

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern  
**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Bern  
**Band:** - (1916)

**Artikel:** Das Problem der Geschlechts-Bestimmung und der Geschlechts-Aufspaltung im Bienen-Staat, beleuchtet durch Studien-Ergebnisse an neotropischen Ameisen  
**Autor:** Goeldi, E.A.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-571178>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 10.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

E. A. Goeldi.

**Das Problem der Geschlechts-Bestimmung und der  
Geschlechts-Aufspaltung im Bienen-Staat,  
beleuchtet durch Studien-Ergebnisse an neotropischen Ameisen.**

I.

Die mit der Geschlechtsentstehung und Geschlechtsbestimmung verknüpften Probleme sind durch die beiden bezeichnenden Strömungen neuerer biologischer Forschung, die Hereditätslehre und die Cytologie, sozusagen in den Brennpunkt der Aufmerksamkeit gestellt worden. So kommt es denn, dass die relativ alte Frage der Geschlechtsverhältnisse bei der Honigbiene, die früher hauptsächlich nur in Kreisen der praktisch ausübenden Bienenzüchter und im engeren Zirkel der wissenschaftlich arbeitenden Entomologen und Zoologen ihre Interessenten besass, auf einmal auch an Wichtigkeit gewinnt vom allgemein biologischen Standpunkte aus. Denn die Naturgeschichte der Honigbiene nimmt in gewissen Einzelheiten eine recht eigenartige Stellung ein: wenn einerseits gewisse Gruppen von Tatsachen mit dem gewohnten Schema des durchschnittlichen Lebensverlaufes eines jeden Insektes übereinstimmen, so steht andererseits ein grosser Restbestand von Erscheinungen so merkwürdig isoliert da, dass man bisher zur Annahme eines buchstäblich beispiellosen Naturwunders Zuflucht nehmen musste, um überhaupt eine etwelcher-massen plausible Erklärung zu schaffen.

Dieses Naturwunder sollte nach der üblichen Auffassung kurzweg darin bestehen, dass es ausschliesslich in der Willkür der Bienenkönigin liege, Eier abzulegen, aus denen je nach ihrem Gutdünken Bienenindividuen entweder weiblichen oder männlichen Geschlechtes hervorgehen würden, durch Vorkehren, welche wir gleich zu be-

sprechen haben werden. Gerade dieser ungelöste anormale Erscheinungskomplex muss jedoch bei dem vergleichenden Biologen das Gefühl der Nichtbefriedigung hervorrufen. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, dass da etwas positiv nicht in Ordnung ist; denn schliesslich muss man sich doch sagen, dass der bisherige Ausweg einer Scheinerklärung sich eigentlich damit behelf, eine rätselhafte Hypothese dorthin zu setzen, wo sich vorher ein unnahbares Mysterium befand.

Wenden wir uns zu einer knapp auf das Notwendige zugeschnittenen historischen Darlegung. Schon lange vor der Mitte des vorigen Jahrhunderts war die Tatsache bekannt, dass unter jenen krankhaften Stockzuständen, die durch das Fehlen einer befruchteten Königin ihr bezeichnendes Merkmal besitzen, von paarungsfähigen Arbeitsbienen (d. h. also geschlechtlich auf einem rudimentär-weiblichen Entwicklungszustand verbliebenen Bienenindividuen) Eier abgelegt werden können, die jedoch in allen Beobachtungsfällen stetsfort Drohnen (also männliche Bienenindividuen) zu ergeben pflegen. Dann trat im Jahre 1845 der verdienstvolle Bienenforscher und Erfinder des Mobilbau's, Pastor Dzierzon in der «Bienenzeitung» mit der erstmaligen Entdeckung auf, dass auch die Königin, wenn sie wegen mangelhafter Beschaffenheit ihrer Flügel den Begattungsflug nicht unternehmen konnte und somit ungepaart blieb, ebenfalls bloss Eier ablegt, die ausnahmslos Drohnen hervorgehen lassen. Mit der Tatsache, dass aus unbesamten Eiern bei abnormen Stockzuständen männliche Bienen hervorgehen können (und zwar ausschliesslich solche), hatte er die **Parthenogenesis** bei den Bienen entdeckt, — Entdeckung, die dann von zoologischen Autoritäten, wie Leuckart und v. Siebold, bestätigt und wissenschaftlich weiter ausgebaut worden ist.

Dzierzon formulierte im Jahre 1852 folgende auf bewährte Tatsachen gestützte Lehre: «Im Eierstock der Mutterbiene liegen nur männliche Keime, im Samen der Drohnen nur weibliche». In die Ausdrucksweise der derzeitigen Phase moderner, vererbungstechnischer Lehre eingekleidet, würde dies etwa folgendermassen zu lauten haben: Bei der weiblichen Biene scheint jetzt Männlichkeit epistatisch über Weiblichkeit, wie dies aus dem einseitig männlichen Ausfall der unbe-

fruchteten Brut ersichtlich ist. Die Kehrseite dazu ist, dass beim Zusammentritt der beiderseitigen Geschlechtsgameten die befruchtete Brut ebenso einseitig weiblich ausfällt.

Bis gegen Ende der 70er Jahre stand das apidologische Lehrgebäude, wie es von dem Triumvirat Dzierzon-Leuckart-v. Siebold successive aufgebaut worden war, unangefochten da. Es stützte sich auf zwei Sätze als hauptsächliche Grundpfeiler: 1. Dieselbe befruchtete Eisorte vermag je nach den äusseren Umständen, welche durch die Arbeitsbienen geschaffen werden, in willkürlicher Beeinflussung hinsichtlich verschiedener Raum- und Nahrungsverhältnisse, zweierlei Sorten von weiblich veranlagten Bienenindividuen hervorzubringen, entweder geschlechtlich perfekte Weibchen, d. h. Königinnen, oder sexuell zurückgebliebene Weibchen, d. h. Arbeitsbienen.

2. Werden gewöhnliche, aber nicht befruchtete Eier in einer gewissen, vergrösserten Sorte von Zellen aufgezogen, so gehen männliche Bienenindividuen, d. h. Drohnen, hervor. Über Befruchtung im ersteren Fall oder Nichtbefruchtung im gegenwärtigen Fall wird automatisch dadurch entschieden, dass die eierlegende Königin durch das engere Kaliber der Arbeitszelle zum Ausstossen eines besamten Eies stimuliert wird, während gegenüber dem weiteren Kaliber der Drohnenzelle der Stimulus auf das Receptaculum seminis unterbleibt.

In diesen beiden Sätzen ist ebensowohl die Hauptsache am bisherigen Glaubensbekenntnis der Imker, als auch das allgemeine, schulgerechte, naturhistorische Wissen über die Honigbiene überhaupt niedergelegt und bis hieher reicht denn auch das in jedem Naturgeschichtsbuche zu findende, triviale Bekannte. Sobald es jedoch auf die nächsten paar Schritte gegen die jenseits dieser Grenze gelegenen Einzelheiten ankommt, stösst man sofort auf die Wahrnehmung, dass weder Praxis noch Theorie mehr sicheren Boden unter sich haben: die Meinungen weichen erheblich von einander ab, bis zur tatsächlichen Gegensätzlichkeit und man merkt, dass auch hier der Glaube anfängt, wo das Wissen aufhört.



Seit einigen Jahrzehnten ist jedoch das Dzierzon'sche Lehrgebäude einigermaßen ins Schwanken geraten, durch einen Sturmangriff, den der deutsche Bienenzucht-Lehrer F. Dickel in Darmstadt unternommen hat. Der neue Imker-Apostel und seine Anhänger setzen unablässig mit dem mauerbrechenden Widder gegen die vermeintlich uneinnehmbare Festung an. Es ist wohl im gegenwärtigen Moment noch nicht möglich, pro oder contra Dickel'sche Reformlehre definitiv Stellung zu nehmen. Gesagt aber darf doch jetzt schon werden, dass durch dieselbe der Finger auf gewisse schwache Punkte im Dzierzon'schen Katechismus gelegt wird und dass einzelne Dinge denn doch noch als untersuchungsbedürftig aufgedeckt werden, die man bisher, in «verba magistri» schwörend, einfach als für alle Zeit abgetan hinzunehmen gewohnt war. Es wird zwar akademischerseits Dickel'sches Lehren und Arbeiten als unwissenschaftlich hingestellt. Wenn man aber zu sehen Gelegenheit hat, wie schon so manches Doktrinäre gerade auf naturwissenschaftlichem Gebiete hintendrein sich doch noch als Irrtum oder als korrekturbedürftig erwies, lernt man tolerant urteilen und denken. Die von Dickel geübte Kritik der Dzierzon-Lehre hat in unseren Augen wenigstens den Vorteil, dass gewisse neu hinzutretende Argumente aus der Biologie der Ameisen eine für die Übertragung auf die Naturgeschichte der Biene günstige Deutung zulassen. Immerhin möchte ich nicht missverstanden werden: wie ich im Schlussabschnitt zu herwärtigem Referate noch zu zeigen Gelegenheit nehmen werde, glaube auch ich durchaus nicht an die unbedingte Richtigkeit der Dickel'schen Erklärungen und Auslassungen und gerade in einzelnen wesentlichen Punkten scheint er mir in einem ähnlichen Irrtum befangen zu sein, wie derjenige ist, den er bei seinen Widersachern so sehr tadeln zu sollen meint. Sein Verdienst dürfte sich wahrscheinlich hinterher als ein mehr indirektes herausstellen.

Damit ich's kurz sage, der Kern der Dickel'schen Reformansicht beruht darin, dass auch die Drohnen, also die männlichen Bienenindividuen, aus befruchteten Eiern hervorgehen sollen (dass aber die Befruchtungsvorgänge im Ei mit der bisher angewandten Technik nicht nachgewiesen werden konnten). Pauleke und Petrunkevitch, zwei Schüler Weismann's in

Freiburg i. B., hatten (1900—1902) allerdings an Drohneneiern (das Material war ihnen von Dickel selbst geliefert worden) durch die Schnittmethode nachzuweisen vermocht, dass jene zweite, sog. Reduktionsteilung, welche als das charakteristische Symptom für ein zu normalem geschlechtlichen Entwicklungsverlaufe eingerichtetes Ei gilt, am parthenogenetischen Ei dagegen zu fehlen pflegt, am Drohnenei nicht unterbleibt. Trotzdem wurde der Befund als für die Richtigkeit der Dzierzon-Leuckart-Siebold'schen Auffassung von Parthenogenese am Drohnenei günstig gedeutet, weil eben an sämtlichen untersuchten Drohnenzelleneiern auf 94 Fälle in keinem einzigen Falle ein eingedrungener Samenfaden gesehen worden ist (gegenüber von 29 Arbeiterzelleneiern, wovon bei 23 der Spermakern konstatiert werden konnte).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Die gegenwärtige Phase neuerer Hereditätslehre stellt hinsichtlich der Verhältnisse bei der Geschlechtsentstehung und -Verteilung der Honigbiene folgende von Nachtsheim formulierte, cytologische Sätze auf: 1. Als normale Chromosomenzahl für die Honigbiene hat jetzt (nach Nachtsheim) 32 zu gelten (anstatt 64, wie früher Petrunkevitch (1904) und Meves (1907) anzunehmen geneigt waren). Unbefruchtete (Drohnen liefernde) Eier sollen bloss 16 Chromosomen aufweisen, die haploide Zahl, befruchtete (Weibchen liefernde) Eier dementsprechend 32, die diploide Zahl, wie sie den Körperzellen im allgemeinen zukommt. Übrigens soll sie insofern einem gewissen Wechsel unterworfen sein, als auch mehr- bzw. minderwertige Ziffern, 8 und 64, vorkommen können; jedoch betrage sie immer 8 oder ein vielfaches von 8. 2. Eier mit doppeltem Chromosomensortiment ergeben Weibchen, Eier mit einfachem Chromosomensortiment ergeben Männchen (sog. «Hymenopterentypus» von R. Hertwig (1912), auch bei Rotatorien und Cladoceren-Krebsen vorkommend). 3. Bei Vorhandensein von zwei X-Chromosomenelementen entsteht das weibliche, bei Vorhandensein von nur einem X-Chromosomenelement das männliche Geschlecht. 4. Aus dem ursprünglich heterogametischen Männchen ist infolge der Parthenogenese ein homogametisches geworden: die Männchen erzeugenden Spermatozoön sind eliminiert, alle befruchteten Eier liefern Weibchen.

Von einer eingehenden Besprechung dieser, wie gesagt, hauptsächlich die Cytologie berührenden Sätze glauben wir hier um so eher absehen zu können, als dabei für die Klärung unseres Problems nicht allzu viel herauszuschauen würde. Speziell vermochte das, was mir an schematischen Erklärungsversuchen zu Formeln über die X-Chromosomen (Satz 3) bei der Biene zu Gesichte gekommen ist (z. B. in dem Werke von L. Plate pag. 272) bei mir nicht gerade einen überzeugenden Eindruck hervorzubringen. Dagegen verweise ich auf die vererbungstheoretischen Erwägungen von Herrn Prof. Dr. Strasser, welche sich auf der hinten im Anhang abgedruckten Tabelle befinden.

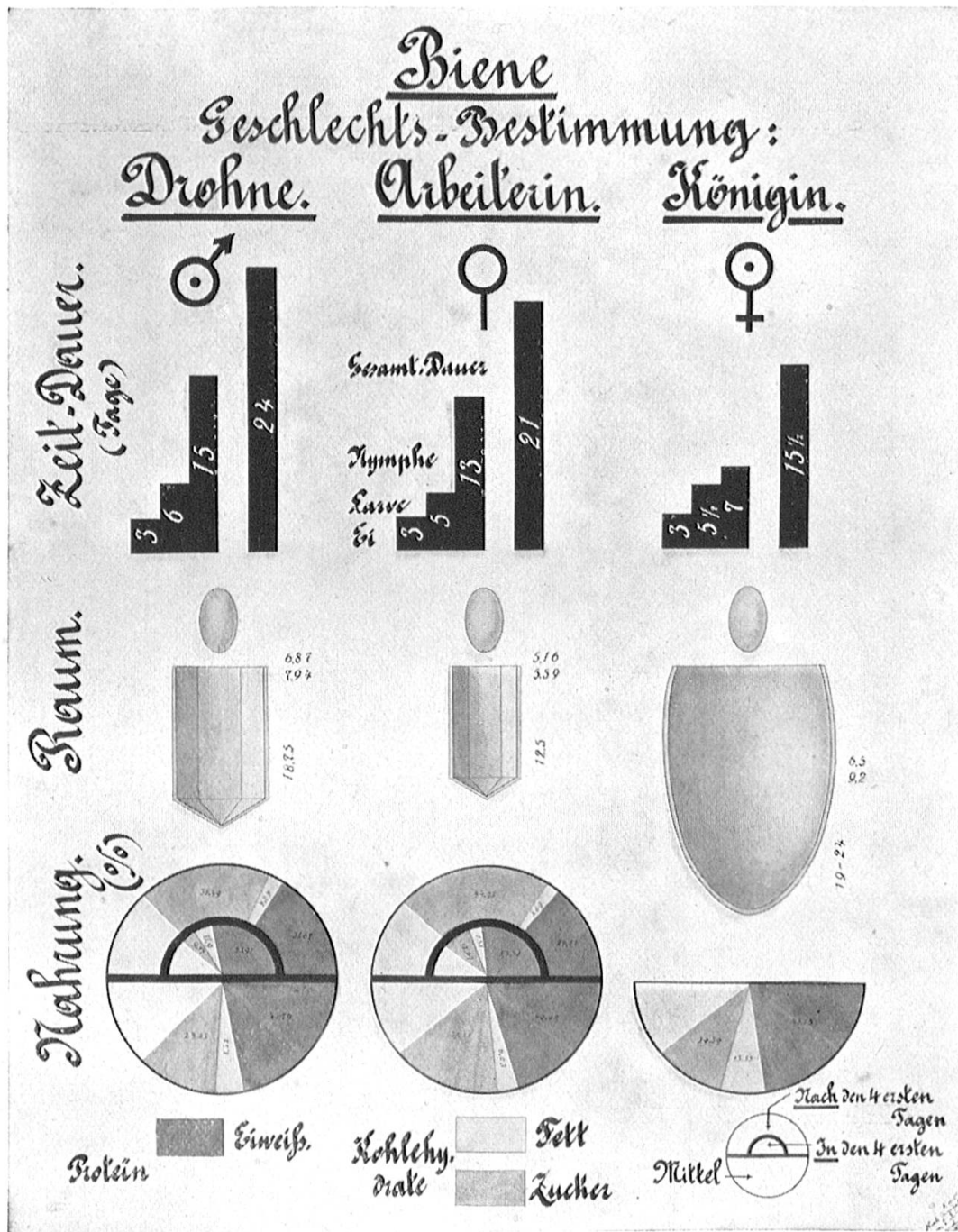


Tableau 1.

Tabellarische Übersicht über die 3 Faktoren: Zeitdauer, Raum und Nahrungszusammensetzung, welche für die Geschlechtsbestimmung bzw. für die Entwicklung zu einer der drei verschiedenen Individuen-Sorten eines Bienenvolkes hauptsächlich in Betracht kommen. Die oberste Querreihe orientiert über die relative und totale Entwicklungsdauer in Tagen; die mittlere Querreihe über die relativen Raumproportionen, dargestellt an Längsschnitten durch die dreierlei Brutzellen (darüber die in allen 3 Fällen ganz gleichartigen Eier); die unterste Querreihe gibt Aufschluss über die prozentuale Zusammensetzung des von den Arbeitsbienen an jede der drei Madensorten verabreichten Futterbreies, in Bezug auf Eiweiss (Proteinsubstanz), Fett und Zucker (Kohlehydrate). Der innere Halbkreis oben versinnbildlicht die Futterzusammensetzung innerhalb der vier ersten Tage, der äussere diejenige nach dem vierten Tage.

(Nach Originalentwurf und Angaben von E. A. Goeldi zusammengestellt und umgezeichnet von stud. Walther Goeldi.)

Man wird nun Dickel insofern wenigstens Recht geben müssen, als er immer betonte, dass schliesslich das Experiment und nicht vorgefasste Meinung den Entscheid bringen werde. Es müsse sich eine Methode ausdenken lassen, welche ein einwandfreies Resultat zu liefern vermöge und die sämtlichen, bisher gerügten Fehlerquellen ausschalte. Eine wertvolle Handhabe für derartige Experimente liegt nun sicherlich, wie Dickel zutreffend hervorhebt, in dem Umstand vor, dass Arbeiterbrut regelmässig flachbedeckt, Drohnenbrut in Arbeiterzellen dagegen ebenso regelmässig hochgewölbt zu sein pflegt (daher die unter den Imkern übliche Bezeichnung «Buckelbrut»). Dickel verlangt nun, dass genau zu unterscheiden sei zwischen zweierlei Drohnen-, d. h. also Bienen-Männchen-Sorten: 1) **unechten Drohnen**, welche zu jeder Jahreszeit bei anormalen Stockverhältnissen hervorgehen können, speziell bei ungepaart gebliebenen Königinnen. Das ist jene schon von Leuckart als primäre bezeichnete Drohnenbrütigkeit. Für diese wird von Dickel in Uebereinstimmung mit Dzierzon, Leuckart und allen jenen früheren Forschern angenommen und überhaupt von niemanden bezweifelt, dass sie gesetzmässig aus unbesamten Eiern hervorgehe. 2) **echten Drohnen**, welche zu gegebener Zeit (relativ spät), in besonderen Zellen aufgezogen werden, die von mittelgrossem Kaliber sind. Eben diese «Drohnenbrut», welche bisher von der Grosszahl der Imker, nach dem Vorgange Dzierzons als unbesamt gegolten hatte, soll nach der gegenteiligen Ansicht Dickels gleicherweise, wie Arbeiterinnen und Königinnen, aus besamten Eiern, beziehungsweise Larven hervorgehen.

Es hat bisher an übersichtlichen Darstellungen gefehlt, vermittelt derer es gelingen könnte, auf den ersten Blick zu erfassen, in welcher Weise die verschiedenen Faktoren wirken, die bei der von den Arbeitsbienen geübten Methode der Geschlechtsbestimmung und Aufzucht der Larven in Betracht kommen. Um diesem Mangel ein für alle Mal abzuhelpen, habe ich zwei Tabellen angefertigt, wovon die eine mit dem Problem der Geschlechtsbestimmung, die andere mit demjenigen der Geschlechtsaufspaltung bei der Honigbiene sich beschäftigt.

Auf der ersteren sind die dreierlei Faktoren: 1. Zeit d. h. Entwicklungsdauer — 2. Raumverhältnisse — 3. Nahrungs-

beschaffenheit in konsequenter Weise veranschaulicht nach ihren Beziehungen zu den dreierlei Individuen-Sorten, welche in einem Bienenvolke vorkommen: Arbeiterin, Königin, Drohne. Auf die Besprechung der obersten und der mittleren Horizontalreihe von Figuren spezieller einzutreten, ist wohl nicht nötig, da sich das wesentliche alsbald aus dem direkten Vergleich von selbst ergibt. Dagegen wollen wir in Kürze die unterste Querkolonne behandeln, weil sie besonders interessante Streiflichter wirft auf den eigentlichen Kern unseres gegenwärtigen Themas. Zunächst sei gebührend bemerkt, dass die heutige wissenschaftliche Kenntnis über die Zusammensetzung und die chemisch-physikalische Beschaffenheit der Larvennahrung oder des sog. «Futterbreis» sich hauptsächlich auf die klassischen Studien unseres bündnerischen Landsmannes A. von Planta stützt. Rot bedeutet auf unserer Tabelle das Eiweiss (Proteinsubstanz); blau und gelb versinnbildlichen die beiden wichtigeren Kohlehydrate, nämlich Fett (blau) und Zucker (gelb). Die prozentuale Zusammensetzung ist in Bogengraden ausgedrückt und zwar in der Weise, dass jeweilen in der oberen Kreishälfte die Futterbrei-Bestandteile **während** der 4 ersten Lebenstage der Larve (innerer Halbkreis), und **nach** den 4 ersten Lebenstagen (äusserer Halbkreis) in ihren Quantitäts-Werten aufgetragen sind. Der untere Halbkreis veranschaulicht denselben Gedankengang in Bezug auf die Mittelwerte. So heben sich denn aus dem Vergleich dieser 3 Figuren alsbald folgende wichtige Ergebnisse mit erfreulicher Deutlichkeit ab: 1. Die Mittelwerte (untere Halbkreise) kommen bemerkenswerter Weise bei allen 3 Individuen-Sorten recht nahe aneinander heran: allenthalben entfällt auf das Eiweiss der Löwenanteil; Zucker reiht sich an zweiter Stelle an, Fett an dritter und letzter Stelle und zwar so, dass die beiderlei Geschlechtstiere, Königin und Drohne, mehr davon bekommen, als die geschlechtlich verkümmerte Arbeitsbiene.

2. Aus den beiden vorderen, oberen Halbkreisen, inneren und äusseren, resultiert in recht augenfälliger Weise, dass der Futterbrei der Arbeiterinnen- und Drohnen-Larve (es liegen Untersuchungs-Daten bloss für diese beiden Larven-Sorten vor; bezüglich der Königin-Larve fehlte offenbar die erforderliche



Materialmenge) während des frühen Jugendalters erheblich reicher an Eiweiss ist, als späterhin (im Falle der Arbeiter-Larve nahezu um das Doppelte). Zucker-Gehalt prädominiert im späteren Jugendalter ebenso sehr, wie das Eiweiss im früheren. Fett spielt eine geringere Rolle, immerhin eine merklich grössere bei der Drohne, als bei der Arbeiterin. Diese Dinge sind ausserordentlich interessant. Dass z. B. die verabreichte Fettration bei Königin und Drohne grösser ausfällt, als bei der Arbeiterin, finden wir gewiss natürlich angesichts der grösseren Statur der Geschlechtstiere und der erheblichen Stoff-Verausgaben, zumal im Fall der Königin, wo unausgesetzte und jahrelange Eierabgabe einen enormen Verbrauch von Körpersubstanz im Gefolge haben muss.

Nehmen wir noch aus der obersten Querzeile die Belehrung hinzu, dass die Königin eine befremdlich kurze Larvenentwicklungsdauer durchmacht, nämlich bloss etwas mehr als 2 Wochen, während die Arbeitsbiene 3 Wochen braucht und die Drohne sogar  $3\frac{1}{2}$  Wochen benötigt. Die Tatsachen, welche sich aus dem vergleichenden Überblick der hintersten Vertikal-Kolonnen ergeben, führen zu der Schlussfolgerung, dass bei der Königin-Entwicklung Luxus-Raumverhältnisse, und auf Mästung abzielendes, fettreiches Massenfutter auf der einen Seite merkwürdig kontrastieren mit der sehr kurzen Dauer der Entwicklung auf der anderen Seite. Alles sieht darnach aus, als ob es gelte, auf der Schnellbleiche ein Monstre-Mastprodukt heranzuziehen: um das Problem, in einem Minimum von Zeit ein Maximum von Wachstums-Leistung hervorzubringen. Was uns indessen hierbei eigentlich am meisten Erstaunen abzwängt, ist der Umstand, dass das in kürzester Zeit von 14 Tagen herangezogene, monströse weibliche Geschlechtstier als Eierlege-Maschine jahrelang tadellos zu funktionieren vermag und am ganzen Bienenstaate als einzig perennierendes Bevölkerungselement durchschnittlich eine phänomenale Lebensdauer zu erreichen pflegt.

\* \* \*

Woher stammen nun die drei hauptsächlichen Aufbau-Stoffe des von den Bienen zur Aufzucht der Brut

verwendeten und je nach der Brutsorte variierenden Futterbreies? — Die Diskussion dieser Frage ist sehr wichtig in Rücksicht auf den Kern unseres Themas. Es kann kaum ein Zweifel bestehen, dass da zwischen zweierlei Bezugsquellen zu unterscheiden ist. Die Kohlehydrate, Zucker und Fett, sind **körperfremde** Substanzen, zu denen die Rohmaterialien von draussen hereingebracht werden in der Form von Nektar und Blütenstaub. Das Eiweiss hingegen, für welches bei den Geschlechtstieren ein besonders starker Bedarf (durch ihre sexuelle Betätigung), vorhanden ist, scheint dagegen zum kleinsten Teile aus der Aussenwelt zu stammen; es ist **körpereigenes** Produkt der Arbeitsbienen, dessen Fabrikationswerkstätte in den bei den Bienen merkwürdig stark ausgebildeten Kopfdrüsen gelegen zu sein scheint. Das eiweisshaltige Drüsensekret wurde bis vor nicht langer Zeit aus dem Mitteldarm stammend gedacht; durch Schiemenz und Langer (1912) hat man seither den einwandfreien Nachweis erhalten, dass der Futtersaft die Protein-Substanz der Kopfdrüsen enthält. In der Eiweiss-Sekretion, wie überhaupt in der gesamten Nahrungsversorgung eines Bienenvolkes ist eine gewaltige Arbeitsleistung geboten: gilt es doch zur Hochsommerzeit täglich rund 12 000 Maden zu versorgen! — Nun haben wir vorhin schon angedeutet und durch unsere Tabellen veranschaulicht, dass die Zusammensetzung des Futterbreies wechselt. — Gleichzeitig ändert sich auch das Aussehen des Futterbreies; den Arbeiterlarven wird ein leicht milchig getrübler Saft verabreicht; derjenige der Drohnenlarven erscheint etwas dicker und trüber; das Königinlarvenfutter kann in Farbe und Konsistenz als ein weisslicher, kleisterartig steifer Brei bezeichnet werden. Während Arbeiter- und Drohnenbrut ein anfänglich sehr eiweissreiches Futter bekommen, — reicher noch als das der Königinlarve — wird die Eiweisszufuhr vom vierten Tage ab auf die Hälfte herabgesetzt und die Zucker-, resp. Honig-Fütterung gesteigert, indem im Blütenstaub ein Ersatz für die ausfallenden Drüsensekrete geboten wird. Das Königin-Larven-Futter ist während der gesamten Entwicklungszeit gleichmässig zusammengesetzt: es wird beinahe zur Hälfte aus Eiweiss-Substanz aufgebaut und behält diese Proportion; Honig wird spärlich verabreicht und Pollen gar nicht.



# Biene

## Geschlechts-Aufspaltung (Gonepitropie)

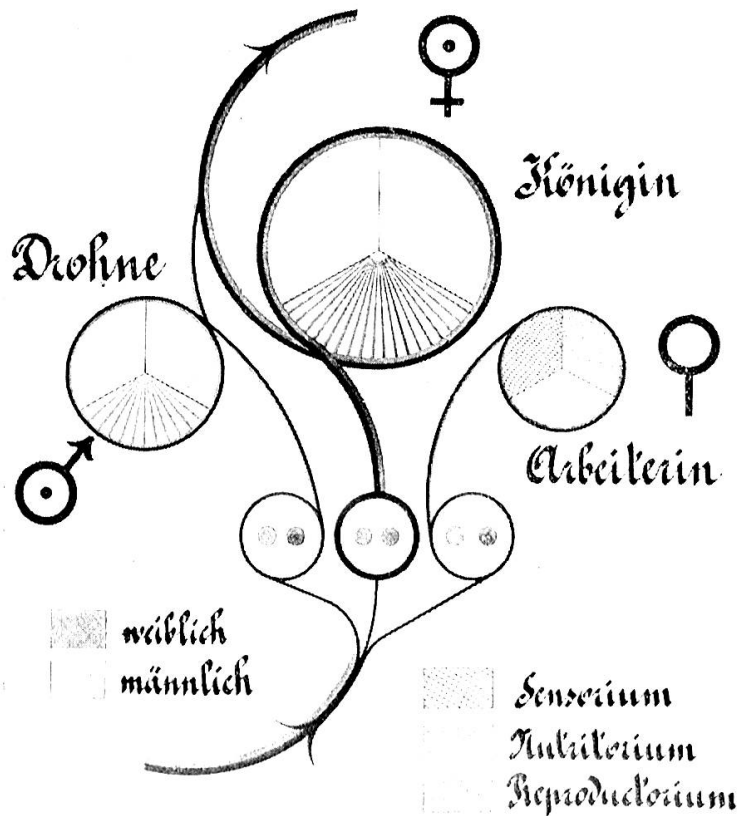


Tableau 2.

Mit dieser schematischen Übersicht wird bezweckt, die Auffassung des Verfassers über die Geschlechtsaufspaltung bei der Biene und überhaupt bei den staatenbildenden Hymenopteren verständlich zu machen, beziehungsweise speziell die Einrichtung, welche er mit dem Ausdrucke «Sexuelles Prokura-Verhältnis» oder «Gonepitropie» bezeichnet. (Näheres in der Abhandlung «Staatenbildung», Nr. 10 des Literatur-Verz.) Wenn bei den Geschlechtsbienen die Sinneswerkzeuge (Sensorium) und der Brutpflegetrieb (Nutritorium) schwächer ausgebildet sind, der Geschlechtsapparat (Reproduktorium) dagegen dominiert, so tritt das umgekehrte Verhältnis ein bei den Arbeitsindividuen. Die nebeneinander gestellten kleinen Kreise mit je einem Tüpfelpaar sollen zum Ausdruck bringen, dass in der betreffenden Zygote beiderlei Geschlechtsgameten zusammengetreten sind. (Bezüglich der Drohne ist die Reserve anzubringen, dass die Darstellungsweise des kleinen Kreises links bloss für die Dicksel'sche Theorie zutreffen würde; nach der allgemein herrschenden Auffassung aber, die auch von mir geteilt wird, müsste der links gelegene lichte Tüpfel, als Ausdruck der männlichen Geschlechtszelle, ganz in Wegfall kommen.)

Nach Originalentwurf von E. A. Goeldi, ungezeichnet von stud. Walther Goeldi.

Durch die wechselnde Dosierung der dreierlei hauptsächlichsten Futterbrei-Bestandteile ist mithin die Beeinflussung der numerischen Verhältnisse der einzelnen Kastenangehörigen eines Bienenvolkes tatsächlich der Willkür der Arbeitsbienen überantwortet. Sie können je nach Bedarf in jedem befruchteten Ei eine der schlummernden Anlagen erwecken: die zur Arbeiterin oder die zur Königin. Das durch Dickel hinzukommende Neue an der Sachlage würde darin bestehen, dass auch eine dritte schlummernde Anlage jener Beeinflussung unterläge, — diejenige zur Männlichkeit. Der Schwerpunkt in der Beeinflussung der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsauftrennung liegt, wie aus dem bisherigen deutlich hervorgeht, in der Art und Weise der Eiweiss-Fütterung. In den Drüsensekreten ruht offenbar der Schlüssel des Geheimnisses: diese stellen die Hauptsache dar; die Kohlehydrate dagegen spielen bei diesen Vorgängen eher nur eine nebensächliche Rolle. Unserer Meinung nach darf man diesen trophischen Prozess recht wohl als «Bespeichelung» der Larven bezeichnen, sobald man im Auge behält, dass es nicht die gewohnten Speicheldrüsen sind, welche das Drüsensekret liefern, sondern topographisch anders gelagerte, diesen Insekten eigentümliche Kopfdrüsen. Dickel versichert nun in einer Ende Mai dieses Jahres veröffentlichten Abhandlung<sup>1)</sup> durch eine längere Versuchsreihe festgestellt zu haben, dass selbst auf jungem Arbeiterzellenbau nach erfolgter Entweiselung häufig neben Königinnen auch Drohnen aus den nämlichen Larven nachgeschaffen werden. Er hält deshalb einwandfrei nachgewiesen: 1. den intermediären d. h. hermaphroditischen Charakter der Arbeiterlarven, 2. die geschlechtsbestimmende Wirkung der Drüsensekrete der Arbeiterbienen auf Grundlage besamter Eier.

\*        \*

---

<sup>1)</sup> „Die Geschlechtsbildungsweise bei der Honigbiene, wie deren grundsätzliche Bedeutung für die Geschlechtsbildungsfrage überhaupt“ in „Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie“, Bd. XI, Heft 5 u. 6. 31. Mai 1915, pag. 149—154.

Es muss nun für den vergleichenden Biologen eine interessante, ja geradezu von einer gewissen Spannung begleitete Aufgabe sein, Umschau zu halten bei den Geschlechtsbildungsverhältnissen anderer staatenbildender, akuleater Hymenopteren. Leider wird er bald die betrübende Erfahrung machen müssen, dass es in dieser Beziehung noch recht böse aussieht mit unseren derzeitigen Kenntnissen über diese Spezialfrage. Zusammenfassendes hierüber gibt es überhaupt nicht bis zu dieser Stunde, unseres Wissens. Was vorliegt, sind sehr vereinzelte Fragmente hinsichtlich der Ameisen; ferner auch einiges über Wespen und Hummeln, aber sie reichen nicht aus, um zu einer Meinung zu gelangen, in welcher Richtung die grössere Wahrscheinlichkeit einer Lösung des oben bei den Bienen angedeuteten Knotens liegen dürfte. So hat es denn auch keinen Wert, sich mit Besprechung dieser einzelnen Bruchstücke lange aufzuhalten.

Meine Absicht ist vielmehr, in Kürze einige Beobachtungen beizubringen, die ich im tropischen Brasilien vor einem Jahrzehnt bei meinen Studien über die Biologie der pilzzüchtenden Blattschneider-Ameisen zu machen Gelegenheit hatte hinsichtlich der Geschlechtsherausbildung. Diese Beobachtungen habe ich noch nirgends publiziert. Ich bringe sie heute in Ihrem Kreise deshalb, weil sie mir von einiger Wichtigkeit zu sein schienen, um das Problem der Sexualitäts-Entstehung bei den sozialen Hymenopteren von einer neuen Seite her zu beleuchten.

In erster Linie muss ich daran erinnern, dass es uns in Pará, an der Mündung des Amazonasstromes, gelungen ist, die gesamte Entwicklung des recht komplizierten Staatswesens bei den genannten, unterirdisch lebenden Ameisen durch methodische Laboratoriumszucht in ihren allgemeinen Grundrissen zu verfolgen und im Zusammenhang aufzuklären.\*) Die begattete Königin, die «Ameisenmutter», wurde vom Augenblicke des Eingrabens, nach vollendetem Kopulationsfluge, ab in allen ihren Manipulationen kontrolliert und selbst photographiert, bis zur

---

\*) Ausführlicheres betreffend die Biologie dieser Ameisen ist zu finden in der reichlich illustrierten Brochüre des Verfassers «Der Ameisenstaat. Seine Entstehung und seine Einrichtung, die Organisation der Arbeit und die Naturwunder seines Haushaltes» (Leipzig u. Berlin, B. G. Teubner, 1911), ferner in der Arbeit von J. Huber: «Ueber die Kolonien-Gründung bei *Atta sexdens*» in «Biolog. Centralblatt»; Bd. 25 (1905).

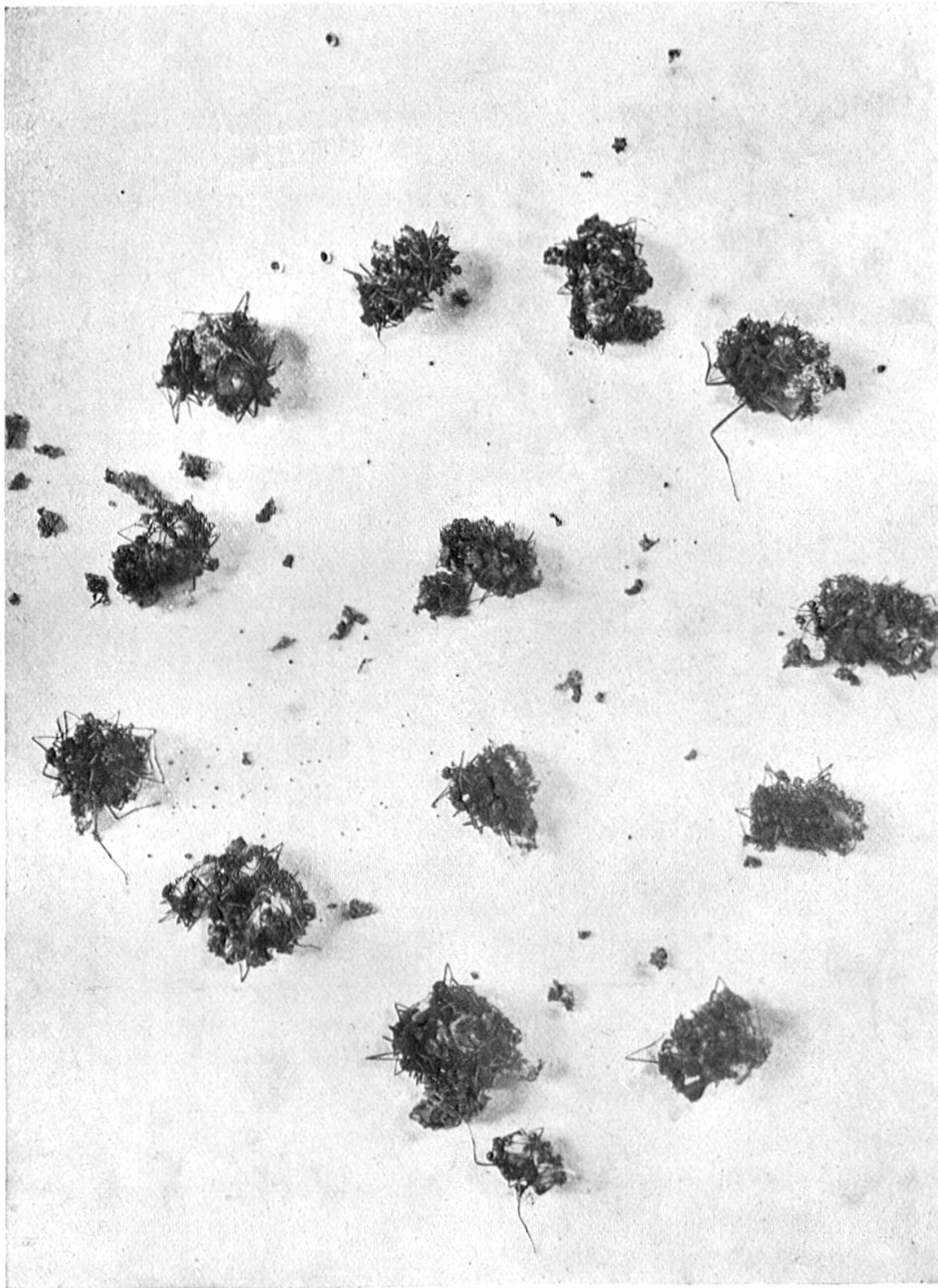


Tableau 3.

**Brutknäuel**, welche aus den unterirdischen Pilzgärten der Blattschneider-Ameisen (*Atta sexdens*) im Freien ausgegraben wurden und im Spätjahre dem Erscheinen der Geschlechtstiere vorausgehen. In lebendem Zustande photographiert, in Pará (Mündung des Amazonasstromes), zwischen 1905 - 1907. Natürliche Grösse

Jeder Knäuel wird gebildet durch eine Anzahl (halbes bis ganzes Dutzend) von Arbeitsameisen der Kasten mittlerer Grösse, welche sich, wie hypnotisiert, völlig unbeweglich verhalten und mit ihren Leibern eine in der Mitte des Gebildes liegende grosse, weisse Larve einhüllen. Man sieht dieselbe fast in allen Knäueln durchschimmern. Diese Larven sind die Jugendzustände der erst gegen Jahresende und Regenzeit auftretenden geflügelten Geschlechtstiere. Sie unterscheiden sich auf den ersten Blick durch ihre viel bedeutendere Grösse von den das Jahr hindurch im Saüba-Ameisennest stetsfort anzutreffenden gewöhnlichen Larven von Arbeitsindividuen. — In diesen Brutknäueln der neotropischen Atta-Ameisen liegt das biologische Äquivalent vor für die verbesserten Aufzuchtbedingungen (Raum, Futter in qualitativer und quantitativer Hinsicht), welche im Bienenhaushalte von den Arbeitsbienen den Larven der Geschlechtsindividuen (Weisel und Drohnen) geboten werden. (Photographie von E. A. Goeldi.)

Bildung eines nach Tausenden von Bürgern verschiedener Kasten zählenden Ameisenvolkes, das sich in nichts mehr unterschied von einem in der freien Natur auf normalem Wege hervorgegangenen. Dazu benötigte es durchschnittlich mindestens ein halbes Jahr.

Die gewöhnlich um Weihnachten herum im Freien nach dem Kopulationsfluge beim Versuche, sich im sandigen Boden einzugraben, abgefangenen «Saúba»-Weibchen brauchten etwa 40 Tage bis zum Ausschlüpfen der ersten Arbeitsameisen, die regelmässig den mittleren und kleineren Kasten angehörten. Doch bald kommen auch grössere Larven zum Vorschein, aus denen die Transport- und Blattschneider-Individuensorten hervorgehen. Der ganze «Saúba»-Ameisenstaat besteht bis gegen Ende des ersten Jahres ausschliesslich aus weiblich veranlagten Individuen, — d. h. aus der Königin-Mutter, plus den bezüglich ihres Kalibers und ihrer Funktionen recht verschiedenen Kasten von Arbeitsameisen. Brut von typischen Geschlechtstieren gibt es bis gegen Oktober des folgenden Jahres entschieden nicht, weder im Freien, noch bei Laboratoriumszuchten, und zwar weder von weiblichen, noch von männlichen.

Die Entstehung der Geschlechtstiere bei Laboratoriumszuchten zu verfolgen, ist die einzige Wissenslücke, die wir in der Biologie der neotropischen *Atta*-Ameisen übrig liessen und die auch noch auszufüllen wegen Zeitmangels uns nicht mehr beschieden war. Unsere anderweitigen Erfolge berechtigen mich indessen zu dem Ausspruch, dass ich nicht einzusehen vermag, warum es mir nicht hätte gelingen sollen, auch noch diesen Schlussstein der ganzen biologischen Problemkette einzufügen.

Gräbt man einige Wochen vor Jahresende und Eintritt der Regenzeit, wo das Ausschwärmen der geflügelten «Saúba»-Ameisen erfahrungsgemäss zu erwarten ist, im Freien einen Bau aus, so stösst man nun regelmässig an einzelnen Stellen der Pilzgärten und inmitten des dort herrschenden Gewimmels, auf merkwürdige Knäuel von Haselnussgrösse, deren Wesen einem erst nach längerer Prüfung klar zu werden beginnt. Es sind nämlich Brutknäuel, bestehend aus einem halben bis einem ganzen Dutzend Saúba-Arbeitsameisen mittleren und kleineren Kalibers, welche anscheinend in tiefem Schläfe oder in völliger Hypnose befangen,



durch ihre gänzliche Passivität auffallen und in ihrer Mitte eine grössere, korpulente Ameisenlarve einhüllen.

Für diese Brutknäuel gilt das stoische «Nihil admirari»: sie lassen sich als willenlose Bälle hin und her werfen und es bedarf zum Beispiel schon eines längeren Aussetzens an der brennenden Sonne und eine starke und anhaltende Belästigung, um einiges Leben an diesen an Dornröschensage und Zauberspuk erinnernden Gebilden zu erwecken. Man kann sie denn auch z. B. bequem abphotographieren; bloss hin und wieder gewahrt man ein leichtes Zucken eines Beines. Eine derartige Photographie habe ich mitgebracht, um sie Ihnen zu unterbreiten. So kann man denn auch derartige Knäuel in Spiritus und jede abtötende Flüssigkeit werfen; die schlafende Leibgarde wird sich aufopfern und sterben, ohne vorher erhebliche Anzeichen von Bewusstseinswiederkehr zu geben.

Was bedeuten diese Brutknäuel? — Es sind zweifellos die heranwachsenden Larven der Geschlechtsgeneration, die Larven zu den geflügelten Weibchen und Männchen. Etwas Anderes können sie nicht sein, angesichts der verschiedenen Erwägungen, welche sich uns aufdrängen; vor allem kommt das zeitliche Moment in Betracht. Ohne es bisher direkt beweisen zu können, bin ich der Überzeugung, dass diese Brutknäuel, gegenüber der gewöhnlichen Fütterungsweise der normalen Arbeiterlarven mit Pilzkohlrabinahrung, eine besondere Art der Larvenaufzucht darstellen. Wahrscheinlich spielt die Be-speichelung, d. h. die Verabfolgung von Drüsensekreten an die Larve durch die weiblichen Leibgardeameisen eine grosse, in ihren Einzelheiten eben noch nicht klar vorliegende Rolle. Diese spezielle Ernährungsweise besteht vermutlich gleichzeitig neben der anderen normalen durch Pilzfutter. Zur Annahme, dass in solchen Brutknäueln der Bildungsherd sowohl für weibliche Geschlechtstiere als auch für männliche — und darin liegt der springende Punkt — vorliegt, werde ich durch eine einfache Erwägung geführt. Da die Königin erfahrungsgemäss, soweit meine eigenen Beobachtungen reichen, wenigstens nach Grösse und Kaliber bloss einerlei Eier legt und im herangewachsenen Ameisenstaat keineswegs mehr um deren Schicksal sich kümmert, muss notwendig die Bestimmung über den Ausfall des Ge-

schlechts der Eier und Larven bei den Arbeitsameisen liegen. Diese Arbeitsameisen, geschlechtlich rudimentär verbliebene Weibchen, vermögen es mithin, aus einem indifferenten, aber befruchteten Ei jeweils nach ihrem Gutfinden, aber durch wissenschaftlich noch unaufgeklärte Prozesse, eine geflügelte, weibliche oder männliche Geschlechtsameise hervorgehen zu lassen, ganz analog den vom Bienenhaushalt geschilderten Verhältnissen bezüglich Weisel und Drohnenaufzucht. Und diese Analogie eben ist es gerade, welche für mich persönlich die Veranlassung bildet, für die bisher vielfach als wissenschaftlich unhaltbar behandelte Erklärung Dickel's von der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene doch etwas mehr Beachtung zu wünschen, als es bisher in Zoologenkreisen der Fall gewesen.

In der Drüsensekret-Diät oder in der sog. «Bespeichelung» könnte nach meiner Ansicht jener trophische Faktor vorliegen, welcher sowohl bei Biene als bei der Ameise über Arbeiter-Ei oder Geschlechtstier-Ei entscheidet, als vielleicht auch bis zu einem gewissen Grade hinsichtlich dieses letzteren über Männlich oder Weiblich entscheiden mithilft. Hier möchte ich noch die Mitteilung anfügen, dass derartige merkwürdige Brutknäuel, welche ich regelmässig bei neotropischen Atta-Arten beobachten konnte, schon vor manchen Jahren von Forel in einem Falle bei gewissen exotischen (?) Formiciden gesehen worden sind, allerdings ohne dass, meines Wissens, genauere Studien über Schicksal und Bedeutung derselben zur Veröffentlichung gelangt wären. (Ich habe den betreffenden Passus nicht mehr auffinden können.) An dieser Stelle wäre auch noch auf die Ausführungen von Escherich, in «Die Ameise» (1906) bezüglich der Streitfrage über «blastogenen» und «trophogenen» Polymorphismus pag. 50, 51) zu verweisen.

\*

\*

\*



## II.

Bis hieher habe ich denselben Gedankengang inne gehalten, der sich in einem Referate niedergelegt findet, welches vor etwas mehr als einem Jahre, im September 1915, an der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft in Genf, im Schosse ihrer Filiale, der Schweiz. Entomologischen Gesellschaft, gehalten wurde. Seit-her aber hat die Angelegenheit noch eine beträchtliche Zuspitzung erfahren, die mich eigentlich dazu veranlasst, jenes Referat wieder à jour zu bringen.<sup>1)</sup> Einerseits hatte ich Gelegenheit bekommen, die sehr gründlichen und wissenschaftlich jedenfalls volles Vertrauen erweckenden «Cytologischen Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene» von Dr. Hans Nachtsheim (früher in Freiburg, jetzt in München), sowie andere neuere Abhandlungen desselben Autors aus den Jahren 1912 und 1913 durchstudieren zu können, die ein modernes Bollwerk zur bisherigen Dzierzon-Auffassung genannt werden dürfen. Andererseits veröffentlicht Friedrich Dickel, Vater, in der «Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie» seit Mai 1915 bis heute gewissermassen eine Art von Streitschrift in Form einer Serie von Aufsätzen, deren Ende erst kürzlich erschienen ist, unter dem Titel: «Die Geschlechtsbildungsweise bei der Honigbiene, wie deren grundsätzliche Bedeutung für die Geschlechtsbildung überhaupt.» Sie ist jedoch leider von einer ermüdenden Weitschweifigkeit, und weder die nicht immer massvoll gehaltene Polemik gegen Nachtsheim, noch die literarischen Zurechtweisungen an seinen eigenen Sohn Otto Dickel, der in einer grösseren Abhandlung auch eine Lanze im Turnier brechen wollte, vermögen für die Bewältigung der Lektüre ein ausreichendes Mass von Interesse und Geduld zu erwecken. Wenn einerseits in F. Dickel der selbstbewusste langjährige Praktiker der Bienenzucht seine Überlegenheit zum Ausdruck gelangen lassen will, so veranlasst uns andererseits in H. Nachtsheim und seinen Parteigenossen die elegante, mikro-

<sup>1)</sup> Das damalige Referat hatte nachstehenden Titel, unter welchem ein Auszug von wenigen Zeilen im Jahresbericht der Genfer Sitzung erschienen ist: «Neue Forschungen über Geschlechtsentstehung, Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverteilung bei den staatenbildenden Insekten, speziell bei der Honigbiene und bei neotropischen Ameisen.»

skopische Technik und die Beherrschung subtiler Fragen vergleichender Embryologie und Cytologie zu gebührender Anerkennung der Verdienste dieser modernen Zoologenschule.

\*                      \*

Angesichts also der neuerdings nachgerade recht unerquicklich gewordenen Kontroverse muss es dem nüchtern denkenden Biologen förmlich zum Bedürfnis werden, die gesamte Sachlage von einem unbefangenen Standpunkte aus zu überschauen. Es muss mithin der Wunsch rege werden, sich darüber Rechenschaft zu holen, ob nicht am Ende sowohl der eine, als auch der andere aus gewissen Beobachtungen und Tatsachen irrtümliche Folgerungen und Trugschlüsse ziehe und ob die ganzen Missheiligkeiten bezüglich der Geschlechtsentstehung bei der Honigbiene, speziell der Drohnen, nicht etwa auf eine falsche Fragestellung herauskommen. Inwiefern eine solche Deutung möglich sein könnte und auf welchem Wege eine Lösung dieses verworrenen Knäuels von Teilproblemen eventuell zu finden wäre, darüber möchte ich mich in einer kurzen Betrachtung äussern.

Bringen wir zunächst noch einmal die Sachlage auf ihre kürzeste Formel. Auf der einen Seite sagt die bisherige, durch Dzierzon aufgebrachte Lehre aus, dass die Drohne, d. h. das männliche Geschlechtstier, gesetzmässig nur aus einem unbesamten und unbefruchteten Ei hervorgehe. Auf der anderen Seite behauptet F. Dickel und seine Schule, dass auch das Drohnenei besamt und befruchtet sei und dass andere später hinzutretende Faktoren für die Geschlechtsbestimmung ausschlaggebend in Betracht kämen. Da stehen sich zwei Meinungen gegenüber, die auf den ersten Blick völlig unvereinbar sind und zwischen denen es keine vermittelnde Brücke zu geben scheint.

Wie nun, wenn die unüberbrückbare Kluft bloss eine vermeintliche wäre? Wir brauchen nur folgende Erwägung als zulässig hinzunehmen: Man mache den gebührenden Unterschied zwischen **Besamung** schlechthin und tatsächlicher **Befruchtung**. Wenn nun einerseits das weiblich veranlagte Bienenei (Arbeiterin, Königin) regelmässig besamt und wirklich befruchtet wird, woran ja niemand zweifelt, könnte andererseits das Drohnenei nicht etwa zwar besamt sein, aber in letzter Instanz unbefruchtet bleiben?

Man wird mich nun sofort fragen, wie etwas Derartiges möglich werden könnte. Ich denke mir die Sache so: Die Königin in einem normalen Stocke legt zu gegebener Zeit bloss einerlei, gleichartige, besamt austretende Eier, sowohl in die Arbeiterzellen als in die Drohnenzellen ab. Während das besamte Ei in der Arbeiterzelle ungestört und beschleunigt seine Weiterentwicklung antritt, welche in diesem Falle durch die Befruchtung wahrscheinlich schon innerhalb der ersten Stunde eingeleitet wird, könnte ein gleichfalls besamtes und in jeder Hinsicht ähnliches Ei in der Drohnenzelle durch ein unverzügliches Einschreiten seitens einer Arbeitsbiene an der Befruchtung gestört und verhindert werden. Man weiss nun, dass jedes Mal, nachdem die Königin in eine Brutzelle irgend welcher Art ein Ei abgelegt hat, sofort eine Arbeitsbiene in diese Zelle hineinkriecht und sich ein Weilchen darinnen zu schaffen macht. Die Arbeit wird in erster Linie in Kontrolle über die sogenannte «Bestiftung» der Zelle bestehen, d. h. in der Versicherung über gehörige Stellung und Lage des Eies mit der Mikropyle nach oben. Aber es ist nicht nachgewiesen, dass hierin die alleinige Verrichtung vorliege. Ein einziges, winziges Tröpfchen eines sauren Sekretes, aus dem Munde oder aus der Afteröffnung, oben auf die Umgebung der Mikropyle des Eies abgegeben, würde sicherlich genügen, um die dort befindlichen Spermatozoën zu lähmen, am Eintritt ins Innere des Eies und somit an der Befruchtung zu verhindern.<sup>1)</sup> Das Drohnenei könnte also zwar seitens der Königin besamt, trotzdem aber durch nachheriges Dazwischentreten und Gegenprozedur einer diensttuenden Arbeitsbiene nicht effektiv befruchtet, sondern vielmehr kurzweg «sterilisiert» worden sein.

Damit wäre für den sehr merkwürdigen und mysteriösen Vorgang der Drohnenentstehung eine befriedigende Erklärung gewonnen und die vorhin geschilderten Widersprüche und Streitigkeiten fielen von selbst dahin. Die von beiden Seiten gesuchte Wahrheit käme de facto völlig weder der einen noch der andern

---

<sup>1)</sup> Nachtsheim hat nachgewiesen, dass normalerweise Polyspermie stattfindet bei Befruchtung des Bieneneies. Es sollen 3—4 bis 7 eingedrungene Spermatozoën bei einem und demselben Ei zur Beobachtung gelangen.

Partei zu, denn sie läge dann in der Mitte zwischen beiden. Es ergäbe sich daraus ein heilsames Exempel für die beste Art naturwissenschaftlicher Forschung: tolerante Zusammenarbeit von Theorie und Praxis.

Es sei mir gestattet, daran zu erinnern, dass mir ein solcher Gedankengang zwanglos nahe gelegt wurde durch meine mehrjährigen Beobachtungen an jenen besonders geeigneten Blattschneiderameisen des tropischen Südamerika. Da konnte ich mich vollauf überzeugen, dass der Entscheid über das geschlechtliche Schicksal der Eier eben nicht bei der Königin ruht, die hiebei insofern eine rein passive Rolle spielt, als ihr die Eier einfach weggenommen werden, sondern bei den um alle Fragen des Wohles vom Ameisenstaat hochgradig interessierten Arbeitsindividuen.

\* \* \*

Mit Befriedigung ersehen wir nachträglich, dass in der Neuzeit auch ganz autoritative Stimmen von Männern verlauten, welche den erfahrenen Imker und den Berufsnaturforscher in einer Person vereinigen, die die bisherige Drucktheorie nach Dzierzon ebenfalls rundweg ablehnen. Prof. Dr. H. von Buttel-Reepen schreibt in seinem sehr verdienstvollen Buche «Leben und Wesen der Bienen» (1915) wörtlich: «Des weiteren geht aus allem diesem hervor, dass die alte Imkeridee, die sich auch schon in wissenschaftlichen Kreisen sonderbarerweise Disputationsrecht erworben hat, nach welcher die Königin durch den Druck der Zellenwand bewogen würde, das Geschlecht der Eier zu bestimmen, unrichtig sein muss. Bestiftet die Mutterbiene die engen Arbeitszellen, so soll sie befruchtete Eier absetzen, während sie in die weiten Drohnenzellen, die also keinen Druck auf das Abdomen ausüben, die unbefruchteten legt. Man nimmt hierbei an, dass dieser Druck reflektorisch auf die Muskulatur des Samenausführganges wirkt und je nach der Zellenart Sperma zum Ei zulässt oder nicht. Diese sehr oberflächliche Drucktheorie wird schon dadurch hinfällig, dass die Weiselzellen, in die natürlich befruchtete Eier abgesetzt werden, noch viel weiter sind als die Drohnenzellen und dadurch, dass die Königin bereits kaum zu einem Drittel fertige Zellen, einerlei

welcher Gattung, bestiftet, deren Wandungen also noch gar nicht druckfähig sind» (pag. 241). An anderer Stelle stosse ich auf den Passus: «Aus anatomischen, physiologischen und biologischen Gründen müssen die Eier alle gleichartig sein und alle können eventuell befruchtet oder unbefruchtet abgesetzt werden» (pag. 41). Dagegen habe ich keine direkt aufklärende Äusserung dieses Autors darüber ausfindig machen können, auf welchem anderen Wege er sich denn die Entstehung der unbefruchtet bleibenden Drohneneier zurecht legt. Es wäre denn, dass die gesuchte Erklärung in seinem Satze läge, «dass die Bestiftung der Geschlechtszellen an gewisse biologische Perioden gebunden ist, während die Erzeugung der Arbeiter nur im Hochherbst und Winter eine mehr oder minder grosse Unterbrechung erleidet» (pag. 240).

\*

\*

\*

Die Art und Weise, wie sich die Geschlechtsherausbildung und Geschlechtsaufspaltung bei den Bienen und den stechenden Hymenopteren vollzieht, will gebieterisch unter dem erweiterten Gesichtswinkel des Generationswechsels in Verbindung mit der Parthenogenese überhaupt betrachtet werden. Es liegt ein Erscheinungskomplex vor, wie er innerhalb des Stammes der Arthropoden vielfach zur Beobachtung gelangt, einerseits einen gewissen Betrag gemeinsamer Züge, andererseits gleichzeitig aber auch innerhalb der einzelnen Ordnungen und Familien gewisse eigenartige Wege erkennen lässt. Eine solche Eigenartigkeit wird z. B. gerade bei den stechenden Hymenopteren, die ja besonders das merkwürdige Phänomen der Staatenbildung mit Arbeitsteilung sexueller Verhältnisse aufweisen<sup>1)</sup>, darin geboten, dass es hier anscheinend speziell die Männchen sind, welche auf parthenogenetischem Wege entstehen (die sog. «Arrhenotokie» v. Siebolds), im Gegensatze zu den successiven parthenogenetischen Weibchengenerationen, wie sie für nicht staatenbildende Insekten und Gliedertiere (Aphiden, Daphniden u. s. w. charakteristisch sind. Ein kollektiver Zug sämtlicher Parthenogenesis-Vorkommnisse innerhalb der Arthropodenreihe ist hingegen in dem Umstande zu erkennen, dass das

<sup>1)</sup> Vergleiche hiezu meine frühere Arbeit: «Das die Staatenbildung bei den Insekten regulierende Naturgesetz». (No. 10 des Literatur-Verz.).



Auftreten der Geschlechtsgeneration zeitlich nicht regellos erfolgt, sondern mit einer an eine gegebene Jahreszeit gebundenen Periodizität verknüpft ist. Es sind in letzter Instanz immer saisonale Faktoren, welche die Gestalt des Bildes vom Entwicklungsverlauf solcher Gliedertierarten beeinflussen, die kleinen parthenogenetischen Ringel am Gesamtzyklus enger oder weiter ziehen und endlich zum jährlichen Abschluss bringen. So ist denn auch der jahreszeitliche Einfluss von ersichtlicher Wirkung am Staatswesen der Bienen und Ameisen. Bei den Bienen sind die ersten Frühjahrsmonate ausschliesslich der Aufzucht der Arbeitsindividuen gewidmet; allmählich geht's an die Aufzucht von Drohnen und schliesslich an diejenige von etlichen jungen Königinnen. Bei den Ameisen, speziell bei den von mir konsequent beobachteten neotropischen Blattschneiderarten, fällt hingegen die Heranzucht von beiderlei Geschlechtstieren so ziemlich auf das Spätjahr. Da scheint auf den ersten Blick ein Gegensatz zwischen Bienen und Ameisen vorzuliegen. Genau zugesehen ist wohl ein Unterschied da, aber kein eigentlicher Gegensatz. Denn bei der Biene ist im Schwärmen eine Aufspaltung des Staates mit seiner Bürgerschaft und Arbeitskraft in zwei Teilgebilde gegeben und da der abgestossene Schwarm noch ein gewaltiges Arbeitspensum vor sich stehen hat mit Herrichtung und Verproviantierung seiner neuen Behausung, muss er zeitig im Jahre die dynastischen Familienfragen regeln: die Geschlechtsgeneration tritt also relativ früh auf den Schauplatz. Der Ameisenstaat hingegen spaltet sich nicht auf; wenn die beiderlei Geschlechtstiere nur bis gegen das Spätjahr hin fertig werden, um durch das überwinternde, befruchtete Weibchen im nächsten Frühjahr die Neugründung einer Kolonie einzuleiten, so genügt es, denn es ist eben weniger Eile nötig bei dem einfacheren Arbeitsprogramm.

Bei welcher Individuensorte des Bienen- und Ameisenstaates ist nun aber das am feinsten reagierende Körpergefühl für jahreszeitliche Faktoren und die grösste Befähigung zu zweckdienlicher Organisation gesellschaftlicher Arbeit vorauszusetzen?

Für mich kann nicht der geringste Zweifel bestehen: es ist die Arbeiterinnengilde, sowohl bei den Ameisen als bei den Bienen, und nicht die Königin. Nach meiner Überzeugung ist

denn auch die Regulierung über die numerische Zusammensetzung der diversen geschlechtlich abgestuften Einwohnertypen eines solchen Insektenstaates eine ausschliessliche Funktion der Arbeiterindividuen. Und wer aus eigener Beschäftigung mit diesen Tieren auch nur eine Ahnung bekommen hat, wie mannigfacher Art die wunderbaren Verrichtungen der Arbeiterkaste tatsächlich sind, der wird meine Meinung begreiflich finden, wenn ich diese Arbeiterkaste auch noch für den Entscheid und Ausfall der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverteilung direkt verantwortlich halte.

Meine Herren! Was der Referent Ihnen bieten konnte, ist sicherlich gar nicht dazu angetan, bei Ihnen die Vorstellung aufkommen zu lassen, dass das in unserem Thema umschriebene Problem heute schon ein allseitig abgeklärtes sei. Wohl war die Naturgeschichte der Honigbiene von altersher für den denkenden Menschen ein Studienobjekt von besonderer Anziehungskraft, Fertig ausgebaut ist sie aber trotzdem noch lange nicht. Manche Wissenslücke besteht noch und bezüglich wichtiger Detailfragen, die man längstens als beantwortet und abgetan glauben könnte, hat ein ehrliches Forschungsbekenntnis zu lauten: «non liquet». Es fehlt sogar nicht an skeptischen Äusserungen in dem Sinne, dass einzelne dieser übrig gebliebenen Rätsel vielleicht überhaupt nie gelöst werden können. Ihnen einen Einblick in die Grösse der sich anbietenden Schwierigkeiten zu verschaffen, war ein Hauptzweck des heutigen Vortrages. Man braucht nun allerdings als Naturforscher in erkenntnistheoretischen Dingen weder übermässigem Optimismus zu huldigen, noch von trübseherischem Skeptizismus nach Faust'scher Art sich allzusehr bedrücken zu lassen. Aber davon möchte ich bei heutiger Gelegenheit öffentlich Zeugnis ablegen, dass ich auf Grund eines erfahrungsreichen Forscherlebens mich völlig einverstanden erklären kann mit dem vor mehr als einem Jahrhundert gefallenem Ausspruch des geistvollen Physikers und Naturphilosophen G. Chr. Lichtenberg (1742—1799), der da lautet: «Was jedermann für ausgemacht hält, verdient am meisten untersucht zu werden.»

---



# Biene

## A. Progamer Entscheid über das Geschlecht

Es sind zwei Arten von Eiern „männliche“ und „weibliche“ vorhanden.

Weibchen heterozygotisch, mit männl. Faktor m und weiblichem Faktor W, die je an 1 Chromosom geknüpft sind, W dominiert (..... m + W). Die Eier (Gameten des ♀) enthalten entweder nur m oder nur W. Durch die Besamung kommt immer m hinzu (Männchen homozygotisch ..... m + m). Ohne Befruchtung müssten dann eigentlich Tiere mit m (Männchen) und Tiere mit W (Weibchen) entstehen. Wenn tatsächlich ohne Besamung und Befruchtung nur Männchen sich entwickeln, so müsste man die Hilfhypothese machen, dass bei ausbleibender Befruchtung bei den Reifeteilungen oder später W aus allen Eiern eliminiert wird.

Bei Vorhandensein von Samen 2 Möglichkeiten:

1. Die Samenfäden vermögen in die männlichen Eier nicht einzudringen; so werden automatisch nur die weiblichen Eier befruchtet (m + W). Es wäre nun möglich, dass zu verschiedenen Zeiten der ganzen Legeperiode das % Verhältnis der zur Reife kommenden männlichen und weiblichen Eier verschieden ist, z. B. zu Anfang des Jahres mehr die weiblichen, zu Ende des Jahres mehr die männlichen Eier reifen usw.
2. Alle Eier werden besamt, es entstehen:
 

	♂	♀
(50%) Zygoten m W und		
(50%) „ m m		

Man müsste auch hier annehmen, dass die Königin entweder merkt, ob sie ein weibliches (ev. schon befruchtetes, in Entw. begriffenes) Ei legt, oder ein männliches, und dass sie je nachdem eine Arbeiterzelle oder eine Drohnzelle besetzt,

oder dass sie zuerst die schöneren Zellen bevorzugt gerade zur Zeit, wo sie noch weibliche Eier legt (doch wären in diesem Fall viele Versehen u. Ausnahmen von der allgemeinen Regel zu erwarten).

## B. Syngamer Entscheid durch die Befruchtung

Alle Eier gleich vor der Besamung-Befruchtung.

Weibchen und Männchen heterozygotisch. (Weibchen m + W, Männchen M + w.) Man könnte annehmen, dass bei den Reifeteilungen der Eier stets W austritt, aber bei unterbleibender Befruchtung geschwächt wieder ins Ei eintritt. Aus unbefruchteten Eiern würden sich dann Männchen M + w entwickeln.

In diesen Männchen müsste der recessiv gewordene Faktor W in der Keimbahn wieder verstärkt werden, so dass die männlichen Keimzellen zur Hälfte den Faktor m, zur Hälfte ein dominierendes W enthalten. (Alle diese notwendigen Hilfhypothesen erscheinen einstweilen nicht besonders wahrscheinlich.)

Für die Befruchtung kämen nur Eier mit m aber 2 Sorten von Spermien (mit m und mit W) in Betracht. Es sind 2 Hauptfälle denkbar:

1. Beide Sorten von Spermien sind fähig zu befruchten. Es entstehen 2 Sorten befruchteter Eier
 

50% mit m und W
50% mit m und m.

Erstere bilden Weibchen, letztere werden zu Männchen. Da aber beide Sorten von Spermien von Anfang an im Receptac. seminis der Königin da sind, müssten jederzeit promiscue durchschnittlich gleich viel befruchtete Eier beider Sorten gebildet werden. (!)

Vielleicht könnten die ohne Befruchtung entwickelten Männchen von den nach Befruchtung entwickelten Männchen etwas verschieden sein, und bei Anwesenheit eines W-Rudimentes im Ei eine gewisse Tendenz zum Weiblichen besitzen. In anderer Hinsicht werden natürlich die ohne und mit Befruchtung entstandenen Männchen deutlich verschieden sein können. (Bastardierungsversuche.

Ein Unterschied zwischen den befruchteten Eiern mit m W und denjenigen mit m m könnte eventuell von Anfang an vorhanden sein, wegen Verschiedenheit der unbefruchteten männlichen und weiblichen Eier (Fall A 1),

oder man müsste annehmen, dass die Befruchtung schon im Eileiter stattfindet, und dass sich je nach der Entwicklung zum Männchen oder Weibchen früh, bis zur Eiablage ein Unterschied heraus bildet. Die Königin müsste diesen Unterschied merken, und die Eier mit m und W in die Arbeiterzellen, die Eier mit m und m in die Drohnzellen legen.

## C. Epigamer Entscheid

durch äussere Eingriffe nach der Besamung resp. Befruchtung.

Eier alle gleich, vor der Besamung.

1. alle besamt. Befruchtung durch Eingriff der Arbeiterinnen verhindert oder rückgängig gemacht an allen in den Drohnzellen untergebrachten Eiern. (Goeldi)  
Alle diese und alle unbesamten Eier werden zu Drohnen.
2. durch verschiedene Behandlung, namentl. Ernährung von Eiern, welche alle gleich und alle besamt und befruchtet sind, können Königinnen, Arbeiterinnen oder Drohnen gezüchtet werden. (Dickel u. s. Schule.)

2. Die Sorte von Spermien mit m bildet sich zurück resp. kann nicht zur Befruchtung verwendet werden (ungeeignete Form etc.) Analoga bekannt.

Nur die in die Arbeiterzellen abgelegten Eier werden besamt. Die Königin entscheidet entweder willkürlich je nach dem Aussehen der Zellen (sie könnte z. B. so lange sie Samen disponibel hat, zuerst die engeren, schöngeglätteten Zellen besuchen) — oder automatisch-reflektorisch z. B. nach der „Drucktheorie“, indem bei den engen Arbeiterzellen durch Reizauslösung das Receptac. seminis geöffnet wird.

## I. Nachtrag.

---

Unser hochgeehrter Herr Kollege Prof. Dr. H. Strasser, derzeitiger Präsident der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, hatte die besondere Freundlichkeit und Aufmerksamkeit, mir schon am Nachtage (5. Nov.) «in Nachwirkung des Vortrages und der daran geknüpften Diskussion eine tabellarische Übersicht zu überbringen, in welcher die bei der Geschlechtsentscheidung bei den Bienen in Betracht kommenden Hauptmöglichkeiten in bequemer synoptischer Form nebeneinander gestellt werden». Mit Vergnügen mache ich von der Erlaubnis Gebrauch, diese die vererbungstheoretische Seite des Problems näher beleuchtende Tabelle hier im Anhang ebenfalls zum Abdruck zu bringen.

Bern, den 13. Nov. 1916.

E. A. Goeldi.

## II. Nachtrag.

---

Gerade noch vor Schluss der Drucklegung erhalte ich heute durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. Otto Morgenthaler, (Abteilung für Bienenkrankheiten an der Schweizerischen milchwirtschaftlichen und bakteriologischen Anstalt auf dem Liebfeld bei Bern) Kenntnis von dem Umstande, dass im Maiheft d. J. (No. 5) des «*Bulletin de la Société Romande d'Apiculture*» (Lausanne) von einem Herrn *Bourgeois*, Mitarbeiter der Zeitschrift und langjährigem Bienenzüchter, ein Aufsatz erschien, betitelt «De la formation des sexes chez les abeilles», worin eine Theorie über die Geschlechtsbestimmung der Bienen entwickelt wird, welche in der Hauptsache vollständig mit der meinigen übereinstimmt (pag. 102—105). Der Verfasser spricht da ebenfalls von einer «défécondation des oeufs fertilisés» durch die Arbeiterinnen (avettes) und von einem «ausschliesslichen Monopol der Arbeiterinnen» an der Entscheidung über das

Geschlecht der Brut. Das Wesentliche an dem Gedanken-  
gange kommt in dem Satze zum Ausdruck: «Les avettes, par  
un moyen inconnu des savants, opèrent sur un œuf fécondé  
(femelle), c'est-à-dire à doubles particules sexuelles; la mentalité  
de la colonie et le désir du moment peuvent déterminer les  
abeilles à supprimer une particule sexuelle, ce qui rendra  
l'œuf, précédemment fertilisé, vierge ou mâle. Cette explication,  
que je crois réellement scientifique, mettrait la théorie et l'ob-  
servation d'accord.» Die Ausführungen des Herrn *Bourgeois*  
sind hochinteressant und gewinnen noch ganz besonders an Wert  
durch die Tatsache, dass sie sich auf Beobachtungen und Ex-  
perimente stützen, die während einer Praxis von 30 Jahren am  
Bienenstande gesammelt wurden. — Es ist völlig klar, dass die  
Resultate des Herrn *Bourgeois* und die meinigen gänzlich unab-  
hängig von einander zu Stande kamen, da schon die Wege  
durchaus divergieren. Ich wurde zu meinem gelegentlich meines  
im September 1915 in Genf gehaltenen Vortrages erstmalig be-  
kannt gegebenen Ergebnis förmlich gedrängt durch die logische  
Notwendigkeit der Übertragung und Anwendung gewisser bei  
Ameisen festgestellter gesetzmässiger Erscheinungen auf den  
Staatshaushalt der nahe verwandten Bienen: der von mir eingeschla-  
gene Weg war mithin ein indirekter, durch Analogieschluss.  
Herr *Bourgeois* ging den direkten Weg der Beobachtung am  
Bienenstand während eines Menschenalters. Herr Dr. *Morgen-  
thaler* knüpft hieran nachstehende Erwägung: «Es liegt hier ein  
ausserordentlich schönes Beispiel dafür vor, wie durch vorurteils-  
lose Forschung auf zwei so verschiedenen Wegen die gleiche,  
den wirklichen Verhältnissen sicher sehr nahekom-  
mende Auffassung zum Durchbruch kommt.»

E. A. Goeldi.

Bern, den 1. Dezember 1916.

---

## Literaturverzeichnis,

beschränkt auf eine Auswahl von wichtigeren Büchern und Aufsätzen, welche zur Orientierung über herwärtiges Problem in erster Linie dienlich sind.

1. *Armbruster, L.* (1913). «Über die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung.» *Berichte Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* Bd. 20.
2. *Berlepsch, A. von.* (1855). «Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben.» 3. Aufl. 1868. Quedlinburg und Leipzig.
- 2a. — «Sind die Drohneneier befruchtet? (Sendschreiben an Siebold) und zahlreiche andere Aufsätze in der Eichstädter Bienenzeitung 1852—1855.
3. *Bresslau, E.* (1908). «Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene.» *Zoolog. Anzeiger.* Bd. 33.
4. *Buttel-Reepen, H. v.* (1905). «Die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene und die analytisch-statistische Methode.» *Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie.* Bd. I (1. Folge, Bd. X).
- 4a. — (1915). «Leben und Wesen der Bienen.»
5. *Cuénot, L.* (1909). «Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques?» *Bull. scient. France et Belgique.* Vol. 43, série 7.
6. *Dickel, F.* (1915—1916). «Die Geschlechtsbildungsweise bei der Honigbiene, wie deren grundsätzliche Bedeutung für die Geschlechtsbildungsweise überhaupt.» *Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie.* 1915—1916.
7. *Dickel, O.* (1904). «Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienen-Ei.» *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie.* Bd. 77.
8. *Dzierzon, J.* (1845 ff.). Eine Reihe von Aufsätzen in der «Eichstädter Bienenzeitung» vom 1. Jahrg. ab und in den folgenden.
9. *Fabre, J. H.* (1890). «Souvenirs entomologiques», 3<sup>me</sup> série: la ration suivant le sexe: répartition des sexes. Chap. 25 et 26.
10. *Goeldi, E. A.* (1911). «Über das die Staatenbildung bei den Insekten regulierende Naturgesetz.» *Revue suisse de Zoologie,* Genève. Bd. 19, Nr. 8, pag. 235—252.

- 10a. *Goeldi, E. A.* (1915). «Über das Geschlecht im Tier- und Pflanzenreich, insbesondere im Lichte der neueren Vererbungslehre.» Mitteil. der Naturf. Gesellschaft Bern aus dem Jahre 1915, 1916 (pag. 140—204). vide pag. 60—61 des Sept.-Abs.
11. *Goldschmidt, R.* (1913). «Einführung in die Vererbungswissenschaft.» Kap. Parthenogenesis, pag. 370 seq.
12. *Henneguy, F.* (1904). «Les Insectes.» Paris 1904, pag. 245 seq. (Parthénogenèse).
13. *Hertwig, O.* (1909). «Allgemeine Biologie.» (3. Aufl.) pag. 313 ff. (Bienen-Ei). — pag. 352 (Parthenogenese).
14. *Landois, H.* (1861). «Kenntnis der Alten (und Neuern) über die Entstehungsweise der Bienen.» In «Natur und Offenbarung». Bd. VII, 1861. Kapitel 22.
- 14a. — (1867). «Über das Gesetz der Entwicklung des Geschlechts bei den Insekten.» Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 17. 1867.
15. *Leuckart, R.* (1858). «Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten.» Moleschott's Unters. Naturl. Menschen und Tiere. Bd. 4.
16. *Marchal, P.* (1893—1895). «Etude sur la reproduction des Guêpes.» C. R. Acad. sciences, Paris. 1893—1895 und viele andere Aufsätze über Fortpflanzung der Wespen (ausführl. Liste bei Henneguy, pag. 731).
17. *Meves, Fr.* (1907). «Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L) etc.» Archiv f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungesch. Bd. 70.
18. *Morgan,* (1909). Thomas Hunt, «Experimentelle Zoologie.» Übersetzt von Rhumbler. Kap. 22—Kap. 23 (Geschlechtsverhältnisse bei der Biene).
19. *Nachtsheim, H.* (1912). «Parthenogenese, Eireife und Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene.» Sitz.-Berichte Ges. Morph. Phys. München.
- 19a. — (1913). «Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L).» Archiv für Zellforschung. Bd. 11, Heft 2. Leipzig und Berlin 1913. (Enthält ein vortreffliches und sehr ausführliches Literaturverzeichnis zu dieser Frage.)
20. *Paulcke, W.* (1899). «Zur Frage der parthenog. Entstehung der Drohnen» (*Apis mellifica* ♂). Anatom. Anzeiger. Bd. 16.
21. *Petrunkewitsch, A.* (1901—1903). «Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei.» Zoolog. Jahrb., Anat. Bd. 14, Bd. 17.

22. *Perez, J.* (1878). «Mémoire sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon.» *Annales Sc. Nat. Zoologie.* 6<sup>e</sup> série.
  - 22a. — (1878). «Observations sur la parthénogenèse de l'abeille reine, infirmant la théorie de Dzierzon.» *Act. Soc. Linn. Bordeaux.* Tome 32 und viele andere Aufsätze bis 1895.
  23. *Planta, A. v.* (1888). «Über den Futtersaft der Bienen. (Geschlechtsbestimmung durch die Arbeiter.)» *Zeitschrift für physiolog. Chemie* 1888.
  24. *Plate, L.* (1913). «Vererbungslehre.» Pag. 272 seq.
  25. *Siebold, C. Th. E. v.* (1856). «Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen» und diverse spätere Aufsätze. Leipzig.
  26. *Weismann, A.* (1900). «Über die Parthenogenese der Bienen.» *Anat. Anzeiger.* Bd. 18.
  - 26a. — (1904). «Vorträge über Descendenztheorie.» 2. Aufl. pag. 248 ff.
  27. *Zander, Enoch.* (1913). «Das Leben der Biene.» Aus «Handbuch der Bienenkunde, Bd. 4». (Stuttgart 1913.)
-