VIII. Experimentelle Untersuchungen über den Eilegeakt der Bienenkönigin

Autor(en): **Fyg, W.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **18 (1940-1943)**

Heft 12

PDF erstellt am: **24.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-400928

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Bienenkönigin
(*Apis mellifica* L. ♀)

VIII. Experimentelle Untersuchungen über den Eilegeakt der Bienenkönigin.

Von W. Fyg

Abteilung für Bienenkrankheiten der Eidg. milchwirtschaftlichen und bakteriologischen Anstalt Liebefeld-Bern
(Leiter: Dr. O. Morgenthaler).

Bei der Fortpflanzungstätigkeit der sozialen Insekten unterscheidet Maidl (28) drei Abschnitte oder Etappen, die durch bestimmte Handlungen charakterisiert sind. Die erste Etappe umfaßt die Vorbereitungen zur Begattung und die Begattung selbst. In der zweiten Etappe wird die Eiablage vorbereitet und dann vollzogen. In einem dritten Abschnitt lassen sich endlich alle jene Handlungen zusammenfassen, die der Aufzucht der Brut vom Ei bis zum schlüpfenden Insekt dienen. Bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) gewinnt der zweite Abschnitt der Fortpflanzungstätigkeit dadurch eine ganz besondere Bedeutung, weil bei ihr während des Eilegeaktes zugleich auch das Geschlecht der Nachkommenschaft bestimmt wird. Bekanntlich sind alle in den Ovarien der Bienenkönigin sich bildenden Eier von Natur aus männlich veranlagt und entwickeln sich parthenogenetisch zu Drohnen, wenn sie den Geschlechtsapparat der Königin in unbefruchtetem Zustande verlassen. Weibliche Nachkommen (Arbeitsbienen und Königinnen) entstehen nur dann, wenn die Bienenkönigin ihre Eier befruchtet [Dzierzon (11), v. Siebold (38), Leuckart (25), v. Buttel-Reepen (9; 10), Paulcke (32), Petrunkewitsch (33), Nachtsheim (30; 31)].

Die Eibesamung, die den eigentlichen Eibefruchtungsvorgang einleitet, findet nach den Untersuchungen von Bresslau (7) und Adam (1) in der Scheide der Bienenkönigin (Abb. 1, S., Abb. 3 Vag) statt. Die in den Ovarien (Abb. 1 E_1, E_2; Abb. 2 Ovi_1, Ovi_2) heranwachsenden Eier (Abb. 1 e; Abb. 2 E) verlassen die Ovariolen (Abb. 2 Ova), sobald sie die Legereife erreicht haben und gleiten durch die Eierstockbecken (Abb. 1 Eb; Abb. 2 $Ovib_1$, $Ovib_2$) und Eileiter (Abb. 1 El_1, El_2; Abb. 2 Ovi_1, Ovi_2) in die Scheide. Ist ein Ei zur Bestiftung einer Arbeiter- oder einer Königinzelle bestimmt, so tritt vermutlich in diesem Augenblick die sog. Samenpumpe (Abb. 1 ✪), ein aus Kompressoren, Flexoren und einem unpaaren Extensor zusammengesetzter Muskelapparat des Samenblasenganges (Abb. 1 Sbg; Abb. 2 Cs) reflektorisch in Tätigkeit und befördert eine kleine Menge Spermien aus dem Samen-

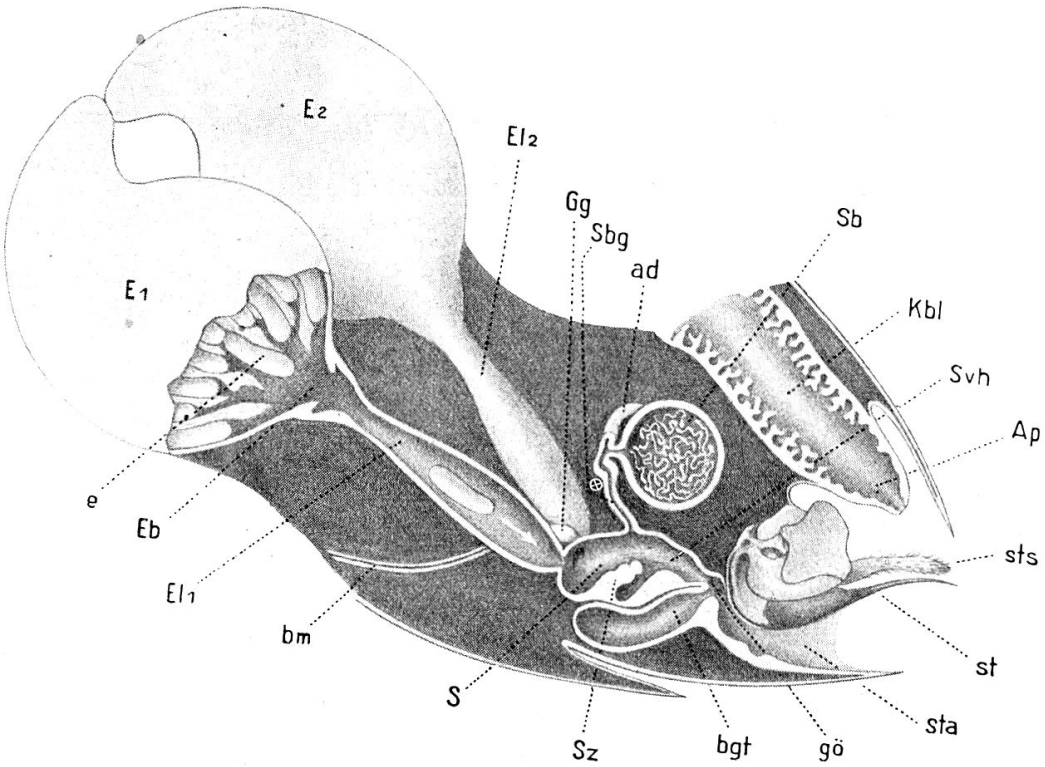

Abb. 1.

Schematischer Längsschnitt durch die Geschlechtsorgane der Bienenkönigin.

E_1: linker Eierstocck
E_2: rechter Eierstock
Eb: Eierstockbecken
e: reife Eier
El_1/El_2: linker bezw. rechter Eileiter
S: Scheide
Sz: Scheidenzapfen
Svh: Scheidenvorhof
gö: Geschlechtsöffnung
Sb: Samenblase
Sbg: Samenblasengang
⊕: Samenpumpe
ad: Anhangsdrüsen der Samenblase
bgt: linke Begattungstasche*
bm: Bauchmark
Gg: letzter Hinterleibs-Nervenknoten (Ganglion IV)
sta: Stacheltasche
st: Stachel
sts: Stachelscheiden
Kbl: Kotblase (Enddarm)
Ap: Afterpapille

* Die zwei Begattungstaschen, von denen im vorliegenden Bild nur die linke dargestellt ist, liegen in Wirklichkeit nicht unter, sondern neben dem Scheidenvorhof.

Aus Schweiz. Bienenzeitung, Heft 10, Jahrgang 1938.

bläschen (Abb. 1 Sb; Abb. 2 R) durch den Samenblasengang in die Scheide. Adam (1) ist der Ansicht, daß das zu besamende Ei gleichzeitig vom muskulösen Scheidenzapfen (Abb. 1 Sz) an die trichterförmige Mündung des Samenblasenganges angedrückt wird. Mehrere Samenfäden dringen durch die Mikropyle in das Ei ein. Durch den Scheidenvorhof (Abb. 1 Svh) und die unter dem Stachelapparat liegende Geschlechtsöffnung (Abb. 1 gö; Abb. 3 Ovag) verläßt das besamte Ei die Geschlechtsorgane und wird von der Köni-

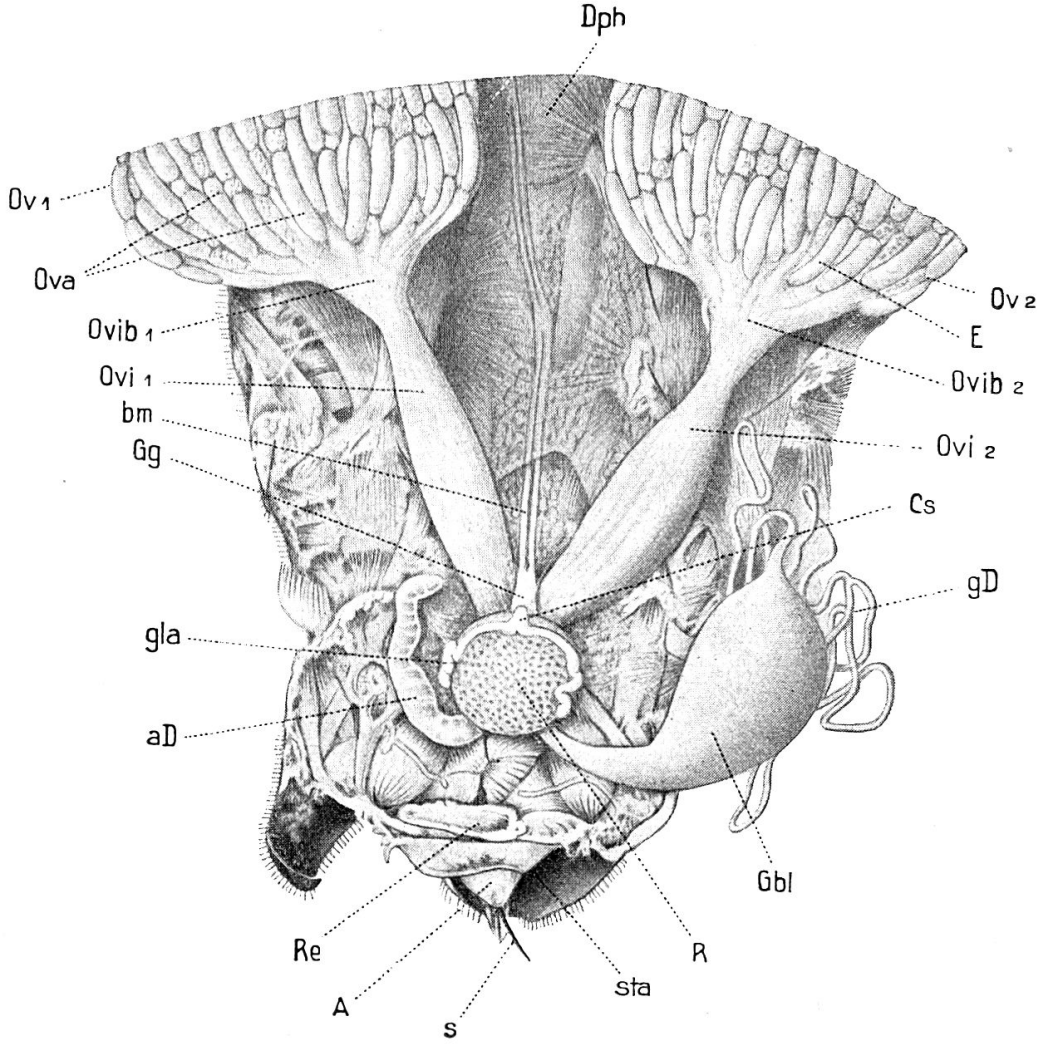

Abb. 2.

Geschlechtsorgane und Stachelapparat der Bienenkönigin (Rückenansicht).

(Vom Verfasser gezeichnet bei einer Vergrößerung von 12 mal.)

Ov_1/Ov_2: linker und rechter Eierstock
Ova: Eischläuche
E: legereife Eier
$Ovib_1/Ovib_2$: Eierstockbecken
Ovi_1/Ovi_2: linker und rechter Eileiter
R: Samenblase
Cs: Samenblasengang
gla: Anhängsdrüsen der Samenblase
Dph: ventrales Diaphragma
bm: Bauchmark
Gg: letzter Hinterleibs-Nervenknoten (Ganglion IV)
Gbl: Giftblase
gD: Giftdrüse
aD: alkalische Drüse
Re: Kotblase (abgeschnitten)
A: Afterpapille
S: Stachel (mit den beiden Stachelscheiden)
sta: Stacheltasche

Aus Schweiz. Bienenzeitung, Heft 10, Jahrgang 1938

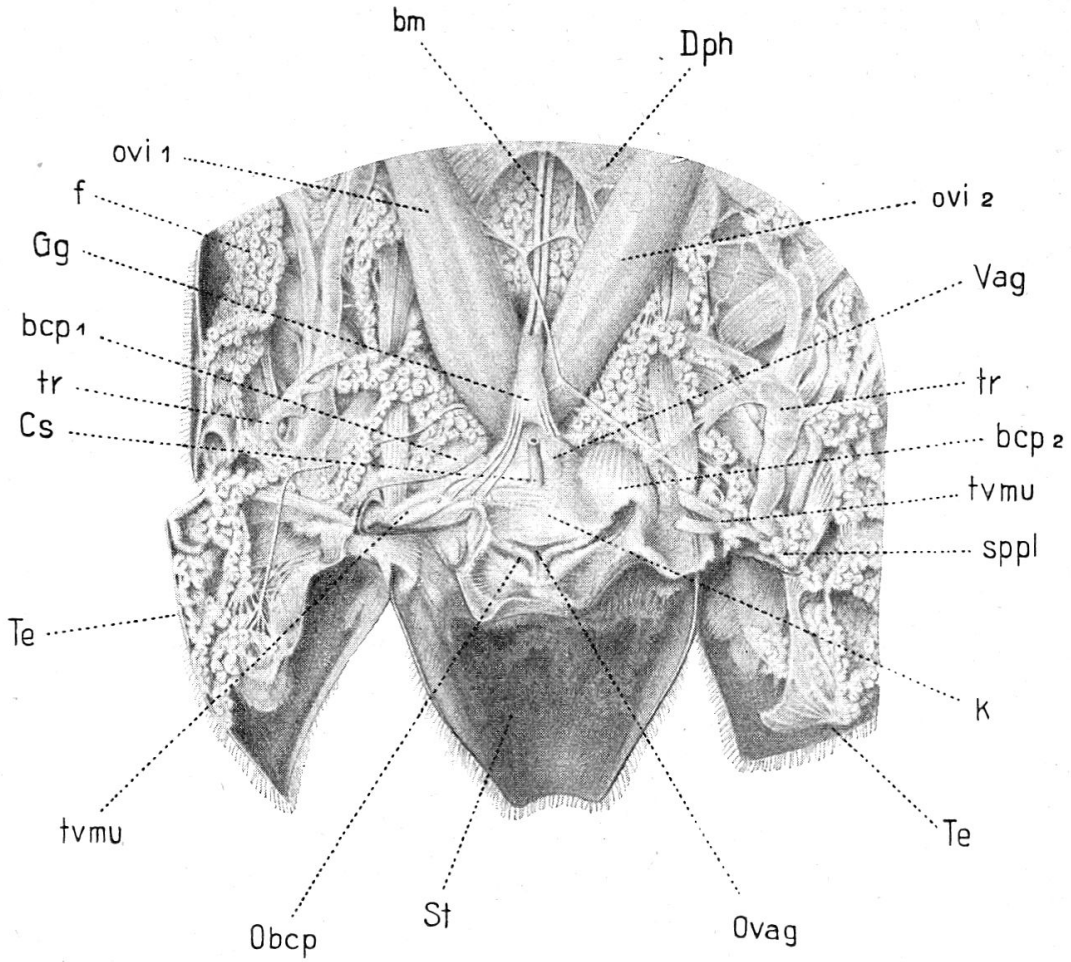

Abb. 3.

Eileiter- und Scheidenregion der Bienenkönigin (Rückenansicht).

Samenbläschen und Stachelapparat sind entfernt.
(Vom Verfasser gezeichnet bei einer Vergrößerung von 15 mal.)

ovi_1: linker Eileiter
ovi_2: rechter Eileiter
Vag: Scheide
Ovag: Geschlechtsöffnung
k: Verbindungshaut zwischen Stachelbasis u. Geschlechtsapparat
bcp_1/bcp_2: linke u. rechte Begattungstasche (die rechte Begattungstasche ist zur bessern Veranschaulichung freigelegt u. teilweise aufgeschnitten)
Obcp: Eingang zur linken Begattungstasche
Cs: Samenblasengang
tvmu: erster und zweiter tergoventraler Muskel
sppl: Teilstück der Stigmenplatte des Stachelapparates
bm: Bauchmark
Gg: letzer Hinterleibs-Nervenknoten (Ganglion IV) mit den nach hinten ziehenden Nerven
Dph: ventrales Diaphragma
tr: Tracheen
f: Fettkörpergewebe
Te: linkes und rechtes Teilstück der letzten Hinterleibs-Rückenschuppe
St: die muldenförmige Bauchschuppe des letzten Hinterleibssegmentes

Aus Schweiz. Bienenzeitung, Heft 10, Jahrgang 1938.

gin in eine entsprechende Wabenzelle abgesetzt. Nach Nachtsheim (30; 31) soll die Eibefruchtung, d. h. die Verschmelzung eines Samenkernes mit dem Eikern in den ersten 30 Minuten nach der Eiablage erfolgen. Bei der Bestiftung der Drohnenzellen tritt die Samenpumpe offenbar nicht in Funktion, so daß die Eier den Geschlechtsapparat der Königin in unbesamtem Zustande verlassen.

Hier stellt sich nun die ebenso interessante wie wichtige Frage: Wie bringt es die Bienenkönigin fertig, in Arbeiter- und Königinzellen befruchtete, in Drohnenzellen dagegen unbefruchtete Eier zu legen? Oder mit anderen Worten: Durch welche Reize wird der Besamungsmechanismus beim Bestiften der Arbeiter- und Königinzellen in Funktion gesetzt, beim Bestiften der Drohnenzellen dagegen funktionell ausgeschaltet?

Schon kurze Zeit nach der Veröffentlichung der Dzierzon'schen Lehre von der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen und der Geschlechtsbestimmung bei den Bienen (1845) bemühten sich führende Bienenzüchter und bekannte Zoologen, dieses Rätsel zu lösen. Daß sich ihre Bemühungen im wesentlichen auf theoretische Erörterungen beschränkten, ist bei der Schwierigkeit des Problems durchaus verständlich. Dzierzon selber war der Ansicht, daß die Bienenkönigin die Besamung oder Nichtbesamung der Eier nach ihrem Belieben willkürlich regeln könne (11; 37); er wurde in dieser Auffassung von v. Berlepsch (4; 5) mit einem uns heute sonderbar anmutenden Eifer unterstützt. Auch v. Siebold (38), der als erster die Richtigkeit der Dzierzons'schen Lehre durch mikroskopisch-anatomische Untersuchungen bewies, war überzeugt davon, daß die Bienenkönigin beim Eierlegen die Art der zu bestiftenden Wabenzellen instinktmäßig erfasse und das Geschlecht der Nachkommen nach ihrem Willen regle. In gleichem Sinne haben sich später Nachtsheim (30; 31) und Zander (44; 45) geäußert und damit der Bienenkönigin eine Fähigkeit zugeschrieben, die wir sonst bei keinem anderen Tier kennen. Es hat aber auch nicht an Erklärungsversuchen auf anderer Grundlage gefehlt. Aus der großen Zahl der aufgestellten Hypothesen greife ich hier nur die bekanntesten heraus. Lange Zeit war die Ansicht vorherrschend, daß die unterschiedliche Weite der Arbeiter- und Drohnenzellen* für die Besamung oder Nichtbesamung der Eier entscheidend sei. Man nahm an, daß beim Eilegeakt die enge Arbeiterzelle auf das Abdomen der Königin einen Druck ausübe, der reflektorisch die Samenpumpe in Tätigkeit setze und so die Besamung der Eier herbeiführe; bei den weiten Drohnenzellen falle dieser Druck und damit die Eibesamung weg. Gegen diese einfache und besonders dem Praktiker einleuchtende «Drucktheorie», die auch von Petrunkewitsch (33) verfochten wurde, sprach sich bereits v. Berlepsch und dann vor allem v. Buttel-Reepen (10) aus. Beide haben mit Recht darauf hingewiesen, daß Bienenköniginnen, denen absichtlich nur Drohnenbau zur Verfügung gestellt wird, die Drohnenzellen nach einigem Zögern nicht mit unbesamten, sondern mit besamten Eiern belegen und daß auch die weiten Schwarmweiselzellen und gar nicht so selten halbausgebaute Arbeiterzellen, bei denen sicherlich jeder Druckreiz auf den Hinterleib fehlt, mit befruchteten Eiern bestiftet werden. Alle diese Erfahrungstatsachen sprechen jedenfalls entschieden gegen die Drucktheorie, die neuerdings wiederum, wenn auch in etwas abgeänderter Form, von Freudenstein (13; 14) ver-

* Der Durchmesser frisch gebauter Arbeiterzellen beträgt nach Leuenberger (26; 27) von Seite zu Seite 5,2 mm, derjenige der Drohnenzellen 6,6 mm.

treten wird. Freudenstein hält es für durchaus möglich, daß die verschiedene Weite der Zellen auf den Besamungsmechanismus unmittelbar regulierend wirkt, glaubt aber, daß außerdem die jeweilige, von mancherlei Außen- und Innenfaktoren abhängige Triebverfassung der Königin an der Regulierung maßgeblich beteiligt sei. Den von Buttel-Reepen erhobenen Einwand wegen der besonderen Weite der Schwarmweiselzellen lehnt Freudenstein mit dem Hinweis ab, daß nach seinen Untersuchungen die Arbeitsbienen die Königinzellen vor der Bestiftung durch einen sogenannten « Befruchtungsring » auf den Durchmesser einer Arbeiterzelle verengen. Solange über die Natur der von Freudenstein herangezogenen geschlechtsregulierenden Außen- und Innenfaktoren nichts Bestimmtes ausgesagt werden kann, besitzt auch diese Neufassung der alten Drucktheorie lediglich hypothetischen Wert. Gontarski (21) ist ebenfalls der Ansicht, daß die verschiedene Größe der Arbeiter- und Drohnenzellen für die Besamung oder Nichtbesamung der Eier bestimmend sei; er erklärt sich aber die Auswirkung der Zellengröße wesentlich anders als die Anhänger der Drucktheorie. Anläßlich seiner Untersuchungen über die Wabenzellmaße bei der Honigbiene konnte Gontarski feststellen, daß die Bienenkönigin und die Arbeitsbienen außerordentlich fein auf Zellgrößenunterschiede im Wabenbau zu reagieren vermögen. Dieser Reaktionsfähigkeit soll ein von der Zellengröße abhängiges Spannungsgefühl zugrunde liegen, das beim Anklammern an die Wabenzellen ausgelöst und vermutlich mit besonderen, in den Beinen lokalisierten Sinnesorganen wahrgenommen wird. Das Spannungsgefühl ist bei der engen Arbeiterzelle offenbar ein anderes als bei der weiten Drohnenzelle. Nach der Auffassung von Gontarski dürfte sich dieser unterschiedliche Spannungsreiz reflektorisch auf die Samenpumpe der Königin auswirken und die Besamung der Eier regeln. Wenn diese Erklärung richtig wäre, dann müßte, wie Freudenstein (13) mit Recht einwendet, die Beinhaltung der Königin beim Bestiften der Wabenzellen dem jeweiligen Geschlecht entsprechend immer die gleiche sein; das ist jedoch nicht der Fall.

Auf eine ganz sonderbare Art hat im Jahre 1901 der Benediktinerpater Benussi-Bossi das Rätsel der Geschlechtsbestimmung im Bienenstaat lösen zu können geglaubt. Er will festgestellt haben, daß sich die beiden Eileiter bei der Bienenkönigin nicht zu einer gemeinsamen Scheide vereinigen, sondern in ihrem ganzen Verlaufe getrennt bleiben und unabhängig voneinander nach außen münden. Der Samenblasengang soll in Wirklichkeit nur mit dem linken Ovidukt in Verbindung stehen. Die Köngin könnte also nur die aus dem linken Ovar stammenden Eier besamen, nicht aber diejenigen aus dem rechten Ovar. Der linke Eierstock würde also weiblich bestimmte Eier (Arbeitsbienen und Königinnen), der rechte Eierstock dagegen männlich bestimmte Eier (Drohnen) liefern. Damit wird eine besondere Regelung der Eibesamung ganz überflüssig. Wie es die Bienenkönigin aber anstellt, um die befruchteten Eier in Arbeiter- oder Weiselzellen und die unbefruchteten in Drohnenzellen abzulegen, vermag Benussi-Bossi auch nicht zu sagen! Diese Theorie ist vor wenigen Jahren von Angeleri (2) unbedenklich übernommen und veröffentlicht worden. Kurze Zeit später habe ich (17) gezeigt, daß sich Benussi-Bossi's Hypothese auf anatomisch vollkommen falschen Grundlagen aufbaut.

Fast noch bedenklicher ist der 1926 von Verlaine (41) publizierte, rein theoretisierende Erklärungsversuch, weil er längst feststehende Tatsachen und Erkenntnisse über die Geschlechtsbestimmung im Bienenstaat wiederum in Frage stellt oder gar nicht berücksichtigt. Danach soll die Bienenkönigin nur besamte Eier legen und lediglich die weiblichen Nachkommen erzeugen; die Drohnen würden dagegen von eierlegenden Arbeitsbienen stammen. Einige wenige Versuche, die Verlaine nach der Veröffentlichung seiner Theorie durchgeführt hat, genügten, um ihn — wie er in einer späteren Publikation (42) sagt — von seinem Irrtum « teilweise » zu überzeugen.

Den Gedanken, daß die Bienenkönigin nur besamte Eier legt und die Arbeitsbienen nach der Eiablage in die Geschlechtsbestimmung regelnd eingreifen, finden wir in den zeitlich weitauseinander liegenden und unabhängig voneinander aufgestellten Hypothesen von Hofmann (22), Goeldi (19), Bourgeois (6) und Rueher (36). — Hofmann ist der Ansicht, daß aus den besamten Eiern nur dann Arbeitsbienen und Königinnen entstehen, wenn die Stockbienen diesen Eiern eine besondere « Speise » zugeben, die die Lebensfähigkeit der Spermien gewährleistet. Unterlassen die Stockbienen diese Zugabe, so sollen die Samenfäden absterben und die Folge wäre dann die, daß sich die ursprünglich besamten Eier zu Drohnen entwickeln. — Der ehemalige Berner Professor Goeldi, der sich längere Zeit dem Studium der Blattschneiderameisen im tropischen Südamerika widmete, konnte sich davon überzeugen, daß bei diesen ebenfalls staatenbildenden Insekten « der Entscheid über das geschlechtliche Schicksal der Eier nicht bei der Königin ruht, sondern bei den um alle Fragen des Wohles vom Ameisenstaat hochgradig interessierten Arbeitsindividuen ». Für ihn lag es natürlich sehr nahe, diese Erkenntnis auf den ähnlich organisierten Bienenstaat zu übertragen. Nach Goeldi müßte man sich vorstellen, daß die Bienenkönigin alle Eier besamt. Nicht die Königin, sondern die Arbeitsbienen würden dann durch ein unverzügliches Einschreiten dafür sorgen, daß in den Drohnenzellen der Eibefruchtungsvorgang unterbleibt. Goeldi denkt dabei an eine sofortige Lähmung der ins Ei eindringenden Spermien durch ein saures Speichelsekret und erinnert an die bekannte Erscheinung, daß eine frisch bestiftete Wabenzelle gleich nach dem Weggang der Königin von einer Arbeitsbiene « inspiziert » wird. Ob diese Inspektion bei Drohnenzellen unmittelbar nach der Bestiftung ebenfalls erfolgt und tatsächlich dem von Goeldi vermuteten Zwecke dient, wissen wir heute noch nicht. Interessant ist, daß der Bienenzüchter Bourgeois fast gleichzeitig eine ganz ähnliche Auffassung von der Geschlechtsbestimmung im Bienenvolk bekanntgegeben hat. — Vor fünf Jahren ist die gleiche Hypothese vom elsässischen Missionsbruder Rueher neuerdings aufgestellt worden. Offenbar kannte er die Publikationen von Goeldi und Bourgeois nicht. Rueher hat immerhin als erster versucht, die Richtigkeit seiner Hypothese durch einige Experimente zu beweisen. Die von ihm angeführten Beobachtungstatsachen und Versuchsergebnisse sind aber bei sachlicher Prüfung so wenig überzeugend, daß ihnen ein wissenschaftlicher Wert kaum beigemessen werden kann.

Endlich muß hier noch kurz auf die von Buttel-Reepen (10) und Freudenstein (13; 14) geäußerte Ansicht eingetreten werden, daß die Regulierung der Eibesamung bei der Honigbiene offensichtlich an biologische Perioden gebunden sei. In gleichem Sinne spricht sich Maidl (28) in bezug auf die Wespen und Hummeln und Goetze (20) über die Verhältnisse im Bienenstaat aus. Nach Goetze legt die Bienenkönigin Drohnen- und Arbeiterinneneier nicht willkürlich nach augenblicklicher Wahl und auch nicht, weil sie sich gerade auf einer bestimmten Zellsorte befindet, sondern sie handelt unter dem Einfluß eines zeitbedingten Geschlechtsinstinktes. Dabei soll die Königin aber trotzdem eine « instinktive Kenntnis des Geschlechtes des abzulegendes Eies » haben. Zur Begründung dieser Auffassung weist Goetze darauf hin, daß im Bienenvolk nicht nur ein Gesetz der Brutnestanlage im Raum, sondern auch ein Zeitgesetz des Brutinstinktes herrscht; dieses macht sich darin geltend, daß im zeitlichen Ablauf eines Bienenjahres zuerst der Arbeiterinneninstinkt, dann der Drohneninstinkt und darauf der Weiselinstinkt wach wird. Goetze nimmt nun an, daß in dieser Reihenfolge auch der funktionelle Zustand der Samenpumpe periodenweise ein verschiedener ist; innerhalb einer Periode bleibt er aber konstant. Das hätte — wenn dies zutreffen würde — offenbar zur Folge, daß in einer gewissen Zeitspanne nur besamte, in einem folgenden Zeitabschnitt hingegen nur unbesamte Eier abgelegt werden könnten. Diese Hinweise auf biologische Perioden erscheinen durchaus

verständlich, wenn wir das Geschehen im Bienen-, Wespen- und Hummelstaat im Verlaufe eines Jahres überblicken. Bei unserer einheimischen Biene ist es ziemlich wahrscheinlich, daß der jahreszeitliche Wechsel der Umweltbedingungen zu periodischen Änderungen im physiologischen Zustand der Königin führt und die Fortpflanzungstätigkeit beeinflußt. Die Tatsache jedoch, daß die Erzeugung von Arbeitsbienen auch während der Erzeugung von Drohnen keineswegs merklich eingeschränkt oder unterbrochen wird, beweist aber eindeutig die vollkommene Unabhängigkeit der Regulation der Eibesamung von biologischen Perioden. Die Bienenkönigin hat zweifellos die Fähigkeit, besamte und unbesamte Eier in raschem Wechsel zu legen. Das zeigt sich erfahrungsgemäß besonders deutlich auch dann, wenn einer legetüchtigen Königin eine Wabe zur Verfügung gestellt wird, die sich zur Hälfte aus Arbeiterbau, zur Hälfte aus Drohnenbau zusammensetzt; innert kürzester Zeit bestiftet die Königin die Arbeiterzellen mit besamten, die Drohnenzellen mit unbesamten Eiern. Nach Maidl (28) wird übrigens auch im Wespen- und Hummelstaat die Ablage von besamten Eiern während der Erzeugung von Männchen niemals ganz unterbrochen.

Überblicken wir die Fülle von Theorien, die sich mit der Regulierung der Eibesamung bei der Bienenkönigin beschäftigen, so müssen wir feststellen, daß es sich bei allen diesen Erklärungen lediglich um unbewiesene Hypothesen handelt und daß bis heute keine ernstlichen Versuche unternommen worden sind, um das Problem experimentell zu lösen. Man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, daß manche dieser Theorien allzu oberflächlich und oft auch ohne genügende Berücksichtigung der einschlägigen Fachliteratur, ja sogar ohne ausreichende Kenntnis der anatomisch-physiologischen Grundlagen aufgestellt wurden. So hätte es z. B. genügt, die Größenverhältnisse der Wabenzellen bei gewissen stachellosen Bienen oder bei *Apis dorsata* F., sowie bei den Hummeln und verschiedenen Wespenarten zu berücksichtigen, um die Hinfälligkeit der Drucktheorie zu erkennen, denn hier werden Arbeiterinnen und Männchen vielfach in gleichgroßen Zellen erzogen.

Ich gebe ohne weiteres zu, daß die experimentelle Prüfung der Frage, wie die Bienenkönigin die Besamung oder Nichtbesamung der Eier regelt, auf sehr große technische Schwierigkeiten stößt. Die hier mitzuteilenden Ergebnisse zeigen dies mit aller Deutlichkeit. Es scheint mir aber trotzdem nützlicher zu sein, eine schrittweise Lösung des Problems zu versuchen, als immer wieder von neuem die aufgeworfene Frage rein theoretisierend zu behandeln. Ich habe mir die Aufgabe gestellt, vorerst einmal folgende Fragen experimentell abzuklären:

1. Wie spielt sich der Eilegeakt bei einer normalen Bienenkönigin ab?
2. Perzeptiert die Bienenkönigin bei der Inspektion der Wabenzellen bestimmte Reize, die den Eilegeakt auslösen?
3. Sind die Rezeptoren für die den Eilegeakt auslösenden Reize in den Fühlern lokalisiert?
4. Werden die Reize, die den Eilegeakt auslösen, dem Geschlechtsapparat durch das Bauchmark zugeleitet?

5. Spielt der Stachelapparat bei der Eiablage eine wesentliche Rolle?

Absichtlich sind hier zunächst alle Fragen, die sich auf den Besamungsmechanismus beziehen, weggelassen.

1. Wie spielt sich der Eilegeakt bei einer normalen Bienenkönigin ab?

Der Eiablage der Bienenkönigin gehen bestimmte Handlungen der Arbeitsbienen voraus, die der Imker in ihrer Gesamtheit als Vorbereitung des Brutnestes bezeichnet. Dazu gehört unter anderem die Reinigung der Wabenzellen, die von der Königin mit Eiern belegt werden sollen. Die Zellen werden gesäubert und die den Wandungen lose anhaftenden Reste der Puppenhäutchen an die Zellenwände angedrückt, bespeichelt und dann sorgsam geglättet. Dieses sogenannte « Zellenputzen », das nach Maidl (28) in einem gewissen Grade auch bei den Wespen und Hummeln zu beobachten ist, besorgen die jüngsten Stockbienen. Es ist nicht bekannt, welchen Zweck die Bespeichelung der Zellenwände, die besonders gut beim Jungfernwachs* unmittelbar vor der ersten Bebrütung zu sehen ist, eigentlich hat und was für einen Stoff die Jungbienen dazu verwenden (siehe Morgenthaler, 29). Wir wissen auch nicht, ob die Arbeiter- und Drohnenzellen in gleicher Weise bespeichelt werden. Sicher ist jedoch, daß die Königin ihre Eier normalerweise nur in derart vorbereitete Wabenzellen legt und von dieser Regel einzig dann abweicht, wenn ihr nicht genügend geputzte Zellen zur Verfügung stehen. Man muß deshalb vermuten, daß dem Einspeicheln der Wabenzellen ein bestimmte Bedeutung zukommt.

Der Eilegeakt selbst gliedert sich in folgende drei deutlich unterscheidbare Phasen: 1. Inspektion der zu bestiftenden Wabenzelle; 2. Einsenken des Abdomens in die Wabenzelle; 3. Eiablage (Bestiftung der Wabenzelle).

Die Inspektion der zu bestiftenden Wabenzelle, die jeder Eiablage unmittelbar vorangeht und deshalb als erste Phase des Eilegeaktes bezeichnet werden kann, hat zweifellos den Zweck, die Bienenkönigin darüber zu orientieren, ob eine Zelle zur Aufnahme eines Eies geeignet ist oder nicht. Die von ihrem Hofstaat begleitete Königin steckt dabei ihren Kopf bis zur Halsfurche in die Wabenzelle hinein (Abb. 4, A), verweilt in dieser Stellung zwei bis drei Sekunden ruhig und zieht dann den Kopf rasch zurück. Was die Königin im Innern der Zelle eigentlich macht, entzieht sich der Beobachtung; sicher ist aber jedenfalls, daß sie den

* Unter Jungfernwachs versteht man neuen, unbebrüteten Wabenbau.

Zellengrund weder mit den Fühlern noch mit dem Kopf irgendwie berührt, denn sonst müßte sie ihren Körper viel tiefer in die Wabenzelle einsenken.* Diese Zelleninspektion ist für die Bienenkönigin nicht nur eine charakteristische, sondern auch eine sehr bedeutsame Handlung, denn sie bestimmt das ganze weitere Verhalten. Erweist sich die inspizierte Wabenzelle als ungeeignet für die Eiablage, weil sie z. B. nicht vorbereitet oder aber bereits mit einem Ei oder einer

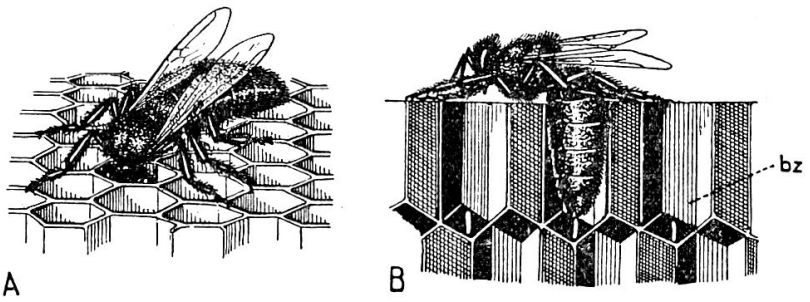

Abb. 4.

Zwei Phasen des Eilegeaktes der Bienenkönigin.

A: Zelleninspektion (nach K. v. Frisch) Aus dem Leben der Bienen. 3. Auflage. Berlin 1940.

B: Eiablage (nach A. Demianowicz) Die Bienen, ihr Leben und ihre Züchtung. Warschau 1936.

Larve besetzt ist, so wandert die Königin sogleich weiter, um eine andere Zelle zu suchen. Ich konnte mich oft davon überzeugen, daß dieses Suchen ziemlich wahllos erfolgt. Die Königin inspiziert nur selten unmittelbar benachbarte Zellen; sie wendet sich vielmehr innerhalb eines gewissen Wabenbezirkes bald hierhin, bald dorthin, wobei es sogar recht häufig geschieht, daß eine kurz vorher bestiftete Zelle neuerdings gemustert wird. Findet die Bienenkönigin bei der Inspektion dagegen eine für die Bestiftung geeignete Zelle, so treten in dem Augenblick, in dem sie den Kopf aus der Wabenzelle zurückzieht, stets ganz bestimmte und reflexartige Reaktionen ein, welche die zweite Phase des Eilegeaktes charakterisieren. Ohne sich umzudrehen, stützt sich die Königin sofort auf ihre Beine, wodurch ihr Körper etwas von der Wabenoberfläche abgehoben wird, dann krümmt sie ihr Abdomen bauchwärts ein, so daß die Hinterleibsspitze fast senkrecht nach unten gerichtet ist. In dieser Stellung geht die Königin auf stelzigen Beinen in der Richtung der inspizierten Wabenzelle vorwärts und senkt ihr Abdomen in die betreffende Zelle ein; sie sitzt dann förmlich in der Wabenzelle (Abb. 4, B) und hält sich mit den Fußkrallen an den benachbarten Zellrändern fest, wobei die Beinhaltung von Fall zu Fall

* Die Tiefe einer Arbeiterzelle beträgt 10—12 mm, diejenige einer bebrüteten Drohnenzelle 14—15 mm.

wechselt. Überraschend ist, mit welcher Sicherheit die Königin trotz der notwendigen Vorwärtsbewegung die inspizierte Zelle jeweils trifft. Für dieses « Aufsitzen » auf die zu bestiftende Wabenzelle benötigt die Königin nach meinen Beobachtungen durchschnittlich 4 Sekunden. Während die Wespenkönigin nach Maidl (28) bei der Eiablage regelmäßig eine ganz bestimmte Stellung einnimmt, nämlich so, daß ihr Kopf gegen das Wabenzentrum hin gerichtet ist, finden wir bei der Bienenkönigin nichts derartiges.

Die nun anschließenden Vorgänge der Eiablage, welche die dritte Phase des Eilegeaktes darstellen, spielen sich im Innern der Wabenzelle ab und entziehen sich deshalb unserem Auge. Man kann lediglich feststellen, daß die Bienenkönigin eine gewisse Zeit ruhig auf der zu bestiftenden Zelle sitzen bleibt, wobei sie gelegentlich von den Bienen ihres Hofstaates gefüttert und mit den Fühlern betastet wird. Ziemlich unvermittelt stützt sich dann die Königin wiederum auf ihre Beine und zieht das Abdomen mit der noch etwas klaffenden Kloake langsam und vorsichtig aus der Zelle heraus. Das Ei ist gelegt und haftet angeklebt, gleich einem kleinen stehenden Stift, auf dem Boden der Wabenzelle. Die Zeit, die die Königin für die Bestiftung benötigt, ist sehr verschieden; sie beträgt nach meinen Messungen im Mittel 10 Sekunden und schwankt zwischen 7 und 13 Sekunden. Nach der Eiablage dreht sich die Bienenkönigin zuweilen noch einmal um und mustert, ähnlich der Hummel- und Wespenkönigin, die soeben bestiftete Zelle; häufig wandert sie aber auch sofort weiter, um nach kurzer Pause eine nächste Wabenzelle zu inspizieren. Unmittelbar nach dem Weggehen der Königin nähert sich dann in der Regel eine Arbeitsbiene der frisch belegten Zelle und steckt für einige Augenblicke ihren Kopf hinein. Was dieser, im Hinblick auf die Theorien von Goeldi (19) und Rueher (36) besonders interessierende Besuch zu bedeuten hat, wissen wir allerdings nicht; nur soviel steht fest, daß es sich dabei nicht um eine Futterbeigabe zum Ei handeln kann.

Jordan (24) hat es verstanden, mit Hilfe eines sinnreich konstruierten Beobachtungskastens sich Einblick in die Vorgänge bei der Eiablage zu verschaffen. Die Seitenwände dieses Kastens, den ich in anderem Zusammenhange im Jahrg. 1940 der « Schweiz. Bienenzeitung » anhand einer Abbildung näher beschrieben habe (18), bestehen aus Glas. Statt einer normalen, beidseitig ausgebauten Wabe verwendete Jordan in seinem Beobachtungskasten zwei « Wabenhälften», die er durch sorgfältiges, vertikales Aufschneiden einer neuen, unbebrüteten Wabe gewann. Der Schnitt parallel zur Mittelwand wurde mit einem langen, erhitzten Messer so geführt, daß die Zellenböden eben gerade wegfielen. Diese « bodenlosen » Zellverbände kittete Jordan mit Wachs auf der Innenseite der Glasscheiben fest. So erhielt jede Wabenzelle statt des undurchsichtigen wächsernen einen durchsichtigen gläsernen

Boden. Ein ungehinderter Einblick in die Wabenzellen war nun von außen ohne weiteres möglich. Jordan besiedelte einen solchen Kasten mit einem kleinen Schwarm und hatte dann Gelegenheit, die Königin bei der Eiablage zu beobachten. Was er dabei sah, beschreibt er folgendermaßen:

« Nach einer kurzen Geduldsprobe erschien mit einem Mal der Kopf der Königin in der Zelle. Sie berührte dabei weder mit diesem, noch mit ihrer Zunge den Zellenboden, sondern zog den Kopf wieder heraus und schob gleich darauf den Hinterleib hinein. Jetzt konnte ich mit Hilfe der Lupe das erstemal den Eilegevorgang einer Bienenkönigin beobachten. Die Königin öffnete ihren After* weit. Der Stachelapparat trat, mit dem Stachel nach aufwärts gerichtet, weit hervor. Mit den Stachelscheiden fühlte sie gleichsam tastend umher und setzte dann die Stachelspitze auf den Glasboden, hart an den untern Zellenrand, auf. Sobald sie diesen Stützpunkt für den Stachel gefunden hatte, was in einer normalen Zelle mit Pyramidenboden jedenfalls schneller gehen mag, schob sie ihren Hinterleib gegen die Basis, ohne aber diese zu berühren, und im selben Augenblick trat ein Ei aus der Scheide und haftete auch schon auf der Zellenbasis (Glas). Dann zog sie den Hinterleib zurück, der After schloß sich und der Eilegeakt war vorüber. In der Folge gelang es mir, 21 Eilagen hintereinander beobachten zu können; im ganzen verfolgte ich 43.»

Diese Beobachtungen von Jordan ergänzen in vorteilhafter Weise unsere Kenntnisse von den Vorgängen während der dritten Phase des Eilegeaktes der Bienenkönigin. Man könnte vielleicht den Einwand erheben, daß die Wabenzellen in Jordans Beobachtungskasten in bezug auf die Zellenböden vom natürlichen Bau wesentlich abweichen und den Verlauf der Eiablage möglicherweise beeinflußt haben. Der Umstand jedoch, daß die Königin nicht nur vereinzelte, sondern zahlreiche Zellen bestiftet hat, spricht doch eher gegen eine solche Annahme.

2. Perzeptiert die Bienenkönigin bei der Inspektion der Wabenzellen bestimmte Reize, die den Eilegeakt auslösen?

Ich habe darauf hingewiesen, daß die Bienenkönigin vor jeder Eiablage die zu belegende Wabenzelle stets genau mustert und daß ihr weiteres Verhalten offensichtlich vom Ergebnis dieser Zelleninspektion bestimmt wird. Erweist sich die inspizierte Zelle für die Eiablage als geeignet, so reagiert die Königin sofort mit einer immer gleichbleibenden Reihe von Handlungen, die den Ablauf des Eilegeaktes charakterisieren. Die grobsinnlich wahrnehmbaren Handlungen dieser Reaktionskette sind: Hochstützen des Körpers — Einkrümmen des Abdomens nach der Bauchseite — Vorwärtsbewegung — Einsenken des Abdomens in die inspizierte Wabenzelle — Öffnen der Kloake — Vorschieben des Stachelapparates und Aufwärtsrichten des Stachels — Eiablage — Hochstützen des Körpers und Herausziehen des Abdomens aus der bestifteten Wabenzelle —

* Gemeint ist wohl die Kloake (siehe Abb. 12).

Schließen der Kloake — Rückführung des Abdomens in die Normallage.

Alle diese leicht feststellbaren Handlungen zerfallen natürlich wiederum in eine Vielheit von Teilhandlungen, die sich mehrheitlich unserer Beobachtung entziehen und an denen die verschiedensten Effektoren beteiligt sind. Ich halte es für höchstwahrscheinlich, daß auch die Regulierung der Eibesamung mit hineingehört in die soeben skizzierte Reaktionskette. Da dieses vielgestaltige Geschehen unmittelbar nach Beendigung der Zelleninspektion reflexartig einsetzt und gleich einem Kettenreflex lückenlos abläuft, vermute ich, daß die Bienenkönigin beim Inspizieren der Wabenzellen Reize perzeptiert, die den Eilegeakt auslösen. Im gleichen Sinne spricht auch die Tatsache, daß alle diese Reaktionen ausbleiben, wenn die Königin die Wabenzelle als ungeeignet für die Bestiftung findet.

Über die Art dieser Reize, insbesondere über die Reizqualität, läßt sich wohl theoretisieren, aber nichts Bestimmtes aussagen, weil dahingehende Untersuchungen bis heute vollkommen fehlen. Freudenstein (12) hat die Möglichkeit erwogen, daß das beim Zellenputzen stattfindende Einspeicheln der Wabenzellen vielleicht eine Rolle spiele und bei der Königin einen bestimmten Geruchsreiz hervorrufe; er hält es sogar für denkbar, daß die Arbeiter- und Drohnenzellen nicht mit dem gleichen, sondern mit verschieden gemischten Drüsensekreten bespeichelt werden und deshalb bei der Königin einen unterschiedlichen, die Eibesamung regulierenden Reiz bedingen. Obwohl Maidl (28) diese Annahme ablehnt, finde ich den Gedanken durchaus nicht abwegig, denn Richardson's zusammenfassende Abhandlung (35) über diesen Gegenstand zeigt ja sehr deutlich, daß bei den Insekten die verschiedensten Faktoren die Eiablage bewirken können. Immerhin darf nicht unbeachtet bleiben, daß die Bienenkönigin ausnahmsweise auch unvorbereitete und halbausgebaute Wabenzellen bestiftet; hier dürfte der Freudenstein'sche Erklärungsversuch auf gewisse Schwierigkeiten stoßen. Man wird vielleicht gut tun, in diesem Zusammenhang auch das von v. Frisch (15) erörterte « plastische Riechen » der Bienen zu berücksichtigen.

Für die experimentelle Abklärung der Frage, ob die Bienenkönigin bei der Zelleninspektion Reize perzeptiert, welche die Eiablage auslösen, bieten sich zwei, von der Reizqualität unabhängige Prüfungsmöglichkeiten, nämlich:

1. die operative Ausschaltung der Rezeptoren;
2. die operative Unterbrechung der Reizleitung zwischen den Rezeptoren und den Geschlechtsorganen;

Die anatomischen Bauverhältnisse sind bei der Bienenkönigin für derartige Eingriffe besonders günstig und gestatteten mir, beide Methoden anzuwenden.

3. Sind die Rezeptoren für die den Eilegeakt auslösenden Reize in den Fühlern lokalisiert?

Die Bienenkönigin senkt bei der Zelleninspektion lediglich den Kopf mit den beiden sensillenreichen Antennen (43) in das Innere der Wabenzelle ein. Es ist deshalb naheliegend, zu vermuten, daß die Fühler auch jene Rezeptionsorgane tragen, welche für den Eilegeakt maßgeblich sind. Wenn diese Vermutung richtig ist, so muß eine operative Ausschaltung der Fühler zur Elimination dieser Rezeptoren und damit zu entsprechenden Ausfallserscheinungen führen.

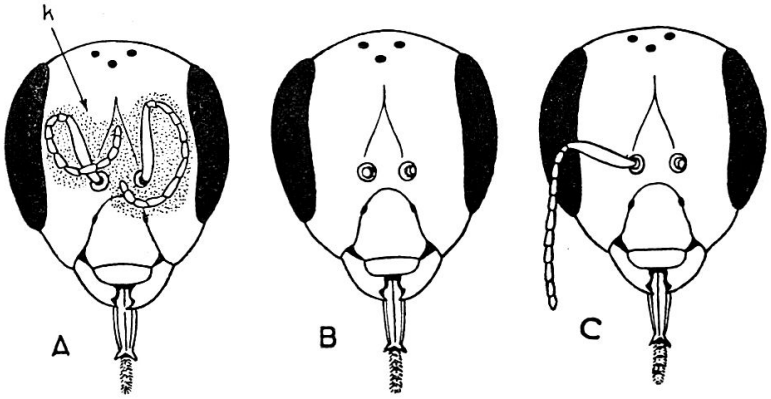

Abb. 5.

Operative Ausschaltung der Fühler.

A: Festkleben beider Fühler auf der Stirnseite des Kopfes (k = Klebmasse)
B: Beidseitige Fühleramputation
C: Einseitige Fühleramputation.

Fühleramputationen an Bienenköniginnen hat schon der blinde Bienenforscher F. Huber mit seinem Gehilfen Burnens im Jahre 1791 ausgeführt, um den Einfluß einer derartigen Verstümmelung auf die Legetätigkeit zu studieren. Huber (23) beschreibt das Verhalten von solchen Königinnen in seinem Werk über die Bienen außerordentlich anschaulich. Ähnliche Experimente hat später auch Brünnich (8) unternommen. Ich kann hier darauf verzichten, die Abhandlungen von Huber und Brünnich näher zu besprechen, da meine Versuchsergebnisse mit ihren Befunden weitgehend übereinstimmen.

Die operative Ausschaltung der Antennen nahm ich bei der einen Gruppe von Versuchsköniginnen (3 begattete, legetüchtige Tiere) in der Weise vor, daß ich ihnen die Fühler auf der Stirnseite des Kopfes mit einer Mastixlösung oder mit einer rasch erhärtenden Auflösung von Kanadabalsam in Chloroform festklebte (Abb. 5, A); bei einer zweiten Gruppe (ebenfalls 3 legetüchtige Tiere) schnitt ich dagegen die Antennen an der Basis des Fühlerschaftes mit einer feinen Pinzettenschere ab (Abb. 5, B) und verklebte die Wunden, um eine Blutung zu verhindern, mit « Dartex 75 », einem säurefreien Kautschukmilchpräparat von großer Klebkraft, das sich bei ähnlichen Operationen bewährt hatte (16). Wenn auch das erste Verfahren schonender zu sein scheint, verdient doch die Amputation der Antennen den Vorzug, weil es nämlich gelegentlich vorkommt, daß sich die festgeklebten Fühler nachträglich

teilweise oder ganz von der Unterlage loslösen. Das Abschneiden der Fühler wird übrigens von den Bienenköniginnen gut ertragen und hat keine Schockwirkungen zur Folge. Die Erfahrung hat gezeigt, daß das postoperative Verhalten der Königinnen nicht von der Operationsmethode, sondern einzig vom Umstand bestimmt wird, ob beim Eingriff nur eine oder gleichzeitig beide Antennen ausgeschaltet werden.

Bienenköniginnen, denen man beide Fühler auf einmal ausschaltet, benehmen sich nach der Operation auffallend sonderbar, aber im wesentlichen stets gleichartig. Obwohl sie von ihren Pflegevölkchen durchaus friedlich angenommen werden, ziehen sie sich doch meist sofort in unruhiger Hast oder mit unsichertastenden Bewegungen in eine von den Bienen wenig besiedelte Waben- oder Kastenecke zurück, um hier oft stundenlang eingekauert und ziemlich regungslos zu verweilen. Das Schreiten ist zitterig-schwankend und erweckt den Eindruck einer unkoordinierten Bewegung. Zuweilen werden die Vorderbeine vorgestreckt, so, als ob sie die Fühler ersetzen sollten. Gar nicht so selten verliert eine fühlerlose Königin plötzlich den Halt, sei es auf der Wabe, am Rahmenholz oder mitten unter den Pflegebienen, und fällt hilflos auf den Kastenboden; es macht ihr dann sichtlich mehr Mühe als einer normalen Bienenkönigin, sich aus der Rückenlage wieder aufzurichten. Mitten im Vorwärtsschreiten hält die operierte Königin häufig an, richtet ihren Körper auf dem zweiten und dritten Beinpaar schräg nach vornoben auf und beginnt, trotz der Zwecklosigkeit einer solchen Handlung, mit den Vorderbeinen lebhafte Fühlerputzbewegungen auszuführen. Diese Beobachtungstatsache verdient im Hinblick auf Beecken's Untersuchungen über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene (3) ein gewisses Interesse. Besonders bemerkenswert und für das Verständnis des weiteren Geschehens sehr aufschlußreich ist das gegenseitige Verhalten von Pflegebienen und operierter Königin. Da fällt in erster Linie das eifrige Bemühen der Arbeitsbienen um ihre Stockmutter auf; sie umgeben sie mit einem Hofstaat, betrillern ihren Kopf und ihr Abdomen fleißig mit den Fühlern, spreizen ihre Mandibel, strecken sehr oft den Rüssel vor und versuchen offenbar, der Königin Futter zu reichen. Die Königin jedoch scheint alldem keine Beachtung zu schenken. Sie verharrt mehr oder weniger zusammengekauert und teilnahmslos inmitten ihrer Pflegebienen, wobei sie immer wieder die nutzlosen Fühlerputzbewegungen unternimmt. Von Zeit zu Zeit, und zwar in stets kürzer werdenden Intervallen, schiebt die Königin ihren Rüssel vor, gleichsam, als ob sie um Futter betteln wollte. Reagiert eine Arbeitsbiene auf dieses Zeichen hin in normaler Weise, so gelingt die Nahrungsaufnahme trotzdem nicht, weil die Königin den dargebotenen Futtertropfen mit ihrer wahllos herumtastenden Zunge nicht findet. Ich habe eine fühlerlose, sicherlich hungernde Königin mehrmals auf Honigzuckerteig oder gefüllte Honigzellen gesetzt; sie ließ das Futter aber jedesmal gänzlich unbeachtet, und zwar

wohl einzig deshalb, weil sie ohne Antennen nicht imstande war, es wahrzunehmen. Bienenköniginnen, denen man gleichzeitig beide Fühler ausschaltet, verlieren offensichtlich das Geruchs- und Mitteilungsvermögen und damit zugleich auch den notwendigen Kontakt mit ihren Pflegebienen; die Fütterung durch die Arbeitsbienen unterbleibt und die Folge davon ist, daß solche Königinnen innert kurzer Zeit zugrunde gehen. Von sechs fühlerlos gemachten Königinnen starb eine nach 36 Stunden, drei nach weniger als 21 Stunden (Exitus nachts), eine nach 9 Stunden und eine fand ich 17 Stunden nach der Fühleramputation tot auf dem Flugbrett des Beobachtungskastens. Daß es beim Abschneiden der Antennen nicht die Verletzung sein kann, die zum Tode der Versuchstiere führt, geht ohne weiteres daraus hervor, daß das gleiche Schicksal auch die Königinnen mit festgeklebten Fühlern trifft.

Für die vorliegenden Untersuchungen ist die Tatsache wesentlich, daß ich nie eine fühlerlose Bienenkönigin bei der Inspektion von Wabenzellen oder bei der Eiablage beobachten konnte. Huber (23) und Burnens sahen immerhin eine solche Königin noch Eier legen und schreiben darüber: « Wir sahen sie mit außerordentlicher Lebendigkeit auf den Waben umherlaufen, kaum gestattete sie den Arbeitsbienen die Zeit, sich zu trennen und ihr Platz zu machen. Sie ließ ihre Eier unwillkürlich fallen, ohne daran zu denken, sie in irgend eine Zelle abzusetzen.» (Übersetzung von G. Kleine.) Auch hier kann man also kaum von einer richtigen Eiablage sprechen. Es scheint somit, daß die Bienenkönigin mit dem Verlust beider Antennen die normalen Fortpflanzungsinstinkte verliert. Das Verhalten der fühlerlosen Königinnen erlaubt uns jedoch nicht, zu entscheiden, ob dies eine unmittelbare oder aber nur eine mittelbare Folge des Fühlerverlustes ist.

Ich bin durch diesen unerwarteten Versuchsverlauf veranlaßt worden, bei einer dritten Gruppe von Königinnen (4 legetüchtige Tiere) jeweils nur einen Fühler auszuschalten (Abb. 5, C), in der Erwartung, daß sich dann vielleicht beim Eilegeakt partielle Ausfallserscheinungen zeigen könnten, die nützliche Rückschlüsse gestatten würden. Das trat nicht ein. Wohl lassen Bienenköniginnen, denen nur eine Antenne amputiert oder auf der Stirnseite des Kopfes festgeklebt wird, anfänglich einige Hemmungen in ihrem Benehmen erkennen, so vor allem beim Vorwärtsschreiten. Aber schon nach kurzer Zeit beginnen sie, die Wabenzellen in normaler Weise zu inspizieren und mit Eiern zu bestiften. Irgendwelche Ausfallserscheinungen beim Eierlegen konnte ich nie feststellen; ebenso machte sich keine lebensverkürzende Wirkung des Eingriffes geltend. Die Versuche der dritten Gruppe zeigen uns also, daß der Bienenkönigin offenbar ein Fühler vollkommen genügt, um bei der Wabenzelleninspektion die den Eilegeakt auslösenden Reize zu perzeptieren. Wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß die entsprechen-

den Rezeptionsorgane tatsächlich in den Antennen lokalisiert sind. Die Frage, welchen Fühlersensillen diese Funktion zukommt, ist allerdings unabgeklärt.

4. Werden die Reize, die den Eilegeakt auslösen, dem Geschlechtsapparat durch das Bauchmark zugeleitet?

Wenn die Bienenkönigin bei der Inspektion der Wabenzellen mit antennalen Sinnesorganen Reize perzeptiert, welche den Eilegeakt auslösen, so muß der normale Verlauf der Eiablage voraussichtlich gestört werden, sobald die Reizleitung zwischen den Rezeptoren und den Effektoren unterbrochen wird. Obwohl die Innervationsverhältnisse der Geschlechtsorgane bei der Königin von *Apis mellifica* L. meines Wissens bis heute noch nicht Gegenstand einer eingehenden Untersuchung waren und deshalb nur wenig bekannt sind, können wir doch aus dem anatomischen Bau (Abb. 6) schließen, daß die auslösenden Reize dem Fortpflanzungsapparat über das Bauchmark (Bm) zugeleitet werden. In diesem Falle läßt sich eine Unterbrechung der Reizleitung erreichen, wenn wir das abdominale Bauchmark an geeigneter Stelle operativ durchtrennen.

Ein derartiger Eingriff wird uns durch die Lage- und Bauverhältnisse des Bauchmarkes wesentlich erleichtert. Aus dem Thorax kommend, durchzieht das abdominale Bauchmark als feiner, strickleiterförmiger Strang den Perineuralsinus (Abb. 6 nsi) unter dem ventralen Diaphragma (Abb. 2 u. 3 Dph; Abb. 6 vdph) in der Medianlinie und endigt unmittelbar über der Vereinigungsstelle der beiden Ovidukte (Abb. 2, 3 und 6 Ovi) im letzten Hinterleibssegment; es liegt also fast in seinem ganzen Verlauf der Innenseite der Bauchschuppen dicht an und wird von diesen nur durch eine dünne Lage von Fettkörpergewebe (Abb. 3 f; Abb. 8 fkz) getrennt. Im Gegensatz zur Arbeitsbiene, deren Nervensystem vor wenigen Jahren durch Rehm (34) eingehender bearbeitet worden ist, besitzt das abdominale Bauchmark der Bienenkönigin nicht 5, sondern nur 4 Nervenknoten. Das erste Abdominalganglion (Abb. 6 Agl_1) liegt nahe am Hinterrand des zweiten, d. h. vordersten Abdominalsternits*, das zweite (Agl_2) etwas vor oder in der Mitte des vierten Sternits, das dritte (Agl_3) in der Mitte des fünften Sternits und das vierte und letzte Ganglion (Agl_4) am Vorderrand des 7. Sternits. Beim vierten Abdominalganglion (Abb. 7), welches den caudalen Abschluß des Bauchmarkes bildet, handelt es sich um einen, offenbar aus vier larvalen Nervenknotenpaaren hervorgangenen, zusammenhängenden Ganglienkomplex, der noch eine ziemlich deutliche Unterteilung in eine vordere (IVa) und hintere (IVb) Masse erkennen läßt. Von diesem vierten, zusammengesetzten Abdominalganglion aus werden die Geschlechtsorgane der Königin innerviert. In Übereinstimmung mit Rehm konnte ich feststellen, daß der beidseitig an der

---

* Über die übliche Numerierung der sechs Abdominalsegmente bei der Bienenkönigin orientiert die Abb. 6. Dabei ist zu berücksichtigen, daß das vorderste Hinterleibssegment als IV. Körpersegment in den Thorax einbezogen ist; deshalb trägt das erste Abdominalsegment die Nummer V/2, das letzte die Nummer X/7, wobei die römische Zahl das Körpersegment, die arabische Zahl das Abdominalsegment bezeichnet.

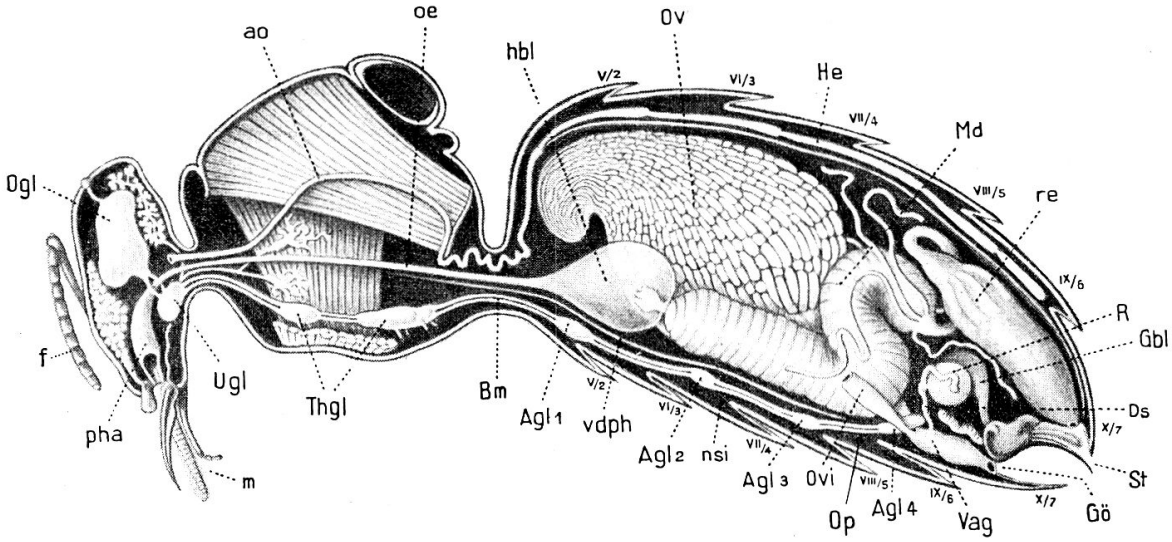

Abb. 6.

Anatomie der Bienenkönigin.
Halbschematisch (Orig.).

m: Mundgliedmaßen
pha: Schlund
oe: Speiseröhre
ao: Aorta
He: Herzschlauch (ventral davon das dorsale Diaphragma)
vdph: ventrales Diaphragma
nsi: Perineuralsinus
Ov: Eierstock (der linke Eierstock ist nicht eingezeichnet)
Ovi: Eileiter
Vag: Scheide und Scheidenvorhof
Gö: Geschlechtsöffnung
R: Samenblase
Ds: Samenblasengang
St: Stachelapparat
Gbl: Giftblase
f: Fühler
Ogl: Oberschlundganglion
Ugl: Unterschlundganglion
Thgl: Thoracalganglien
Bm: Bauchmark
hbl: Honigblase
Md: Mitteldarm
re: Kotblase (Rectum)
Agl_1-Agl_4: Abdominalganglien
Op: Operationsstelle
V/2-X/7: Numerierung der Abdominalsegmente

Grenze zwischen der vorderen und hinteren Ganglienmasse entspringende Nerv d_1 einen Seitenast e_2 abgibt, welcher sich um die Eileiterbasis (ovi) nach hinten unten wendet und zur Vaginalregion des Geschlechtsapparates zieht. Ich konnte diesen Nervenast e_2 ohne Schwierigkeiten bis zu den bogenförmigen Muskeln (Abb. 3 tvmu) verfolgen, welche die Vagina (Vag) auf der Dorsalseite oral und caudal von der Einmündung des Samenblasenganges (Cs) überspannen; seine weitere Aufspaltung und vor allem seine Endigungsstellen sind mir noch unbekannt. Bei der Arbeitsbiene beobachtete Rehm, daß der Nerv e_2 einen Seitenast abgibt, welcher dem Eileiter entlang bis zu den Ovarialschläuchen hin verläuft. Die Existenz dieses Seitenastes habe ich bei der Königin bis heute nicht mit genügender Sicherheit nachweisen können.

Ich brauche hier nicht weiter auf die feineren Innervationsverhältnisse der Geschlechtsorgane einzutreten und kann auch die von Rehm diskutierte Frage über das Vorhandensein eines caudalen sympathischen Nervensystems und von autonomen Nerven-

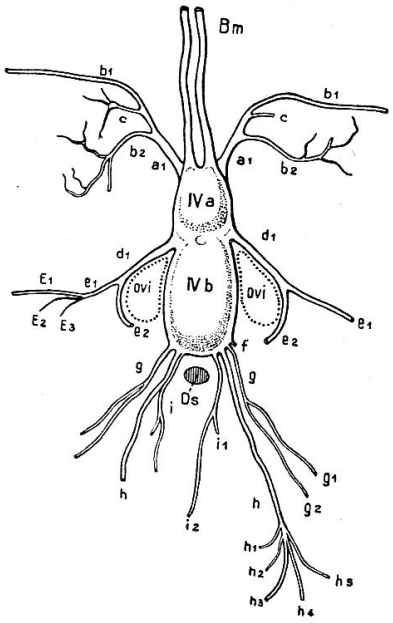

Abb. 7.

Das vierte, zusammengesetzte Abdominalganglion der Bienenkönigin. (Orig.)

Ovi: Eileiter
Ds: Samenblasengang
Bm: Bauchmark
(weitere Erklärungen im Text)

zellen in den Ovarien unberücksichtigt lassen. Für die vorliegenden experimentellen Untersuchungen ist allein die Tatsache wichtig, daß der Fortpflanzungsapparat der Bienenkönigin nur vom letzten, zusammengesetzten Abdominalganglion aus mit Nerven versorgt wird; der erste, zweite und dritte Hinterleibsnervenknoten nehmen an der Innervation dieser Organe keinen Anteil. Um die Reizleitung von den antennalen Rezeptoren zum Geschlechtsapparat zu unterbinden, genügt es deshalb, das Bauchmark vor dem letzten Abdominalganglion zu durchschneiden. Derartige operative Bauchmarkdurchtrennungen habe ich bei fünf legetüchtigen Bienenkönigginnen mit Erfolg ausführen können, nachdem zuerst einmal an einer größeren Zahl von Tieren die geeignetste Operationsmethode entwickelt worden war.

Als Trennstelle wählte ich die Konnektive zwischen dem dritten und vierten Abdominalganglion (Abb. 6 Op), die im Bereich des 6. Sternits (also unter der 5. Bauchschuppe) liegen. Hebt man einer Bienenkönigin in der Rückenlage die vierte Bauchschuppe (= 5. Sternit) hoch (A b'b. 8), so sieht man das Bauchmark (Bm) in der Medianlinie durch die feine Intersegmentalhaut (ish) zwischen dem 5. und 6. Sternit durchschimmern. So verlockend es auch erscheint, gleich hier durch die Zwischenhaut einzugehen, um das Bauchmark zu durchschneiden, muß ich aus Erfahrung von einem solchen Vorgehen abraten; jede Verletzung der Intersegmentalhaut führt nämlich zu einer kaum stillbaren Blutung aus dem Perineuralsinus, die das Versuchstier nicht nur gefährdet, sondern auch das Anbringen eines geeigneten Wundverschlusses verunmöglicht. Ich habe diese Schwierigkeit anfänglich dadurch zu beheben versucht, daß ich die Bauchmarkdurchtrennung im Intersegmentalraum am narkotisierten Tier mit Hilfe eines kleinen, besonders konstruierten Thermokauters vornahm. Dieses Verfahren befriedigte jedoch nicht. Wohl sind die Blutungen geringer; dafür treten aber auch bei vorsichtigstem Arbeiten sehr leicht nachteilige Koagulationen, Verklebungen und Verbrennungen ein, die sich auf das ventrale Diaphragma und zuweilen sogar auf den Mitteldarm erstrecken und häufig nach wenigen Stunden den Tod der Versuchskönigin zur Folge haben.

In Anlehnung an eine früher ausgearbeitete Impfmethode für Bienenköniginnen (16) gelangte ich nach ziemlich umfangreichen Vorversuchen zu einer brauchbaren Operationsmethode, die allerdings ein zweckdienliches Instrumentarium voraussetzt; sie soll hier erläutert werden, weil sie vielleicht auch für anderweitige Untersuchungen nützliche Dienste leisten kann. Die Versuchskönigin wird mit Äther betäubt, wobei jede Benetzung peinlich vermieden werden muß. Die nötige Narkosetiefe ist dann erreicht, wenn die Atmung des Tieres nach einem kurzdauernden Erregungsstadium gleichmäßig ruhig wird; das ist in der Regel nach zwei Minuten der Fall. In diesem Zu-

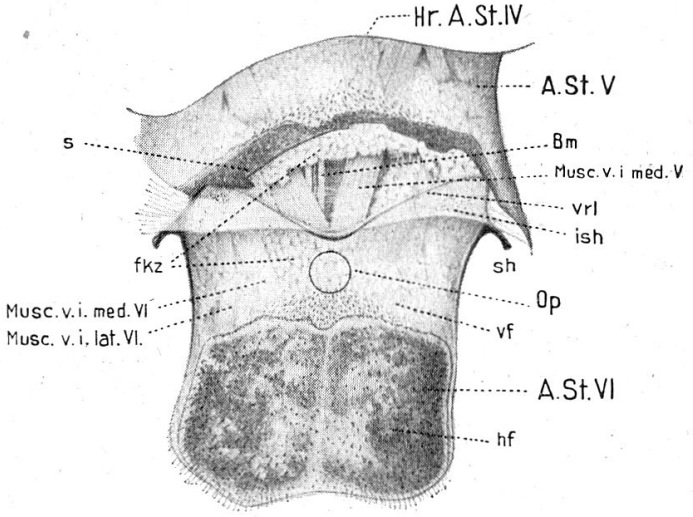

Abb. 8.

Die Lage der Operationsstelle im VI. Abdominalsternit.

Ventralansicht. (Orig.)

Hr.A.St. IV: Hinterrand des IV. Abdominalsternits
A.St.V: V. Abdominalsternit
A.St. VI: VI. Abdominalsternit
vf: der schwach chitinisierte vord. Teil des Sternits
hf: der stark chitinisierte hintere Teil des Sternits
vrl: Vorderrandleiste des Sternits
sh: Seitenrandhöcker des Sternits
s: der Rest des weggeschnitt. hinteren Teils vom Sternit V
ish: Intersegmentalhaut zwischen den Sterniten V und VI
Bm: Bauchmark
fkz: Fettkörperzellen
Musc. v. i. med.: Musc. ventralis internus medialis
Musc. v. i. lat.: Musc. ventralis internus lateralis
Op: Operationsstelle

stand wird die Königin in Rückenlage auf die konkave Korkscheibe des Präpariertisches gelegt und mit Hilfe von zwei über dem Thorax und der Taille enggekreuzten Nadelpaaren festgehalten. Die Fixierung der gegen den Operateur gerichteten Hinterleibsspitze nehme ich in der Weise vor, daß ich den spitzwinklig abgebogenen Kopf einer zirka 10 mm langen Insektennadel sehr vorsichtig in den Kloakenraum des Tieres einführe und damit das letzte Abdominaltergit auf die Korkunterlage niederdrücke. Bei dieser schwierigen Manipulation ist vor allem darauf zu achten, daß eine Verletzung der Afterpapille (Abb. 12 ap) und jede übermäßige Dehnung des Abdomens unterbleibt.

Mit einem am Präpariertisch befestigten, allseitig verschieb- und feststellbaren Schuppenhalter aus Glas oder Metall wird nun die vierte Bauchschuppe der Königin soweit hochgehoben, daß das 6. Sternit in seiner ganzen Ausdehnung überblickt werden kann (Abb. 8). Unter dem binokularen Präpariermikroskop und bei intensiver Beleuchtung des Operationsfeldes mit einer « Monla » - Lampe von Leitz setze ich sodann im schwach chitinisierten vorderen Teil des 6. Sternits (Abb. 8 vf) median eine kleine Wunde, die mir das Vordringen zum Bauchmark (Bm) gestattet. Ich benütze dazu ein Irismesserchen nach Knapp, mit dem sich bei einiger Übung ohne große Mühe durch

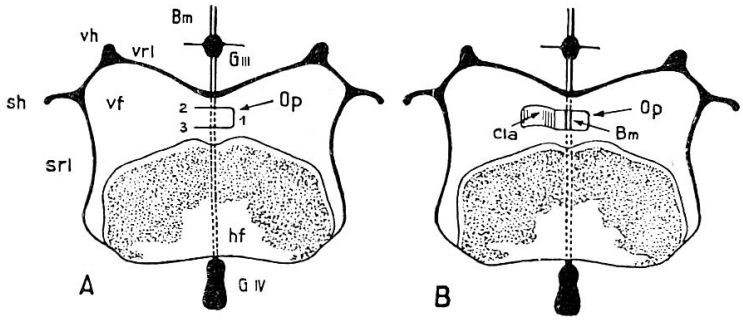

Abb. 9.

Operationstechnik.

(Ventralansicht des Abdominalsternits VI.)

vf: der schwach chitinisierte vordere Teil des Sternits
hf: der stark chitinisierte hintere Teil des Sternits
vrl: Vorderrandleiste
vh: Vorderrandhöcker
sh: Seitenrandhöcker
srl: Seitenrandleiste
Bm: Bauchmark
G III, G IV: 3. und 4. Abdominalganglion
Op: Operationsstelle
1, 2, 3: Schnittfolge bei der Wundsetzung
Cla: der umschnittene und zurückgeklappte Wundlappen.

drei Schnitte (Abb. 9 A 1, 2, 3) ein Wundlappen von etwa 0,8 mm Länge und 0,4 mm Breite umschneiden läßt. Klappt man diesen Wundlappen (Abb. 9 B Cla) mit einer Glasnadel nach links um, so drängt sich meist das unter dem Chitin liegende Fettkörpergewebe (Abb. 8 fkz) in die Wunde hinein und verhindert so eine Blutung. Um zum Bauchmark zu gelangen, genügt es, das dünnschichtige Fettkörpergewebe beiseite zu schieben; die beiden Bauchmarkkonnektive zwischen dem dritten und vierten Abdominalganglion liegen dann vor und können mit dem Irismesserchen oder mit einer sehr fein zugeschliffenen Pinzettenschere leicht durchschnitten werden. Glückt diese Operation, so bietet sich bei einer späteren Sektion des Versuchstieres von der Innenseite her ein Bild, wie es Abb. 10 darstellt. Man sieht, daß sich die beiden Bauchmarkkonnektive oral und caudal von der Wundstelle zurückziehen, so daß keine Gefahr für eine postoperative Wiedervereinigung besteht. Nach erfolgter Durchtrennung des Bauchmarkes wird der Wundlappen (Abb. 9B Cla) nach rechts zurückgeklappt und die Wunde mit « Dartex 75 » verschlossen. Abb. 11 veranschaulicht diesen gut sichtbaren Wundverschluß (Op) in einer photographischen Aufnahme; er behindert die Beweglichkeit des Abdomens dank seiner Elastizität nicht. Die Versuchsköniginnen erholen sich ziemlich rasch

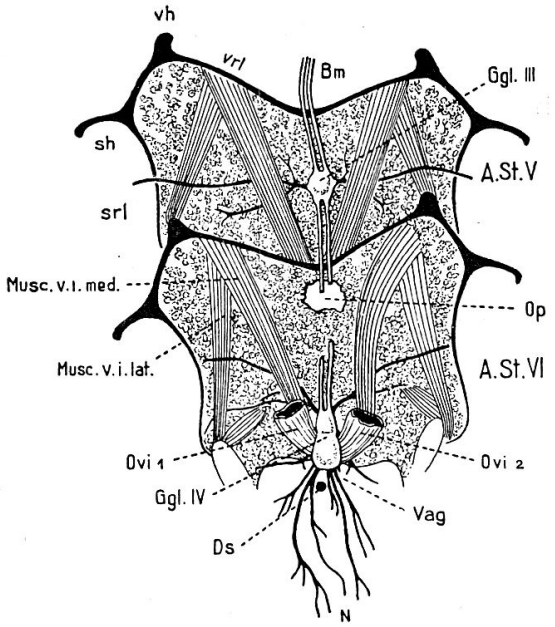

Abb. 10.
Dorsalansicht der Operationsstelle.

A.St.V: V. Abdominalsternit
A.St.VI: VI. Abdominalsternit
Bm: Bauchmark
Ggl III: drittes Abdominalganglion
Ggl IV: viertes Abdominalganglion (N = abgehende Nerven)
Ovi_1, Ovi_2: Eileiter (abgeschnitten)
Vag: Scheide
Ds: Samenblasengang
Musc. v. i. med.: Musc. ventralis internus medialis
Musc. v. i. lat.: Musc. ventralis internus lateralis
Op: Operationsstelle
(übrige Bezeichnungen wie Abb. 9)

von der Äthernarkose und überstehen den operativen Eingriff, wie die Erfahrung gezeigt hat, sehr gut, wenn er mit der nötigen Sorgfalt ausgeführt wird. Das geht auch daraus hervor, daß die operierten Tiere mehrere Wochen lang in kleinen, freifliegenden Pflegevölkchen gehalten und beobachtet werden konnten (z. B. Königin Nr. 881 A/36 während 87 Tagen!) Abgesehen von einer Königin, die nach 26 Tagen einer Nosemainfektion zum Opfer fiel, würden sie wohl alle normal weitergelebt haben, wenn ich sie nicht jeweils nach Abschluß der Beobachtungen absichtlich getötet und seziert hätte, um mich vom Operationserfolg zu überzeugen.

Wie verhalten sich nun Bienenköniginnen, denen das Bauchmark vor dem letzten Abdominalganglion durchschnitten wird? Ich verzichte hier aus Raumgründen darauf, für alle fünf beobachteten Tiere die ausführlichen Versuchsprotokolle wiederzugeben und beschränke mich auf das Wesentliche, um so mehr, als sich sämtliche Königinnen in ihren Pflegevölkchen durchaus gleichartig verhalten haben. Da ist in erster Linie zu erwähnen, daß die operierten Bienenköniginnen in ihrer Lebhaftigkeit und Bewegung nicht die geringsten Hemmungen oder Störungen zeigen. Der Kontakt mit

den Pflegebienen unterscheidet sich durch nichts von den Verhältnissen in einem normalen Bienenvolk. Schon nach wenigen Tagen sind die Arbeitsbienen mit der Vorbereitung des Brutnestes beschäftigt und die Königin beginnt, die geputzten Wabenzellen zu inspizieren. Ich konnte bei dieser Handlung nie etwas Anormales feststellen. Das Tier steckt für einige Augenblicke seinen Kopf bis zur Halsfurche in die Zelle hinein, zieht ihn dann rasch zurück und nun setzen — sofern sich die Wabenzelle für die Bestiftung eignet — reflexartig und in richtiger Reihenfolge die Reaktionen ein, die wir

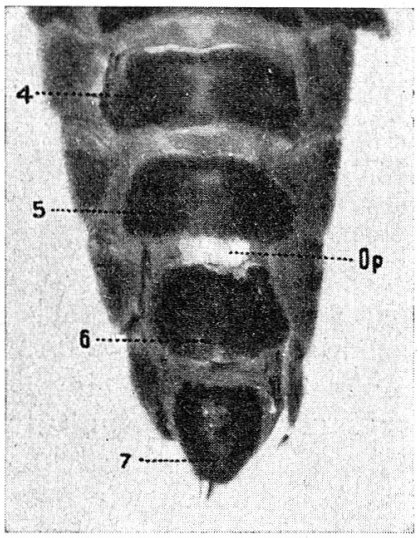

Abb. 11.
Abdomen einer operierten Bienenkönigin
Ventralansicht
(Phot. Dr. W. Staub)
Op.: Operationsstelle mit Wundverschluß

beim Eilegeakt der normalen Bienenkönigin kennen gelernt haben. Die Versuchskönigin stützt den Körper auf ihren Beinen hoch, krümmt das Abdomen bauchwärts ein und bewegt sich sodann in der Richtung der inspizierten Zelle vorwärts. Hier macht sich nun aber bereits eine erste Störung geltend. Während ein Normaltier die gemusterte Zelle nie verfehlt, senkt die operierte Königin ihren Hinterleib in der Regel zu früh, d. h. in eine falsche Wabenzelle ein. Ich habe dieses sonderbare, ursächlich unabgeklärte Verhalten bei allen fünf Versuchstieren beobachtet und muß deshalb annehmen, daß es sich dabei nicht um eine zufällige Erscheinung handelt. Hat die Königin ihr Abdomen in die Wabenzelle eingesenkt, was ihr ohne Behinderung gelingt, so bleibt sie vorerst inmitten ihres Hofstaates still sitzen; aber schon nach wenigen Sekunden wird sie unruhig, wechselt häufig die Beinstellung und macht mit dem Hinterleib im Innern der Zelle pumpende und drehende Bewegungen. Es erweckt ganz den Eindruck, als ob sie sich sichtlich anstrenge, ein Ei zu legen. Sie verweilt meistens auch länger in der Wabenzelle als eine normale Königin. Gleich, als würde sie die Nutzlosigkeit ihrer Anstrengung erkennen, erhebt sie sich plötzlich, zieht ihr Abdomen aus der Zelle zurück und geht — man

möchte fast sagen — beunruhigt und hastig weiter. Man sucht vergeblich nach einem abgelegten Ei. Beim Weggehen der operierten Königin fällt auf, daß die Kloake nicht klafft und daß der Hinterleib nicht sofort in die Normallage zurückkehrt, sondern meist längere Zeit schräg nach unten hängt. Der Mißerfolg hindert das Tier keineswegs an weiteren Bestiftungsversuchen. Sehr bald nimmt die Königin die Zelleninspektion an einem anderen Wabenort wieder auf und versucht von neuem, ein Ei zu legen. Zur Eiablage kommt es jedoch nie.

Bei den später ausgeführten Sektionen erwiesen sich die Geschlechtsorgane bei allen fünf Versuchsköniginnen als vollkommen intakt und gesund. Sämtliche Ovarien waren gut entwickelt und enthielten zahlreiche legereife Eier. In den Samenbläschen fanden sich lebende Spermien. Die Ovidukte zeigten während der Untersuchung in Ringerlösung häufig lebhafte Kontraktionen, was auf das Vorhandensein von autonomen Nervenzellen in diesen Organen hindeutet. Außerdem ergab sich, daß bei allen Tieren die Bauchmarkdurchtrennung vor dem letzten Abdominalganglion tatsächlich geglückt war. Nach diesen Befunden kann das Unterbleiben der Eiablage keinesfalls auf eine Schädigung des Fortpflanzungsapparates oder auf eine Degeneration der Eierstöcke zurückgeführt werden, sondern muß irgendwie mit der Durchschneidung der Bauchmarkkonnektive in ursächlicher Beziehung stehen.

Wie können wir uns die postoperative Sterilität der Versuchstiere erklären? Wenn wir das Verhalten der operierten Königinnen überblicken, so fällt uns einmal auf, daß bei ihnen der Fortpflanzungstrieb trotz der Bauchmarkdurchtrennung vollständig erhalten bleibt. Sie inspizieren die vorbereiteten Wabenzellen des Brutnestes und schicken sich zur Bestiftung an. Abgesehen vom häufigen Verfehlen der gemusterten Zelle, spielen sich alle Reaktionen, welche die erste und zweite Phase des Eilegeaktes der normalen Bienenkönigin charakterisieren, bei den operierten Tieren in durchaus richtiger Weise ab. In dem Augenblick, in dem es zur Eiablage kommen sollte, bricht die Reaktionskette jedoch plötzlich ab. Die Eiablage, die wesentlichste Handlung der dritten Phase des Eilegeaktes, unterbleibt. Ich kann mir dieses Geschehen vorläufig nur folgendermaßen erklären: Die operierte Königin perzeptiert bei der Inspektion der Wabenzelle gleich wie ein Normaltier mit antennalen Sinnesorganen Reize, welche den Eilegeakt auslösen. Der Impuls wird vom nervösen Zentralorgan aus den Effektoren durch das thoracale und abdominale Bauchmark zugeleitet und bewirkt die entsprechenden Handlungen der ersten und zweiten Phase des Eilegeaktes. Die Trennstelle des Bauchmarkes zwischen dem dritten und vierten Abdominalganglion verhindert eine weitere Fortpflanzung des Impulses. Die Folge davon ist, daß alle caudal von der Trennstelle liegenden Effektoren vom Impuls nicht erreicht werden

und deshalb nicht in Funktion treten. Damit wird das Ausbleiben der Eiablage verständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß die Geschlechtsorgane vom letzten Abdominalganglion aus innerviert werden.

Man könnte die Richtigkeit dieser Erklärung durch eine Vorverlegung der Trennstelle im Bauchmark experimentell nachprüfen; in diesem Falle müßte die Reaktionskette entsprechend früher abbrechen und bereits in der zweiten Phase des Eilegeaktes Ausfallserscheinungen zeigen. Solche Versuche sind vorgesehen. Ich glaube aber, schon nach den bisherigen Versuchsergebnissen annehmen zu dürfen, daß der Eilegeakt bei der normalen Bienenkönigin durch Reize ausgelöst wird, die von antennalen Sinnesorganen während der Wabenzelleninspektion perzeptiert und als Impuls dem Geschlechtsapparat über das Bauchmark zugeleitet werden.

5. Spielt der Stachelapparat bei der Eiablage eine wesentliche Rolle?

Jordan (24) hat in seiner Abhandlung über die Eiablage der Bienenkönigin die Ansicht geäußert, daß der Stachelapparat beim Eilegeakt eine bedeutsame Rolle spiele. Er vermutet, daß die Eier nicht durch die Scheidenmuskulatur allein, sondern ebensosehr durch eine hebelnde Bewegung des Stachelapparates aus der Scheide und dem Scheidenvorhof (Abb. 1 S und Svh) herausbefördert werden. Jordan stützt sich bei dieser Annahme auf seine Beobachtungen, wonach die Königin unmittelbar vor der Eiablage ihre Stachelspitze dicht über dem Zellengrund leicht einsticht. Die fixierte Stachelspitze soll den Drehpunkt für die Hebelbewegung bilden.

Jordans Äußerung hat mich zu einer experimentellen Nachprüfung veranlaßt. Im Juli 1939 wurde einer einjährigen, legetüchtigen Bienenkönigin (Kontr. Nr. 1522 A/39) der Stachel (Abb. 1 2 st), d. h. die Stachelrinne und die Stechborsten, dicht an der Basis weggeschnitten. Bei einer andern, gleichalterigen und ebenfalls legetüchtigen Königin (Kontr. Nr. 1522 B/39) entfernte ich in gleicher Weise den Stachel und die Stachelscheiden (Abb. 12 sts). Beide Tiere erholten sich sehr rasch von diesen Eingriffen und wurden noch am gleichen Tag in zwei Versuchsvölkchen in einwabigen Beobachtungskasten eingesetzt. Drei Tage später begannen beide Königinnen mit der Eierlage. Ich konnte mich davon überzeugen, daß die beiden « stachellosen » Bienenköniginnen die Wabenzellen in vollkommen normaler Weise bestifteten und daß sie während des Eilegeaktes nicht die geringste Behinderung zeigten. Die frisch abgelegten Eier klebten genau wie die Eier einer normalen Bienenkönigin am Zellengrund. Am 14. August 1939 besaßen die beiden Versuchsvölkchen schön geschlossene Flächen Arbeiterbrut in allen Stadien. Die Ausmaße der Brutflächen waren:

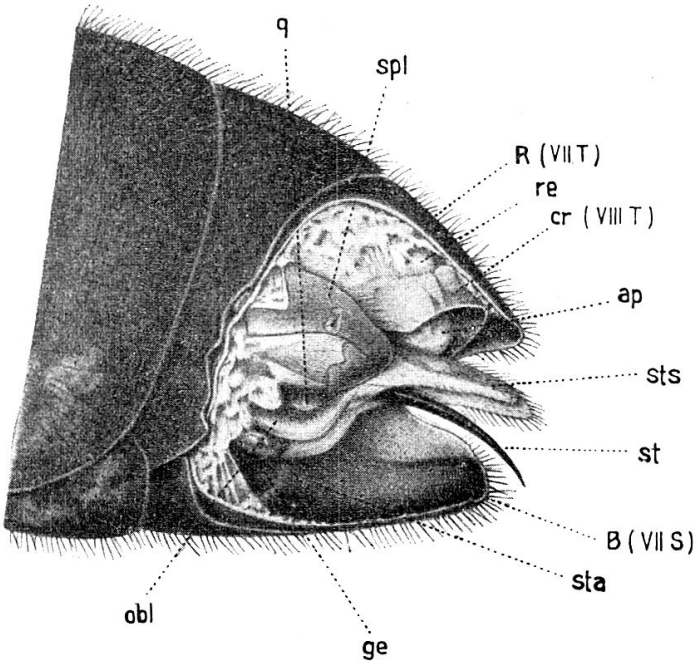

Abb. 12.

Kloake und Stachelapparat einer normalen Bienenkönigin.

Seitenansicht. (Orig.)

Der Chitinpanzer des letzten Hinterleibsringes ist auf der linken Seite abgetragen.

R: Rückenschuppe des letzten Hinterleibsegmentes
B: Bauchschuppe des letzten Hinterleibsegmentes
cr: chitinöse Haut (Rückenschuppe des VIII. Segmentes)
ap: Afterpapille
re: Enddarm (Kotblase)
st: Stachel
sts: Stachelscheiden
spl: Stigmenplatte
q: quadratische Platte
obl: oblonge Platte
sta: Stacheltasche
ge: Ausmündung der Geschlechtsorgane.

Aus Schweiz. Bienenzeitung, Heft 6a, Jahrgang 1940

beim Völkchen 1522 A/39 Wabenseite		beim Völkchen 1522 B/39 Wabenseite	
links	rechts	links	rechts
27×18 cm	25×16 cm	22×22 cm	24×24 cm

Aus diesen beiden Versuchen geht jedenfalls eindeutig hervor, daß eine Fixierung der Stachelspitze dicht über dem Zellengrund — wie sie Jordan als notwendig erachtet — für den normalen Ablauf des Eilegeaktes nicht erforderlich ist und daß dem Stachelapparat beim Eierlegen offenbar keine große Bedeutung zukommt.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Abhandlung werden einleitend die wichtigsten Theorien besprochen, die sich mit der Regulierung der Eibesamung bei der Bienenkönigin beschäftigen. Da es sich dabei ausschließlich um nicht überprüfte und deshalb unbewiesene Hypothesen handelt, wird der Ansicht Ausdruck gegeben, daß es nützlicher sei, eine schrittweise Lösung des Problems auf experimenteller Grundlage zu versuchen, als darüber zu theoretisieren.

In diesem Sinne wurde zuerst der Eilegeakt der normalen Bienenkönigin studiert; er gliedert sich in drei deutlich unterscheidbare Phasen: 1. Musterung der zu bestiftenden Wabenzelle; 2. Einsenken des Abdomens in die inspizierte Wabenzelle; 3. Eiablage.

Das Verhalten der Königin während der ersten Phase spricht dafür, daß das Tier bei der Wabenzelleninspektion mit antennalen Sinnesorganen Reize perzeptiert, welche den Eilegeakt auslösen. Sie reagiert auf diese Reize mit einer immer gleichbleibenden Kette von bestimmten Handlungen.

Bienenköniginnen, denen beide Fühler und damit die für den Eilegeakt maßgeblichen Rezeptionsorgane operativ ausgeschaltet werden, verlieren den Kontakt mit den Stockbienen, sowie den Fortpflanzungstrieb und sind nicht lebensfähig. Königinnen, denen man nur einen Fühler ausschaltet, verhalten sich wie normale Tiere. Der Bienenkönigin genügt somit eine Antenne, um die den Eilegeakt auslösenden Reize zu perzeptieren.

Mit Hilfe von operativen Durchtrennungen des abdominalen Bauchmarkes konnte gezeigt werden, daß die bei der Wabenzelleninspektion perzeptierten, den Eilegeakt auslösenden Reize dem Geschlechtsapparat als Impuls über das Bauchmark zugeleitet werden.

Die von Jordan geäußerte Ansicht, daß der Stachelapparat bei der Eiablage der Bienenkönigin eine bedeutsame Rolle spiele, konnte durch Versuche nicht bestätigt werden.

Literaturverzeichnis.

1. Adam, A.: Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb., Abt. Anatomie, Bd. 35, *1912*.
2. Angeleri, D. G. M.: Un segreto svelato ossia la determinazione del sesso nelle api. Rivista di Apicoltura, Fasc. I, Anno VII, *1938* — XVI.
3. Beecken, W.: Über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene (Apis mellifica L.). Archiv f. Bienenkunde, Bd. XV, *1934*.
4. v. Berlepsch, A.: Zur Parthenogenesis. Eichstädter Bienenztg., Jahrg. *1867*.
5. — Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben. 3. Aufl., Verlag J. Schneider, Mannheim, *1873*.

6. Bourgeois, M.: De la formation des sexes chez les abeilles. Bull. Soc. Romande d'Apic., 13me Vol., *1916*.

7. Bresslau, E.: Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz., Bd. 29, *1905*.

8. Brünnich, K.: Der Nestduft bei den Insekten, speziell bei den Bienen. Schweiz. Bztg., Jahrg. *1902*.

9. v. Buttel-Reepen, H.: Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Praeformation). Verh. d. Deutschen Zool. Ges., *1904*.

10. — Leben und Wesen der Bienen. Verlag Vieweg & Sohn, Braunschweig, *1915*.

11. Dzierzon, J.: Gutachten über die von Herrn Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen. Eichstädter Bienenztg., Jahrg. *1845*.
(Weitere Abhandlungen von Dzierzon siehe unter 37.)

12. Freudenstein, K.: Wie reguliert die Königin die Eiablage? Neue Bienenztg., 31. Jahrg., *1932*.

13. — Zur Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Verh. des VII. Intern. Kongr. f. Entomologie, Berlin 1938, Bd. III, *1939*.

14. — Lehrbuch der Bienenkunde. I. Teil: Das Wesen der Bienen. 2. Auflage, Verlag A. Pabst, Königsbrück, *1942*.

15. v. Frisch, K.: Aus dem Leben der Bienen. 3. Auflage, Verlag J. Springer, Berlin, *1941*.

16. Fyg, W.: Eine Methode zur subkutanen Impfung von Bienenköniginnen als Hilfsmittel beim Studium der Melanose. Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz, Jahrg. *1936*.

17. — Benussi-Bossi's Hypothese über die Geschlechtsbestimmung im Bienenstaat. Schweiz. Bienenztg., Jahrg. *1938*.

18. — Eine sonderbare Legestörung bei einer Bienenkönigin. Schweiz. Bienenztg., Jahrg. *1940*.

19. Goeldi, E. A.: Das Problem der Geschlechtsbestimmung und der Geschlechtsaufspaltung im Bienenstaat, beleuchtet durch Studien-Ergebnisse an neotropsichen Ameisen. Mitt. Nat. Ges. Bern, Verlag K. J. Wyss, Bern, *1916*.

20. Goetze, G.: Die beste Biene. Züchtungs- und Rassenkunde der Honigbiene nach dem heutigen Stand der Wissenschaft und Praxis. Verlag Liedloff, Loth & Michaelis, Leipzig, *1940*.

21. Gontarski, H.: Wabenzellenmaße bei Apis mellifica. Zeitschr. vergl. Physiol., 21. Bd., *1935*.

22. Hofmann, F. W.: Die Eier befruchteter Königinnen. Eichstädter Bienenztg., Jahrg. *1859*.

23. Huber, F.: Nouvelles observations sur les abeilles. Tome I et II, Paris-Genève, *1814*. (Deutsche Übersetzung von G. Kleine, Einbeck 1869.)

24. Jordan, R.: Der Vorgang bei der Eiablage der Bienenkönigin. Der Deutsche Imker, Bd. 46, Prag *1933*.

25. Leuckart, R.: Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Verlag Meidinger Sohn & Comp., Frankfurt a. M., *1858*.

26. Leuenberger, F.: Die Biene. 2. Auflage, Verlag Sauerländer & Co., Aarau, *1929*.

27. — Der schweizerische Bienenvater. 12. Auflage. Verlag Verein Deutsch-Schweiz. Bienenfreunde, Aarau, *1935*.

28. Maidl, F.: Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten (III. Hauptabschnitt: Die Fortpflanzungsinstinkte der sozialen Insekten). Verlag Fritz Wagner, Wien, *1934*.

29. Morgenthaler, O.: Das Hobeln der Bienen. Schweiz. Bienenzeitung, Jahrg. *1931*.

30. Nachtsheim, H.: Parthenogenese, Eireifung und Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Sitzungsber. Ges. Morph. und Physiol., München, *1912*.

31. — Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Archiv f. Zellforschung, Bd. 11, *1913*.

32. Paulcke, W.: Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. Anatom. Anz., Bd. 13, *1899*.

33. Petrunkewitsch, A.: Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Bd. 14, *1901*.

34. Rehm, E.: Die Innervation der innern Organe bei Apis mellifica (zugleich ein Beitrag zur Frage des sog. sympathischen Nervensystems der Insekten). Zeitschr. Morph. und Oekol. der Tiere, Bd. 36, *1939*.

35. Richardson, C. H.: The oviposition response of insects. Bull. No. 1324, U. S. Dep. of Agriculture, Washington D. C., *1925*.

36. Rueher, F.: Das Rätsel der Geschlechtsbestimmung des Bieneneies. Der Elsaß-Lothringische Bienenzüchter, 65. Jahrg. *1937*.

37. Schmid, A. und Kleine G.: Die Dzierzon'sche Theorie und Praxis der rationellen Bienenzucht. Verlag C. H. Beck, Nördlingen, *1861*.

38. v. Siebold, C.: Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Verlag Engelmann, Leipzig, *1856*.

39. Snodgrass, R. E.: Aanatomy and Physiology of the Honeybee. First Edition. McGraw-Hill Book Company, New York, *1925*.

40. — Morphology of the insect abdomen. Part II: The genital ducts and the ovipositor. Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. 89, No. 8, *1933*.

41. Verlaine, L.: Les reines fécondées des Hyménoptères sociaux peuvent-elles normalement engendrer des mâles ? Ann. et Bull. Soc. Entom. Belgique, tome LXVI, *1926*.

42. — La reine des Abeilles dispose-t-elle à volonté du sexe de ses œufs ? Ann. et Bull. Soc. Entom. Belgique, tome LXIX, *1929*.

43. Weber, H.: Lehrbuch der Entomologie. Verlag Gustav Fischer, Jena, *1933*.

44. Zander, E.: Der Bau der Biene. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, *1922*.

45. — Das Leben der Biene. 3. Auflage, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, *1936*.