

Nachschrift.

In vorliegender Arbeit wurde angenommen, daß die hier erwähnten gemischten Kolonien von *truncicola* mit *pratensis* und von *truncicola* mit *rufa* dem Spaltungsgesetz der Mendel'schen Monohybriden folgen. Es wurde dabei hauptsächlich auf die leicht sichtbaren Färbungscharaktere Bezug genommen, auf die Skulptur- und Behaarungsverhältnisse nur nebenbei, zumal die Details der letzteren nur unter der Lupe wahrnehmbar sind und daher keine Prozentverhältnisse für dieselben bei der Beobachtung der Kolonien in freier Natur sich aufstellen lassen. Eine mikroskopische Nachprüfung der Skulptur und Behaarung der Arbeiterinnen in den beiden Kolonien *truncicola-rufa* (Derenbach 1906) und *truncicola-pratensis* (Luxemburg 1910) machte es mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass die Behaarung und Skulptur unabhängig von der Färbung mendeln, ja vielleicht sogar wieder unabhängig voneinander. Die Mischungsverhältnisse dieser Kolonien wären infolgedessen nach den Spaltungsgesetzen der Di- bzw. der Trihybriden zu beurteilen. Siehe meine spätere Arbeit: Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung (Monatsberichte der Gesellsch. Luxemburger Naturfreunde 1915).

Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen?

Eine Kritik der Anschauungen O. Dickel's über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

Von Hans Nachtsheim, Freiburg i. Br.

Wieder einmal wird der Versuch gemacht, die Dzierzon'sche Theorie zu stürzen. In den beiden letzten Nummern des vorigen Jahrganges dieser Zeitschrift veröffentlicht Otto Dickel einen längeren Aufsatz, betitelt „Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene“. Er meint, dass seine Darlegungen „der Auffassung einer syngamen Geschlechtsbestimmung bei der Biene, bei der sie ja als am gesichertsten gilt, den Boden vollständig entziehen.“ Wenn ich auch nicht glaube, dass ein wirklicher Kenner der Biologie der Hymenopteren und speziell der Honigbiene sich infolge der Dickel'schen Ausführungen veranlasst sehen wird, seine Ansichten über die Dzierzon'sche Lehre einer Revision zu unterziehen, so wird, da Dickel kein schlechter Anwalt seiner Sache ist, vielleicht doch manch einer, der mit den Verhältnissen weniger vertraut ist, sagen: „Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Honigbiene — wie bei den Hymenopteren überhaupt — scheinen doch trotz der zahlreichen Untersuchungen und trotz der jahrzehntelangen Diskussionen noch

keineswegs geklärt zu sein.“ Schon aus diesem Grunde dürfen die Dickel'schen Behauptungen nicht unbeantwortet bleiben. Gibt es wirklich, wie Dickel behauptet, Tatsachen, die beweisen, „dass das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern keine seltene Ausnahme, sondern zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Zuständen die Regel bildet?“ Wir wollen nicht dem Grundsatz huldigen: die Tatsachen stimmen nicht zu der Theorie — um so schlimmer für die Tatsachen! „Wir müssen uns an das halten, was wissenschaftlich sicher festgestellt ist, mag es der Theorie auch noch so unbequem sein“, schreibt Dickel. Sehr richtig, schade nur, dass Dickel nicht recht weiß, was es eigentlich heißt, etwas „wissenschaftlich sicher“ feststellen. Dickel hat — dieses Resultat der folgenden Ausführungen sei hier schon im voraus mitgeteilt — auch nicht den geringsten wissenschaftlichen Beweis für die Richtigkeit seiner „Sekrettheorie“ erbracht, die Dzierzon'sche Lehre besteht auch weiter ebenso zu Recht wie zuvor. „Dickel begeht immer wieder den gleichen Denkfehler: die bloße Möglichkeit einer Deutung der Beobachtungen anderer Autoren im Sinne seiner Lehre einem unmittelbaren Beweise selbst gleichzusetzen.“ Dieses von Bresslau (1908 b)¹⁾ stammende Urteil über Ferdinand Dickel hat, wie wir sehen werden, für Dickel jun. die gleiche Gültigkeit.

Die Dickel'sche „Sekrettheorie“.

Ehe wir dazu übergehen, die „Beweise“ Dickel's einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, sei seine „Sekrettheorie“ kurz skizziert. Die „verachtete epigame Geschlechtsbestimmungsweise“ will Dickel durch seine Darlegungen wieder „in den Vordergrund des Interesses rücken helfen“²⁾. Es ist nach Dickel zwar richtig,

1) S. das Literaturverzeichnis am Schluss.

2) Dickel scheint sowohl die Theorie der syngamen wie auch die der progamen Geschlechtsbestimmung allgemein abtun zu wollen. „Die Lehre von der progamen Geschlechtsbestimmungsweise“, schreibt er, „hat durch die Untersuchungen Shearer's (1911) einen starken Stoß erlitten . . . Bewahrheiten sich Shearer's Angaben, dann ist das jetzt schon sehr rissige Fundament jener Auffassung vollkommen zerstört.“ Hätten sich die Angaben Shearer's über die Eibildung und Befruchtung bei *Dinophilus* bestätigen lassen, so wäre das ein eigenartiger Fall syngamer, nicht aber epigamer Geschlechtsbestimmung gewesen. Shearer hat aber, wie ich bereits kurz dargelegt habe (1914 a), seine Befunde größtenteils falsch gedeutet; in meiner im Laufe des Jahres erscheinenden Arbeit über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* — da ich bei Kriegsausbruch meine Experimente vorzeitig abbrechen musste, verzögert sich leider der Abschluss der Arbeit sehr — werde ich den ausführlichen Beweis dafür erbringen. Bei *Dinophilus* ist das Geschlecht bereits im unbefruchteten Ei unabänderlich festgelegt. Sicherlich aber haben wir hier ebenso einen erst sekundär erworbenen Modus der Geschlechtsbestimmung vor uns wie bei *Bonellia*, bei der nach den Untersuchungen Baltzer's (1914) die Larve geschlechtlich noch indifferent ist.

„dass aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entstehen, richtig ist auch, dass die zu gewissen Jahreszeiten in Drohnenzellen abgesetzten Eier der normalen, begatteten Königin unbefruchtet sind. Falsch aber ist die Behauptung, dass sich Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern entwickeln. Vielmehr ist es Regel, dass zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Stockzuständen auch die Drohnen ihre Entstehung aus befruchteten Eiern nehmen.“ Nicht die Befruchtung bestimmt das Geschlecht, sondern die Geschlechtsbestimmung ist Sache der Arbeiterinnen. Jedes befruchtete Ei ist sexuell noch indifferent, ja selbst die Arbeiterlarven sind nach Dickel noch „intermediäre Formen“, aus denen die Arbeiterinnen jede der drei Formen des Bienenstaates erziehen können. Es ist die Qualität der Nahrung, die „den ausschlaggebenden Faktor bildet, deren Verschiedenheit durch Zufuhr verschiedenartiger Sekrete bedingt ist“. Vergleichen wir die Sekrettheorie O. Dickel's mit den phantasievollen Vorstellungen F. Dickel's über die Fortpflanzungsverhältnisse im Bienenstaat, so kommen wir zwar zu dem Resultat, dass an der Theorie O. Dickel's wenig Neues ist — es soll der „gute Kern“ der Theorie F. Dickel's sein — aber seine heutigen Anschauungen bedeuten doch immerhin insofern einen Fortschritt, als er das Entstehen von Drohnen aus unbefruchteten Eiern in der ungestörten normalen Bienenkolonie wenigstens für „gewisse Jahreszeiten“ zugibt.

Die „Möglichkeit“ der Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern.

In seinen einleitenden Bemerkungen schreibt Dickel, dass „schon früher aus den Reihen überzeugter Anhänger dieser Lehre Stimmen laut geworden sind, die die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugeben“. Diese Stimmen mehrten sich. Es haben in der Tat selbst die eifrigsten Verfechter der Dzierzon'schen Lehre (s. z. B. v. Butteler-Reepen, 1911) immer darauf hingewiesen, dass wohl gelegentlich auch einmal ein befruchtetes Ei eine Drohne liefern kann. Auch die Autoren, welche das Geschlechtsbestimmungsproblem bei den Hymenopteren auf Grund zytologischer Untersuchungen erörtert haben (z. B. Schleip, 1912; Armbruster, 1913) heben allgemein hervor, dass eine gelegentliche Entstehung von Hymenopterenmännchen aus befruchteten Eiern sich theoretisch sehr wohl erklären lässt, ebenso wie eine gelegentliche Entstehung von Weibchen aus unbefruchteten Eiern bei den sozialen Hymenopteren. Ich habe ausgeführt (1913), dass es ein Charakteristikum der Hymenopterenmännchen ist, dass sie nur ein Chromosomensortiment besitzen, während die Weibchen der Hymenopteren zwei aufweisen, also die diploide Chromosomenzahl. Nun ist es aber sehr wohl denkbar — schon Schleip (1912) hat hierauf hingewiesen —, dass aus

irgendwelchen Gründen einmal die vom Spermakern stammenden Chromosomen ihre normale Funktion nicht auszuüben vermögen. Der sich entwickelnde Embryo besäße dann zwar beide Chromosomensortimente, aber nur ein „aktives“ Sortiment, das befruchtete Ei würde ein Männchen liefern. Doch es wäre nicht einmal nötig anzunehmen, dass alle Chromosomen des einen Sortimentes funktionsunfähig sind, es müsste ein Defekt des Chromosoms bzw. der Chromosomen, die Träger der Erbfaktoren für das Geschlecht sind, genügen, um die Entstehung eines Weibchens aus dem befruchteten Ei unmöglich zu machen. Die Entstehung eines Weibchens aus einem unbefruchteten Bienenei ließe sich mit der Annahme erklären, dass in dem betreffenden Ei die Reduktionsteilung unterblieben ist. Das Weibchen entstände ähnlich, wie die aus unbefruchteten Eiern sich entwickelnden Weibchen der Blatt- und Gallwespen. Ich brauche wohl kaum noch besonders zu betonen, dass also nach unserer Auffassung die Entstehung einer Drohne aus einem befruchteten bzw. einer Arbeiterin oder Königin aus einem unbefruchteten Bienenei ein pathologischer Vorgang ist. Der eine wie der andere Fall dürfte außerordentlich selten sein. Eine Beobachtung, die für eine Entstehung einer weiblichen Biene aus einem unbefruchteten Ei spräche, ist auch bisher noch nicht gemacht worden³⁾. Für die gelegentliche Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern lassen sich einige Beobachtungen anführen, aber beweisend sind diese Beobachtungen durchaus nicht, denn sie lassen — wir werden im folgenden hierauf noch zurückkommen — auch sehr verschiedene andere Deutungen zu.

Drohnen in Arbeiterinnenzellen.

Der erste „Beweis“ Dickel's, dass Drohnen „recht häufig“ auch aus befruchteten Eiern entstehen, ist die unter verschiedenen Verhältnissen zu beobachtende Tatsache, dass auch aus Arbeiterinnenzellen Drohnen hervorgehen können. Ich will zunächst schildern, welche Erklärung der Anhänger der Dzierzon'schen Lehre dieser Tatsache gibt und dann damit die Dickel'sche Ansicht vergleichen.

Schon des öfteren ist beobachtet worden, dass junge, eben begattete Königinnen anfangs die Arbeiterinnenzellen mit Drohnen-eiern besetzen, um allmählich zu einer völlig normalen Eiablage überzugehen. Ein vorübergehender Defekt an der Muskulatur des Samenblasenganges kann die Ursache sein, dass die Spermapumpe zunächst nicht funktioniert. Es ist auch möglich, dass sich hier der Instinkt, die in Arbeiterinnenzellen abzusetzenden Eier zu be-

3) Es ist für die Art der Beweisführung Dickel's charakteristisch, dass ihm das Fehlen einer solchen Beobachtung genügt, um kategorisch zu erklären: „Es ist ganz unmöglich (von mir gesperrt. N.), dass sich ein unbefruchtetes Bienenei zu einer Arbeitsbiene oder Königin entwickelt.“

fruchten, gewissermaßen verspätet einstellt. So ziemlich in jedem Bienenstocke aber kann man ab und zu einzelne Arbeiterinnenzellen finden, die mit Drohnenlarven besetzt sind, oder auch umgekehrt Drohnenzellen, die Arbeiterinnen enthalten. In diesen Fällen liegt wohl kein Defekt an der Spermapumpe vor, sondern wir haben hier eine der mannigfachen „Instinktsirrungen“ vor uns, wie wir sie im Bienenstaate nicht selten beobachten können. Instinktsirrungen dieser Art können bei verschiedenen Königinnen sehr verschieden häufig vorkommen. Während die einen sich nur selten „irren“, belegen andere ständig einzelne oder gar zahlreiche Zellen mit der falschen Eisorte. v. Buttler-Reepen (1904a) erwähnt mehrere solche Fälle. Ein Bienenzüchter berichtet nach v. Buttler-Reepen sogar, dass eine junge Königin „ihrer Mutter in dieser Unart nachartete“. Natürlich kann es gelegentlich auch vorkommen, dass bei der Ablage eines Eies in eine Arbeiterinnenzelle die Spermapumpe in Funktion tritt, dass aber die Spermatozoen die Mikropyle des Eies nicht erreichen oder gar nicht bis in den Eileiter gelangen, so dass das Ei „gegen den Willen“ der Königin unbefruchtet abgelegt wird. Zumal bei älteren Königinnen, deren Samenvorrat zur Neige geht, wird dieser Fall eintreten, und zwar allmählich immer häufiger, die Drohnen überwiegen schließlich die Arbeiterinnen, und zuletzt ist die Königin nur noch zur Erzeugung von Drohnen fähig. v. Buttler-Reepen, der in seiner soeben erschienenen Biologie (1915) einige der obigen Erscheinungen bespricht, bemerkt dazu: „Vorstehende Tatsachen sind insbesondere sehr beachtenswert für solche, die ohne eingehende Kenntnis der Biologie der Honigbiene über Geschlechtsbestimmungsfragen, Parthenogenesis u. s. w. arbeiten wollen, da durch die Nichtbeachtung solcher Vorkommnisse zahlreiche Irrtümer entstehen können.“

Dickel kennt freilich diese Tatsachen sehr genau, ja er benutzt gerade diese Tatsachen zum Teil als „Beweis“ für seine Theorie. Was zunächst einmal die Beobachtung anbetrifft, dass frisch begattete Königinnen bisweilen anfangs nur Drohnen erzeugen, obwohl sie ihre Eier in Arbeiterinnenzellen absetzen, so bezeichnet Dickel die Erklärung, dass hier der Geschlechtsapparat einen vorübergehenden Defekt aufweist, als „weder anatomisch noch biologisch haltbar“. Die Eier dieser Königinnen sind nach Dickel befruchtet, aber in diesem Falle sind es nicht die Arbeiterinnen, die aus den befruchteten Eiern Drohnen entstehen lassen, sondern die Ursache liegt in den Eiern selbst. Dickel behauptet, dass „mit einer gewissen Regelmäßigkeit der geschilderte abnorme Fall eintritt, wenn die Königin durch ungünstige Witterungsverhältnisse am Begattungsflug längere Zeit verhindert worden war“. Die ersten Eier, welche die betreffende Königin ablegt, sollen infolgedessen überreif geworden sein, und „Eier im Zustande der Ovarialüberreife zeigen

bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln“. Die Wege, die Dickel zur Entstehung von Drohnen führen lässt, sind also recht mannigfaltig! Alle unbefruchteten Eier ergeben Drohnen, ebenso alle befruchteten überreifen Eier, und aus jedem anderen Bienenei vermögen die Arbeiterinnen vermittels ihrer Sekrete eine Drohne zu erziehen. Wir werden weiter unten die Haltlosigkeit der Dickel'schen Theorie der „Überreife“ in einem besonderen Abschnitte dartun, hier sei nur hervorgehoben, dass die Angabe Dickel's, der geschilderte abnorme Fall trete unter den obigen Verhältnissen „mit einer gewissen Regelmäßigkeit“ auf, nichts weiter als eine kühne Behauptung ist, für die er auch nicht die Spur eines Beweises zu erbringen vermöchte.

Dass die gelegentliche Entstehung einer Drohne in einer Arbeiterinnenzelle auf eine Instinktsirring der Königin zurückzuführen ist, diese Erklärung glaubt Dickel ebenfalls ohne weiteres ablehnen zu können. Es sei eine „recht sonderbare Interpretation“, wenn Petrunkevitch (1901) und ich (1913) sagten, die Bienenkönigin „irre“ sich bisweilen. Da ich nicht direkt von einer Instinktsirring gesprochen, sondern mich damit begnügt habe, das Wort „irren“ in Anführungszeichen zu setzen, hat Dickel den Sinn meiner Worte offenbar gar nicht verstanden. Er ist natürlich davon überzeugt, dass diese Drohnen in Arbeiterinnenzellen aus befruchteten Eiern sich entwickelt haben und „beweist“ seine Ansicht durch Mitteilung einer Reihe von Beobachtungen, die verschiedene Bienenzüchter gemacht haben. Auch die übrigen „Beweise“ Dickel's für seine Theorie gründen sich fast ausschließlich auf Beobachtungen von Imkern. Man kann speziell in dem vorliegenden Falle gegen ein solches Verfahren nicht scharf genug protestieren! Niemand wird die großen Verdienste verkennen, die sich Männer wie Dzierzon, v. Berlepsch um die Erweiterung unserer Kenntnisse des Bienenlebens erworben haben. Aber wie bereits zu Dzierzon's Zeiten von kritiklosen Dilettanten -- meist Gegnern Dzierzon's -- „die unrichtigsten, abenteuerlichsten und abgeschmacktesten Behauptungen über die Verteilung der Geschlechtsfunktionen, über Begattung, Befruchtung, Eierlegen der Bienen u. s. w. in vollem Ernste als ausgemachte Wahrheiten hingestellt wurden“ (v. Siebold, 1856), so sind auch heute manche Imker einem wahren „Spekulationswahnsinn“ verfallen, um einen Ausdruck Zander's (1911) zu gebrauchen. Das Verfahren Dickel's ist um so mehr zu beanstanden, als die von ihm angeführten Beobachtungen die gleichen sind, die sein Vater in seinen zahllosen Artikeln als „Beweise“ für seine Theorie gebracht hat. Seit dem Jahre 1900 ist aber immer und immer wieder darauf aufmerksam gemacht worden, dass diese „Beweise“ keine Beweise sind, dass in den Experimenten die oft sehr zahlreichen Fehlerquellen gar nicht oder nicht genügend

berücksichtigt worden sind. Und jetzt, nachdem der Kampf 15 Jahre gedauert hat, wagt es O. Dickel, anstatt auch nur ein einziges eigenes Experiment mit genauem Protokoll vorzulegen, zu behaupten, dass „Fehlerquellen in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden können“! Es dürfte ein fruchtloses Bemühen sein, Dickel sen. und jun. davon zu überzeugen, dass die von ihnen angeführten Experimente und Beobachtungen keinen wissenschaftlichen Wert haben, um aber die Art und Weise O. Dickel's, etwas zu „beweisen“, noch weiter zu charakterisieren, möge auf einige von diesen Experimenten noch näher eingegangen werden.

Der Lehrer der Bienenzucht Meyer, Gadernheim, berichtet Dickel, „besaß ein starkes Volk mit prächtiger Königin. Aus rationellen Gründen unterdrückte er, gegen seine sonstige Gewohnheit, jede Drohnenzellenanlage. Bis Mitte April gelang ihm das. Alle Waben zeigten lückenlosen Arbeiterbau mit entsprechender Brut. ‚Bei genauer Besichtigung zeigten sich in verschiedenen Ecken doch wieder Drohnenzellen, die schleunigst entfernt wurden.‘ Schon nach einiger Zeit trat mitten in der Arbeiterbrut vereinzelt Drohnenbrut auf, die in den folgenden Tagen in so beunruhigendem Maße zunahm, dass er beschloss, die Königin zu töten. Mitleid mit dem prächtigen Tier ließ ihn aber von seinem Vorhaben absehen. Er hing vielmehr dem Volke zwei Drohnenwaben ein ‚in der Erwägung, dass einem richtigen Volk im Sommer auch Drohnenbrut gehört.‘ Als er nach einiger Zeit das Volk wieder revidierte, waren beide Drohnenwaben mit regelrechter Drohnenbrut besetzt, während alle Arbeiterwaben wieder das ursprüngliche Bild, nämlich tadellos geschlossene Arbeiterbrut zeigten.“

Wer mit der Biologie der Bienen vertraut ist, wird das Verhalten der Königin nicht merkwürdig finden. Es ist ein schon des öfteren wiederholtes Experiment, ein Volk im Herbst auf lauter Drohnenbau zu setzen. Die Königin legt dann nach einigem Zögern in die Drohnenzellen befruchtete Eier ab, es entstehen in den Drohnenzellen Arbeiterinnen. Der Trieb, Drohnen zu erzeugen, ist um diese Jahreszeit normalerweise nicht mehr vorhanden, es „versagen“, um mit R. Hertwig (1904) zu sprechen, „in einer solchen Zwangslage die normalen Reflexe oder Instinkte“. Der Versuch des Bienenzüchters Meyer stellt das entgegengesetzte Experiment dar. In einem starken Volke wird mit beginnendem Frühling, wenn die Tracht- und Witterungsverhältnisse günstig sind, der Trieb, Drohnen zu erzeugen, immer mächtiger. Nicht nur bauen die Arbeiterinnen, wo es nur eben möglich ist, Drohnenzellen, falls keine Drohnenwaben vorhanden sind, sondern die Königin sucht auch im ganzen Stocke nach solchen, um ihren Trieb, „Drohneneier“ abzulegen, zu befriedigen (s. Nachtsheim, 1914b). Entfernt man die Drohnenzellen immer wieder, so bringt man auch hier die Königin

in eine Zwangslage, sie setzt „Drohneneier“ in die Arbeiterinnenzellen ab.

Und Dickel's Erklärung? Da die Bienen „in Arbeiterzellen zur Entwicklung kamen, also (von mir gesperrt. N.) sicher befruchtet waren“, ist das Entstehen von Drohnen der Fähigkeit der Arbeitsbienen, „aus Arbeiterlarven Drohnen zu erziehen“, zu verdanken. Noch einige ähnliche Fälle, wo „ausdrücklich (von mir gesperrt. N.) betont wird, dass die entstandenen Drohnen nur befruchteten Eiern entstammen konnten“, führt Dickel an und schließt dann diesen Abschnitt mit folgender Behauptung: „Haben wir somit eine Reihe von Tatsachen kennen gelernt, die beweisen, dass Drohnen nicht unbedingt aus unbefruchteten Eiern entstehen müssen, vielmehr recht häufig auch aus befruchteten Eiern hervorgehen, so dürfen wir wohl ohne Gefahr eines Fehlschlusses die eingangs erwähnte biologische Erscheinung dahin deuten, dass sich die Königin bei ihrer Eiablage nicht ‚geirrt‘ hat, dass vielmehr auch in diesen Fällen, die bald seltener, bald recht häufig vorkommen, aus befruchteten Eiern Drohnen hervorgegangen sind . . . Nicht bei der Königin, sondern bei den Arbeitsbienen ist der ‚Irrtum‘ zu suchen.“ „Mit solchen Bemerkungen wie diese letzten gibt man aber nichts Wissenschaftliches, wie Dr. Dickel jetzt auch wohl empfinden wird. Die Wissenschaft fordert einwandfreie Tatsachen und es wäre besser, nur auf solchem Boden zu arbeiten. Hoffentlich geschieht solches in Zukunft!“ Diesen Vorwurf, den v. Buttler-Reepen O. Dickel bereits vor 11 Jahren (1904b) machen musste, hat dieser leider ganz unbeachtet gelassen, sonst wäre mir diese Kritik erspart geblieben.

Können die Arbeiterinnen aus Arbeiterinnenlarven Drohnen erziehen?

Eine zweite Gruppe von Beobachtungen soll beweisen, dass die Arbeiterinnen aus Arbeiterinnenlarven Drohnen zu erziehen vermögen. Abgesehen von einem stammen auch diese Experimente alle von Imkern, das eine aber rührt von Bresslau (1908b) her, der eine Zeitlang für Dickel sen. eingetreten ist, schließlich aber auch seine Ansichten bekämpft hat. Lassen wir Bresslau zunächst selbst sprechen: „Am 18. März 1905 wurde aus einem kleinen normalen Volke D, das nur auf einer von 6 Arbeiterwaben ein etwa handtellergroßes Brutnest besaß, die Königin und etwa die Hälfte der Bienen entnommen und in einen Versuchskasten E auf dem Nebensande umlogiert. Nach 10 Tagen wurden in dem jetzt weiselosen Volk D, dem die Brutwabe belassen worden war, inmitten der z. T. nach Arbeiterart gedeckelten, z. T. noch ungedeckelten Brut neben 5 Weiselzellen 6 hochgedeckelte, also Drohnenlarven enthaltende Zellen beobachtet. Später kamen noch mehrere hinzu, am 9. April habe ich notiert: in Stock D zahlreiche junge Drohnen.“

Da bis dahin seit dem Beginne des Experiments nur 28 Tage, also der Zeitraum, der ungefähr der normalen Entwicklungsdauer von Drohnen entspricht, verflossen waren, so können diese Drohnen nur aus der am 18. März in den Arbeiterzellen des anscheinend normalen Völkchens vorhanden gewesenen Brut, nicht aber, wie man sonst vielleicht annehmen könnte, aus den Eiern drohnenbrütig gewordener Arbeiterinnen hervorgegangen sein. Die Königin, von der diese Eier abgelegt worden waren, hatte inzwischen im Kasten E regelrechte Arbeiterbrut abgesetzt und erwies sich auch späterhin als durchaus normal.“ Dieses Resultat scheint in der Tat zunächst sehr zugunsten Dickel's zu sprechen. Aber hören wir, was Bresslau weiter sagt: „Trotz wiederholter mehrjähriger Bemühungen ist es mir aber nicht gelungen, den Versuch noch einmal mit ähnlichem Ergebnis zu wiederholen. Ich bin daher nicht in der Lage, nach dem nur einmaligen positiven Ausfall dieses Versuches . . . Dickel's Deutung dieser Experimente ohne weiteres akzeptieren zu können. Denn bei der Singularität des Ergebnisses sind auch noch eine Anzahl anderer Erklärungsmöglichkeiten denkbar und jedenfalls nicht auszuschließen.“ Bresslau äußert sich nicht näher über diese Erklärungsmöglichkeiten, dass solche gegeben sind, erscheint auch mir sicher. Eine Erklärung wäre z. B. diese: Die Königin verhielt sich nicht ganz normal bei der Eiablage, sie legte außer befruchteten Eiern auch unbefruchtete in Arbeiterinnenzellen. In dem weisellosen Volke (D) wurden die aus diesen Eiern entstehenden Drohnenlarven gepflegt, in dem Völkchen mit Königin (E) hingegen war der Trieb, Drohnen aufzuziehen, jedenfalls nicht vorhanden, die jungen Drohnenlarven wurden von den Arbeiterinnen immer wieder entfernt und konnten so von Bresslau nicht beobachtet werden. Dass Drohnen und Drohnenlarven zu gewissen Zeiten im Bienenstock nicht geduldet werden, ist ja eine allbekannte Tatsache. Eine Beobachtung, die ich vor einigen Jahren gemacht habe (1914b), scheint mir dafür zu sprechen, dass die Arbeiterinnen die verschiedenen Eier nicht zu unterscheiden vermögen, wohl aber selbst die kleinsten Drohnenlarven von den Arbeiterinnenlarven; erst diese wurden entfernt. Es gibt, wie gesagt, noch einige andere Möglichkeiten, das Resultat des Bresslau'schen Experiments zu erklären. Es möge dieser Hinweis genügen. Soviel geht jedenfalls schon aus dem Gesagten hervor, dass bei Experimenten mit Bienen sehr zahlreiche Faktoren zu berücksichtigen sind, und dass nur Experimente mit ganz genauem Protokoll Wert für uns haben. Nur in solchen Fällen lässt sich entscheiden, ob wirklich die Fehlerquellen nach Möglichkeit ausgeschlossen, ob also die aus dem Experiment gezogenen Schlüsse berechtigt sind.

Dickel führt einige Beispiele dafür an, dass in weisellos gewordenen Völkern bisweilen in nachträglich zu Drohnenzellen um-

gebauten Arbeiterinnenzellen Drohnen entstehen, verschweigt aber ganz die sicher auch ihm bekannte Tatsache, dass häufig in weisellos gewordenen Völkern, die nur bestiftete Arbeiterinnenzellen besitzen, die Arbeiterinnen vergeblich den Versuch machen, aus den „Arbeiterinneneiern“ Drohnen zu erziehen. Im ersten Falle waren einige unbefruchtete Eier in die Arbeiterinnenzellen abgesetzt worden, im zweiten Falle nicht, und deshalb bemühten sich die Arbeiterinnen hier vergeblich, Arbeiterbrut in Drohnenbrut zu verwandeln. So sagt der Anhänger der Dzierzon'schen Lehre. Dickel sagt, die Eier waren in Arbeiterzellen abgesetzt worden, also sicher befruchtet, das Geschlecht haben die Arbeiter durch ihre Sekrete bestimmt. Weshalb ist es aber dann den Arbeitern nur gerade in den von Dickel zitierten Fällen möglich gewesen, aus Arbeitereiern oder -larven Drohnen zu erziehen, weshalb fehlt ihnen sonst diese Möglichkeit? Auf diese Frage vermag uns Dickel keine Antwort zu geben. v. Buttel-Reepen (1901), der einige in einem weisellosen Volke in nachträglich zu Drohnenzellen umgebauten Arbeiterinnenzellen zur Entwicklung gekommene Bienen untersuchte, stellte fest, dass es typische Arbeiterinnen waren. Das wahrscheinlich veränderte Futter — bzw. das andere Sekret, wie Dickel will — hatte keinen Einfluss auf das Geschlecht ausgeübt.

Schon mehrmals sind Königinnen beobachtet worden, die unfähig waren, Drohneneier abzulegen. Aus allen in die Drohnenzellen abgesetzten Eiern gingen Arbeiterinnen hervor, obwohl der Trieb, Drohnen zu erzeugen und aufzuziehen, bei Königin und Arbeiterinnen vorhanden war. Grobben (1895) z. B. beschreibt einen solchen Fall. Er spricht die Vermutung aus, dass eine „Nervenschwäche“ die Ursache der Erscheinung war. Die Königin hatte die Spermapumpe „nicht in ihrer Gewalt und konnte bei der Eiablage einen Zufluss von Sperma nicht hemmen.“ Auch diese Fälle, die er ebenfalls mit seiner „Sekrettheorie“ nicht zu erklären vermag, erwähnt Dickel nicht.

Doch ist die Frage, ob die Arbeiterinnenlarven „intermediäre Formen“ sind und eine Beeinflussung der Larven für das Geschlecht von Bedeutung ist, überhaupt noch diskutabel? Ich glaube mit Zander (1914, 1915) und v. Buttel-Reepen (1915) diese Frage verneinen zu müssen. Schon Petrunkevitch (1903) hat darauf hingewiesen, dass sich das Geschlecht eines Bienenembryos vor dem Ausschlüpfen bereits deutlich als männlich oder weiblich zu erkennen gibt. Bei dem weiblichen Embryo (aus der Arbeiterinnenzelle) ist die Zahl der Geschlechtszellen wesentlich geringer als bei dem gleich alten männlichen (aus der Drohnenzelle). Da diese Arbeit Petrunkevitch's sich in manchen Punkten als unzuverlässig erwiesen hat, ist es um so erfreulicher, dass in jüngster Zeit Zander (1914, 1915) die nachembryonale Entwicklung der Ge-

schlechtsorgane bei Königin, Drohne und Arbeiterin eingehend studiert hat und zu ähnlichen Resultaten wie Petrunkevitch gekommen ist. „Die von frühester Jugend an scharf geprägten Geschlechtsmerkmale der Königin und Drohne“, sagt Zander in seiner demnächst erscheinenden Arbeit (1915)⁴⁾, „gestatten ein sicheres Urteil über den sexuellen Charakter der Arbeiterin. Wie schon Koshevnikov betonte und Herr Meier (der Mitarbeiter Zander's. N.) jetzt über jeden Zweifel erhoben hat, besitzt die Arbeitsbiene am Beginne ihres Larvenlebens bereits die vollkommene Organisation einer Königin. Bei keinem Teile ihres primitiven Geschlechtsapparates kann darüber auch nur der leiseste Zweifel bestehen. Die Ausbildung der Imaginalscheiben, der Verlauf der Genitalstränge und der Bau der Genitaldrüsen sind von frühester Jugend an typisch weiblich“. Auch bei den solitären Bienen ist das Geschlecht bereits sehr frühzeitig zu erkennen (s. Armbruster, 1913). Die vorläufige Mitteilung Zander's (1914) dürfte Dickel bei der Niederschrift seines Artikels noch nicht bekannt gewesen sein, die Feststellungen Petrunkevitch's und vor allem Armbruster's kannte er jedenfalls. Trotzdem erwähnt er sie mit keinem Worte und behauptet, durch seine Darlegungen den Beweis erbracht zu haben, „dass die Arbeiterlarven intermediäre Formen darstellen“!

Die Übertragungsexperimente.

„Eine sehr entscheidende Rolle bei der Beurteilung unserer Frage“, so beginnt Dickel seinen nächsten „Beweis“, „spielen die Übertragungsversuche. Hier ist allerdings große Vorsicht geboten, denn nirgends fließen die Fehlerquellen so reichlich wie bei diesen Versuchen. Ich werde mich daher auf zwei, jeder Kritik standhaltende Beispiele beschränken. Nach einigen allgemeinen Bemerkungen folgen die beiden Experimente, ebenfalls von Imkern ausgeführt. 1904 schrieb O. Dickel noch von den gleichen Experimenten, die er persönlich zusammen mit seinem Vater gemacht hatte: „Wenngleich es mir natürlich nicht möglich ist, mit aller Bestimmtheit zu behaupten, dass jede Fehlerquelle vermieden, jeder Irrtum völlig ausgeschlossen ist — das wird man überhaupt nur bei einem Bruchteile aller physiologischen Experimente tun können — so kann ich doch die Versicherung abgeben, dass Dickel stets mit größter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit vorgegangen ist.“ Heute heisst es von den beiden aus dem Jahre 1898 stammenden Experimenten der Gesinnungsgenossen seines Vaters: „Fehlerquellen können in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden.“ Um so viel unkritischer ist O. Dickel inzwischen geworden!

4) Herr Prof. Zander hatte die Freundlichkeit, mir diese Stelle aus seinem Manuskript zur Verfügung zu stellen.

Betrachten wir kurz die von Dickel zitierten Experimente und sehen wir, ob hier wirklich „Fehlerquellen unmöglich nachgewiesen werden können“! In beiden Experimenten wurden im Juli (am 13. bzw. 21. Juli) in Drohnzellen abgesetzte Eier in Weisel- bzw. Arbeiterinnenzellen übertragen und die Waben mit diesen Eiern weisellosen Völkern beigegeben. In beiden Fällen zogen die Arbeiterinnen aus den angeblichen „Drohneiern“ Königinnen. Ich bin ganz mit Dickel einverstanden, wenn er sagt, dass zur Erklärung dieser Experimente „die Angaben über die Zeit der Eiablage uns eine Handhabe bieten“. „In beiden Fällen“, sagt er weiter, „wurden die Eier im Monate Juli in Drohnzellen abgesetzt, zu einer Zeit also, zu der normalerweise Drohnen nicht mehr entstehen (von mir gesperrt. N.), oder um mit dem Imker zu sprechen, der Drohntrieb erloschen ist. Da um diese Zeit, wie der Versuch Heck's beweist, die Eier in der Regel befruchtet sind, auch wenn sie in Drohnzellen abgelegt werden (von mir gesperrt. N.), so wird es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die begattete Königin während der Schwarmzeit in Drohnzellen ausschließlich unbefruchtete Eier, mit dem Abflauen des Triebes nach Erzeugung von Geschlechtstieren mehr und mehr befruchtete, unter Umständen ausschließlich befruchtete Eier absetzt.“ Diesen Folgerungen Dickel's stimme ich, wie gesagt, vollkommen zu. Aber was berechtigt Dickel anzunehmen, dass die von Heck aus Drohnzellen in Weiselzellen übertragenen Eier in ihren ursprünglichen Zellen Drohnen ergeben hätten? Dickel sagt selbst, dass in dem betreffenden Volke der „Drohntrieb“ erloschen war. In einem Volke aber, in dem der Drohntrieb erloschen ist, bestiftet die Königin normalerweise die Drohnzellen überhaupt nicht. Sie bestiftet sie nur dann, wenn ihr andere Zellen nicht zur Verfügung stehen, oder wenn man eine Drohnwabe mitten in das Brutnest hängt, da leere Waben dort nicht geduldet werden. Diese Eier sind allerdings in der Regel befruchtet, aber es entstehen dann aus diesen befruchteten Eiern — vergl. das oben besprochene Experiment — auch keine Drohnen sondern Arbeiterinnen. Ich habe bereits an anderer Stelle (1914b) darauf hingewiesen, dass es sehr wohl möglich ist, selbst im August noch wirkliche „Drohneier“, d. h. unbefruchtete Eier, in Drohnzellen zu erhalten, nämlich dann, wenn man das Erlöschen des Drohntriebes durch geeignete Mittel verhindert bzw. hinauschiebt. Ich habe in den Monaten April, Mai, Juni, Juli und August des Jahres 1911 viele Hunderte von Eiern aus Drohnzellen fixiert. Ich habe kein befruchtetes Ei darunter gefunden.

Die Kreuzungsexperimente.

Was die Kreuzungsexperimente mit verschiedenen Bienenrassen anbetrifft, die von Dickel ebenfalls als „Beweis“ für seine Theorie

angeführt werden, so verweise ich auf meine früheren Ausführungen (1913). Hier möchte ich nur die Angaben Dickel's über Cuénot's Schlussfolgerungen aus seinen Experimenten richtigstellen und zugleich zeigen, in welcher unverantwortlicher Weise Dickel die Ansichten anderer Autoren entstellt. Cuénot (1909) untersuchte die Nachkommen einer schwarzen Bienenkönigin, die von einer gelben Drohne begattet worden war. Die weiblichen Nachkommen hatten alle Hybridencharakter, die ungefähr 300 untersuchten Drohnen aber waren fast alle schwarz wie die Mutter. Nur zwei wiesen ein breites gelbes Band auf dem ersten Hinterleibsring auf. Wie ist das Auftreten dieser beiden Drohnen zu erklären? Cuénot selbst äußert verschiedene Vermutungen. „Ces deux mâles à bandes peuvent être des hybrides, des variants ou des émigrants de ruches lointaines; l'hypothèse la plus vraisemblable serait celle des variants.“ Ich habe dem hinzugefügt, dass die Angaben Cuénot's auch nicht ausschließen, dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also einem Hybriden, stammten. Wie sich unsere Angaben im Munde Dickel's umgestalten, zeigt folgender Satz: „Cuénot konnte sich ihr Auftreten nicht erklären, wogegen Nachtsheim die Behauptung aufstellt: „dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also von einem Hybriden abstammten.“ Während es an dieser Stelle (S. 742) heisst, Cuénot habe sich das Auftreten der beiden Drohnen nicht erklären können, schreibt Dickel auf S. 720, Cuénot sei „auf Grund von Vererbungserscheinungen bei Kreuzungen der französischen und italienischen Rasse“ zu der Anschauung „gezwungen“, dass gelegentlich auch aus befruchteten Eiern Drohnen entstehen. Cuénot schließt seine Abhandlung mit den Worten: „Somme toute, le résultat que j'ai obtenu, bien que passible de critiques, parle contre l'opinion de Dickel et de Kuckuck, et confirme la théorie de Dzierzon.“

Die von mir ausgesprochene Vermutung kritisiert Dickel mit folgenden Worten: „Also nur um diesen Fall ins Dzierzon'sche Schema zu zwängen, greift er zu einer Erklärung, die mit dem scheinbar (von mir gesperrt. N.) nie durchbrochenen Gesetze unvereinbar ist, dass in Gegenwart einer normalen Königin Arbeitsbienen niemals zur Eiablage schreiten.“ Im Gegensatz hierzu liest man auf S. 774, dass bei der deutschen Rasse „der Streit um die sogen. Drohnenmütterchen nie zu Ende gekommen ist“; die diesbezüglichen Angaben der Autoren seien „sicherlich nicht völlig aus der Luft gegriffen“. Meine Vermutung — um mehr handelt es sich ja nicht — ist also doch wohl auch nach Dickel nicht ganz und gar unberechtigt.

Gibt es „überreife“ Bieneneier?

Ich habe bereits Dickel's Theorie der „Überreife“ erwähnt. Königinnen, die einige Zeit am Begattungsausfluge verhindert wurden,

sollen zunächst nur Drohnen erzeugen, da ihre Eier „überreif“ geworden sind, und „Eier im Zustande der Ovarialüberreife zeigen bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln, die bei langer Einwirkung der sie bedingenden Faktoren sich bis zur ausschließlichen Produktion von Drohnen steigern kann.“ Beobachtungen Huber's (1814) bilden für Dickel den Anlass zu dieser Behauptung. Eine Königin, die längere Zeit am Begattungsausfluge gehindert worden war, schließlich aber doch noch den Hochzeitsflug ausführte, erzeugte ausschließlich Drohnen, obwohl sie nach Huber „mit den unzweideutigen Zeichen der Befruchtung“ zurückgekehrt war. Dickel genügt diese Angabe Huber's als Beweis dafür, dass die von dieser Königin abgesetzten Eier befruchtet waren, und für ihn „bleibt nur die Annahme, dass in der Verzögerung des Begattungsfluges, mit anderen Worten in der Überreife der Ovarialeier die Ursache zu suchen ist“ (S. 744). Vergleichen wir hiermit, was Dickel auf S. 790f. sagt: „Auch Autoren, die durchaus auf dem Boden der Dzierzon'schen Lehre stehen, haben darauf hingewiesen, dass die Eier erst unter dem Einflusse der Begattung voll ausreifen. Es besteht die, allerdings wenig beachtete Tatsache, dass unbegattete Königinnen viel weniger fruchtbar sind wie begattete, dass sie nach Absetzen einer verhältnismäßig geringen Zahl von Eiern ihre Tätigkeit beschließen . . . Unter dem Einfluss der stattgehabten Kopula geht mit dem Legetier eine so starke Veränderung vor sich, dass es nach 24—36 Stunden kaum wieder zu erkennen ist.“ Diese Angaben Dickel's sind vollkommen richtig. Ich habe junge, noch nicht begattete Königinnen untersucht. Ihre Eierstöcke sind winzig im Vergleich zu denen einer jungen Königin auch nur kurze Zeit nach der Begattung. Während hier die Ovarien den größten Teil des ganzen Hinterleibes ausfüllen und die Eiröhren reife Eier in großer Zahl enthalten, lehren Schnitte durch das Ovar einer unbegatteten Königin, dass bei dieser selbst die ältesten Eier noch nicht in die Wachstumsperiode eingetreten sind. Wohl sind die Nährkammern und die Eikammern im unteren Teile der Eiröhren bereits deutlich abgegrenzt, aber die Eizellen übertreffen die Nährzellen erst wenig an Größe, und auf diesem Stadium, das schon von der Puppe erreicht wird, bleiben die Ovarien zunächst stehen. Erst die Begattung ist für die Eier der Anreiz zur Weiterentwicklung. Unterbleibt die Begattung, so erfolgt erst nach längerer Zeit die Weiterentwicklung der Eier, aber auch dann reift nur, wie ja auch Dickel hervorhebt, eine verhältnismäßig geringe Zahl von Eiern⁵⁾. Wenn Dickel also die Feststellung R. Hertwig's, dass bei

5) Nicht nur bei der Honigbiene hat die Begattung einen solch außerordentlichen Einfluss auf die Entwicklung des weiblichen Keimstockes. Unbegattete Schmetterlingsweibchen verhalten sich ganz ähnlich wie die unbegattete Bienen-

Fröschen Überreife der Eier männchenbestimmend wirkt, verallgemeinern will, so vergisst er ganz, dass bei der Honigbiene die Vorbedingungen für ein Überreifwerden der Eier gar nicht gegeben sind. Und selbst wenn man zugeben wollte, es könnte das längere Verweilen der jungen Eizellen auf dem genannten Stadium bei der Honigbiene den gleichen Effekt haben wie das längere Verweilen der Eier im Uterus bei den Fröschen, so wäre gar nicht einzusehen, weshalb in dem von Huber mitgeteilten Falle sich die späteren Eier, die bei der begatteten Königin ständig aus Ovogonien erzeugt werden, genau so verhielten wie die ersten.

Die Zwitterbienen.

Auch die Zwitterbienen sollen überreifen Eiern entstammen, Eiern, „die eine je nach dem Grade der Überreife stärkere oder schwächere Tendenz zur Bildung des männlichen Geschlechts besaßen.“ Ich glaube, auf eine weitere Diskussion der Dickel'schen Theorie der Überreife verzichten zu können.

Wir haben hiermit alle „Beweise“ Dickel's für das „recht häufige“ Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern einer Kritik unterzogen. Das nächste Kapitel des Dickel'schen Aufsatzes betitelt sich: „Was ist die Ursache der geschlechtlichen Differenzierung der indifferenten Formen?“ Wir können uns nach den bisherigen Ausführungen ein Eingehen auf dieses Kapitel versagen. Neben einer Reihe von Unrichtigkeiten enthält es — das sei hier nicht unerwähnt gelassen — einen interessanten Versuch O. Dickel's. Er zeigt, „dass der Futterbrei, der in Königin-, Drohnen- und Arbeiterzellen abgesetzt wird, spezifisch verschieden voneinander ist.“ Diese Feststellung ist nicht neu, aber der Weg, auf dem Dickel zu seinem Resultat kommt, ist noch nicht gegangen worden.

Dickel behandelt dann weiter die Frage: „Gilt die Dzierzon'sche Theorie für andere Hymenopteren?“ Er beantwortet natürlich die Frage im negativen Sinne. Ich kann mir ein Eingehen auf dieses Kapitel um so eher ersparen, als Kollege Armbruster demnächst Dickel eine Antwort auf seine Behauptungen geben und zugleich neue Beweise für die Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre erbringen wird.

Auf Grund des Gesagten komme ich zu folgenden Resultaten:

Die Ausführungen Otto Dickel's sind nicht geeignet, die Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre auch nur irgend-

königin (s. z. B. die Experimente Klatt's, 1913). Auch bei *Dinophilus* ist das Verhalten des begatteten Weibchens sehr verschieden von dem des unbegattet gebliebenen (s. Nachtsheim, 1914a).

wie in Zweifel zu ziehen. Es wird auch von den Anhängern der Dzierzon'schen Lehre die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugegeben, aber es liegt bisher kein wissenschaftlicher Beweis für eine solche Entstehung einer Drohne vor, geschweige denn dafür, dass zu gewissen Jahreszeiten Drohnen recht häufig aus befruchteten Eiern sich entwickeln. Dickel's Behauptung, dass die Arbeiterlarven intermediäre Formen darstellen, ist nicht einmal mehr diskutabel. Auch die übrigen Behauptungen sind nicht mehr als zum Teil sehr kühne Spekulationen, denen jegliche exakte Grundlage fehlt.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster, L. 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. f. Zellf., Bd. XI.
- Baltzer, F. 1914. Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Mitteil. aus d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. XXII.
- Bresslau, E. 1908a. Die Dickel'schen Bienenexperimente. Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. II. Zool. Anz., Bd. XXXII.
- 1908b. Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu Dickel's, v. Buttels und meinen Bienenexperimenten. Zool. Anz., Bd. XXXIII.
- Buttel-Reepen, H. v. 1901. Charakteristisches zur neuen Lehre. Bienenwirtsch. Centralbl., 37. Jahrg.
- 1904a. Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 14. Vers.
- 1904 b. Bemerkungen zu dem Aufsätze O. Dickel's „Entstehen Drohnen aus befruchteten Eiern?“ Bienenwirtsch. Centralbl., 40. Jahrg.
- 1911. Das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern, zugleich Darstellung der Cameron'schen Lehre. Bienenwirtsch. Centralbl., 47. Jahrg.
- 1915. Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig.
- Cuénot, L. 1909. Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. scient. de la France et de la Belgique. Tome XLIII, sér. 7, vol. 1.
- Dickel, O. 1904. Entstehen Drohnen aus befruchteten Eiern? Bienenwirtsch. Centralbl., 40. Jahrg.
- 1914. Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl., Bd. XXXIV.
- Grobbe, C. 1895. Über eine Bienenkönigin, welche unfähig war, Drohneier abzulegen. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. XLV.
- Hertwig, R. 1904. Diskussionsbemerkung zu dem Vortrage v. Buttels-Reepen's „Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse . . .“ Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 14. Vers.
- 1905. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 15. Vers.
- Huber, Fr. 1814. Nouvelles observations sur les abeilles. Paris et Genève.

