

# Über den Einfluß der Weisellosigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin

(Ein Beitrag zur Frage der Regulationen im Bienenstaat)

---

Von der  
Eidgenössischen Technischen Hochschule  
in Zürich  
zur Erlangung der  
Würde eines Doktors der Naturwissenschaften  
genehmigte  
Promotionsarbeit  
vorgelegt von  
Gertrud Hess  
von Zug und Zürich

Referent: Herr Prof. Dr. O. Schneider-Orelli

Korreferent: Herr Prof. Dr. J. Seiler



Graphische Werkstätten H. R. Sauerländer & Co., Aarau 1942

Aus «Beihefte zur Schweizerischen Bienen-Zeitung» Band 1, Heft 2, Januar 1942

Aus dem Entomologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich  
(Leiter: Prof. Dr. Schneider-Orelli)

# Über den Einfluß der Weisellosigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin

(Ein Beitrag zur Frage der Regulationen im Bienenstaat)

von Gertrud Hess

## I. Einleitung

Die Frage nach dem Faktor, welcher die differente Entwicklung der Ovarien in dem zur Königin einerseits, zur Arbeiterin andererseits sich ausbildenden Individuum bestimmt, ist ein Problem der Regulation im Gesamtorganismus des Bienenvolkes. Mit einer ähnlichen Berechtigung, mit der wir einen Organismus als Zellenstaat auffassen, können wir auch den Bienenstaat als nach einheitlichem Ordnungsplan funktionierenden Organismus betrachten. Beiden liegt dasselbe Prinzip, die *Arbeitsteilung*, zugrunde, die mit einer Spezialisierung Hand in Hand geht. Dazu kommt die enge und wohlgeordnete Zusammenarbeit der voneinander abhängigen Einzelglieder. So begegnen wir bei der Honigbiene einer gutausgebildeten Brutpflege, welche, neben der Eiablage nach der Bereitstellung der Wiege, Fütterung, Temperaturregulierung, Belüftung und schließlich auch die Bewachung umfaßt. Diese pflegenden Aufgaben werden im Bienenvolk von vielen Individuen gemeinsam ausgeführt. Die Arbeitsteilung unter den Arbeiterinnen ist nach Altersstufen getrennt (*Roesch 1925*), sodaß jede Biene im Laufe ihres Lebens ihr Betätigungsgebiet programmäßig wechselt. Da dieser «Funktionswechsel» erst während des Imaginallebens eintritt, kann keine tiefgreifende morphologische Spezialisierung damit verbunden sein. Immerhin werden bestimmte innere Organe nur zeitweise voll funktionsfähig, z. B. die Futtersaftdrüsen meist vom 3. bis zirka 13. Tag des Imaginallebens, entsprechend dem Zeitabschnitt, in welchem die Bienenarbeiterin die jüngsten Larven füttert. Ältere Arbeiterinnen, welche Waben bauen, Pollen stampfen, Wache halten oder zuletzt zum Sammeln ausfliegen, besitzen stark rückgebildete Futtersaftdrüsen und sind deshalb nicht mehr imstande, für Larven oder Königin Futtersaft zu liefern.

Im Hinblick auf die Aufrechterhaltung eines harmonischen Gleichgewichtes verdient die Tatsache besonderes Interesse, daß die Zuteilung eines bestimmten Arbeitssektors an die einzelnen Altersgruppen nicht nach starrem Schema erfolgt. Unter gewissen Umständen können die Bienenarbeiterinnen viel länger als unter normalen Verhältnissen Brutammen bleiben. *Milojevic* (1939) veranlaßte die Bienenarbeiterinnen ganzer Völker, zeitlebens als Brutammen tätig zu bleiben, dadurch, daß er sie durch andauernd reichliche Fütterung mit Honig und Pollen vom Sammeldienst befreite und indem er, die ältere Brut fortlaufend durch junge ersetzend, die Arbeiterinnen zum ununterbrochenen Brutammendienst nötigte. Aus den Versuchen von *Kramer* (1896) und *Roesch* (1930) ist ferner zu ersehen, daß in einem Bienenvolke, dem man alle Jungbienen wegnimmt, die ältern Arbeiterinnen nach einiger Zeit wieder mit dem Brutammendienst beginnen, wobei die rückgebildeten Futter-saftdrüsen eine bereits aufgegebenene Leistung wieder zurückgewinnen.

Eine Arbeitsteilung kommt auch in der Trennung der Aufgaben zum Ausdruck, einerseits die entwicklungsfähigen Eier hervorzu-bringen und anderseits deren Entwicklung sicher zu stellen. Mit der Produktion der Eier ist der Instinkt verbunden, welcher die Eiablage in getrennte Wabenzellen und in thermisch orientierter Ordnung des Brutnestes sichert, ferner die je nach Jahreszeit und Witterung verschieden proportionierte Scheidung in einen unbefruchteten und einen befruchteten Brutsatz. Eine Sonderstellung nimmt die Arbeitsteilung zwischen Königin und Arbeiterin insofern ein, als Ei-bildung, Befruchtung und Eiablage einerseits, Herstellung der Brut-wiegen, Fütterung, Sammeltätigkeit und Beschützung anderseits an das Vorhandensein *morphologisch differenzierter Apparate* gebun-den sind, deren vollwertige Entwicklung *in der Frühzeit des Larven-stadiums* festgelegt wird. Im übrigen fügt sich diese Differenzierung in einen *weiter gespannten Rahmen eines stufenartig gegliederten Brutpflegeprogrammes*, in welchem Königin und Arbeiterin aus erb-mäßig identischen Eiern stammen. — Mit betontem Interesse nehmen wir in diesem Zusammenhang von der Tatsache Kenntnis, daß auch hier die Differenzierung in die zwei Funktionsgruppen, d. h. für Produktion einerseits, für Aufzucht anderseits nicht starr ist; sehen wir doch, daß bei Verlust der Königin eine Mehrzahl von

*Arbeiterinnen zur Eiablage* schreitet, indem sie sich zu sogenannten Afterköniginnen — auch Drohnenmütterchen genannt — umbilden. Daß sich aus ihren Eiern ausschließlich (mehr oder weniger vollkommene) Drohnen bilden, ist eine Sache für sich, weil die Arbeiterinnen — selbst unbegattet — natürlich nur unbefruchtete Eier legen können und sich das unbefruchtete Bienenei gesetzmäßig zur Drohne entwickelt.

Indem wir in den vorstehenden Darlegungen unsere Aufmerksamkeit der im Bienenstaat bestehenden Arbeitsteilung im allgemeinen, der Aufgabentrennung zwischen Königin und Arbeiterin im speziellen zugewendet haben, sehen wir uns der Frage gegenübergestellt, *welcher Mechanismus* (in der erwähnten anpassungsfähigen Weise) die Regulation besorgt. Bestimmtes darüber ist zur Zeit nicht bekannt (*v. Rhein* 1933). Der Wunsch, Klarheit zu erhalten, ist nicht nur im Hinblick auf die speziellen Kenntnisse zur Organisation des Bienenstaates, sondern auch vom allgemein biologischen Standpunkt aus wohl begründet.

Die in der praktischen Bienenzucht geläufige Auffassung sieht die Ursache für die zwischen dem 3. und 4. Larventag erfolgende Trennung des Entwicklungsganges zur Königin und zur Arbeiterin im zu diesem Zeitpunkt erfolgenden Futterwechsel bei der Arbeiterinnenlarve, nämlich sowohl hinsichtlich Qualität wie Quantität des Futtermaterials, wobei man — den früheren Kenntnissen entsprechend — an die zum Aufbau des Organismus benötigten *Baustoffe* dachte. Dabei ließ man allerdings außer acht, daß nach *Zander* und *Becker* (1925) die Entwicklung der Arbeiterinnenlarve schon am zweiten Tag verlangsamt wird. Ergebnisse bestimmter moderner Forschungsrichtungen in der Physiologie haben uns indessen mit der wichtigen Rolle von «Spurenstoffen» bekannt gemacht, welche in der Regulierung von Funktionen — inbegriffen die gestaltliche Entwicklung — eine führende Rolle spielen. Dementsprechend drängt sich der Gedanke in den Vordergrund, daß es sich auch hier um das Eingreifen eines Wirkstoffes — oder einer Gruppe solcher — handeln könnte. Um hervorzuheben, wie sehr dieser Gedanke in der Linie bereits sicher gestellter Kenntnisse liegt, genügt es an die Tatsache zu erinnern, daß es z. B. von kleinsten Spuren des von der Schilddrüse gebildeten aktiven Prinzipes (Thyroxin)

abhängt, ob sich ein Wirbeltier zum lebensstüchtigen Organismus entwickelt oder zum Zerrbild eines solchen, wie es der Kretin darstellt. Von besonderem Interesse sind stoffliche Regulationen hinsichtlich der Funktion der Gonaden, wie sie beim Wirbeltier bekannt sind. Indem derartige Erfahrungen die Erforschung von Verhältnissen bei Bienen anregen, ist es wichtig zu erfahren, daß das Prinzip der Regulation durch einen stofflichen Faktor beim Insekt bereits erwiesen ist. Ich erinnere an die Regulierung der Verpuppung bei *Drosophila*, die durch das Produkt einer von *Hadorn* (1939) festgestellten Drüse besorgt wird. — Ein substantieller Mechanismus ist durch *Baltzer* (1926) und *Nowinski* (1934) für die Geschlechtsbestimmung beim Meerwurm *Bonellia* (Echiuride) aufgedeckt worden.

Nach der Auffassung namhafter Autoren ist die Ursache der embryologischen *Induktion*, durch welche ein *Gewebe oder Organ* die Potenz eines andern Gewebes aktiviert, ebenfalls ein *chemischer Faktor*.

Der Wirksamkeit von Spuren eines stofflichen Prinzipes begegnen wir schließlich auch in der *Vitaminforschung*, wobei hier allerdings in erster Linie Einflüsse im Sinne von *Ausfallerscheinungen* bekannt sind. Durch diesen letzten Hinweis kommen wir in engste Berührung mit der oben aufgeworfenen Frage nach dem für die Differenzierung zwischen fruchtbarer Königin und steriler Arbeiterin verantwortlichen Faktor. Denn es ist ein Vitamin bekannt, welches bei Wirbeltieren einen entscheidenden Einfluß auf die Fruchtbarkeit und den Verlauf der Embryonalentwicklung besitzt. Es ist dies das Vitamin E, auch Tocopherol genannt. Die Beziehung dieses Vitamins zu den generativen Funktionen hat tatsächlich schon früheren Untersuchern den Gedanken nahegelegt, daß die *Sterilität* der Arbeiterin eine Folge von *E-Mangel* sei. Wir werden darüber noch ausführlich berichten (S. 89). Vorerst interessiert nur die Tatsache, daß an weiblichen Ratten Fütterungsversuche durchgeführt wurden, bei welchen eine Gruppe zu der sonst vitamin-E-freien Nahrung Königinnenfutter zugeteilt erhielt. Die Ergebnisse fielen im Hinblick auf einen wirksamen Gehalt des Königinnenfutters an Vitamin E bei den einen Autoren positiv, bei den andern negativ aus. Die ganze Frage muß also entgegen der Darstellung, selbst in neuester Literatur, heute als noch unentschieden gelten.

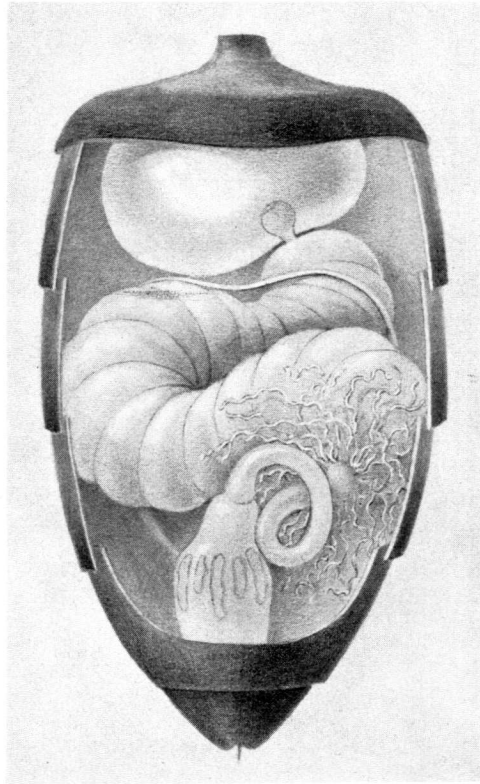


Abb. 1

Übersicht über die inneren Organe des Arbeiterinnenabdomens, nach Abdecken der Rückenschuppen. Zwischen Honigblase und Mitteldarm können die ineinander übergehenden Aufhängebänder der Ovarien gesehen werden.

Gezeichnet von J. Mayer-Graeter.

Das über eine spezielle Bedeutung hinausgehende grundsätzliche Interesse an einer Klarstellung ist eine genügende Begründung, den Gedanken einer Entwicklungslenkung zur Königin oder Arbeiterin durch spezifischen Wirkstoff in der bereits aufgenommenen Richtung weiterzuführen und speziell einen Entscheid in der strittigen Frage zu suchen. Im Hinblick auf die erwähnten, sich widersprechenden Befunde scheint es mir wichtig, mit einer grundsätzlich andern als der bisher geübten Methode zu arbeiten. — Entsprechend folgte ich einem Versuchsplan, bei dem die sonst als Testobjekt verwendete *Ratte ausgeschaltet war* und in welchem die Antwort auf die Frage einer allfällig maßgebenden Rolle des Vitamins E bei der Differenzierung zwischen Entwicklung zur fruchtbaren Königin oder zur sterilen Arbeiterin bei den *Bienen selbst* gesucht wurde.

Gemäß der hiemit abgeschlossenen Übersicht über Voraussetzungen und Ziel meiner Untersuchungen wurde eine geeignete Methode ausgearbeitet. — Zur Beurteilung der Versuchsergebnisse gehört natürlich eine genügende Orientierung über die typischen Merkmale von Königin und Arbeiterin, inbegriffen die eierlegende Arbeiterin (Drohnenmütterchen). — Ein weiterer Programmpunkt betrifft Untersuchungen am weiselosen Volk und an der isolierten Einzelbiene. — Daran schließen die Fütterungs- und «Impf»-versuche mit Fertilitätsvitamin und endlich die aus der Gesamtheit der Beobachtungen zu ziehenden Folgerungen.

## II. Arbeitsmethode

Außer zwei Bienenkästen des sogenannten SchweizerSystems (Wabenordnung quer zur Ausflughrichtung), die mir auf dem Institutsbienenstande zur Verfügung standen, benützte ich für meine Völker drei speziell konstruierte Versuchskästen. Sie wurden aus gut isolierenden  $12\frac{1}{2}$  mm dicken Pavatex-Isolierplatten erstellt und faßten je acht Brutwaben aus dem Schweizerkasten. Sie fanden in einem kühlen Raume des Institutsgewächshauses dicht am Fenster Aufstellung mit getrennten Auslaufgängen ins Freie (Abb. 3). Ganz kleine Versuchsvölker wurden zuweilen auch nur in gewöhnliche Königinzuchtkästchen untergebracht.

Zu meinen Thermostatenversuchen fertigte ich — angeregt durch die ähnlichen Liebfelder-Versuchskästchen (Lotmar 1939, S. 54) — 20 Isolierkästchen an, die aus je zwei Diapositivplatten  $8\frac{1}{2}/10$  cm und 4 cm breiten Holzleisten bestanden (Abb. 4). In diesen Kästchen konnten Bienenarbeiterinnen in Einzelhaft oder in kleinen Gruppen gehalten werden. Als Nahrung legte ich jeweilen ein kleines Wabenstück mit Honig und Pollen oder Pollenersatz auf den Boden des Isolierkästchens; es erwies sich als vorteilhafter, das Wabenstück horizontal und nicht vertikal anzuordnen, weil in letzterem Falle der Honig leicht abtropfte und die Versuchsbienen beschmierte. Diese Fütterungsweise genügte, indem die Kästchen alle 1—2 Tage geöffnet und das Futter ergänzt wurde, bei welcher Gelegenheit die Bienen im geschlossenen Zimmer freien Flug und somit auch Möglichkeit zur Kotentleerung hatten. Für die Lebenserhaltung erwies sich diese Flugfreiheit als sehr günstig. In dem teilweise verdunkelten Raume flogen die Bienen stets gegen ein Fenster, wo ich sie nach einiger Zeit mit einer passenden Pinzette (Abb. 5 : 1) leicht einfangen und unbeschädigt wieder in das Isolierkästchen zurückbringen konnte.

Bei einigen dieser Thermostatenversuche wurden je 1—2 Brutwaben samt 100 bis 200 Bienen frei in ein Fach des Reihenthermostaten mit einer konstanten Temperatur von  $33^{\circ}$  C gestellt. Dieses Fach stand durch kleine Öffnungen mit den Nachbarfächern von  $26^{\circ}$  und  $40^{\circ}$  C in Verbindung. Die Bienen konnten nach Wahl auch diese Nachbarfächer aufsuchen. Die Temperatur von  $40^{\circ}$  lockte nur vereinzelte an, dagegen wurde das Fach mit  $26^{\circ}$  regelmäßig besucht. Es schien gewissermaßen als Außenwelt benützt zu werden; denn dorthin transportierten die Bienen ihre Toten, dort naschten sie auch aus zwei Futtergeschirren Wasser und Futterteig



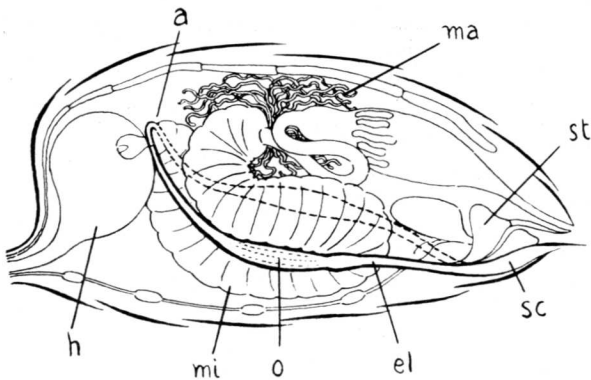


Abb. 2

Schematische Darstellung der inneren Organe des Arbeiterinabdomens, a = Aufhängeband, el = Eileiter, h = Honigblase, ma = Malpighische Gefäße, mi = Mitteldarm, o = Ovariolen, sc = Scheide, st = Stachelapparat.

Gezeichnet von J. Mayer-Graeter.

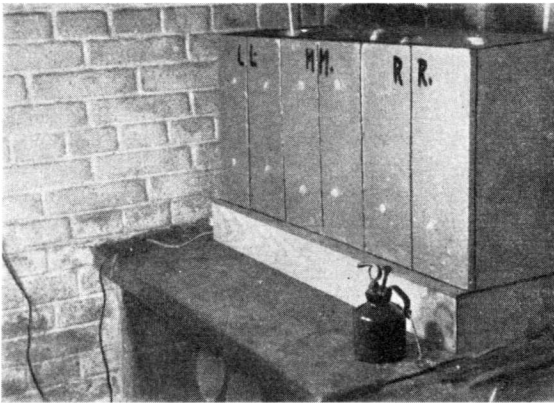


Abb. 3

Die drei speziellen Versuchskästchen. Jedes mündet durch einen besonderen Flugkanal ins Freie.

Die im Reihenthermostat untergebrachten Bienen erhielten von Zeit zu Zeit die Möglichkeit, im Gewächshaus, in welchem der Thermostat stand, umherzufliegen; gewöhnlich öffnete ich einmal wöchentlich die Türe eines Thermostatenfaches für etwa drei Stunden. Die Bienen begannen den Flug mit einem Vorspiel und fanden infolgedessen größtenteils auch wieder den Rückweg, ohne daß ich sie einzeln einfangen mußte. Das Ziel ihrer Ausflüge waren hier vorwiegend die im Gewächshaus vorhandenen Topfpflanzen.

In Zuchten, welche das Material zu einem Vergleiche der Ovarialausbildung unter verschiedenen Versuchsbedingungen zu liefern hatten, war die ausreichende Ernährung der isolierten Bienenarbeiterinnen überaus wichtig. Hiebei gab ich — angeregt durch Publikationen von *Peterka* (1939), *Lotmar* (1939) und *Haydak* (1937, 1940) — als Zugabe zu reichlich vorhandenem Honig als Pollenersatz einen Teig von Sojabohnenmehl. Entbittertes Sojamehl und Zucker wurden im Verhältnis 1 : 1 mit Wasser zu einem dicken Brei gekocht, dann an der Sonne getrocknet und zu feinem Pulver gemahlen, mit einem Zusatz von Trockenmilch im Verhältnis von 1 : 5 versehen und zu gleichen Volumteilen mit Honig vermischt. Zur Darreichung wurde diese Futtermasse in die Wabenzellen gestrichen. Zur Orientierung füge ich die vom Produzenten des Sojamehls stammende Angabe über die Zusammensetzung an; sie lautet: Eiweiß 41 %; Kohlehydrate 24 %; Fett 20 %; Lecithin 2 %; Mineralstoffe 5 % und als Rest Wasser 8 %.

Die Untersuchung der *Ovarien* geschah in der Weise, daß die frisch getötete oder konservierte Biene in einem mit Wachs ausgegossenen Präparierschälchen mit einer Insektennadel in Bauchlage fixiert und mit feiner Schere in physiologischer Kochsalzlösung oder 70 %igem Alkohol aufgeschnitten wurde. Nach Abdecken der Rückenschuppen und leichtem Beiseiteschieben des Mitteldarmes können unter der Präparierlupe mit 20facher Vergrößerung zwischen Honigblase und Mitteldarm regelmäßig die feinen Aufhängebänder der Arbeiterin ovarien gefunden werden (Abb. 1, 2), die, wenn man ihnen folgt, zu Ovariolen, Eileitern und Scheide führen. Um die kleinen ca. 4 mm langen und 0,2 mm breiten Ovale aus den sie umspinnenden Tracheen herauszulösen, sind feine Präparierwerkzeuge vorteilhaft, d. h. Uhrmacherpinzette, ferner Präparierscherchen und Messerchen, wie sie in der operativen Technik des Ophthalmologen in Gebrauch sind (Abb. 5: 8, 7, 6). Um die Wirkung der Weisellosigkeit und die Fütterung mit Vitamin E mit Verhältnissen der Normalbiene vergleichen zu können, verwendete ich in vielen Fällen folgende Vergleichsmethode: Gleich nach dem Herauspräparieren zeichnete ich die Ovarien mit dem Zeichenapparat von Abbé bei einer konstanten 50fachen Vergrößerung auf Papier einer bestimmten Sorte gleichmäßiger Beschaffenheit, schnitt die Umriss aus, um sie zu wägen und die Gewichte vergleichen zu können\*. Bei dieser Methode, wie sie auch in der Botanik zum Größenvergleich von Blättern verwendet wird, lassen sich nur die Abweichungen in der Fläche erfassen; die Unterschiede in der Ovarialgröße zeigen sich aber in allen 3 Dimensionen des Raumes. In der für orientierende Vergleichszwecke zulässigen Annahme, daß es sich bei den Ovarien verschiedener Größe um ähnliche Körper handelt, wurden die Flächenmaße in Körpermaße umgerechnet, also aus den erstern die Wurzel gezogen und die entsprechende Zahl in die dritte Potenz erhoben. Auf diese Weise konnten hunderte von Arbeiterinnen ovarien in einer nicht übermäßig großen Zeitspanne zuverlässig verglichen werden. In vielen andern Fällen dagegen wurde die *Entwicklungsstufe* der Arbeiterinnen ovarien durch direkten Vergleich mit meinen Abbildungen (13) der 5 charakteristischen Größenstufen (Ovargröße 1—5) mit ausreichender Genauigkeit unterschieden und gruppiert.

Zu dieser Kontrolle der Totalpräparaten der Ovarien kam als Ergänzung die Herstellung und Untersuchung von mikroskopischen Schnitten hinzu (Abb. 6).

\* Torsionswaage für 1000 Milligramm (1 Intervall 1 Milligramm).

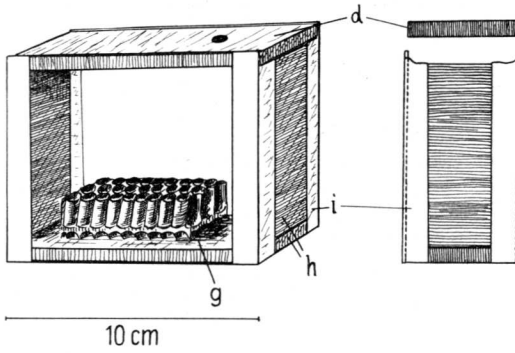


Abb. 4

Isolierkästchen für Thermostatenzuchten, d = abhebbarer Deckel, g = Glasplatte, h = Holzleiste, i = Isoplast.

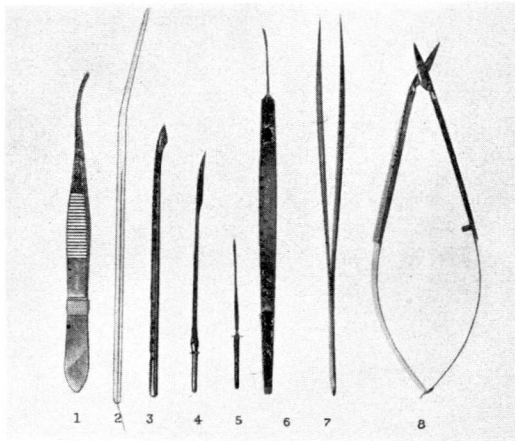


Abb. 5

Spezielle Instrumente: 1. Pinzette zum Fangen und Transportieren lebender Bienen, 2. Pipette zum Füttern der Larven, 3. Schaber zum Rasieren der Impfstelle, 4. und 5. Messerchen zum Schneiden der Impfwunde, 6. Messerchen zum Herauspräparieren der Ovarien, 7. Uhrmacherpinzette zum Sezieren und Impfen, 8. Iridektomie-Schere für die Präparation der Ovarien.

So konnten u. a. 40 Arbeiterinnenabdomen, die aus den mit Vitamin E gefütterten Larven herangezogen wurden, in Schnitte von 7–10  $\mu$  Dicke zerlegt und mit Haematoxylin nach Hansen gefärbt werden, um sie mit entsprechenden Präparaten von 40 Kontrolltieren desselben Alters zu vergleichen.

Im Zusammenhang mit der Arbeitstechnik ist auch ein Hinweis auf *Störungen* am Platz, welche die glatte Durchführung des Arbeitsplanes behinderten. Sie zu berühren ist umso eher geboten, als allfällig spätere Untersucher im engern oder weitem Bereich des aufgeworfenen Fragenkomplexes eher wissen, womit sie zu rechnen haben, wenn sie ihre Pläne über Versuche am Bienenvolk entwerfen. Unsere Hinweise können ihnen vielleicht nützen, indem sie Zeitverluste vermeiden helfen. In diesem Sinne ist vor allem wichtig, daß die Experimente auf den *Jahresrhythmus* des Bienenlebens abgestimmt und ihm möglichst gut eingegliedert werden. Wenn der richtige Anschluß verpaßt wird, kann man im gleichen Jahr u. U. nur mit verminderter Aussicht auf den Plan zurückkommen, sonst geht ein volles Jahr ungenützt vorüber. Wo offene Brut in den Versuch einbezogen wird, kommen — auch im günstigen Falle — nur die Monate März bis September in Betracht. Die Risiken werden vermindert, wenn man das Arbeitsprogramm «elastisch» disponiert, speziell im Hinblick auf die Witterung, von der im Verhalten der Bienen so außerordentlich viel abhängt. Auch so wird man ohne besonderes Glück um witterungsbedingte Rückschläge nicht herumkommen. In meinem Fall hat mir das Jahr 1939 in schlimmer Weise mitgespielt, da während langer Regenwochen (Regenmenge für Zürich im Mai 1939: 250 mm; langjähriges Mittel pro Mai: 107 mm) die Bienen nur spärliche Brut aufzogen und ganze Serien der in den Versuch einbezogenen Larven einfach wegschafften. Im Gegensatz dazu gelangen die ähnlich angeordneten Larvenfütterungen im schönen, warmen August 1940 ohne störende Einwirkungen von außen. Man muß also zum vornherein *viel Zeit* in Rechnung setzen. —

Ein weiterer Faktor, der bei der planmäßigen Durchführung der Versuche zu schaffen macht, liegt in der Natur der Biene. So gut sie sich in Richtungen lenken läßt, wenn eine bestimmte experimentelle Maßnahme in ihr eigenes Konzept paßt, so widerspenstig benimmt sie sich gegenüber Abweichungen von Normalsituationen. Weil die Harmonie im Bienenstaat durch eine Reihe von Regulationen gesichert ist, kann ein verwertbares Versuchsergebnis infolge eines korrigierenden Eingreifens der Biene selbst zunichte gemacht werden. Damit hatte ich speziell bei der Verabreichung von Futter anormaler Zusammensetzung zu rechnen. Bei den Versuchen im Thermostat hat sich als Störungsfaktor der Umstand geltend gemacht, daß auch kleinere Gruppen von Bienen das Eingeschlossenensein im engen Raum nur schlecht ertragen. Je größer die Bewegungsfreiheit ist, desto kleiner der Leichenfall. — Die Ursache von Hindernissen kann nun aber nicht nur bei den Bienen, sondern gelegentlich auch im Verhalten des Untersuchers liegen. Ich denke dabei nicht nur daran, daß dieser bei seiner Arbeit u. U. massiven Angriffen der Bienen ausgesetzt sein kann. Derartige Angriffe können ja auch meistens vermieden werden durch das ruhige Arbeiten, welches dem praktischen Imker den Erfolg sichert. So darf man sich gelegentlich allerlei erlauben, was für den Versuch wichtig ist, das aber bei anderem Verhalten ganz ausgeschlossen wäre. — Beim Versuch mit Bienen stellt nun aber u. U. noch eine Zufälligkeit das beste Programm in Frage, nämlich, wenn der Experimentierende erfahren muß, daß er auf Bienengift überempfindlich ist, wie es mir geschah. Im Interesse sicherer Handhabung und guter Beobachtung wird man es vorziehen müssen, mit freien Händen und freien Augen zu arbeiten. Da man im Verlaufe eines Versuches nicht immer auf Wetterlage und Laune der Bienen Rücksicht nehmen kann, muß man sich zeitweilig mit Stichen abfinden. Solche sind bei Wiederholung in Intervallen jedoch nicht immer nebensächlich.

Denn der Körper kann ganz spezifisch auf das Bienengift überempfindlich werden, sodaß er dann sogar auf den einzelnen Stich mit lebensbedrohlichem Choc antwortet. Ein solcher Anfall kündigt sich durch Kitzeln auf den Schleimhäuten des Mundes, an Handflächen und Fußsohlen an. Wer nicht, wie man es bei Imkern meist trifft, «stichfest» geworden ist, wird gut tun, auch für einen solchen Zufall die notwendigen Gegenmaßnahmen vorzuziehen. In meinem Fall bestanden sie darin, daß ich mich mit einem benachbarten Arzt in Verbindung setzte, dessen medizinisches Pflegepersonal die Instruktion zu einer Injektion von Adrenalin unter die Stichstelle und von Calcium Sandoz intravenös erhielt. Durch diese «Rückversicherung», die mir in verdankenswerter Weise Herr Prof. *Rossier* von der Medizinischen Poliklinik gewährte, konnte ich trotz der zustande gekommenen Überempfindlichkeit die Arbeiten planmäßig zu Ende führen.

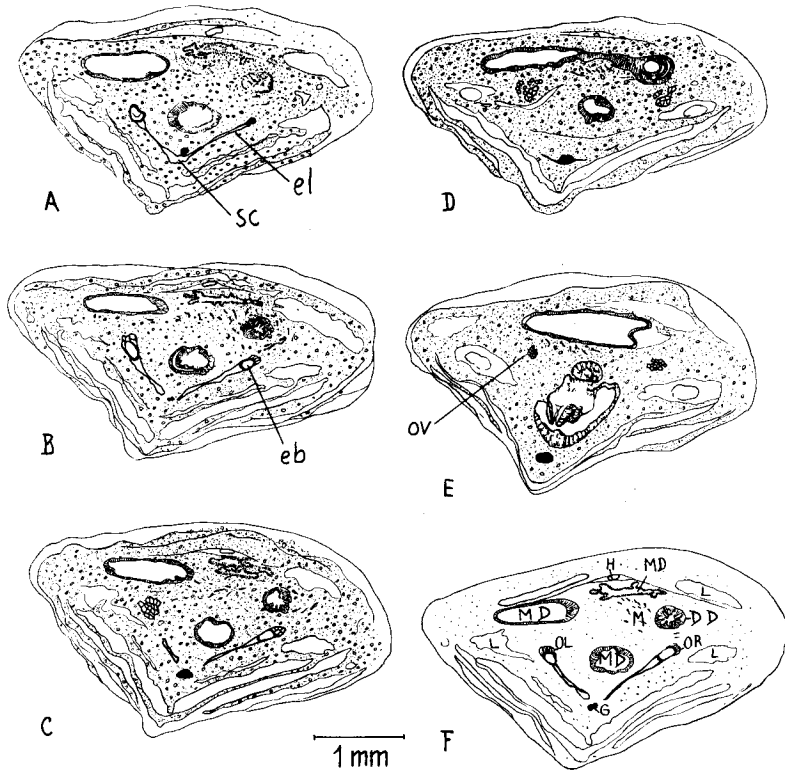


Abb. 6

Fünf Querschnitte durch das Arbeiterinnenabdomen im Bereich der Eierstöcke (Ovargröße 1) = A-E; F enthält die Bezeichnung der Organe; bei 30facher Vergrößerung gezeichnet. DD = Dünndarm, G = Bauchmark, H = Herz, L = Luftsäcke, M = Malpighische Gefäße, MD = Mitteldarm, OL = linkes Ovar, OR = rechtes Ovar, eb = Eierstockbecken, el = Eileiter, ov = Eiröhren, sc = Scheide.

### III. Zur Anatomie der Königin und der Arbeiterin

/

#### 1. Die Königin

Es sind allgemein bekannte morphologische Merkmale, welche die Königin von der Arbeiterin unterscheiden, wie die bedeutendere Körperlänge (bis 2 cm), der gekrümmte Stachel, der nur 3,5 mm lange Rüssel (zirka 6 mm bei der Arbeiterin), die charakteristische Zahnbildung an der Kaukante der Oberkiefer, welche bei der Arbeiterin fehlt. Dafür entbehrt die Königin der Wachsdrüsen, des Wachsspiegels und des Pollensammelapparates und zeigt auch Unterschiede bezüglich der Augen- und der Gehirnbildung. Viel umfangreicher als bei der Arbeiterin sind dagegen die *Ovarien* der Königin; es handelt sich dabei um enorme Eierstöcke von 5—6 mm Länge und 3—4 mm Dicke, deren jeder aus 160—180 Eiröhren zusammengesetzt ist. Kein anderer Hautflügler weist eine so hohe Zahl von Ovariolen auf (Abb. 7 A). Die Samenblase hat einen Durchmesser von 1,5 mm und faßt den für die Eiablage während der ganzen Lebensdauer der Königin notwendigen Samenvorrat.

Ferner sind auch zwei Anhangsdrüsen vorhanden, welche jedenfalls eine die Samenfäden ernährende Flüssigkeit absondern, sowie ein schlauchartiger Samengang, der in die Scheide mündet. Entsprechend ihrer bedeutenden Größe ist auch die Eiproduktion der Ovarien der Königin eine außerordentliche; so legt eine Königin zur Zeit der maximalen Eiproduktion ein bis zwei Eier in der Minute und jeder einzelne Eischlauch kann alle drei Stunden ein reifes Ei abgeben. Jeder Eischlauch zeigt die charakteristischen zwei Regionen, beginnend mit dem aus undifferenzierten Zellen bestehenden *Endfaden*, übergehend in die Wachstumszone, in welcher der Inhalt vorerst kleinzellig ist, mehr oder weniger gekammert erscheint, und sich die Eizellen bald von den kleinen Nährzellen unterscheiden lassen. Analwärts davon werden Ei- und Nährzellen immer größer, sodaß sich die Eischläuche erweitern. Den Abschluß bildet das zum Ausstoßen fertige Ei.

Zum Unterschied von der Arbeiterin durchläuft die Bienenkönigin ihre embryonale und postembryonale Entwicklung in zirka 16 Tagen, wobei 3 Tage auf die Ausbildung innerhalb des Eies, zirka 5 Tage auf die Larvenentwicklung in der unverdeckelten Königinzelle und

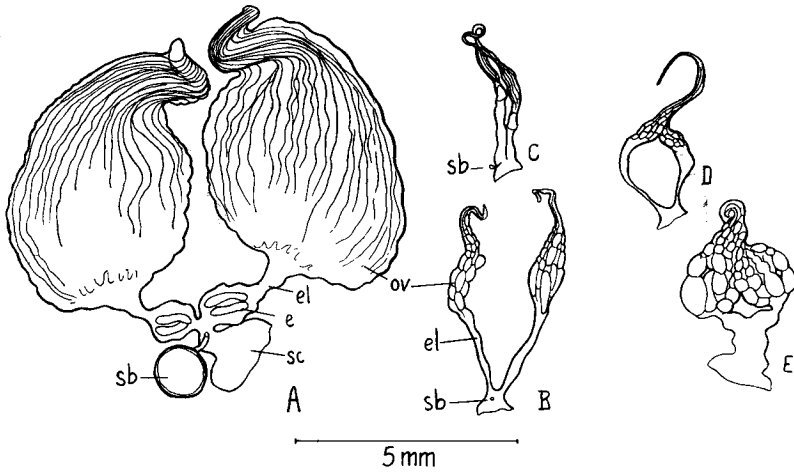


Abb. 7

Vergleich verschiedener Ovarien bei gleicher, 20facher Vergrößerung gezeichnet. A = Bienenkönigin, B = Bienenarbeiterin aus weisellosem Volk (Ovargröße 5), C = Bienenarbeiterin aus weiselrichtigem Volk, D = Wespenarbeiterin (*Dolichovespula*), E = Wespenkönigin (*Vespa germanica*), e = Eier, el = Eileiter, ov = Ovar, sb = Samenblase, sc = Scheide.

8 Tage auf die Verwandlung von der Larve zur Puppe und Imago innerhalb der verdeckelten Königinzelle entfallen. Es wurde schon eingangs darauf hingewiesen, daß die Entscheidung, daß die Entscheidung, ob aus einem befruchteten Ei eine Königin oder eine Arbeiterin entstehen werde, auf eine phänotypische Beeinflussung zurückzuführen ist; obgleich die Art dieser Beeinflussung nicht abgeklärt ist, darf doch angenommen werden, daß dabei das der Larve verabreichte Futter von ausschlaggebender Bedeutung sei. Infolge der außerordentlich starken Entwicklung der Ovarien ist demnach die Königin gewissermaßen zur Eierlegemaschine geworden und durch die Rückbildung (Nichtausbildung) der für die Sammeltätigkeit unentbehrlichen Apparate gezwungen, sich durch die Arbeiterinnen ernähren, sogar füttern zu lassen.

## 2. Die Arbeiterin im weiselrichtigen Volk

### a) Die Geschlechtsorgane

Es geht nicht wohl an, die Bienenarbeiterin kurzweg als verkümmertes Weibchen zu bezeichnen, da verschiedene ihrer Körperorgane eine hohe Differenzierung erreichen, die der Königin durchaus ab-

geht. Es ist dabei vor allem an die weitgehende Spezialisierung ihrer Hinterbeine zu Pollensammelapparaten, der abdominalen Bauchschuppen zu Wachspiegeln mit den dahinterliegenden Wachsdrüsen, an die hoch entwickelten Futtersaftdrüsen und die reichere Ausstattung des Assoziationszentrums im Oberschlundganglion zu erinnern. Der Arbeiterinnenrüssel ist bedeutend länger und die Kante der Oberkiefer ungezähnt. Die Geschlechtsorgane dagegen weisen die Merkmale einer weitgehenden Verkümmern auf. *Weyer* (1927, 1928) weist darauf hin, daß weder bei Hummeln, Wespen noch Ameisen die Ovarien so weitgehend rudimentär werden, wie bei der Arbeiterin der Honigbiene. Jedes der beiden Ovarien enthält durchschnittlich nur etwa 4—6 Ovariolen; immerhin fand ich auch wesentlich andere Zahlen; so ergaben sich bei der Auszählung von Schnittserien durch 40 Arbeiterinnen pro Ovarium alle Zahlenwerte von 1 bis 21. Die geraden Zahlen traten gewöhnlich etwas häufiger auf, als die ungeraden. Das Maximum liegt bei 4. In etwa 13 % der Fälle finden sich im linken und rechten Ovarium gleichviele Ovariolen. In 76 % der Fälle betrug der Unterschied zwischen links und rechts 1—3 Ovariolen. Des weitern fand ich auch Differenzen von 9, 10 und 14 Ovariolen, im extremsten Fall beispielsweise links 20 und rechts 6 Ovariolen. Diese schwankenden Zahlen können wohl als charakteristisch für ein in weitgehender Rückbildung begriffenes Organ gelten. Wenn die Ovarien der Bienenarbeiterin normalerweise auch nicht mehr in Funktion treten, so sind sie deswegen doch noch nicht völlig funktionsunfähig geworden, wie aus der Eiablage durch Drohnenmütterchen zu ersehen ist. Dagegen sind Samenblase und Anhangsdrüse so stark verkümmert, daß sie auch in den Drohnenmütterchen keinerlei Funktion mehr ausüben können. Das Receptaculum seminis der Bienenarbeiterinnen ist außerordentlich klein (Durchmesser  $77 \mu$  im Mittel von 25 gemessenen Samenblasen) und besitzt nur ein stark reduziertes Lumen. Das Zylinderepithel und die innere Chitinauskleidung sind noch gut zu erkennen. Die Muskelschicht weist eine verschiedene Dicke auf und zuweilen kann auch eine anliegende kleine Drüse beobachtet werden (Abb. 9: A, B). *v. Rhein* (1933) vertritt die Auffassung, daß das als Receptaculum



bezeichnete Organ nur dem Samenblasengang der Königin entspreche und daß die Samenblase selber völlig verschwunden sei.

Die Ovariolen der Arbeiterinnen (Abb. 8) aus weiselrichtigen Völkern lassen bei Lupenbetrachtung zum Unterschiede von jenen der Königin keine Kammereinschnitte oder Gliederung in Ei- und Nährkammern in den Umrißlinien erkennen. Dagegen erinnert die mikro-

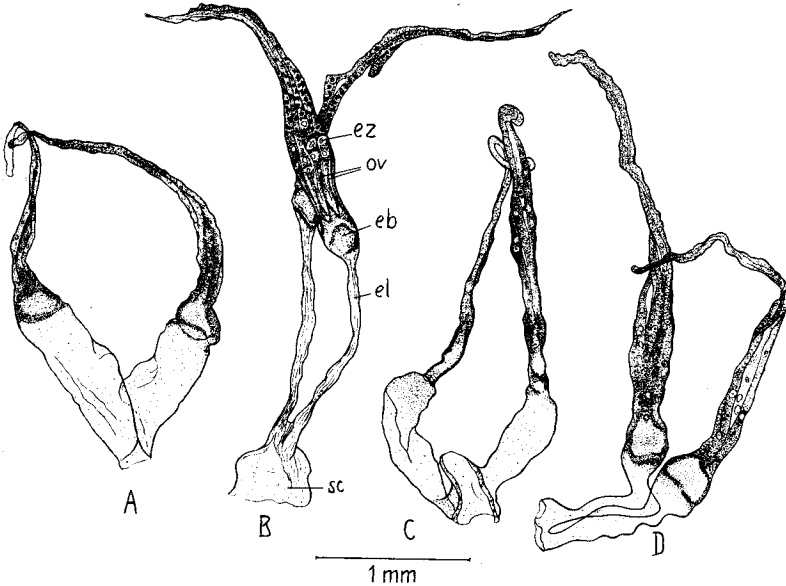


Abb. 8

Ovarien frisch geschlüpfter Arbeiterinnen aus weiselrichtigem Volk; eb = Eierstockbecken, el = Eileiter, ez = Eizellen, ov = Ovariolen, sc = Scheide (bei 46facher Vergrößerung gezeichnet).

skopische Untersuchung gut aufgehellter Totalpräparate von Ovariolen durchaus an die normalen Verhältnisse bei Apiden, so jedoch, daß die am meisten anal gelegene Zone, d. h. die Zone starken Wachstums, fehlt. In den meisten Arbeiterinnenovariolen können folgende Stufen unterschieden werden (Abb. 9: C, D): Der Inhalt der Ovariolen beginnt oralwärts mit einem langen Band quergestellter länglicher Kerne. Diese Kerne runden sich plötzlich ab, treten auseinander und wir können von diesem Moment an eine Differenzierung feststellen in Zellgruppen einerseits (die späteren Ei- und Nähr-

zellen) und in kleine auseinandergezogene Epithelzellen, welche jene Gruppen umfassen, anderseits. Die Kammerung tritt also zugleich mit der Gruppenbildung auf und das die Kammern begrenzende Epithel scheint nach meinen Präparaten gleichen Ursprungs zu sein, wie Ei- und Nährzellen. Die Autoren stimmen in bezug auf die Herkunft dieses Epithels (auch für die Ovariolen der Königin) nicht überein. Meistens wird es als Abkömmling der peritonealen Hülle aufgefaßt. Ich möchte mich eher der Ansicht *Paulckes* (1901) anschließen, nach welchem die dreierlei Zellarten (Eizellen, Nährzellen und Follikelzellen) gemeinsam aus den Urkeimzellen, d. h. aus dem Kernband in der Endkammer, entstehen. Anfänglich liegen die Kammern teilweise nebeneinander, mit der zunehmenden Größe ihres Inhaltes ordnen sie sich hintereinander, und zugleich hebt sich in ihnen je die Eizelle durch rascheres Wachstum hervor. Diese Zone ist meistens die letzte und reicht bis zum basalen Ende der Ovariole; ein Follikelepithel konnte ich hier meistens nicht mehr unterscheiden. In seltenen Fällen jedoch trat dieses bei der letzten Eikammer deutlich in Erscheinung in seiner für die Wachstumszone typischen, hochzylindrischen Form und trennte in ebenfalls typischer Weise diese Eikammer von der letzten Nährkammer ab, sodaß das Ei nur noch durch eine kleine, mittlere Pforte mit seinen Nährzellen in Verbindung stand (Abb. 9: D; 10).

Wie die Ovariolenzahl in verschiedenen Arbeiterinnen oder in den beiden Ovarien der gleichen Arbeiterin stark schwanken kann, finden wir auch in der Differenzierung der einzelnen Ovariolen aus normalen Arbeiterinnen beträchtliche Unterschiede; zuweilen, wenn auch selten, erscheinen diese Ovariolen leer, d. h. sie lassen außer der Umhüllung nur vereinzelte Zellenreste im Innern erkennen, was auf eine sekundäre Reduktion des Ovarioleninhaltes hindeutet, wie sie schon durch *Weyer* (1927) vermutet und durch *Hüsing und Ulrich* (1938) an Längsschnittserien durch Arbeiterinnenovarien festgestellt wurde. Für Ameisenovarien konnte *Weyer* direkt nachweisen, daß sie in den jungen Arbeiterinnen Eier bilden, während die Reduktion dann einsetzt, wenn die Ameisenarbeiterin zum Außendienst übergeht. Die resorbierten Eier wären gewissermaßen eine Nahrungsreserve für die intensivere Außentätigkeit. Für die Flugbienen, die im Bienenvolk den Außendienst besorgen, möchte ich

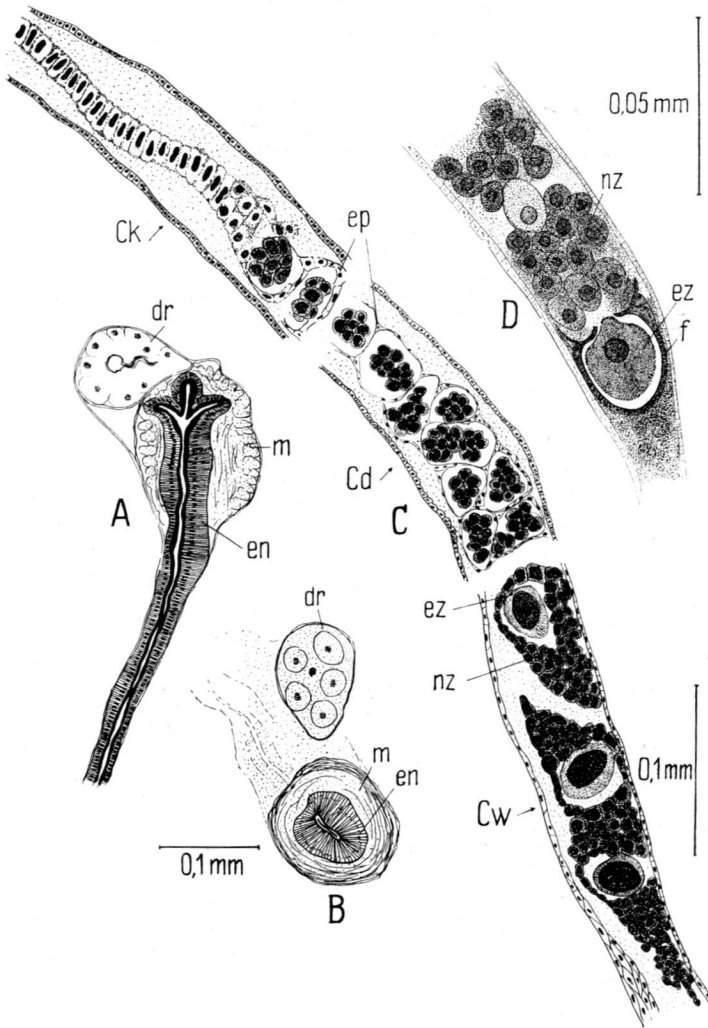


Abb. 9

Geschlechtsorgane der normalen Arbeiterin; A, B reduzierte Samenblasen, dr = Drüsenrudiment, en = auskleidendes Epithel, m = Muskelschicht (bei 250facher Vergrößerung gezeichnet); C, D anatomischer Bau der Ovariolen, k = Keimzone, d = Anfang der Wachstumszone, w = analer Endabschnitt der Ovariolen mit beginnender Vergrößerung der Eizellen, ez = Eizellen, nz = Nährzellen, ep = Epithelzellen, f = Follikelzellen. C bei 450facher Vergrößerung, D bei 950facher Vergrößerung gezeichnet.

einen solchen Zusammenhang zwischen Reduktionserscheinungen in den Ovariolen und Außendienst nicht ohne weiteres gelten lassen. Bienenarbeiterinnen, die ich von der Tränkestelle und von Blüten wegging und auf die erwähnte Reduktion hin untersuchte, zeigten nur in 6 % der Fälle eine deutliche Reduktion des Ovarioleninhaltes, sodaß sie eher als eine Art Erschöpfungszustand alter Bienenarbeiterinnen aufgefaßt werden kann. Übrigens heben *Hüsing und Ulrich* (1938) ebenfalls hervor, daß man auch bei Flugbienen Ovarien ohne Reduktionserscheinungen antrifft, worauf hier besonders hingewiesen sein mag, weil infolgedessen auch Flugbienen bei Eintritt von Weisellosigkeit nachträglich Drohnenmütterchen werden können.

#### b) Die Futtersaftdrüsen

Ein Drüsensystem, das der Königin und der Drohne fehlt und demnach als spezifisches Arbeiterinnenorgan anzusprechen ist, wird durch die Schlund- oder Futtersaftdrüsen gebildet. Es wird angenommen, daß die Hauptmenge des Futtersaftes, den die jungen Stockbienen den Bienenlarven während der ersten Zeit und der Königin zeitlebens verfüttern, in diesen in der oberen Kopfparte aufgewundenen Drüsen gebildet werde. Dabei bleibt aber die Möglichkeit offen, daß gewisse Beimengungen von Drüsenausscheidungen auch aus anderen Drüsengruppen stammen, die in den Mundraum münden.

Aus jeder Drüsenzelle dieser Futtersaftdrüsen führt ein chitinisierter Sekretionskanal, der innerhalb der Zelle beginnt, das Sekret nach außen in den gemeinsamen Sammelgang ab. Eine größere Zahl solcher Drüsenzellen sind zu einem beutelartigen Verband (Acinus) vereinigt, wobei ihre Ausführgänge nebeneinander liegen und einen Stiel bilden, der am gemeinsamen Sammelkanal hängt (Abb. 11). So bekommt das ganze Schlunddrüsensystem eine traubige Beschaffenheit.

Im Zeitpunkt des Ausschlüpfens der Bienenarbeiterin aus der verdeckelten Zelle sind diese Drüsenzellen noch klein (Abb. 17: A) und erreichen ihre maximale Ausbildung am 6. imaginalen Tage (Abb. 17: F-J), dann stellen sie große prall gefüllte Blasen dar und zu dieser Zeit beginnen die jungen Arbeiterinnen auch mit der Verabreichung von Futtersaft an die jüngsten Larvenstadien. Diese Futtersaftaus-

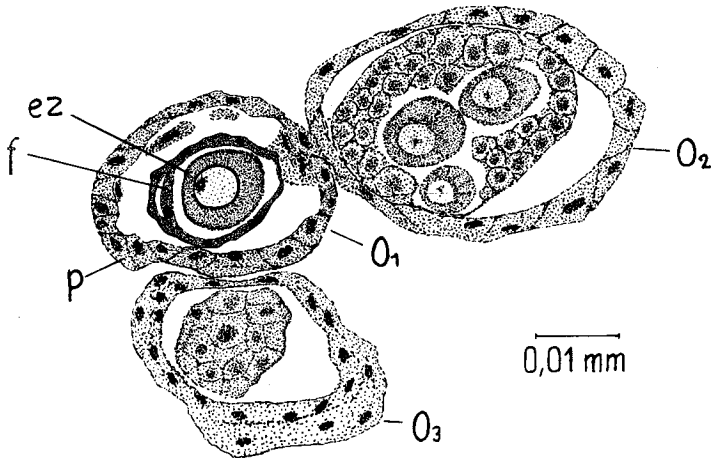


Abb. 10

Ovar einer frisch geschlüpften Bienenarbeiterin mit drei Ovariolen; O = Querschnitt durch den basalen Teil der drei Ovariolen, p = peritoneale Hülle, f = Follikel-epithel, ez = Eizelle (bei 1520facher Vergrößerung gezeichnet).

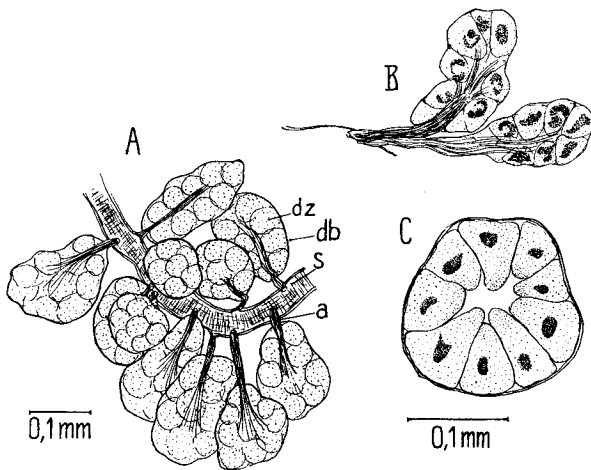


Abb. 11

Bau der Futtersaftdrüsen; A, B Seitenansicht, bei 160facher Vergrößerung gezeichnet; C Querschnitt, bei 250facher Vergrößerung gezeichnet; a = Ausführungsgänge der Drüsenzellen, db = beutelartiger Verband der Drüsenzellen (Acinus), dz = Drüsenzelle, s = Sammelgang.

scheidung dauert nach *Roesch* (1925) bis zum 13. Tage an, womit übereinstimmt, daß ich in normalen Bienenvölkern stets etwa bei einem Fünftel der vorhandenen Arbeiterinnen gut entwickelte Futtersaftdrüsen vorfand.

Nach der Zeit der Brutammentätigkeit werden die Schlunddrüsen zurückgebildet und zwar zuweilen soweit, daß mit Lupenvergrößerung die beutelartig vereinigten Drüsenzellgruppen kaum mehr zu erkennen sind.

Im Vergleich zu der Entwicklungsdauer der Königin ist jene der Arbeiterin um 5 Tage verlängert und umfaßt vom Zeitpunkt der Eiablage bis zum Ausschlüpfen aus der verdeckelten Zelle 21 Tage, wovon bekanntlich 3 auf die Embryonalentwicklung im Ei, 6 auf die Larvenentwicklung in der offenen und 12 auf die Verwandlung in der verdeckelten Wabenzelle entfallen. Daß es sich bei diesem verlängerten Entwicklungsgang um eine nachträgliche Spezialisierung der Arbeiterinnenform aus einer der Königin ähnlicheren Form handelt, läßt sich auch aus der Feststellung von *Zander* und Mitarbeiter (1925) schließen, wonach die Arbeiterinnenlarve insofern keine geradlinige Entwicklung aufweist, als in der fünftägigen Larve bedeutend mehr Eiröhren angelegt sind, die nachträglich, in den ersten 4 Puppentagen, wieder zurückgebildet werden.

### 3. Die Arbeiterin im weisellosen Volk

In weisellosen Völkern treten eierlegende Arbeitsbienen, sog. Drohnenmütterchen oder Afterköniginnen frühestens nach einer Woche und später auf. Solche eierlegenden Arbeiterinnen wurden in weiselrichtigen Völkern nur als äußerst seltene Ausnahmen beobachtet, etwa dann, wenn die Königin aus irgendwelchem Grunde mit der Eiablage aussetzte oder wenn das Volk sich in Schwarmstimmung befand (*Tuenin* 1926). Während die Zahl der Ovariolen durch den Übergang zur Eiausbildung nicht beeinflußt wird, ändern sich dagegen Form und Inhalt der betreffenden Eischläuche bedeutend. In Völkern, die schon längere Zeit weisellos waren, fand ich alle Übergänge zwischen dem unentwickelten Eischlauch der Arbeiterin im weiselrichtigen Volke und Ovarien mit mehreren legereifen Eiern (Abb. 13: A—G). In diesem Falle kann das Arbeiterinnenovar einen

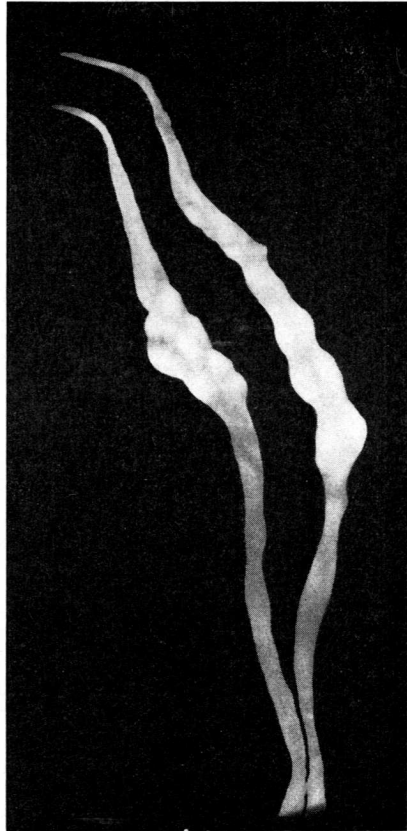


Abb. 12

Ovar eines Drohnenmütterchens  
(Ovargröße 3) bei Lupenvergröße-  
rung photographiert.

Umfang erreichen, der zwar hinter demjenigen der Königin weit zurücksteht, sich aber der Größe vom Ovar einer Wespenkönigin annähert (Abb. 7: E). Das Ovar der eierlegenden Arbeiterin unterscheidet sich auch hierin von demjenigen der Königin, daß die Zahl der Eier, die heranreifen können, eine beschränkte ist. Die Differenzierung in die verschiedenen Zellelemente ergreift meistens auch das orale Ende der Ovariolen, sodaß wir bis zu äußerst eine Kammerung feststellen können, aber keine Neubildung von Keimzellen aus einem Band undifferenzierter Kerne. In Anbetracht dessen, daß auch bei solitären Apiden die Zahl der zur Ablage gelangenden Eier eine beschränkte ist, könnten wir das eierlegende Drohnenmütterchen

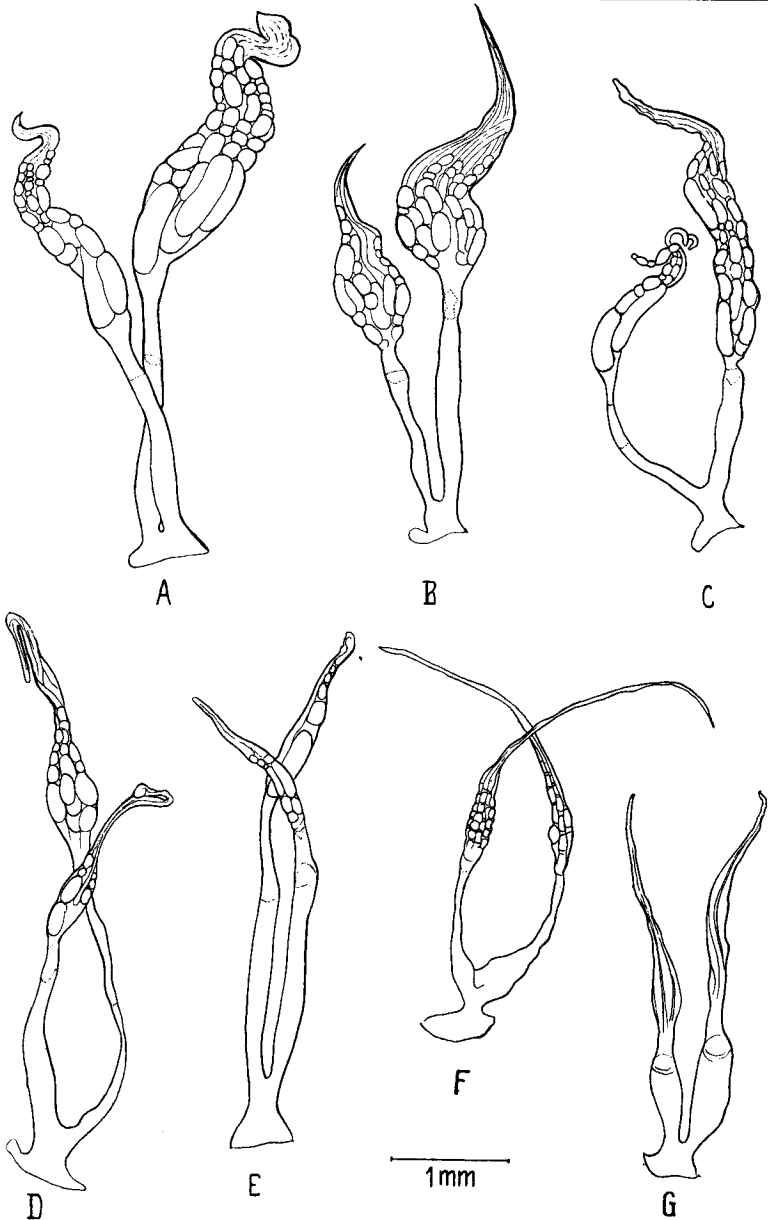


Abb. 13

Die fünf Stufen der Ovargrößen: A, B = Ovargröße 5, C, D = 4, E = 3, F = 2, G = 1. bei 50facher Vergrößerung gezeichnet.



als vollkommenes Weibchen ansprechen, wenn sein Begattungsapparat funktionstüchtig wäre. Der Durchmesser der reduzierten Samenblase ist zwar gegenüber demjenigen einer normalen Arbeiterin etwas vergrößert (im Mittel  $103 \mu$  an 23 stark vergrößerten Ovarien gemessen). Die Vergrößerung betrifft aber nur die Blasenwand, ein

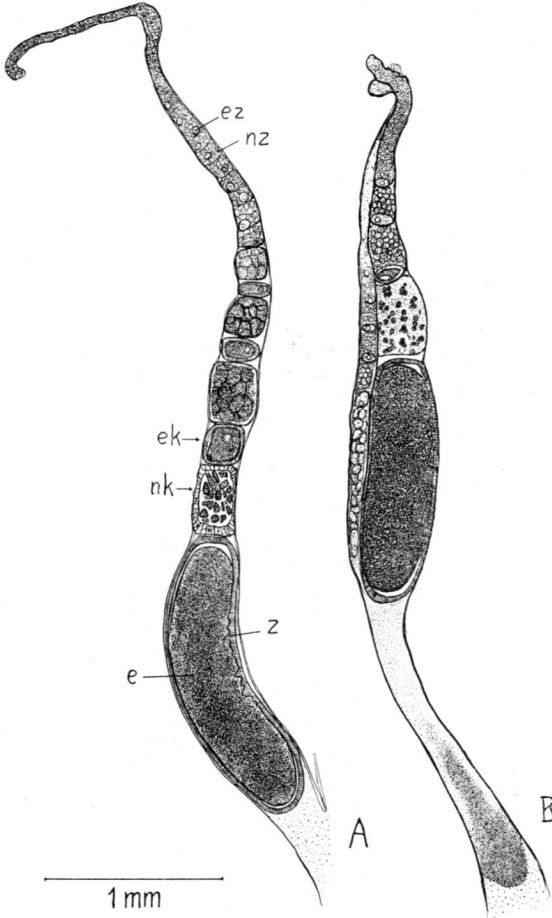


Abb. 14

Differenzierung in den Ovariolen eines Drohnenmütterchens; A = einzelne Ovariolen aus einem größeren Ovar, B = Ovar aus nur zwei Ovariolen bestehend; ek = Eikammer, ez = Eizelle, nk = Nährkammer, nz = Nährzelle, e = reifes Ei, z = Verzahnung des Follikelepithels mit dem Eichorion, bei 70facher Vergrößerung gezeichnet.

Hohlraum ist kaum vorhanden. Die innere Ausbildung der Ovarien, das Heranwachsen der Eier stimmt genau mit den Verhältnissen bei der Königin überein (Abb. 14). — Im Gegensatz zu einem unvergrößerten Arbeiterinnenovar, welches mehr dem oralen Ende des Königinnenovars entnommen zu sein scheint, gleicht das Ovar des Drohnenmütterchens mehr einem analen Ausschnitt des Königinnenovars. Wir finden abwechselnd Ei- und Nährkammern (Abb. 14: ek, nk), welche beide gegen den Eileiter hin immer größer werden; bei der letzten Größenzunahme des Eies erst wird die Nährkammer in jenes hinein entleert bis auf wenige körnige Reste. Das Ei ist von dem Follikel­epithel umschlossen, dessen zuerst hoch­zylindrische Zellen am Ende der Eireifung gedehnt und dadurch abgeplattet werden; die Zell­grenzen sind nicht mehr sichtbar, das Epithel ist jedoch, besonders auf der konkaven Seite, ins Ei hinein verzahnt. Kommen schließlich diese Arbeiterinneneier zur Ablage, sind sie zwar etwas kürzer und breiter als diejenigen der Königin, aber normal entwicklungs­fähig.

Die anatomische Beschaffenheit der Futtersaftdrüsen der Bienen­arbeiterin im weisellosen Volk weicht von derjenigen im weisel­richtigen Bienenvolk prinzipiell nicht ab, dagegen können sie noch in späterem Alter wieder in den Sekretionszustand eintreten, worüber in einem folgenden Abschnitt anhand von vergleichenden Unter­suchungen über den Ausbildungs­zustand der Futtersaftdrüsen und der Arbeiterinnenovarien Aufschluß gegeben wird.

#### IV. Untersuchungen über die Weisellosigkeit

##### *1. Die Eibildung in der Arbeiterin in Bezug auf Alter, Dauer der Weisellosigkeit, Jahreszeit und Volksstärke*

Das Bestreben, den tieferen Ursachen der als Kompensations­erscheinung aufzufassenden Eibildung bei den Arbeiterinnen in Völkern, deren Königin ausgefallen ist, nachzuforschen, mußte es nahe­legen, sowohl spontan entstandene Weisellosigkeit, als auch absicht­lich entweiselte Proben von Bienen­arbeiterinnen einer genauen Unter­suchung zu unterwerfen.

Es finden sich schon verschiedene, wenn im Ganzen genommen auch spärliche Literaturangaben über das zahlenmäßige Vorkommen von Drohnenmütterchen im weisellosen Volke. Nach *Leuenberger* (1928) befinden sich die Eierlegerinnen im weisellosen Volke in der Überzahl; *Tuenin* (1926) fand 60 %, auch *Buttel-Reepen* (1915, S. 217) spricht von einer großen Menge von Eierlegerinnen, die manchmal erst Wochen nach eingetretener Weisellosigkeit sich bilden; *Dönhoff* (1859) sagt, daß es fast alle Arbeiterinnen im weisellosen Volk sein können. Ferner sei noch erwähnt, daß *Tuenin* (1926) Eierlegerinnen auch im weiselrichtigen Volk, das sich in Schwarmstimmung befand, antraf.

Zum Verständnis der folgenden Tabelle, aus welcher die Ergebnisse der aufeinanderfolgenden anatomischen Untersuchungen zu ersehen sind, ist es notwendig, einen Maßstab für die Einteilung der Ovarien in bestimmte Größenanordnungen zu gewinnen. Ich lege einer solchen Einteilung die folgenden, in der Abb. 13 dargestellten Ausbildungsstufen zu Grunde: Als *Ovargröße 1* sind hier jene Arbeiterinnenovarien bezeichnet, deren Ovariolen unter der binokularen Lupe weder äußere Einschnürungen noch Unterteilungen in Fächer erkennen lassen, während unter dem Mikroskop in der Durchsicht jene Verhältnisse angetroffen werden, wie sie in einem frühern Abschnitt schon geschildert wurden.

In weiselrichtigen Völkern zeigen alle Arbeiterinnen ausschließlich Ovarien von dieser Größenstufe 1; die Ovargrößen 2—5 dagegen stellen eine Weiterentwicklung des Ovarioleninhaltes dar; *wir treffen sie nur in weisellosen Völkern an.*

Bei der *Ovargröße 2* behalten die Ovariolen ihre schlanke Form, lassen aber schon bei Lupenvergrößerung eine deutliche Kammerung erkennen.

*Ovargröße 3* umfaßt gemeinsam mit den Größenordnungen 4 und 5 jene Ausbildungsstufen, bei denen Eier von normaler Ablegegröße angetroffen werden. Bei der Stufe 3 handelt es sich oft nur um ein einziges ausgebildetes Ei, wodurch die betreffende Ovariole stärker ausgedehnt wird. Bei den *Ovargrößen 4* und *5* kann dagegen die Ausbildung von Eiern in mehreren Ovariolen parallel vor sich gehen, wodurch nun zuweilen eine ganz beträchtliche Verbreiterung des einen oder beider Eierstöcke eintritt.

Wenn auch diese 5 Stufen naturgemäß durch Übergänge miteinander verbunden sind, so bietet diese Einteilung doch die Möglichkeit, die anatomischen Befunde mit ausreichender Schärfe zu charakterisieren. In der folgenden tabellarischen Zusammenstellung sind die Ovargrößen 2—5 unter der Bezeichnung «vergrößerte Ovarien» zusammengefaßt, während die Stufe 1 ihnen als «nicht vergrößertes Ovar» gegenübersteht.

Um Anhaltspunkte darüber zu gewinnen, ob auch ältere Arbeiterinnen bei Eintritt von Weisellosigkeit noch Eier bilden können, führte ich folgenden *Versuch* durch (Tabelle 1).

#### *Versuch 1*

Am 17. September 1940 entweiselte ich ein Versuchsvolk. Zwei Waben mit offener und verdeckelter Brut kamen in den Thermostaten zu 33° C, wo die schlüpfenden Arbeiterinnen in regelmäßigen Intervallen (alle 3 Tage) markiert wurden, um ihr Alter dauernd zu kennen; von dort kamen sie in das entweiselte Versuchsvolk. Hier war nur wenig Brut zurückgeblieben, aus der eine Nachschaffungskönigin hervorging, die ich am 7. Oktober dem Volke wegnahm, bevor sie mit der Eiablage begonnen hatte. Dieses Versuchsvolk besaß nun weder Königin noch Brut. Damit das durch die Brutentnahme stark geschwächte und auf 3 Waben eingeengte Volk unter der infolge der vorgeschrittenen Jahreszeit eingetretenen starken Abkühlung nicht leide, stellte ich die 3 Waben mit den Bienen am 28. Oktober in ein Thermostatenfach zu konstant 33° C. Schon in der zweiten Woche nach dieser Umsiedelung begannen einzelne Arbeiterinnen Eier zu legen, von denen sie während ihres Aufenthaltes im Thermostaten im ganzen 28 Larven bis zum verdeckelten Stadium aufzogen. Daraus schlüpfen Ende November total 19 Drohnen, die von verschiedener Größe waren, d. h. sie variierten von normaler Drohnengröße bis zur Arbeiterinnengröße hinunter. In den 9 verdeckelten Zellen, aus denen nichts schlüpfte, fand ich vertrocknete Drohnenpuppen. Unter den unnatürlichen Aufenthaltsbedingungen im Thermostatenfach mußten die Versuchsbienen mit der Zeit leiden, was daran zu erkennen war, daß vom 30. November an die sogenannte Melanosekrankheit, eine Erkrankung der Ovarien aufzutreten begann, die bis Mitte Dezember immer mehr Arbeiterinnen ergriff. Ich komme in einem späteren Abschnitt auf diese Erscheinung zurück.

Im Ganzen setzte ich diesem Versuchsvolke 400 nach dem Alter verschieden markierte Arbeiterinnen zu und zwar jeweilen in der Zahl von 15—60 Stück. Da die gezeichneten Arbeiterinnen reichlich gefüttert und schon einige Stunden vor dem Zusetzen durch ein Gitter getrennt mit dem Volke in Berührung waren, gab es unter diesen nachträglich zugesetzten Arbeiterinnen, die teilweise auch aus Brutwaben anderer Völker stammten, keine Verluste. Indem die markierten Arbeiterinnen schon vor dem Entfernen der Nachschaffungskönigin zugesetzt worden waren, fanden sich im Zeitpunkt der definitiven Entweiselung am 7. Oktober in dem Versuchsvolk schon 40tägige gezeichnete Bienen vor, während die jüngsten zu dieser Zeit 14 Tage alt waren. Die ursprünglichen Stockbienen dagegen hatten in der großen Überzahl ein Alter von mehr als 40 Tagen. In einer untersuchten Probe von 54 Bienen vom 7. Oktober fand ich kein einziges vergrößertes Ovarium; alle gehörten zu der Ovargröße 1.

*Tabelle zu Versuch I*  
Anzahl der Arbeiterinnen mit vergrößerten und unvergrößerten (letzte Zahl in Klammern) Ovarien in verschiedenen Altersstufen (Thermostattemperatur 33 ° C)

Proben entnommen	Alter der Arbeiterinnen im Zeitpunkt der Entweiselung in Tagen										Anteil der Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien in Prozenten jeder Probe	
	14	16	19	22	25	28	31	34	37	40		über 40
Am Tag der Entweiselung (7. X.)	(6)	(5)	(6)	(5)	(1)	(5)	(5)	(1)	(3)	(6)	(11)	0 %
Nach 21 Tagen (28. X.)	1 (9)	0 (1)	0 (4)	1 (13)	1 (7)	2 (1)	3 (1)	0 (2)	0 (8)	1 (1)	33 (105)	22 %
Nach 25 Tagen (1. XI.)	—	0 (2)	3 (9)	0 (4)	2 (2)	0 (2)	0 (6)	0 (1)	2 (3)	2 (7)	16 (31)	27 %
Nach 32 Tagen (8. XI.)	—	0 (3)	0 (4)	2 (6)	1 (13)	3 (9)	0 (11)	0 (1)	2 (2)	0 (6)	7 (44)	13 %
Nach 40 Tagen (16. XI.)	2 (6)	1 (2)	1 (2)	3 (3)	2 (5)	4 (8)	0 (6)	0 (1)	0 (3)	—	19 (45)	28 %
Nach 54 Tagen (30. XI.)	2 (6)	12 (15)	—	2 (2)	—	5 (2)	2 (4)	1 (1)	0 (4)	0 (4)	10 (30)	33 %
Nach 68 Tagen (14. XII.)	1 (2)	2 (5)	3 (1)	—	1 (2)	—	1 (1)	1 (1)	0 (4)	0 (1)	37 (50)	41 %
Nach 74 Tagen (20. XII.)	0 (5)	2 (3)	0 (3)	3 (2)	1 (1)	—	0 (2)	—	1 (1)	—	56 (58)	46 %
Anteil der Arbeiterinnen mit vergrößertem Ovar in Prozenten jeder Altersgruppe	18 %	35 %	23 %	27 %	21 %	39 %	15 %	22 %	17 %	14 %	33 %	

Wie aus der obersten horizontalen Reihe der Tabelle zu ersehen ist, waren die markierten jungen Bienen je nach drei oder ausnahmsweise schon nach zwei Tagen zum Versuchsvolk zugesetzt worden und die Probeentnahmen erfolgten, wie aus der ersten Vertikalreihe zu ersehen ist, für alle zugesetzten Altersstufen, am Tage der Entfernung der Nachschaffungskönigin, sowie 21, 25, 32, 40, 54, 68 und 74 Tage nach der Entweiselung. Mit der letzten Probe vom 20. Dezember waren alle Versuchsbienen zur Untersuchung gelangt, sodaß die Beobachtungsreihe hier zum Abschluß kam. Die senkrechte Kolonne «über 40 Tage» bezieht sich als einzige auf nicht gezeichnete Stockbienen, die dem Versuchsvolke nicht zugesetzt waren, sondern ihm schon bei Versuchsbeginn angehörten. Ihr Alter ist also nur nach dem Minimum (40 Tage) sicher bekannt, während die Abgrenzung nach oben offen bleiben muß.

Zu *allen Kontrollterminen* war die Zahl der *unvergrößerten* Ovarien *bedeutender* als jene der vergrößerten; letztere machten im Maximum nach 74 Tagen 46 % aus. Das Höhersteigen der Prozentzahlen vergrößerter Ovarien mit zunehmender Dauer der Zeitspanne vom Moment der Entweiselung an, d. h. von 0 % am Tag der Entweiselung auf 46 % am letzten Untersuchungstag vollzieht sich, wie aus der letzten senkrechten Reihe zu ersehen ist, nicht in gleichmäßigen Etappen und wird besonders in der Probeentnahme nach 32 Tagen durch ein Abfallen von 27 % auf 13 % mit nachfolgendem Wiederanstieg auf 28 % vorübergehend gestört. Immerhin ist die Tatsache, daß bei Weiselrichtigkeit die Arbeiterinnenovare alle zur Größenkategorie 1 gehören, nach 21 Tagen dagegen schon 22 % der verschiedenaltigen Arbeiterinnen Ovarien der Größestufen 2—5 aufweisen, bemerkenswert. Dabei lassen sich große individuelle Schwankungen im Verhalten der Arbeiterinnen bezüglich ihrer Ovarienentwicklung nicht verkennen, wie eine vergleichende Betrachtung der horizontalen Kolonnen erweist.

Dieser Versuch I stellt nun fest, daß Bienenarbeiterinnen der *verschiedensten Altersstadien* über 14 Tage (jüngere wurden in diesem Versuche nicht geprüft) durch den Eintritt der Weisellosigkeit in ihrem Volke die Fähigkeit erlangen können, die Ovarien zu vergrößern und Eier auszubilden. Gleichzeitig lernen wir auch verstehen, daß wegen der großen individuellen Variation, die sich bei dieser Umstellung ergibt, die Angaben verschiedener Beobachter bezüglich der Anzahl auftretender Drohnenmütterchen stark voneinander abweichen. Mit den Ergebnissen unserer Tabelle stimmt auch eine Angabe von Perepolowa (zitiert nach

Hüsing und Ulrich, 1938) gut überein, wonach Arbeiterinnen aller Altersstufen Drohnenmütterchen werden können.

Um den Grad der Ovarvergrößerung nach den verschiedenen Altersstufen deutlicher veranschaulichen zu können, wurde das Ergebnis dieses Versuches auch in beiliegender Kurvenzeichnung wiedergegeben (Abb. 15; Kurven zu Versuch I). Die Abszisse gibt vom

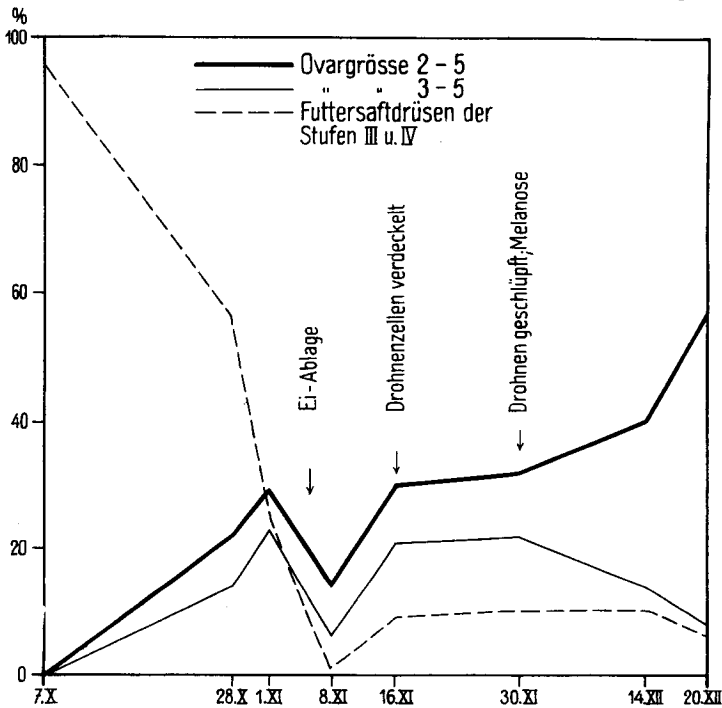


Abb. 15

Veränderung der Ovargröße im Zusammenhang mit dem Ausbildungsgrad der Futtersaftdrüsen (Versuch I).

Tag der Entweiselung an die Daten der Probeentnahmen zur Ovaruntersuchung wieder. Die Ordinate bezeichnet die Prozentzahlen der Bienen mit vergrößerten Ovarien. Die Kontrollprobe vom Entweiselungstage selber, die gar keine vergrößerten Arbeiterinnenovare ergab, fällt demnach in den Schnittpunkt des Koordinatensystems, sowohl bezüglich des Untersuchungsdatums (7. Oktober) als auch in Bezug auf die Prozentzahl der Ovarvergrößerung (0 % Ovargrößen 2—5,

100 % Ovargröße 1). Die dicker ausgezogene Kurve umfaßt alle Ovarvergrößerungen, die das Ovarstadium 1 übersteigen. Sie zeigt abgesehen von dem Einschnitt um den 8. November herum ein andauerndes Ansteigen, d. h. eine prozentuale Zunahme der vergrößerten Ovarien. Drei Wochen nach der Entweiselung (7. Oktober) hatten 22 % der Arbeiterinnen vergrößerte Ovarien. Am 1. November waren es 27 %, am 8. November 13 %, am 16. November 28 %, am 30. November 33 %, am 14. Dezember 41 % und am 20. Dezember 46 %. Anfangs ähnlich, gegen den Schluß hin aber abweichend verläuft die schwach ausgezogene Linie, welche nur die Ovargrößen 3—5 berücksichtigt, also als Kurve der stark vergrößerten Ovarien (anstatt der überhaupt vergrößerten) bezeichnet werden kann. Sie verläuft bis zum 30. November der ersten mehr oder weniger parallel, fällt von da an aber stark ab. Wir können diesen Kurvenverlauf dahin deuten, daß an jener Stelle, wo die Divergenz der beiden Kurven beginnt, ein Faktor zur Geltung kommt, der die weitere Vergrößerung der Ovarien über die Ovargröße 2 hinaus hemmt, während die innere Differenzierung der Ovargröße 1 zu derjenigen von Ovargröße 2 weiter fortschreitet. Ich glaube, als den genannten Faktor eine auch die Eierstöcke ergreifende Erkrankung, die Melanosekrankheit, ansprechen zu müssen, welche am 30. November erstmals bei zahlreichen Arbeiterinnen dieses Versuchsvolkes auftrat. Möglicherweise hat sich gegen das Ende des Versuches hin auch die Fütterung mit dem Pollenersatzmittel nachteilig auf die Ovargröße ausgewirkt. Das wesentliche Ergebnis, welches aus diesem divergierenden Kurvenverlauf zu ziehen ist, scheint mir die Feststellung zu sein, daß der Anstoß zur innern Differenzierung der Ovarien weiselloser Arbeiterinnen (von Stufe 1 zu 2) nicht notwendigerweise mit der Vergrößerung der Ovarien (von Stufe 2—5) verbunden sein muß. Diese Beobachtung stützt die Ansicht, daß nicht die vorhandene Nahrungsmenge an und für sich für die Entstehung von Drohnenmütterchen ausschlaggebend sei, sondern ein besonderer Wirkstoff, der möglicherweise nur in geringsten Mengen vorhanden sein muß. Es sei in diesem Zusammenhang an die Äußerung von *Goetsch* (1940) erinnert, wonach für die Entstehung der Ameisengiganten zweierlei vonnöten sei: «Ein durch das Futter beigebrachter, nur in bestimmter Zeit wirksamer Stoff, der über die *Form* entscheidet, und mehr



oder weniger Fütterung, welche dann noch die *Größe* beeinflusst». Es wäre noch ein Wort beizufügen über den unvermittelten Einschnitt beider Kurven um den 8. November herum. Die Überführung des Versuchsvolkes vom Bienenstand in den Thermostaten erfolgte am 28. Oktober. Bis zum 1. November ist dadurch keine Störung im Verlaufe der beiden Kurven entstanden, dagegen erreichen sie am 8. November einen Tiefpunkt. In jener Periode, d. h. am 6. November konnte im Thermostaten Eiablage durch Drohnenmütterchen festgestellt werden und am 16. November waren verdeckelte Drohnenzellen vorhanden. Vom 6. bis 8. November mußten von den 541 noch auf den Waben vorhandenen Bienen zirka 40 Drohnenlarven gefüttert werden, was vielleicht eine zeitweise Erschöpfung der Körperreserven zur Folge hatte, wodurch die Ovarvergrößerung zeitweilig gehemmt wurde und die vorübergehende Depression der Kurven erklärt werden kann. Die gestrichelte Kurve bezieht sich auf den Entwicklungszustand der Futtersaftdrüsen der Arbeiterinnen zu den verschiedenen Kontrollterminen und soll in einem folgenden Abschnitt noch besprochen werden. Die nachstehenden Versuche lassen die Folgen der Weisellosigkeit für die Ovarausbildung der Arbeiterinnen teilweise unter natürlichen Außenbedingungen verfolgen.

Zur Abklärung der Frage, inwiefern die Dauer der Weisellosigkeit, sowie andere Außenbedingungen die Zahl der auftretenden Drohnenmütterchen beeinflussen, ferner um festzustellen, ob die Ovarvergrößerung auch schon früher einsetzen könne, als sie in Versuch I zu konstatieren war, untersuchte ich in den Jahren 1939 und 1940 verschiedene weitere weisellose Völker. Dabei handelt es sich zum Teil um spontan weisellos gewordene, zum Teil um künstlich entweiselte Bienenvölker oder auch nur um Proben aus solchen. In den folgenden Versuchen II bis XII konnte ich im ganzen 1750 Bienenarbeiterinnen auf die Ovarialentwicklung kontrollieren.

#### *Versuch II*

Von 144 Arbeiterinnen, die sofort nach dem Schlüpfen in Gruppen von 10 bis 20 Stück in die beschriebenen Isolierkästchen im Thermostaten zu 33° C übertragen wurden, zeigten *eine Woche* nach Eintritt der Weisellosigkeit 12 % vergrößerte Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen: Ovargröße 1 = 126, 2 = 11, 3 = 6, 4 = 1, 5 = 0 Arbeiterinnen.

### Versuch III

Ein kleines Versuchsvolk, das entweiset und dann auf seinen Waben in den Thermostaten zu 33° C versetzt worden war, ergab *eine Woche* nach der Entweiselung, vom 23. bis 30. Juli 1940 11 % Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 85, 2 = 5, 3 = 5, 4 = 1, 5 = 0 Arbeiterinnen.

Die beiden Versuche II und III zeigten übereinstimmend, daß schon im Laufe der ersten Woche nach der Entweiselung vereinzelt Arbeiterinnen vergrößerte Ovarien bis zur Größenstufe 4 aufwiesen, während in beiden Fällen die maximale Entwicklung der Arbeiterinnenovare auf Stufe 5 in dieser kurzen Versuchszeit nicht erreicht wurde. Daß aber die Ovargröße 5 auch schon innerhalb einer Woche nach Beginn der Weisellosigkeit erreicht werden kann, wenn die Versuchsbienen in ihrer ursprünglichen Wohnung verbleiben, anstatt in den Thermostaten überführt zu werden, zeigt der folgende Versuch.

### Versuch IV

Ein kleines Versuchsvölkchen, das nach der Entweiselung auf dem Bienenstande gelassen wurde, ergab schon *eine Woche* nach dem Beginn der Weisellosigkeit (6. bis 13. Mai 1940) 32 % Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 165, 2 = 41, 3 = 31, 4 = 6, 5 = 2 Arbeiterinnen. Hier erreichen demnach schon im Laufe einer Woche 16 % der Arbeiterinnen nicht nur vergrößerte, sondern auch stärker vergrößerte Ovarien der Stufen 3—5, auf welchen, wie wir früher sahen, schon die Ausbildung ausgewachsener Eier möglich ist.

Es mag hier noch beigefügt werden, daß in diesem Versuch IV Flugbienen und Stockbienen auch getrennt auf ihre Ovaentwicklung untersucht wurden. Bei den Flugbienen entfielen auf die einzelnen Ovargrößen 1 = 44, 2 = 9, 3 = 6, 4 = 2; Stockbienen Ovargröße 1 = 111, 2 = 32, 3 = 25, 4 = 4, 5 = 2 Arbeiterinnen. Bei der prozentualen Berechnung läßt sich feststellen, daß hier die jüngern Stockbienen etwas stärkere Tendenz aufweisen, ihre Ovarien zu vergrößern, als die ältern Flugbienen. Innerhalb der ersten Woche nach der Entweiselung treten ganz vereinzelt Arbeiterinnen mit Ovargröße 5 nur bei den jüngern Stockbienen auf.

### Versuch V

Überraschenderweise fand ich in einem starken Bienenvolk auf dem Stande, welches ich am 1. September 1940 entweiset hatte und aus dem ich am 14. September dann auch die Nachschaffungskönigin entfernte, das demnach erst von diesem letztern Datum an sich als völlig weisellos fühlen mußte, *zwei Wochen* später am 28. September unter 100 seziierten Arbeiterinnen *keine* einzige mit vergrößerten Ovarien, was nur teilweise mit der späten Jahreszeit und der ungünstigen Witterung zusammenhängen kann, wie ein Vergleich mit den Prozentzahlen der spätern Versuche X und XI ergibt. Ein anderes, zur selben Zeit weiselloses Volk bildete jedoch auch keine Drohnenmütterchen aus.

### Versuch VI

Ein am 13. September des gleichen Jahres entweiseltes künstliches Zuchtvolk ergab bis zum 5. Oktober, also während *drei Wochen* ebenfalls *keine* Ovarvergrößerung in 100 untersuchten Arbeiterinnen.

*Versuch VII*

In einem meiner Versuchskästen wurden von dem normalen Volk mit Königin am 19. August 1940 zwei Brutwaben ohne Brut mit 250 Arbeiterinnen durch zwei feine Drahtgitter abgetrennt und während fast *drei Wochen* vom 19. August bis 7. September in dieser Isolierung behalten bis sie zur anatomischen Untersuchung gelangten. Daß sich diese isolierten Bienen trotz der benachbarten aber nicht erreichbaren Königin weisellos fühlten, ergibt der Untersuchungsbefund von 8 % vergrößerten Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 195, 2 = 5, 3 = 2, 4 = 7, 5 = 3 Arbeiterinnen. Von den Drohnenmütterchen war ein Teil zur Eiablage geschritten und die vorhandenen jungen Drohnenlarven waren reichlich mit Futtersaft versehen. Später wird dieser Versuch in anderm Zusammenhang nochmals erwähnt.

*Versuch VIII*

Ein kleines, am 25. Juni 1940 entweiseltes Zuchtvölkchen ergab in den folgenden  $3\frac{1}{2}$  *Wochen* (bis zum 20. Juli) 40 % Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 29, 2 = 8, 3 = 5, 4 = 3, 5 = 3 Bienenarbeiterinnen.

*Versuch IX*

Ein anderes kleines Zuchtvölkchen, welches am 11. Mai 1940 entweiselt wurde, ergab im Laufe von etwa 4 *Wochen* (bis zum 10. Juni) einen noch höhern Prozentsatz von Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien, nämlich 59 %. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 35, 2 = 20, 3 = 18, 4 = 8, 5 = 4 Bienenarbeiterinnen.

*Versuch X*

Ein am 14. September 1940 künstlich entweiseltes Standvolk von normaler Stärke, welches nachher keine Nachschaffungszellen mehr erstellte, erzeugte während der folgenden 4 *Wochen* (bis 12. Oktober) 60 % vergrößerte Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen 1 = 202, 2 = 73, 3 = 121, 4 = 90, 5 = 14 Bienenarbeiterinnen.

*Versuch XI*

Zu einem Versuche von längerer Beobachtungsdauer und erst spät im Herbst angesetzt, diente das kleine Zuchtvolk aus Versuch VI, dem ich am 13. September 1940 die Königin weggenommen hatte, und von dem nach 3 Wochen, am 5. Oktober 100 Arbeiterinnen seziert worden waren. Damals war noch keine Vergrößerung der Ovarien festzustellen. Der Rest dieses weisellosen Völkchens wurde vom 5. Oktober 1940 bis 1. Januar 1941 in seinem Kasten auf dem Bienenstand gelassen und ergab nach dieser Beobachtungszeit von beinahe 3 *Monaten* 66 % Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien. Es entfielen auf die einzelnen Größenstufen Ovargröße 1 = 34, 2 = 9, 3 = 25, 4 = 13, 5 = 19 Arbeiterinnen. Hier war trotz der späten Jahreszeit eine auffallend große Zahl von Drohnenmütterchen entstanden, besonders auch solche mit Ovargröße 5.

*Versuch XII*

Ein Bienenvolk, welches sich bei der Revision vom 10. Mai 1939 auf einem Bienenstande in der Umgebung von Zürich als weisellos erwiesen hatte, ohne daß in jenem Zeitpunkte schon Drohnenbrut vorhanden war, wurde durch etwas

mehr als 3 Monate hindurch in seinem Kasten belassen, wobei es stark drohnenbrütig wurde und allmählich an Volksstärke auffallend zurückging. Von dem am 14. August noch vorhandenen weiselosen Volksrest wurden 100 Arbeiterinnen seziiert, wobei bei 87 % Ovarvergrößerung eingetreten war. In diesem Versuch wurde demnach das Maximum an Drohnenmütterchen erzielt, wesentlich mehr als in dem vom Oktober bis zum Jahresende durchgeführten Versuch XI. Die einzelnen Ovale wurden nach meiner früher angegebenen Methode in den Umrissen gezeichnet, die Zeichnungen ausgeschnitten und gewogen; diese Gewichte dienten dann als Grundlage für die Kurvendarstellung in Abb. 23 zum Vergleiche mit den durch Vitaminfütterung erhaltenen Ergebnissen. Es entfielen auf die verschiedenen Größenstufen nach unserer gewöhnlichen Einteilung: Ovargröße 1 = 13, 2 = 14, 3 = 14, 4 = 26, 5 = 33 Arbeiterinnen. Von diesen 100 Arbeiterinnen gehören nicht weniger als 33 % zu der Ovargröße 5 und 26 % zu der Ovargröße 4. Da bei den Ovargrößen 3—5 die Ablage ausgewachsener Eier möglich ist, sind in diesem Versuch XII demnach nicht weniger als 73 % der Arbeiterinnen typische Drohnenmütterchen geworden, während bei 14 weiteren Prozenten (Größe 2) zumindest eine Differenzierung des Inhaltes der Ovarien stattgefunden hatte.

## 2. Die Eioresorption in Ovarien von Drohnenmütterchen

Die mikroskopische Untersuchung der Totalpräparate von Ovarien aus diesem Versuch XII ergab überraschenderweise bei 8 % der Arbeiterinnen das Vorhandensein einzelner Eier, die deutlich in Rückbildung begriffen waren. Die einzige Literaturangabe, welche ich über *Resorption* von ausgebildeten Eiern in Arbeiterinnenovarien der Honigbiene kenne, findet sich bei *Nannetti* (1939), sodaß es sich jedenfalls um eine Erscheinung handelt, die bisher noch wenig beachtet und kaum genauer untersucht worden ist.

Die Arbeiterinnenovarien mit Eioresorption fallen dadurch auf, daß eine, mehrere oder alle Ovariolen auf einer kürzern oder längern Strecke ihres analen Teiles keine Eier aufweisen (Abb. 16). Daß die Eier nicht abgelegt wurden, erkennt man an der noch vorhandenen Abschlußmembran gegen die Eileiter hin. Zudem würden für ausgestoßene Eier jüngere Eier nachrücken. In den vorliegenden Fällen aber fanden sich in den «leeren» Partien der Ovariolen nur Ansammlungen stark färbbarer Überreste (Abb. 16: C, D). Es sind die Überreste des resorbierten Inhaltes der Ei- und Nährkammern. Die Resorption schreitet in den Ovariolen vom basalen Ende aus gegen den distalen Spitzenteil fort, wobei der letztere an einzelnen Stellen lokale Anschwellungen aufweist. Diese Erweiterungen sind mit einer gelblichen Masse gefüllt, die sich mit Boraxcarmin nicht fär-

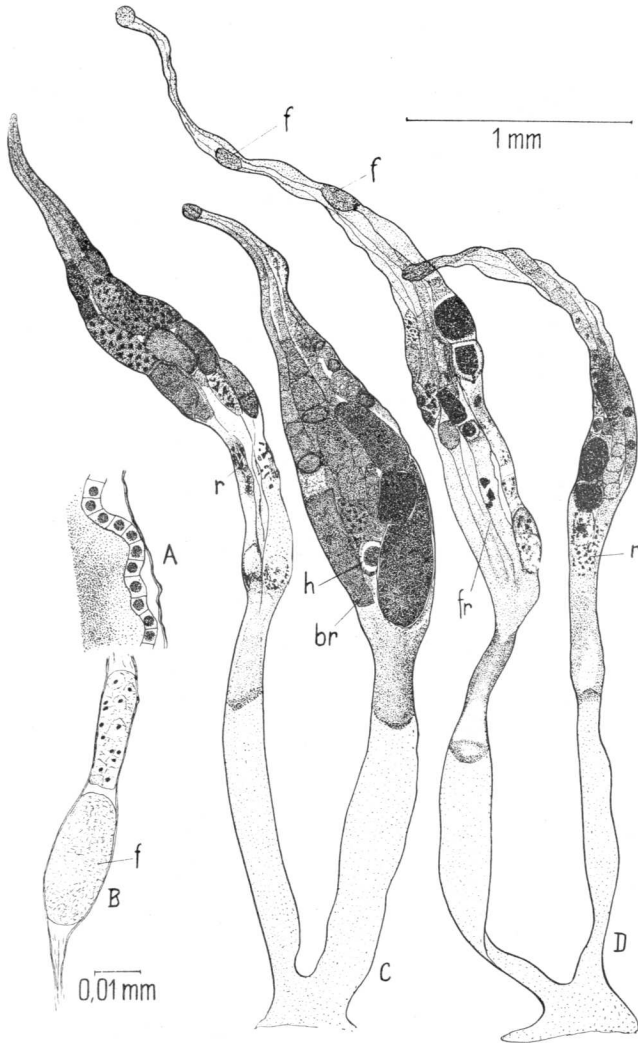


Abb. 16

Die Eioresorption im Drohnenmütterchen; A = Follikel­epithel mit vergrößerten Zellkernen, B = Ovariolen­partie mit fettiger Degeneration (Vergrößerung 2370-fach), C, D = Ovarien; br = beginnende Reduktion, f = fettige Degeneration, fr = fortgeschrittene Reduktion, h = Hofbildung, r = Restkörper, bei 60facher Vergrößerung gezeichnet.

ben läßt (Abb. 16: B, f; D, f). In Anlehnung an *Weyer* (1927, 1928), welcher eine ähnliche Resorption bei Ameisenarbeiterinnen untersucht hat, nehme ich an, daß es sich hier um eine fettige Degeneration handelt. Der Beginn der Resorption ist an einer bedeutenden Vergrößerung der Follikelzellen zu erkennen (Abb. 16: A), deren Kerne durch ihre Größe und starke Färbbarkeit auffallen. Dann verschwindet die scharfe äußere Begrenzung des Eies, einzelne Partien sinken ein und es bildet sich um die Dottermasse herum ein leerer Hof (Abb. 16: C, h). Nach und nach verschwindet der gesamte Kammerinhalt bis auf die früher erwähnten Restkörper. Ich finde unter meinen Totalpräparaten auch ein Arbeiterinnenovar, in dessen sämtlichen Ovariolen, die stellenweise noch die Kammererweiterungen deutlich erkennen lassen, der Inhalt bis auf einige zerstreute Gruppen von Rückständen resorbiert wurde (Vergl. auch *Schneider* 1941).

### 3. Vergleichende Untersuchungen über den Ausbildungsgrad der Futtersaftdrüsen und der Ovarien

Die Weisellosigkeit hat nicht nur Einfluß auf die Beschaffenheit der Ovarien, sondern auch auf den Zustand der Futtersaftdrüsen der Arbeiterinnen. Im normalen weiselrichtigen Bienenvolke findet man durchschnittlich bei etwa  $\frac{1}{5}$  der Arbeiterinnen Futtersaftdrüsen in voller Funktion, d. h. mit prall gefüllten beerenartigen Gruppen von Drüsenzellen. Ähnlich wie wir es für die Ovarien durchführten, wurden auch die Futtersaftdrüsen der Arbeiterinnen nach ihrem Entwicklungszustand in Größenstufen eingeteilt, die wir für unsere Zwecke mit den Zahlen I—IV unterscheiden wollen. Diese 4 Stufen sind in Abb. 17 nach ihrem charakteristischen Aussehen dargestellt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Drüsengröße vor dem Brutammendienst der Arbeiterin ansteigt und nach der Periode der Brutammentätigkeit im normalen *weiselrichtigen* Volk wieder abnimmt, sodaß im weiselrichtigen Volk die Größenstufen in dieser Weise aufeinander folgen können:

I → II → III → IV → III → II → I; davon entfallen im normalen Bienenvolke etwa 20 % der Arbeiterinnen auf die Stufen III und IV, welche die sezernierenden Drüsen erfassen.

Anders dagegen im *weisellosen* Volk. Hier kann es eintreten, daß sämtliche Arbeiterinnen einer Untersuchungsprobe ausschließlich den Gruppen III und IV angehören, darunter auch die weisellosen *Flugbienen*, sodaß unter Umständen nahezu alle Arbeiterinnen eines weisellosen Volkes nach den Futtersaftdrüsen als Brutammen angesprochen werden können.

Die vier Drüsenstadien können in folgender Weise charakterisiert werden:

*Drüsengröße I.* Die Hauptkanäle und die seitlichen Abzweigungen sind deutlich sichtbar, weil die Drüsenblasen (die beerenartigen Anschwellungen) nur wenig entwickelt sind, kleinere unregelmäßig geformte Knötchen darstellen und deshalb der Drüse einen stark gelockerten Aufbau verleihen (Abb. 17; A, C). Unter der Präparierlupe läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, ob dieses Stadium im bestimmten Falle den *Anfangszustand* der Drüsenausbildung oder ein *Endstadium* der Drüsenreduktion darstellt. Untersucht man Arbeiterinnen, deren Alter bekannt ist, so läßt sich feststellen, daß solche kaum entwickelten Drüsen der Gruppe I sowohl in jüngsten, frisch geschlüpften Arbeiterinnen, als auch in den ältesten Flugbienen, wo es sich um eine nachträgliche Rückbildung handelt, vorkommen. In den Thermostatversuchen (I, II, III) fielen mir häufig Drüsen auf, die in der Umrisszeichnung die einzelnen Drüsenblasen relativ groß zeigen; beim Herauspräparieren stellt man aber fest, daß jede zu einem flachen Plättchen eingesunken ist, sodaß die ganze Drüse als ein Häutchen wirkt (Abb. 17; B). Nach der gelblichen Färbung einzelner Stellen scheint es sich um eine fettige Reduktion der im übrigen von Futtersaft völlig leeren Drüsenzellen zu handeln. Daher stelle ich sie zu Gruppe I.

*Drüsengröße II.* In Abb. 17; D, E sind 2 Drüsen dargestellt, welche dieser Größenordnung angehören. Die blasenartigen Partien der Futtersaftdrüse sind hier gut sichtbar, deutlich angeschwollen, jedoch durch Zwischenräume getrennt und lassen auch die Ausführkanäle noch erkennbar. Man findet dieses Drüsenstadium hin und wieder in frisch geschlüpften Arbeiterinnen, häufiger natürlich in werdenden Brutammen und ferner in ältern Stock- und Flugbienen, wo bereits eine Rückbildung aus einem höhern Drüsenstadium stattgefunden hat. Auch dieses Entwicklungsstadium II eignet sich noch nicht zum





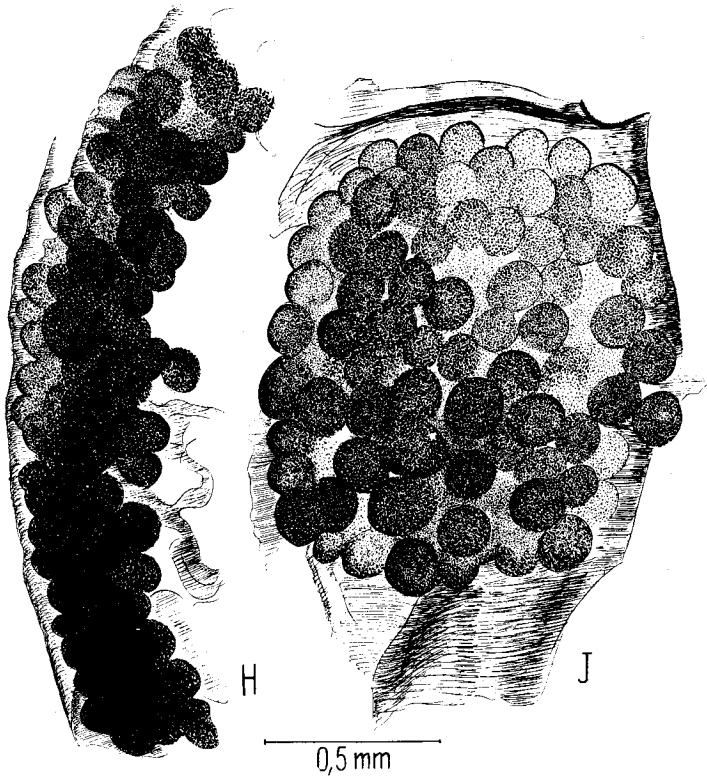


Abb. 17

Die vier Größenstufen der Futtersaftdrüsen: A, B, C Größe I; D, E II; F, G III; H, J IV; bei 80facher Vergrößerung gezeichnet.

Ausscheiden von Futtersaft und ist bei den eigentlichen Brutammen nicht anzutreffen.

*Drüsengröße III.* Abb. 17; F, G. Hier liegt nun eine Drüsenentwicklung vor, welche sich durch Abrundung und Vergrößerung der einzelnen Bläschen charakterisiert. Die einzelnen Bläschen sind durch den Futtersaft mehr oder weniger prall angefüllt, die Zwischenräume zwischen den Bläschen verschwinden immer mehr und verdecken die Drüsenkanäle. Eine solche Drüsenentwicklung läßt dar-

auf schließen, daß die betreffenden Arbeiterinnen Brutammendienste leisten oder zumindest dieser Periode sehr nahe stehen.

*Drüsengröße IV.* Abb. 17; H, J. Die maximale Entwicklung der Futtersaftdrüsen zeigt die einzelnen Bläschen nun so groß angeschwollen, daß sie sich im Verband häufig gegenseitig abplatten, auf jeden Fall zusammen einen kompakten festen Körper bilden. Von den Drüsenkanälen ist unter der Binocularlupe nichts mehr zu erkennen. Man findet dieses Stadium IV besonders häufig in weisellosen Völkern, sodaß man den Eindruck hat, es handle sich dabei um eine Stauung des Futtersaftes, wenn dieser nicht abgegeben werden kann, während die Drüsengröße III eigentlich das typische und normale Bild der sezernierenden Arbeiterinnendrüse darstellt.

Es sollen nun im Folgenden die einzelnen Ergebnisse der Drüsenuntersuchungen, wie sie an den weisellosen Versuchsvölkern I—XII festzustellen waren, kurz geschildert werden, wobei wir zur Ermöglichung des direkten Vergleiches der Drüsengröße mit der Ovargröße der gleichen Bienenprobe eine Darstellungsweise verwenden, die in den senkrechten Kolonnen die Drüsengröße, in den waagrechtlichen Reihen dagegen die verschiedenen Ovargrößen auseinander hält. Die eingesetzten Zahlen geben die jeweilige Anzahl der Arbeiterinnen aus der betreffenden Untersuchungsprobe wieder, deren Drüsen- und Ovargröße für jene Stelle der Tabelle zutrifft. Das Maximum jeder einzelnen Probe ist durch Fettdruck hervorgehoben.

#### *Vergleichszahlen aus Versuch I.*

Dabei handelt es sich um das Versuchsvolk, welches, wie weiter oben geschildert, das Material zu einem Thermostatenversuch lieferte, wobei nach dem Alter markierte Arbeiterinnen in regelmäßigen Intervallen zugesetzt wurden. Vom Zeitpunkt der Entfernung der Nachschaffungskönigin am 7. Oktober 1940 an wurden Proben nicht nur auf die Ovargröße untersucht, wie es für die verschiedenen Altersstadien in der Tabelle zum Versuch I angegeben wurde, sondern auch auf die Größe der Futtersaftdrüsen. Die folgenden Zusammenstellungen geben die absoluten Zahlen der untersuchten Arbeiterinnen. Trotzdem sind die Verschiebungen der Maxima leicht zu erkennen.

Nachstehend werden die Ergebnisse in tabellarischer Übersicht reproduziert. Die Arbeiterinnen sind nach der Größe ihrer Futtersaftdrüse in 4 Klassen (I—IV) eingeteilt. Die Tabelle nennt die Anzahl der Arbeiterinnen, welche in jede Gruppe entfällt. Dieselben Arbeiterinnen sind nach ihrer Ovargröße in 5 Gruppen unterteilt. Die in eine Gruppe fallenden Arbeiterzahlen sind den Ziffern 1—5 entsprechend angeordnet.

A. 7. Oktober 1940					B. 28. Oktober 1940				
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
1	1	1	16	<b>35</b>	1	37	38	34	<b>48</b>
2	—	—	—	—	2	2	2	13	5
3	—	—	—	—	3	—	4	8	2
4	—	—	—	—	4	—	3	6	—
5	—	—	—	—	5	—	1	—	—

C. 1. November 1940.					D. 8. November 1940				
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
1	<b>47</b>	6	8	4	1	<b>96</b>	1	—	—
2	2	1	1	1	2	10	—	—	—
3	2	4	5	2	3	4	—	—	—
4	—	3	—	—	4	2	—	—	—
5	—	2	—	1	5	—	—	—	—

E. 16. November 1940					F. 30. November 1940				
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
1	<b>70</b>	2	4	3	1	<b>48</b>	18	5	—
2	9	1	—	—	2	6	2	3	—
3	12	16	—	—	3	5	9	—	1
4	1	2	—	—	4	2	4	1	1
5	—	—	1	—	5	—	1	—	—

G. 14. Dezember 1940					H. 20. Dezember 1940				
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
1	<b>46</b>	18	2	—	1	<b>54</b>	37	6	—
2	18	13	—	—	2	23	21	2	—
3	2	9	—	—	3	3	4	1	—
4	—	—	3	—	4	—	—	—	—
5	—	—	—	—	5	—	—	—	—

Uns interessiert an dieser Stelle speziell die Größe der Futtersaftdrüsen; während die Maximalzahl in der 1. und 2. Probe in die Kategorie der Drüsengröße IV fällt, verschiebt sich in der Folge nun die größte Zahl jeder Tabelle in die Kolonne der Drüsengröße I und zwar bleibt sie in allen Proben innerhalb der Ovargröße 1. Während demnach die Arbeiterinnen der 1. Probe durchgehend kleine Ovarien aber vorwiegend große Futtersaftdrüsen besitzen, haben in der 3. Probe viele vergrößerte Ovarien, wenn auch

die Maximalzahl immer noch auf Ovargröße 1 verblieben ist. Wenige weisen vergrößerte Futtersaftdrüsen auf. Nur eine einzige Arbeiterin besitzt gleichzeitig größte Ovarien und größte Futtersaftdrüsen (3. Probe), sonst bleibt diese Rubrik stets leer. Wir sehen daraus, daß Ovar- und Drüsenvergrößerung keineswegs parallel verlaufen; eher eilt die Vergrößerung der Futtersaftdrüsen jener der Ovarien voraus, wie es insbesondere der Zahlenvergleich der 1. mit der 2. Probe und der 2. mit der 3. erzeugt, während dann bei der 4. Probe am 8. November große Futtersaftdrüsen überhaupt nicht mehr vorhanden sind.

### Versuche II—XII:

Gruppierung der Arbeiterinnen nach Größe der Futtersaftdrüse (in den Klassen I—IV) und nach Größe des Ovariums (in den Gruppen 1—5)

#### Vergleichszahlen aus Versuch II

Sommer 1940, gruppenweise in Iso-  
lierkästchen im Thermostaten seit  
einer Woche weisellos:

	I	II	III	IV
1	<b>89</b>	29	4	4
2	1	3	4	3
3	1	5	—	—
4	—	1	—	—
5	—	—	—	—

#### Vergleichszahlen aus Versuch IV

13. Mai 1940, auf dem Bienenstand  
seit einer Woche weisellos:

	I	II	III	IV
1	<b>76</b>	48	12	29
2	10	18	7	6
3	6	14	5	6
4	1	1	—	4
5	—	1	1	—

#### Vergleichszahlen aus Versuch VI

5. Oktober 1940, kleines Zuchtvolk,  
seit drei Wochen weisellos:

	I	II	III	IV
1	6	7	15	<b>72</b>
2	—	—	—	—
3	—	—	—	—
4	—	—	—	—
5	—	—	—	—

#### aus Versuch III

30. Juli 1940, auf Brutwaben im  
Thermostaten seit einer Woche  
weisellos:

	I	II	III	IV
1	<b>38</b>	37	9	1
2	1	2	2	—
3	—	2	2	1
4	—	—	1	—
5	—	—	—	—

#### aus Versuch V

28. September 1940, Standvolk seit  
zwei Wochen weisellos:

	I	II	III	IV
1	3	4	14	<b>79</b>
2	—	—	—	—
3	—	—	—	—
4	—	—	—	—
5	—	—	—	—

#### aus Versuch VII

7. September 1940, von Standvolk,  
Arbeiterinnen durch Drahtgitter  
während 19 Tagen abgesperrt:

	I	II	III	IV
1	3	14	74	<b>104</b>
2	—	1	2	2
3	—	1	1	—
4	—	3	4	—
5	—	3	—	—

*Vergleichszahlen aus Versuch VIII*20. Juli 1940, kleines Zuchtvolk  
seit 3 1/2 Wochen weisellos:

	I	II	III	IV
1	<b>6</b>	5	—	3
2	—	1	2	—
3	—	—	1	1
4	—	2	—	1
5	—	1	—	2

*aus Versuch IX*10. Juni 1940, kleines Zuchtvolk  
seit 4 Wochen weisellos:

	I	II	III	IV
1	<b>20</b>	5	3	7
2	10	3	1	<b>6</b>
3	6	6	3	3
4	2	4	1	1
5	1	2	—	1

*Vergleichszahlen aus Versuch X*12. Oktober 1940, Standvolk seit  
4 Wochen weisellos:

	I	II	III	IV
1	7	36	68	<b>91</b>
2	—	5	22	46
3	—	3	40	78
4	—	4	28	58
5	—	—	5	9

*aus Versuch XI*1. Januar 1941, kleines Zuchtvolk  
seit 3 1/2 Monaten weisellos:

	I	II	III	IV
1	1	3	<b>28</b>	2
2	—	3	5	1
3	1	4	20	—
4	—	4	8	1
5	1	2	15	1

*Vergleichszahlen aus Versuch XII*

14. August 1939, Standvolk seit mehr als 3 Monaten weisellos:

	I	II	III	IV
1	4	1	5	1
2	—	2	—	—
3	1	4	3	4
4	1	2	9	4
5	1	5	9	<b>13</b>

Die vorstehenden Vergleichszahlen bieten überaus verschiedenartige Resultate. Die Vergleichszahlen aus den Versuchen II und III stammen aus Thermostatenversuchen, sind jedoch nicht prinzipiell verschieden von dem gleichfalls nur seit einer Woche weisellosen Versuchsvolk IV. Die Maximalzahl steht wie in Versuch I in der Rubrik der kleinsten Ovarien und kleinsten Drüsen, wobei daneben an der Größenzunahme der Futtersaftdrüsen mehr Arbeiterinnen beteiligt sind, als an der Größenzunahme der Ovarien. Demgegenüber verschiebt eine 2—3wöchige Weisellosigkeit, wie sie für die Versuche V—VII zutrifft, die Maximalzahl in die Rubrik der Drüsen IV, während die Größenzunahme der Ovarien sich in Versuch V und VI gar nicht, in Versuch VII nur in beschränktem Umfange bemerkbar macht. Erstmals in Versuch VIII mit 3 1/2-wöchiger Weisellosigkeit treffen wir nun auch Arbeiterinnen, in denen sowohl die Futtersaftdrüsen als auch die Ovarien die maximale

Größe erreicht haben; es sind aber nur zwei Arbeiterinnen, während sechs solche an der entgegengesetzten Ecke der Tabelle mit Drüsengröße I und Ovargröße 1 stehen blieben.

Bei noch längerer Dauer der Weisellosigkeit bleibt nun die Rubrik für Drüsengröße IV und Ovargröße 5 ständig besetzt, während die Maximalzahl den Platz wechselt. Besonders die Vergleichszahlen der Versuche X—XII, die Standvölker betreffen, welche durch 4 Wochen resp. mehr als 3 Monate weisellos waren, geben am ehesten die Vertheilungsverhältnisse der Drüsen- und Ovargrößen wieder, wie sie in spontan weisellos gewordenen Völkern auf unseren Bienenständen anzutreffen sein werden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß der Zustand der Futtersaftdrüsen auch von andern äußern Ursachen abhängig ist, als der Weisellosigkeit. Infolge der Weisellosigkeit aber werden auffällig viele Drüsen reaktiviert und maximal vergrößert, unabhängig davon, ob noch Brut vorhanden sei und der reproduzierte Futtersaft in der Aufzucht einer Nachschaffungskönigin Verwendung finde oder nicht. Unabhängig von der *Möglichkeit* eine neue Königin aufzuziehen, besteht die *Bereitschaft* dazu. Ob nun, wenn der Futtersaft nicht abgegeben werden kann, eine Nährstoffstauung im Körper wie gewisse Theorien annehmen, die Ovarien zur Vergrößerung anregt, oder ob umgekehrt ein Antagonismus (s. S. 80) zwischen beiden Organen bestehe, sodaß infolge der Verlagerung von Nährstoffen in die Ovarien die Drüsen wieder kleiner werden, läßt sich aus der Gesamtheit der Tabellen nicht sicher ablesen. Es kann nur die Tatsache festgehalten werden, daß die Vergrößerung der Futtersaftdrüsen derjenigen der Ovarien vorausseilt und daß viel häufiger große Ovarien mit großen Drüsen zusammen in einer Biene vorkommen, als große Ovarien mit kleinen Drüsen. Beide Möglichkeiten bleiben offen: daß die Ovarvergrößerung durch die reaktivierten, aber keine Verwendung findenden Drüsen ausgelöst wird, oder daß das Wachstum beider, unabhängig voneinander im gleichen Reiz der Weisellosigkeit seine Ursache hat.

#### 4. Das Auftreten von Melanose bei Arbeitsbienen

Beim Sezieren der Bienen aus Versuch I zogen vom 30. November 1940 an vereinzelte Fälle einer Krankheit die Aufmerksamkeit auf

sich, von welcher in der letzten Probe (am 20. Dezember) 12 % makroskopisch feststellbar befallen waren. Kleinere und größere Ansammlungen einer gelblichen Masse hatten die Scheiden dieser Tiere mehr oder weniger zum Anschwellen gebracht. Die dazu gehörenden Ovarien zeigen unter der Binocularlupe Lücken im Inhalt der Ova-

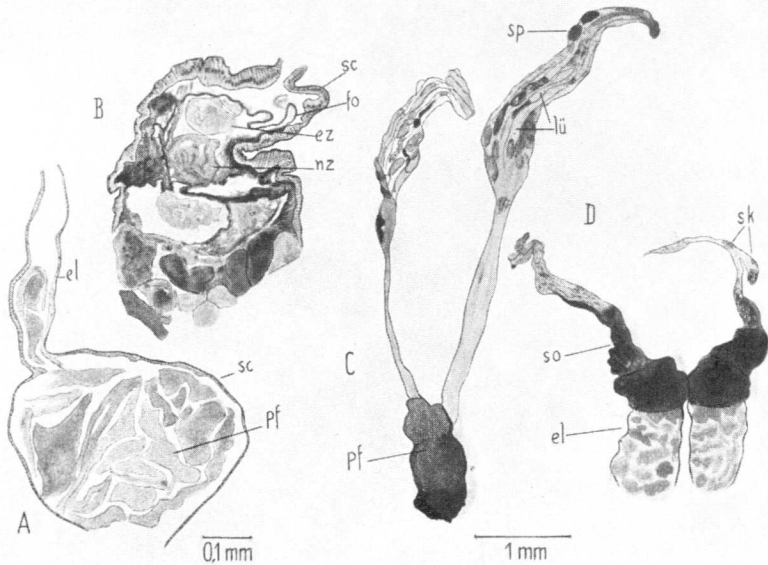


Abb. 18

Melanose bei Arbeitsbienen. A, B Längsschnitte durch Scheidenpfropfe, bei 160-facher Vergrößerung gezeichnet; C krankes Ovarienpaar mit Scheidenpfropf, 78fache Vergrößerung; D krankes Ovarienpaar mit fast leeren Ovariolen und stark angeschwollenen Eileitern. Scheidenpfropf ist auf dem Präparat nicht vorhanden, bei 78facher Vergrößerung gezeichnet; el = Eileiter, ez = Eikammer, fo = Follikelepithel, lü = Lücken, pf = Scheidenpfropf, nz = Nährkammer, sc = Scheide, sk = schwarze Körner, so = schwarze Ovariolen, sp = schwarze Portionen.

riolen, oft auch schwarze Körner, selbst größere schwarze Portionen. Die größten Scheidenpfropfe sind ganz schwarz gefärbt (Abb. 18: C, pf). In extremen Fällen staut sich diese Masse in die Eileiter hinauf und die Schwarzfärbung breitet sich dann auf die Gesamtheit der Ovariolen aus, welche sich krankhaft verkrümmen (Abb. 18: D).

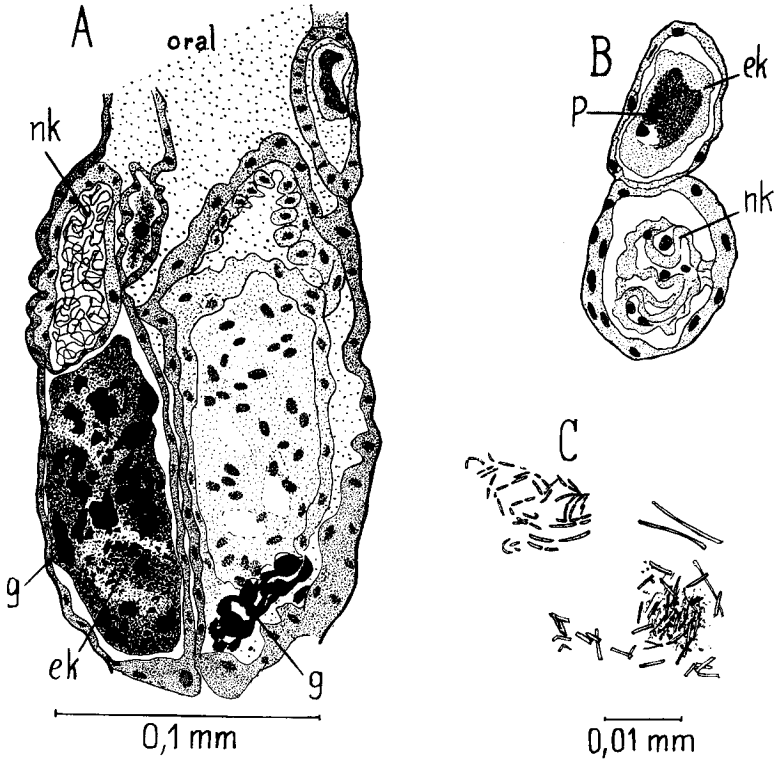


Abb. 19

Melanosekranke Organe im Schnitt. A Längsschnitt durch ein Ovar, zwei anal gelegene Kammern aus zwei benachbarten Ovariolen betreffend, bei einer 570-fachen Vergrößerung gezeichnet; B = Querschnitt durch zwei Ovariolen, bei 450facher Vergrößerung gezeichnet; ek = Eikammer, g = gelbbraune Schollen und Körner, nk = Nährkammer, p = Parasit, bei 2370facher Vergrößerung gezeichnet.

Diese Veränderungen der Eierstöcke erinnern an eine durch pilzartige Organismen verursachte Krankheit, welche *Fyg* (1934) für Bienenköniginnen unter dem Namen Melanose beschrieben hat. Das gesamte Untersuchungsmaterial von *Fyg* über parasitäre Melanose bezieht sich heute auf 24 Fälle (s. Liebefelder Jahresberichte 1934—1940). Darunter fand er auch Melanose der Giftblase und Melanose des Rectums. Die Beschreibungen und Abbildungen der Veränderungen und der Parasiten in den erkrankten Organen der Königinnen stimmen so sehr mit meinen Befunden an erkrankten Arbeiterinnen aus



Versuch I überein, daß man schließen kann, es handle sich in beiden Fällen um dieselbe Krankheit. Damit bestätigt sich *Fyg's* Vermutung, daß «die Krankheit sich nicht auf die Königin beschränkt, sondern möglicherweise — bisher unerkannt — bei Arbeiterinnen ebenfalls vorkommt».

An den kranken Arbeiterinnen konnte äußerlich nichts Auffälliges wahrgenommen werden, nur ihr Benehmen war etwas abweichend, indem sie beim Öffnen der Thermostattüren am 20. Dezember nicht

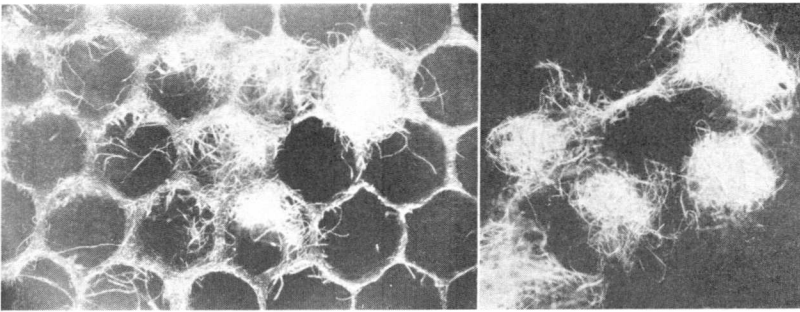


Abb. 20

Durch Arbeiterinnen in Einzelhaft in Wabenzellen eingestopfte Watte.

Abb. 21

Einzelne Wattedäuschchen aus den Zellen in Abb. 20.

mehr ausflogen, wie bei allen früheren Probeentnahmen, sondern ruhig auf den Waben sitzen blieben. Tiefere Einblicke in das Krankheitsbild ergeben Schnittserien. Die Schnitte von  $7 \mu$  Dicke sind nach den Angaben von *Fyg* (1934) mit Haematoxylin-Karbolfuchsin-Orange-G gefärbt. Die sechs zur Untersuchung gelangten Giftblasen und 12 Därme melanosekranker Bienen zeigten keinen Melanosebefall. Es ist auch bei den übrigen seziierten Tieren nie eine dunkel verfärbte Giftblase festgestellt worden.

Die Zersetzung des Ovarioleninhaltes geht vom Follikelepithel aus; auf dem in Abb. 19 A dargestellten Längsschnitt sind hauptsächlich zwei Kammern getroffen, von denen die rechte nahezu intakt ist, nur am analen Ende ist das Follikelepithel aufgelöst, an seiner Stelle finden sich gelbbraune Schollen (Abb. 19: A, g). Derartige Brocken und feinere schwarze und gelbbraune Körner erfüllen den ganzen Raum der Kammer links; man kann hier auch kein Follikelepithel mehr

feststellen. Der Parasit selber (Abb. 19: C) fällt in den Präparaten wenig auf; man findet ihn da und dort am Rande der gelbbraunen Massen als Stäbchen, welche häufig Ketten bilden.

Sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten konnte in einzelnen Nährkammern nur ein vielfach gewundener und gefalteter Schlauch festgestellt werden (Abb. 19: A, B, nk). Manchmal umschließt er einige Kerne, vielleicht Reste der Nährzellen. Da dies mit einer von *Hüsing und Ulrich* (1938) an ihren Schnitten durch normale Arbeiterinnenovare festgestellten Erscheinung übereinstimmt und von diesen Autoren als Resorptionserscheinung gedeutet wird, läßt sich annehmen, daß der Melanoseerkrankung im vorliegenden Fall eine Resorption vorangegangen ist. Jene Autoren betrachten das häutige Faltengebilde in den Nährkammern als *Tunica propria*, welche während der Resorption stark aufgequollen ist. Man kann zuweilen dasselbe Bild auch im Innern des Scheidenpfropfes antreffen, woraus ich schließe, daß der Scheidenpfropf mindestens zum Teil aus ausgestoßenem Ovarioleninhalt bestehe. *Fyg* zitiert die Meinung von *Arnhart*, der Pfropf sei aus Exkrementen entstanden, die aus dem Enddarm in Stacheltasche und Scheidentasche tropfen, weshalb *Arnhart* den Namen «Afterstoppel» prägte. Schnittserien durch Scheidenpfropfen zeigen aber deutlich ineinandergeschachtelte größere Portionen (Abb. 18: A), welche nicht selten noch zellige Struktur aufweisen. Namentlich die helleren, homogeneren Überreste von Eizellen fallen auf, und daneben die genannten Faltengebilde. Abb. 18: B veranschaulicht eine derartige Scheidenpfropfpattie, welche im Innern ihrer Masse noch drei Kammern erkennen läßt, nämlich zwei Eizellreste und dazwischen die Überreste einer Nährkammer. Daraus kann man schließen, daß unter dem Einfluß der Eierstockerkrankung auch unreifer Inhalt aus Eikammern und Nährkammern ausgestoßen wird, der sich in der Scheide ansammelt und nach und nach auch zersetzt.

##### 5. Zusammenhang zwischen Eibildung und Futtersaftproduktion

Der Umstand, daß auch in weiselosen Völkern Eier zur Ablage gelangen, ist schon lange bekannt. *François Huber* (1814) führte die erste exakte Untersuchung über die Frage durch, ob die Eierlegerinnen im weiselosen Volk auch äußerlich der Königin gleichen. Er

prüfte in zwei weisellosen Völkern Biene um Biene, ohne solche morphologischen Königinmerkmale aufzufinden. Ferner übertrug er Arbeiterinnen aus weisellosen Völkern in Beobachtungskästchen, um sie durch die Glaswand hindurch beim Legen zu beobachten. Er isolierte dann solche Eierlegerinnen und stellte fest, daß sie Eierstöcke besaßen, die allerdings viel kleiner waren als jene der Königin. *Huber* untersuchte dann auch normale Arbeiterinnen und fand auch hier in vielen Fällen die kleinen Ovarien, woraus er den Schluß zog, daß die Bienenarbeiterinnen weibliche Tiere seien. Daß in weisellosen Völkern Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien auftreten, erklärte *François Huber* dadurch, daß er annahm, die betreffenden Arbeiterinnen seien in Zellen entstanden, die in der Nähe von Weiselzellen lagen. Dabei hätten von dem Futtersaft, mit dem die Königinlarve gefüttert wurde, absichtlich oder unabsichtlich auch die Arbeiterinnenlarven in der Nachbarschaft der Königinnenzellen etwas abbekommen, wodurch ihre Ovarien zu stärkerer Entwicklung angeregt worden seien. Dieser Auffassung widerspricht allerdings die Beobachtung, daß auch in solchen weisellosen Völkern, die weder Brut noch Nachschaffungsköniginnen besitzen, nachträgliche eierlegende Drohnenmütterchen auftreten können.

1857 befaßte sich *Dönhoff* eingehender mit diesen Fragen. Er überzeugte sich, daß die Arbeiterinnenlarven, die in der Nachbarschaft der Weiselzellen heranwachsen, nach dem dritten Tag die gleiche Pollennahrung bekommen, wie die übrigen Arbeiterinnenlarven. *Dönhoff* stellte auch fest, daß in weisellosen Völkern fast alle Arbeiterinnen Eierlegerinnen werden können, daß also das Arbeiterinnenovar entwicklungsfähig ist. In seinen Mitteilungen in der Eichstädter Bienenzeitung, die später von *Weippl* gesammelt wurden, bespricht er auch die verschiedenen Ursachen, die zur Weiterentwicklung der Ovarien in weisellosen Arbeiterinnen führen können. Es scheint ihm wahrscheinlich, daß viele solcher Arbeiterinnen mehr Nahrung, vor allem mehr Futtersaft, der ihnen von andern Arbeiterinnen gereicht wird, aufnehmen, als unter normalen Verhältnissen und daß besonders die Eiweißzufuhr die Arbeiterinnenovarien zur Entwicklung anregen könne. Des weitern dachte *Dönhoff* auch an die Möglichkeit, daß durch *Nichtabgabe* des selbst produzierten Futtersaftes ein Anreiz zur stärkern Ovarienentwicklung im eigenen

Körper ausgeübt werden könne. Schließlich berücksichtigte er auch die Möglichkeit eines Einflusses psychischer Reize auf die Ovarienentwicklung, wozu ihn vor allem folgender Versuch veranlaßte (1859): Zwei Bienenvölker erhielten je eine unbefruchtete Königin, deren Begattungsflug durch starke Verengerung des Flugloches verunmöglicht wurde. Durch sechs Wochen hindurch legten diese Königinnen keine Eier und die betreffenden Arbeiterinnen hatten deshalb auch keine Brut zu füttern; trotzdem legten auch die Arbeiterinnen keine Eier. Daraus schließt *Dönhoff*, daß außer dem Nichtabgeben von Futtersaft noch ein anderer Faktor bei der Entstehung von Drohnenmütterchen mitspielen müsse; er meint «vielleicht übt die psychische Aufregung infolge des Verlustes der Königin einen Nervenreiz auf die Eierstöcke aus». Aus seinen beruflichen Erfahrungen als Arzt heraus erwähnt *Dönhoff* in diesem Zusammenhang «ähnliche Fälle» beim Menschen. Eine in gewisser Hinsicht übereinstimmende Versuchsanordnung, wie *Dönhoff* vor gut 80 Jahren gewählt hatte, traf *Mykola Haydak* (1940) in neuester Zeit. Er bildete nämlich ebenfalls ein Volk, das wohl eine Königin aber keine Brut besaß, wobei er die Königin innerhalb eines Volkes in einen kleinen Drahtkäfig sperrte. Mit diesem brutlosen Volk verglich er ein im selben Zeitpunkt entweiseltes Kontrollvolk. In diesem fand er nach 35 Tagen zahlreiche offene Drohnenbrut, während im andern Volk, in dem die Königin zwar gegenwärtig aber durch Isolierhaft im Drahtkäfig an der Eiablage verhindert war, noch nach 65 Tagen weder Eier noch Larven noch verdeckelte Brut vorhanden waren. Er schließt daraus ähnlich wie *Dönhoff*: «Es gibt andere, ich möchte sagen psychische Faktoren, welche eine wichtige Rolle spielen im Bienenvolk». Bei der Einschätzung dieser Argumentierung darf allerdings nicht verschwiegen werden, daß noch andere Interpretationen dieses Versuches möglich sind, die wir später diskutieren werden. Daß eine maßgebende Rolle des Nervensystemes nicht ausgeschlossen werden soll, sei noch hervorgehoben. Es ist denkbar, daß bei Fehlen des Kontaktes mit der Königin ein Gesamtmilieu zustande kommt, in dem bestimmte Sinnesreize ausfallen oder anormale dazu kommen und im Einzeltier eine Veränderung der Reaktionsbereitschaft erzeugen, welche auch im Reproduktionsapparat zum Ausdruck kommt. Konkrete Anhaltspunkte, diese Möglichkeit zu stützen oder zu ver-

neinen, sind mir nicht bekannt. Auch der andern bei *Dönhoff* bereits berührten Erklärung, welche dem im Überfluß vorhandenen Futtersaft für das Auftreten legender Arbeiterinnen im weisellosen Volk die Schuld gibt, begegnen wir bei einem neuen Autor: *Gerstung* (1919) suchte das Auftreten von Drohnenmütterchen als Folge einer «Futtersaftstauung» zu verstehen, wobei er das Bienenvolk, «den Bien» als in sich geschlossenen Organismus auffaßte, in welchem die Gesamtmenge der in den Einzelmitgliedern des Bienenstaates enthaltenen Nährstoffe als ein einheitliches Reservoir zu betrachten ist, aus dem die notwendigen Stoffe geschöpft werden. Normalerweise fließe eine große Menge als Nahrung zu den heranwachsenden Larven und zur eierlegenden Königin ab. Fehlten dagegen Königin und Brut, so würden sich die Nährstoffe in den Arbeiterinnen «stauen» und kämen ihren eigenen Ovarien zugute, welche sich nun entwickeln könnten.

Es ist zweifellos von Interesse, von solchen Vorstellungen Kenntnis zu nehmen, welche zeigen, wie man Erscheinungen zu verstehen sucht, ohne die modernen Erfahrungen über die Rolle spezifischer Wirkstoffe in Betracht zu ziehen. Bei objektiver Beurteilung der Sachlage muß man auch zugeben, daß eine unbedingte Ablehnung der einen oder andern Hypothese solange nicht berechtigt ist, als kein bündiger *Gegenbeweis* vorgebracht werden kann. Vorläufig können wir aber nur gewisse *Gegengründe* namhaft machen, speziell gegen die Hypothese der Futtersaftstauung. In diesem Sinne werte ich die Erfahrung, daß in meinen Zuchtversuchen im Thermostaten die mehr oder weniger ausgeprägten Begleiterscheinungen der Weisellosigkeit auch dann auftraten, wenn die Umweltbedingungen für die Versuchsbienen recht ungünstig waren, wie z. B. in den kleinen Isolierkäfigen von Versuch II, wo von einer *Futtersaftstauung nicht die Rede sein kann*. Gegen die Theorie einer mengenmäßigen Stauung des Futtersaftes spricht auch mein früher erwähnter Versuch VII (19. 8. 40), in welchem zwei Brutwaben ohne Brut mit 250 Arbeiterinnen durch zwei feine Drahtgitter vom übrigen Volk und somit auch von der Königin abgetrennt worden waren. Hier fand ich schon drei Wochen später sowohl offene als auch verdeckelte Drohnenbrut! Das weiselrichtige Volk vor den zwei Gittern umfaßte 5 Brutwaben, der Zwischenraum zwischen den Gittern betrug 5 cm,

wobei alle Fugen zwischen Gittern und Kastenwänden mit breiten Isoplaststreifen gut verschlossen waren. Die Bienen der beiden Abteilungen konnten also in keine gegenseitige Berührung kommen. Die Arbeiterinnen ohne Königin waren bei Versuchsbeginn alle 1- oder 2tägig und aus verdeckelten Brutwaben im Thermostaten geschlüpft. Während die Arbeiterinnen der größeren Abteilung, in der sich die Königin befand, durch das normale Flugloch des Versuchskastens ins Freie gelangen konnten, benützten die Versuchsbienen in der hintern Abteilung dazu eine Öffnung in der Kastentüre, flogen also auf der hintern Seite des Bienenstandes aus. Der Ausflug der jungen Arbeiterinnen aus der königinlosen Abteilung begann schon wenige Tage nach Versuchsbeginn, also in früherem Alter als in normalen Bienenvölkern. Nach 3wöchiger Versuchsdauer am 7. September 1940 wurde offene und verdeckelte Drohnenbrut festgestellt. Sie bildete ein kleines, *geschlossenes Brutnest* von 32 Zellen auf der vordersten Wabenseite dicht am Abschlußgitter. In 10 Zellen standen Eier und zwar in 8 je eines und in 2 Zellen je zwei Eier. In 10 weiteren Zellen lagen in reichlichem Futtersaft 1—2tägige Larven; in 10 anderen Zellen größere, noch unverdeckelte Larvenstadien und 2 Zellen zeigten die bucklige Verdeckelung, wie sie für Drohnenbrut charakteristisch ist. Diese Brutwabe hing ich dann zur Bestätigung des richtigen Verlaufes des Versuches einem andern weisellosen Volk ein und konnte feststellen, daß aus *allen Eiern und Larven Drohnen* entstanden. Die Kontrolle der durch die zwei Gitter abgetrennten vordern Abteilung ergab *Weiselrichtigkeit* und Brut in allen Stadien. Am 7. September wurde nun die Großzahl der Arbeiterinnen aus dem Raum hinter dem Gitter zur anatomischen Untersuchung getötet. Etwa 40 Arbeiterinnen konnten während dem Herausnehmen der Versuchswaben abfliegen, 212 wurden seziert, wovon im ganzen 17 vergrößerte Ovarien aufwiesen, 10 mit je 1—3 ausgewachsenen Eiern. Der detaillierte Befund wurde weiter vorn (S. 65) mitgeteilt. Hier sind nun folgende Feststellungen wichtig: Das Versuchsvölklein wurde drohnenbrütig, obschon es im selben Raume mit einem weiselrichtigen Volke, also mit einer Königin lebte. Dementsprechend sind wir also zu einem Ergebnis gekommen, welches zu demjenigen *Haydak's* im Gegensatz zu stehen scheint. Die Ursache für den Unterschied unserer Ergebnisse erblicke ich darin, daß bei *Haydak* die

Trennung der Königin von den Bienen durch ein *einfaches* Gitter erfolgte, bei meiner Versuchsanordnung dagegen durch eine *Doppelgitter* mit zwischenliegender «Sperrzone», die den direkten Kontakt zwischen den Arbeiterinnen der beiden Gruppen und somit auch die Futterübertragung aus einem Abteil ins andere verunmöglichte. Daß im ersten Fall keine Drohnenmütterchen auftraten, wohl aber im letztern, scheint mir eine wichtige Feststellung zu sein; sie zeigt, daß, wenn im normalen Volk keine eierlegenden Arbeiterinnen vorkommen, eine *direkte Berührung zwischen Königin und Arbeiterinnen* dafür verantwortlich ist. — Daß nun bei meiner Versuchsanordnung Arbeiterinnen zur Eiablage schritten, kann auf verschiedenen Wegen zustande gekommen sein. Als naheliegend sind folgende Möglichkeiten ins Auge zu fassen:

1. Unter den von der Königin abgesperrten Arbeiterinnen befinden sich solche, die einen speziellen Königinnenfuttersaft absondern. Infolge der Verhinderung, ihn direkt oder indirekt abzuliefern, bleibt das gebildete spezifische Produkt im weiselosen Volk und regt dort zu Funktionen an, die sonst der Königin zukommen, also zur *Eiablage*. Es wäre ein Mechanismus der Stauung, wobei wir nun aber nicht an eine quantitative «Rückstauung» von Futtersaft schlechthin denken, sondern an ein zurückbleibendes, die Legetätigkeit der *Königin anregendes, spezifisches Produkt*.

2. Als andere Möglichkeit haben wir damit zu rechnen, daß die Königin selbst neben den Eiern auch regulierende Stoffe abliefern, die im Stock «zirkulieren». Daß sich darunter Duftstoffe befinden, ist in Anbetracht der zwangsmäßigen Orientierung der Schwarmbienen auf die Königin auch im freien Flugraum kaum zweifelhaft. Daneben können aber auch gelöste Substanzen, die von der Königin stammen (selbst wenn sie sich in den Exkrementen befinden sollten), innerhalb des Stockes «von Hand zu Hand» gehen. Wenn ein solches Produkt eine in der Arbeiterin mehr oder weniger *latent vorhandene Reproduktionskraft hemmt*, so muß die Eiablage, so gut es mit den veränderten morphologischen Verhältnissen vereinbar ist, einsetzen, sobald der Hemmungsstoff fehlt. Da bei einem, für die Luft natürlich durchgängigen Doppelgitter mit Sperrzone eierlegende Arbeiterinnen auftreten, ist ausgeschlossen, daß es sich bei *dieser* Regulation etwa um Duftstoffe handelt.

3. Nicht ausgeschlossen ist die Variante, bei welcher die Beziehungen zwischen Legetätigkeit der Königin und veränderter Eiablage durch die Arbeiterinnen das Ergebnis einer stofflichen *Wechselwirkung* zwischen Königin und Arbeiterinnenschar ist. Von dieser wird ein der Situation, in welcher sich das Volk befindet, quantitativ angepaßter stimulierender Reizfaktor geliefert, auf welchen die Königin entsprechend reagiert. Die Königin ihrerseits hält mit einem von ihr gebildeten Hemmungsstoff die potentielle Legetätigkeit von Arbeiterinnen in Schach. Verschiebungen in der Proportion der beiden Faktoren wären geeignet, einerseits die Legetätigkeit der Königin der Versorgungsmöglichkeit der Brut anzupassen, andererseits die generativen Potenzen, die bei den Arbeiterinnen ruhen, effektiv werden zu lassen.

4. Unter möglichen psychischen Faktoren käme eine Fühlersprache in Frage, welche auch an Berührung von Biene zu Biene gebunden ist. Eine Entscheidung, welche dieser vier Varianten den wirklichen Verhältnissen entspricht, ist auf Grund der oben ausgeführten Beobachtungen und auch aus anderweitigen mir bekannten Erfahrungen nicht zu fällen. Im Sinne einer orientierenden Erweiterung unserer Einsicht über das Verhalten von Bienen nach Trennung von der Königin, insbesondere aber auch im Hinblick auf die Möglichkeit, daß innerhalb der *einzelnen* Biene ein Rückstauungsvorgang auf die Ovarien wirken kann, wurde Versuch VIII ausgeführt: Junge Arbeiterinnen kamen *einzelnen* in die oben beschriebenen Isolierkäfige. Sie erhielten reichlich Nahrung beigegeben und wurden im Thermostaten bei 33 ° gehalten. Im ganzen blieben mir 60 solcher Versuchsbienen durch 1—2 Wochen in der Einzelhaft am Leben, welche nach dieser Zeit auf ihre *Ovarien* untersucht worden sind. In allen Fällen wurden diese *sehr klein* gefunden entsprechend Größe 1 (siehe Seite 54). In keinem einzigen Fall war eine Entwicklung in der Richtung zum Drohnenmütterchen festzustellen. Hieraus kann hervorgehen, daß ein Mechanismus, der mit einer *einseitigen*, von der Königin ausgehenden Hemmung arbeitet, nicht wahrscheinlich ist. Sonst müßte ja auch bei den in Einzelhaft eingesperrten Bienen die latente Fähigkeit zur Eiablage zum Spielen kommen, d. h. wenn nicht durch die Einzelhaft ein zu großer Eingriff in das Leben der Biene getan wird, welcher ihre Reaktionsfähigkeit stört. Die Beobachtung, daß auch



in schwarmlustigen Völkern eierlegende Arbeiterinnen auftreten können, widerspricht weder der einen noch der andern Interpretation. Denn es kann sich so verhalten, daß speziell im groß gewordenen und sich zur Teilung anschickenden Volk ein Überschuß an Ovarienreizstoff gebildet wird, der wegen dem eingetretenen Mißverhältnis nicht «an den Mann» gebracht werden kann. So kommt er bei bestimmten, besonders leicht ansprechenden oder sonstwie prädisponierten Arbeiterinnen zur Wirkung. Oder: Es reicht der von der Königin produzierte Hemmungsstoff nicht für das für ihre Verhältnisse zu groß gewordene und deshalb die Teilung vorbereitende Volk aus. Das Auftreten der eierlegenden Arbeiterin wäre dann ein Symptom der unzureichend gewordenen Hemmung, infolge welcher auch die Aufzucht neuer Königinnen in die Wege geleitet würde. Schließlich könnte der Legereiz bei der Arbeiterin auch dadurch bedingt sein, daß das vor dem Schwärmen stehende Volk sich auf den Empfang einer neuen Königin vorbereitet und aus diesen Gründen einen Überschuß an reproduktiv wirkenden Stoffen aufweist.

Im Zusammenhang mit den Versuchen an Bienen in Einzelhaft betreffend Veränderungen an Ovar- und Futtersaftdrüsen wurden noch gewisse Beobachtungen gemacht, die mit unserem Thema direkt nichts zu tun haben, aber gleichwohl verdienen, festgehalten zu werden. Hiezu besteht umso eher Grund, als die Aufmerksamkeit der Untersucher üblicherweise dem Verhalten der Bienen im Verband gilt. In Verfolgung des Planes, Einblicke in die *Regulationen* zu gewinnen, welche diesen Verband zu einem geschlossenen Ganzen gestalten, ist es nicht unwesentlich, auch das «Element» dieses Verbandes, d. h. das Einzeltier kennen zu lernen und zu erfahren, wie es sich benimmt, wenn die Wechselbeziehung zum Gesamtverband gelöst ist. In diesem Sinne berichten wir über eine Beobachtung, welche — weil ganz unerwartet — uns einigermaßen überraschte: Die Mehrzahl der in Einzelhaft gehaltenen Arbeiterinnen begann bald nach ihrer Isolierung aus dem Wattebüschchen, mit welchem die Öffnung jedes einzelnen Zuchtkäfigs verpfropft war, Watteflöckchen herauszuzerren und diese in die Wabenzellen einzutragen (Abb. 20 und 21). Die Flöckchen wurden in die Zellen hineingestopft, ähnlich wie wir es vom gespeicherten Pollen kennen. Es ist sonderbar, daß in diesem durchaus nicht adaequaten Milieu diese

Betätigung ausgelöst wird und zwar mit einem Material, das im normalen Bienenleben keine Rolle spielt. — Die Aktivität in der angegebenen Richtung wird dadurch noch unterstrichen, daß eine andere, den Bienen geläufige Leistung nur in ganz beschränkter Weise ausgeführt wurde. Es betrifft dies das Umlagern von Honig von Zelle zu Zelle. Die Möglichkeit dazu wurde verschafft, indem nur eine Zellreihe mit Honigbrei gefüllt, die andern Zellen leer gelassen wurden. Nur in einem einzigen Fall unter 20 wurde beobachtet, daß eine Übertragung von Honig in zwei leere Zellen erfolgte. Wie erwähnt, wäre es sicher von Wert, diese beiläufig gemachte Feststellung systematisch zu verfolgen und zu erweitern. Es könnte sich dabei allerlei Unerwartetes und Aufschlußreiches zeigen. Im Hinblick auf einen anders orientierten Versuchsplan mußte aber das Experimentieren mit Einzelbienen abgebrochen werden.

## V. Untersuchungen über den Einfluß des Vitamins E auf die Biene

### *1. Ist das Fertilitätsvitamin (E) der bestimmende Faktor bei der Differenzierung zwischen Königin und Arbeiterin?*

Seit den grundlegenden Arbeiten von Zander, Becker und Mitarbeitern (1925) steht fest, daß die zwei Formen der weiblichen Tiere im Bienenvolk, Königin und Arbeiterin, durch eine phänotypische Beeinflussung während ihres Larvenlebens in die betreffende Richtung gelenkt, aus erblich gleichen Eiern entstehen. Die Umstellung tritt plötzlich ein in der zweiten Hälfte des dritten Tages. Vorher kann aus der Larve noch entweder eine Königin oder eine Arbeiterin gezogen werden, nach dem vierten Tag ist die Entwicklungsrichtung unwiderruflich festgelegt. Da mit dem selben Zeitpunkt im Darm der Arbeiterinlarve Pollen auftritt, die Königin aber während der ganzen Dauer ihrer Larvenzeit, wie sonst nur die Junglarve, mit einem Futtersaft aus den Drüsen der Arbeiterin gefüttert wird, sieht man, wie bereits erwähnt, die Ursache der Differenzierung in der Ernährungsweise. Abgesehen von der Futterqualität wurde auch eine Beziehung zur Quantität angenommen, dies im Hinblick darauf, daß die Königin mit einem Überfluß an Futtersaft versehen wird, sodaß

noch eine große Menge davon in der Königinzelle übrig bleibt, welche die Königinlarve nicht mehr verzehrt hat. Arbeiterlarven werden mit weniger Nahrung versehen. Eine maßgebende Bedeutung der Futtermenge für die Entwicklungsrichtung steht im Widerspruch mit der Erfahrung, daß natürlicherweise und im Versuch Riesenarbeiterinnen und Zwergköniginnen durch ein Zuviel oder Zuwenig an Nahrung entstehen. *v. Rhein* erhielt Riesenarbeiterinnen, indem er sie in der Thermostataufzucht mit unbeschränkter Menge Mischfutter versah, und Zwergköniginnen, indem er sie vor der Verpuppung aus der Weiselzelle nahm und ohne Nahrung in ein Schälchen legte. Dadurch wurden sie zu verfrühter Verpuppung gezwungen. Niemals wurden dadurch die Körpermerkmale abgeändert, nur die Größe des Individuums. Erfahrungen von *Velich* (1930) stehen mit dieser Folgerung in voller Übereinstimmung. Nun dachte schon *v. Rhein* an einen Wirkstoff, welcher der einen oder andern Larvennahrung beigemischt sein könnte. Auf Grund seiner Versuche, in denen er Larven nur mit Arbeiterfuttersaft und nur mit Königinfuttersaft aufzuziehen suchte, hält er es für wahrscheinlich, daß mindestens zwei, vielleicht dreierlei verschiedene Arten Futtersaft von den Arbeiterinnen gebildet werden: solcher für die Arbeiterinnenlarven, anderer für die jungen und wieder anderer für die alten Königinlarven. Näher kam *v. Rhein* nicht an die Lösung der Frage heran.

Mit *Hill* und *Burdett* (1932) wird erstmals der Gedanke verfolgt, ob es sich bei der Induktion der Königinentwicklung um jenen Faktor handelt, der nach Erfahrungen beim Wirbeltier die generativen Potenzen tiefgreifend beeinflußt. Damit kommen wir nun zum Fertilitätsvitamin, auch Antisterilitätsvitamin, E-Faktor oder Tocopherol genannt. Sein Vorkommen ist dadurch erwiesen worden, daß sein Mangel Störungen in der Fruchtbarkeit hervorruft. Nach einer zusammenfassenden Arbeit von *John* (1939) haben *Evans* und *Burr* in jahrelanger Arbeit mit Versuchen an über 10 000 Ratten die Erscheinungsformen des Vitamin-E-Mangels an männlichen und weiblichen Tieren, sowie das Vorkommen und die Eigenschaften dieses neuen Nahrungsfaktors eingehend studiert, und ihre Beobachtungen in dem Werke «The antisterility vitamine E» (1927) niedergelegt. 1936 gelang *Emerson* die Reindarstellung zweier im Rattentest wirk-

samer Faktoren aus Weizenkeimöl. Sie bekamen den Namen  $\alpha + \beta$  Tocopherol. Schon wenige Monate nach erfolgter Konstitutionsaufklärung synthetisierten *Karrer* und Mitarbeiter (1938) ein racemisches  $\alpha$ -Tocopherol.

Vitamin E ist ein fettlöslicher Wirkstoff, kommt also als Bestandteil der sogenannten «Begleitstoffe» in Fetten, namentlich in pflanzlichen Fetten vor (*Grandel* 1939), so in allen grünen Pflanzen, besonders reichlich aber in den Keimölen. Durch Trocknung oder Silierung sind, wie das für das Heu nachgewiesen wurde, starke Vitamineinbußen zu erwarten, was im Hinblick auf den eventuellen Vitamingehalt des Pollens interessieren mag. — Die Eigenschaften des Vitamin E wurden bisher namentlich an Ratten untersucht, als dem geeignetsten Versuchstier zur Erzeugung der Vitamin-E-Avitaminosen. Wenn junge Tiere, nachdem schon ihre Mutter im 2. Teil der Säugeperiode auf vitamin-E-freier Kost gehalten worden war, nach dem Entwöhnen mit vitamin-E-freier Kost gefüttert werden, so zeigen sich beim Eintritt der geschlechtlichen Reife — etwa im Alter von 3 Monaten — die ersten Erscheinungen des Vitamin-E-Mangels als Störungen in den Funktionen des Genitalapparates sowohl bei männlichen als weiblichen Tieren. Bei weiblichen Tieren verlaufen zwar Brunstzyklus, Ovulation, Kopulation und Beginn der Trächtigkeit normal. Nach 10 Tagen aber beginnt eine Rückentwicklung und Resorption der Föten und der Plazenta. Werden die Rattenweibchen nicht völlig E-frei aufgezogen, beginnt die Resorption entsprechend später, u. U. werden ein bis mehrere Junge geboren aber nicht gesäugt. Die Entwicklung scheint Vitamin E zu verbrauchen und eben solange fortzuschreiten, als noch E-Reserven im Mutterkörper vorhanden sind. Entsprechend kann unter erwähnten Umständen eine Schwangerschaft unterbrochen und rückgängig gemacht werden (Resorptionssterilität), oder es tritt eine neue Schwangerschaft nicht mehr ein, es sei denn, daß dem Tier spätestens am Tag einer erneuten Befruchtung genügende Mengen Vitamin E per os eingegeben werden. In diesem Fall erfolgt eine völlig normal verlaufende Schwangerschaft. Auch nach sehr lange durchgeführter E-freier Diät ist beim Rattenweibchen die Avitaminose durch Vitamin-E-Behandlung wieder heilbar. *Daß «in vielen Fällen» die Fertilität über die Norm gesteigert werden konnte (zahlenmäßig reichere Würfe und bessere gewichtsmäßige Entwicklung der Jungen) interessiert uns im Hinblick auf die Bienen besonders, da eine solch positive Wirkung auf die Königin eben in Frage kommt, abgesehen von der Sterilisation der Arbeiterinnen durch E-Mangel. Über den Wirkungsmechanismus des E-Vitamins ist noch wenig bekannt. Grandel (1939) spricht von einem Hemmkörper. Daß durch Mangel an Vitamin E auch außerhalb der Sexualsphäre Mangelerscheinungen auftreten können, nämlich Veränderungen im Haarkleid, Verminderung des Grundumsatzes, Zurückbleiben im Wachstum und Gewicht (John 1939) sei ergänzend noch erwähnt. Vitamin E scheint überall da benötigt zu werden, wo in größerem Maßstabe Zellneubildungen stattfinden. Juhász-Schäffer (1931) beobachtete gesteigertes Wachstum durch Vitamin-E-Wirkung am künstlich gezüchteten Gewebe. Da die Vitamin-Wirksamkeit nicht artspezifisch ist, wird man zu Versuchen seiner Wirkung bei Wirbellosen ermuntert.*

Die bereits erwähnten Autoren *Hill* und *Burdett* schritten erstmals (1932) im Hinblick auf die Bienen zum Experiment: 10 junge Rat-

tenweibchen wurden *zusammen mit ihren ersten Würfen* auf E-freier Kost gehalten. Durch das Säugen sollten sie die letzten Reste eines womöglich noch im Mutterkörper vorhandenen Vitamin E ausgeben. Zwei Kontrolltiere blieben fortgesetzt auf derselben Kost; die übrigen Ratten bekamen in Gruppen aufgeteilt als Zusatznahrung entweder Pollen und Honig oder Königinfuttersaft oder Arbeiterfuttersaft, nämlich 4 Tiere 2 g Pollen und Honig, 2 Tiere täglich 0,05 g Königinfuttersaft (den man ihnen auf die Zunge strich) und 2 Tiere täglich 2 g Wabe mit Larven samt deren Futter. Der ganze Versuch dauerte 46 Tage. Acht Tage nach dessen Beginn hatte man ihnen die Jungen weggenommen, damit das allfällig zugeführte Vitamin E vom Muttertier nicht wieder verausgabt wurde. Nach solcher Vorbehandlung der verschiedenen Weibchen gesellte man zu jedem tagsüber ein Männchen, welches nachts mit normaler, vitamin-E-haltiger Nahrung gefüttert wurde. Die Männchen wurden jeden Tag zwischen den Weibchen gewechselt. Als Resultat der Versuche ergab sich folgendes: Während die dauernd E-frei ernährten Kontrolltiere sowie diejenigen, welche Stücke von Bienenwaben mit Larven erhielten, keine Jungen warfen, gebar ein Pollenhonigtier ein unentwickeltes totes Junges, eine Königinfuttersaft-Ratte zwei Junge, die sie sogleich tötete und eine andere Königinfuttersaft-Ratte fünf Junge, welche sie zwei Tage lang säugte und dann tötete. *Hill* und *Burdett* erblickten in diesem Ergebnis die vorläufige Bestätigung, daß Arbeiterinnenlarven mit E-freier Nahrung, Königinlarven mit E-haltiger Nahrung aufgezogen werden; sie nehmen zugleich an, daß die Bienen das Vitamin E aus dem Pollen beziehen, wo es in geringsten Spuren vorhanden sein und in den Pharyngealdrüsen der Bienen konzentriert werden soll. Die Versuche von *Hill* und *Burdett* wurden von andern Forschern wiederholt, u. a. mit Ratten, bei welchen schon vor den Versuchen mindestens einmal Resorption eingetreten (also E-Avitaminose sichergestellt) war. *Schoorl* (1936) konnte nicht bestätigen, daß Vitamin E im Königinfuttersaft enthalten sei. Er läßt immerhin die Möglichkeit offen, daß es sich bei seinen Experimenten infolge Mischung mit dem Diätfutter zersetzt haben könnte. *Mason* und *Melampy* (1936) kommen darauf zurück, weil der angebliche Vitamin-E-Gehalt des Königinfuttersaftes in der Literatur so häufig erwähnt wird, und sie widerlegen in sehr sorgfältig durchgeführten Experimenten wieder

die Beweiskraft dieser Ansicht. 1937 bemühten sich *Evans und Emerson*, 1938 *Haydak und Palmer* nochmals um den Nachweis von Vitamin E im Königinfuttersaft, auch hier mit negativem Erfolg. Dessen ungeachtet halten qualifizierte Autoren an den von *Hill und Burdett* gezogenen Folgerungen fest, so *Stapp und Kühnau* im Leitfaden «Die Vitamine und ihre Anwendung» (1938), wo geschrieben steht: «die Honigbiene entwickelt sich nur dann zur Königin, wenn sie vitamin-E-haltige Nahrung erhält. Die Larven der Arbeiterbienen werden vitamin-E-frei ernährt.» In «Ergebnissen der Physiologie» (*John*, 1939) lesen wir: «interessant ist die Beobachtung von Hill und Burdett, daß die Bienen den Königinnenlarven, nicht aber den Arbeiterlarven vitamin-E-haltige Stoffe zur Nahrung zusetzen. Diese Feststellung ist nicht unwidersprochen geblieben». Noch an der Tagung des Vereins Deutscher Chemiker in Wiesbaden anfangs März 1941 erwähnte *John* diese königin-bestimmende Wirkung von Vitamin E in der Königinnahrung. Durch diese Berichterstattung ist der heutige Stand der Frage gekennzeichnet, deren Abklärung die Versuche bringen sollen, welche nun nachstehend beschrieben werden. Abgesehen von unserem Thema, welches sich auf das Regulationsproblem im Bienenstaat bezieht, ist die Weiterführung der E-Versuche auch im Hinblick auf die Vitaminlehre von Interesse. Speziell für das genannte Vitamin ist z. Zt. noch nicht vollständig abgeklärt, wie weit die Spezifität geht. So mag es ein nützlicher Beitrag sein, wenn wir mit Sicherheit wissen, ob dieser Wirkstoff tatsächlich auch in der Klasse der Insekten eine Rolle spielt.

## 2. Fütterungsversuche mit Larven (1939 und 1940)

Während in den referierten Versuchen das von den Bienen der Brut verabreichte Nahrungsmaterial an *Ratten* auf Vitamin E kontrolliert wurde, erhielten in den vorliegenden Versuchen die *Bienenlarven* künstlich Vitamin E zugeführt. Wenn E-freie oder E-arme Kost für die Sterilität der Arbeiterin verantwortlich ist, so müssen durch die Zugabe von Vitamin E aus Arbeiterinnenbrut Königinnen entstehen oder zum mindesten Individuen ohne so stark reduzierte Eierstöcke, wie wir sie bei Arbeiterinnen finden. Die Durchführung der Fütterungsversuche wurde dadurch erleichtert, bzw. ermöglicht, daß die Substanz heute als synthetisches Produkt, als Tocopherol zur

Verfügung steht. Von den mit Tocopherol behandelten Larven kamen nach der Metamorphose im ganzen 107 zur Verarbeitung. Für die Verabreichung der Substanz wurden verschiedene Methoden versucht.

Ich legte ihnen erst einen kleinen Tropfen vitamin-E-haltiger Flüssigkeit vor, ihn in den Futtersaft, den sie vor ihrem Munde hatten, reibend. Im ersten Jahr brauchte ich Tocopherolacetat. Als ölige Flüssigkeit mischt sie sich nicht in Wasser. Als ich sie anfänglich unverdünnt, allerdings in äußerst geringen Mengen in der beschriebenen Weise verabreicht hatte, starben die Larven ausnahmslos. In der Folge verdünnte, d. h. emulgierte ich das Tocopherolacetat im Verhältnis 1 : 1000, dann im Verhältnis 1 : 100 000 mit isotonischer Traubenzuckerlösung durch langes Schütteln, bis keine Tocopheroltröpfchen weder in der Zuckerlösung, noch an den Wänden des Gefäßes sichtbar waren. Diese Emulsion wurde täglich frisch hergestellt; zwischen den drei Fütterungen eines Tages wurde sie im Kühlschrank bei 1—3 ° C aufbewahrt. Zur Übertragung der Flüssigkeit in die Zellen diente eine Glaskapillare mit ausgezogener und kegelförmig zugeschliffener Spitze. Ein Stahldraht im Durchmesser von 0,2 mm, dessen vorderes Ende durch Plattgold verdickt war und knapp in das Lumen hineinpaßte, diente als Stempel (Ab. 5: 2). Mit dieser als Stempelspritze funktionierenden Vorrichtung war es möglich, Tröpfchen von  $\frac{1}{10}$  mm<sup>3</sup> Größe auf den Zellengrund abzusetzen. Da ich jede Larve an 3—4 Tagen je dreimal fütterte, bekam sie im ganzen rund 1 mm<sup>3</sup> Emulsion von 1 : 100 000 Tocopherolacetat in Zuckerlösung vorgesetzt, das erzeugte in einer 3—4tägigen Larve von 40 mgr etwa eine Konzentration von  $\frac{1}{400\,000}$ . Wenn nur ein Bruchteil davon wirklich gefressen wurde, mußte er genügen, einer E-Avitaminose vorzubeugen, also die Sterilität zu vermeiden. — Um das Volk bei den Fütterungen möglichst wenig zu stören, waren die Versuchskästchen folgendermaßen eingerichtet (Abb. 22): Das Versuchsvolk war nur auf 5 Waben untergebracht; es wurde jeweils eine Brutwabe mit offener frischer Brut und vielen bestifteten Zellen zuhinterst gehängt. Als Abschluß diente statt des Fensters ein feinmaschiges Gitter (Maschenweite 2 mm), welches den Bienen das Entweichen verunmöglichte, mir aber erlaubte, durch das Gitter hindurch mit der Pipette auf den Grund der Zellen zu gelangen. Das Gitter war schwarz gestrichen, sodaß der Durchblick kaum behindert war. In den Raum hinter dem Gitter war eine dunkelrote Lampe gehängt, deren Temperatur durch eine als Widerstand dienende Lampe außerhalb des Stockes derart ausreguliert wurde, daß die Kontrolle mittelst eines Thermometers, welches von oben ebenfalls in diesen hintern Raum reichte, eine Temperatur um 33 ° C ergab; die Bienen mußten also nur wenig Brutwärme hinzu erzeugen, obschon die Wabe außerhalb des Brutnestes hing. Wie auf Abb. 22 zu erkennen ist, können die Kästen hinten durch hineingepaßte Deckel verschlossen werden. Auf der Abbildung ist der mittlere Kasten geöffnet, sodaß das Gitter zu sehen ist. Vor der ersten Fütterung markierte ich die am besten geeignete Wabenstelle durch einzelne ins Gitter gesteckte Zündhölzchen, legte sodann eine genaue Skizze der Zellen an, deren Insassen Vitamin E erhielten. Um die betreffende Stelle von Bienen frei zu bekommen, blies ich sie jeweils leicht mit Rauch an, fütterte rasch hintereinander 10—20 Larven einer Serie, drückte dann leicht eine feine Bürste durch das Gitter, um während 5 Minuten den Zutritt von Brutammen zu verhindern im Hinblick auf die Möglichkeit, daß diese die eingebrachte Flüssigkeit weg-

leckten. Man kann ausrechnen, daß Larven vom 2. auf den 3. Tag in je 5 Minuten durchschnittlich 0,1 mg an Gewicht zunehmen, d. i.  $\frac{1}{100}$  ihres durchschnittlichen Körpergewichtes. Sie müssen also dauernd rasch fressen und werden von den Ammen im Stock etwa alle 4 Minuten gefüttert (*v. Rhein*: 16 mal in der Stunde); die Annahme, daß die Larven nicht zu den nötigen Spuren von Vitamin gekommen sind, fällt praktisch außer Betracht. Dabei ist zu bedenken, daß die Konzentration von 1 : 100 000 in bezug auf die biologische Wirksamkeit des Stoffes eine hohe ist.

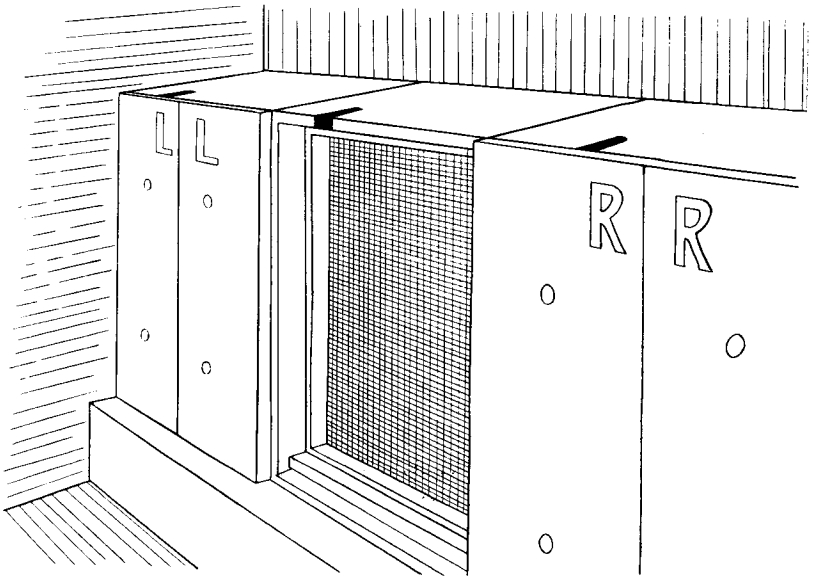


Abb. 22

Drei Versuchskästchen für die Vitamin-E-Larvenfütterung. Der mittlere Kasten geöffnet mit sichtbarem Abschlußgitter.

Da das Tocopherolacetat, als fettlösliche Substanz, *nur in Gegenwart von Fetten resorbiert werden kann*, ist wichtig festzustellen, daß auch diese Bedingung erfüllt ist, wenn das Tocopherolacetat in den Futtersaft auf den Grund der Zelle gestrichen wird: Der Futtersaft der Arbeiterin enthält nach *Koehler* (1922) 23,3 % Fett (neben 15,7 % Zucker).

Um noch sicherer zu sein, daß das Vitamin E wirklich in den Körper der Larve gelangt ist, wurde 1940 mit einem wasserlöslichen Produkt gearbeitet, welches Herr Prof. Karrer freundlichst für meine Versuche in seinem Laboratorium herstellen ließ (Na-Salz des Tocopherol-Phosphorsäureesters). Dieses wurde wieder in isotonischer Zuckerlösung im Verhältnis 1 : 100 000 an eine Larvenserie verfüttert. Ich ging dabei einfacher vor, da ich dieses Mal während der Versuche schönes und sehr warmes Wetter hatte: Das Versuchsvolk war in einem gewöhnlichen Bienenstand untergebracht auf 6 Waben. Ich versetzte eine geeignete, d. h. bestiftete Brutwabe an zweithinterste Stelle. Zum Füttern nahm



ich jeweils rasch die hinterste Wabe heraus und zog die zweithinterste an den hintern Rand des Stockes; dabei liefen die darauf befindlichen Bienen weg. So gelang es ohne Schwierigkeit in 32 von Junglarven bewohnten Zellen je ein Tröpfchen vitamin-E-haltige Zuckerlösung auf den Wabengrund zu streichen. Die einen Larven wurden 5 Tage lang gefüttert, die andern 3 Tage lang (stets vom 1. Tage an) und zwar täglich viermal d. h. um 11 Uhr und 15 Uhr je zweimal hintereinander mit einer Zwischenpause von 10 Minuten. Während dieser Pause blieb die Wabe vom Volk abgerückt; nach der zweiten Fütterung wartete ich

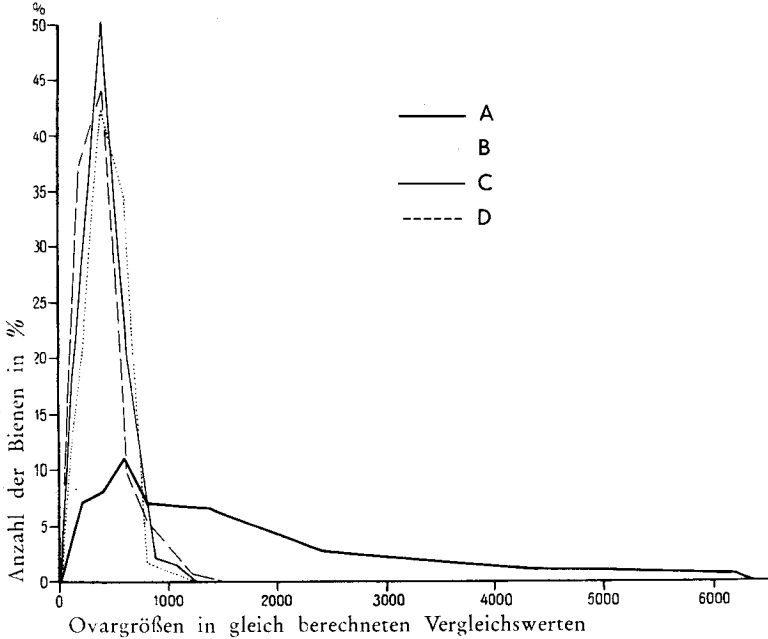


Abb. 23

Vergleich der Ovargrößen aus verschiedenen Versuchen. A = 100 Arbeiterinnen aus weisellosem Volk (Versuch XII), B, C, D Arbeiterinnen aus weiselrichtigen Völkern, B = 62 Arbeiterinnen, die im Larvenstadium mit Vitamin E gefüttert worden waren, C = 100 Arbeiterinnen aus normalem Volk, D = 108 Arbeiterinnen mit Vitamin-E-Zusatz zum Winterfutter.

nochmals 10 Minuten bis ich die Wabe zurückschob. So waren diese Larven 20 Minuten ohne Ammen geblieben und die Absicht bestimmt erreicht, daß mindestens ein Teil des Vitamines zur Larve gelangte.

Zur Kontrolle der Wirkung der Larvenfütterungen ließ ich die Bienen teils im Thermostat schlüpfen, indem ich das betreffende Wabenstück vor dem Schlüpfen der Biene herauschnitt und alle nicht zum Versuch gehörenden Nymphen herausnahm; teils wurden die Nymphen vor ihrer Chitinisierung in Bouin fixiert, um sie in Paraffin einzubetten und später zu schneiden. Dieses Vorgehen ist deshalb er-

laubt, weil *Zander und Mitarbeiter* gezeigt hatten, daß im Alter von 18—20 Tagen, in dem ich die Puppen herausnahm, die Organisation der Biene bereits vollendet ist.

Die schlüpfenden Bienen waren äußerlich vollkommene Arbeiterinnen. Im weitem wurden die Ovarien der Versuchsbienen einem genauen Vergleich mit solchen von gewöhnlichen Arbeiterbienen unterworfen. Von den 49 eingebetteten Bienen, die alle aus dem Versuch XIII von 1939 stammten, konnten 45 zum Studium der Ovarien im Querschnitt verwendet werden. Ich schnitt nur die Abdomina und konnte darauf zwischen Stachelapparat und Honigblase die Ovarien in ihrer ganzen Länge verfolgen (Abb. 6), dabei auch die Stelle ihrer größten Dicke suchen. Hier maß ich bei diesen Bienen, wie bei 42 gewöhnlichen, zur gleichen Zeit geschlüpfen, auf die gleiche Weise in Querschnitte zerlegten Bienen den Durchmesser jeder Ovariole. Und zwar stellte ich den schmäleren Durchmesser fest, um den Fehler auszuschalten, daß eine Ovariole wegen leicht schiefen Schnittes als zu breit erschien.

Ich fand, daß der durchschnittliche Ovariolendurchmesser bei nicht gefütterten Larven  $44,82 \mu$  betrug und bei im Larvenstadium gefütterten Bienen  $43,6 \mu$ , also jedenfalls *keine Vergrößerung*: Eben- sowenig konnte durch Larvenfütterung mit Vitamin E eine wesentliche Vergrößerung der Ovariolenzahl erreicht werden. Bei diesen Bienen fand ich durchschnittlich 13,5 Ovariolen für das einzelne Ovar; als entsprechendes Mittel für gewöhnliche Arbeiterinnen fand ich 12,3 Ovariolen. Die höchste Zahl der Ovariolen im einzelnen Ovar der Kontrollbienen wurde mit 21 gezählt, bei den Gefütterten mit 30. Diese ausnahmsweise hohe Zahl könnte als positiver Effekt gedeutet werden, wenn nicht die Mittelzahl dagegen sprechen würde. Im übrigen ist zu beachten, daß z. B. von *Haydak* (1940) eine von ihm beobachtete Höchstzahl von 38 bei normaler Arbeiterbiene genannt wird. Er erwähnt daneben, daß nach mündlicher Mitteilung am Tschechoslovakischen Institut für Bienenkunde bis 59 Ovariolen in einer gewöhnlichen Arbeiterin gefunden wurden. *Von Rhein* hatte im Gegensatz dazu bei seiner Larvenaufzucht im Thermostat durch reichliche Fütterung mit Arbeitermischfutter Arbeitsbienen erhalten, deren Ovariolenzahl weit stärker vergrößert war; er zählte nämlich in einzelnen Ovarien bis gegen 100 Ovariolen, in einem Falle 118. Die Königin besitzt durchschnittlich deren 161 in einem Ovar.

Die 62 Bienen, welche ich (Versuch XIII, 1939 und Versuch XIV, 1940) schlüpfen ließ, wurden frisch in physiologischer Kochsalz- lösung seziiert; ich zeichnete, wie in der Einleitung beschrieben, die Ovarumrisse, um die ausgeschnittenen Pausen zu wägen. Die dabei

erhaltenen Flächengewichte wurden in die dritte Dimension umgerechnet und dienen nun als Vergleichszahlen zu den entsprechenden Werten, die sich auf normale Arbeiterinnen beziehen. Diese Zahlen wurden in den Kurven (Abb. 23: B) verwendet; ihre Mittelwerte lauten

für die 30 Versuchsbienen von 1939:	530
für 100 Kontrollbienen dazu:	574
für die 32 Versuchsbienen von 1940:	455
für 49 Kontrollbienen dazu:	430

Zur Beurteilung dieser Daten sei erwähnt, daß bei einem seit 3 Monaten *weisellosen* Volk (Versuch XII) von 100 analog untersuchten Arbeitsbienen ein mittlerer Wert von 1670 gefunden wurde. Für eine *Königin* erhielt ich die entsprechende Zahl von 472 000.

### 3. Vitamin-E-Zugabe zum Winterfutter

Während das Fertilitätsvitamin in der Literatur namentlich als Faktor, welcher die Entwicklungsrichtung der weiblichen Bienenlarven bestimmen könnte, diskutiert worden ist, wollte ich auch seine Wirkung auf das erwachsene Bienenovar in einem XV. Versuch erproben. Zuerst gab ich den erwachsenen Bienen das Vitamin E auch in der Nahrung, indem ich es der Winternahrung beimengte, im Gedanken, daß vielleicht eine Wirkung auf die Ovarien festzustellen sei, wenn einen ganzen Winter über davon genossen wird und das Bienenvolk der Zeit seiner zunehmenden Entwicklung entgegengeht. Daß und in welchem Ausmaß das Ovar der geschlüpften Biene noch aktiviert werden kann, zeigt unser Abschnitt über das Drohnenmütterchen; näheres ist im Abschnitt über das weisellose Volk mitgeteilt worden.

Für die Winterversuche benützte ich zwei Völker, wobei ich dem einen alle vorhandenen Honig- und Pollenvorräte wegnahm, es auf leere Waben setzte, ihm einen Vorrat an Pollenersatz zur Verfügung stellte, dem Vitamin E beigemischt war. Diesen Pollenersatz habe ich etwas anders hergestellt, als den weiter oben beschriebenen und in den Thermostatversuchen benützten: Es wurden hier 20 gr Sojamehl mit 100 gr Honig in Wasser zu einem dicken Brei gekocht, dazu  $\frac{1}{10}$  gr Tocopherolacetat gerührt und der Brei an der heißen Sonne getrocknet, dann gemahlen und im Mörser zu feinem Staub zerrieben,

welchen ich in eine Wabe schüttete. Bei Abschluß des Versuches im Frühjahr enthielten die Bienen im Darm von diesem Pollenersatzstaub, also hatten sie davon gefressen. Ob aber das Tocopherol seine Wirksamkeit solange behalten hat, ist nicht sicher. Dem andern Volk ließ man seine eigenen Vorräte. Beide Völker bekamen vor dem Einwintern je 10 Liter Zuckerwasser (verfüttert vom 25. August bis 6. September 1939) enthaltend je 280 mg Tocopherolacetat; da dieses, wie erwähnt, in Wasser nicht löslich ist, wurde es zur feinen Verteilung zuerst mit Honig zerrieben und lange gerührt und dann dieser Honig im fertigen Zuckerwasser unter starkem Schütteln aufgelöst. Da die Bienen rasch tranken, ist das Tocopherol sicher im Nahrungsvorrat verteilt worden. Ein Monat, zwei Monate und vier Monate nach der Fütterung wurden aus beiden Völkern Proben von im ganzen je 100 Bienen entnommen und auf den Zustand der Ovarien hin untersucht. Bei keiner dieser Proben konnte die geringste Ovarvergrößerung festgestellt werden, welche wohl eingetreten wäre, wenn das Tocopherol der die Ovarentwicklung anregende spezifische Faktor wäre. Das Resultat dieses Versuches ist ebenfalls in Abbildung 23 in Kurvenform dargestellt. Diese Abbildung zeigt also die Streuung der Ovargröße vergleichend bei je ca. 100 Bienen aus vier verschiedenen Bienengruppen: A. einem drei Monate lang weisellosen Volk (Versuch XII), C. einem weiselrichtigen Volk, B. von Bienen, deren Larven Vitamin E erhalten hatten und D. aus den mit Vitamin-E-Zusatz gefütterten Wintervölkern. Die Ordinate der Kurven gibt je die Anzahl der Bienen an, die einer bestimmten Ovargrößenstufe zugehören, die Abszisse eben diese Ovargrößenstufen. Die letztern sind reine Vergleichszahlen und mit der Waage bestimmt worden, wie in der Einleitung beschrieben ist (vergl. S. 40).

#### *4. Parenterale Einführung von Vitamin E bei erwachsenen Bienen*

Auf Anregung von Herrn Dr. Morgenthaler (Liebefeld) habe ich schließlich noch einen dritten Weg beschritten. Um jedem Einwand zu begegnen, der sich darauf stützen könnte, daß trotz aller Sicherungen das Vitamin E schließlich doch nicht in den Organismus der Larven bzw. der Imagobienen gelangt und aus diesem Grunde keine Wirkung zustande gekommen sei, wurde nun das wasserlösliche Vitamin-E-Produkt direkt in die Blutbahn gegeben (XVI. Versuch).

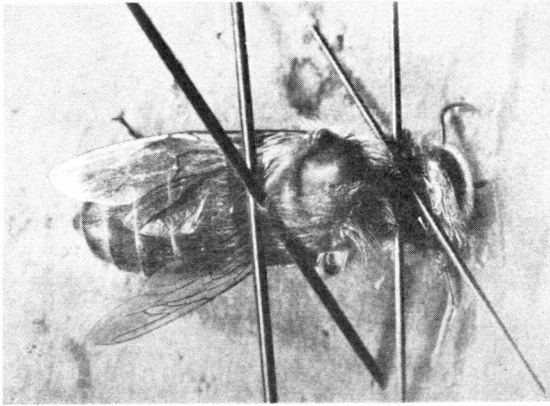


Abb. 24

Zum Impfen gefesselte Arbeiterin mit rasierter Impfstelle.

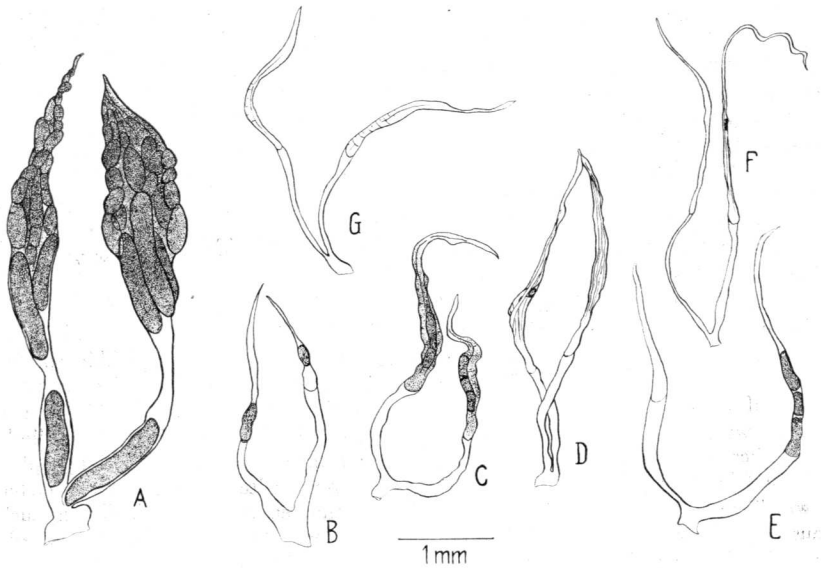


Abb. 25

Arbeiterinnenovarien aus Impfversuch vom Januar 1941, A-E = einzelne nicht geimpfte Arbeiterinnen, F = einzelne geimpfte Arbeiterin, G = häufigster Ovarotypus, wie er bei allen übrigen geimpften und nicht geimpften Arbeiterinnen auftrat. Vergrößerung 29fach.

Dabei folgte ich genau der Methode, wie sie Fyg (1936) für das Impfen\* von Bienenköniginnen beschrieben hat:

Die zu impfende Biene wird mit 4 Insektennadeln auf einer Korkscheibe so gefesselt (Abb. 24), daß sich die Insektennadeln je zwischen Brust und Hinterleib und zwischen Kopf und Brust kreuzen. Ganz junge, noch friedliche Bienen, welche leicht in die gewünschte Stellung zu bringen sind, werden besser nicht narkotisiert, weil sie dies stärker beeinträchtigt als die kleine Operation. Ältere Bienen können dadurch gefügig gemacht werden, daß wir sie kurze Zeit in ein Gläschen mit Äther bringen oder besser noch im Kühlschranks bei 8 Grad erstarren lassen. Im winterlich nicht sehr warmen Laboratorium (15° C) hielt die Starre so lange an, bis ich etwa 10 Bienen geimpft hatte. — Die befestigte Biene wird auf dem Mesonotum rasiert (Abb. 24) und auf dieser Stelle mit absolutem Alkohol abgewaschen. Absoluten Alkohol fand ich zum Desinfizieren besonders geeignet, da er sehr rasch trocknet und dadurch die Procedur beschleunigt. Durch einen kleinen Schnitt ins Mesonotum kann man leicht ein Körnchen des Vitamin-E-Präparates von 10—15  $\mu$  Durchmesser zwischen Chitin und Muskeln schieben und darauf die Wunde sofort mit in absolutem Alkohol gelöstem Schellack zuschließen. Für das Anbringen der Impfwunde ist ein kleines scharfes Messer mit starker Spitze notwendig, welches vorher sterilisiert wird. Nach fünfminütigem Trocknenlassen, während welcher Zeit die nächste Biene geimpft wird, läßt man den Patienten frei, bringt ihn in ein Isolierkästchen auf ein Stück Honigwabe, wo die Tierchen meistens bald mit Fressen und gegenseitigem Füttern beginnen. Ich habe als Wundverschlusmittel, nach Ausprobieren einiger anderer Klebemittel, Schellack gewählt, da das von Fyg angegebene «Dartex» nicht mehr in der von ihm erprobten Ausführung zu erhalten war und der Klebstoff in seiner jetzigen Zusammensetzung versagte. Der weitere Verlauf der Impfversuche gestaltete sich wie folgt: Eine Anzahl der geimpften Bienen habe ich, nachdem sie am Hinterleib mit weißer Farbe auffällig gekennzeichnet waren, mit der nötigen Vorsichtsmaßnahme zu den Muttervölkern zugesetzt. Es war aber fast unmöglich, sie später wieder zu finden. Nur drei solcher Bienen habe ich erwischt, sezirt und keinerlei vergrößerte oder aktivierte Ovarien gefunden. Die übrigen geimpften Bienen hielt ich anfänglich in den beschriebenen Isolierkästchen, teils 10—20 geimpfte allein, teils solche zusammen mit Kontrollbienen. Es erwies sich aber als zweckmäßiger, die operierten Bienen in einem Thermostaten frei auf einer Wabe zu halten, wobei ihnen nicht operierte Vergleichsbienen zugesellt wurden. Einen Teil der Kontrollbienen operierte ich im Sinne eines Blindversuches, ohne Vitamin E in den Körper zu bringen. Nachdem ich im Impfen einige Übung erreicht hatte, starben nurmehr vereinzelte Tiere innert der ersten zwei Tage nach dem Impfen. Die andern verhielten sich normal, flogen auch aus und ein, wenn ich die Thermostattüre öffnete. Nach 1—2 Wochen wurde jeweils die ganze Versuchsserie sezirt.

\* Anm. In Anlehnung an die Arbeit von Fyg verwendete ich auch für Hineinbringen von Vitamin E in die Blutbahn der Biene den Ausdruck «Impfen», ob schon es sich hier nicht, wie dort, um Krankheitsstoffe handelt; der Ausdruck «Impfen» wird also in seiner ursprünglichen Bedeutung «Hineinbringen» gebraucht.

Unter den geimpften Bienen konnte *niemals ein Drohnenmütterchen* festgestellt werden, wohl aber unter den Kontrollbienen. So kam Mitte Oktober 1940 eine Gruppe von 10 geimpften und 10 nicht operierten Bienen in den auf 33° gehaltenen Thermostatraum, versehen mit genügender Nahrungsreserve und Wasser. Nach 10 Tagen konstatierte ich unter ihnen ein Drohnenmütterchen mit bedeutend vergrößertem Ovar; es war eine *nicht geimpfte* Biene. Im Januar 1941 entnahm ich einem Volk 74 Winterbienen und brachte sie frei auf einer Wabe in den Thermostat: 20 davon waren mit Vitamin E geimpft, 10 bloß mit der Wunde und dem Wundverschluß versehen und 44 unversehrt gelassen. Nach 12 Tagen fand ich unter 50 davon seziierten Bienen wieder eine mit bedeutend vergrößerten Ovarien, es war *wieder eine unversehrt* geliebene Biene; daneben fand ich weitere 6 Ovarien, welche kleine Veränderungen aufwiesen (Abb. 25). Sie gehörten den unversehrten Bienen an. In einem der Ovarien der geimpften Bienen stellte ich drei Eizellen mit deutlich sichtbarer Vergrößerung fest; sie entsprach dem schwächsten Ausmaß, wie es bei einer durch Weisellosigkeit erreichten Aktivierung beobachtet werden kann. Die übrigen 19 geimpften Bienen, wie alle mit Wunde versehenen und der Rest der Kontrollbienen wiesen normale Ovarien auf. Sie stimmten mit den Verhältnissen bei 63 Bienen aus dem Muttervolk, die also während der ganzen Zeit im Kontakt mit der Königin geblieben waren, überein. Wäre nun das Vitamin E der spezifische Stoff, auf dessen Wirkung hin die Ovarien einen Entwicklungsanstoß bekämen, müßten die Bienen, welchen das wasserlösliche Vitamin-E-Präparat direkt in die Körperflüssigkeit eingebracht worden war, vergrößerte Ovarien aufweisen, wenn vielleicht nicht alle, so doch eine erhebliche Anzahl unter ihnen. Der absolut negative Ausfall dieser Experimente ist ein eindeutiger Nachweis dafür, daß *das Vitamin E als Aktivator des Bienenovars nicht in Frage kommt*. Der positive Befund wäre von den Vitaminforschern vielleicht mit Freude aufgenommen worden, was daraus hervorgeht, daß sich die entsprechende Mitteilung in der Literatur festgesetzt hat und immer wieder weiter gegeben wird, ungeachtet der Tatsache, daß die maßgebenden Beobachtungen bei der Überprüfung niemals bestätigt werden konnten. Auch dem an der Biologie der Biene und am Problem der Staatenbildung Interessierten wäre die Bejahung der These eine

erfreuliche Lösung eines der ihn beschäftigenden Rätsel gewesen. Die Feststellung des anderen Tatbestandes dient der zukünftigen Forschung in positiver Weise dadurch, daß sie von einem bereits eingeschlagenen falschen Weg zurücklenkt und die Frage nach dem zwischen Königin und Arbeiterin differenzierenden Mechanismus neu zur Diskussion stellt.

## VI. Gedanken und Ausblicke

Durch die Folgerungen, zu denen mich die Ergebnisse meiner Untersuchung geführt haben, wird natürlich der Wunsch angeregt, auf andern Wegen zu der Einsicht zu gelangen, die uns in bezug auf die Ursache der phaenotypischen Determination der Bienenkönigin oder Arbeiterin versagt blieb. Wenn zur Zeit die Voraussetzungen zu experimenteller Weiterarbeit für mich nicht gegeben sind, möchte ich doch einige Gesichtspunkte niederlegen, welche zu verfolgen förderlich sein könnten. Nachdem feststeht, daß Vitamin E auf das Bienenovar weder während der Larvenentwicklung noch in der Imago eine Wirkung hat, muß man sich nach andern Stoffen umsehen, welche die Entwicklung der Bienenovare anregen könnten. 1939 berichtete *Heyl* über das Vorhandensein eines die Follikelbildung anregenden Hormones (gonadotropes Hormon) im Königinfuttersaft. Er hatte jungen, unreifen Rattenweibchen Extrakt aus *Königinfuttersaft* subcutan injiziert. Es waren durchschnittlich 3 cm<sup>3</sup> Extrakt im Tag, die während drei Tagen verabreicht wurden, was etwa einer Menge von max. 700 mgr Königinfuttersaft im Tag entsprach. Bei der spätern Sektion (nach 26 Tagen) wiesen die Versuchstiere gegenüber den Kontrolltieren vergrößerte Ovarien auf, deren Follikel sich in verschiedenen Reifungsstadien befanden, während diejenigen der Kontrolltiere inaktiv waren. Bei einer Nachprüfung dieser Befunde durch *Melampy* im Jahre 1940 konnte aber nicht bestätigt werden, daß Königinfuttersaft einen Stoff enthalte, der die Follikelbildung anregt; auch fand er die Eierstöcke, nachdem den Versuchsratten während drei Tagen je zweimal Extrakt aus Königinfuttersaft injiziert worden war, im Vergleich zu denen der Kontrolltiere nicht vergrößert. Prinzipiell ist es nicht ausgeschlossen, daß bei einem Insekt ein Keimdrüsenhormon, welches auf die Keimdrüsen



der Wirbeltiere wirkt, gefunden werden kann. Dasselbe weibliche Follikelhormon wurde bisher bei den Wirbeltieren, wie auch bei Wirbellosen und Pflanzen festgestellt. Andererseits konnte nur in seltenen Fällen gefunden werden, daß bei Wirbellosen Keimdrüsenhormone auf körperliche Merkmale bestimmend wirken können (Giersberg 1936, S. 135). Wenn auch mit einem Wirbeltiertest bestätigt werden könnte, daß sich ein Keimdrüsenhormon im Königinnfutter befindet, bliebe erst nachzuweisen, daß das betr. Hormon der zur Königinentwicklung anregende Stoff ist. Es wäre folglich aufschlußreich, auch für die Wirkung der Keimdrüsenhormone die Biene selbst als Kontrolltier heranzuziehen, wie es in den vorliegenden Versuchen für das Vitamin E geschah. — Die Lösung der Frage nach der Regulation des weiblichen Dimorphismus kann natürlich auch an andern Staateninsekten gesucht werden. Besonders die Ameisen bieten vielleicht darin einige Vorteile gegenüber den Bienen, daß sie weniger Raum beanspruchen, nicht vom Wetter abhängig sind und daß Eingriffe ins künstliche Ameisennest ungestörter vorgenommen werden können, als bei Bienenvölkern. Andererseits ist die Kleinheit nachteilig, ebenso ihre größere Selbständigkeit und die größere Anpassungsfähigkeit, mit welcher sie die Anordnungen des Experimentators in eigenwilliger Weise durchkreuzen. Zu Beginn der Untersuchungen schien es verlockend, die Vitaminfütterungen parallel bei Bienen und einigen kleinen Völkern der italienischen Hausameise (*Pheidole pallidula*) durchzuführen, weil an dieser, bei uns im Kanton Tessin vorkommenden polymorphen Ameisenart *Goetsch* schöne Resultate erhalten hat, indem er durch Fütterung mit fester oder flüssiger Nahrung die Ausbildung arbeiterbestimmter Larven zu Soldaten oder kleinen Arbeiterinnen beeinflussen konnte. Ich mußte aber einsehen, daß mir die Zeit fehlte, mich neben der Arbeit mit den Bienen auch noch in die schwierige Technik der Ameisenzucht im künstlichen Nest einzuarbeiten. — Es wäre nicht ausgeschlossen, daß als Testobjekt für die Wirksamkeit eines von Bienen ausgeschiedenen hemmenden oder fördernden Stoffes ein anderes in seiner Entwicklung gut bekanntes Insekt mit Nutzen herangezogen würde.

Einen weiteren Schritt würde es bedeuten, wenn man nicht die Wirkung des Futtersaftes als ganzes prüft, sondern die Produkte der einzelnen Drüsen trennt und sie direkt in die Blutbahn bringt. Unter

Umständen könnte man Stücke jeder in den Mund mündenden Drüse einzeln und getrennt in verschiedene Larven — von Bienen oder andern Insekten — einpflanzen. Das ideale Ziel aller Bemühungen um die Lösung dieses heute noch rätselhaften Problems wäre, wenn wir mit einem vom Bienen- oder Ameisenvolk gelieferten Stoff die Ausbildung weiblicher Solitärbiene in arbeiterähnliche Richtung lenken könnten.

## VII. Zusammenfassung und Schluß

1. Die vorliegende Arbeit leistet einen Beitrag zur Frage nach dem Mechanismus der Ausbildung zweierlei weiblicher Bienen im Bienenstaat: der Arbeiterinnen und Königinnen. Das Problem in seiner Gesamtheit zerfällt in zwei Teile, nämlich in die Frage nach der *funktionellen* Regulation hinsichtlich der Aufgabentrennung zwischen der ausgebildeten Königin und der ausgebildeten Arbeiterin einerseits und der *morphologischen* Differenzierung der weiblichen Larve zur Königin und zur Arbeiterin andererseits.

2. Ergebnisse neuerer Forschung drängen den Gedanken in den Vordergrund, daß es sich auch hier, wie bei andern Regulationen, um das Eingreifen eines spezifischen Wirkstoffes (Spurenstoffes) handelt.

3. Königin und Arbeiterin unterscheiden sich in verschiedenen Körpermerkmalen, von denen das Augenmerk besonders auf den Entwicklungsgrad der Eierstöcke gelenkt wurde, als eines besonders beeinflussbaren Organs, welches bei der Arbeiterin normalerweise weitgehend rudimentär ist.

4. Die Zahl der Ovariolen in einem Arbeiterinnenovar bewegt sich meistens zwischen 4 und 8, kann aber in Zufallsbefunden wesentlich höher sein (höchste gefundene Zahl bei Bienen, die nicht aus einem Versuchsvolk stammen, ist 21).

5. Die Ausbildung des Ovarioleninhaltes eines Arbeiterinnenovars entspricht demjenigen eines Königinnenovarioles an dessen *oralem* Ende: Es kann deutlich unterschieden werden a) das Band quergestellter Kerne in der Endkammer; b) analwärts davon die Wachstumszone, in welcher sich die Eizellen und Nährzellen und eine Kammerung des Ovarioleninhaltes feststellen lassen; hiebei ist c) von

Anfang an ein die Kammern umschließendes Epithel zu beobachten. In seiner typischen, hochzylindrischen Form kann das Follikelepithel bei Arbeiterinnen eines weiselrichtigen Volkes nur selten festgestellt werden, indem es dann höchstens die letzte Eizelle umschließt. —

6. Im Falle der Weisellosigkeit des Bienenvolkes wachsen bei einem Teil der Bienen die Ovarien heran, häufig bis zur Ausbildung legerer und entwicklungsfähiger Eier. Die Ovarien der Drohnenmütterchen scheinen dem *analen* Ende des Königinnenovars zu entsprechen; sie enthalten in den meisten ihrer Ovariolen eine Reihe abwechselnder Ei- und Nährkammern mit wohlausgebildetem Follikelepithel aber im Vergleich zum Königinnenei kurzen dicken Eiern.

7. Diese Weiterentwicklung muß nicht notwendigerweise mit einer starken Ovarvergrößerung verbunden sein, sie kann sich auch nur durch eine deutlichere und weiter um sich greifende Kammerung auswirken. Sie tritt auch unter ungünstigen Bedingungen auf (z. B. im kranken Thermostatvolk), wo von einer Futtersaftstauung nicht die Rede sein kann.

8. Im weisellosen Volk wurden bis zu 87 % der Arbeiterinnen mit vergrößerten Ovarien gefunden, wobei alle Übergänge vom normalen, rudimentären Arbeiterinnenovar bis zum sehr großen Ovar vorkamen, welches in Eiablage begriffen war.

9. Es können bei Arbeiterinnen jeden Alters bei eintretender Weisellosigkeit die Ovarien zur Weiterentwicklung übergehen.

10. Die Zahl der Drohnenmütterchen im weisellosen Volke hängt einerseits von der Dauer der Weisellosigkeit ab, andererseits auch von der Volksgröße, indem im kleinen Volk *relativ* weniger Drohnenmütterchen ausgebildet werden. Maßgebenden Einfluß hat auch die Jahreszeit, indem die Zunahme eierbildender Arbeiterinnen im Herbst und Winter langsamer vor sich geht.

11. Bei langer Weisellosigkeit traten auch Fälle auf, bei welchen Eier nicht abgelegt, sondern resorbiert worden waren. Im Volk aus Versuch XII fand ich 8 % Bienen mit Eioresorption in den vergrößerten Ovarien.

12. Die Weisellosigkeit hat auch einen Einfluß auf die Futtersaftdrüsen: Es werden im weisellosen Volk auffällig viele bis alle Futtersaftdrüsen reaktiviert. Die Vergrößerung der Futtersaftdrüsen eilt

der Vergrößerung der Ovarien voraus, sie tritt sofort nach der Entweiselung auf.

13. In einem im Thermostat untergebrachten, weiselosen Versuchsvolk trat Melanose auf, eine Krankheit, die bisher nur für die Königinnen beschrieben war. Unter der Binokularlupe waren auffällige Veränderungen an den Eierstöcken zu sehen: Der Ovarioleninhalt war teilweise in Zersetzung begriffen und der Inhalt der Kammern wurde lange vor der Fertigausbildung der Eier in die Scheide ausgestoßen. In der Scheide sammelten sich diese Massen an und verursachten eine bei kleineren Ovarien kleinere, bei größeren Ovarien oft bedeutende Anschwellung. Die Zersetzungsprodukte in den Ovariolen und in diesem Scheidenpfropf sind braun bis schwarz. Mikroskopisch wurde auch der stäbchenförmige Parasit festgestellt.

14. Vitamin E — dem Larvenfutter beigemischt — führt bei den daraus entstehenden Arbeiterinnen nicht zu vergrößerten Ovarien.

15. Vitamin E, dem Winterfutter eines weiselrichtigen Volkes beigemischt, führt nicht zur Vergrößerung der Ovarien der Arbeiterinnen dieses Volkes.

16. Vitamin E, in die Blutbahn von Arbeiterinnen gebracht, regt die Entwicklung ihrer Ovarien nicht in spezifischer Weise an, obwohl sie weisellos gehalten wurden und mit Kontrollbienen zusammen waren, unter denen einige Drohnenmütterchen auftraten.

17. Den spezifischen Faktor, welcher die Tätigkeit des Königinnen- oder Drohnenmütterchenovars anregt, resp. die Tätigkeit des normalen Arbeiterinnenovars hemmt, halte ich für stofflich, da er noch wirkt, wenn ein Volk von der Königin nur durch ein einfaches Gitter getrennt ist. Temperatur, Töne oder ein Duftstoff kommen deshalb nicht in Frage, da die Symptome der Weisellosigkeit auch auftraten in einem Volksteil, welcher von der Königin durch ein Doppelgitter mit *Zwischenraum* getrennt war, welches eine Futterübertragung zum königinlosen Volksteil unmöglich machte.

18. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurden etwa 4000 Bienen teilweise in Schnittserien zerlegt, teilweise zur Präparation der Ovarien seziiert.

Zum Schluß erfülle ich die angenehme Pflicht für mannigfache Anregungen und Hilfe, die mir von verschiedenen Seiten zuteil geworden sind, meinen herzlichen Dank auszusprechen. In erster Linie gilt derselbe Herrn Prof. Schneider-Orelli, Vorsteher des Entomologischen Institutes der Eidg. Technischen Hochschule, wo ich meine Untersuchungen durchführte und durch die Belieferung mit Bienenmaterial und Ratschlägen hinsichtlich der morphologischen Seite der Arbeit Unterstützung fand. Ich danke auch meinem Vater, Prof. W. R. Heß, Vorsteher des Physiologischen Institutes der Universität Zürich, von dem ich im physiologischen Teil beraten wurde und der auch die experimentelle Verfolgung der Fragen in der Richtung eines spezifischen Wirkstoffmechanismus anregte. Wertvolle Unterstützung wurde mir ferner zuteil von Herrn A. Winkler, Präsident des Vereines der Zürcher Bienenfreunde. Durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. P. Karrer, Direktor des Chemischen Institutes der Universität Zürich gelangte ich in den Besitz der Vitaminpräparate. Herr Dr. Morgenthaler und Herr Fyg von der Bienenabteilung der Eidg. Versuchsanstalt Bern-Liebefeld stellten mir nützliche Anregungen zur Verfügung und führten mich in die Technik der subkutanen Impfung von Bienen ein. Mit weiteren wertvollen Ratschlägen zur Versuchstechnik unterstützte mich Herr Prof. E. Hadorn vom Zoologischen Institut der Universität Zürich.

## Literatur-Verzeichnis

- Baltzer F.*: Über die Vermännlichung indifferenter Bonellialarven durch Bonellia-extrakte; *Revue Suisse de Zool.* 33, 359, 1926.
- Buttel-Reepen H. v.*: Leben und Wesen der Bienen; Vieweg & Sohn, Braunschweig 1915.
- Dönhoff E.*: Beiträge zur Bienenkunde 1857—1860, gesammelt und neu herausgegeben von Theodor Weipl. Die Bibliothek des Bienenwirtes, 18, Fritz Pfenningstorff, Berlin.
- Evans H. M., Emerson G. A. and J. E. Eckert*: Alleged Vitamin E Content in Royal Jelly; *J. of Economic Entomology* 30, 642, 1937.
- Fyg W.*: Beitrag zur Kenntnis der sog. «Eischwarzsucht» der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L. ♀); *Landw. Jahrb. der Schweiz* 48, 54, 1934.
- — Eine Methode zur subkutanen Impfung von Bienenköniginnen als Hilfsmittel beim Studium der Melanose; *Landw. Jahrb. der Schweiz.* 50, 867, 1936.
- Gerstung F.*: Der Bienen und seine Zucht; Fritz Pfenningstorff, Berlin 1919.
- Giersberg H.*: Hormone; *Verständl. Wissenschaft* 32, 1936. Julius Springer, Berlin.
- Goetsch W.*: Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten; *Probleme der Biologie* 4, 1940, Akad. Verlagsges. Leipzig.
- Grandel F.*: Das Vitamin E, seine Bedeutung bei Mensch, Tier und Pflanze; *Angew. Chemie* 52, 420, 1939.
- Hadorn E.*: Die Verpuppung der Fliegen als Beispiel eines hormonal bedingten Prozesses bei Wirbellosen; *Mitteil. d. Naturwiss. Ges. Thun* 4, 1, 1939.
- Haydak M. H.*: Further Contribution to the Study of Pollen Substitutes; *J. of Ec. Ent.* 30, 637, 1937.
- — Laying Workers; *Gleanings in Bee Culture* 1940, 615.
- — Comparative Value of Pollen and Pollen Substitutes. II. Bee Bread and Soy Bean Flour; *J. of Ec. Ent.* 33, 397, 1940.
- Haydak M. H. and L. S. Palmer*: Vitamin E Content of Royal Jelly and Bee Bread; *J. of Ec. Ent.* 31, 576, 1938.
- Heyl H. L.*: An observation suggesting the presence of a gonadotropic Hormone in Royal Jelly; *Science* 89, 540, 1939.
- Hill L. and E. F. Burdett*: Letters to the Editor (3284) *Nature* 1932 p. 540.
- Huber F.*: Nouvelles observations sur les abeilles 1, 147, 1814 J. J. Paschoud, Paris-Genève.
- Hüsing J. O. und W. Ulrich*: Untersuchungen über das Ovar der Arbeiterinnen von *Apis mellifica* L.; VII. Int. Kongr. f. Ent. Berlin 3, 1802, 1938.
- John W.*: Über das Vitamin E; *Z. f. angew. Chemie* 52, 413, 1939.
- — Physiologie und Chemie der Vitamin E-Faktoren; *Erg. Physiol.* 42, 2, 1939.
- Juhász-Schäffer A.*: *Virchow's Arch. pathol. Anat. Physiol.* 281, 35, 46, 53, 1931.
- Karrer P. und Mitarb.*: Zur Kenntnis des Vitamins E; *Helv. Chim. Acta* 21, 1938.
- Koehler A.*: Neue Untersuchungen über den Futtersaft der Biene; *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.* 27, 74, 1922.
- Kramer U.*: Jahresbericht d. apistischen Beob. Stat. Schweiz. Bienenztg. 19, 64—70, 1896.
- Leuenberger F.*: Die Biene; Sauerländer & Co., Aarau 1928, 108 und 125.

- Lotmar R.*: Der Eiweiß-Stoffwechsel im Bienenvolk (*Apis mellifica*) während der Überwinterung; Landw. Jahrb. d. Schweiz. 53, 34, 1939.
- — Sojamehl als Pollenersatz; Schweiz. Bienenztg. 62, 339, 1939.
- Mason H. K. and R. M. Melampy.*: Absence of Vitamin E in the Royal Jelly; Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 35, 459, 1936.
- Melampy R. M.*: Alleged gonadotropic effect of Royal Jelly; Science 91, 457, 1940.
- Milojevic B. D.*: Eine neue Auffassung vom Gesellschaftsleben der Honigbiene; Schweiz. Bienenztg. 62, 689, 1939.
- Nannetti A.*: Osservazioni sugli ovari di operaie normali ed ovificatrici di *Apis M. Ligustica* Spin.; Mem. d. Soc. Ent. Ital. 18, 259, 1939.
- Nowinski W. W.*: Die vermännlichende Wirkung fraktionierter Darmextrakte des Weibchens auf die Larven der *Bonellia viridis*; Pubbl. Staz. Zool. Napoli 14, 1934.
- Paulcke W.*: Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin; Zool. Jahrb. Abt. Anat. 14, 177, 1901.
- Peterka V.*: Sojamehl und die Frage der Pollenersatzmittel. Schweiz. Bienenztg. 62, 143, 1939.
- v. Rhein W.*: Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate; Roux'Arch. 129, 601, 1933.
- Roesch G. A.*: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat; Z. vergl. Physiol. 2, 571, 1925; 12, 1, 1930.
- Schneider F.*: Eientwicklung und Eiresorption in den Ovarien des Puppenparasiten *Brachymeria euploae* Westw. (Chalcididae); Z. f. angew. Ent. 28, 211, 1941.
- Schoorl P.*: Vitamin E research; Z. f. Vitaminforschung 5, 246, 1936.
- Stepp W., J. Kühnau und H. Schroeder.*: Die Vitamine und ihre klinische Anwendung; Ferd. Enke, Stuttgart 1938, 159.
- Tuenin T. A.*: Concerning Laying Workers; The Bee World 8, 90, 1926.
- Velich A. V.*: Entwicklungsmechanische Studien an Bienenlarven; Z. Zool. 136, 1930.
- Weyer F.*: Die rudimentären Keimdrüsen im Lebensablauf der Arbeiterin von *Formica rufa* L. und *Camponotus ligniperda* Latr. mit Berücksichtigung der übrigen sozialen Hymenopteren; Zool. Anz. 73, 205, 1927.
- — Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen; Z. wissensch. Zool. 131, 345, 1928.
- Zander E. und F. Becker.*: Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene II.; Erlanger Jahrb. f. Bienenkde. 3, 161, 1925.

## Inhaltsübersicht

	Seite
I. Einleitung . . . . .	33 [1]
II. Arbeitsmethode . . . . .	38
III. Zur Anatomie der Königin und der Arbeiterin . . . . .	44
1. Die Königin . . . . .	44
2. Die Arbeiterin im weiselrichtigen Volk . . . . .	45
3. Die Arbeiterin im weisellosen Volk . . . . .	52
IV. Untersuchungen über die Weisellosigkeit . . . . .	56
1. Die Eibildung in der Arbeiterin in bezug auf Alter, Dauer der Weisellosigkeit, Jahreszeit und Volksstärke . . . . .	56
2. Die Eiresorption in Ovarien von Drohnenmütterchen . . . . .	66
3. Vergleichende Untersuchungen über den Ausbildungsgrad der Futtersaftdrüse und der Ovarien . . . . .	68
4. Das Auftreten von Melanose bei Arbeitsbienen . . . . .	76
5. Zusammenhang zwischen Eibildung und Futtersaftproduktion . . . . .	80
V. Untersuchungen über den Einfluß des Vitamins E auf die Biene . . . . .	88
1. Ist das Fertilitätsvitamin (E) der bestimmende Faktor bei der Differenzierung zwischen Königin und Arbeiterin? . . . . .	88
2. Fütterungsversuche mit Larven (1939 und 1940) . . . . .	92
3. Vitamin-E-Zugabe zum Winterfutter . . . . .	97
4. Parenterale Einführung von Vitamin E bei erwachsenen Bienen . . . . .	98
VI. Gedanken und Ausblicke . . . . .	102
VII. Zusammenfassung und Schluß . . . . .	104



## Curriculum vitae

Am 10. Juli 1910 bin ich in Zürich geboren und besuchte hier die Schulen bis zur Maturitätsprüfung, welche ich im Frühjahr 1930 an der Töchterschule der Stadt Zürich abgelegt habe. Das Studium der Naturwissenschaften, biologische Richtung, begann ich an der Universität Genf; für das 3. bis 8. Semester kehrte ich nach Zürich zurück, wo ich 1934 mit dem Diplom der Universität für das höhere Lehramt (Hauptfächer Zoologie und Anthropologie) abgeschlossen habe. Zur Ergänzung meiner wissenschaftlichen Ausbildung dienten ein Aufenthalt am meeresbiologischen Institut in Plymouth (England) und der Besuch eines Lehrganges für Ornithologie an der Vogelwarte Rossitten (Deutschland). Im Hinblick auf die spätere unterrichtliche Tätigkeit arbeitete ich je ein halbes Jahr in folgenden 3 Institutionen der Jugendfürsorge: Anstalt für Schwererziehbare, Berufsberatung und Arbeitslosenfürsorge. Seit dem Frühjahr 1937 unterrichte ich an der Töchterschule der Stadt Zürich als Hilfslehrerin für Naturkunde, aushilfsweise auch an privaten Mittelschulen Zürichs. Den größten Teil meiner Freizeit stellte ich in den Dienst der Volksbildung in Form von Vorträgen und Kursen. Während des Sommersemesters 1940 war ich als Halbtagsassistentin angestellt für einen entwicklungsmechanischen Kurs am Zoologischen Institut der Universität Zürich. Im Herbst 1938 habe ich unter Leitung von Prof. Dr. Schneider-Orelli im Entomologischen Institut die vorliegende Doktorarbeit begonnen. Die Untersuchungen mußte ich mehrere Male unterbrechen, um militärisch einberufene Kollegen zu vertreten.

---