

Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen.

Von

Th. Boveri

in Würzburg.

Mit 2 Figuren im Text und Tafel VII und VIII.

Eingegangen am 5. November 1914.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	264
II. Das Kriterium der Kerngröße	269
III. Das Kriterium der Rassenmerkmale	270
A. Der Kopf	272
B. Das Abdomen	274
1. Die Tergite	274
2. Die Sternite	280
IV. SIEBOLDS Angaben über die Rassenmerkmale. Zweierlei Zwitterbienen des EUGSTERSchen Stockes.	286
V. Das Ergebnis der Prüfung der Rassenmerkmale	291
VI. Der Gynandromorphismus der Bienen und die normalen Befruch- tungsvorgänge	292
VII. Über das gynandromorphe Mosaik	299
Nachtrag	304
Literaturverzeichnis	308
Tafelerklärung	310

I. Einleitung.

Vor 50 Jahren hat C. TH. VON SIEBOLD ('64) einen Aufsatz »Über Zwitterbienen« veröffentlicht, in welchem er die für den Biologen nicht weniger als für den Laien so erstaunlichen Mißbildungen beschrieb, die in großer Zahl in einem Bienenstock des Konstanzer Bienenzüchters EUGSTER aufgetreten waren. Mancher Versuch einer Erklärung solcher gynandromorpher Individuen ist schon damals und später gemacht worden; auch ich habe mich

zuerst im Jahre 1888 ('88b) zu diesem Problem geäußert. Damals hatte ich ('88a) bei Seeigeleiern die Beobachtung gemacht, daß unter gewissen abnormen Bedingungen der eingedrungene Spermakern in einem gleichsam gelähmten Zustand verharret, wogegen das Spermocentrum, wie sonst, gegen den Mittelpunkt des Eies rückt, den Eikern an sich zieht und dessen karyokinetische Teilung bewirkt. So werden also die mütterlichen Chromosomen in regulärer Weise auf die beiden Blastomeren übertragen; der Spermakern dagegen gelangt, je nach seiner zufälligen Lage, ungeteilt in die eine oder andere Zelle und nimmt im einfachsten Fall jetzt an der Entwicklung teil, indem er sich mit dem Kern dieser Blastomere vereinigt. Ich habe bei verschiedenen Gelegenheiten kurz darauf hingewiesen, daß, wenn in einem befruchteten Bienenei die gleiche Abnormität auftreten würde, was hier sogar besonders leicht möglich sei, höchstwahrscheinlich ein gynandromorphes Individuum die Folge sein würde. Der eine Teil des Keimes würde nur Kernelemente des Eies enthalten; dieser Teil würde sich also in bezug auf die Kernsubstanz wie ein parthenogenetisches Ei verhalten und die Drohnencharaktere zur Entfaltung bringen. Der andere Teil des Keimes würde aus väterlichen und mütterlichen Chromosomen zusammengesetzte Kerne besitzen und damit die weibliche Tendenz in sich tragen.

Seit jener ersten Äußerung im Jahr 1888 hatte ich, damals noch in München, den lebhaften Wunsch, die, nach den Erinnerungen des damaligen Inspektors an der zoologischen Staatssammlung, CONRAD WILL, von SIEBOLD in Spiritus aufbewahrten EUGSTERSchen Bienen zu Gesicht zu bekommen. Sie galten aber zu jener Zeit und auch später als nicht mehr aufzufinden. Erst vor 4 Jahren vermochte mir auf mein Ersuchen, die Bestände der Münchener Sammlung nochmals auf jene interessanten Objekte durchzusehen, Herr Kollege F. DOFLEIN, damals Konservator an der Sammlung, ein Glas mit der Bezeichnung »*Apis mellifica*, Zwitterbienen« zuzusenden, das die EUGSTERSchen Exemplare enthielt. Herrn Professor DOFLEIN, wie besonders Herrn Geheimrat R. VON HERTWIG, bin ich für die Auffindung und Überlassung des kostbaren Materials zu lebhaftem Dank verpflichtet.

Im Lauf der Untersuchung stellte sich die Notwendigkeit heraus, die Rassenmerkmale sowohl der deutschen, wie besonders der italienischen Bienen genauer, als es bisher geschehen zu sein scheint, zu studieren. Die Herren Kollegen VON BUTTEL-REEPEN in Oldenburg

und ZANDER in Erlangen haben mich hierbei mit Rat und Tat unterstützt; mit einer Anzahl italienischer Bienen hat mich Herr A. VON RAUSCHENFELS in Noceto bei Parma versorgt. Den genannten Herren sei hier bestens gedankt.

Die gynandromorphen Insekten stellen uns vor verschiedene Probleme, die zum Teil voneinander unabhängig sind. Neben der Frage, wie diese Abnormitäten entstehen, tritt die andere auf, wie die im gleichen Körper mosaikartig vereinigten männlichen und weiblichen Teile sich zueinander verhalten und wie sie sich gegenseitig beeinflussen. Eine Untersuchung dieser Verhältnisse hat auf meine Veranlassung Fräulein E. MEHLING¹⁾ durchgeführt; ich selbst bespreche im folgenden nur diejenigen Eigenschaften der Gynandromorphen, die sich auf ihre Entstehungsweise beziehen.

Seit ich die oben kurz dargelegte Hypothese über das Zustandekommen der Zwitterbienen mitgeteilt habe, sind verschiedene andere Möglichkeiten erwogen worden. Als ein besonders großer Fortschritt aber ist hervorzuheben, daß R. GOLDSCHMIDT ('12, '13) bei der Kreuzung zweier *Lymantria*-Rassen in bestimmter Gesetzmäßigkeit Gynandromorphe und echte Zwitter erhalten hat, womit das Problem zum ersten Mal auf einen experimentellen Boden gestellt worden ist. GOLDSCHMIDT hat die von ihm erhaltenen Abnormitäten in sehr einleuchtender Weise durch eine Verschiebung in der Potenz der Erbfaktoren erklärt, eine Verschiebung, die in der Kreuzung zweier verschiedener Rassen ihren Grund hat. Eine Übertragung dieser Erklärungsweise auf die EUGSTERSchen Zwitterbienen scheint um so näher zu liegen, als ja auch sie aus einer Rassenkreuzung, nämlich zwischen einer italienischen Königin und einer deutschen Drohne, hervorgegangen waren. Allein abgesehen davon, daß es noch eine zweite Gruppe von Zwitterbienen in dem EUGSTERSchen Stock gegeben hat, die anderer Herkunft waren, wovon unten die Rede sein wird, läßt die Art, wie bei den GOLDSCHMIDT'schen Schmetterlingen und wie bei den EUGSTERSchen Bienen die männlichen und weiblichen Charaktere gemischt sind, keinen Zweifel, daß die beiden Fälle prinzipiell verschieden sind. Bei den *Lymantria*-Gynandromorphen besteht offenbar in allen Zellen des Körpers der gleiche Zustand, männliche und weibliche Tendenzen halten sich überall annähernd die Wage; und dies kommt in dem fertigen gynandro-

¹⁾ Diese Arbeit wird in nächster Zeit in den Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XLIII erscheinen.

morphen Individuum dadurch zum Ausdruck, daß die Mischung der männlichen und weiblichen Teile links ungefähr die gleiche ist wie rechts. Bei den EUGSTERSCHEN Bienen dagegen stehen sich rein männliche und rein weibliche Bezirke aufs schroffste gegenüber, nicht selten so, daß die eine Körperhälfte männlich, die andere weiblich ist. Dieser Zustand kann nur durch einen essentiellen Gegensatz der Zellen der beiden Bezirke erklärt werden, mag dieser nun im Protoplasma oder in den Kernen seinen Grund haben.

Eine protoplasmatische Verschiedenheit, wenn dies auch nicht ausdrücklich gesagt ist, wird in einer von WHEELER (10) aufgestellten Hypothese angenommen. Dieser Autor meint, daß es bei den Insekten zweierlei Eier, genauer gesagt: schon zweierlei Oocyten gebe, männliche und weibliche. Er denkt sich die Gynandromorphen so entstehen, daß im Ovarium eine männliche und eine weibliche Oocyte verschmelzen, ähnlich wie bei *Ascaris* durch solche Vereinigung Rieseneier entstehen. Falls diese Verschmelzung, meint WHEELER, in sehr frühen Stadien erfolgt, wird das Produkt nicht einmal durch abnorme Größe von einem einfachen Ei zu unterscheiden sein. Je nach der Richtung, in der die beiden Oocyten zusammengefügt sind, würden sich die beiderlei Geschlechtscharaktere bald auf die rechte und linke Hälfte, bald auf die vordere und hintere usw. verteilen. Würden die Substanzen der beiden verschmolzenen Eier nicht einfach nebeneinander liegen bleiben, sondern sich inniger durchmischen, so würde ein unregelmäßiges Mosaik entstehen.

Diese Hypothese kann so durchaus gar nichts zu ihren Gunsten anführen und steht mit dem, was wir über die Rieseneier und ihre Entstehung¹⁾, wie über die Geschlechtsbestimmung bei der Biene wissen, in so vollem Widerspruch, daß ich es unnötig finde, weiter auf sie einzugehen.

Ich bin aber überzeugt, daß die Erscheinungen, wie sie uns in dem typischen Gynandromorphismus entgegentreten, durch protoplasmatische Störungen überhaupt unerklärbar sind. Nur ein Sub-

¹⁾ Hierzu verweise ich auf meine kürzlich erschienene Mitteilung über Rieseneier bei Seeigeln (14). Ich habe dort angegeben, daß diese Rieseneier keineswegs durch Verschmelzung ausgewachsener Oocyten oder Eier, sondern durch Vereintbleiben zweier Tochterzellen bei der letzten Oogonienteilung entstehen. Ihre abnorme Größe stammt nicht daher, daß sich die Substanzen zweier fertiger Oocyten addieren, sondern daher, daß die bei jener unterdrückten Zellteilung aufs Doppelte gewachsene Chromosomenmenge ein entsprechend stärkeres Plasmawachstum zur Folge hat.

strat, das, wie die Kerne, sekundär im Eiplasma verteilt wird, kann dem Mosaik einer Zwitterbiene gerecht werden, dadurch eben, daß es nicht auf alle Zellen in gleicher Kombination übertragen, sondern irgendwie ungleich verteilt wird. Freilich gibt es dafür noch andere Möglichkeiten, als die in meiner Hypothese ausgesprochene. Ich habe selbst früher darauf hingewiesen ('07, S. 257), daß die bloße Verschleppung eines Geschlechtschromosomas bei der ersten Teilung eines durch ein Spermatozoon weiblicher Tendenz befruchteten Insekteneies dem einen Tochterkern und damit allen seinen Abkömmlingen die männliche Tendenz zuweisen könnte, wogegen die übrigen Kerne weiblich bestimmt wären. Und ich bin auch jetzt noch der Meinung, daß auf diese Weise gynandromorphe Insekten entstehen können. Für die Biene jedoch halte ich eine solche Entstehungsweise für sehr unwahrscheinlich. Erstens ist uns hier nichts von besonderen Geschlechtschromosomen bekannt; die cytologischen Befunde sprechen vielmehr dafür, daß sie der Biene nicht zukommen. Zweitens wissen wir ja, wie bei ihr das Geschlecht bestimmt wird: durch den Zutritt oder den Mangel eines männlichen Gameten. Ich kann mir keine Vorstellung bilden, wie diese Tatsache mit einer Geschlechtsbestimmung durch Heterochromosomen in befriedigenden Einklang gebracht werden könnte. Sicherlich kann die Annahme, daß die Zwitterbienen durch Verschleppung eines Heterochromosoms zustande kommen, gegenüber der meinigen, die sich so eng an die normalen Befruchtungsvorgänge anschließt, nicht in Betracht kommen.

Die einzige Hypothese, die mir neben der von mir vertretenen beachtenswert erscheint, hat MORGAN ('05, '09) aufgestellt. Meiner Annahme, daß die männlichen Teile einer Zwitterbiene reine Eikernerivate enthalten, hat er die andere gegenübergestellt, daß sie gerade umgekehrt mit Spermakernerivaten ausgestattet seien; für die weiblichen Teile setzt er, wie ich, Kerne voraus, die aus Ei- und Spermachromosomen kombiniert sind. Von einem allgemein cytologischen Standpunkt aus ist gegen diese Hypothese nichts einzuwenden. Es ist bekannt und erst kürzlich wieder von NACHTSHEIM ('13) bestätigt worden, daß in das Bienenei mehrere Spermatozoen eindringen, von denen nur eines an der Entwicklung teilnimmt. Es ist die Möglichkeit zuzugeben, daß unter nicht näher bekannten abnormen Umständen auch ein nicht mit dem Eikern kopulierter Spermakern sich vermehrt und daß seine Abkömmlinge, indem sie zur Oberfläche aufsteigen und Plasma um sich abgrenzen, einen Teil des Blastoderms bilden. Daß ein bloßer Spermakern die Fähigkeit hat, die

Entwicklungsprozesse, soweit sie vom Kern abhängen, normal zu gestalten, ist für Seeigel seit meinen ersten Merogonie-Versuchen (1889) bekannt. Und Zustände, wie sie MORGAN für die gynandromorphen Bienen voraussetzt, habe ich ('02, '05, '07) gleichfalls an Seeigeln herstellen können durch jenen Spezialfall der Dispermie, wo nur der eine Spermakern sich mit dem Eikern vereinigt, der andere selbständig bleibt. Aus solchen Eiern entstehen — falls nicht mangelnde Zellteilung zu pathologischen Prozessen führt — gesunde, wenn auch asymmetrische Plutei, deren eine Hälfte diploide Kerne, die andere haploide, nämlich reine Spermakernerivate, enthält. Durch die sehr verschiedene Kerngröße (in Textfig. *A* u. *B*, S. 302, sind Stücke aus dem Ektoderm eines solchen Pluteus wiedergegeben) heben sich diese beiden Bereiche aufs deutlichste voneinander ab. Seither haben BRACHET ('10) und HERLANT ('11) für den Frosch ein gleiches Verhalten dispermer Eier nachgewiesen. Danach erscheint MORGANS Erklärungsversuch wohl begründet.

Sollte es nun nicht möglich sein, noch an einem fertigen Gynandromorphen Anzeichen seiner Entstehungsart nachzuweisen? In dieser Hoffnung habe ich die Untersuchung der EUGSTERSCHEN Bienen in Angriff genommen. Es schien mir möglich, daß man an der Kerngröße erkennen könne, ob die männlichen Teile wirklich haploide Kerne besitzen, wie es MORGANS und meine Hypothese in gleicher Weise voraussetzen. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Hypothesen selbst aber ließ sich aus einer Untersuchung der Rassenmerkmale der bei einer Kreuzung zwischen italienischer Königin und deutscher Drohne entstandenen Abnormitäten erhoffen. Von diesen Erwartungen hat sich nur die eine erfüllt.

II. Das Kriterium der Kerngröße.

Über diesen Punkt kann ich mich kurz fassen, da das Ergebnis negativ ist. Bei Seeigellarven ist, wie ich habe zeigen können und wie von verschiedenen Seiten bestätigt worden ist, die Größe der Kerne proportional der in ihnen enthaltenen Chromosomenzahl. Ein diploider Kern besitzt eine doppelt so große Oberfläche als ein haploider. Bei Amphibienlarven besteht, wie die Untersuchungen von BRACHET ('10) und HERLANT ('11) sowie von G. HERTWIG ('13) gezeigt haben, eine ähnliche Beziehung.

Es war nicht ungereimt zu erwarten, daß auch bei der Biene der

haploide Kern, wie er dem männlichen Tier zukommt, sich kleiner erweisen werde als der diploide des weiblichen; und falls ein ebensolcher Gegensatz in einer Zwitterbiene zwischen den männlichen und den weiblichen Bezirken gefunden würde, so läge darin ein kaum anzufechtender Beweis für die Richtigkeit einer der beiden von MORGAN und mir geäußerten Hypothesen. Allein jene Erwartung bestätigte sich nicht. Die erste Probe an einem gynandromorphen Abdomen belehrte mich, daß die Kerne der Drohnenteile ungefähr ebenso groß sind als diejenigen der Teile mit Arbeiterinnenmerkmalen. Die gleiche Erfahrung hat dann Fräulein MEHLING bei zahlreichen Vergleichen gemacht. Zur Ermittlung der Bedeutung dieser Befunde hat auf meine Veranlassung Fräulein M. OEHNINGER ('13) die Kerne normaler Drohnen und Arbeiterinnen aus verschiedenen Organen verglichen. Bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf ihre Arbeit. Das für unsere Betrachtungen wesentliche Ergebnis ist dieses, daß in all denjenigen Organen, die in beiden Geschlechtern gleich funktionieren, die Kerngröße die nämliche ist. Die richtige Proportion zwischen Kern und Protoplasma wird bei der Biene nicht dadurch erreicht, daß sich die Plasmamenge nach der gegebenen Kernmenge reguliert, wie ich ('02) es für Seeigellarven, GERASSIMOW ('02) für *Spirogyra* nachgewiesen hat; sondern eine erblich fixierte, für verschiedene Organe ungleich verschiedene Zellgröße verursacht im diploiden wie im haploiden Kern ein dort schwächeres, hier stärkeres Chromatinwachstum, bis in beiden Fällen die nämliche Kernmenge erreicht ist.

Damit ist nun zwar nichts für, aber auch nichts gegen unsere Auffassung der Zwitterbienen bewiesen. Immer noch bleibt meine Erklärungsweise, sei es in ihrer ursprünglichen Gestalt, sei es in der MORGANSchen Modifikation, als die wahrscheinlichste bestehen; und wir dürfen an die zweite Frage herantreten, welche dieser beiden Hypothesen den Vorzug verdient.

III. Das Kriterium der Rassenmerkmale.

Wenn die EUGSTERSchen Zwitterbienen dadurch entstanden sind, daß sich befruchtete Eier parthenogenetisch zu entwickeln begannen und daß erst mit einem auf diesem Weg gebildeten Abkömmling des Eikerns ein Spermakern sich verband, dann müssen ihre männlichen Teile rein der Rasse ihrer italienischen Mutter (*Apis mellifica-ligustica*) angehören. Hat dagegen die Entstehung der EUGSTERSchen Gynan-

dromorphen ihren Grund darin, daß sich im Ei neben einem aus Ei- und Spermakern kombinierten ersten Furchungskern noch ein selbständiger Spermakern entwickelt hat, so werden die männlichen Teile zum mindesten einen deutlichen Einschlag des deutschen Vaters (*Apis mellifica-mellifica*) aufweisen müssen. Ja, wer die Vererbung der Rassenmerkmale ausschließlich durch den Kern geschehen läßt, wird in den männlichen Teilen sogar nur die Merkmale der deutschen Rasse erwarten dürfen.

Die Entscheidung dieser Frage war nicht so einfach, wie ich sie mir bei Beginn der Untersuchung gedacht hatte. Freilich ist es nicht schwierig, deutsche und italienische Bienen, seien es Arbeiterinnen oder Drohnen, voneinander zu unterscheiden; die auffallenden gelben Stellen am Hinterleib der italienischen Bienen sind genügende Kennzeichen. Ob aber eine Biene die *ligustica*-Merkmale rein darbietet, ist nach den dürftigen Diagnosen, welche die mir bekannte Literatur gibt, kaum festzustellen. Überdies sind die EUGSTERSCHEN Bienen, nachdem sie nun mehr als 50 Jahre in Spiritus liegen, für unsere Frage dadurch besonders ungünstig, daß nicht nur das Gelb verschwunden, sondern auch die dunklen Stellen stark verblichen sind. Das Aussehen mancher Exemplare läßt nicht zweifeln, daß sie noch gar nicht ausgefärbt waren.

Unter diesen Umständen ließen sich bestimmte Ergebnisse nur dann erhoffen, wenn es möglich war, Unterscheidungsmerkmale aufzufinden, die von dem Zustand der Ausfärbung oder Ausbleichung unabhängig sind. Solche Merkmale sind bei den Drohnen, die uns ja fast allein interessieren, glücklicherweise vorhanden. Zwar handelt es sich bei den hier neu zu schildernden Kennzeichen auch nur um Färbungs- und Zeichnungsunterschiede; aber sie sind viel charakteristischer als die bisher benützten. Um dem Leser selbst ein Urteil zu ermöglichen, gebe ich diesem Aufsatz einige farbige Abbildungen von normalen und gynandromorphen Tieren bei. Es dürfte dies umso mehr gerechtfertigt sein, als neue, den modernen Forderungen genügende Kreuzungsversuche zwischen deutschen und italienischen Bienen ein Postulat darstellen, bei dessen Inangriffnahme eine weit genauere Kenntnis der Rasseneigentümlichkeiten notwendig sein wird, als sie uns bisher zur Verfügung stand. Die im folgenden zu beschreibenden Merkmale beziehen sich auf den Kopf und das Abdomen.

A. Der Kopf.

Da die Farbe des Kopfes frischer, ausgefärbter Bienen ein tiefdunkles Schwarzbraun ist, die dunkelsten Köpfe der EUGSTERschen Bienen dagegen ein weit lichtereres Rotbraun aufweisen, in welchem noch feinere Abstufungen zu erkennen sind, war eine Vergleichung nicht ohne weiteres möglich. Es war die Frage zu lösen, auf welche Weise man einen frischen Kopf so herrichten könne, daß er ungefähr die Farbenbeschaffenheit erhält, die an den EUGSTERschen Bienen durch die lange Einwirkung des Alkohols und vielleicht auch des Lichtes hervorgerufen worden ist. Das an einigen frischen Bienen vorgenommene Bleichen mit Chlorwasser¹⁾ ergab recht ungleiche und schon aus diesem Grund unbefriedigende Resultate; ich gab diese Prozedur auf, nachdem ein anderes Verfahren das gewünschte Ziel in ebenso einfacher wie einwandfreier Weise erreichen ließ. Befreit man das Chitin eines voll ausgefärbten Vorderkopfes von den Weichteilen und hellt es in Canadabalsam auf, so bietet dieses Präparat, bei auffallendem Licht auf weißem Grund betrachtet, ziemlich genau die Farbentöne dar, in denen sich der unverletzte Kopf einer EUGSTERschen Biene in Spiritus präsentiert. Besonders treten Abstufungen der Färbung, die der intakte Kopf eines frischen Tieres kaum oder gar nicht erkennen läßt, nun in ganz dem gleichen Verhältnis hervor, wie an dem Spiritusmaterial der EUGSTERschen Bienen, ein sicherer Beweis, daß diese Nuancen nicht etwas den Zwitterbienen Eigentümliches sind, sondern auch den Normaltieren zukommen, wo sie nur infolge der starken Intensität des Farbstoffs ohne künstliche Aufhellung nicht erkennbar sind.

Fassen wir zunächst die Arbeiterköpfe der beiden Rassen ins Auge, so sind ihre Unterschiede äußerst gering. An intakten Tieren sehen sie fast schwarz aus, am Balsampräparat wird das Schwarz zu einem dunklen Braun, das an der Stirn am dunkelsten ist und an den Wangen sich allmählich aufhellt; aus dieser helleren Partie hebt sich der Clipeus gewöhnlich wieder durch stärkere Färbung ab (Fig. 4, rechte Hälfte). Ich glaube nicht, daß jemand imstande ist, den Arbeiterkopf einer *ligustica* von dem einer *mellifica* zu unterscheiden. Halbiert man die Chitinhüllen zweier solcher Köpfe und legt die linke Hälfte des einen mit der rechten des anderen in der Medianebene zusammen, so zeigt sich das Chitin des *ligustica*-Kopfes allerdings stets etwas heller.

¹⁾ Diese Versuche hat zum Teil Fräulein MEHLING ausgeführt.

Ein erheblich größerer Unterschied besteht zwischen den Drohnenköpfen. Schon an den frischen Tieren fällt der Unterschied in der Farbe des Clipeus auf. Bei *mellifica* ist er braun, bei *ligustica* hellgelb, nur an den Seiten meist etwas dunkler. So hebt sich der Clipeus der *ligustica*-Drohne trotz der langen dichten Behaarung aufs deutlichste aus seiner Umgebung heraus, wogegen derjenige der *mellifica*-Drohne mit den angrenzenden Teilen gleich erscheint. Außerdem lassen die meisten *ligustica*-Drohnen eine Aufhellung unterhalb der Ocellen erkennen, die den *mellifica*-Drohnen gleichfalls fehlt.

In Fig. 4 (Taf. VII) ist die Hälfte eines durchsichtig gemachten Drohnenkopfes von *ligustica* neben die Hälfte eines Arbeiterkopfes der gleichen Rasse gestellt; Fig. 3 zeigt eine entsprechende Hälfte eines *mellifica*-Drohnenkopfes. Im Gegensatz zu dem Aussehen am intakten Tier zeigt sich an den Balsampräparaten der *ligustica*-Kopf durchgängig bedeutend heller; und hierin liegt eine Eigentümlichkeit, durch die er sich nicht nur von dem Kopf der *mellifica*-Drohne, sondern noch mehr von den Arbeiterköpfen beider Rassen abhebt, wie es eben durch die Gegenüberstellung der beiden Hälften *a* und *b* in Fig. 4 deutlich zum Ausdruck gebracht wird. Die feineren Schattierungen der beiden Drohnenköpfe stimmen prinzipiell überein; man bemerkt an beiden eine besondere Dunkelheit zwischen den Ocellen, eine andere zwischen den Fühlern. Aber auf dem helleren Grundton des *ligustica*-Kopfes treten diese Zeichnungen viel schärfer hervor, ebenso die helle Gelbfärbung unter den Ocellen, die, wie oben erwähnt, bei manchen Exemplaren schon am intakten Kopf zu sehen ist. Die größte Helligkeit aber weist der Clipeus von *ligustica* auf; er ist ganz durchsichtig gelb, wogegen derjenige von *mellifica* einen braunen Ton trägt.

In Fig. 1, 2, 5 und 6 (Taf. VII) sind vier gynandromorphe Köpfe abgebildet; Fig. 5 zeigt einen der dunkelsten, Fig. 6 einen der hellsten. Um die Färbung und besonders die Grenzen der verschiedenfarbigen Bezirke so deutlich wie möglich zur Anschauung zu bringen, sind die Zeichnungen, wie auch bei den normalen Köpfen der Fig. 2 u. 3, so ausgeführt, als seien die Fühler nahe an ihrer Wurzel abgeschnitten. Ebenfalls der Deutlichkeit zuliebe, ist die Behaarung weggelassen. Auf die richtige Wiedergabe der Farben ist von Herrn Universitätszeichner W. FREYTAG die größte Sorgfalt verwendet worden.

Vergleicht man nun den ziemlich genau halbseitig gynandromorphen Kopf der Fig. 1 oder den auf seiner männlichen Seite durch

eine große weibliche¹⁾ Insel gestörten Kopf der Fig. 2 mit den in Fig. 4a u. b nebeneinander gelegten halbierten und durchsichtig gemachten Kopfskeleten einer Drohne und Arbeiterin von *ligustica*, so ergeben sich die Farbenkontraste als ungemein ähnlich; und wohl jedermann wird von den Zwitterköpfen den Eindruck erhalten, daß ihre männliche Seite rein die *ligustica*-Rasse repräsentiert, wogegen es für die weibliche Seite bei der fast vollkommenen Übereinstimmung der Arbeiterköpfe der beiden Rassen unentschieden bleiben muß, ob *mellifica* oder *ligustica*, oder eine Mischung beider vorliegt.

B. Das Abdomen.

Noch klarer als am Kopf liegen die Verhältnisse am Abdomen, weil wir es hier nicht nur mit verschiedenen Farbenabstufungen, sondern mit klaren, aus Hell und Dunkel kombinierten Zeichnungen zu tun haben, die je nach Geschlecht und Rasse verschieden sind. Sowohl in den Rücken- wie in den Bauchschienen sind solche Merkmale vorhanden. Um die Zeichnungsmuster, die ich im Folgenden beschreibe, gut zu sehen, ist es nötig, die Abdominalsegmente so weit als möglich auseinander zu ziehen.

Die Tergite sind so stark gekrümmt [vgl. den Querschnitt auf S. 16, Abb. 20b bei ZANDER ('11)], daß nur eine seitliche Betrachtung alle Eigentümlichkeiten, wenn auch zum Teil in Verkürzung, erkennen läßt. Deshalb ist von jedem der in Betracht kommenden Abdomina eine Seitenansicht wiedergegeben. Ihr steht eine Ventralansicht gegenüber, an der man die Sternite überblickt.

1. Die Tergite.

Ein Blick auf Fig. 8 u. 9 (Taf. VIII) genügt, um die charakteristischen Unterschiede der Arbeiterinnen zu erkennen. Während bei *mellifica* die Tergite ziemlich gleichmäßig dunkelbraun sind, sind bei *ligustica* das 1., 2. und 3. Tergit in großer Ausdehnung leuchtend gelb. Nur der hintere Rand der drei Segmente ist schwarz gesäumt, am 3. Segment am stärksten²⁾.

Eingehender müssen wir uns mit den Drohnen beschäftigen, nicht nur, weil unser Problem sich in erster Linie auf die männ-

¹⁾ Ich halte es für nicht mißverständlich, wenn ich hier und im Folgenden von Arbeiterinnenmerkmalen als von weiblichen spreche.

²⁾ Ich halte mich hier an den physiologischen Begriff des »Abdomens« und zähle nach alter Art das erste hinter der Einschnürung gelegene — morphologisch zweite — Abdominalsegment als Segment 1 usw.

lichen Merkmale bezieht, sondern auch weil die Farbenanordnung hier komplizierter ist. Es wird zweckmäßig sein, zuerst die von den Weichteilen abgehobene, flach ausgebreitete und in Canadabalsam aufgehellte Chitinhülle einer halbierten Rückenschiene zu betrachten. Ein solches Präparat ist in Fig. 13 (Taf. VIII) von *mellifica*, in Fig. 14 (Taf. VIII) von *ligustica* gezeichnet. Das farbig ausgeführte Segment ist in beiden Figuren das vierte.

Ich beginne mit *ligustica*. Die auf gelben Grund aufgetragene braunschwarze Zeichnung besteht aus zwei Hauptteilen, die ich kurz als den »Bügel« und den »Sattel« unterscheiden will. Bügel und Sattel bedecken den Rücken und endigen beiderseits frei in den Seitenteilen des Tergits. Der Bügel ist ein schmaler Pigmentstreifen, der dem Vorderrand des Tergits entlang zieht; ungefähr in der Mitte der Tergithälfte verläßt er den Rand und krümmt sich gegen das Stigma zu nach hinten. Sein Ende ist scharf begrenzt, abgerundet und manchmal ein wenig angeschwollen. Eine bedeutend größere Ausdehnung besitzt der Sattel. Er überzieht den vom Bügel frei gelassenen Teil des Rückens, ja genauere Betrachtung zeigt, daß sich Bügel und Sattel als zwei voneinander unabhängige Bildungen zum Teil überlagern. In seinem dorsalen Bereich ist der Sattel hinten scharf ausgeschnitten, und auf diese Weise erhält das Tergit den intensiv gelben Hinterrand, der als Hauptcharakteristikum der *ligustica*-Drohne gilt.

Den von dem breiten Sattlrücken jederseits ausgehenden Pigmentbereich, der, hinter dem Stigma ventralwärts ziehend, sich nach unten verschmälert und gewöhnlich spitz endigt, nenne ich den »Sattelfortsatz«. Bügel und Sattel lassen in den unteren Seitenteilen des Tergits große, leuchtend gelbe Stellen frei.

Betrachtet man ein gut ausgedehntes intaktes Abdomen einer *ligustica*-Drohne (Taf. VIII Fig. 15 u. 16), so fällt die charakteristische, durch Bügel und Sattel gebildete Konfiguration sofort in die Augen; nur wirken hier die pigmentierten Stellen wie eine tief schwarzbraune Einheit, von der sich das Gelb in viel schärferem Kontrast abhebt. Je weiter wir am Abdomen nach rückwärts gehen, um so undeutlicher wird die Zeichnung und um so mehr überwiegt das Pigment. Gewöhnlich ist die Zeichnung im 3. und 4. Segment am klarsten ausgeprägt; doch kann sie, wie Fig. 15 lehrt, auch noch im 5. sehr deutlich sein. Noch weiter hinten verschwindet das Gelb mehr und mehr. In verschiedenem Grade atypisch ist fast immer das 2. Segment. Eine besondere Stellung endlich nimmt schon seiner

sehr abweichenden Form nach das 1. Segment ein; doch genügt ein Blick auf die Abbildung, um über die Anordnung des Pigments ins Klare zu kommen. Wahrscheinlich entspricht der obere dunkle Fleck im 1. Segment der Fig. 15 dem Sattel, der untere dem Bügel. Dieser letztere Teil fehlt in dem Abdomen der Fig. 16.

Die *ligustica*-Drohnen, die mir vorgelegen haben, zeigen die geschilderten Verhältnisse alle in prinzipiell gleicher Weise; doch ist die Form von Bügel und Sattel ziemlich variabel und besonders wechselt das Mengenverhältnis von Gelb und Schwarz beträchtlich. Die hellste italienische Drohne, die ich gesehen habe, aus Noceto stammend, ist die der Fig. 15; eine erheblich dunklere liegt der Fig. 16 zugrunde. Aber auch sie ist noch nicht die dunkelste, die mir vorgekommen ist. Vergleicht man Fig. 15 mit Fig. 16, so sieht man, wie in letzterer das schwarze Pigment überall intensiver und ansgedehnter ist, besonders im 2. und 3. Segment. Man könnte es so auffassen, daß in dem helleren Individuum einzelne Pigmentbereiche rudimentär geworden sind, so der Sattelfortsatz im 3. Segment. In derartigen Exemplaren kann auch der mittlere Teil des Bügels mehr oder weniger verkümmert sein; es finden sich hier undeutliche wolkige Pigmentierungen, von denen sich die Seitenteile wie zwei selbständige Stücke abheben. Man würde in solchen Fällen richtiger von zwei »Bügel«, einem rechten und linken, sprechen. In Fig. 97 bei E. MEHLING ist dieses Verhalten in der Dorsalansicht einer *ligustica*-Drohne zu sehen. In dem Abdomen der Fig. 16 zieht noch ein bisher nicht erwähnter Pigmentstreifen vom Ende des Bügels über das Stigma gegen den Sattelfortsatz, wodurch die sonst so charakteristische Halbinsel des gelben Grundes, die aus der Gegend des Stigmas nach oben vorspringt, zu einer kleinen Insel abgegrenzt wird.

Vergleicht man nun damit das Abdomen einer *mellifica*-Drohne (Taf. VIII Fig. 12), so sieht man von der beschriebenen Zeichnung soviel wie nichts. Die Tergite erscheinen ziemlich gleichmäßig schwarzbraun, mit einer Aufhellung in der Mitte des Hinterrandes und in den unteren Seitenteilen. Hier springt aus dem dunklen Teil eine bräunliche Zunge ventralwärts vor, die am vorderen Rand des Tergits verläuft. Betrachtet man nun aber eine flach ausgebreitete und aufgehellte Rückenschiene (Taf. VIII Fig. 13), so erkennt man eine Zeichnung, die mit derjenigen der *ligustica*-Drohne nahe verwandt ist. Auch hier lassen sich »Bügel« und »Sattel« unterscheiden. Der Bügel verhält sich in seinem Verlauf fast genau wie bei *ligustica*; der

Sattel dagegen stellt eine breite Pigmentfläche dar, die fast alles Gelb verdrängt. In seinem mittleren Teil ist er zwar ähnlich wie bei *ligustica* hinten ausgeschnitten; aber der Ausschnitt ist nicht so tief, auch nach den Seiten mehr allmählich verlaufend; und da die hier zum Vorschein kommende Grundfarbe nicht hellgelb, sondern bräunlich ist, macht sich an den Stellen der leuchtenden Streifen von *ligustica* nur eine schwache Aufhellung bemerkbar. Eine Unterscheidung von »Sattel« und »Sattelfortsatz« hätte bei *mellifica* keine Berechtigung; vielmehr zieht sich der Sattel fast in ganzer Breite nach unten, hier mit einer konvexen Linie endigend. Seine Grenze fällt ziemlich genau mit einer Skulptur zusammen, die im gelben Teil des *ligustica*-Tergits (Taf. VIII Fig. 14) erkennbar ist. Auch die erwähnte braune Zunge des *mellifica*-Tergits ist durch eine streifige Struktur bei *ligustica* angedeutet. Sehr verschieden sind die Intensitäten in den einzelnen Pigmentbezirken der beiden Rassen. Bei *ligustica* wirkt der Bügel dunkel, besonders da, wo er auf dem gelben Grund verläuft; bei *mellifica* umgekehrt tritt das gekrümmte Ende des Bügels aus seiner sehr dunkeln Umgebung als ein hellerer Fleck hervor. Besonders hervorzuheben ist eine tief braunschwarze Pigmentierung, die die seitlichen Teile des Bügels oberhalb seiner Krümmung nach rückwärts überlagert. Ohne Kenntnis der Verhältnisse bei *ligustica* hätte ich den »Bügel« des *mellifica*-Tergits überhaupt nicht erkannt; der unbefangenen Betrachtung würde in dem Mosaik hellerer und dunklerer Bezirke das, was wir das Ende des Bügels nennen, als ein selbständiger, länglich runder Fleck in dunklerer Umgebung erscheinen.

Nach dieser Schilderung der normalen Tergite wenden wir uns zu den Gynandromorphen. Das von SIEBOLD hinterlassene Material ist in diesem Punkt deshalb wenig günstig, weil an vielen Exemplaren das Abdomen nahezu farblos ist. Nur wenige Exemplare sind für unsere Zwecke brauchbar; sie aber bieten an den männlichen Stellen ihres Abdomens mit voller Klarheit den *ligustica*-Charakter dar.

Ich bilde in Fig. 18, 19b, 20 und 21a (Taf. VIII) vier verschiedene Fälle ab. Daß diese Bilder erheblich kleiner sind als die von normalen Drohnen, hat seinen Grund nicht etwa in verschiedener Vergrößerung, sondern darin, daß die EUGSTERSchen Zwitterbienen, wie SIEBOLD gegenüber anderen Behauptungen festgestellt hat, in Arbeiterzellen erbrütet worden sind. Auch ist zu beachten, daß außer in dem

Präparat der Fig. 18 die Abdominalsegmente der Gynandromorphen weiter ineinander geschoben sind, als bei den abgebildeten normalen Tieren. Dieser Umstand beeinträchtigt die Klarheit der Pigmentmuster einigermaßen. Allein ich wollte die ohnehin zum Teil schon etwas defekten, so kostbaren Objekte nicht durch gewaltsames Auseinanderziehen der Gefahr einer Zerreißung aussetzen.

Zur ersten Orientierung wird das in Fig. 18 abgebildete Balsampräparat abgelöster halbiertes Rückenschienen geeignet sein. Das Tier, von dem es stammt, ist eines der wenigen, die von Fräulein MEHLING zur Analyse der Geschlechtsorgane präpariert worden waren. Die Rückenschienen waren nicht genau in der Medianlinie durchgeschnitten worden. Es sind nur drei Segmente, das 2., 3. und 4., gezeichnet. Man erkennt sofort Bügel und Sattel, die weder in der Form, noch in den Färbungsintensitäten einen *mellifica*-Einschlag erkennen lassen.

Wenden wir uns zu den intakten Abdomina, so bietet das in Fig. 19b von rechts gezeichnete die klarsten Verhältnisse. Obgleich die Färbung sehr blaß ist, tritt doch die charakteristische *ligustica*-Zeichnung klar hervor. Man erkennt sofort, trotz der starken Überlagerung der Segmente, die dunklen Bügel des 3., 4. und 5. Segments mit der Abbiegung ihrer Enden gegen das Stigma zu; auch der Sattel mit seinem nach unten sich zuspitzenden Fortsatz zeigt die typische *ligustica*-Form. Bügel und Sattelfortsatz begrenzen die charakteristische Halbinsel des hellen Bereichs. Auch im 2. Segment ist trotz der großen und komplizierten weiblichen Insel die Zeichnung der *ligustica*-Drohne deutlich zu erkennen.

Stärker gestört durch weibliche Beimengungen ist das Abdomen der Fig. 21a. Doch ist im 1. bis 4. Segment die Zeichnung des *ligustica*-Männchens unverkennbar. Eine Betrachtung des Bildes wird eine weitere Beschreibung überflüssig machen.

Für die beiden Abdomina verdient hervorgehoben zu werden, daß die weiblichen Inseln fast durchgehends dunkler sind als die sie umgebenden männlichen Teile. Es ist dies speziell von Wichtigkeit für das 2. und 3. Segment. Diese sind ja bei einer *ligustica*-Arbeiterin durch ihre gelbe Färbung, die nur am Hinterrand in Schwarz übergeht, so besonders auffallend. Sowohl bei dem Gynandromorphen der Fig. 19b wie bei dem der Fig. 21a stehen weibliche Inseln gerade an Stellen, die bei einer *ligustica*-Arbeiterin das helle Gelb aufweisen müßten. Daß diese Stellen dunkel sind, zeigt, daß hier die Vererbungstendenzen der *mellifica*-Drohne, von der die

ligustica-Königin begattet war, fast rein zur Wirkung gekommen sind, wogegen die männlichen Teile keine Spur einer solchen Beeinflussung erkennen lassen.

Als letztes Bild der Rückenschienen einer Zwitterbiene gebe ich das der Fig. 20. Die Pigmentierung ist hier besonders intensiv, und ich möchte glauben, daß dieses Tier vollkommen ausgefärbt war. Auch hier ist die Zeichnung unverkennbar die einer *ligustica*-Drohne, wenn sie auch von dem gewöhnlichen Typus durch die schwache Ausprägung der Bügel und die Breite des Sattelfortsatzes am stärksten abweicht. Es handelt sich um ein besonders stark pigmentiertes Exemplar, das dem in Fig. 16 wiedergegebenen normalen Tier viel näher kommt als dem der Fig. 15.

Ich bemerke, daß das in Fig. 20 von links abgebildete Abdomen zu einer Zwitterbiene gehört, die in Fig. 94 der Arbeit MEHLING in Dorsalansicht dargestellt ist. Man sieht in der MEHLINGSCHEN Figur, wie das zweite Tergit, das uns in der Ansicht von links rein männliche Charaktere dargeboten hat, längs einer zweimal geknickten Linie sich von einem weiblichen Bezirk absetzt, der hier auffallend dem *ligustica*-Typus folgt: hell mit dunklem Saum am hinteren Segmentrand, wenn auch in der wolkigen Trübung des hellen Bereichs wohl Einflüsse des *mellifica*-Vaters zu erkennen sind. Nachdem wir an den Hinterleibern der Fig. 19b u. 21b an den weiblichen Inseln der bei *ligustica* gelben Segmente gerade besonders dunkle, also *mellifica*-Färbung angetroffen haben, bestätigt sich uns die Erfahrung, die schon den ersten Beobachtern von Bienenbastarden aufgefallen war, daß die Kreuzung zwischen *mellifica* und *ligustica* weder zu einer Dominanz der einen Färbung über die andere, noch zu einer konstanten Mischung führt, sondern daß bald der *ligustica*-, bald der *mellifica*-Charakter überwiegt. Auch aus SIEBOLDS Bemerkung, daß er unter den Arbeitern des EUGSTERSCHEN Stocks Bastarde »von verschiedenen Abstufungen« gefunden habe, ist das Gleiche zu entnehmen¹⁾.

¹⁾ Die Bastarde der Bienenrassen scheinen sich sonach ähnlich zu verhalten, wie die Bastardlarven zwischen verschiedenen Seeigelarten, die ja auch rein väterlich oder rein mütterlich oder Mittelformen sein können. Vor Kurzem hat KÖHLER ('14) es sehr wahrscheinlich gemacht, daß diese Verschiedenheiten bei den Seeigellarven von dem Reifezustand der Gameten abhängen. Jedes fertige Ei und jedes fertige Spermium soll ein Optimum der Reife besitzen, bei welchem es seine Erbqualitäten mit größter Stärke zur Wirkung bringt; vorher und später ist diese Intensität geringer. Wenn diese Erklärung zutrifft und sich verallgemeinern läßt, so ist zu hoffen, daß sie sich bei den Bienenbastarden

2. Die Sternite.

Die Fig. 7, 10, 11 u. 17 (Taf. VIII) stellen normale Abdomina in Ventralansicht dar, und zwar:

- Fig. 7 von einer *mellifica*-Arbeiterin,
 Fig. 10 - - - *ligustica*- -
 Fig. 11 - - - *mellifica*-Drohne,
 Fig. 17 - - - *ligustica*- -

Zu diesen Abbildungen, wie zu den entsprechenden der Gynandromorphen (Fig. 19a u. 21b) ist zu bemerken, daß die bei Betrachtung vom Bauch sichtbaren Teile der Tergite nur angedeutet sind. Was sie an Färbungsdetail erkennen lassen, ist weggelassen, damit die Zeichnungsmuster der Sternite um so deutlicher hervortreten.

Vergleicht man zunächst die Arbeiterinnen (Fig. 7 u. 10), so fällt sofort eine weitgehende Übereinstimmung in die Augen, wie ja ganz allgemein die Ähnlichkeit der Arbeiterinnen größer ist als die der Drohnen. Man bemerkt, dem 2., 3. und 4. Segment angehörig, drei Paar dunkler Flecken, die bei *ligustica* von vorn nach hinten, bei *mellifica* von hinten nach vorn an Größe zunehmen. So ist besonders das erste Paar bei *mellifica* viel größer als bei *ligustica*, und dieser Gegensatz scheint so konstant zu sein, daß man darin, wie ich glaube, ein sicheres Rassenunterscheidungsmerkmal erkennen darf. Bei beiden Rassen zeigt sich vom 3. Sternit an eine bräunliche Zeichnung in der Medianlinie.

Besonders wichtig sind uns wieder die Unterschiede der Drohnen. Bei *mellifica* (Fig. 11) geht eine ziemlich gleichmäßige braune Färbung durch alle Sternite. Die einzelnen segmentalen Bezirke, aus denen sie sich zusammensetzt, sind in der Mitte hantelförmig eingezogen, wodurch hellere Stellen ausgespart werden. Jederseits hebt sich aus dem diffusen Braun eine Reihe noch dunklerer, schief gestellter, länglicher Flecken heraus, die uns bei *ligustica* wieder begegnen werden. Der ganze Eindruck, den die *mellifica*-Sternite machen, ist ein ziemlich dunkler, bei manchen Exemplaren in noch höherem Grad als bei dem zur Zeichnung ausgewählten.

aufs schönste bestätigen wird. Die Eier einer Königin sind bei gleichmäßiger Legearbeit wohl alle als im gleichen Reifezustand befindlich zu betrachten. Mit solch gleichmäßigem Eimaterial kombinieren sich Spermien, die von einigen Wochen bis zu 5 Jahren alt sind. Nach KÖHLERS Ergebnissen ist also zu erwarten, daß die von einer Königin produzierten Bastarde von Jahr zu Jahr mütterlicher ausfallen. In der Tat liegen Angaben in der Literatur vor, die diesem Postulat günstig sind.

Demgegenüber sind die Sternite der *ligustica*-Drohne (Fig. 17) zum größten Teil gelb; und von diesem Grund heben sich die schief gestellten, länglich eiförmigen braunen Flecken viel deutlicher ab, als bei *mellifica*. Zwischen den beiden Flecken eines jeden Segments spannt sich, mehr oder weniger deutlich, eine bräunlich-graue Pigmentbrücke aus. Im 4. und 5. Segment ist sie am deutlichsten. Man erkennt einen dunklen Bogen mit der Konvexität nach vorn, im 5. Segment mit winkeligen Knickungen, jederseits in einem der erwähnten dunklen Flecken endigend. Es liegt mir eine *ligustica*-Drohne vor, wo diese Bogen, allerdings immer schwächer werdend, bis in das 2. Segment nach vorn reichen. Das gewöhnliche Verhalten aber scheint das in Fig. 17 gezeichnete zu sein, wo in den vorderen Segmenten der Mittelteil des Bogens nur als Andeutung zu erkennen ist oder ganz fehlt, so daß dann bloß die beiden Enden in Gestalt jener schief gestellten Flecken übrig bleiben. Das 6. Sternit ist fast in ganzer Ausdehnung dunkel.

Besonders charakteristisch ist nun für die *ligustica*-Drohne, daß nach außen von den genannten Flecken jederseits noch eine Reihe kleinerer Flecken folgt (Fig. 17), die der *mellifica*-Drohne fehlen. Bei reiner Ventralansicht zeigen sie sich meist etwas verkürzt, weil die seitlichen Teile der Sternite sich nach oben biegen.

Die dunkle Zeichnung der Medianlinie, die für die Arbeiterinnen beider Rassen bezeichnend ist, fehlt den Drohnen.

Fig. 21 *b* (Taf. VIII) gibt die Sternite des Abdomens einer Zwitterbiene wieder, die fast rein männlich sind. Es ist das gleiche Abdomen, das wir in Fig. 21 *a* von der linken Seite kennen gelernt haben, wo ja auch die männlichen Merkmale deutlich erkennbar sind, wenn auch vielfach, besonders im hinteren Teil, durch weibliche Einsprengungen gestört. Die Sternite sind viel reiner männlich und zeigen unverkennbar den *ligustica*-Typus. Die bogenförmigen Zeichnungen mit den dunklen Endflecken sind ganz ebenso ausgebildet wie bei der normalen *ligustica*-Drohne der Fig. 17. Auch die Pigmentierung des ersten Sternits stimmt, trotz gewisser Störungen, mit derjenigen der *ligustica*-Drohne gut überein. Im 5. Segment beginnen Störungen, die ohne Zweifel als weibliche Inseln anzusprechen sind.

Ist dieses Individuum wegen der außerordentlichen Übereinstimmung seiner ganzen Sternitregion mit der normalen *ligustica*-Drohne bemerkenswert, so ist das in Fig. 19 *a* abgebildete durch die Ver-

bindung einer männlichen mit einer weiblichen Hälfte sehr instruktiv. Auch dieses Abdomen ist uns bereits in der Ansicht von rechts begegnet, und wir erkennen nun, daß der männliche Charakter der rechten Seite sich auch auf die Bauchschienen fortsetzt, und zwar fast genau bis zur Medianebene. Wir haben hier eine ähnliche, fast schematische Abgrenzung vor uns, wie in dem Kopf der Fig. 1; und es sei bemerkt, daß die Zwitterbiene, zu der das Abdomen der Fig. 19 gehört, auf ihrer ganzen Ventralseite von vorn bis hinten ziemlich genau rechts als Drohne, links als Arbeiterin gebildet ist. Wie schon bei Besprechung der Seitenansicht angegeben, ist dieses Abdomen sehr blaß; doch ist die Form der pigmentierten Stellen deutlich genug erkennbar. Vergleicht man die weibliche Seite mit den Bildern der normalen Arbeiterinnen (Fig. 7 u. 10), so wird man sie als eine Mischung des *ligustica*- und *mellifica*-Typus erkennen; der große dunkle Flecken im 2. Segment ist jedenfalls ein *mellifica*-Merkmal. Also wieder ein sehr deutlicher Einfluß des Vaters in den weiblichen Teilen, wie wir ja auch in den eingesprengten weiblichen Inseln der Tergite (Fig. 19 b und 21 a) den *mellifica*-Charakter konstatiert haben. Die männliche Hälfte unserer Figur dagegen ist wieder vom reinen *ligustica*-Typus, worüber bei der Klarheit dieser Verhältnisse nichts weiter zu sagen ist. Doch hebe ich noch besonders hervor, daß trotz der Blässe der Pigmentierung die seitliche Fleckenreihe deutlich zu erkennen ist.

So klar diese Verhältnisse zu liegen scheinen, so müssen sie nun doch noch gegen einen Einwand geschützt werden, der mir im Anfang viel zu schaffen gemacht hat. Als ich die EUGSTERSchen Bienen vor drei Jahren zum erstenmal auf die Frage hin ansah, ob die Rassenmerkmale einen Schluß auf die Entstehungsweise erlauben, wobei ich als Vergleichsmaterial von *ligustica* nur getrocknete Exemplare zur Verfügung hatte, war ich der Meinung, daß die Frage zu verneinen sei. An den stark ineinander geschobenen getrockneten Abdominalsegmenten war von den charakteristischen Pigmentmustern, die ich im Vorstehenden beschrieben habe, soviel wie nichts zu sehen. Der Kopf einer getrockneten *ligustica*-Drohne aber schien sich von dem einer *mellifica*-Drohne nur äußerst wenig zu unterscheiden. Dieses letztere Urteil kam hauptsächlich dadurch zustande, daß die mir von Herrn Kollegen VON BUTTEL-REEPEN freundlichst übersandte trockene *ligustica*-Drohne einen braunen Clipeus besaß, im Gegensatz zu

allen übrigen, aus Noceto und Mailand stammenden italienischen Drohnen, die ich seither gesehen habe, wo der Clipeus hellgelb ist.

Jene erste Prüfung aber und ihr Ergebnis hatte mich auf den Verdacht gebracht, daß der so auffallende Kontrast zwischen den männlichen und weiblichen Bezirken der Zwitterköpfe gar nicht auf einem Rassenunterschied, sondern lediglich auf verschieden starker Ausfärbung beruhe. Und hierin wurde ich noch durch den Umstand bestärkt, daß auch im Thorax der Gynandromorphen die männlichen Teile heller gefärbt sind als die weiblichen, obgleich an völlig ausgefärbten normalen Tieren der Thorax der Drohnen eben so dunkel aussieht wie der einer Arbeiterin. Diese Tatsache schien mir um so gewichtiger, als der Gedanke verschieden starker Ausfärbung der männlichen und weiblichen Teile einer Zwitterbiene ziemlich nahe liegt. Die Arbeiterinnen brauchen, wie ich dem Buch von ZANDER entnehme, 21 Tage, die Drohnen 24 Tage zu ihrer Entwicklung. Eine Arbeiterin wird also voll ausgefärbt sein zu einer Zeit, wo eine gleichalterige Drohne es noch nicht ist. Und wenn, was hier für die beiden Repräsentanten als selbständige Individuen gilt, auch für ihre Vereinigung in einem Körper zutrifft, so müssen auch die Gynandromorphen ein Stadium durchlaufen, wo ihre weiblichen Teile schon die definitive Dunkelheit der Färbung besitzen, die männlichen noch nicht. Freilich ist es keineswegs selbstverständlich, daß die Zwitterbienen sich so verhalten. Denn die langsamere Entwicklung der Drohne hängt doch wohl damit zusammen, daß sie ein viel größeres Tier ist als die Arbeiterin, daß sie als Larve länger gefüttert wird und sich später verpuppt. Bei der Zwitterbiene dagegen, die in einer Arbeiterzelle entsteht, haben auch die Drohnenteile die Größe von Arbeiterinnenteilen, und so will es mir viel wahrscheinlicher vorkommen, daß sie auch in ihrer Entwicklung mit diesen Schritt halten.

Immerhin könnte hier eine Quelle zu Täuschungen verborgen sein; und es war daher notwendig, nach Anhaltspunkten zu suchen, ob partiell unvollkommene Ausfärbung an der Herstellung der Farbengegensätze der Zwitterbienen Schuld sein könne. Hierüber glaube ich Folgendes sagen zu können:

Die Entscheidung wäre einfach, wenn es Körperstellen gäbe, an denen eine ausgefärbte *ligustica*-Drohne genau ebenso gefärbt ist wie eine *ligustica*- oder auch *mellifica*-Arbeiterin. Denn wenn dann an einer solchen Stelle bei einem Gynandromorphen die männliche Seite heller ist als die weibliche, muß diese größere Helligkeit auf

mangelnder Ausfärbung beruhen. In der Tat scheint es bei der ersten Betrachtung solche Stellen zu geben. Wie schon erwähnt, sieht ein normaler männlicher Thorax ebenso dunkel aus wie ein weiblicher, und Gleiches gilt für die Beine. Allein wenn man diese Teile in Canadabalsam aufhellt, erscheinen sie auch bei einer voll ausgefärbten italienischen Drohne bedeutend heller, als bei einer deutschen oder italienischen Arbeiterin. Und dies ist um so auffallender, als man bei der bedeutenderen Größe der Drohne eher das Umgekehrte erwarten möchte. Zwischen *mellifica*-Drohne und *mellifica*-Arbeiterin besteht ein solcher Kontrast auch nach der Aufhellung in Canadabalsam nicht.

Diese Befunde scheinen mir zu besagen, daß das Chitin der *ligustica*-Drohnen generell und auf allen Stadien heller gefärbt ist als das der *ligustica*-Arbeiterinnen und als jenes beider Repräsentanten von *mellifica*; und daß nur, wenn die Intensität des Farbstoffs eine gewisse Grenze überschritten hat, jener immer noch bestehende Kontrast bei Betrachtung des unverletzten trockenen oder auch in Spiritus liegenden Tieres nicht mehr hervortritt. Bei den mehr als 50 Jahre in Alkohol aufbewahrten EUGSTERSCHEN Zwittern dagegen, die zum Teil noch nicht ausgefärbt waren und fast alle stark gebleicht sind, tritt der Farbengegensatz, den wir bei voll gefärbten Tieren nur durch künstliche Aufhellung sichtbar machen können, ohne weiteres hervor. So kann also der an diesen Tieren zwischen den männlichen und weiblichen Bezirken gefundene Farbengegensatz sehr wohl aus dem Farbenkontrast erklärbar sein, der zwischen jeder *ligustica*-Drohne und der Arbeiterin einer der beiden Rassen besteht.

Auf der andern Seite freilich kann niemand sagen, ob nicht zeitliche Differenzen in der Ausfärbung den gleichen Kontrast hervorbringen könnten, so daß die männlichen Teile der Zwitterbienen auch dann, wenn sie dem *mellifica*-Typus folgten, sich in der durch Fig. 1, 2, 5 und 6 (Taf. VII) illustrierten Weise von den weiblichen Teilen abheben würden.

Aus dieser Unsicherheit befreien uns die Verhältnisse der Abdomina. Hier haben wir es bei der Frage, ob ein männlicher Bezirk einer Zwitterbiene von reinem *ligustica*-Typus ist, nicht mit einem bloßen Unterschied der Färbungsintensität gegenüber den weiblichen Bezirken zu tun, sondern mit einer für die *ligustica*-Drohne spezifischen Zeichnung, die etwas in sich Charakteristisches und von dem Grad der Ausfärbung oder Bleichung Unabhängiges ist.

Am wichtigsten sind hier die seitlichen Fleckenreihen der Abdominalsternite. Diese kommen nur der *ligustica*-Drohne zu; ungenügende Färbung könnte sie höchstens zum Verschwinden bringen. Wo sie also vorhanden sind (Taf. VIII Fig. 19a und 21b), da ist dies ein Beweis, daß ein *ligustica*-Merkmal vorliegt; und damit stimmen ja auch alle übrigen Kennzeichen überein.

Zu dem gleichen Schluß führt die Betrachtung der Tergite. Wohl haben wir erfahren, daß die Rückenschienen der beiden Rassen nicht so verschieden sind, wie es auf den ersten Blick aussieht. Trotzdem halte ich es für völlig ausgeschlossen, daß einfach durch mangelhafte Ausfärbung, sozusagen unberechtigterweise, die in Fig. 18, 19b, 20 und 21a gezeichneten Abdominaltergite gynandromorpher Individuen ihr charakteristisches *ligustica*-Gepräge erhalten haben könnten. Überall heben sich die Enden der Bügel dunkel von hellem Grund ab, nicht umgekehrt; überall hat der Sattel die eigenartige Form, wie sie eben nur der *ligustica*-Drohne zukommt. Warum sollte, wenn man hier unvollständige Ausfärbung oder nachträgliche Ausbleichung annehmen wollte, der Prozeß gerade da Halt gemacht haben, wo die Grenze der *ligustica*-Pigmentierung sich findet? Und warum sollten gerade die stärksten Dunkelheiten des *mellifica*-Tergits, in der Umgebung der Bügelenden, noch gar nicht angelegt oder wieder vollkommen gebleicht sein? Ich denke, niemand wird zweifeln, daß wir diese Verhältnisse nur dadurch erklären können, daß wir zugeben: die Zeichnung, die uns die gynandromorphen Bienen an ihren männlichen Abdominaltergiten darbieten, ist die natürliche, d. h. eben die reine *ligustica*-Zeichnung.

Kehren wir mit dieser Sicherheit zu den Köpfen zurück, so spricht nun sogleich alle Wahrscheinlichkeit dafür, daß die hier stets zu konstatierende hellere Färbung der männlichen Teile gleichfalls als eine *ligustica*-Qualität zu deuten ist. Bei einem Kopf, wie dem der Fig. 5 (Taf. VII), scheint mir eine Erklärung durch verschieden starke Ausfärbung sogar ausgeschlossen zu sein. Nicht nur ist der Kopf selbst sehr dunkel, auch Thorax und Abdomen machen den Eindruck, daß sie ausgefärbt waren. Der Thorax trägt auf der einen Seite männliche, auf der andern weibliche Beine; beide sehen gleich dunkel aus. Wenn nun in diesen Teilen bereits die definitive Dunkelheit der männlichen Bezirke erreicht war, dann ist dies für den Kopf erst recht zu erwarten. Wir müssen also schließen, daß die hier bestehenden Farbenunterschiede nicht etwas Vorübergehendes, sondern Endgültiges sind; und dies um so mehr, als sie so genau dem Unter-

schied entsprechen, der entstehen muß, wenn Teile einer *ligustica*-Drohne mit den supplementären Teilen einer Arbeiterin von *ligustica* oder *mellifica* kombiniert werden. Man vergleiche nochmals die in Fig. 4 zusammengestellte derartige Kombination. Es hieße die Skepsis doch zu weit treiben, wollte man das, was nach den Befunden am Abdomen nicht anders erwartet werden kann, nämlich eine rein italienische Färbung der männlichen Kopfbereiche, nun, wo die Färbung in allen Stücken, speziell in der Helligkeit der Clipeus, tatsächlich so gefunden wird, nicht in diesem Sinn deuten wollte.

IV. Siebolds Angaben über die Rassenmerkmale. — Zweierlei Zwitterbienen des Eugsterschen Stockes.

Als ich kürzlich nach vielen Jahren SIEBOLDS Abhandlung vom Jahre 1864 wieder durchlas, fand ich, daß das Resultat, zu dem ich im vorigen Abschnitt gelangt bin, bei ihm zwar nicht ausgesprochen ist, aber doch wohl aus dem, was zwischen den Zeilen zu lesen ist, entnommen werden kann. SIEBOLD sagt (S. 78): »Die 5 Jahre alte Königin dieses Stockes war eine reine Italienerin und hatte nichts Auffallendes an sich. Sie mußte sich mit einer deutschen Drohne begattet haben, da sich außer reinen italienischen Arbeitern auch noch viele Bastardarbeiter von verschiedenen Abstufungen in demselben Stock befanden, während die Drohnen dieses Stockes ihre rein italienische Abkunft verrieten. Auch die Zwitterbienen dieses Stockes besaßen die Färbung der italienischen Rasse; doch war dieselbe unter dem Einfluß der deutschen Rasse hier und dort getrübt worden.«

Die für unser Problem entscheidende Frage, wo denn an den EUGSTERSCHEN Gynandromorphen Einflüsse der deutschen Rasse zu bemerken waren, ob in den männlichen oder in den weiblichen Bezirken oder in beiden, beantwortet SIEBOLD nicht; sie war ihm offenbar in seinem damaligen Gedankengang nicht interessant genug. Eine Äußerung findet sich aber doch bei ihm, aus der, wie ich glaube, entnommen werden darf, daß die Beimengung deutscher Merkmale die weiblichen Teile betrifft. Um dies zu erläutern, muß ich die Vorstellungen anführen, die sich SIEBOLD von der Entstehung der Zwitterbienen gemacht hat. Die im Jahr 1864 geschriebene Stelle verdient überhaupt wieder einmal ins Gedächtnis gebracht zu werden. Sie lautet (S. 78/79): »Bei der Fortpflanzung der Bienen kommt es nach der DZIERDSONSCHEN Theorie darauf an, daß die

Eier, welche unbefruchtet gelegt, sich durch Parthenogenesis zu männlichen Bienen entwickeln, von der Königin während des Legens befruchtet werden, damit sich Arbeiter daraus entwickeln können. Während also bei andern Tieren der befruchtende männliche Same dazu dient, die Eier überhaupt zur Entwicklung zu bringen, ist der Einfluß des Drohnensamens dahin gerichtet, den durch Parthenogenesis an sich entwicklungsfähigen, aber nur einseitig männliche Individuen erzeugenden Eiern die Entwicklung von weiblichen Individuen einzuprägen. Man ist berechtigt, anzunehmen, daß ein gewisses Minimum von Samenmasse ausreicht, die Tiereier zu befruchten; würde eine noch geringere Samenquantität, als das von der Natur vorgeschriebene Minimum beträgt, auf ein zu befruchtendes Tierei einwirken, so dürfte höchstwahrscheinlich der Befruchtungsprozeß gar nicht zustande kommen und ein solches Tierei könnte sich alsdann gar nicht entwickeln. Anders wird sich eine unzureichende Menge von Samen einem Bienenei gegenüber verhalten. Dieses letztere ist durch Parthenogenesis ohne vorausgegangene Befruchtung schon entwicklungsfähig, jedoch nur imstande, eine Drohne zu erzeugen; die Befruchtung stimmt das Bienenei so um, daß statt einer männlichen eine weibliche Biene daraus erzeugt wird. Zu einer solchen Umstimmung ist höchstwahrscheinlich eine gewisse Anzahl von Samenfäden nötig. Mengt sich nun, durch irgendeinen Umstand verhindert, nicht die erforderliche Anzahl von Samenfäden dem Eiinhalte bei, so wird ein Bienenei, das ohne Befruchtung eine Drohne erzeugt, unter dem Einfluß der unzureichenden Anzahl von Samenfäden zwar nicht zur Erzeugung einer weiblichen Biene gelangen können, aber doch durch die Beimischung einzelner Samenfäden in der parthenogenetischen Entwicklung einer reinen Drohne in der Art gestört werden, daß sich teilweise weibliche Organisationsverhältnisse mit einmengen, durch welche unvollkommene Befruchtung die oben erwähnten verschiedenen Grade von Zwitterformen zustande kommen.«

Diese Erklärungsweise war bei dem damaligen Stand der Befruchtungslehre sehr plausibel. Ist doch das, was SIEBOLD postuliert, auch eine »partielle Befruchtung«, also im Prinzip das Gleiche, was ich im Jahr 1888, auf der durch O. HERTWIGS Untersuchungen geschaffenen Basis und gestützt auf die oben besprochenen abnormen Befruchtungsvorgänge bei Seeigeln, zur Erklärung der Zwitterbienen herangezogen habe. Von besonderem Interesse für unsere Frage ist uns an jenen Sätzen, daß SIEBOLD seine Zwitter als Tiere bezeichnet, die in ihrer parthenogenetischen Entwicklung zu reinen

Drohnen durch eine Beimengung von weiblichen Organisationsverhältnissen gestört worden sind.

»Reine Drohnen« in dem fraglichen EUGSTERschen Stock gehören, wie SIEBOLD in der zuerst zitierten Stelle ausdrücklich hervorhebt, der italienischen Rasse an. Es ist nicht anzunehmen, daß ein so feiner und überlegt sprechender Bienenkenner wie SIEBOLD die Gynandromorphen als »reine« — nur durch Beimengung weiblicher Teile gestörte — Drohnen, also als in ihren männlichen Teilen parthenogenetische Individuen bezeichnet hätte, wenn er nicht eben diese männlichen Teile stets rein italienisch gefunden hätte. Und daraus wird endlich zu schließen sein, daß, wenn SIEBOLD an den Zwitterbienen einen Einfluß der deutschen Rasse wahrgenommen hat, dieser Einfluß nur in den Arbeiterteilen aufgetreten ist. Ich würde mich in dieser Deutung der SIEBOLDSchen Äußerungen nicht so sicher fühlen, wenn dieser Forscher nicht schon 1856 in seinem Buch »Wahre Parthenogenesis usw.« sich eingehend mit der Frage der Bienenbastardierung und ihrer Bedeutung für die DZIERDSONSche Theorie beschäftigt hätte. In ausführlicher Weise berichtet er in diesem Buch über die Versuche von DZIERDSON und BERLEPSCH, welche ergeben hatten, daß bei Kreuzung deutscher und italienischer Bienen die Drohnen stets rein den Rassencharakter der Mutter erben, wogegen die weiblichen Tiere sowohl dem Vater als der Mutter nachschlagen, als auch zwischen beiden in der Mitte stehen können. Ja, SIEBOLD verteidigte sogar DZIERDSONS Theorie gegen dessen eigene, vorübergehende Zweifel, die daraus entsprungen waren, daß dieser bewunderungswürdige Bienenforscher unter den Drohnen eines Bastardstockes einige gefunden hatte, die nicht mit der deutschen Königin des Stockes übereinstimmten. Es hätte nach all diesem für SIEBOLD höchst überraschend sein müssen, wenn er im Jahr 1864 bei den EUGSTERschen Gynandromorphen an den männlichen Teilen Merkmale der deutschen Rasse gefunden hätte. Schon der Umstand, daß er dies nicht ausdrücklich erwähnt, macht es, wie mir scheint, unzweifelhaft, daß es ihm nicht vorgekommen ist, vielmehr die Untersuchung der frischen Tiere ihn das Gleiche gelehrt hat, wie mich die Prüfung des Spiritusmaterials, daß alle männlichen Teile rein der *ligustica*-Rasse angehören.

Hier ist nun noch ein Punkt zur Sprache zu bringen, der fast allgemein in Vergessenheit geraten zu sein scheint und auf den ich

selbst erst neuerdings durch die verdienstvolle Zusammenstellung der gynandromorphen Hymenopteren von DALLA TORRE und FRIESE (98) aufmerksam geworden bin. Es hat in dem EUGSTERSCHEN Stock zweierlei Gynandromorphe gegeben, die von zwei verschiedenen Müttern stammten. Nachdem nämlich die ursprüngliche, italienische Königin gestorben war — von ihr rührt das Material her, das SIEBOLD 1864 beschrieben hat — wurde in dem Stock eine neue Königin nachgezogen, die dunkel war und die SIEBOLD direkt als »deutsche Nachfolgerin« der ursprünglichen Königin bezeichnet, obgleich sie ja als Tochter jener italienischen Königin und einer deutschen Drohne natürlich nicht reinrassig gewesen sein kann. Offenbar war es der völlige oder fast völlige Mangel an gelber Färbung, der SIEBOLD zu jenem Ausdruck geführt hat; EUGSTER selbst hatte, als er den Tod der alten Königin meldete, an SIEBOLD geschrieben: »an ihrer Stelle befand sich eine schwarze Königin im Stocke«.

Diese zweite Königin brachte nun abermals Gynandromorphe hervor; die aber nach den übereinstimmenden Angaben aller Beobachter viel weniger auffallend waren, als die ersten. So sagt ED. SCHMID: »Während nämlich diese (die ersten) gelb gewesen, sind die jetzigen mehr schwarz.« MENZEL schreibt, daß die zwitterige Nachkommenschaft der sekundären Zwittermutter nicht den Charakter von Blendlingen, sondern von Mestizen zeige, daher die Nachwirkung des italienischen Blutes bereits ziemlich geschwächt, dagegen diejenige des deutschen mehr herrschend sei. Und bei SIEBOLD (1866) heißt es: »In der Tat verrieten die mir gesendeten Zwitterbienen nicht mehr eine italienische, sondern vielmehr eine deutsche Abstammung, da sie an ihren Hinterleibssegmenten keine Spur von rotgelben Zeichnungen unterscheiden ließen.«

Auch mit diesen neuen Zwittern hat sich SIEBOLD sehr eingehend beschäftigt, wie aus folgender Stelle (1866) hervorgeht: »Um auch diese von der jungen neuen Königin hervorgebrachten Zwitter genauer untersuchen zu können, begab ich mich mit einem meiner Schüler, Herrn FRANKEN, am 29. Juli nach Konstanz. Dieser letztere übernahm die Ausführung von Zeichnungen derjenigen von mir angefertigten mikroskopischen Präparate, welche als sehr merkwürdige Abweichungen und Verschmelzungen der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane ganz besonders interessant erschienen. Auf diese Weise wurde es mir möglich, in sehr kurzer Zeit eine gehörige Anzahl mikroskopischer Untersuchungen anzustellen. Indem ich im

ganzen 136 Zergliederungen an Zwitterbienen vorgenommen habe und außerdem noch im Besitze von einer viel größeren Anzahl von Zwitterbienen bin, welche teils in Weingeist, teils trocken auf Nadeln aufbewahrt sind, so glaube ich jetzt mit einem reichlichen Material ausgerüstet zu sein, um demnächst an die genaue Beschreibung und Darstellung dieses merkwürdigen Zwittervolkes gehen zu können.«

Der kurze Aufsatz SIEBOLDS, dem diese Sätze entnommen sind, ist unter dem Titel: »Ersatz der abgestorbenen Zwittermutter des EUGSTERschen Zwitterstockes in Konstanz« in der »Bienenzeitung«, Jahrgang 1866, erschienen und war das Letzte, was SIEBOLD über die Zwitterbienen veröffentlicht hat. Wo seine Notizen, wo die von seinem Schüler FRANKEN ausgeführten Zeichnungen hingekommen sind, scheint niemand mehr zu wissen. Die 36 Exemplare von Gynandromorphen, die das in der Münchener Sammlung aufgefundene Gläschen enthielt, können nur noch ein kleiner Teil der durch SIEBOLD konservierten Tiere sein. Es erhebt sich die Frage: stammen diese Exemplare von der ersten oder von der zweiten Königin, oder von beiden? Die Aufschrift des Gläschens: »*Apis mellifica*, Zwitterbienen« gibt darüber keinen Aufschluß. Ein Urteil ist nur auf Grund der Rasseeigentümlichkeiten zu fällen. Danach scheint mir kein Zweifel möglich, daß die von mir beschriebenen und abgebildeten Stücke Kinder der italienischen Königin sind; und ich bin überzeugt, daß dies für alle in dem Glas aufbewahrten Zwitter und ebenso für vier weitere Spiritusexemplare gilt, die SIEBOLD vor Jahren seinem damaligen Schüler A. PAULY geschenkt hatte und die mir gleichfalls zur Verfügung standen.

Eine Bestätigung für die Richtigkeit dieser Annahme erhielt ich kürzlich, als ich Gelegenheit hatte, Zwitter des EUGSTERschen Stockes zu untersuchen, die sicherlich von der deutschen Königin stammen. Auf meine Bitte, die Münchener Sammlungen nochmals darauf prüfen zu lassen, ob nicht außer den mir vor 4 Jahren überlassenen Spiritusexemplaren noch andere Überreste des SIEBOLDSchen Materials vorhanden wären, hatte Herr Geheimrat VON HERTWIG die Freundlichkeit, mir eine Anzahl getrockneter Zwitterbienen zusenden zu lassen, die mit Etiketten von SIEBOLDS Hand versehen sind. Auf jeder Etikette steht der Name »EUGSTER« und das Datum der Konservierung, z. B. 31./7. 65. Alle Etiketten sind vom Juli 1865. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß diese Gynandromorphen von der zweiten, »schwarzen« Königin stammen. Leider sind sie nicht sehr gut erhalten; besonders die Abdomina sind bei den meisten

stark geschrumpft, überdies so eng zusammengezogen, daß sehr wenig daran zu erkennen ist, außer, daß sie eben »dunkel« sind und daß an keinem Exemplar etwas von den charakteristischen gelben Stellen der *ligustica*-Drohne zu sehen ist.

Klarer sind die Verhältnisse an den Köpfen. Bei zweien der mir vorliegenden Exemplare ist der Kopf auf der einen Seite männlich, auf der andern weiblich. Die Grenzen sind gut erkennbar; die weibliche Seite ist dunkler. Allein der Kontrast ist gering; er ist nicht stärker als zwischen deutscher Drohne und Arbeiterin. Mit dem scharfen Gegensatz, den die oben beschriebenen Zwitter darbieten, ist kein Vergleich. Bei dem einen Kopf geht die Grenze der Länge nach durch den Clipeus. Während nun bei den oben betrachteten Tieren gerade an dieser Stelle der Farbenunterschied ungemein deutlich ist, hebt sich bei dem Zwitter von 1865 an dieser Stelle nur ein etwas dunkles Braun von einem helleren Braun ab. Das andere Exemplar ist dadurch von Interesse, daß seine Flügel noch nicht entfaltet sind, was bei keiner der übrigen noch erhaltenen EUGSTERschen Zwitterbienen, weder bei den in Spiritus aufbewahrten, noch bei den getrockneten der Fall ist. Dieses Individuum muß also wohl besonders jung gewesen sein; und wenn verschieden starke Ausfärbung bei der Entstehung des Farbengegengesatzes eine Rolle spielen würde, so müßte dieses Moment an dem in Rede stehenden Zwitter am stärksten zur Geltung kommen. Der sehr geringe Kontrast, den wir zwischen den männlichen und weiblichen Bezirken auch dieses Kopfes antreffen, bestätigt sonach abermals, daß wir die Helligkeit der männlichen Teile, wie sie uns in den Zwitterköpfen der Taf. VII entgegentritt, mit Recht als *ligustica*-Merkmal angesprochen haben.

Da SIEBOLD vermutlich einzelne der interessanten Objekte anderen Sammlern überlassen hat, ist es nicht unwahrscheinlich, daß da oder dort noch Exemplare zu finden sind. Vielleicht führen diese Zeilen dazu, daß sie wieder ans Licht gezogen werden. Ich wäre ihren Besitzern dankbar, wenn sie mir die Tiere selbst, mögen sie in Spiritus oder trocken sein, leihweise überlassen oder wenigstens etwa noch vorhandene SIEBOLDSche Vermerke oder andere Notizen, sei es auch nur eine vielleicht angegebene Jahreszahl, mitteilen möchten.

V. Das Ergebnis der Prüfung der Rassenmerkmale.

Der Schluß, den wir aus den Erörterungen der beiden vorigen Abschnitte zu ziehen haben, ist kurz und einfach. Wenn überhaupt

eine der beiden der einander so ähnlichen Hypothesen von MORGAN und mir richtig ist, so sprechen die mitgeteilten Befunde klar für die meinige. Die männlichen Bezirke der gynandromorphen Bienen sind dann wirklich, wie es ja SIEBOLD schon aufgefaßt hat, rein parthenogenetisch, und wenn sie dies sind, ist ihre Ausstattung mit reinen *ligustica*-Merkmalen (ich spreche von den Zwittern der italienischen Mutter) selbstverständlich.

Wollte man den italienischen Charakter der männlichen Teile mit der MORGANSchen Hypothese in Einklang bringen, so müßte man annehmen, daß die Spermien von *mellifica*, die überall da, wo sie sich mit einem Eikern von *ligustica* kombinieren, ihre *mellifica*-Merkmale mit großer Stärke zur Wirkung bringen können, diese ihre Vererbungs-kraft dort, wo sie nur mit Plasma von *ligustica* zu tun haben, völlig verlieren, so daß nur die *ligustica*-Merkmale, deren Anlagen im Eiplasma zu denken wären, zur Entfaltung kommen. Diese Annahme ist an sich so absurd und steht mit allem, was wir über die Wirkung des Kerns bei der Vererbung wissen — wozu kürzlich HERBST ('14) und ich ('14) einen entscheidenden Beitrag geliefert haben — so sehr in Widerspruch, daß niemand sie vertreten wird, gewiß am wenigsten MORGAN selbst, der durch seine Vererbungsexperimente an *Drosophila* eines der schönsten Argumente dafür beigebracht hat, daß wir uns die Erbinheiten in den Chromosomen lokalisiert zu denken haben.

VI. Der Gynandromorphismus der Bienen und die normalen Befruchtungsvorgänge.

Mit dem Ergebnis des vorigen Abschnitts steht in bester Übereinstimmung, daß die Befruchtungsverhältnisse des Bieneneies die Entstehung der Zwitter auf dem von mir angenommenen Weg viel wahrscheinlicher machen, als auf dem von MORGAN vorausgesetzten. Halten wir uns an die neueste und eingehendste Beschreibung, die wir vom Befruchtungsvorgang bei der Biene besitzen, diejenige von NACHTSHEIM ('13), so erfahren wir, daß in das Bienenei durchschnittlich drei bis sieben Spermatozoen eindringen, manchmal wohl nur eines oder zwei, im höchsten von NACHTSHEIM beobachteten Fall zehn. Zur Zeit, wo sich im Keimbläschen gerade die erste Richtungsspindel anlegt, finden sich die Spermien alle am vorderen Eipol. Sie üben, wie es zuerst RÜCKERT bei der physiologischen Polyspermie der Selachier konstatiert hat, eine abstoßende Wirkung aufeinander aus

und breiten sich infolgedessen alsbald im vorderen Drittel des Eies aus. Ist nach erfolgter Bildung der Richtungskörper der Eikern entstanden, so wandert er ins Innere und verbindet sich mit dem ersten Spermakern, den er antrifft. Die übrigen Spermakerne schicken sich zu einem mitotischen Prozeß an, der aber rasch wieder erlahmt. Die mächtige Plasmaansammlung, die jeder Spermakopf um sich zusammengezogen hatte, wird immer kleiner, und nach einiger Zeit verfallen auch die Kerne selbst der Degeneration.

Ist das Ei unbefruchtet, so wandert der Eikern vom Richtungsplasma aus quer durch das ganze Ei, und erst, nachdem er auf diesem Weg keinen Spermakern gefunden hat, schiebt er sich zur Teilung an. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Teilungszentren irgendwie im oder am Eikern entstehen. Und ehe wir diese Tatsache näher betrachten, sei mir ein kleiner Exkurs gestattet.

Fast überall, wo von diesen Verhältnissen die Rede ist, kann man die Behauptung lesen, ich hätte generell den Satz vertreten: die Pole der ersten Furchungsspindel stammen von einem Centrosoma des Spermatozoons ab. Da diese Meinung nach verschiedener Richtung irrig ist, möge es mir erlaubt sein, auf einige Ausführungen meiner früheren Schriften hinzuweisen. Meine seit 1887 ('87b) an verschiedenen Stellen geäußerte Auffassung baut sich auf der Grundvorstellung auf, daß der bis dahin nicht weiter analysierte Begriff der »Entwicklungsfähigkeit«, wie sie durch die Befruchtung dem Ei verliehen werden sollte, zu ersetzen sei durch den klaren und einfachen Begriff der »Teilungsfähigkeit.« Dem Ei fehlt, so statuierte ich, zu seiner Entwicklung nichts als die Fähigkeit, sich zu teilen. Diese Fähigkeit aber schien mir geliefert zu werden durch die Herstellung des aus den Sphären und ihren Zentren bestehenden karyokinetischen Apparats. Sowohl für das *Ascaris* wie für das Seeigellei habe ich die Meinung begründet, daß die Zentren dieses Apparats ausschließlich vom Spermatozoon geliefert werden; und die Erfahrungen, die seither an diesen beiden Objekten und an vielen anderen gemacht worden sind, haben diesen Satz bestätigt. Nachdem ich weiterhin für die Blastomeren von *Ascaris* nachgewiesen hatte ('87a), daß sich das Centrosoma durch Zweiteilung von der Mutterzelle auf die Tochterzellen vererbt, also innerhalb gewisser Grenzen ein dauerndes Zellenorgan ist, war es natürlich die nächstliegende Vermutung, daß das im befruchteten Ei auftretende »Spermocentrum« ein Centrosoma (oder Centriol) sei, das der Spermatische bei ihrer Entstehung zugefallen war. Doch habe ich

diese Annahme niemals mit solcher Bestimmtheit vertreten, wie zahlreiche andere Autoren. Im Jahr 1907 (Zellen-Studien. VI. S. 266) habe ich geschrieben: »Es ist eine Frage, ob in der Literatur bis auf den heutigen Tag ein Fall aufgezeigt werden kann, für den von einem bestimmten geformten Teil des Spermiums bis zu den Furchungsentrosomen die Kontinuität wirklich einwandfrei nachgewiesen worden ist.« Und deshalb habe ich mich bei der Herleitung der Furchungszentren vom Spermium immer in erster Linie auf experimentelle Beweise gestützt, wie auf das Verhalten der Zentren bei der Polyspermie, bei der Merogonie und bei der sogenannten partiellen Befruchtung.

Auch mag hier gegenüber den vielen irrigen Darstellungen meines Standpunkts auf folgende Stelle vom Jahre 1902 (Problem der Befruchtung. S. 42) verwiesen sein: »Es ist denkbar, daß wir einmal anstatt von Centrosomen von chemischen Substanzen sprechen werden, daß die Bildung und die Wandlungen der Sphären, ihre Wirkung auf die Kernelemente, wie die Teilung ihrer Zentren physikalisch erklärt werden können. Dann werden wir vielleicht die Befruchtung als lokale Injektion einer chemischen Substanz mit der Eigenschaft der Sphärenbildung verstehen können, und die Beziehung zur künstlichen Parthenogenese könnte die sein, daß hier durch die angewandten Agentien eine gleiche, diffus im Ei verteilte Substanz zu lokalen Ansammlungen gebracht wird.« Endlich darf ich darauf aufmerksam machen, daß ich den Mangel eines funktionsfähigen Cyto-centrums im Ei nicht als die einzige Hemmung angesehen habe, die durch das Spermium gehoben wird. Vielmehr habe ich schon 1892 (S. 432) das Vorkommen anderer Hemmungseinrichtungen hervorgehoben. Es heißt an jener Stelle: »Man braucht nur an jene Eier zu erinnern, wo der Ablauf der sog. Reifungsvorgänge an das Eindringen des Spermatozoons gebunden ist, wo also das unreife Ei eine ihrer Natur nach noch ganz unbekannte Hemmung besitzt, die durch das Spermatozoon gehoben wird, um zu erkennen, daß hier zum Teil komplizierte und noch recht dunkle Verhältnisse obwalten.« Wenn neuerdings J. LOEB und andere Forscher die Aufklärung von Hemmungen dieser Art in sehr erfreulicher Weise gefördert haben, so scheint es mir doch ein Fehler zu sein, wenn sie bei ihren allgemeinen Betrachtungen über »Befruchtung« die Bedeutung, welche den Centrosomen und Sphären bei der Herstellung der Entwicklungsfähigkeit tierischer Eier zukommt, glauben ignorieren zu dürfen.

Aber auch in der Frage, ob die Furchungszentren vom Spermatozoon stammen, habe ich niemals einen so exklusiven Standpunkt

eingenommen, wie er mir fast überall nachgesagt wird. Freilich habe ich, nachdem ich für zwei so verschiedene Tierformen, wie ein Seeigel und ein Spulwurm es sind, die Herkunft des Teilungsapparats vom Spermium erkannt hatte, die Hoffnung gehegt, damit ein, wenigstens für tierische Eier, allgemein gültiges Gesetz gefunden zu haben. Dies hat sich nicht bestätigt, woraus man wieder einmal, wie aus so manchem andern Beispiel, ersehen kann, daß die Bedeutung einer Entdeckung viel weniger durch die spezielle Leistung, als vielmehr dadurch bestimmt wird, ob die folgenden Untersuchungen den Geltungsbereich des Gefundenen als eng oder weiter oder gar allumfassend erweisen. Was ich aber hier hervorheben möchte, ist dieses, daß ich jede Angabe, wonach die Furchungszentren ganz oder zum Teil aus dem Ei stammen sollten, immer ohne Voreingenommenheit gewürdigt habe, so FOLS Zentrenquadrille, bis WILSON und MATHEWS ('95) und ich selbst ('95) sie als irrtümlich nachgewiesen hatten, so CONKLINS Angaben für *Crepidula* und diejenigen WHEELERS für *Myxostoma*. Und ich möchte diese Gelegenheit benützen, um zu dem, was ich 1907 über die Erfahrungen CONKLINS geäußert habe, einige Worte nachzutragen. Ich habe damals ('07, S. 271) geschrieben, daß ein sicheres Kriterium, ob im Ei von *Crepidula* eines der beiden Furchungszentren vom Spermatozoon, das andere vom Ei geliefert wird, in der Dispermie gegeben sei. Habe CONKLIN mit dieser seiner Annahme recht, so müßten in einem dispermen *Crepidula*-Ei drei Furchungszentren auftreten, folge *Crepidula* dem Seeigeltypus, so müßten es vier sein. Wenn nun auch hierüber bei *Crepidula* noch immer keine Erfahrungen vorliegen, so haben wir wenigstens inzwischen durch SCHAXEL ('13) einen Fall kennen gelernt, wo Dispermie in der Tat zu einem Triaster führt, das ist bei *Aricia foedita*. Obgleich sich SCHAXEL über die Bedeutung dieses Befundes nicht ausspricht, glaube ich ihn doch so deuten zu dürfen, daß bei diesem Wurm jeder Gamet, sei er männlich oder weiblich, zur Zygote ein Cytocentrum beisteuert. Danach möchte ich kaum bezweifeln, daß für *Crepidula* das Gleiche gelten wird, daß also CONKLIN mit dem aus seinen Beobachtungen gezogenen Schluß recht hat.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Befruchtungsvorgängen der Biene zurück, so darf ich auch hier auf eine vor 12 Jahren veröffentlichte Stelle ('02b, S. 87 Anm. 1) hinweisen, wo es heißt, daß bei der Biene »ohne Zweifel Verhältnisse der Cytocentren vorliegen, die von denen des Seeigeleies und wohl der meisten andern Eier abweichen.« Hält man sich an den alten Sinn

des Wortes Befruchtung, so muß man sagen: die Bieneneier werden überhaupt niemals befruchtet. In diesem Sinn ist es gewesen, daß ich 1888 den Terminus »partielle Befruchtung« mit den Worten verworfen habe: »Entweder teilt sich das Ei unter dem Einfluß des Spermatozoons und dann ist es (total) befruchtet, oder das Ei besitzt die Fähigkeit, sich spontan zu entwickeln (wie eben das Bienenei), und dann findet trotz des Eindringens eines Spermatozoons überhaupt keine Befruchtung statt.« So wenig ich auf der diesem Satz zugrunde liegenden, heute fast allgemein verlassenen Fassung des Begriffs »Befruchtung« bestehen bleiben will (vgl. '07, S. 261 ff.), so scheint mir diese Formulierung doch noch immer besonders geeignet, um die Tatsache zum Ausdruck zu bringen, daß das Eindringen der Spermatozoen in das Bienenei entwicklungsmechanisch ein gleichgültiger Vorgang ist; das Ei entwickelt sich in allen Fällen ganz aus sich selbst heraus, mag nun ein Spermatozoon diese Entwicklung mitmachen oder nicht.

Da nun der Furchungsprozeß bei der Biene, und zwar im Drohnenei genau ebenso wie im Arbeiterei, unter Beteiligung typischer Centrosomen verläuft und diese Zentren also dem Ei entstammen müssen, ist es klar, daß die Spermatozoen nicht auch ein Zentrenpaar für die erste Furchungsspindel liefern dürfen. Denn wäre dies der Fall, dann müßte der erste Furchungskern eines befruchteten Bieneneies eine vierpolige Mitose liefern und eine normale Entwicklung wäre, nach dem, was wir sonst über die Wirkung mehrpoliger Teilungsfiguren wissen, unmöglich. In der Tat lehren die Untersuchungen NACHTSHEIMS, daß den isoliert gebliebenen Spermakernen, obgleich sie einen Versuch zur Teilung machen, individualisierte Cytoentren fehlen. Dieser Punkt wird uns bei der Würdigung der MORGANSchen Hypothese von Wichtigkeit sein.

Die Abnormität, die zur Entstehung einer gynandromorphen Biene führt, stelle ich mir nun ganz ähnlich vor wie bei der »partiellen Befruchtung« des Seeigeleies: der Eikern teilt sich zuerst allein, und erst mit einem seiner Abkömmlinge vereinigt sich der Spermakern. Nach dem oben Gesagten ist es klar, daß in keinem andern Ei diese Abnormität leichter eintreten kann als im Bienenei. Bei der partiellen Befruchtung des Seeigeleies muß doch schon von Anfang an auch das Spermatozoon eingreifen, indem der Eikern, wie sonst der normale erste Furchungskern, durch die vom Spermocentrum stammenden

den Zentren geteilt wird (BOVERI '88 a, TEICHMANN '02). Der Eikern der Biene dagegen hat seine Teilungszentren aus dem Ei.

Welche Umstände freilich es bewirken, daß der Eikern in einem befruchteten Bienenei nicht zur richtigen Zeit einen Spermakern findet, darüber können wir nur Vermutungen aufstellen. Ganz allgemein wird man wohl sagen dürfen: die eingedrungenen Spermaköpfe müssen gegenüber den Eigengeschwehnissen des Eies irgendwie verspätet sein. Hierfür wären verschiedene Gründe denkbar, die sowohl in einer abnormen Beschaffenheit der Eier wie der Spermatozoen liegen könnten. Eine Erörterung hierüber scheint mir nutzlos. Auch die merkwürdige Tatsache, daß eine Tochter der ursprünglichen EUGSTERSCHEN Zwittermutter abermals Zwitter hervorbrachte, und zwar, soweit bekannt, nur diejenige Tochter, die als Königin im gleichen Stock verblieben war, wogegen alle sonstigen Ableger das Phänomen nicht zeigten, läßt kaum weitere Schlüsse zu.

So günstig die cytologischen Eigentümlichkeiten des Bieneneies für das Zustandekommen einer partiellen Befruchtung sind, so wenig vertragen sie sich mit der Hypothese von MORGAN, wonach die männlichen Teile des Zwitters der selbständigen Entwicklung eines Spermakerns ihre Entstehung verdanken. Das Spermium der Biene darf, wenn anders die Entwicklung eines befruchteten Eies normal verlaufen soll, kein wirksames Cytozentrum haben, und, wie wir nun durch NACHTSHEIM wissen: es hat auch keines. Die Differenzierung der Gameten in dieser Hinsicht ist gerade die umgekehrte, wie z. B. beim Frosch oder beim Seeigel. Die Entwicklung eines im Ei selbständig bleibenden Spermakerns (sog. Doppelspindeltypus), wie sie im dispermen Seeigelei vorkommt und im dispermen Froschei sogar die Regel ist, ist beim typischen Zustand der Gameten im Bienenei unmöglich. Und da MORGANS Hypothese eben gerade dieses Verhalten postuliert, muß sie die Hilfsannahme machen, daß in ein Ei, das ein gynandromorphes Individuum liefern wird, Spermatozoen eingedrungen sind, die prinzipiell von dem typischen Zustand eines Bienenspermiums verschieden sind; wogegen meine Hypothese mit der einfachen Annahme einer bloßen zeitlichen Differenz in den korrespondierenden Umbildungsprozessen der vereinigten Sexualzellen auskommt.

Aber selbst angenommen, die Abnormität habe darin ihren Grund, daß die Spermatozoen jener Drohne, von der die Zwitter-

mutter begattet worden war, sich hinsichtlich der Cytocentren so verhalten haben, wie sich das Seeigelspermium im Seeigelei verhält, so wäre auch damit für die MORGANSche Hypothese noch nicht viel gewonnen. Es müßte nämlich dann noch weiter angenommen werden, daß gerade in den Eiern dieser Königin nun umgekehrt das normalerweise funktionierende Oocentrum sich nicht betätigt. Denn wäre dies der Fall, so müßte der aus dem Eikern und einem Spermakern kopulierte Kern, den ja die MORGANSche Hypothese gleich der meinigen für die Entstehung der weiblichen Teile voraussetzt, eine vierpolige Mitose aus sich hervorgehen lassen, von der eine normale Entwicklung nicht erwartet werden kann.

Die Cytologie des Bieneneies nötigt uns also zu dem gleichen Schluß, zu dem uns die Rassenmerkmale der Zwitterbienen geführt haben: wenn von den beiden Hypothesen überhaupt eine richtig ist, so kann es nur die meinige sein. Aber man wird wohl berechtigt sein, über diese Aussage noch hinaus zu gehen. Wir wissen, daß die in meiner Hypothese vorausgesetzte Mitwirkung des Spermakerns in nur einem Teil des Keimes bei Seeigeln, die für das Eintreten dieser Abnormität ohne Zweifel weniger geeignet sind als die Biene, wirklich vorkommt. Wir wissen aus gewissen Experimenten C. HERBSTS ('07) fast mit Sicherheit, daß, wenn diese partielle Befruchtung des Seeigeleies mit Bastardierung kombiniert ist, Larven entstehen, die auf ihrer haploiden Seite rein mütterliche, auf ihrer diploiden Seite Bastardmerkmale tragen, sich also in bezug auf die Artercharaktere so verhalten, wie die Zwitterbienen hinsichtlich der Geschlechtscharaktere. Nehmen wir nun hinzu, daß nach meiner Hypothese die weiblichen Teile einer Zwitterbiene genau die Konstitution einer normalen Arbeiterin besitzen, die männlichen die einer normalen Drohne, und daß die Rassenmerkmale der Zwitterbiene überdies zu dem Schluß führen, daß nur in den weiblichen Teilen des Zwitters väterliche Elemente zur Wirkung gekommen sind, in den männlichen nicht, so werden wir sagen dürfen: die Annahme, daß die Zwitterbienen durch sogenannte partielle Befruchtung entstehen, hat eine fast an Gewißheit grenzende Wahrscheinlichkeit für sich.

Aber einer Probe hat sich diese Annahme doch noch zu unterziehen. Darüber soll der nächste Abschnitt handeln.

VII. Über das gynandromorphe Mosaik.

Es ist schon von den früheren Beobachtern, besonders von SIEBOLD, hervorgehoben worden, daß in den Zwitterbienen die männlichen und weiblichen Merkmale nach Ausdehnung und Anordnung sehr verschieden kombiniert sein können. Nicht nur hat man laterale, frontale und transversale Zwitter unterschieden, sondern man hat auch solche gefunden und als »gemischte« bezeichnet, wo das Mosaik jeder Gesetzmäßigkeit spottet, und endlich solche, wo der weitaus größere Teil dem einen Geschlecht folgt und nur ein kleiner dem andern. Wir müssen nun noch untersuchen, wie diese Tatsachen sich mit unserer Hypothese vertragen.

Das Vorkommen lateraler, frontaler und transversaler Zwitter ist jedenfalls eine Folge verschiedener Stellung der ersten Furchungsspindel. Wie beim Frosch das Ei bald in eine rechte und linke, bald in eine vordere und hintere Blastomere zerlegt wird, so wird es auch im Bienenei vorkommen können, daß die ersten beiden Kerne, und damit im wesentlichen auch ihre Abkömmlinge, sich einmal in das Rechts und Links, ein anderes Mal in das Vorn und Hinten oder vielleicht auch in das Oben und Unten des Eies teilen. Derjenige Abkömmling des geteilten Eikerns, zu dem sich der Spermakern gesellt, würde dem ihm zufallenden Bereich die Arbeitermerkmale verleihen.

Hier stoßen wir nun sogleich auf eine erste Möglichkeit, wie es kommen kann, daß in einer Zwitterbiene das eine Geschlecht über das andere bedeutend überwiegt. Wenn die Verteilung der ersten Kerne im Eiplasma so geschieht, daß der eine den ventralen, der andere den dorsalen Bereich des Blastoderms versorgt, d. h. der eine in der Hauptsache den Keimstreifen, der andere die Embryonalhülle, so wird das neue Individuum überwiegend, vielleicht fast ausschließlich dasjenige Geschlecht erhalten, das durch den ventral gewanderten Furchungskern, je nachdem dieser den Spermakern in sich aufgenommen hat oder nicht, bestimmt wird.

Aber es gibt noch andere Möglichkeiten, durch die ein verschiedenes Mengenverhältnis der männlichen und weiblichen Teile und zugleich ein ziemlich unregelmäßiges Mosaik der beiderlei Bezirke bedingt sein kann. Unter normalen Verhältnissen ist, wie besonders den Feststellungen NACHTSHEIMS zu entnehmen ist, die Umbildung der Spermaköpfe im Eiplasma so reguliert, daß zur Zeit, wo der Eikern einen Spermakern gefunden und mit diesem gemeinsam

die erste Teilung vollzogen hat, die übrigen Spermakerne schon in Degeneration begriffen sind und auf die Furchungskerne keinerlei Attraktion mehr ausüben. Anders ist es nach unserer Hypothese in einem Ei, das zur Bildung eines Zwitters tendiert. Für diesen Fall haben wir eine Verspätung der Spermakerne angenommen, so daß diese die kurze Periode ihrer Wirksamkeit erst erreichen, wenn der Eikern sich schon allein geteilt hat. An seiner Stelle verschmilzt nun einer seiner Abkömmlinge mit dem Spermakern. Allein es ist nicht gesagt, daß dieses direkt der eine Tochterkern des Eikerns sein muß; die Verspätung der Spermakerne könnte so groß sein, daß erst einer der vier Enkelkerne des Eikerns einen kopulationsfähigen Spermakern antrifft, ja in noch spätere Stadien könnte die Kernvereinigung verlegt sein. Auch hierzu besitzen wir eine vollkommene Parallele in meinen Versuchen über partielle Befruchtung des Seeigeleies, wo gleichfalls der gelähmte Spermakern manchmal im Zwei-, manchmal im Vier- oder gar erst im Achtzellenstadium sich soweit erholt hat, um nun mit dem Kern der Blastomere, in die er zufällig verschleppt worden ist, zu verschmelzen.

Würde auf diese Weise ein geringeres oder größeres Übergewicht der männlichen Teile bewirkt, so läßt die Polyspermie des Bieneneies die Möglichkeit zu, daß auch die weiblichen Teile überwiegen. Daß nämlich normalerweise nur einer von den meist mehreren Spermakernen mit dem Eikern kopuliert und dadurch für die Entwicklung gerettet wird, hat seinen Grund, allem Anschein nach, lediglich darin, daß die gegenseitige Abstoßung der Spermakerne nur jeweils einen einzigen zum Eikern gelangen läßt und daß sowohl durch die alsbald folgende Degeneration der übrigen, wie auch wahrscheinlich durch die eingetretene Sättigung des Eikerns, die Gefahr eines Eingreifens der überschüssigen männlichen Kerne beseitigt wird. Tritt dagegen die aktive Periode der Spermien erst ein, nachdem der Eikern zwei oder vier oder acht Furchungskerne geliefert hat, so wird es vorkommen können, daß mehrere von diesen, ja manchmal jeder sich mit einem der Spermakerne verbindet. Im letzten Fall würde natürlich eine ebenso reine Arbeiterin entstehen, wie bei normaler Befruchtung; von diesem Extrem sind sehr verschiedene Abstufungen männlicher Beimengung denkbar.

Ebensowenig nun, wie das verschiedene Mengenverhältnis der männlichen und weiblichen Teile, macht deren regellose Mischung, wie sie in manchen Gynandromorphen vorkommt, unserer Hypothese Schwierigkeiten. Die Art, wie sich im Bienenei die Kerne zuerst

dicht gedrängt im Innern vermehren (man vergleiche das schöne Bild bei O. DICKEL, '04, S. 487), um erst später unter Zurücklassung von Dotterkernen an die Oberfläche aufzusteigen, läßt es leicht möglich erscheinen, daß im Fall partieller Befruchtung eine gewisse Vermengung der diploiden und haploiden Kerne stattfindet, so daß gelegentlich einmal ein Kern der einen Sorte nicht mit seinen näheren Verwandten zur Oberfläche emporsteigt, sondern gemeinsam mit solchen der andern Sorte an eine weit entfernte Stelle der Oberfläche verschleppt wird.

Auf diese Weise lassen sich vielerlei Unregelmäßigkeiten erklären. Allein um das höchst komplizierte und kleinfelderige Mosaik verständlich zu machen, das manche Zwitterbienen darbieten, der Art, daß winzige Inseln des einen Geschlechtscharakters in Territorien des andern eingelagert sind, dürfte dieses Moment kaum genügen. Hier kommen jedoch noch zwei andere Möglichkeiten in Betracht. Der eine Umstand, der dazu beitragen kann, das durch die Verteilung der Furchungskerne in der Oberfläche zunächst im Groben festgelegte Mosaik komplizierter zu machen, liegt in Wachstumsverschiebungen. Ohne hier näher auf diese Vorgänge einzugehen, erwähne ich, daß die Vergleichung der gynandromorphen Köpfe einen ganz bestimmten Verlauf der Grenzlinien zwischen den beiderlei Bezirken kennen lehrt, der nur dadurch erklärbar ist, daß während der Embryonalentwicklung, und wahrscheinlich in noch höherem Grad während der Metamorphose, das Wachstum gewisser Örtlichkeiten zu komplizierten Formveränderungen führt, wobei früher gerade verlaufende Grenzen in schmale Zipfel ausgezogen, ja schließlich als Inseln abgetrennt werden.

Daß diese Annahme einer Zerlegung ursprünglich einheitlicher Bezirke in mehrere nicht willkürlich ist, mag an der Hand der beiden Textfig. *A* und *B* erläutert sein. Die beiden Bilder stellen Stücke aus der Wand eines Seeigelputeus der Kombination *Echinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ dar, und zwar haben wir es mit einem dispermen Keim des sogenannten Doppelspindeltypus zu tun (vgl. BOVERI, '07, S. 16), wo die eine Seite aus Zellen mit diploiden, die andere aus solchen mit haploiden Kernen besteht, deren sehr verschiedene Größen die Grenzen ebenso genau angeben lassen, wie es am Kopf einer Zwitterbiene durch die verschiedene Färbung möglich ist. Betrachtet man zuerst die Ektodermfläche der Fig. *A*, so bemerkt man, daß die beiden Bereiche mit schwachen Verzahnungen ineinander greifen und daß — bei *a* — ein diploider Kern schon so

weit in den haploiden Bezirk eingedrungen ist, daß man hier wohl schon von einer Insel sprechen darf. Viel stärkere Verwerfungen zeigt die dem gleichen Pluteus angehörige Ektodermfläche der Fig. B. In sehr unregelmäßiger Weise sind hier großkernige und kleinkernige Bezirke durcheinander geschoben. Dieser Zustand ist allerdings nicht durch bloße Verschiebungen beim normalen Zellteilungsablauf zu erklären, sondern er beruht darauf, daß aus dieser Gegend der Wand pathologische Zellen ins Innere abgestoßen worden sind, wo sie als zerfallende Massen zu erkennen sind. Bei dem Verschlaß

Fig. A.

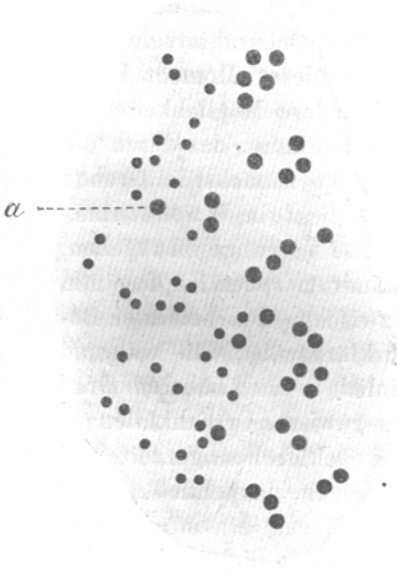
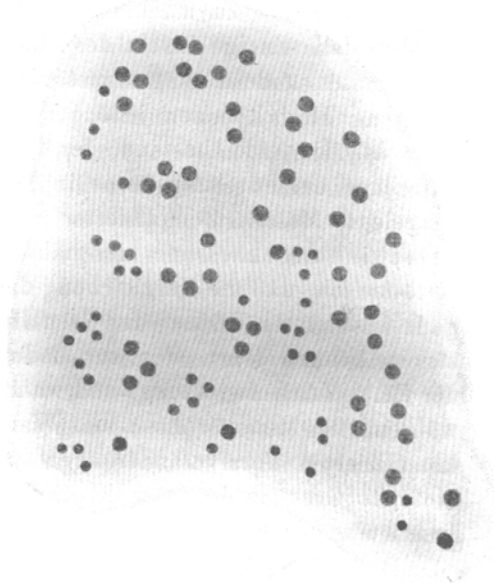


Fig. B.



des Defekts, der auf diese Weise in der Wand des Pluteus entstanden war, müssen jene starken Verlagerungen eingetreten sein.

Es ist nun merkwürdig, daß, wie hier an dieser Seeigellarve, so auch an den Zwitterbienen Regionen mit sehr starken Grenzverwerfungen von solchen mit nur geringen zu unterscheiden sind. Es verhält sich nämlich hinsichtlich des gynandromorphen Mosaiks die Bauchseite anders als die höheren Lateral- und die Dorsalbereiche. Wenigstens ist dies am Abdomen der Fall, wo die Grenzen viel besser als an andern Stellen zu erkennen sind. Auf der Ventralseite findet sich relativ häufig ein aus großen Stücken bestehendes Mosaik, im Idealfall so, daß die eine Seite rein männ-

lich, die andere rein weiblich ist, wie in Fig. 19 *a* (Taf. VIII). Ähnlich ist es im Kopf der Fig. 1 (Taf. VII). Auch am Thorax läßt sich nicht selten die gleiche Anordnung beobachten. Gewiß kommen auch viel unregelmäßigere Verteilungen vor; so kann in einer männlichen Sternitreihe ein kleiner weiblicher Flecken asymmetrisch eingesprengt sein, wie in dem Abdomen der Fig. 21 *b* (Taf. VIII); oder es findet sich, wie Fig. 2 (Taf. VII) zeigt, bei einem ziemlich genau in der Mitte abgeteilten Kopf in der männlichen Hälfte ein großer weiblicher Bezirk usw. Allein diese Verhältnisse bleiben doch immer relativ einfach gegenüber dem höchst unregelmäßigen Mosaik, wie es z. B. in der Seitenansicht eines gynandromorphen Abdomens (Fig. 21 *a*) zu sehen ist. Und dieses ist noch keineswegs das Äußerste, was, besonders noch weiter dorsalwärts, vorkommt.

Ich halte es für sicher, daß dieser Gegensatz zwischen der Ventralseite und den übrigen Seiten seinen Grund in der eigentümlichen Entwicklung der Insekten hat, bei der nur ein Teil des Blastoderms in den Embryo übergeht, ein anderer Teil dagegen als Embryonalhülle ausgeschaltet wird, ganz analog dem Austritt erkrankender Zellen aus dem Ektoderm der oben besprochenen Seeigellarve.

Leider sind gerade für die Biene die jedenfalls sehr schwierig zu erforschenden Verhältnisse der Hüllbildungen und der Umwachsung des Dotters vom Keimstreifen aus nur unvollkommen bekannt. Nach den Untersuchungen von BÜTSCHLI ('70) und GRASSI ('84), die für die Mauerbiene durch CARRIÈRE ('97) bestätigt worden sind, wird bei den Apiden kein Amnion, sondern nur eine Serosa gebildet, in der Weise, daß der Keimstreifen sich nach der Bildung winziger seitlicher Falten vom übrigen Blastoderm ablöst, wodurch dieses letztere zur Serosa wird und als einfache Zellschicht über dem Keimstreifen abwärts wächst. Innerhalb dieses sehr vergänglichen Sackes umwächst der Keimstreifen allmählich den Dotter.

In diesem Prozeß sind wahrscheinlich mehrere Vorgänge enthalten, die zu starken gegenseitigen Zellverschiebungen führen können. Soviel ich weiß, besteht keine Sicherheit darüber, ob die Differenzierung des ursprünglich ziemlich gleichartigen Blastoderms in das hohe Epithel der Keimanlage und in das flache Epithelhäutchen der Serosa auf einem stärkeren Wachstum des ventralen Blastodermbereiches und einem Zurückbleiben der übrigen Teile beruht, oder darauf, daß die Blastodermzellen sich gegen die Bauchseite zusammendrängen, so daß die zurückbleibenden sich flach ausbreiten müssen. Sollte das letztere der Fall sein, so wäre darin wohl schon eine

erste Gelegenheit zur Trennung ursprünglich benachbarter und zur Annäherung früher getrennter Zellgruppen gegeben. In gleicher Weise, nur noch stärker, wird vermutlich das Emporwachsen der frei gewordenen seitlichen Ränder des Keimstreifens und ihre Verwachsung am Rücken wirken. Auch die Ablösung der Serosa vom Keimstreifen mag dazu beitragen, die anfänglich einfach verlaufenden Grenzlinien zwischen männlichen und weiblichen Bezirken in Unordnung zu bringen. Endlich aber scheint mir bei der rudimentären Ausbildung, welche die Embryonalhülle bei der Biene darbietet, bei der Art, wie die Serosa nicht durch ein Amnion vom Dotter abgedrängt wird, sondern in der richtigen Orientierung auf ihm liegen bleibt, die Vermutung nicht ganz unbegründet, daß beim Emporwachsen des Keimstreifens Serosafetzen auf dem Dotter hängen bleiben und in das aufwärts strebende Ektoderm eingeschlossen werden könnten, um hier, wie dieses, zu normaler Rückenhaut zu werden. Natürlich hängt es von der ursprünglichen Verteilungsweise der männlichen und weiblichen Bezirke innerhalb des Blastoderms ab, ob die bei der Bildung der mehr dorsalwärts gelegenen Hautbezirke vorausgesetzten Unregelmäßigkeiten in einem gynandromorphen Mosaik zum Ausdruck kommen oder nicht.

Jedenfalls scheinen mir die Verhältnisse so zu liegen, daß das oft so äußerst unregelmäßige und kleinfelderige Gemisch, welches die gynandromorphen Bienen nur in ihren seitlichen und dorsalen Regionen darbieten, kein Argument gegen die Richtigkeit unserer Hypothese bilden kann. Nicht das Wenige, das wir über jene verwickelten embryonalen Wachstumsvorgänge wissen, kann den Maßstab bilden, an dem wir die Theorie des Gynandromorphismus zu messen hätten; sondern umgekehrt: wie sich aus dem Mosaik pflanzlicher Chimären die Natur gewisser Wachstumsprozesse ergründen läßt, so werden auch die im Prinzip so nah verwandten Gynandromorphen dazu dienen können, über manche aus dem normalen Geschehen allein nicht erforschbaren Gestaltungsvorgänge Aufklärung zu geben. Doch diese Betrachtung geht über die Grenzen, die ich mir in diesem Aufsatz gesteckt habe, schon hinaus.

Nachtrag.

Seit Abschluß vorstehender Arbeit sind mir zwei Veröffentlichungen zur Kenntnis gekommen, auf die ich in Kürze eingehen muß. In der Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie. Bd. 10.

1914, berichtet V. VON ENGELHARDT »über den Bau der gynandromorphen Bienen (*Apis mellifica* L.)«. Er beschreibt verschiedene Verteilungstypen der männlichen und weiblichen Bezirke, die mit denen der EUGSTERSchen Bienen prinzipiell übereinzustimmen scheinen. Das für unser Problem Wichtige seiner Mitteilung liegt darin, daß, im Gegensatz zu den EUGSTERSchen Gynandromorphen, die von ihm untersuchten in ihren männlichen Teilen dunkelbraun, in den weiblichen rötlich-gelb sind. Oben (S. 283) haben wir die Frage erörtert, ob die hellere Färbung der männlichen Bezirke darauf beruhen könne, daß diese Teile nicht völlig ausgefärbt sind. Wir konnten diese Frage verneinen und jene hellere Färbung als ein Merkmal der *ligustica*-Rasse in Anspruch nehmen. Die Erfahrungen ENGELHARDTS bestätigen diesen Schluß auf andere Weise. Denn bei seinen Exemplaren sind, wie gesagt, die männlichen Teile dunkel, die weiblichen hell, ein Zustand, bei dem der Verdacht, daß er auf verschieden starker Ausfärbung beruhen könne, gar nicht entstehen kann.

Leider hat ENGELHARDT sein Material für die Frage nach der Entstehung der gynandromorphen Bienen, wofür es mindestens ebenso günstig sein muß wie das EUGSTERSche, nicht verwertet. Er erwähnt nur nebenbei, daß seine Exemplare »von einer italienischen Königin abstammen, die von einheimischen Drohnen befruchtet worden ist«. Was unter einheimischen Drohnen zu verstehen ist, erfahren wir nicht. Da die Tiere aus dem nördlichen Kaukasus stammen, erscheint es möglich, daß diese Drohnen Angehörige von *Apis mellifica-remipes* waren. V. BUTTEL-REEPEN (*Apistica*, S. 178) nennt diese Varietät »ein Schmerzenskind der Systematik, da alle Färbungen von gleichmäßig dunkeln bis zu leuchtend gelb gebänderten auftreten«. Die hellen Exemplare sollen von der *ligustica* im lebenden Zustand auf den ersten Blick zu unterscheiden sein, und zwar durch ihren größeren Glanz; dies wird wohl heißen: durch ihre größere Helligkeit. Danach erscheint es sehr wohl möglich, daß die größere Dunkelheit der männlichen Teile an den ENGELHARDTSchen Gynandromorphen ebenso zu deuten ist, wie die größere Dunkelheit der weiblichen an den EUGSTERSchen, nämlich so, daß in beiden Fällen die männlichen Bezirke die reine *ligustica*-Färbung darbieten, neben der die weiblichen Teile im Fall EUGSTER, wo sie *mellifica*-Blut enthalten, dunkler, im Fall ENGELHARDT, wo in ihnen die *remipes*-Rasse zur Wirkung gekommen ist, heller erscheinen.

Freilich halte ich es nach gewissen Anzeichen für nicht ganz ausgeschlossen, daß die von ENGELHARDT über die Herkunft seiner Gynandromorphen gemachten Angaben, die nicht auf eigener Wahrnehmung beruhen und von deren Bedeutung sich der Autor keine Rechenschaft gegeben hat, irrtümlich sind. Natürlich hätte ich versucht, die Angelegenheit durch eine Anfrage bei Herrn Dr. VON ENGELHARDT weiter aufzuklären, wenn dies nicht durch den Krieg unmöglich gemacht wäre.

In eingehender Weise beschäftigt sich mit dem Problem der Zwitterbienen eine soeben erschienene Arbeit von O. DICKEL: »Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.« *Biolog. Zentralbl.* Bd. 24. Nr. 11 u. 12. In dieser Abhandlung wird meine Hypothese über die Entstehung der Gynandromorphen als sehr unwahrscheinlich bezeichnet, ein Urteil, das hauptsächlich darin seinen Grund hat, daß DICKEL sowohl die Hypothese selbst, wie die Versuche an Seeigeleiern, auf die ich sie gestützt hatte, gänzlich mißverstanden hat. Es genügt zu erwähnen, daß nach DICKELS Meinung meine Auffassung die sei, daß die Entwicklung von Eiern, aus denen Gynandromorphe werden, schon im Ovarium beginne, obgleich aus meinen Äußerungen deutlich genug hervorgeht, daß es sich nach meiner Überzeugung um eine Art Lähmung der eingedrungenen Spermien handelt, die dazu führt, daß der Eikern des befruchteten Eies sich zunächst allein teilt. Was DICKEL an sonstigen Einwänden beibringt, dürfte durch die Ausführungen der vorstehenden Arbeit erledigt sein.

O. DICKEL hat selbst eine Hypothese zur Erklärung der Zwitterbienen aufgestellt, die ich mit seinen eigenen Worten (S. 767) wiedergeben will. »Ich halte es, sagt er, für sehr wahrscheinlich, daß diese Königin (die Zwittermutter) infolge anormaler Beschaffenheit ihrer Eierstöcke neben normalen Eiern auch solche absetzte, die sich im Zustand ovarialer Überreife befanden, die also eine je nach dem Grade der Überreife stärkere oder schwächere Tendenz zur Bildung des männlichen Geschlechts besaßen. Durch die Befruchtung konnte diese Tendenz nicht mehr abgeändert werden, weil wahrscheinlich uns unbekanntere protoplasmatische Veränderungen die Ausbildung des eindringenden Spermakerns in den männlichen Pronucleus verhinderten, oder doch die Verschmelzung der beiden Vorkerne unmöglich machten. Weil nun die Eier in Arbeiterzellen abgesetzt worden sind, wirken die geschlechtsbestimmenden Einflüsse, die auf Indifferenz,

also Arbeiterinnenbildung gerichtet sind, der Ausbildung zum Männchen entgegen. Viele von den Eiern haben ein so hohes Stadium der Überreife erreicht, daß die Sekrete unwirksam bleiben. Es entstehen vollkommene Drohnen, wie ja v. SIEBOLD ausdrücklich hervorhebt. Die Mehrzahl der Eier ist weniger überreif und kann entsprechend mehr oder weniger beeinflußt werden, es entstehen dementsprechend Zwitterformen aller Grade. . . .« Aber auch auf andere Weise könnte nach O. DICKEL die Entstehung von Gynandromorphen möglich sein, »etwa durch zufällige gleichzeitige Zufuhr von männchen- und weibchenbestimmenden Sekreten.«

Diese Hypothesen müssen nach meiner Meinung schon deshalb als verfehlt bezeichnet werden, weil sie es gar nicht unternehmen, die wesentlichste Eigentümlichkeit der gynandromorphen Bienen, nämlich das in schärfster Abgrenzung und oft in höchst auffallender Verteilung sich gegenüberstehende Mosaik von Drohnen- und Arbeiterbezirken zu erklären. Auf die Vorstellungen, die sich in den zitierten Sätzen zu erkennen geben, glaube ich nicht näher eingehen zu müssen. Sie hängen mit der Überzeugung des Verfassers zusammen, daß Drohnen nicht nur aus unbefruchteten, sondern in durchaus regelmäßiger Weise auch aus befruchteten Eiern entstehen, indem die Geschlechtsbestimmung, außer von einer bei dem Standpunkt des Verfassers sehr überflüssig erscheinenden Präformation der Eier, lediglich von den Umständen abhängen soll, unter denen sich ein befruchtetes Ei entwickelt. Obgleich meine Auffassung des Gynandromorphismus mit dieser Lehre nicht in notwendigem Widerspruch steht, möchte ich es doch nicht unterlassen, ein paar Worte dazu zu sagen. O. DICKEL hat die Argumente, die für das Vorkommen befruchteter Drohneneier sprechen, abermals zusammengestellt und um neue vermehrt. Ich muß jedoch gestehen, daß sie mich noch immer nicht überzeugt haben. Die meisten dieser angeblichen Beweise fallen dahin, wenn man die einfache Annahme macht, daß die Königin zu gewissen Zeiten mehr oder weniger reichlich unbefruchtete Eier in Arbeiterzellen absetzt, daß die pflegenden Bienen sie für gewöhnlich entfernen, unter gewissen veränderten Umständen aber ihrer Natur gemäß behandeln, so daß Drohnen aus ihnen hervorgehen. Da ein so erfahrener Bienenzüchter, wie O. DICKEL, eine ganz entsprechende Annahme selbst macht (S. 772), nämlich daß die Bienen die in Arbeiterzellen abgelegten »männlich präformierten« Eier entfernen, kann er auch gegen die soeben ausgesprochene Vermutung einen auf seine Kennerschaft des Bienenlebens begründeten Einwand nicht erheben.

Da jedoch die bloße Diskussion in solchen Fragen niemals die Entscheidung bringen kann, will ich lieber einen Vorschlag machen, durch dessen Befolgung die Verteidiger des »befruchteten Drohnen-eies«, falls sie mit ihrer Lehre recht haben, jedes Bedenken sehr einfach zum Schweigen bringen können. Wenn nach O. DICKEL (S. 721) die Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern »zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Zuständen die Regel bildet, die an experimentell herbeigeführten Stockzuständen jederzeit nachgeprüft und studiert werden kann«, dann muß es ja ein Leichtes sein, befruchtete, zu Drohnen sich entwickelnde Keime auf Stadien zu konservieren, wo ihre Spermatogenese verfolgt werden kann. Es ist klar, daß die mitotischen Vorgänge der Spermatogenese bei einer Drohne, die aus einem befruchteten Ei entsteht, anders verlaufen müssen, als bei einer, die aus einem unbefruchteten Ei hervorgeht. Bis jetzt kennen wir nur einen Typus der Reifungsvorgänge bei der männlichen Biene, und dieser erweist sich aufs Klarste auf einen haploiden Kernzustand, wie er sich aus einem unbefruchteten Ei ergibt, berechnet. Würden die Reifungsteilungen bei einer diploiden Drohne ebenso verlaufen, so würde eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht zustande kommen, und für solche Drohnen wäre im Zyklus der Biene kein Platz. Eine Reduktion bei einer diploiden Drohne könnte wohl nur dadurch erreicht werden, daß zwei typische Reifungsteilungen vollzogen werden, wie wir sie überall kennen.

Man demonstriere also die Reifungsteilungen jener so leicht zu beschaffenden Drohnen aus befruchteten Eiern, mit den Besonderheiten, die sie notwendigerweise gegenüber denen aus unbefruchteten Eiern darbieten müssen; und jeder Zweifel wird sofort verstummen.

Literaturverzeichnis.

- TH. BOVERI ('87 a), Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalcephala*. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 3.
 — ('87 b), Über den Anteil des Spermatozoons an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 3.
 — ('88 a), Über partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 4.
 — ('88 b), Die Vorgänge der Zellteilung und Befruchtung in ihrer Beziehung zur Vererbungsfrage. Beitr. z. Anthropologie u. Urgeschichte Bayerns.
 — ('92), Befruchtung. *Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.* Bd. 1.

- TH. BOVERI ('95), Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelleies usw. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 29.
- ('02a), Das Problem der Befruchtung. Jena.
- ('02b), Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 35.
- ('05), Zellen-Studien. V. Jena 1905.
- ('07), Zellen-Studien. VI. Jena 1907.
- ('14), Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Substanzen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 43.
- A. BRACHET ('10), Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de *Rana fusca*. Arch. Zool. exp. et gén. 5. Sér. Tome 6.
- O. BÜTSCHLI ('70), Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20.
- J. CARRIÈRE und O. BÜRGER ('97), Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Abh. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 69. Nr. 2.
- O. DICKEL ('04), Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 77.
- J. J. GERASSIMOW ('02), Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 1. 1902.
- R. GOLDSCHMIDT ('12), Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 7.
- ('13), Weitere Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Münch. med. Wochenschr. Nr. 30.
- B. GRASSI ('84), *Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo*. Atti Accad. Gioenia di Sc. Nat. Catania. Vol. 18.
- C. HERBST ('07), Vererbungsstudien. V. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 24.
- ('14), Vererbungsstudien. X. Die größere Mutterähnlichkeit der Larven aus Rieseneiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 39.
- M. HERLANT ('11), *Recherches sur les œufs di- et trispermiques de grenouille*. Arch. de Biologie. Tome 26.
- G. HERTWIG ('13), Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. Abt. II.
- O. KOEHLER ('14), Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesondere über den Einfluß des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 20.
- T. H. MORGAN ('05), *An alternative interpretation of gynandromorphous insects*. Science. N. S. Vol. 21.
- ('09), *Hybridology and gynandromorphism*. American Naturalist. Vol. 43.
- H. NACHTSHEIM ('13), Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.
- M. OEHNINGER ('13), Über Kerngrößen bei Bienen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 42.
- J. SCHAXEL ('13), Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. II. Die abnorme Furchung von *Aricia foedita* Clap. Zool. Jahrb. Bd. 35. Abt. f. Anat.

- C. TH. VON SIEBOLD ('56), Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig 1856.
 — ('64), Über Zwitterbienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14.
 — ('66), Ersatz der abgestorbenen Zwittermutter des EUGSTERSchen Zwitterstockes in Konstanz. Bienenzeitung.
 E. TEICHMANN ('02), Über Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 37.
 K. W. VON DALLA TORRE und H. FRIESE ('98), Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren. Ber. d. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck. Jahrg. 24. 1898.
 W. M. WHEELER ('10), The effects of parasitic and other kinds of castration in insects. Journ. Exp. Zool. Vol. 7.
 E. B. WILSON and A. MATHEWS ('95), Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. Journ. of Morph. Vol. 10.
 E. ZANDER ('11), Der Bau der Biene. Stuttgart 1911.

Tafelerklärung.

Tafel VII.

Alle Figuren sind 12fach vergrößert. Überall ist die Behaarung weggelassen und sind die Fühler abgeschnitten gedacht.

- Fig. 1, 2, 5 und 6. Köpfe von gynandromorphen Bienen, nach den SIEBOLD'schen Spiritusexemplaren.
 Fig. 3. *Apis mellifica-mellifica*. Chitinskelet eines halben Drohnenkopfes. Balsampräparat.
 Fig. 4 a. *Apis mellifica-ligustica*; desgleichen.
 Fig. 4 b. *Apis mellifica-ligustica*; Chitinskelet eines halben Arbeiterkopfes. Balsampräparat.

Tafel VIII.

Alle Figuren sind 6fach vergrößert. In den Ventralansichten sind nur die Sternite ausgeführt, die von den Tergiten sichtbaren Teile dagegen nur angedeutet.

- Fig. 7. *Apis mellifica-mellifica*. Abdomen einer Arbeiterin von der Bauchseite.
 Fig. 8. Desgleichen, von links.
 Fig. 9. *Apis mellifica-ligustica*. Abdomen einer Arbeiterin von links.
 Fig. 10. Desgleichen, von der Bauchseite.
 Fig. 11. *Apis mellifica-mellifica*. Abdomen einer Drohne von der Bauchseite.
 Fig. 12. Desgleichen, von links.
 Fig. 13. *Apis mellifica-mellifica*. Drohne. Ausgebreitetes Chitinskelet der linken Hälfte des 4. Abdominaltergits. Balsampräparat.
 Fig. 14. *Apis mellifica-ligustica*. Desgleichen.

Fig. 15 und 16. *Apis mellifica-ligustica*. Abdomina von Drohnen in der Ansicht von links.

Fig. 17. Desgleichen, von der Bauchseite.

Fig. 18. Stück vom Chitinskelet eines gynandromorphen Abdomens aus dem SIEBOLDSchen Material; rechte Seite. Balsampräparat.

Fig. 19. Gynandromorphes Abdomen aus dem SIEBOLDSchen Spiritusmaterial, in *a* von der Bauchseite, in *b* von rechts.

Fig. 20. Desgleichen, von links.

Fig. 21. Desgleichen, in *a* von rechts, in *b* von der Bauchseite.

