

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg
(Vorstand: Prof. Dr. K. GÖSSWALD)

SEKRETIONSPHASEN UND CYTOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN
ZUR FUNKTION DER OENOCYTEN WÄHREND DER PUPPENPHASE
VERSCHIEDENER KASTEN UND GESCHLECHTER VON
FORMICA POLYCTENA FOERST. (INS. HYM. FORM.)

Von

GERHARD H. SCHMIDT

Mit 12 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. Juni 1961)

Inhalt		Seite
Einleitung		707
Methodik		708
Untersuchungsergebnisse		709
I. Lage der Oenocyten im Körper		709
II. Aktivitätsphasen und Generationswechsel		710
III. Cytologische Beobachtungen		713
1. Farbe und Färbung S. 713. — 2. Form und Größe S. 713. — 3. Sekretion S. 715. — 4. Zell- und Kernvermehrung S. 715. — 5. Speicherung von Reserve- stoffen S. 718.		
Zur Funktion der Oenocyten		718
Zur hormonalen Beeinflussung der Oenocyten		720
Zusammenfassung		720
Literatur		721

Einleitung

Ein umfangreiches Studium der histologischen Differenzierung sowie der physiologischen und biochemischen Prozesse während der Postembryonalentwicklung der Ameisen lieferte interessante Beobachtungen über die Oenocyten und ihre eventuelle Bedeutung im Metamorphosegeschehen. Obgleich diese von FABRE (1856) entdeckten Zellen Untersuchungsobjekt zahlreicher Forscher waren, ist ihre Bedeutung im Stoffwechsel während der Metamorphose der Insekten noch weitgehend ungeklärt.

Die von WIELOWIEJSKI (1886) als Oenocyten bezeichneten Zellen lassen sich durch ihre Größe, die starke Affinität ihres Cytoplasmas zu Farbstoffen und manchmal gelbliche Färbung als ektodermale Gebilde von den anderen mesodermalen Geweben in der Körperhöhle der Insekten unterscheiden. In ihrer Art sind sie nur den Insekten eigen und wurden bei fast allen untersuchten Spezies gefunden; nur bei den Thysanuren konnte WHEELER (1892) sie nicht feststellen.

Die Oenocyten entstehen bereits während der Embryonalentwicklung durch Vergrößerung metamerer Gruppen von Zellen des Ektoderms. Während der Larvenperiode beobachtet man sie im ventro-lateralen Bereich der Abdominalsegmente in der Nähe der Stigmen (WHEELER 1892, STENDELL 1912) oder sie liegen zwischen Muskeln und Körperwand in Gruppen (PANTEL 1898). Wenn sie auch häufig in Verbindung mit der Epidermis bleiben (WIELOWIEJSKI 1886,

WHEELER 1898, WILLERS 1916, POISSON 1924, WIGGLESWORTH 1933, OCHSE 1946), so können sie sich bei vielen Insekten, besonders bei Coleopteren, auch loslösen, in das Speichergewebe einwandern und dort mit den Trophocyten verschmelzen (KREMER 1925 und 1926, ALBRO 1930, MURRAY und TEGGS 1935); bei Geotrupes (WIELOWIEJSKI 1886), Aphiden (WHEELER 1892), adulten Musciden und besonders Hymenopteren (BERLESE 1899, KOSCHEVNIKOW 1900, PERÉZ 1903, 1910 und 1911, WIGGLESWORTH 1933, THOMSEN 1956) sollen sie verstreut im Speichergewebe liegen. Im einzelnen sei auf die Auswertung der älteren Oenocytenliteratur von KOCH (1944) verwiesen.

Aus dem Schrifttum geht hervor, daß die Oenocyten bei vielen Insekten keinen festen Platz im Körper haben, sondern wenigstens periodisch auch in der Hämolymphe transportiert werden können oder sich amöboid durch die Hämolymphe bewegen. Von den meisten untersuchten Insektenarten ist eine larvale und eine imaginale Oenocytengeneration bekannt. Die larvalen Oenocyten gehen während der Puppenphase zugrunde und werden durch imaginale, die meistens wiederum von der Epidermis abgegliedert werden, ersetzt. Wie die larvalen Oenocyten letztlich abgebaut werden, ist bisher unklar. Es gibt eine Reihe von weitgehend differierenden Beobachtungen (KOSCHEVNIKOW 1900, PERÉZ 1901, POYARKOFF 1910, KREMER 1926, ALBRO 1930, OCHSE 1944, RISLER 1954).

Wegen ihrer weiten Verbreitung und der meistens deutlich erkennbaren Funktionsphasen hat man den Oenocyten die verschiedensten Funktionen zugesprochen. Die deutlich zu beobachtenden Kern- und Zellveränderungen lassen nicht daran zweifeln, daß ihnen während der Metamorphose eine besondere Bedeutung zukommt. Wieweit die in der Literatur in Betracht gezogenen Funktionen, wie Exkretion, Speicherfunktion, Beteiligung am intermediären Stoffwechsel, hormone und im Zusammenhang mit den Häutungen stehende Funktionen, Bildung von kutikulären Lipoproteiden u. ä., für die Oenocyten der Ameisen zutreffen, soll, abgesehen von einigen cytologischen Beobachtungen, nachstehend näher erläutert werden.

Methodik

Während der Puppenphase wurden in Abständen von 24—48 Std bei 28° C erhaltene verschiedene Entwicklungsstadien von Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen von *F. polyctena* FOERST. nach CARNOY oder in 8%igem Formol fixiert. Von den in Formol fixierten Objekten wurden nach Gelatine-Einbettung Gefrierschnitte angefertigt (SCHMIDT 1959) und eine Fettfärbung mit Sudan III sowie eine Proteingegenfärbung mit Bromphenolblau nach MAZIA u. Mitarb. (1953) durchgeführt. Die in Carnoyschem Gemisch fixierten Objekte wurden in Paraffin eingebettet; Serienschnitte. Färbungen: Hämalaun-Eosin, Hämalaun-Carmin nach BEST zur Glykogenfärbung (vgl. ROMEIS 1948).

Zur Vitaluntersuchung der Oenocyten wurde Hämolymphe oder Speichergewebe entnommen und direkt auf dem Objektträger mit dem Phasenkontrastmikroskop betrachtet. Diese Untersuchungen gelingen besonders leicht bei noch nicht pigmentierten Puppen, weil zu dieser Zeit die Oenocyten frei in der Hämolymphe liegen. Mit Vitalfarbstoffen und Indikatoren verschiedenster Art (Merck-Kollektion) wurden die Zellen teilweise angefärbt und der pH-Wert ermittelt.

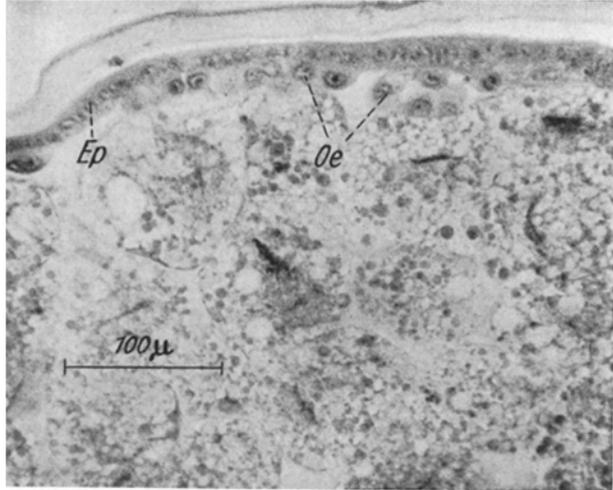
Ein sorgfältiges Studium der äußeren Metamorphose macht eine Thermostat-Entwicklung unnötig. Man kann dann nämlich, auch ohne die Entwicklungsdauer zu kennen, jedes Entwicklungsstadium so genau einstufen, daß bei vergleichenden histologischen und physiologischen Untersuchungen die gleichen Resultate erhalten werden wie nach einer genauen experimentellen Festlegung der Entwicklungszeit der einzelnen Stadien. Dabei ist Voraussetzung, daß zunächst die Gesamtdauer der Puppenentwicklung festgelegt und während dieser Zeit die äußere Metamorphose genau verfolgt wurde.

Untersuchungsergebnisse

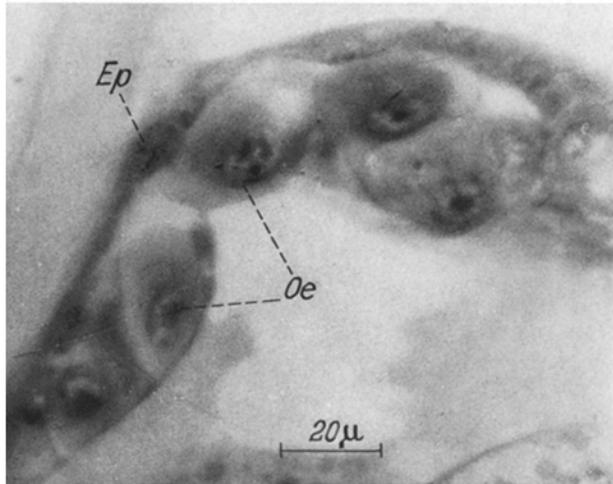
I. Lage der Oenocyten im Körper

Auch bei *Formica* werden die Oenocyten ventro-lateral von den ektodermalen Anlagen gebildet. Während der Larvenphase bleiben sie bis zum Beginn der inneren Metamorphosevorgänge auf dem Vorpuppenstadium mit der Epidermis verbunden bzw. liegen ihr an (Abbildung 1a, b). Die übrige Körperhöhle ist zu diesen Zeiten frei von Oenocyten. Dies bestätigt die Befunde von BERLESE (1899 u. 1902) bei den Ameisen *Tapi-noma* und *Pheidole* und von PERÉZ (1903) bei *Formica rufa* L. Kurze Zeit vor der Puppenhäutung lösen sich die larvalen Oenocyten von der Epidermis los und beginnen zu wandern (vgl. auch KRAMER 1959). Das die Wanderung auslösende Prinzip ist unbekannt. Die Zellen begeben sich durch die Hämolymphe an die Orte der Organbildung (Abb. 2). Während die larvalen Oenocyten von nun an stets frei in der Hämolymphe oder zwischen dem Speichergewebe und anderen Organen liegen, also keine Beziehung zum Tracheensystem zeigen (vgl. auch WEISSENBERG 1907, GEE 1911), findet

man die imaginalen Oenocyten mit den Trophocyten verbunden nur im Speichergewebe (Abb. 3). In den weitaus meisten Fällen liegen die larvalen und imaginalen Oenocyten nach ihrer Loslösung von der Epidermis einzeln und verstreut.



a



b

Abb. 1a u. b. Lage der Oenocyten auf dem Larvenstadium (Weibchen; Altlarve, quer); Fixierung nach CARNOY, Färbung: Hämalaun-Eosin; *Oe* Oenocyten, *Ep* Epidermis. a Vergr. 180fach (Okk. 8 ×, Obj. 10/o. 25). b Vergr. 650fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65)

II. Aktivitätsphasen und Generationswechsel

Während der Puppenphase beobachtet man verschiedene Aktivitätszustände der Oenocyten. In relativ kleinen, mit Hämalaun-Eosin sich homogen färbenden



Abb. 2. Larvale weibliche Oenocyten kurz nach der Puppenhäutung; Fixierung nach CARNOY; Färbung: Hämalaun-Eosin, Vergr. 650fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65)

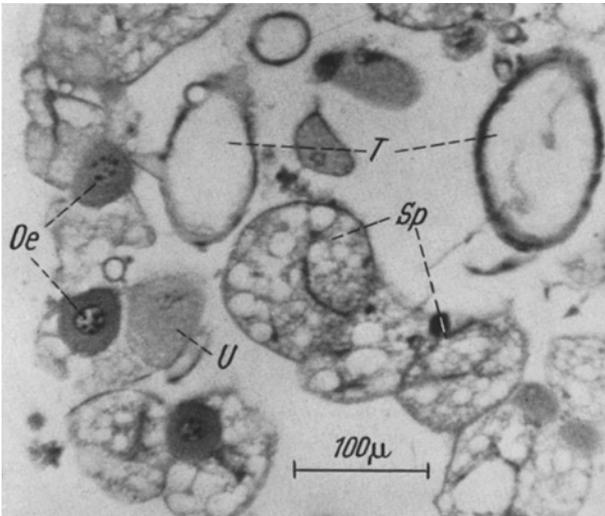


Abb. 3. Lage der imaginalen weiblichen Oenocyten im Speichergewebe; Entwicklungsstadium: stärkere Körperpigmentierung (etwa 3 Tage vor der Imaginalhäutung nach Abb. 5c); Fixierung nach CARNOY, Färbung: Hämalaun-Eosin, Vergr. 180fach (Okk. 8 ×, Obj. 10/o. 25); *Sp* Speicherzellen, *Oe* Oenocyten *T* Tracheen, *U* Uratzelle

Zellen findet sich vielfach ein einheitlich dunkel kolorierter Kern. Diese Zellen liegen meistens etwas abseits von den Orten der Organbildung und flottieren in der Hämolymphe. Sie wurden während der Puppenphase besonders als larvale Oenocyten gefunden; imaginale Oenocyten zeigen diesen Zustand während der Metamorphose nur bei Männchen kurz vor der

Imaginalhäutung (SCHMIDT 1962). Die meisten Zellen besitzen während der Metamorphose einen großen, vakuolisierten Kern. Die Zellen selbst können je nach Menge der später zu besprechenden gespeicherten Sekrete verschieden groß sein (Abbildung 4); auch die Zellkerngröße ist weitgehend abhängig von seiner Aktivität. Bei den kleinen Zellen mit nahezu pyknotischen Kernen handelt es sich um inaktive, nicht jedoch um degenerierende Oenocyten, wie deutlich beobachtet werden konnte, während diejenigen mit vakuolisiertem Kern und aufgelockertem Cytoplasma in Funktion sind. Untersuchungen über den Grad der Polyploidie durch Ermittlung der Kerngröße, wie sie KRAMER (1959) an Formiciden durchführte, verlieren wegen der Beteiligung der Kerne an der Sekretbildung und der dabei auftretenden Kernvergrößerungen — wenigstens zur Zeit der Sekretionsphase — an Bedeutung.

tem Kern und aufgelockertem Cytoplasma in Funktion sind. Untersuchungen über den Grad der Polyploidie durch Ermittlung der Kerngröße, wie sie KRAMER (1959) an Formiciden durchführte, verlieren wegen der Beteiligung der Kerne an der Sekretbildung und der dabei auftretenden Kernvergrößerungen — wenigstens zur Zeit der Sekretionsphase — an Bedeutung.

Nach der Loslösung von der Epidermis wachsen die Oenocyten stark an. Sie erreichen im larvalen Zustand kurz vor bzw. nach der Puppenhäutung ein Maximum, um dann wieder an Größe abzunehmen. Die großen larvalen Oenocyten befinden sich besonders zahlreich im Thorax der Geschlechtstiere zur Zeit der Bildung der Flugmuskulatur. Ein Zusammenhang zwischen Oenocytenaktivität und dem Häutungsgeschehen konnte, wie auch OCHSE (1946) von *Sialis* (Neuropt.) berichtet, bei *Formica* nicht festgestellt werden. Ist die Organausbildung weitgehend abgeschlossen, was kurz vor der Körperfärbung erreicht ist, entsteht die imaginale Oenocytengeneration, die vor der Imaginalhäutung ein Aktivitätsmaximum aufweist (Abb. 5). Die imaginalen Oenocyten sind ebenfalls epidermaler Herkunft (vgl. auch GLÖCKNER 1954), während sie nach POYAR. KOFF (1910) und KREMER (1926) bei Chrysomeliden (Coleopt.) aus den larvalen Zellen entstehen sollen. Nach ihrer Einwanderung ins Speichergewebe wird dieses bisher larvale Gewebe zum imaginalen umgebaut und die Hämolymphe von Reservestoffbestandteilen befreit (vgl. auch ANGLAS 1901, PERÉZ 1901 und 1903, SCHNELLE 1923, SCHMIEDER 1928, OERTEL 1930).

Nach Abb. 5a—c bestehen deutliche Unterschiede zwischen verschiedenen Geschlechtern und Kasten in der Oenocytenaktivität. Das Sekretionsmaximum

der larvalen Zellen liegt bei Männchen kurz vor der Puppenhäutung, bei Weibchen dagegen erst nach der Puppenhäutung, was gegen eine Beziehung zu dieser Häutung spricht. Trotz der im Ruhezustand kleineren männlichen Oenocyten sind die Zellen zur Zeit des Sekretionsmaximums so groß wie die an sich größeren weiblichen. Ob diese stärkere Aktivität und Sekretbildung der männlichen Oenocyten mit der einhergehenden Hodendifferenzierung in Zusammenhang steht, bedarf näherer vergleichender Untersuchungen. Die Reifung der weiblichen Gonaden erfolgt nämlich erst wesentlich später.

Das Volumen der larvalen Oenocyten steigt bei den Geschlechtstieren steiler an als bei Arbeiterinnen. Dies hängt wahrscheinlich mit der einhergehenden Ausbildung der Flugmuskulatur bei Männchen und Weibchen zusammen. Die imaginalen Oenocyten erreichen bei Weibchen die weitaus stärkste Aktivität. Ähnliches beobachtete KRAMER (1959) an den Oenocyten von *Lasius niger* L. und *Myrmica laevinodis* NYL. Bei Männchen und Arbeiterinnen sind sie wesentlich kleiner als die larvalen Oenocyten. Die starke Oenocytenaktivität der Weibchen

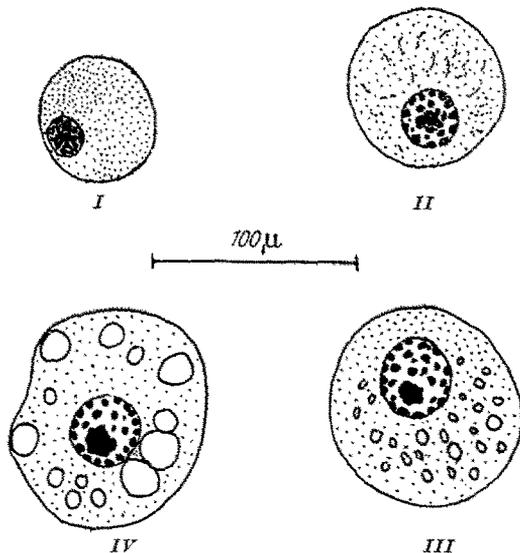


Abb. 4. Verschiedene gleichzeitig anzutreffende Funktionszustände larvaler weiblicher Oenocyten; Entwicklungsstadium: während der Puppenhäutung; I inaktive Zelle, II Zellaktivität beginnt, III während der Sekretbildung, Kern zeigt jetzt größtes Volumen, IV Ende der Sekretbildung, Kern verkleinert sich, Zellvolumen jetzt am größten

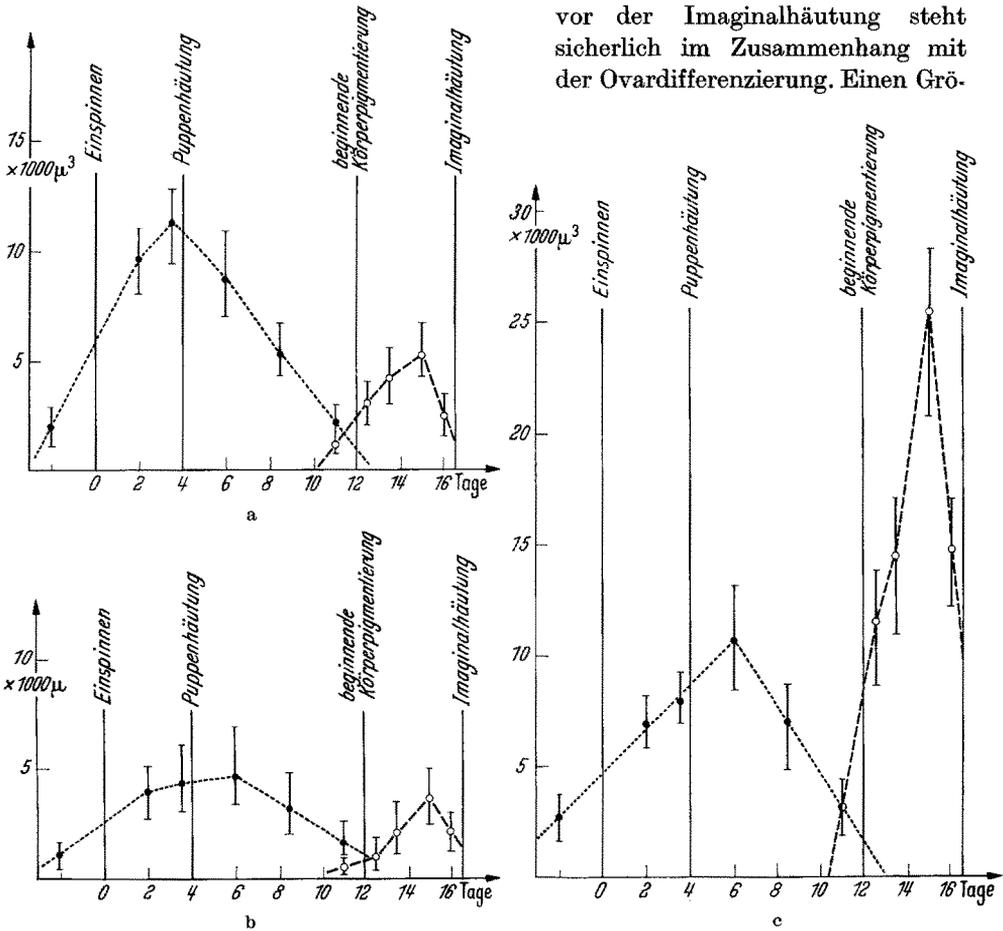


Abb. 5 a—c. Aktivitätskurven von larvalen (· · · · ·) und imaginalen (---○---) Oenocyten während der Puppenphase bei 28° C; zu jedem Mittelwert aus je 120 Zellen ist die mittlere Schwankungsbreite der Einzelwerte angegeben; Abszisse: Entwicklungszeit in Tagen, Ordinate: Oenocytenvolumen. a Männchen, b Arbeiterinnen, c Weibchen

Tabelle 1. Größenvergleich der larvalen mit den imaginalen Oenocyten zur Zeit der Sekretionsmaxima (Mittelwerte aus Abb. 5 a—c)

	Volumen (4/3 π a b²)		Quotient $\frac{l}{i}$
	larval μ³	imaginal μ³	
Männchen . .	11 204	4 160	2,69
Arbeiterinnen	4 645	3 477	1,26
Weibchen . .	10 664	25 561	0,42

vor der Imaginalhäutung steht sicherlich im Zusammenhang mit der Ovardifferenzierung. Einen Grö-

ßenvergleich der larvalen mit den imaginalen Zellen der beiden Kasten und Geschlechter zeigt Tabelle 1.

Die Aktivitätsänderungen der Oenocyten der Ameisen sind eine Bestätigung der zyklischen Größenveränderungen, die von anderen Insekten durch die Arbeiten von KARAWAIEW (1898), KOSCHEVNIKOW (1900), PERÉZ (1903, 1911), RÖSSIG

(1904), POYARKOFF (1910), GEE (1911), STENDELL (1912), KREMER (1917, 1920), HUFNAGEL (1918), HOSSELET (1925) und OCHSE (1944) bekannt wurden. Dagegen steht die Beobachtung über den Verbleib der larvalen Oenocyten bisher isoliert dar. Diese gelangen auf bisher noch unbekanntem Wege in das Lumen des

Mitteldarms, wo sie verdaut werden (Abb. 6). Eine Auflösung der larvalen Oenocyten in der Hämolyse konnte nicht beobachtet werden. Die unverdauten Chromatinreste werden später, wenigstens teilweise, mit dem Mekonium abgeschrieben.

III. Cytologische Beobachtungen

1. Farbe und Färbung. Die Farbe der Oenocyten ist bei *F. polyctena* im lebenden Zustand wasserhell; nach Fixierung lassen sich die aktiven Zellen intensiv mit Eosin anfärben. Das Cytoplasma junger Oenocyten hat dagegen eine stärkere Affinität zu Hämalaun. Das vakuolisierte Cytoplasma besitzt im lebenden Zustand einen p_H -Wert von 5—5,5, während der Kern basischer reagiert. Mit Bromkresolpurpur (Farbumschlag zwischen p_H 5,2 bis 6,8) färbt er sich bereits intensiv blau, während das Cytoplasma gelblichgrün gefärbt wird. Im Phasenkontrastmikroskop zeigt es entweder eine körnige Struktur (Abb. 7, 8) oder es ist stark aufgelockert und enthält Sekrettröpfchen (Abb. 9, 10). Die Granulationen in den lebenden Zellen befinden sich in ständiger Bewegung; sie werden von der Brownschen Molekularbewegung angeregt.

2. Form und Größe. Die Form der Oenocyten ist bei frei flottierenden Zellen meistens rundlich oder elliptoid. Im Sekretionszustand findet man auch abgerundete polyedrische Formen, vereinzelt sogar unregelmäßig geformte Oenocyten. Junge Zellen haben im fixierten Zustand vielfach eine spindlige Gestalt.

Die Größe der Zellen ist (vgl. Abb. 5) während der einzelnen Entwicklungsstadien sehr verschieden; mit ihr schwankt auch die Kerngröße. Die imaginalen Oenocyten erreichen während der Puppenphase nur bei Weibchen höhere Durchschnittswerte als die larvalen. Ein Vergleich der Oenocytengröße in Tabelle 2 bei verschiedenen Geschlechtern und Kasten zeigt, daß diese Zellen im nicht aktiven Zustand etwa in der Mitte der Puppenphase bei den „diploiden“ Weibchen etwa doppelt so groß sind wie bei den „haploiden“ Männchen. Die Oenocyten der Arbeiterinnen, bei denen nach KRAMER (1959) ein Endomitoseschritt wegfällt, sind etwa so groß wie die der Männchen. Bezogen auf das Körpergewicht haben die Arbeiterinnen die größten Oenocyten. Sie zeigen demnach eine negative

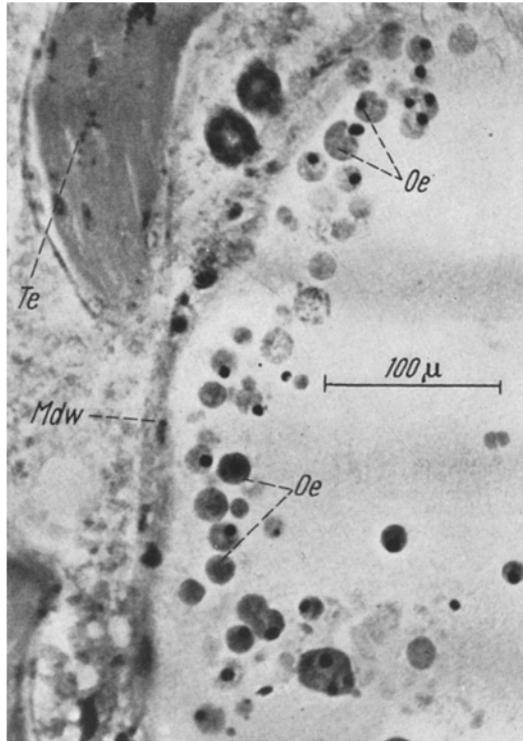


Abb. 6. Cytolyse der larvalen männlichen Oenocyten im Mitteldarm kurz vor beginnender Körperfärbung; Fixierung nach CARNOY, Färbung: Hämalaun-Eosin; Vergr. 230fach (Okk. 8 ×, Obj. 10/o. 25); Mdw Mitteldarmwand, Oe Oenocyten, Te Testes

Tabelle 2. Größenvergleich der Oenocyten von Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen von *F. polyctena* FOERST.; Mittelwerte von je 80 elliptoiden Zellen: Volumenberechnung nach $\frac{4}{3}\pi ab^2$

	Entwicklungsstadium: Augen voll pigmentiert				Entwicklungsstadium: kurz vor der Imaginalhäutung			
	2a μ	2b μ	Volumen μ^3	Gewicht pro Tier mg	2a μ	2b μ	Volumen μ^3	Gewicht pro Tier mg
Männchen	15,6	13,4	1466	48,1	18,0	15,6	2292	40,1
Weibchen	21,0	17,0	3174	47,5	39,4	26,8	14810	39,4
Arbeiterinnen	14,8	13,0	1309	11,0	19,14	14,4	2077	8,5

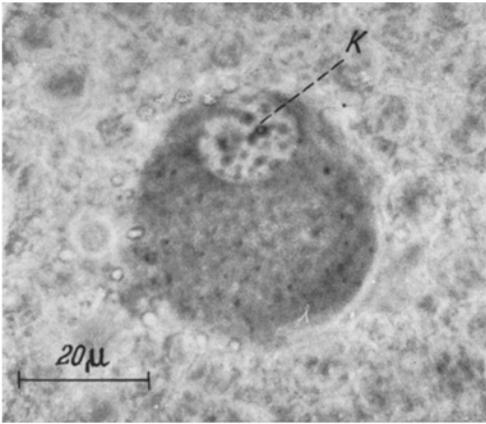


Abb. 7. Lebender weiblicher larvaler Oenocyt; Entwicklungsstadium: weiße Puppe mit beginnender Augenpigmentierung; nicht gefärbtes Präparat; Phasenkontrastaufnahme; Vergr. 850fach, (Okk. 8 \times , Obj. 40/o. 85), K Zellkern

Korrelation zum Körpergewicht. Kurz vor dem Schlüpfen ist das Verhältnis nur zwischen Männchen und Arbeiterinnen das gleiche geblieben. Die Weibchen weichen stark ab, obgleich die Gewichtsverhältnisse etwa die gleichen sind. Die Volumenvergrößerung der imaginalen weiblichen Oenocyten kurz vor der Imaginalhäutung ist auf eine intensivere Sekretionstätigkeit zurückzuführen und deshalb mit jener der entsprechenden Zellen von Männchen und Arbeiterinnen nicht vergleichbar.

Während die Ausbildung der Spermioocyten bei beginnender Körperpigmentierung nahezu abgeschlossen ist, setzt die Eientwicklung größtenteils jetzt erst ein. Offensichtlich spielen die Oenocyten hierbei eine Rolle, indem sie bereits auf dem späten Puppenstadium mit dem Umbau der verbliebenen und später benötigten Reservestoffe beginnen.

Aber auch bei der Spermadifferenzierung scheinen die Oenocyten eine Rolle zu spielen. Nachstehende Tabelle 3 zeigt, daß die männlichen Oenocyten im Maximum eine stärkere Sekretbildung zeigen als diese im weiblichen Geschlecht.

Tabelle 3. Größenvergleich inaktiver Oenocyten mit solchen größter Sekretspeicherung (in μ^3)

	aktiv aus Tabelle 1	inaktiv aus Tabelle 2	Verhältnis
Männchen	11 204	1 466	7,6 : 1
Weibchen	10 664	3 174	3,4 : 1
Arbeiterin	4 645	1 309	3,5 : 1

Die inaktive Zelle vergrößert sich zu dieser Zeit bei Männchen etwa auf das 7,5 fache, während im weiblichen Geschlecht nur etwa das 3,5 fache Volumen erreicht wird. Diese Überlegungen setzen allerdings voraus, daß einerseits die Zellgröße der Sekretproduktion

proportional ist und andererseits die Zahl der Oenocyten in allen drei Fällen etwa gleich ist. Bei der Vielzahl der vorhandenen Zellen (mehrere Hundert) ist dies nur schwer zu entscheiden. Auffällige Zahlenunterschiede konnten nicht festgestellt werden.

3. Sekretion. Wie breits aus Abb. 5 zu ersehen ist, ändern die Oenocyten während der Puppenphase ihren Aktivitätszustand. Bei einer näheren Betrachtung der Zellen lassen sich verschiedene Sekretionsphasen verfolgen. Neben wenigen inaktiven Zellen kann man auf gewissen Puppenstadien im allgemeinen sämtliche Funktionszustände beobachten. Die Kerne sind mehr oder weniger vakuolisiert und die Kernkörperchen sind deutlich sichtbar. Das Cytoplasma ist entweder stark granuliert (Abb. 7) oder es enthält zahlreiche, in ihrer Größe mitunter stark unterschiedliche Sekreteinschlüsse (Abb. 9, 10). Im fixierten Zustand zeigen die Oenocyten beider Generationen im Aktivitätszustand ein mehr oder weniger aufgelockertes Cytoplasma mit feinen Kanälen (Abb. 11). Ähnliche Strukturen wurden auch von KREUSCHER (1922) bei *Dytiscus* und von STENDELL (1912) bei *Ephestia* beobachtet. Häufig findet man auch große Vakuolen, die das sehr wahrscheinlich unter direkter Beteiligung des Kernes gebildete Sekret enthielten (STENDELL 1912, OCHSE 1946) und die sich manchmal um den Kern wie ausgestülpte Bläschen lagern. Sie lassen sich in der lebenden Zelle mit Eosin anfärben; im fixierten Zustand färben sich die Sekretvakuolen nicht an, weil das wasserlösliche Sekret im Laufe des Färbeprozesses verloren geht. Große Sekretvakuolen in imaginalen Oenocyten konnte bereits JANET (1907) bei den Ameisen *Lasius* und *Camponotus* während des Abbaues der Flugmuskulatur in der begatteten Königin beobachten.

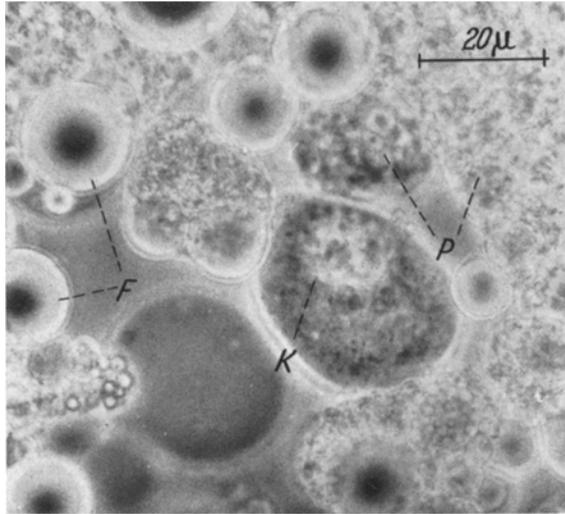


Abb. 8. Lebender männlicher larvaler Oenocyt; Entwicklungsstadium wie in Abb. 7; nicht gefärbtes Präparat; Phasenkontrastaufnahme; Vergr. 850fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65); K Zellkern, F Fetttropfen, P Proteingranula

4. Zell- und Kernvermehrung. Eine noch offene Frage ist die Zellvermehrung der Oenocyten. Bewiesen ist lediglich, daß sich larvale und imaginale Oenocyten epidermal abgliedern können. Ob jedoch alle später vorhandenen Zellen auf diese Weise entstehen, ist ungeklärt. Jedoch konnte eine Zellteilung der Oenocyten nach Loslösung von der Epidermis bisher nie beobachtet werden.

Normalerweise enthält jeder Oenocyt bei *Formica* nur einen Zellkern mit zwei Nukleoli. Man findet aber auch Zellen mit zwei, ja sogar drei Kernen (Abb. 10). Andererseits kann ein Kern nur einen Nukleolus besitzen, aber vereinzelt findet man sogar auch drei Nukleoli in einem Zellkern. Ob überhaupt Nukleoli sichtbar sind, ist abhängig vom Aktivitätszustand des Kernes. Mehrkernige Zellen haben ein größeres Volumen und, wie erwähnt, vielfach eine unregelmäßige Gestalt.

Die mit dem Alter zunehmende Mehrkernigkeit der Oenocyten wurde auf amitotische Kernteilungen zurückgeführt, bei denen die nachfolgende Zellteilung

ausblieb (STENDELL 1912, HUFNAGEL 1918). Eine amitotische Kernteilung ist auch insofern wahrscheinlich, weil bisher Mitosen niemals sicher beobachtet

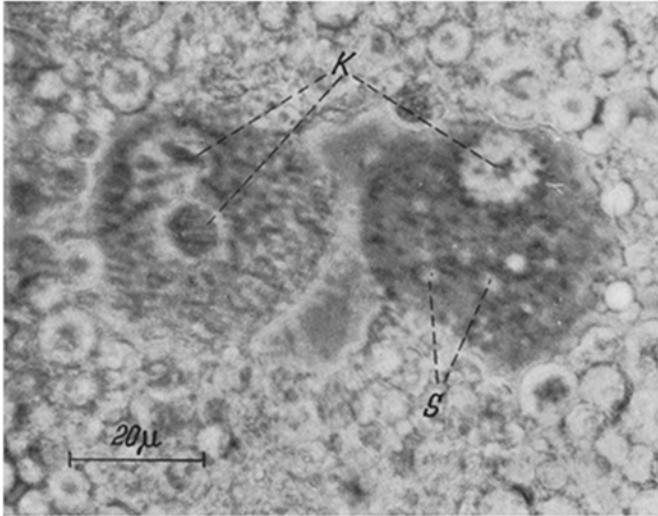


Abb. 9. Lebende, ein- und zweikernige, weibliche larvale Oenocyten mit Sekretkugeln; Entwicklungsstadium wie Abb. 7; Eosin-Vitalfärbung; Phasenkontrastaufnahme; Vergr. 850fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65); K Kern, S Sekrettröpfchen

werden konnten und die Kerne offensichtlich nicht gleichwertig sind (Abb. 10). Dies berichten auch PERÉZ (1911) von *Polystes* (Hym.), KREUSCHER (1922) von

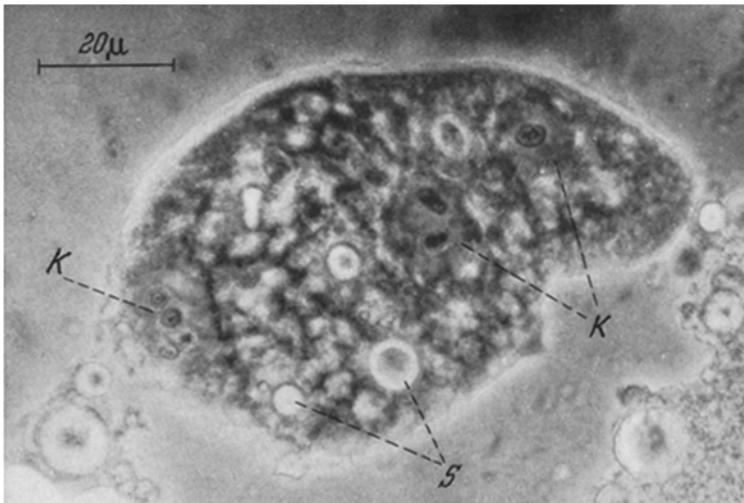


Abb. 10. Lebender, dreikerniger, männlicher larvaler Oenocyt mit Sekretkugeln; Entwicklungsstadium wie Abb. 7; Eosin-Vitalfärbung; Phasenkontrastaufnahme; Vergr. 850fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65) K Kerne mit 1—3 Nukleoli, S Sekretkugeln

Dytiscus (Coleopt.) und HOSSELET (1925) von *Culex* (Dipt.). Knospungsprozesse wurden dagegen bei Oenocytenkernen von *Hyponomeuta* (Lepidopt.) (HUFNAGEL

1918) und bei solchen von *Gerris* (Heteropt.) (POISSON 1924) beschrieben. Auch bei den Oenocyten von *F. polyctena* konnte in einem Falle eine „Knospung“ beob-

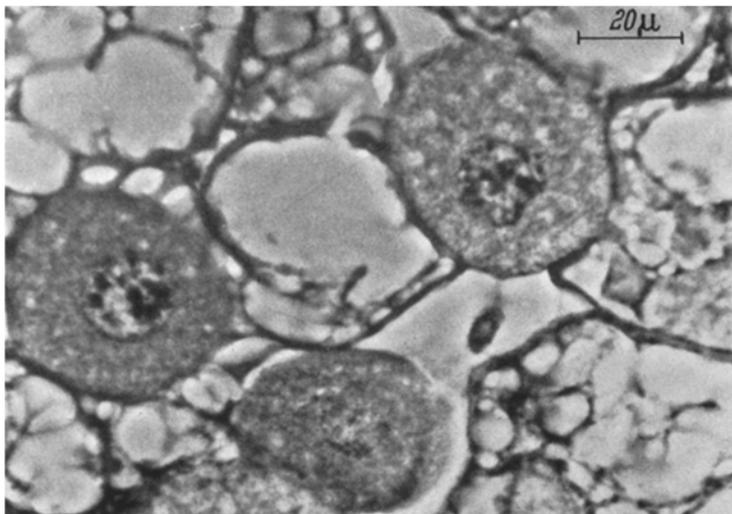


Abb. 11. Imaginale weibliche Oenocyten mit Trophocyten verankert nach Fixierung mit Carnoyschem Gemisch und Hämalaun-Eosin-Färbung Phasenkontrastaufnahme; Vergr. 650fach (Okk. 8 ×, Obj.; 40/o. 65)

achtet werden (Abb. 12). Die lebende Zelle beulte sich an der betreffenden Stelle aus, die Kernmembran riß auf und aus dem Innern des großen Mutterkernes wurde ein kleinerer Tochterkern ausgestoßen. Zur Zeit der Teilung war kein Nukleolus zu beobachten; der Kern zeigte eine sonst nicht übliche Struktur. Die Chromosomen lagen paarig zusammen, so daß der Kern ein doppelstreifiges Muster besaß. Dementsprechend handelt es sich bei *F. polyctena* nicht um einen einfachen Knospungsprozeß, sondern um ein Ausstoßen eines im Innern vorgebildeten Kernes. Diese Art von Kernteilung scheint bisher nicht beschrieben zu sein. Ob anschließend an solche Kernteilungen noch Zellteilungen stattfinden, konnte leider nicht entschieden werden, da die auf einem Objektträger sich befindende Zelle frühzeitig abstarb. Der kleinere Tochterkern scheint später auf die normale Größe anzuwachsen, da bei doppelkernigen Oenocyten im allgemeinen gleich große Kerne beobachtet wurden. Nach KREMER (1917)

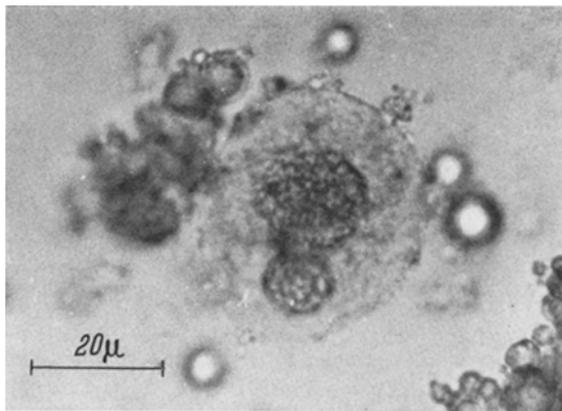


Abb. 12. Lebender männlicher larvaler Oenocyt in Kernteilung; Entwicklungsstadium: weiße Puppe mit fortgeschrittener Augenpigmentierung; Vitalfärbung mit Bromkresolpurpur; Chromatin ist blau gefärbt; normale lichtmikroskopische Aufnahme; Verg. 850fach (Okk. 8 ×, Obj. 40/o. 65); Näheres im Text

können mehrkernige Oenocyten bei Coleopteren auch durch Verschmelzung und Auflösung der Zellwände von zwei oder mehr einkernigen Zellen entstehen.

5. **Speicherung von Reservestoffen.** Mit Hilfe spezifischer histochemischer Methoden konnten in den Oenocyten Kohlenhydrate bzw. Glykogen und auch feinste Fetttröpfchen diffus verteilt nachgewiesen werden. Beide Reservestoffe sind in den Oenocyten in weitaus geringerer Menge vorhanden als in den Trophocyten, was gegen eine Speicherfunktion der Oenocyten spricht. Die Reservestoffe scheinen ihnen die zur Aufrechterhaltung ihres Stoffwechsels und vor allem die zur Sekretbildung notwendige Energie bzw. notwendigen Baustoffe zu liefern (vgl. auch PARDI 1938, 1939; POISSON 1924; WIGGLESWORTH 1942, 1948, 1949). Im Phasenkontrastmikroskop erkennt man die Glykogenkörnchen als kleine, in ständiger Bewegung sich befindende dunkle Partikelchen. Im fixierten Zustand färben sich feine Granulen im Cytoplasma mit Karmin nach BEST hellrot, mit Eosin färbt sich das Plasma deutlich rot und mit Bromphenolblau intensiv blau. In Gefrierschnitten läßt sich im letzteren Fall nach einer Gegenfärbung mit Sudan III das fein verteilte Fett erkennen.

Zur Funktion der Oenocyten

Die meisten Autoren vertreten die Ansicht, daß die Oenocyten im intermediären Stoffwechsel eine Rolle spielen. Sie sollen Sekrete in die Hämolymphe abgeben (GLASER 1912; HOLLANDE 1914; KREMER 1925, 1926; HUBER 1958). Diese Funktion soll in einem besonderen Zusammenhang zum Wachstum und vielleicht auch zur Reproduktion stehen. Es wird an eine Enzyymbildung durch die Oenocyten gedacht.

Auch bei *Formica* ist eine Sekretbildung in den Oenocyten nachzuweisen und eine Sekretabgabe in die Hämolyse sehr wahrscheinlich. Die Sekretbildung der larvalen Oenocyten geht mit der Ausbildung der larvalen Organe einher. Man findet die Oenocyten besonders zahlreich an den Muskelbildungsstellen, wo ihnen sicherlich eine bestimmte Funktion zukommt, vielleicht als Fermentbildner (vgl. auch ANGLAS 1900; GLASER 1912; TIEGS 1922; DAY 1943; PFEIFFER-WEED 1945). Am Abbau der larvalen Organe scheinen sie nicht beteiligt zu sein. Überall dort, wo sich aktive larvale Oenocyten befinden, beginnt die Cytolyse der Trophocyten. Die Wirkung des Oenocytensekrets scheint nach diesen Beobachtungen eine mehr lokale zu sein. Damit wird auch die verschiedene Wanderung der Oenocyten während der Puppenphase verständlich.

Ein direkter Zusammenhang zwischen Oenocytenfunktion und Häutungsvorgängen konnte bei *Formica*, ähnlich wie HUBER (1958) von *Sialis* berichtet, entgegen den Vermutungen von KOLLER (1929) und YOKOYAMA (1936) nicht festgestellt werden. Das Sekretionsmaximum der weiblichen Oenocyten liegt erst nach der Puppenhäutung (Abb. 5), während man bei Männchen ohne Vergleich eine Beziehung vermuten könnte. Auf Grund ihres verschiedenen Verhaltens ist es jedoch sehr unwahrscheinlich, daß Oenocyten Hormone bilden. So weist auch die sehr unterschiedliche Größe der imaginalen Oenocyten nicht auf direkte Beziehungen zur Imaginalhäutung hin.

Andererseits betrachten WIGGLESWORTH (1942, 1959), KAISER (1950), WOLFE (1954), DENELL und MALEK (1955) die Oenocyten als Lipoproteid-Bildner und machen sie für die Bildung der in die Cuticulin-Schicht eingelagerten Lipo-

proteide verantwortlich. Auf die Bildung von Lipoproteiden durch die larvalen Oenocyten von *Formica* deuten gewisse Beobachtungen hin, z.B. die hohe Fettreduktion zur Zeit der maximalen Oenocyten-Aktivität, über die an anderer Stelle näher berichtet werden soll. Für die Bildung von kutikulären Lipoproteiden konnten jedoch eher negative als positive Anhaltspunkte gewonnen werden, denn zur Zeit der Cuticula-Bildung sind die Oenocyten am wenigsten aktiv. Auch ihre Wanderung von der Peripherie ins Körperlumen, wo dann die höchste Aktivität erreicht wird, spricht eher dagegen als dafür.

Den imaginalen Oenocyten scheint die Aufgabe zuzukommen, die Hämolymphe von zurückgebliebenen Reservestoffen zu befreien und diese zunächst in das Speichergewebe einzubauen, später wiederum zu mobilisieren, während die larvalen Oenocyten keine Beziehungen zur Einlagerung der Reservestoffe auf dem Larvenstadium erkennen ließen. Weiterhin scheint den imaginalen Oenocyten eine Bedeutung bei der Differenzierung der Ovarien bzw. Eibildung zuzukommen, wie aus Abb. 5 und Tabelle 2 entnommen werden kann. Ihre Funktion wird jedoch nur eine mittelbare sein, indem sie dem Weibchen-Körper die notwendigen Baustoffe liefern (vgl. auch KREMER 1917). Eine Hormonbildung oder Hormonspeicherung scheint auch hier sehr zweifelhaft. Eher ist diesen Zellen eine *Funktion im intermediären Stoffwechsel* zuzuschreiben. So zeigt die Inaktivierung der Oenocyten der Männchen kurz vor der Imaginalhäutung bereits das baldige Absterben dieser nach der Häutung an (vgl. dazu SCHMIDT 1962). Bei Weibchen und Arbeiterinnen bleiben die Oenocyten nach der Imaginalhäutung weiterhin aktiv.

Die Sekretbildung und damit die Funktion der imaginalen Oenocyten ist nach THOMSEN (1956) bei *Calliphora* (Dipt.) an eine eiweißhaltige Nahrung gebunden. Die imaginalen Oenocyten nehmen nur bei Fleischnahrung an Größe zu. Dies deutet darauf hin, daß proteinhaltige Sekrete gebildet werden.

Die Schlußfolgerung von KOSCHEVNIKOW (1900) und BERLESE (1899, 1902), den Oenocyten komme Exkretionsfunktion zu, dürfte nicht vertretbar sein. Eine Akkumulation in die Hämolymphe injizierter Farbstoffe in den Oenocyten ist kein Beweis für eine exkretorische Funktion dieser Zellen; das gleiche gilt für die in den Zellen gefundene Harnsäure. Zweifelsohne haben die Oenocyten, wie auch HUBER (1958) zeigte, wenigstens zeitweise einen hohen Stoffwechsel, der eine Anreicherung von körperfremden Stoffen und Harnsäure mit sich bringen kann, wenn den Zellen die notwendige Selektivität oder schnelle Abscheidung in die Hämolymphe fehlt. Auch die Hypothese von BERLESE (1899), daß die Oenocyten während der Metamorphose die Aufgabe der nun funktionslosen Malpighi-Gefäße übernehmen sollen, erklärt nicht das Sekretionsmaximum der imaginalen Oenocyten von *Formica* kurz vor der Imaginalhäutung. Wie an anderer Stelle gezeigt werden soll, kommt diese exkretorische Funktion während der Metamorphose den sog. Urtazellen zu.

Der wesentlichste Unterschied zwischen larvalen und imaginalen Oenocyten besteht wohl neben ihrer verschiedenen Verteilung im Körper darin, daß die larvalen Oenocyten bei der Mobilisierung der larvalen Reservestoffe und beim Aufbau der imaginalen Organe eine Rolle spielen, während die imaginalen Oenocyten für die Klärung der Hämolymphe sowie für die Eibildung verantwortlich zu sein scheinen. Für den allgemeinen Betriebsstoffwechsel sind sie anscheinend

entbehrlich, da die Männchen von *Formica* auch mit inaktiven Oenocyten normalerweise noch 1—2 Wochen nach der Imaginalhäutung leben können, wenn ihnen ausreichende Nahrung geboten wird. Beiden Generationen von Oenocyten scheint die Aufgabe zuzufallen, *Fermente für den Baustoffwechsel* zu liefern.

Zur hormonalen Beeinflussung der Oenocyten

Noch weitgehend umstritten ist die Frage, wieweit die Oenocyten in ihrer Funktion durch Hormone beeinflußt werden. Bei *Formica* fallen die Aktivitätsmaxima der Oenocyten während der Puppenphase zusammen mit der stärksten Sekretions-tätigkeit der Corpora allata (SCHMIDT 1961). Ob das Hormon der Corpora allata bei *Formica* eine direkte Wirkung auf die Oenocyten ausübt, ist nicht erwiesen. HUBER (1958) konnte jedoch bei *Sialis* durch Schnürversuche und Oenocytenkoagulation zeigen, daß die Corpora allata auf die Oenocytensekretion fördernd wirken, letztere auf erstere dagegen hemmend. Der Einfluß der Corpora allata auf die Oenocyten läßt sich auch aus den Versuchen von DAY (1943) und VOGT (1947) erkennen, wonach bei Dipteren nach Exstirpation der Ringdrüse bzw. des den Corpora allata entsprechenden Teils eine Pyknotisierung der Oenocytenkerne und damit eine starke Einschränkung der Zellfunktion erfolgt. Bei *Formica* besteht bei beiden Kasten und Geschlechtern auch eine deutliche Parallelität zwischen der Aktivität der Corpora allata und der Sekretion der imaginalen Oenocyten (SCHMIDT 1961).

Zusammenfassung

Mit histologischen und histochemischen Methoden wurden die Oenocyten von Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen während der Puppenphase von *Formica polycyena* FOERST. untersucht, um Einblicke in ihre Funktion während der Metamorphose zu erhalten.

Bei *Formica* lassen sich zwei Generationen von Oenocyten, larvale und imaginale, unterscheiden, die lateral von der Hypodermis des Abdomens bzw. Gasters abgegliedert werden. Während der ganzen larvalen Phase bleiben sie mit der Hypodermis in Verbindung. Zu Beginn der inneren Metamorphose verteilen sie sich auf dem Lymphwege über den ganzen Körper und finden sich konzentriert an den Stellen der Organbildung. Vor beginnender Körperpigmentierung gelangen die larvalen Oenocyten ins Mitteldarmlumen und werden dort verdaut, während gleichzeitig die imaginalen Oenocyten mit den Trophocyten sich verankern, was mit einer Klärung der Hämolymphe einhergeht.

Die Oenocyten besitzen eine sehr verschiedene Größe, die stark vom Sekretionszustand abhängig ist. Die larvalen Oenocyten erreichen ein Aktivitätsmaximum kurz vor bzw. nach der Puppenhäutung, die imaginalen kurz vor der Imaginalhäutung. In der Größe und Aktivität der Oenocyten bestehen während der Metamorphose Unterschiede zwischen beiden Kasten und Geschlechtern.

In den Oenocyten konnten sowohl im lebenden Zustand als auch nach Fixierung Sekretvakuolen festgestellt werden.

Die Farbe der granulierten Oenocyten ist wasserhell; ihr Cytoplasma besitzt einen p_H -Wert von etwa 5—5,5 im aktiven Zustand. Ihre Form ist kugelig oder elliptoid. Die Zahl der Zellkerne schwankt zwischen 1—3, wobei einkernige Zellen stark überwiegen. Die Kernvermehrung scheint amitotisch nach einem

besonderen Typus zu erfolgen; sie konnte in einem Falle beobachtet werden. Mitosen und Zellteilungen waren nicht feststellbar. Die Kerne enthalten meistens zwei Nukleoli, oft nur einen, aber manchmal auch drei.

In den Oenocyten konnten Glykogen und Fett nachgewiesen werden; die Oenocyten können deshalb jedoch nicht als Speicherzellen betrachtet werden.

Während der Metamorphose scheinen die Oenocyten eine wesentliche Rolle als Fermentbildner zu spielen; sie sind am Aufbau der imaginalen Organe maßgeblich beteiligt. Den imaginalen Oenocyten kommt neben dem Umbau der Trophocyten offensichtlich beim weiblichen Geschlecht eine Funktion bei der Eibildung zu. Für hormonale und exkretorische Funktionen ergaben sich keine Anhaltspunkte.

Die hormonale Steuerung der Oenocyten scheint durch die Corpora allata zu erfolgen.

Literatur

- ALBRO, H. T.: A cytological study of the changes in the oenocytes of *Gallerucella nymphaea* L. during the larval and pupal periods of development. *J. Morph. Physiol.* **50**, 527—568 (1930).
- ANGLAS, J.: Observations sur les métamorphoses internes de la Guepe et de l'Abeille. *Bull. sci. France Belg.* **34**, 1—111, 363—473 (1900/01).
- BERLESE, A.: Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfa degli insetti metabolici. *Riv. Pat. veget.* **8**, 1—155 (1899); **9**, 177—344 (1902).
- DAY, M. F.: The function of the corpus allatum in muscoid diptera. *Biol. Bull.* **84**, 127—140 (1943).
- DENELL, R., and S. R. A. MALEK: The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana*. I. The appearance and the histological structure of the dorsal surface of the abdomen. *Proc. roy. Soc. B* **143**, 126—135 (1955). — II. The epicuticle. *Proc. roy. Soc. B* **143**, 239—256 (1955). — III. The hardening of the cuticle: impregnation preparatory to phenolic tanning. *Proc. roy. Soc. B* **143**, 414—426 (1955). — IV. The hardening of the cuticle: phenolic tanning. *Proc. roy. Soc. B* **143**, 427—434 (1955).
- FABRE, M.: Étude sur l'instinct les métamorphoses des Sphégiens. *Ann. Sci. natur*, III. s. *Zool.* **6** (1856).
- GEE, W. P.: The oenocytes of *Platyphylax designatus* WALKER. *Biol. Bull.* **21**, 222—234 (1911).
- GLASER, R. W.: Contribution to our knowledge of the function of oenocytes of insects. *Biol. Bull.* **23**, 213—224 (1912).
- GLÖCKNER, W. E.: Beiträge zur Postembryonalentwicklung von *Solenopsis fugax* LATR. (*Hym. Form.*) nebst einigen histochemischen Untersuchungen. *Diss. Inst. für Angewandte Zoologie der Univ. Würzburg* 1954.
- HOLLANDE, A. C.: Les cévodecytes ou oenocytes des insectes au point de vue biochimique. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* **16**, 1—64 (1914).
- HOSSELET, C.: Les oenocytes des *Culex annulatus*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **180**, 399—401 (1925).
- HUBER, M.: Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Oenocyten der Larve von *Sialis lutaria* L. *Z. Zellforsch.* **49**, 661—697 (1958).
- HUFNAGEL, A.: Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère (*Hypocometia padella* L.). *Arch. Zool. exp.* **57**, 27—202 (1918).
- JANET, CH.: Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs apres le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (*L. niger*). *Limoges* 1907; 149 pp.
- KAISER, P.: Zur Kenntnis der Oenocyten. *Histologische Untersuchungen am Großen Kohlweißling*. *Zool. Anz.* **145**, 364—372 (1950).
- KARAWIEW, W.: Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. *Z. wiss. Zool.* **64**, 385—478 (1898).
- KOCH, J.: Die Oenocyten der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in der Metamorphose von *Drosophila melanogaster* MEIG. *Dipl.-Arbeit, Zool. Inst. Zürich* 1944. *Zit. nach HUBER* 1958.

- KOLLER, G.: Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren. *Biol. Rev.* **4**, 269—306 (1929).
- KOSCHEVNIKOW, G.: Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene. *Zool. Anz.* **23**, 337—353 (1900).
- KRAMER, U.: Die Kerngrößenverhältnisse in der Larvenentwicklung verschiedener Kasten bei Formiciden. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **48**, 169—208 (1959).
- KREMER, J.: Beiträge zur Histologie der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung des Flügeldeckengewebes und der auftretenden Farbstoffe. *Zool. Jb., Abt. Anat. und Ontol.* **40**, 105—154 (1917).
- Die Flügeldecken der Coleopteren. Eine kritische Studie. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontol.* **41**, 175—272 (1920).
- Die Oenocyten der Coleopteren. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **2**, 536—581 (1925).
- Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. I. Insecta. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **4**, 290—345 (1926).
- KREUSCHER, A.: Die Fettkörper und die Oenocyten von *Dytiscus marginalis*. *Z. wiss. Zool.* **119**, 247—284 (1922).
- MAZIA, D., PH. A. BREWER and M. ALFERT: The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. *Biol. Bull.* **104**, 57—67 (1953).
- MURRAY, F. V., and O. W. TIEGS: The metamorphosis of *Calandra oryzae*. *Quart. J. micr. Sci.* **77**, 405—495 (1935).
- OCHSE, W.: Experimentelle und histologische Beiträge zur inneren Metamorphose von *Sialis lutaria* L. *Rev. suisse Zool.* **51**, 1—82 (1944).
- Untersuchungen über die Oenocyten von *Sialis lutaria* L. *Rev. suisse Zool.* **53**, 39—72 (1946).
- OERTEL, E.: Metamorphosis in the honey bee. *J. Morph.* **50**, 295—340 (1930).
- PANTEL, J.: Essai Monographique sur une larve parasite du groupe des Tachinaires. *Cellule* **15**, 7—290 (1898).
- PARDI, L.: Glicogeno degli enociti e suo significato. *Monit. zool. ital.* **49**, 108—115 (1938).
- Osservazioni di istofisiologia su *Melasoma populi* L. (*Col. Chrysom.*). Enociti e mute. *Monit. zool. ital.* **50**, 88—93 (1939).
- PERÉZ, CH.: Sur les oenocytes de la Fourmi rousse (*Formica rufa* L.). *Bull. Soc. Entom. France* **19**, 351—353 (1901).
- Contribution à l'étude des metamorphoses des insectes. *Bull. sci. France Belg.* **37**, 195—427 (1903).
- Recherches histologiques sur la métamorphose de muscides (*Calliphora erythrocephala* MEIG.). *Arch. Zool. exp. gén.* **4**, 1—274 (1910).
- Observations sur l'histolyse et l'histogenese dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). *Mem. Acad. roy. Belg. Cl. Sci.* **3**, 1—103 (1911).
- PFEIFFER-WEED, J.: Effect of the corpora allata on the metabolism of adult female grasshoppers. *J. exp. Zool.* **99**, 183—233 (1945).
- POISSON, R.: Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. sci. France Belg.* **58**, 49—202 (1924).
- POYARKOFF, E.: Recherches histologiques sur la métamorphose d'un coleoptère (la Galerique de l'orme). *Arch. Anat. micr. Morph. exp.* **12**, 333—474 (1910).
- RISLER, H.: Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellificia* L.) und die Wiederherstellung der Diploidie bei den Drohnen. *Z. Zellforsch.* **41**, 1—78 (1954).
- RÖSSIG, H.: Von welchen Organen der Gallwespe geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? *Zool. Jb., Abt. System. Ökol. u. Gegr.* **20**, 19—86 (1904).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Leipzig 1948.
- SCHMIDT, G. H.: Zur Methodik der histologischen Fettuntersuchung, angewandt bei Insekten. *Naturwissenschaften* **46**, 264 (1959).
- Histophysiologische Untersuchungen zur Bedeutung der Oenocyten während der Metamorphose der Roten Waldameise *Formica polyctena* FOERST. (*Hym. Form.*). *Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Saarbrücken* 1961; *Zool. Anz. Suppl.* **25** (1962, im Druck).
- Histologische Untersuchungen zur Funktion der Corpora allata während der Metamorphose von *Formica polyctena* FOERST. (*Ins. Hym. Form.*). *Verh. IV. Int. Kongr. Int. Union z. Studium der soz. Insekten. Pavia* 1961, im Druck in „Symposia Genetica“.
- SCHMIEDER, R. G.: Observations on the fat body in Hymenoptera. *J. Morph.* **45**, 121—184 (1928).

- SCHNELLE, H.: Über den feineren Bau des Fettkörpers der Honigbiene. Zool. Anz. **57**, 172—179 (1923).
- STENDELL, W.: Beitrag zur Kenntnis der Oenocyten von *Ephestia kühniella* Z. Z. wiss. Zool. **102**, 136—168 (1912).
- THOMSEN, E.: Observations on the oenocytes of the adult *Calliphora erythrocephala* MEIG. Bertil Hanström Zool. Papers 1956; p. 298—306.
- TIEGS, O. W.: Researches on the insect metamorphosis. I. On the structure and post-embryonic development of a chalcid wasp, *Nasonia*. II. On the physiology and interpretation of the insect metamorphosis. Trans. roy. Soc. Sci. Aust. **46**, 319—527 (1922).
- VOGT, M.: Fettkörper und Oenocyten der *Drosophila* nach Exstirpation der adulten Ringdrüse. Z. Zellforsch. **34**, 160—164 (1947).
- WEISSENBERG, R.: Oenocyten von *Torymus nigricornis* BOH. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **23**, 231—268 (1907).
- WHEELER, W. M.: Concerning the blood tissue of the insecta. Psyche (Stuttgart) **6**, 216—220, 233—236, 253—258 (1892).
- WIELOWIEJSKI, H. R.: Über das Blutgewebe der Insekten. Eine vorläufige Mitteilung. Z. wiss. Zool. **43**, 512—536 (1886).
- WIGGLESWORTH, V. B.: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* with special reference to the function of oenocytes and dermal glands. Quart. J. micr. Sci. **76**, 269—318 (1933).
- The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissues of mosquito larvae. J. exp. Biol. **19**, 56—77 (1942).
- The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemipt.). Proc. roy. Soc. B **134**, 169—181 (1947).
- The structure and the deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor*. Quart. J. micr. Sci. **89**, 197—217 (1948).
- The utilisation of reserve substances in *Drosophila* during flight. J. exp. Biol. **26**, 150—163 (1949).
- Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser. Dtsch. Übersetzung v. M. LÜSCHER 1959, 823 S.
- WILLERS, W.: Celluläre Vorgänge bei der Häutung der Insekten. Z. wiss. Zool. **116**, 43—74 (1916).
- WOLFE, L. S.: The deposition of the 3rd instar larval cuticle of *Caliphora erythrocephala*. Quart. J. micr. Sci. **95**, 49—66 (1954).
- YOKOYAMA, T.: Histological observations on a nonmoulting strain of silkworm. Proc. roy. Entom. Soc. Lond. A **11**, 35—44 (1936).

Dr. G. H. SCHMIDT,

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10