

Die Füllung der Spermatheka der Bienenkönigin Aktive Wanderung oder passiver Transport der Spermatozoen?*

FRIEDRICH RUTTNER und GUDRUN KOENIGER
Institut für Bienenkunde der Universität Frankfurt a. M., Oberursel

Eingegangen am 13. Februar 1971

The Filling of the Spermatheca of the Honey Bee Queen Active Migration or Passive Transport of the Spermatozoa ?

Summary. When the spermathecal glands are removed from young unmated queens and they are then naturally mated or artificially inseminated, only a small number of spermatozoa reach the spermatheca. Turgor of the spermatheca is at the same time reduced. Removal of one branch of the gland has very little effect.

When intact queens are inseminated with damaged spermatozoa, the spermatheca remains almost empty. Paralysis of the skeletal muscles in the queens abdomen caused by *Microbracon* poison results in a sharp reduction of sperm entering the spermatheca. Under such conditions, the sperm is not removed from the oviducts.

From these experiments it is concluded, that transfer of spermatozoa out of the oviducts into the spermatheca is a complex process in which the muscles of the queen, as well as the fluid of the spermatheca and its glands, and the individual movements of the spermatozoa take part.

Zusammenfassung. Werden bei unbegatteten Jungköniginnen die Spermathekaldrüsen operativ entfernt, dann gelangt nach natürlicher Paarung oder instrumenteller Insemination nur eine geringe Zahl von Spermatozoen in die Spermatheka, außerdem sinkt der Turgor der Samenblase; die Entfernung nur eines Drüsenastes hat kaum einen Effekt. Werden intakte Königinnen mit geschädigten Spermatozoen besamt, dann bleibt die Spermatheka fast leer.

Nach Lähmung der Skelettmuskulatur der Königin durch *Microbracon*-Gift wird ebenfalls die Füllung der Spermatheka stark reduziert, und das Sperma wird nicht aus den Ovidukten entleert.

Aus diesen Experimenten ergibt sich, daß der Transfer der Spermatozoen aus den Ovidukten in die Spermatheka als ein komplexer Vorgang zu verstehen ist, an dem sowohl die Muskulatur der Königin, die Flüssigkeit der Spermatheka und ihrer Drüse sowie die Eigenbewegungen der Spermatozoen beteiligt sind.

Unmittelbar nach der Rückkehr vom Hochzeitsflug findet sich in der Spermatheka der Bienenkönigin nur eine geringe Zahl von Spermatozoen. Die weiten, dehnbaren lateralen Ovidukte enthalten aber große Spermienmassen (10—150 Mill. Spermatozoen). 24 Std später sind die Ovidukte leer, die Spermatheka hingegen ist mit 3—7 Mill. Spermato-

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

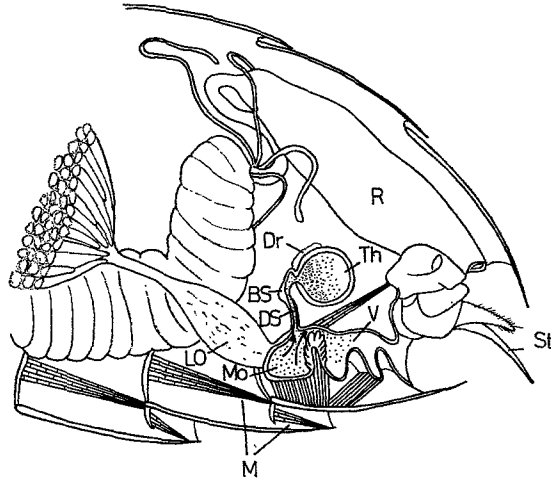


Abb. 1. Fortpflanzungsorgane einer Bienenkönigin kurz nach der Besamung. *BS* Bresslausche Samenpumpe; *Dr* Spermathekaldrüse; *DS* Ductus spermaticus; *LO* lateraler Ovidukt, erweitert durch Sperma; *MO* medianer Ovidukt, gefüllt mit Sperma (punktiert). Pfeile: Strömungsrichtung des durch Muskelkontraktionen caudad gepreßten Spermas. *M* Retraktor- und Extensormuskeln zwischen den Sterniten; *R* Rectum; *St* Stachel; *Th* Spermatheka; *V* Vagina

zoen prall gefüllt. In dieser Zeitspanne wurde also ein kleiner Teil der Spermien aus den Ovidukten durch den Ductus spermaticus ($\varnothing 25\mu$) in die Spermatheka transferiert, während der größere Teil durch die Vagina ausgeschieden wurde (Abb. 1; Übersicht über die ältere Literatur bei Ruttner, 1956).

Über den Vorgang dieser Transferierung wurden verschiedene Vorstellungen entwickelt:

1. Aktive Einwanderung der Spermatozoen (Bishop, 1920).
2. Passiver Transport durch Kontraktion der Muskulatur der Ovidukte und der Abdominalsklerite (Berlepsch, 1860) oder des Ductus spermaticus („Samenpumpe“, Bresslau, 1905).
3. Kombination von aktiver Lokomotion und passivem Transport, wobei der Aktivität der Spermatozoen vor allem die Bedeutung einer Orientierung zukommt (Ruttner, 1956).

Bei anderen Insekten scheint in bestimmten Fällen eine aktive Einwanderung (*Drosophila*, Nonidez, 1920; *Bombyx*, Weidner, 1934; Omura, 1938), in anderen passiver Transport (*Rhodnius*, Davey, 1958) zu erfolgen. Ob bei der Füllung der Spermatheka aber eine gerichtete Lokomotion der Spermatozoen überhaupt eine Rolle spielt, ist experimentell bis jetzt noch nicht erwiesen („Whether kineses play any part in the transport of spermatozoa in insects is uncertain“. Davey, 1965).

Die „Wanderung“ der Spermatozoen in die Spermatheka kann auch das Ergebnis einer bloßen Aktivierung ohne Richtungskomponente sein.

Durch Eingriffe an lebenden Königinnen vor und nach der Besamung soll versucht werden, den Vorgang des Spermatransfer einer Klärung näher zu bringen.

1. Entfernung der Spermathekadrüsen

Durch Anwendung einer kürzlich entwickelten Methode gelingt es, die Spermathekadrüse bei Königinnen verschiedenen Alters zu exstirpieren und die Tiere dann bei völlig normalem Verhalten mehrere Monate lang am Leben zu halten (Koeniger, 1970). In drüsenlosen Spermatheken verlieren die Spermien sehr rasch ihre Befruchtungsfähigkeit, und in vielen Fällen tritt mit der Zeit auch eine Minderung der Beweglichkeit ein.

Bei einer Anzahl von Königinnen wurden *vor* der Besamung im Alter von 1—4 Tagen die Spermathekadrüsen operativ entfernt. Diese Königinnen verhielten sich in der Folge ganz normal und unternahmen wie andere Königinnen mehrere Hochzeitsflüge, die sämtlich registriert wurden. Ein Teil der Königinnen wurde sehr rasch, schon am 1. oder 2. Ausflug, begattet — ganz entsprechend dem relativ hohen Alter, in dem sie sich befanden. Um die Verluste so gering als möglich zu halten, wurde den meisten Königinnen nach der ersten Begattung (kenntlich an dem „Begattungszeichen“) kein weiterer Ausflug gestattet. Nur 2 Königinnen (Nr. 27 und 30) konnten noch auf einem zweiten Paarungsflug begattet werden, 3 Königinnen wurden anstelle eines Paarungsfluges instrumentell besamt; eine davon (Nr. 90) an ihrem 6. Lebenstag, 2 weitere (Nr. 2 und 3), die keinen natürlichen Hochzeitsflug unternommen hatten, im Alter von 4 Wochen.

Von 19 operierten Königinnen gingen 7 unmittelbar nach der Operation bzw. beim Zusetzen zu den Bienen verloren; 12 konnten also zum Hochzeitsflug aufgestellt werden. Da 2 Königinnen unmittelbar bzw. wenige Stunden nach Rückkehr vom Hochzeitsflug von ihren eigenen Bienen angefallen und getötet wurden (also zu einem Zeitpunkt, zu dem sich die Hauptmenge des Spermas noch in den Ovidukten befand), konnten 10 ausgewertet werden (Tabelle 1).

Wie bei der Präparation bestätigt werden konnte, war bei 3 Königinnen nur einer der beiden Drüsenäste entfernt worden. Mit einer Spermienzahl von 1,5—2,5 Mill. (Zählung in einer Hämocyten-Zählkammer nach Fuchs-Rosenthal) wurden Werte gefunden, die nur in mäßigem Umfang von den Normalwerten abweichen (nach Woyke, 1966, befinden sich in der Spermatheka normaler Königinnen nach *einem*

Tabelle 1. Zustand von Spermatheka und Ovidukten und Füllung der Spermatheka von Königinnen, die nach Operation der Spermathekaldrüsen natürlich oder künstlich besamt wurden. 3 Königinnen im oberen Abschnitt: nur 1 Drüsenast entfernt; 7 Königinnen im unteren Abschnitt: beide Drüsenäste entfernt

Nr. der Königin	Alter bei Besamung	Zeitspanne zwischen Besamung/Präparation (Tage)	Zustand der Spermatheka	Sperma in den Ovidukten	Spermien in der Spermatheka	Bemerkungen
21	18	17	prall	—	1500000	1 Drüsenast intakt. Erzeugt Arbeiter-Brut
50	19	7	prall	—	2500000	1 Drüsenast intakt
90	6	22	prall	—	2000000	Inseminiert mit 6 μ l. 1 Drüsenast intakt. Erzeugt Arbeiter-Brut.
25	18	18	gedellt	—	7000	Erzeugt nur Drohnenbrut
27	19	1	schlaff	—	100000	2mal Begattungszeichen
30	18	17	gedellt	—	20000	Erzeugt nur Drohnenbrut. 2mal Begattungszeichen
51	21	6	gedellt	—	20000	
59	21	6	gedellt	—	10000	
2	28	3	gedellt	Spermaballen rechts ^a	100000	Kein Hochzeitsflug — inseminiert mit 5 μ l
3	28	5	gedellt	—	60000	Kein Hochzeitsflug — inseminiert mit 6 μ l

^a Diese Königin wurde nach der Besamung nicht in einem Käfig mit einigen Begleitbienen gehalten. Unter diesen Bedingungen wird aber häufig das Sperma nur unvollständig oder verzögert aus den Ovidukten entfernt (Vesely, 1970).

erfolgreichen Paarungsflug im Durchschnitt 3,9 Mill. Spermatozoen; Grenzwerte 1,4—4,9 Mill.; nach einer künstlichen Besamung mit 6 μ l Sperma wie bei Königin Nr. 90 wären 4,12 Mill. Spermatozoen zu erwarten).

Bei den übrigen 7 Königinnen waren die Drüsen restlos entfernt, bzw. die Verbindung des einen noch verbliebenen Drüsenastes mit dem Ausführungsgang unterbrochen (Nr. 27).

Die Füllung der Spermatheka war in all diesen Fällen überaus gering: Mit 7000—100000 Spermatozoen (\varnothing 49570) entsprach sie nur 0,5—2% der normalen Füllung. Die Menge des bei der Copula aufgenommenen Spermas scheint den Füllungsgrad nicht zu beeinflussen, denn bei Königinnen mit zwei erfolgreichen Paarungsflügen war die Spermienzahl nicht merklich höher.

Die Spermatheken, bei denen beide Drüsenäste abgetrennt worden waren, hatten ihren normalen Turgor verloren und waren schlaff oder eingedellt. Dieselbe Erscheinung ist bei operierten älteren Königinnen (mit gefüllter Spermatheka) festzustellen (Koeniger, 1970). Wo hingegen nur ein einziger Drüsenast entfernt worden war, blieb der Turgor unverändert (Tabelle 1).

Königinnen, die nur 100000 Spermatozoen oder weniger enthalten, werden entweder sofort oder nach sehr kurzer Zeit „drohnenbrütig“, das heißt sie legen nur unbefruchtete Eier.

2. Besamung mit geschädigten Spermatozoen

Begattete Königinnen, deren Spermathekaldrüsen entfernt worden sind, legen ausschließlich unbefruchtete Eier. Die gespeicherten Spermatozoen gelangen also nicht zur Befruchtung, sie zeigen aber nach Verdünnung mit physiologischer Kochsalzlösung selbst dann noch eine mehr oder weniger gute Aktivität, wenn die Operation schon 2 $\frac{1}{2}$ Monate zurück liegt (Koeniger, 1970). Häufig scheint die Beweglichkeit bei mikroskopischer Betrachtung sogar vollkommen intakt. Um diesen Widerspruch zu klären, wurde das Sperma aus den Spermatheken von 4 operierten Königinnen entnommen und zur Besamung von 4 Jung-Königinnen verwendet. Obwohl die Drüsen schon 19—71 Tage vorher entfernt worden waren, erwiesen sich dabei die Spermatozoen in allen Fällen nach Verdünnung mit physiologischer Kochsalzlösung als normal beweglich. Das Ergebnis der Besamungen ist in Tabelle 2 dargestellt: Nur eine ganz geringe Zahl der Spermatozoen hatte die Spermatheka erreicht.

Aus diesem Ergebnis kann der Schluß gezogen werden, daß die Spermatozoen aus drüsenlosen Spermatheken funktionell geschädigt waren, trotz anscheinend normaler Beweglichkeit. Aus intakten Spermatheken entnommene Spermatozoen gelangten in der erwarteten Anzahl in die

Tabelle 2. Verhalten von Spermatozoen, die aus drüsenlosen Spermatheken nach unterschiedlicher Verweildauer entnommen und in normale Jungköniginnen injiziert wurden

Nr. der Königin	Entnahme der Spermien (Tage nach Operation)	Zustand der Ovidukte	Anzahl der Spermien in der Spermatheka	Bemerkungen
106	19	leer	2000	
305	19	leer	einzelne	
307	62	leer	einzelne	
104	71	leer	∅	Legt nur unbefruchtete Eier
Kontrollkönigin	—	leer	100000	86% befruchtete, 14% unbefruchtete Eier

Spermatheka einer Jungkönigin und des weitern auch zur Befruchtung (vgl. Tabelle 2, Kontrollkönigin). Diese Methode kann sogar routinemäßig zur raschen Erzielung eines hohen Inzuchtgrades angewandt werden (Cale und Gowen, 1964).

3. Ausschaltung der Skelettmuskulatur

Nach der Besamung vollführt die Bienenkönigin eigenartige pressende Bewegungen, indem sie das Abdomen abwechselnd einkrümmt und streckt. Gleichzeitig wird aus der Vaginalöffnung etwas von dem in den Ovidukten deponierten Sperma in Form einer fadenförmigen Masse ausgepreßt, die — eingetrocknet — als bräunliches „Stiftchen“ aus der Stachelkammer der Königin herausragt. Das sind die von außen sichtbaren Zeichen der Transferierung des Spermas aus den Ovidukten in die Spermatheka. Nur etwa 10% der bei der Besamung in die Ovidukte gebrachten Spermien gelangen in die Spermatheka, alle übrigen werden wieder ausgeschieden. Falls die Kontraktionen der Abdominalmuskulatur für den Spermatransport von Bedeutung sind, müßte ihre Ausschaltung zu einer Beeinträchtigung der Spermathekalfüllung führen.

Eine spezifische Lähmung der Skelettmuskulatur kann durch verschiedene organische Gifte hervorgerufen werden. Das Gift der Schlupfwespe *Microbracon hebetor* (Say) ist eines der stärksten Insektengifte und als solches in seiner Wirkung für Experimente dieser Art sehr geeignet. Es lähmt nur die Körpermuskulatur, während die viszerale Muskulatur funktionell intakt bleibt (Beard, 1963). Da weder die Erregbarkeit der motorischen Nerven noch die der Muskeln beeinträchtigt sind, nimmt Piek (1966) einen präsynaptischen, neuromuskulären Block an. Bei den Bienenköniginnen sind auch nach kompletter Paralyse

spontane Kontraktionen der Muskeln in der Ovidukt wand zu beobachten. Für den Spermatransport sind also nur die pressenden Bewegungen des Abdomens ausgefallen.

Der Stich eines Weibchens von *Microbracon hebetor* durch die Intersegmentalmembrane zwischen Sternit 5 und 6 der Bienenkönigin führt zur raschen Lähmung und nach einigen Stunden zum Tode des Tieres. Der Tod ist an der Flügelstellung und an dem Aufhören der Kontraktionen der viszeralen Muskulatur (Herz, Diaphragma) kenntlich. Durch niedrige Dosierung des Giftes (die man einfach dadurch erreicht, daß man das *Microbracon*-Weibchen vor dem Stich in die Königin in eine weiche Unterlage stechen läßt) kann die Königin für die zur normalen Spermatransferierung erforderlichen 24 Std in bewegungslosem Zustand am Leben erhalten werden. Die Lähmung der Königin erfolgt noch während der CO₂-Narkose, in der sich die Königin während der Besamung befand. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Königinnen präpariert und die in der Spermatheka befindlichen Spermatozoen gezählt (Tabelle 3).

Trotz der Lähmung waren also in allen Fällen Spermatozoen in die Spermatheka gelangt, und zwar deutlich mehr als bei normal beweglichen, aber drüsenlosen Königinnen. Aber die Füllung der Spermatheka war unvollständig, und der Transport des in den Ovidukten gelagerten Spermas in Richtung Stachelkammer war weitgehend unterblieben. Ein

Tabelle 3. *Füllung der Spermatheka bei Königinnen, deren Skelettmuskulatur durch Microbracon-Gift gelähmt war (3 behandelte Königinnen und 4 unbehandelte Königinnen als Kontrolle)*

Nr. der Königin	Insem. mit µl Sperma	Zeit bis zur Präparation (Std)	Sperma in den Ovidukten	Spermien in der Spermatheka	Bemerkungen
2	4	15	reichlich	35 000	
16	4	24	reichlich	50 000	
17	4	24	reichlich	135 000	1. Stich unvollständige Paralyse, 2. Stich nach 1/2 Std wirkt
12	1	24	leer	1 075 000	unbehandelte Kontrollen
13	1	24	leer	1 000 000	unbehandelte Kontrollen
14	1	24	leer	700 000	unbehandelte Kontrollen
15	1	24	leer	1 150 000	unbehandelte Kontrollen

ähnlicher Versuch wurde schon vor mehreren Jahren unternommen, als eine Königin nach instrumenteller Besamung für 18 Std in einer leichten CO₂-Narkose gehalten wurde. Auch in diesem Fall befanden sich rund 100000 Spermatozoen in der Spermatheka, während die Hauptmasse in den Ovidukten verblieben war.

Es ist zu berücksichtigen, daß infolge des unterbliebenen Abtransportes des Spermas aus den Ovidukten bei gelähmten Königinnen der Großteil der Spermatozoen den Ausgang des Ductus spermaticus gar nicht erreicht hatte. Zur Füllung der Spermatheka hatte also nur die geringe im medianen Ovidukt verbliebene Spermamenge zur Verfügung gestanden und man kann deshalb schließen, daß die Passage durch den D. spermaticus selbst nicht gestört war. Bei den drüsenlosen Königinnen hingegen war der ganze Spermiovorrat zum Duktusausgang und von dort weiter nach außen gepreßt worden.

Diskussion

Davey fand, daß bei *Rhodnius prolixus* kaum Spermien aus der Bursa copulatrix in die Spermatheka gelangen, wenn das Weibchen nach der Paarung in N₂-Narkose gehalten wurde. Waren dagegen die Spermien in der Spermatophore inaktiviert — bei funktionsfähiger Muskulatur — so konnten sie trotzdem in der Spermatheka nachgewiesen werden. Davey schloß daraus, daß die Spermien rein passiv in die Spermatheka transportiert werden.

Bei der Bienenkönigin sind die Verhältnisse nach der vorliegenden Untersuchung ganz anders. Zwar führt auch hier die Ausschaltung der Muskulatur zu einer erheblichen Störung der Füllung der Spermatheka. Noch stärker gestört, bzw. gänzlich unterbunden wird dieser Vorgang aber nach funktioneller Schädigung der Spermatozoen bei völlig intakter Muskulatur. Das spricht dafür, daß es sich bei dem Transfer der Spermien aus den Ovidukten in die Spermatheka um einen sehr komplexen Vorgang handelt.

Die beobachteten Kontraktionen der Abdominalmuskulatur der Königin haben offensichtlich den Effekt, daß die bei der Copula in die lateralen Ovidukte gepreßte Spermienmasse zurück durch den medianen Ovidukt in die Vagina befördert wird. Dabei passieren die Spermatozoen zwangsläufig die Öffnung des Ductus spermaticus, durch den ein Teil von ihnen in die Spermatheka gelenkt wird (Abb. 1). Aber 90% der aufgenommenen Spermatozoen werden wieder ausgeschieden (Trjasko, 1954; s. Ruttner, 1956). Wird die Skelettmuskulatur isoliert ausgeschaltet, dann bleibt der Großteil der Spermatozoen in den lateralen Ovidukten liegen und nur sehr wenige gelangen in die Spermatheka.

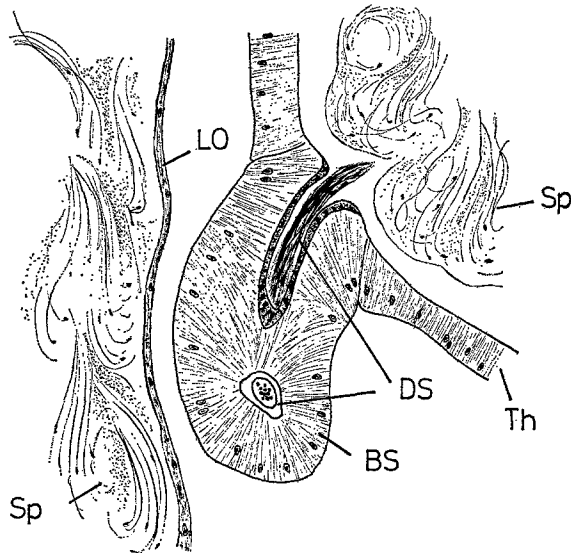


Abb. 2. Schnitt durch die Einmündung des Ductus spermaticus in die Spermatheka, zur Zeit der Füllung mit Spermatozoen. *BS* Muskulatur der Bresslauschen Samenpumpe; *DS* Ductus spermaticus, quer bzw. längs getroffen, mit dicht gepacktem Spermienstrang im Lumen; *LO* Wand des lateralen Ovidukts; *Sp* Spermatozoen im Ovidukt bzw. in der Spermatheka; *Th* Wand der Spermatheka

Inseminiert man umgekehrt intakte Königinnen mit geschädigten Spermien (entnommen aus den Spermatheken von Königinnen, bei denen längere Zeit vorher die Spermathekadrüsen entfernt worden waren und die nur noch unbefruchtete Eier gelegt hatten), dann wird zwar das Sperma restlos aus den Ovidukten entfernt, aber eine Füllung der Spermatheka bleibt trotzdem aus.

Intakte Spermatozoen haben die Tendenz, sich mit ihren Köpfen an irgendwelche Körper anzulagern (sogar an die Oberfläche von Luftblasen oder an Köpfe anderer Spermatozoen) und mit ihren parallel angeordneten Geißeln Stränge mit synchroner Bewegungsfolge zu bilden. Nach Ruttner (1956) ist dieses Verhalten die Voraussetzung dafür, daß die Spermatozoen mit dem Kopf nach vorne orientiert und gebündelt in den Ductus spermaticus gelangen.

Nach den Beobachtungen von Koeniger (1968) verhalten sich gebündelte Spermatozoen anders als einzeln liegende. Während letztere zur Bildung kleiner Ballungszentren nur kurze Strecken von etwa 0,2 mm zurücklegten, legten in einer Kapillare (\varnothing 100–200 μ) eingeschlossene Spermienpakete in einzelnen Fällen in kurzer Zeit (10 min)

eine Strecke von 4—5 cm zurück, wobei in der Flüssigkeit eine gegensinnige Strömung zu beobachten war. Diese Erscheinung ist leicht zu erklären: Unkoordinierte Bewegungen einzeln liegender Spermien führen lediglich zu einer ungerichteten Turbulenz in der umgebenden Flüssigkeit. In einer engen Röhre parallel liegende und synchron schlagende Geißeln hingegen erzeugen einen gerichteten Strom und eine Eigenbewegung in der entgegengesetzten Richtung.

Daß bei der Füllung der Spermatheka ein aktiver Prozeß von Seiten der Spermatozoen zumindest mitbeteiligt ist, kann auch daraus geschlossen werden, daß man eingeschlossen im Sperma in den Ovidukten häufig kleinere oder größere Schleimpartikel findet, während in der Spermatheka noch niemals Schleim festgestellt werden konnte.

Im Ductus spermaticus liegen die Spermatozoen ganz dicht gepackt, viel dichter als selbst bei maximaler Füllung in der Spermatheka oder in den Ovidukten (Abb. 2). Zwischen den einzelnen Spermatozoen bleibt kaum ein Zwischenraum, und es muß daher angenommen werden, daß auf sie von der Ringmuskulatur des Ductus ein erheblicher Druck ausgeübt wird. Ein aktives Einwandern in die Spermatheka in Form eines „Hineinschwimmens“ der einzelnen Spermatozoen scheint danach ziemlich ausgeschlossen. Doch ist es durchaus möglich — allerdings noch nicht beobachtet — daß der ganze Spermastrang windende Bewegungen ausführt.

Zu diesen beiden Komponenten — passiver Transport durch Kontraktionen der Abdominalmuskulatur und aktive Orientierung der Spermatozoen — muß nach den hier vorgelegten Ergebnissen noch eine dritte kommen, damit eine normale Füllung der Spermatheka zustande kommt: das Sekret der Spermathekaldrüse.

Wird diese Drüse bei älteren, schon begatteten Königinnen entfernt, dann legen diese schon nach sehr kurzer Zeit nur noch unbefruchtete (Drohnen-) Eier. Wie Besamungsversuche mit dem aus solchen Königinnen entnommenen Sperma zeigen, haben die Spermien aus dem sekretlosen Milieu neben der Befruchtungsfähigkeit auch die Fähigkeit zur Einwanderung in die Spermatheka verloren. Aber auch bei Königinnen, denen schon vor der Paarung die Spermathekaldrüsen entfernt worden waren, bleiben nach völlig normalen Hochzeitsflügen die Spermatheken leer. Das kann keine Folge des operativen Eingriffs an sich sein, denn nach Abtrennung nur eines der beiden Drüsenäste ist die Füllung fast normal.

Auf welche Weise das Drüsensekret den Eintritt der Spermatozoen in die Spermatheka ermöglicht, ist noch unklar. Naheliegend wäre die Annahme einer chemotaktischen Reaktion, obwohl es weder von Buttler-Reepen (1915) noch Koeniger (1968) gelungen ist, in Glaskapillaren Be-

wegungen von locker gelagerten Spermatozoen in Richtung des Konzentrationsgefälles der Spermathekalflüssigkeit zu erreichen.

Denkbar wäre auch eine unspezifische Aktivierung der Spermatozoen durch das Drüsensekret, wie sie *in vitro* jederzeit demonstriert werden kann (Lensky und Schindler, 1967).

Das Problem wird dadurch kompliziert, daß nach Entfernung beider Drüsenäste in allen Fällen ein Turgorverlust der Spermatheka eintritt — so stark, daß eine deutliche Erschlaffung oder Eindellung der Samenblase feststellbar ist. Es könnte sein, daß das Sekret auch rein physikalisch wirkt: in intakten Königinnen muß im Ductus spermaticus ein leichter Flüssigkeitsstrom vorhanden sein, der während der Füllung der Samenblase noch durch die aus dem Hohlraum verdrängte Flüssigkeit verstärkt wird. Dadurch könnte es nicht zu einer Aktivierung, sondern auch zu einer rheotaktischen Fortbewegung der Spermatozoen kommen.

Schließlich könnte das Drüsensekret stimulierend auf die Muskulatur des Ductus wirken, die mit ihrem als „Samenpumpe“ bezeichneten Anteil nach der Annahme von Bresslau (1905) ebenfalls an dem Transport des Spermias in die Spermatheka beteiligt ist. Eine derartige Wirkung hat Davey (1958) für das Spermatophorenssekret von *Rhodnius* festgestellt.

Jedem Erklärungsversuch für die Wirkungsweise des Drüsensekretes bei der Füllung der Samenblase haftet also noch viel Hypothetisches an. Aber zu der eingangs gestellten Frage sind aufgrund der hier mitgeteilten Experimente doch einige eindeutige Aussagen möglich:

Für den Spermatransfer aus den Ovidukten der Bienenköniginnen in die Samenblase sind sowohl Muskelkontraktionen (passiver Transport) wie eine völlig intakte Aktivität der Spermatozoen erforderlich. Eine wesentliche Rolle spielt außerdem das Sekret der Spermathekaldrüsen, nach deren Ausschaltung die Füllung der Samenblase unterbleibt. Die Wirkung des Sekrets auf Spermatozoen und Muskulatur muß noch untersucht werden, wobei allerdings die fehlende Transparenz der Organe einige Schwierigkeiten verursacht.

Literatur

- Beard, R. L.: Insect toxins and venoms. *Ann. Rev. Entomol.* 8, 1—18 (1963).
Berlepsch, A. v.: Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben in Gegenden ohne Spätsommertracht. Mannheim: G. Schneider 1873.
Bishop, G. H.: Fertilization in the honeybee. *J. exp. Zool.* 31, 225—286 (1920).
Bresslau, E.: Der Samenblasengang der Bienenkönigin. *Zool. Anz.* 29, 299—325 (1905).
Buttel-Reepen, H. v.: Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig: Vieweg & Sohn 1915.
Cale, D. H., Gowen, J. W.: Gamete-backcross matings in the honeybee. *Genetics* 50, 1443—1446 (1964).

- Davey, K. G.: The migration of spermatozoa in the female of *Rhodnius prolixus* Stahl. J. exp. Biol. **35**, 694—701 (1958).
- Reproduction in the Insects. London: Oliver & Boyd 1965.
- Koeniger, G.: Experimenteller Beitrag zur Physiologie der Spermatheka der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.). Diss. Naturwiss. Fak. Frankfurt a.M. 1968.
- Bedeutung der Tracheenhülle und der Anhangdrüse der Spermatheka für die Befruchtungsfähigkeit der Spermatozoen in der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.). Apidologie **1**, 55—71 (1970).
- Lensky, Y., Schindler, H.: Motility and reversible inactivation of honeybee spermatozoa in vivo and in vitro. Ann. Abeille **10**, 5—16 (1967).
- Nonidez, J. F.: Internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. Biol. Bull. **39**, 210—230 (1920).
- Omura, S.: Structure and function of the female genital system of *Bombyx mori*, with special reference to the mechanism of fertilization. J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. **40**, 111—128 (1938).
- Piek, T.: Site of action of venom of *Microbracon hebetor* Say (Braconidae, Hymenoptera). J. Insect Physiol. **12**, 561—568 (1966).
- Ruttner, F.: Zur Frage der Spermaübertragung bei der Bienenkönigin. Ins. soc. **3**, 351—359 (1956).
- Vesely, V.: Retention of semen in the lateral oviducts of artificially inseminated honey bee queens (*Apis mellifera* L.). Acta ent. bohemoslovaca **67**, 83—92 (1970).
- Weidner, H.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der weiblichen Lepidopteren. Z. angew. Entomol. **21**, 239—290 (1834).
- Woyke, J.: Natural and artificial insemination of queen honey bees. Pszczelnicze Zeszyty Nauk. **4**, 183—275 (1960).

Prof. Dr. Friedrich Ruttner
Dr. Gudrun Koeniger
Institut für Bienenkunde
BRD-6370 Oberursel
Im Rosengärtchen
Deutschland