anwendung eines sog. Absperrgitters am Ausflug behindert, der allein seine Begattung ermöglichen könnte, so treten folgende Erscheinungen ein: Das brünstige Tier sucht tage- und wochenlang durch die Spalten des Absperrgitters zu dringen, aber vergebens. Während dieser Zeit ist es als ein Fremdling im Bienenhaushalt zu betrachten. Es nimmt die Gunstbezeugungen der Sekundärweibchen mittels des Rüssels fast nie an.

Es vergehen so Wochen, und die Brunst erlischt. Jetzt wird das Verhältnis ein andres. Das Primärweibchen hält den Sekundärweibchen still, läßt sich reichlich Drüsensecrete von ihnen reichen, und — nach

wenigen Tagen legt es reichlich Eier, die ausschließlich unechte Drohnen ergeben. Ursache und Wirkung sind hier unverkennbar.

In noch überraschenderer Weise bekundet sich die Wirkung der Secretzufuhr der Sekundärweibchen dann, wenn man in der warmen Jahreszeit einer Kolonie das Bienenweibchen entzieht und ihr alle Möglichkeit der Nachzucht eines solchen benimmt. Es zeigen sich dann große Erregungszustände bei den Tieren, und bald gewahrt man, wie gewisse Sekundärweibchen von andern gefüttert werden. Immer und immer wieder kann man diese sonst ganz ausnahmsweise nur bemerkbare Wahrnehmung machen, und der überraschende Erfolg besteht nun darin, daß die gefütterten Tiere oft schon nach 3 Tagen Eier ablegen. Wesen, welche nur sehr mangelhafte Eibildungs- und Ableitungsapparate besitzen, und die unter Normalzuständen nie Eier bilden und ablegen, werden zu beidem befähigt. Da diese abgelegten Eier aber ebenfalls die Normalchromosomenzahl aufweisen und ihre Bildung und Ablage nur das Ergebnis der Drüsensecretzufuhr durch andre Sekundärweibchen ist, so folgt hieraus, daß die Überfuhr dieser Secrete gleichzeitig den Charakter einer Befruchtung besitzt.

Wir werden hierdurch aber gezwungen, neben der Besamung noch eine in der Natur waltende, bis jetzt unbekannte, zweite Befruchtungsform anzunehmen, und Aufgabe der Spezialforschung ist es, die hier noch vorliegenden Dunkel in Kenntnis der Mittel und Wege, deren sich die Natur zur Erreichung ihrer Zwecke bedient, durch eingehende Forschungen zu lichten. Daß aber gerade bei der Honigbiene noch so unendlich viel zu erforschen ist, hat einer der besten Kenner ihres inneren Baues, Dr. Schiemenz, zum Ausdruck gebracht, wenn er sagt: »Es wird noch mehr denn noch einmal soviel beobachtet und geschrieben werden müssen, bis wir über Bau und Wesen der Honigbiene völlig orientiert sind.«

Es erübrigt mir nun noch, von meinem Standpunkt aus auf die Freiburger Eistudien kurz einzugehen, die ich vor etwa 10 Jahren dort angeregt habe. Da ich selbst das Eimaterial zu den Untersuchungen geliefert habe und diese Untersuchungen unter Weismanns Leitung durch die ebenso gründlichen wie sorgfältigen Präparationen durch Petrunkevitch ausgeführt wurden, so bin ich von der Zuverlässigkeit der hier vorliegenden positiven Resultate ebenso fest überzeugt, als ich das von meinen eignen empirischen Forschungsergebnissen bin. Wenn daher die Folgerungen aus beiden Ergebnissen dennoch im Widerspruch stehen, so ist das nur erklärlich durch eine auf einer der beiden Seiten vorliegende, unterlaufene irrige Präsumtion. Fassen wir daher nochmals die beiderseitigen Ergebnisse zusammen, damit wir in die Lage

versetzt werden, darüber zu entscheiden, wo die störende Präsuntion zu suchen ist.

Die Freiburger Bieneneistudien haben festgestellt:

1) Daß in allen untersuchten Bieneneiern bei den ersten Entwicklungsvorgängen die Normalzahl von Chromosomen zu konstatieren war,

2) daß in der Entwicklungsweise von normalen Königindrohnen-eiern gegenüber den von Arbeiterinnen gelegten (also sicher unbesamten) Eiern ein charakteristischer Unterschied besteht, da das Keimbläschen kurz vor Bildung der ersten Richtungsspindel im Königindrohnen-ei 16 quadrivalente Chromosomen, im Arbeiterinnendrohnen-ei aber 32 bivalente aufweist, sowie

3) daß nur die aus Arbeiterzellen gewonnenen (also besamten und zwitterhaft beeinflussten) Eier Sonnenstrahlung aufweisen, die Eier aus Drohnenzellen jedoch nie.

Meine Feststellungen und Folgerungen lauten:

1) Die von Arbeitern oder unbegattet gebliebenen Königinnen in Originalweisnäpfchen abgelegten und gepflegten Eier entwickeln sich, wie auch das gleiche von Mulo, dem besten mir bekannten Bienenbeobachter der Gegenwart, durch Jahre hindurch immer und immer wieder festgestellt wurde, niemals zu Lebewesen, und daher gibt es keine Parthenogenesis bei den Bienen.

2) Alle Bieneneier, die Lebewesen ergeben, müssen daher, wenn nicht besamt, so doch befruchtet sein, und daher müssen sie auch die normale Chromosomenzahl aufweisen.

3) Die von der begatteten Königin herrührenden Drohnen gehen — wie durch den Versuch feststeht — aus besamten Eiern, die von Arbeitern und unbegattet gebliebenen Weibchen herkommenden aber aus unbesamten und daher einfach befruchteten Eiern hervor, und deshalb muß auch ein Unterschied ihrer Entwicklungsweise festzustellen sein.

4) Die Normaleier aus Königinzellen müssen als korrespondierend die gleichen Entwicklungserscheinungen aufweisen wie die Normaleier aus Drohnenzellen, und ihnen gegenüber müssen die Eier aus Arbeiterzellen differierende Erscheinungen aufweisen, da sie alsbald von einem zwittergebenden Secret beeinflusst werden im Gegensatz zu ersteren, die alsbald mit den Secreten für echte Geschlechtstiere beeinflusst werden.

Prüfen wir nun, welche meiner Deduktionen die Freiburger Eistudien bestätigt und welche sie nicht bestätigt haben. — Fall 1 konnte mikroskopisch nicht geprüft werden, da ich solche Eier nicht lieferte. Fall 2 wurde (siehe Ergebnis 1) vollkommen bestätigt. Fall 3 wurde (siehe Ergebnis 2) wiederum vollkommen bestätigt, und zwar in einer Weise, die für Weismann und Petrunkevitch vollkommen unver-

ständig, für mich vollkommen verständlich ist. Fall 4 wurde nur einseitig bestätigt (siehe Ergebnis 3: Drohnen keine Strahlung), da ich die der Drohne korrespondierende Entwicklungsweise deshalb nicht untersuchen lassen konnte, weil ich trotz größter Beharrlichkeit dennoch nicht in der Lage war, frisches Eimaterial, für Untersuchungszwecke geeignet, aus Königinzellen zu erlangen. Daß aber besamte Eier aus Königinzellen ebenfalls keine Strahlung zeigen, das steht für mich ebenso fest als die diese Folgerung begründende Tatsache, daß sich von vornherein rein geschlechtlich behandelte Eier niemals, zwitterhaft behandelte Eier aber selbst im vorgerückteren Larvenstadium noch in andre Tierformen (Männchen und Weibchen) umwandeln lassen.

Von hier ab trennen sich nun unsre, aus übereinstimmenden Ergebnissen gezogenen Folgerungen. Petrunkewitsch und Weismann folgern: Bei der Vereinigung von Sperma und Ei findet stets Strahlung statt. Da aber solche in Drohneneiern nie gefunden wird, so sind sie auch nicht besamt. Ich aber schließe: Bei der Zufuhr von rein weiblich oder männlich bestimmendem Drüsensecret findet — wie das das Drohnenei beweist — im besamten Tierei niemals Sonnenstrahlung statt, sondern sie zeigt sich — wie es anders gar nicht möglich ist — stets nur in Eiern, die von vornherein zwitterhaft behandelt werden. Da nun — wie die Forschung längst festgestellt hat — alle besamten Eier der übrigen Tiergruppen Sonnenstrahlung aufweisen, so haben die Freiburger Eistudien die eminent wichtige Tatsache festgestellt, daß der Entwicklungsprozeß im Tierei normalerweise mit Zwitterzustand beginnt, und daß er — wie auch bei den Bienen-Nachschaffungsgeschlechtstieren — früher oder später abgelöst wird durch Zufuhr von entweder rein männlich oder rein weiblich bestimmendem Drüsensecret.

Das Reh bietet einen prächtigen Beleg für diesen Sachverhalt. Sein Ei wird besamt, verharrt in diesem Zwitterzustand monatelang und ergibt dann aus genannter Ursache nicht einen Zwitter, sondern ein Männchen oder ein Weibchen. — Welche Deutung der Freiburger Eistudien die fruchtbringendere für die Wissenschaft ist und sein wird, das zu entscheiden überlasse ich den Lesern.

### 8. Neues über das *Bosminidengenus Bosminopsis* Richard = *Bosminella* Daday.

Von Dr. G. Burckhardt, Basel.

(Mit 2 Figuren.)

eingeg. 21. Januar 1909.

Zu den bisher bekannten Fundorten in Südamerika, Rußland und Japan (s. unten) sind hinzuzufügen der mächtige Biwasee (Japan), zu

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [34](#)

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

Artikel/Article: [Fortsetzung der Beiträge zur  
Geschlechtsbestimmungsfrage bei der Honigbiene. 236-248](#)