

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.
[Abteilung: O. MANGOLD] Berlin-Dahlem.)

BEINTRANSPLANTATIONEN AN LEPIDOPTEREN RAUPEN. I.
TRANSPLANTATIONEN ZUR ANALYSE DER RAUPEN-
UND PUPPENHÄUTUNG.

Von

DIETRICH BODENSTEIN.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. November 1932.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung und Problem	564
2. Material und Methode	565
3. Experimenteller Teil	569
A. Heterotope homoplastische Transplantation	569
B. Heterotope homoplastisch-katoplastische Transplantation	571
a) Spender 5 Stadium, Wirt 4 Stadium	571
b) Spender 4 Stadium, Wirt 3 Stadium	572
C. Heterotope homoplastisch-anoplastische Transplantation	572
a) Spender 4 Stadium, Wirt 5 Stadium	572
b) Spender 3 Stadium, Wirt 4 Stadium	573
D. Orthotope homoplastisch-anoplastische Transplantation	574
E. Heterotope heteroplastische Transplantation	576
F. Heterotope heteroplastisch-anoplastische Transplantation	577
4. Besprechung der Ergebnisse	577
A. Die Determination des Zeitpunktes der Häutung	577
B. Die Determination der Anzahl der Häutungen	578
C. Die Qualität der extrahypodermalen Raupenhäutungsfaktoren	579
D. Spezielle Reize für Raupen und Puppenhäutung	579
E. Die Leistung der Hypodermis	580
F. Die Art und Lokalisation der extrahypodermalen Faktoren	582
5. Zusammenfassung	582
6. Literaturverzeichnis	583

1. Einleitung und Problem.

Zur Prüfung entwicklungsphysiologischer Geschehnisse und Zusammenhänge ist die Transplantation eine der wertvollsten Methoden geworden. Versuche dieser Art an den hypodermalen Organen der Schmetterlingsraupen ließen interessante Einblicke in das Häutungs-

bzw. Metamorphoseproblem erwarten. Leider jedoch haben hier gerade die Raupen ihrer starren Chitinhülle und ihrer Empfindlichkeit wegen große Schwierigkeiten bereitet. Dennoch ist es nunmehr gelungen, Raupenbeine erfolgreich zu verpflanzen, worüber in diesem Aufsatz berichtet werden soll.

Bekanntlich vollführt die Schmetterlingsraupe während ihres Heranwachsens mehrere Häutungen, verwandelt sich mit einer letzten Häutung zur Puppe, die dann den fertigen Falter ergibt. Denken wir nun einmal nur an die Leistung der Raupenhypodermis in ihrem Entwicklungszyklus, so können wir uns davon folgende Vorstellungen machen.

1. Die Hypodermis verändert im Laufe ihrer Entwicklung fortlaufend ihren Zustand und die aufeinanderfolgenden Häutungen setzen jeweils ein, wenn ein bestimmtes Entwicklungsniveau erreicht ist. In diesem Falle wären die verschiedenen Häutungen qualitativ verschieden und die Entwicklung verlief autonom ohne Einfluß der Umgebung.

2. Die Hypodermis behält während der Entwicklung stets denselben Raupenzustand bei und der Zeitpunkt der verschiedenen Raupenhäutungen bzw. die Qualität Raupen- oder Puppenhäutungen wird bestimmt von außerhalb der Hypodermis liegenden Faktoren (Umgebungsfaktoren).

3. Faktoren in der Hypodermis und in der Umgebung arbeiten Hand in Hand, wobei einerseits der Zustand der Hypodermis wechselt, andererseits in der Umgebung bestimmte Faktoren auftreten.

Die Transplantation von Raupenbeinen, welche hypodermale Ausstülpungen sind, soll, in mannigfaltigen Kombinationen ausgeführt, Aufschluß geben, welche der drei vorher genannten Vorstellungen die zutreffende ist.

Es ist mir innerstes Bedürfnis auch an dieser Stelle meinem verehrten Chef Herrn Professor MANGOLD für seine freundliche Mithilfe an dieser Arbeit und vielerlei Anregung herzlichst zu danken.

2. Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden an den Raupen des kleinen Fuchses (*Vanessa urticae*) und des Tagpfauenauges (*Vanessa io*) ausgeführt. Verschieden alte Raupenstadien wurden zum Versuche verwandt. Das 2. Stadium war die untere Grenze. Wir bezeichneten die Raupen nach dem Verlassen der Eihülle als 1. Stadium, dessen Ende die erste Häutung ist. Raupen nach der ersten Häutung sind im 2. Stadium, dem dann die zweite Häutung folgt usf. Das letzte (5.) Raupenstadium wird von der fünften Häutung, d. h. der Puppenhäutung abgeschlossen.

Es wurden, homo- und heteroplastisch, Borsten, Bauchbeine und Brustbeine transplantiert. Mit der fortschreitenden methodischen Erfahrung erwiesen sich die Brustbeine als am geeignetsten; sie wurden dann auch fast ausschließlich verwandt. Der Transplantationsort war

meist der Rücken der Raupe, die Stelle einer medianen Dorsalborste. Doch wurden auch vereinzelt andere Stellen gewählt.

Tabelle 1. Übersicht über die homoplastischen Transplantationen von Borsten, Brustbeinen und Bauchbeinen bei *Vanessa urticae* und *Vanessa io*. Alle Fälle heterotop, ausgenommen 10 (davon 5 positiv) orthotope Fälle, die bei der anaplastischen Brustbeintransplantation vom 2. aufs 3. Stadium aufgeführt sind.

Homoplastisch																
Spender ↓ Wirt	Gleichstadi					Zusammen	Anaplastisch					Zusammen	Kataplastisch			Zusammen
	2 Stad. ↓ 2 Stad.	3 Stad. ↓ 3 Stad.	3 Stad. ↓ 3 Stad.	4 Stad. ↓ 4 Stad.	4 Stad. ↓ 4 Stad.		2 Stad. ↓ 3 Stad.	3 Stad. ↓ 3 Stad.	3 Stad. ↓ 4 Stad.	3 Stad. ↓ 3 Stad.	4 Stad. ↓ 5 Stad.		4 Stad. ↓ 5 Stad.	4 Stad. ↓ 3 Stad.	3 Stad. ↓ 3 Stad.	
Borsten:																
Ingesamt				144		144										
Positiv				1		1										
Brustbeine:																
Ingesamt	4		6	22		32	30	69	12	21		132	28	106	134	
Positiv	1			12		13	7 (+3?)	18 (+2?)	(2?)	3 (+1?)		30	9	9 (+2?)	18	
Bauchbeine:																
Ingesamt				9		9										
Positiv				1		1										
Ingesamt						185						132			134	
Positiv						15						30			18	

Tabelle 2. Übersicht über die heteroplastischen Transplantationen von Bauchbeinen und Brustbeinen zwischen *Vanessa urticae* und *Vanessa io*. Alle Fälle heterotop.

Heteroplastisch						
Spender V. io ↓ Wirt V. urticae	Gleichstadi		Zusammen	Anaplastisch		Zusammen
	2 Stad. ↓ 2 Stad.	4 Stad. ↓ 4 Stad.		3 Stad. ↓ 4 Stad.		
Brustbein:						
Ingesamt	3	6	9	8		8
Positiv	1	1	2	2		2
Bauchbein:						
Ingesamt		5	5			
Positiv		2	2			
Ingesamt			14			8
Positiv			4			2

hier gleich bemerkt, daß dieses Nichtanheilen größerer Transplantate auf kleine Wirte mit dem Anheilungsvermögen als solchem, bei so

Komplikationen bei der Operation gab es da, wo Transplantate von älteren Raupen (also große Transplantate) auf jüngere Stadien verpflanzt werden sollten. Hier war die Zahl der Anheilungsfälle gering; es mußten daher viele Tiere operiert werden, um einige positive Fälle zu erhalten. Es wurden immer nur solche Fälle positiv genannt, wo an der abgeworfenen Haut des Wirtes die abgestoßene Hülle des Transplantates nachgewiesen werden konnte. Es sei

stadienverschiedenen Transplantationen nichts zu tun hat, daß hier vielmehr mechanische Hindernisse die Anheilung vereiteln.

Die Tabellen 1 und 2 geben eine Übersicht über die Experimente. Insgesamt wurden 343 Operationen ausgeführt; davon sind 321 homoplastisch und 22 heteroplastisch. Von den 321 homoplastischen sind 311 heterotop und 10 orthotop. Positiv waren insgesamt 69 Fälle, nämlich 63 bei den homoplastischen und 6 bei den heteroplastischen Operationen. Die weitere Verteilung der Fälle auf die verschiedenen Operationsgruppen bitte ich in den Tabellen einzusehen. Aus den oben erwähnten Gründen wurde die größte Zahl der Versuche mit Brustbeinen ausgeführt.

Narkotisiert wurde mit Äther. Die Raupen dürfen nicht an den mit dem Narkotikum getränkten Wattebausch gelangen. Durch Einstellen eines Ätherfläschchens in das eigentliche Narkosegefäß ist dies leicht zu erreichen. Sehr wichtig ist die richtige Dosierung der Narkose. Bei zu schwacher Betäubung blutet die Wunde infolge der starken Bewegungen der Raupen sehr; dadurch wird das Implantat abgehoben. Die Blutungen lassen sich durch die Narkose regeln. Der richtige Betäubungszustand ist erreicht, wenn die Raupe nur noch schwach zitternde Bewegungen an Borsten oder Beinen zeigt.

Die Operation geschah unter dem binokularen Mikroskop. Es wurde nicht steril, aber möglichst sauber gearbeitet und die Instrumente vor dem jedmaligen Gebrauch in Alkohol desinfiziert. Zur Exstirpation benutzte ich eine fein zugespitzte Weckersehre und zur Transplantation zwei gut geschliffene Uhrmacherpinzetten. Das Transplantat muß genau auf die Wunde passen; bei richtiger Narkose gerinnt das Blut dann an der Vereinigungsstelle zu einer schützenden Schorfgranze. Die Operation als solche hat keinen Einfluß auf den Entwicklungsrhythmus gut gehaltener Tiere. Tiere mit mehreren Wunden häuteten sich, wie früher (1930) nachgewiesen werden konnte, synchron mit den Kontrollen. Die Raupen wurden einzeln, manchmal auch 3 bis 5 gemeinsam in kleinen Glasschälchen gehalten, welche mit Glasdeckeln bedeckt waren. Es wurde nie eingefrischtes Futter gereicht. In diesen Behältern konnten die Tiere bis zum Schlüpfen des Falters bleiben. Zur histologischen Untersuchung wurde in CARNOYScher Flüssigkeit fixiert;

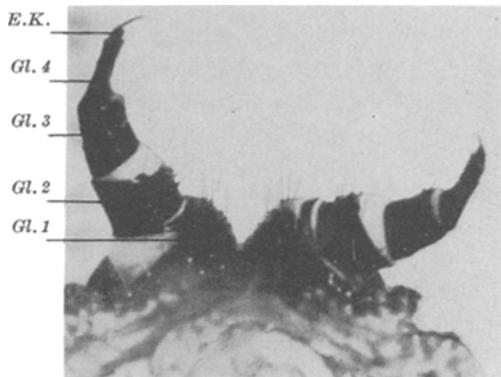


Abb. 1. Brustbeinpaar von *Vanessa urticae*. E.K. Endkrallen des vierten Gliedes. Gl. 1-4. Erstes bis viertes Beinglied. Vergr. etwa 16 ×.

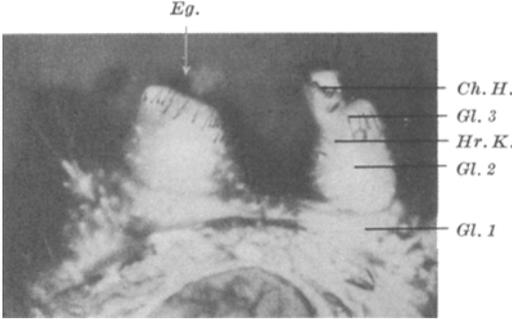


Abb. 2. Bauchbeinpaar von *Vanessa urticae*. Gl. 1—3. Erstes bis drittes Beinglied. Ch.H. Chitinhakenkranz des dritten Gliedes. Hr.K. Distaler Haar-kranz des zweiten Gliedes. Eg. Eingestülptes drittes Glied. Vergr. etwa 16 \times .

che im Basalglied liegen, unberücksichtigt lassen, denn wir wollen ja nur die Leistungen und Potenzen der Raupenhypodermis in ihrem Entwick-

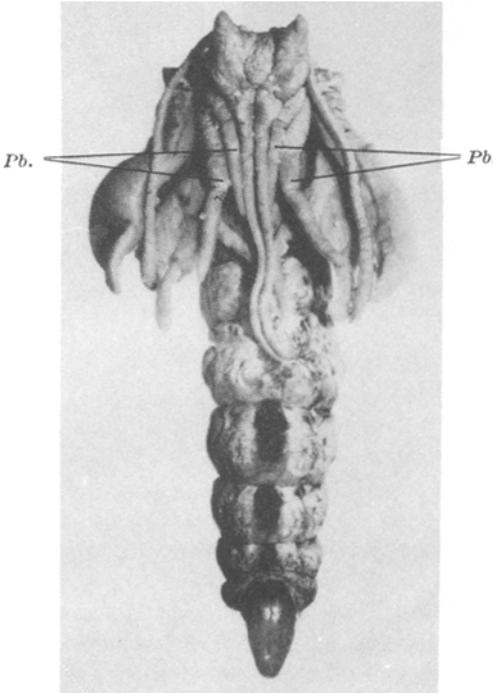


Abb. 3. Puppe von *Vanessa urticae*, welche die Raupenhaut eben abgestreift hat. Pb. die aus den imaginalen Beinanlagen entstandenen Puppenbeine. Vergr. etwa 4 $\frac{1}{2}$ \times .

über Methylbenzoat-Zelloidin (nach PETERFI) eingebettet und die 10—15 μ dicken Schnitte in Delafield-Eosin gefärbt.

Zum besseren Verständnis der folgenden Ausführungen sei darauf hingewiesen, daß wir hypodermale Raupenorgane (Raupenbeine) verpflanzen, daß wir also die imaginalen Anlagen der zukünftigen Schmetterlingsbeine, wel-

che im Basalglied liegen, unberücksichtigt lassen, denn wir wollen ja nur die Leistungen und Potenzen der Raupenhypodermis in ihrem Entwicklungszyklus kennenlernen. Die interessanten Probleme die sich aus der Verpflanzung von Beinimaginalscheiben ergeben, sind in Bearbeitung und werden später mitgeteilt werden.

Die Raupen der Tagfalter besitzen 3 Paar Brust- und 4 Paar Bauchbeine. Am letzten Segment befinden sich noch 1 Paar Beine, die als Nachschieber bezeichnet werden. Das Brustbein von *Vanessa urticae* besteht aus 4 Gliedern (Abb. 1), wenn das proximale Grundglied als erstes gerechnet wird. Dieser Teil ist durch kein Gelenk vom Rumpfe abgesetzt; er ist mehr eine Ausstülpung der Hypodermis. Die Färbung des Beines ist glänzend schwarz; deutlich heben sich die hellen Gelenkgrenzen ab. Der Querschnitt ist ein wenig oval. Das Bauchbein von *Vanessa urticae* (Abbildung 2) besteht aus 3 Gliedern. Das 1., das Grundglied, verschmilzt teilweise mit dem

Körper, so daß nur noch die laterale Seite deutlich abgehoben ist. Das 2. Glied ist das größte, seine Basis zur Höhe verhält sich etwa (im 5. Stadium) wie $1 : \frac{1}{2}$. Die distale Grenze des 2. Gliedes ist mit einem Kranz starker Haare besetzt, die an einigen Stellen zweireihig das Bein ganz umziehen. Das 3. Glied ist hell und haarlos; es kann sich ein- und ausstülpfen. Es ist ungefähr halb so lang wie das 2. Glied; sein distales Ende trägt einen U-förmigen Kranz von Chitinhaken, der lateral offen ist. Die Puppenbeine, welche die späteren Imagobeine liefern, entstehen aus imaginalen Anlagen am Grunde der Raupenbeine. Während des Verpuppungsvorganges strecken sich die Imaginalscheiben der Beine stark und dringen in das Raupenbeinchen hinein. Die Epidermis des Raupenbeinchens bildet offenbar Puppenhypodermis ohne typische Formbildung über der Puppenbeinanlage (der Vorgang ist noch nicht genau geklärt). Bei der Verpuppung wird die leere Chitinhülle des Raupenbeinchens abgestoßen. An seine Stelle tritt dann das Puppenbeinchen (Abb. 3).

3. Experimenteller Teil.

In diesem Abschnitt sollen einige typische Fälle der verschiedenen Kombinationen beschrieben werden.

A. Heterotope homoplastische Transplantation.

Bein I, urt. × urt. (Abb. 4).

27. 5. 31. Einer Raupe im 4. Stadium wurde das Bauchbein eines gleichalten Spenders in das 5. Segment an die Stelle einer dorsalen Medianborste gepflanzt. Das Implantat bestand aus den beiden distalen Gliedern. Der Spender starb bei der Narkose. Der Wirt häutete nach 3 Tagen; mit ihm synchron das Implantat. Die Glieder des Implantatbeinchens sind in Form und Ausfärbung normal (Abb. 4). An der Grenze des distalen und proximalen Gliedes ist wie normal ein Kranz starker Härchen (*Hr. K.*) deutlich. Auf der Höhe des distalen Gliedes steht (*Ch. H.*) der typische U-förmige Kranz von Chitinhaken. Die Schnittuntersuchung ergab die vollkommene Einheilung des Implantates (Abb. 5). Seine Hypodermis geht ohne Narbe in die Wirtshypodermis über. Die Zellgröße ist normal; nirgends sind zerfallene Zellen.

Der Fall zeigt die heterotope Transplantation eines Bauchbeines zwischen 2 gleichalten und gleichartigen Raupen.

Bein 77₁, urt. × urt. (Abb. 6).

29. 5. 32. Der Wirt war eine Raupe im 4. Stadium; ihm wurde an die Stelle einer dorsalen Medianborste das Brustbein eines gleichalten Spenders transplantiert. Am 1. 6. starb der Spender. Der Wirt häutete sich am 2. 6., mit ihm synchron das Implantat (Abb. 6). Das Implantat sitzt im 7. Segment, besteht aus 3 gut geformten vollständigen normalen Gliedern; seine Gelenkgrenzen sind hell. Das distale Glied ist ein wenig nach links seitlich geneigt und trägt die typische Endkralle des Brustbeins. Man vergleiche dieses Transplantatbeinchen mit dem in Abb. 1 gezeigten normalen urticae-Brustbein.

Der Fall zeigt die heterotope Transplantation eines Brustbeines zwischen 2 gleichalten und gleichartigen Raupen.

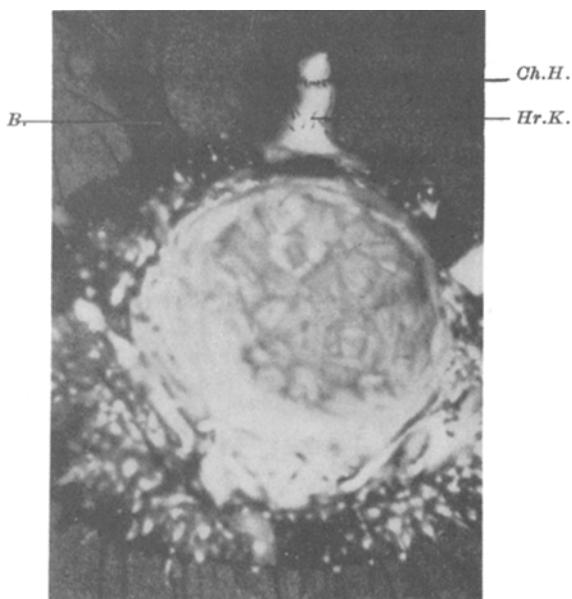


Abb. 4. Bein 1. Heterotop homoplastisch transplantiertes Bauchbein von *Vanessa urticae*. *Ch.H.* Chitinhaken des dritten Gliedes. *Hr.K.* distaler Haarkranz des zweiten Gliedes. *B.* Dorsalborste. Vergr. etwa 16 \times .

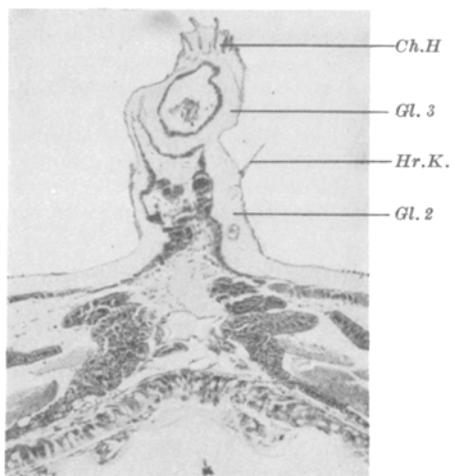


Abb. 5. Bein 1. Schnitt durch das heterotop homoplastische Bauchbeintransplantat. *Ch.H.* Chitinhaken des dritten Gliedes. *Hr.K.* Härschen des distalen Haarkranzes des zweiten Gliedes. *Gl. 2 + 3.* Zweites und drittes Glied. Vergr. etwa 48 \times .

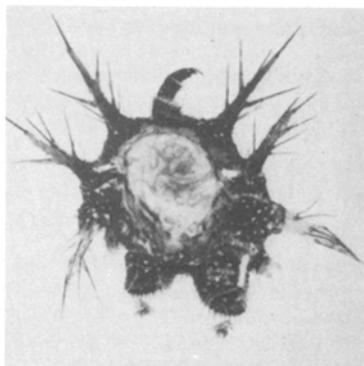


Abb. 6. Bein 77. Heterotop homoplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae*. Vergr. etwa 10 \times .

*B. Heterotope homoplastisch-katoplastische Transplantation.**a) Spender 5. Stadium, Wirt 4. Stadium.**Bein 22₂, urt. × urt. (Abb. 7).*

8. 8. 31. Als Wirt diente eine Raupe im 4., als Spender eine solche im 5. Stadium. Transplantiert wurde das 2.—4. Glied eines Brustbeines. Der Transplantationsort war im 5. Segment die Stelle der dorsalen Medianborste. Der Spender starb bei der Narkose. 2 Tage später ist die Wirtsraupe sehr munter; das Bein scheint gut angewachsen zu sein und ist mit seiner Flexorseite nach cephal gerichtet. Es bewegt sich, wie es scheint, autonom. Plötzlich, ohne irgendwelche sichtbaren Reize beugen sich die beiden distalen Glieder und springen nach einigen Sekunden ebenso plötzlich in ihre Ruhestellung zurück. Die Raupe häutete am 14. 8. 31, also 6 Tage nach der Operation; synchron mit ihr das Transplantat (Abb. 7). Die Glieder des Implantates haben die normalen Brustbeincharaktere; es hatte also keine Puppenhäutung stattgefunden. Glied 2 ist stark angeschwollen, und die Gelenkhaut beträchtlich verbreitert. Die Färbung des Beines ist deutlich schwächer als die eines normalen Raupenbeines (s. Abb. 1). In diesem Zustand wurde das Tier fixiert. Die histologische Untersuchung zeigt, daß auch hier die Vereinigung von Spender und Wirtshypodermis vollständig ist. Die Muskel im Implantat sind nicht mit denen des Wirtes verwachsen. Die Größe der Implantatzellen entspricht ungefähr der der Wirtszellen.

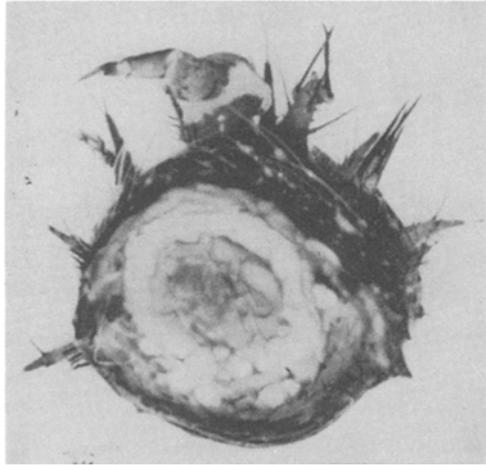


Abb. 7. Bein 22₂. Heterotop homoplastisch-katoplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae*. Vergr. etwa 16 ×.

Der Fall zeigt die Transplantation eines 5. (letzten) Stadiumbeines in eine Raupe des 4. Stadiums. Das Transplantatbeinchen häutet sich synchron mit dem Wirt. Es behält seine Raupencharaktere bei; hat also 5 statt 4 Raupenhäutungen durchgemacht. Die Intensität seiner Pigmentierung ist etwas geschwächt.

Bein 48, urt. × urt.

24. 5. 32. Transplantiert wurde das Brustbein eines 5. (letzten) Stadiums an die Stelle der dorsalen Medianborste in das 7. Segment eines 4. Stadiums. Am 28. 5. häutete der Wirt; synchron mit ihm das Transplantat. Das Transplantat bewahrte seine Raupencharaktere. Es war gut angewachsen aber ein wenig deformiert; doch waren die Haargrenzen an den Gliedern noch deutlich zu erkennen. Der Spender ist munter und noch fressend; er verpuppte sich erst am 30. 5.

Auch hier wie in Fall 22₂ macht das Transplantatbeinchen eine überzählige Raupenhäutung durch und häutet sich synchron mit dem Wirt. Weiterhin zeigt sich die deutliche Vorauseilung der Transplantathäutung gegen die der Spenderhäutung.

b) Spender 4. Stadium, Wirt 3. Stadium.

Bein 8I₁, urt. × urt. (Abb. 8 u. 8a).

30. 5. 32. Es wurde das Brustbein eines 4. Stadiums an die Stelle einer dorsalen Medianborste eines 3. Stadiums transplantiert. — 3. 6. Der Spender noch munter fressend; der Wirt gehäutet. Das synchron mitgehäutete Implantat sitzt im 10. Segment, es besteht aus 3 Gliedern und ist normal geformt. Es steht schön aufrecht und seine Spitze zeigt nach rechts cephal. — 4. 6. Spender zur Häutung angespannen. Wirt munter fressend. — 5. 6. Spender gehäutet. Wirt noch fressend. — 6. 6. Wirt zur letzten Raupenhäutung angespannen. Spender munter fressend. — 7. 6. Wirt gehäutet, das Implantat synchron mit ihm, es ist deutlich gewachsen (Abb. 8). Sonst wie im vorhergehenden Stadium. Spender noch fressend.

— 12. 6. Spender verpuppt. Wirt noch munter fressend. — 13. 6. Wirt zum Verpuppen angespannen. — 14. 6. Wirt verpuppt. Das Transplantat an der abgeworfenen Haut ist hohl. An dem Abdomen der Puppe sitzt das zum Puppenbeinchen umgewandelte Transplantat (Abb. 8a).

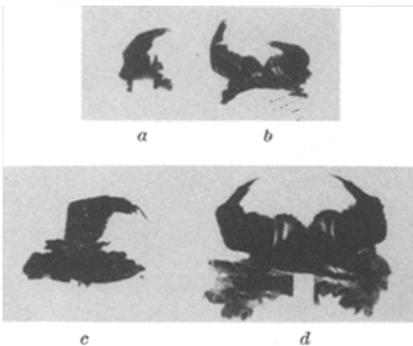


Abb. 8a—d. Bein 8I₁. Heterotop homoplastisch-kataplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae*. a Abgestoßene Haut des Transplantates nach der zweiten Operation folgenden Häutung; b dazu gehörige Hautbeinhülle des Wirtes; c abgestoßene Haut des Transplantates nach der dritten (letzten) der Operation folgenden Häutung; d dazu gehörige Hautbeinhülle des Wirtes.

Vergr. etwa 10 ×.

Die Umwandlung des Transplantates zum Puppenbeinchen ist jedoch nicht beweisend dafür, daß die Hypodermis des Implantates sich auch zu Puppenhypodermis umgewandelt hat. Es zeigt diese Erscheinung vielmehr nur, daß die mitverpflanzte Imaginalanlage des Beines seine Verpuppungstendenzen zur Geltung bringen konnte. Das Hohlsein des Transplantates, wie dies die Schnittuntersuchung zeigt,

läßt jedoch darauf schließen, daß auch seine Hypodermis sich zu Puppenhypodermis umgewandelt hat.

Wieder sehr deutlich ist der verschiedene Häutungsrythmus von Spender und Wirt. Das Transplantat paßte sich gänzlich dem Wirt an; es wandelte sich den Wirtseinflüssen entsprechend wahrscheinlich zu Puppenmaterial um.

Abb. 9 zeigt noch eine *urticae*-Raupe des letzten Stadiums mit einem heterotop-homoplastisch-kataplastisch (Operationsstadien: Spender 4. Stadium, Wirt 3. Stadium) transplantiertem Brustbeinchen im 9. Segment. Dieses Transplantat wurde bei der Verpuppung abgestoßen.

C. Heterotope homoplastisch-anaplastische Transplantation.

a) Spender 4. Stadium, Wirt 5. Stadium.

Bein 72, urt. × urt.

28. 5. 32. Der Wirt war im 5. Stadium. Ihm wurde an die Stelle einer dorsalen Medianborste ein Brustbein des Spender, der im 4. Stadium war, transplantiert.

— 1. 6. Der Spender hat sich gehäutet, ist also damit in das 5. Stadium eingetreten. Der Wirt munter fressend. Das Transplantat sieht vollkommen gesund aus, es scheint gut angewachsen. — 3. 6. Der Spender munter fressend. Der Wirt, welcher unruhig herumläuft um einen Platz zum Verpuppung zu finden, wird in Carnoy fixiert. Die Schnittuntersuchung zeigt, daß das Transplantat gut angeheilt ist; seine Hypodermis weist dieselben Häutungserscheinungen wie die Hypodermis des Wirtes auf. Das Transplantat muß also auf die vom Wirt ausgehenden Verpuppungseinflüsse reagiert haben. Ob die Häutungserscheinungen im Transplantat aber als solche von Raupen- oder von Puppenhäutung anzusprechen sind, ist nicht

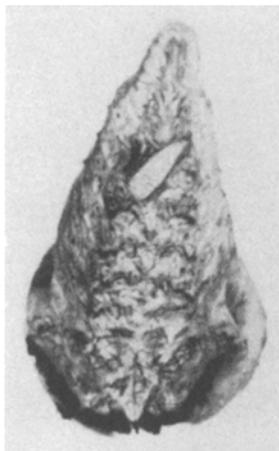


Abb. 8a. Bein 8I. Zum Puppenbeinchen umgewandeltes heterotop homoplastisch-katoplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae* auf dem Abdomen der Wirtspuppe. Vergr. etwa $5\times$.

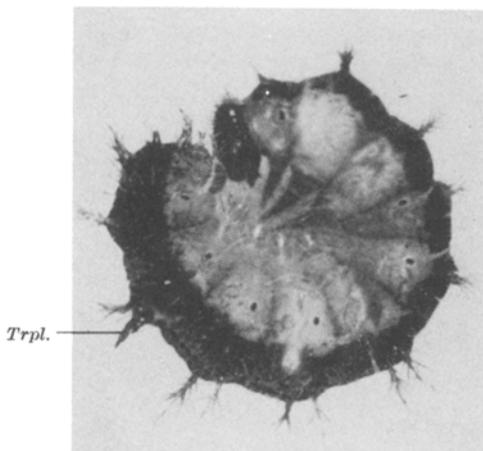


Abb. 9. Bein 82. Heterotop homoplastisch-transplantiertes Brustbein eines 4. Stadiums in einem Wirt des 3. Stadiums. Photo nach der zweiten (letzten) der Operation folgenden Raupenhäutung. *Trpl.* Transplantat. Vergr. etwa $2\frac{1}{2}\times$.

zu entscheiden, da die Transplantatbeinepidermis so gut wie keine Strukturverhältnisse aufweist.

Transplantate des 4. oder des 3. Stadiums auf Wirte im 5. Stadium verpflanzt, heilen gut an. Sie werden von Wirtseinflüssen häutungsanregend bestimmt. Ob sie jedoch eine Raupen- oder Puppenhäutung ausführen werden, ist durch die Schnittuntersuchung nicht zu entscheiden. Bei der Puppenhäutung werden die Transplantate abgestoßen; und an der Puppe ist nur durch eine schwache Narbe zu erkennen, wo sie gesessen haben.

b) Spender 3. Stadium, Wirt 4. Stadium.

Alle positiven Fälle dieser Kombination, soweit sie nicht von Parasiten befallen waren und daher fixiert werden mußten, blieben bis zur Verpuppung leben. Auch hier wurden die Transplantate bei der Puppenhäutung abgestoßen und an der Puppe deutete nur eine schwache Narbe darauf hin, wo das Implantat gesessen hatte.

Bei 89₁, *urt.* × *urt.* (Abb. 10).

31. 5. 32. Es wurde das Brustbein eines 3. Stadiums an die Stelle einer dorsalen Medianborste des 4. Stadiums transplantiert. — Am 3. 6. häutete der Wirt, synchron mit ihm das Transplantat. Das Implantat sitzt im 3. Segment. Es besteht aus drei Gliedern und ein wenig basalem Material (Abb. 10). Das Implantatbeinchen ist normal geformt, seine Gelenkgrenzen sind schön hell, nur die Intensität der Ausfärbung ist ein wenig schwächer als es die Norm ist. — Am 6. 6. häutete der Spender, der so in das 4. Stadium eintrat. Kurz nach der Häutung verließ ein Parasit das Spendertier, welches daher als unbrauchbar weggetan wurde. —

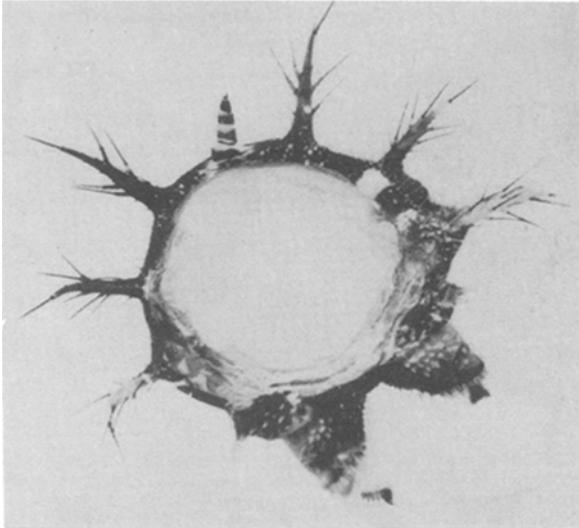


Abb. 10. Bein 89₁. Heterotop homoplastisch-anaplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae*. Vergr. etwa 10 ×.

11. 6. Wirt schwächlich und auch angestochen, daher in Carnoy fixiert. Im Schnitt zeigt das Transplantat den gleichen Abhebungsgrad der alten Cuticula wie das Wirtstier. Es läßt sich jedoch nicht sagen, ob diese Häutungserscheinungen zur Raupen- oder Puppenhäutung hinführen werden.

Beintransplantate des 3. in das 4. Stadium heilen gut an. Der Zeitpunkt der Häutung ist auch hier von dem des Wirtes abhängig. Bei der Verpuppung des Wirtes werden die Transplantate mit der letzten Raupenhaut abgestoßen. Bei der Puppenhäutung lassen Wirtseinflüsse das Transplantat gewisse Häutungserscheinungen durchführen. Es bleibt jedoch aus der Schnittuntersuchung fraglich, ob sie Raupen- oder Puppenhäutung zum Ziele haben.

D. Die orthotope homoplastisch-anaplastische Transplantation.

In diesen Versuchen wurde das Brustbeinchen eines 2. Stadiums an die Stelle eines extirpierten Brustbeines des 3. Stadiums transplantiert.

Spender und Wirt waren urticae-Raupen. Der Exstirpationsschnitt an dem Transplantationsort wurde so geführt, daß das Basalglied vollständig, Glied 1 mehr oder minder unvollständig als Stumpf erhalten blieb. Hier wurde dann das Transplantat mit möglichst viel basalem Material also nahezu vollständig aufgeheilt. Nach der ersten Häutung des Wirtes waren die Transplantate gut angeheilt, sie deckten jedoch nicht die ganze Wundfläche, sondern waren ein wenig seitlich verschoben. Die Ringe der einzelnen Transplantatglieder waren kurz. Es schien mehr ein Breiten-, denn ein Längenwachstum stattgefunden zu haben. Im übrigen war die Organisation eines Brustbeines gut erhalten geblieben. Diese Wachstumsverhältnisse schienen ihren Grund zu haben in den ungünstigen Lageverhältnissen, die bei der Operation entstanden sind; denn die Kleinheit des Objektes verhinderte ein gutes Orientieren des Transplantates. Vielleicht aber ist auch den Einflüssen des Stumpfes, nämlich seinen regenerativen Bestrebungen, und vielleicht dem Ernährungsmangel gewisses beizumessen. Nach der zweiten der Implantation folgenden Häutung zeigte sich nun eine merkwürdige Erscheinung. Der Stumpf regenerierte von sich aus zwei neue Glieder und drückte das Transplantat seitlich weg, so daß dieses jetzt an dem regenerierten distalen Gliede des Ortsbeines saß (Abb. 11). In den wenigen (5) hier zur Verfügung stehenden Fällen wurde das gleiche beobachtet. Der Stumpf hatte also seine Selbständigkeit bewahrt. Seine regenerativen Potenzen wurden durch das Transplantat nicht unterdrückt. Es war zu keinem Zusammenschluß zum einheitlich reagierenden Organsystem gekommen.



Abb. 11. Orthotop homoplastisch-anaplastisch transplantiertes Brustbein von *Vanessa urticae*. (Hauthülle nach dem Abstreifen der letzten Raupenhaut.) Vergr. etwa 16 ×.

Die Schnittuntersuchungen der bei der letzten Häutung abgestoßenen und frisch fixierten Transplantate zeigen nun, daß in 2 der 5 Fälle das Implantat vollständig hohl ist. Es müssen sich also seine Zellen zu Puppenhypodermis umgewandelt haben. In den beiden letzten Fällen waren noch Reste der wahrscheinlich mitverpflanzten Imaginalscheibe vorhanden. Eine klare Epidermschicht war nicht zu bemerken.

Unsere Ergebnisse der orthotopen Beintransplantation an Lepidopteren-Raupen und die dabei sich ergebenden charakteristischen Befunde scheinen, soweit es sich bisher übersehen läßt, sehr gut übereinzustimmen mit den Erfahrungen, die man bei der orthotopen Beintransplantation an Amphibien machte [s. P. WEISS (1923)]. In den WEISSschen Versuchen wurden nämlich auch die orthotopen Beintransplantate (bei Salamandra) durch die sich vom Exstirpationssumpf bildenden

Regenerate herausgedrängt, so daß sie schließlich dem Ortsregenerat direkt aufsaßen. Die Bedingungen für die Regenerationsmöglichkeit des Stumpfes sind nach WEISS vor allem in den Orientierungsverhältnissen der Transplantate zu suchen. War die Orientierung dergestalt, daß das Transplantat nicht die ganze Fläche des Stumpfes einnahm, so wurde von der freigebliebenen Wundfläche aus ein Regenerat gebildet. Bei lagerichtiger Orientierung jedoch, d. h. wenn Exstirpationsschnittfläche und Transplantat sich lückenlos deckten und gleichartige Gewebe

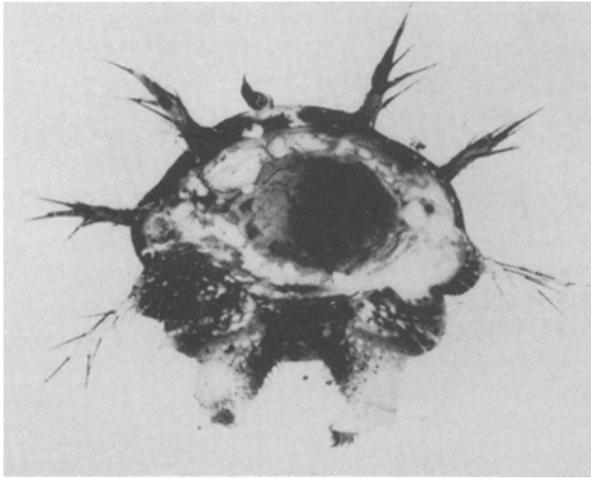


Abb. 12. Bein 95. Heterotop heteroplastisch-anaplastisch transplantiertes Brustbein an *Vanessa io* auf *Vanessa urticae*. Vergr. etwa 10 ×.

aufeinanderstießen, fand keine Regeneration statt. In unseren Fällen nun sahen wir ja auch, daß das Transplantat zu klein war, es deckte nicht die ganze Wundfläche des Stumpfes, es gab daher dessen Regenerationsbestrebungen Raum, so daß sie aktiviert werden konnten. Die bei den Amphibienversuchen sich ergebenden Komplikationen des durch das Transplantat gehemmten Regenerates, wie sie sich in der zeitlichen Verzögerung des Stumpfgenerats und dessen mangelhafter gestaltlicher Ausdifferenzierung darbieten, lassen sich in unseren wenigen Fällen nicht gut analysieren. Doch sind diese interessanten Fragen in Bearbeitung und sollen später in anderem Zusammenhange mitgeteilt werden.

E. Heterotope heteroplastische Transplantation.

Bein 13, io × urt.

Am 16. 6. 31 wurde einer urticae-Raupe im vorletzten Stadium (4) das Brustbein einer gleichalten io-Raupe transplantiert. Der Implantationsort des zweigliederigen Transplantates war im 5. Segment die Stelle der dorsalen Median-

borste. Der Spender starb bei der Narkose. Nach 5 Tagen häutete sich der Wirt und gleichzeitig mit ihm das Transplantat. Im Transplantat sind die beiden Glieder vollständig normal ausgebildet. An der Basis ist das Implantat mit der Wirtshypodermis durch eine hellere Zone verbunden. In diesem Zustand wurde das Tier in Carnoy fixiert. Die Schnittuntersuchung dieses Falles zeigt wie bei der homoplastischen Transplantation die vollkommene Vereinigung von Wirts- und Implantathypodermis.

Die heteroplastische Beintransplantation zwischen zwei verschiedenen Spezies (von *Vanessa*) ist möglich. Die Implantathäutung folgt synchron mit der Wirtshäutung.

F. *Heterotope heteroplastisch-anaplastische Transplantation.*

Bein 95₂, io × urt. (Abb. 12).

16. 6. 32. Es wurde das Brustbein eines 3. Stadiums von *Vanessa io* in das 8. Segment einer *Vanessa urticae*-Raupe des 4. Stadiums in die dorsale Mediane an die Stelle einer Borste transplantiert. — Am 20. 6. häutete der Wirt; synchron mit ihm das Transplantat. Das Transplantat besteht aus drei Gliedern; es ist ein wenig nach cephal geneigt und seine Spitzenkrallen zeigt nach kaudal (Abb. 12). — Am 25. bzw. schon am 24. 6. häutete der Spender: Der Wirt war noch munter fressend. — Am 27. 6. wird der Wirt in Carnoy fixiert; er ist reif zum Verpuppen. Der Spender ist noch im 4. Stadium munter fressend.

Die heteroplastisch-anaplastische Transplantation innerhalb zweier verschiedenen Spezies von *Vanessen* ist möglich. Das Transplantat paßt sich in seinem Häutungsrythmus dem Wirte an.

4. Besprechung der Ergebnisse.

A. *Die Determination des Zeitpunktes der Häutung.*

Auskunft über die Frage, ob der Zeitpunkt der Häutung in der Hypodermis bereits festgelegt ist oder ob Faktoren der Umgebung ihn bestimmen, geben *alle* unsere Experimente. Es wurde dabei *immer beobachtet*, daß die Transplantate sich synchron mit dem Wirte häuteten. Besonders von Bedeutung sind hier die Fälle, wo es gelang, Spender und Wirt aufzuziehen. Dieses gelang in mehreren Fällen, wovon Bein 48 (S. 571) beschrieben wurde. Hier zeigt sich sehr deutlich die zeitliche Vorauseilung (2 Tage) der Transplantathäutung gegen die Spenderhäutung. In derselben Richtung deuten auch die Experimente, wo der Spender nicht mitgezogen werden konnte, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß immer zwei, hinsichtlich ihres Häutungsstandes, genau gleich alte Raupen kombiniert wurden. Eine Unsicherheit bei der Beantwortung dieser Frage ist freilich stets durch den Umstand gegeben, daß der Häutungsrythmus der Individuen sehr variabel ist. Man könnte einwenden, daß die Operation als solche den Häutungsrythmus von Spender und Wirt beeinflusst. Diese Möglichkeit könnte aber nicht die Synchronie der Häutung erklären, denn sie ist nur möglich bei einer bestimmten Korrelation von Wirt und Transplantat.

Wir müssen also schließen, daß der Zeitpunkt der Häutung nicht von autonomen Änderungen der Hypodermis bestimmt wird, daß vielmehr außerhalb des Transplantates im Wirt gelegene Faktoren den Zeitpunkt der Häutung bestimmen.

Diese Experimente bestätigen und ergänzen die Beobachtungen von KOLLER und v. BUDDENBROCK, welche zeigen konnten, daß bei der Lymphinjektion von gerade sich häutenden Raupen in häutungsferne Raupen desselben Stadiums die Häutungen verfrüht auftraten. Offenbar unterliegen die Häutungserscheinungen und ihre Leistungen gewissen Faktoren, die rhythmisch in bestimmten Abständen in der Raupe auftreten. Für die Abhängigkeit gewisser lokalisierter Entwicklungsvorgänge bei den Schmetterlingen sprechen auch die mir mündlich mitgeteilten unveröffentlichten Ergebnisse, von BYTINSKI-SALZ. SALZ transplantierte aus genetisch sich nicht entwickelnden Puppen der Artbastarde *Cel. galli* × *Cel. euphorbiae* und *Cel. euphorbiae* × *Perg. elpenor*. Flügel und Ovaranlagen in sich entwickelnde Raupen und Puppen der normalen Elternarten. Er erhielt in diesen Fällen eine Weiterentwicklung der verpflanzten Organanlagen bis zur vollständigen imaginalen Ausbildung. Diese transplantierten Organe können sich also unter dem Einfluß der in der entwickelnden normalen Puppe vorhandenen Reize ortsgemäß verhalten. In diesem Zusammenhange müssen auch die Experimente von UMEJA (1930) erwähnt werden. Er transplantierte zwischen univoltinen und bivoltinen *Bombix mori*-Rassen die Raupenovarien und fand, daß der Voltinismus sich immer nach dem Wirte richtete. Allerdings gelang es auch durch Temperatur den Voltinismus zu verändern, so daß dieser als recht labil determiniert angesehen werden muß.

B. Die Determination der Anzahl der Häutungen.

Die Frage ist nun: Ist die Anzahl der Häutungen in der Hypodermis fixiert? Normalerweise machen die Raupen von *Vanessa urticae* vier Häutungen durch. Ausnahmefälle sind freilich nicht ausgeschlossen, doch können wir sie hier wohl vernachlässigen. Bei unseren Experimenten wird durch die Transplantation vom 5. auf das 4. und vom 4. auf das 3. Stadium erreicht, daß das verpflanzte Beinchen fünf anstatt vier Häutungen durchführt. In einigen günstigen Fällen konnte auch durch Aufzucht des Spenders sichergestellt werden, daß das Transplantat von einem Spender mit normaler Häutungszahl stammte (s. Bein 48, S. 571 und 81₁, S. 572). Dieses Ergebnis bekräftigt unseren obigen Schluß, daß die Häutung nicht von inhärenten Faktoren der Hypodermis, sondern von extrahypodermalen Faktoren ausgelöst wird. Es zeigt ferner, daß die Hypodermis mehr Häutungen durchführen kann als sie es normalerweise tut. Ob sie beliebig viele durchführen kann ist freilich fraglich. Wahrscheinlich sind ihr bestimmte Grenzen gesetzt, denn nach anderweitigen Erfahrungen der entwicklungsphysiologischen Forschung

[MANGOLD (1926) S. 1174, (1929) S. 687; SCHULZE (1924) S. 341—342] ist anzunehmen, daß sie nicht beliebig lang im Stadium der Raupenhaut verbleiben kann.

C. Die Qualität der extrahypodermalen Raupenhäutungsfaktoren.

Es ist damit zu rechnen, daß die bei der Raupenhäutung wirksamen extrahypodermalen Faktoren innerhalb der verschiedenen Stadien voneinander verschieden sind. Zur Beurteilung dieser Frage sind folgende Erfahrungen von Interesse. Ein Beinchen des 4. Stadiums in einen Wirt des 4. Stadiums verpflanzt, reagiert genau so, wie wenn es in einen Wirt des 3. Stadiums verpflanzt wäre. Ein Beinchen des 2. Stadiums in einen Wirt des 2. Stadiums verpflanzt, verhält sich ebenso als wäre es in einen Wirt des 3. Stadiums gesetzt. Ja, selbst ein Beinchen des 3. Stadiums heteroplastisch in einen Wirt des 4. Stadiums transplantiert, verhält sich so, als wäre der Wirt die gleichartige Spezies desselben Stadiums. Daraus können wir mit Wahrscheinlichkeit folgern, daß die extrahypodermalen Raupenhäutungsfaktoren innerhalb der verschiedenen Stadien gleichartig sind.

D. Spezielle Reize für Raupen- und für Puppenhäutung.

Die Vorgänge der Raupenhäutung und der Puppenhäutung sind, wie sich aus ihren Resultaten ohne weiteres ableiten läßt, offensichtlich verschieden. Dies zeigen auch die Versuche von FREW (1928), der Imaginalscheiben von Fliegen in Larven- und Puppenlymphe in vitro züchtete. Einen Unterschied in der Wirksamkeit von Verpuppungs- und Hautungsblut konnte auch METALIKOW (1907) nachweisen, indem nämlich Blut von kurz vor der Verpuppung stehender Raupen in jüngere Stadien injiziert toxisch, Blut von jüngeren Raupen dagegen nicht giftig wirkte. Wieweit man diesen Befunden jedoch Bedeutung beimessen darf ist fraglich, da КОРЕС (1911) bei ähnlichen Versuchen fand, daß auch das Blut jüngerer Raupen Lähmungserscheinungen hervorruft. Die Hypodermis der Raupenbeinchen bildet bei der Raupenhäutung wieder den Überzug eines Raupenbeinchens, bei der Puppenhäutung, wo das Raupenbeinchen verloren geht, zieht sie sich dagegen wahrscheinlich zusammen (der Vorgang ist nicht genau geklärt) und bildet gewöhnliche Puppenhypodermis ohne spezielle Formbildung über der imaginalen Anlage der Extremität. Da es uns bei dem homoplastisch-kataplastischen Experiment gelang, in der Hypodermis statt der Puppenhäutung eine Raupenhäutung auszulösen, muß geschlossen werden, daß die extrahypodermalen Faktoren nicht einfach „Häutung“ bestimmen, sondern „Raupenhäutung“ bzw. „Puppenhäutung“, daß sie also auch auf die Art der Leistung von Einfluß sind. Dafür sprechen mit einigen Einschränkungen auch die Transplantationen von jüngeren Beinchen (Stadium 3) auf ältere Wirte (Stadium 4). Diese vollführten zuerst

glatt die im Wirt noch fällige Raupenhäutung und später die folgende Puppenhäutung. Auffallenderweise erfolgte die Puppenhäutung aber nur bei einigen Fällen (2 von 5) der orthotopen Transplantation glatt, das heißt, es wurde die leere Chitinhülle abgestoßen, während die Hypodermis offenbar am Wirt blieb. In den anderen Fällen, also bei allen heterotopen, und bei 3 von 5 orthotopen wurde die Chitinhülle mit der Epidermis abgeschnürt. Dabei war die Epidermis des Transplantates klar von der Chitinhülle abgehoben, zeigte also ebenfalls Häutungserscheinungen. Ob diese aber als Puppen- oder Raupenhäutungen anzusprechen sind läßt sich nicht entscheiden. Es sind also wahrscheinlich mindestens 2 Arten von extrahypodermalen Häutungsfaktoren zu unterscheiden, nämlich „Raupenhäutungsfaktoren“ und „Puppenhäutungsfaktoren“.

Die Durchführung einer überzähligen Raupenhäutung an Stelle der Puppenhäutung in unserem Versuch steht in einem gewissen Gegensatz zu den Resultaten von KOPEĆ (1922, a + b).

KOPEĆ transplantierte Flügelanlagen, Augen und MALPIGISCHE Gefäße aus kurz vor der Verpuppung stehenden Raupen in frühere Stadien und fand, daß diese sich herkunftsgemäß entwickelten; also keinen Wirtseinflüssen unterlagen. Der Gegensatz der beiden Resultate erklärt sich leicht aus dem verschiedenen Alter der Operationstiere. Im KOPEĆschen Experiment war nämlich der Spender offenbar in die Metamorphose (Puppe) eingetreten und die verschiedenen Organe hatten schon einen Impuls zur Metamorphose erfahren. In unserem Experiment waren dagegen die Spender noch weit von der Verpuppung entfernt. Die Verhältnisse liegen hier offenbar ähnlich wie bei der Amphibienmetamorphose, wie durch kata- und anaplastische Experimente von UHLENHUT, SIDONYA VERTELOWNA, STONE u. a. am Auge [s. MANGOLD (1931), S. 303 u. 304] gezeigt wurde. UHLENHUT verpflanzte bei Larven von *Salamandra maculosa* den Augenbulbus heterotop hinter die Kiemenregion und fand, daß derselbe seine zur Zeit der Metamorphose erscheinende Verdunklung der Iris im allgemeinen synchron mit der Wirtsmetamorphose durchführte (synchrone Metamorphose). Wenn aber der eine der altersverschiedenen Partner schon in die Metamorphose eingetreten war, so metamorphosierten die Implantatsaugen zu früh (bei alten Spendern) oder zu spät (bei alten Wirten) (heterochrone Metamorphose).

E. Die Leistung der Hypodermis.

Die glatte Durchführung der überzähligen Raupenhäutungen bei der Transplantation vom 5. auf das 4. und vom 4. auf das 3. Stadium zeigt, daß der Hypodermis die dazu notwendigen Potenzen, wohl über den normalen Zeitpunkt hinaus, zur Verfügung stehen. Es ist nun die Frage, wie lange bzw. in welchen Stadien der Hypodermis die Fähigkeit eine

Puppenhäutung durchzuführen eigen ist. Hier lassen unsere Experimente keine sicheren Schlüsse zu, denn überraschenderweise wurden nahezu alle Transplantate bei der Puppenhäutung vollkommen (d. h. Chitin und Epidermis) abgestoßen, gleichgültig, ob sie gleichstadiig, jünger oder älter als der Wirt waren, und auch gleichgültig, ob sie heterotop oder orthotop verpflanzt wurden. Ausnahmen bildeten nur 3 Fälle, nämlich 2 (von 5) orthotop-anaplastischen und 1 heterotop-katoplastischer (Bein 81₁, S. 572). Bei diesen wurde, wie bei der normalen Puppenhäutung, die Chitinhülle der Transplantate ohne Epidermis abgeworfen, die Epidermis war hier wahrscheinlich in die Puppenhypodermis mit einbezogen worden. Als Beweis für das Vorhandensein der Verpuppungsfähigkeit in früheren Stadien genügen uns aber diese beiden Fälle nicht.

Warum die Transplantate bei der Puppenhäutung abgestoßen wurden ist absolut undurchsichtig. Mehrere Ursachen sind in Betracht zu ziehen und könnten einzeln oder zusammen gewirkt haben, z. B. 1. die oben diskutierte Fähigkeit bzw. Unfähigkeit des jüngeren Materials auf den Verpuppungsreiz zu reagieren; 2. mechanische oder chemische Änderungen in der Wirtshypodermis bei der Verpuppung, die das Transplantat nachteilig beeinflussen und schließlich 3. die Möglichkeit, daß das Implantat vom Verpuppungsreiz gar nicht erreicht wird. — Die erste Möglichkeit kommt nur für die anaplastischen Transplantationen in Frage, nicht für die gleichstadiigen und katoplastischen. Gegen die Wahrscheinlichkeit sprechen einigermaßen die zwei oben erwähnten Fälle mit anscheinend positiven Puppenhäutungen. — Die zweite Möglichkeit hat viel für sich, da die Verpuppung mit beträchtlichen Kontraktionen der Nachbarschaft des Implantatortes verbunden ist, bei denen überschüssiges Material naturgemäß leicht abgestoßen wird. — Die dritte Möglichkeit ist allgemein recht unwahrscheinlich, da ja der Reiz für Raupenhäutung das Implantat offenbar erreicht hat. Doch könnte hier ein wesentlicher Unterschied zwischen der Raupenhäutung und der Puppenhäutung liegen, was nicht weiter ausgeführt werden soll, da es uns zu sehr in die Spekulation leitet.

Hinsichtlich der Häutungsfähigkeit der Hypodermis finden wir also, daß die alte vor der Puppenhäutung stehende Hypodermis noch Raupenhäutungen durchführen kann und daß auch die Zahl der Raupenhäutungen nicht genau fixiert ist. Ob junge Hypodermis auch jederzeit eine Puppenhäutung durchführen kann ist jedoch noch ungewiß.

Unser Ergebnis schließt natürlich die Möglichkeit nicht aus, daß parallel mit den Vorgängen im Inneren des Tieres in der Hypodermis Veränderungen vor sich gehen, die die Hypodermis befähigen, selbständig ihre Leistungen durchzuführen; Veränderungen, die im Transplantationsexperiment durch die wirksamen extrahypodermalen Faktoren unterdrückt werden. Wäre dieses der Fall, so wären die Häutungen doppelt gesichert. Nach den Erfahrungen der experimentellen Forschung

an Amphibien ist dieses nicht unwahrscheinlich. Solche Veränderungen in der Hypodermis lassen sich für die Raupenhypodermis in unseren Versuchen nicht aufweisen. Vielleicht ist die Beobachtung, daß einige Transplantate nach der Häutung nicht ihre normale Ausfärbungsintensität aufweisen, ein schwacher Anhaltspunkt. Jedoch wird ihm im Hinblick auf unsere Frage wenig Bedeutung beizumessen sein; er zeigt günstigenfalls, daß die Raupenhaut bestimmten Schwächungen unterliegt, die ihre Ausfärbungsmöglichkeit unterbindet. Aber selbst wenn man alle Leistungen in vollkommener Abhängigkeit von extrahypodermalen Faktoren sich vollziehen läßt, wird man diesen immer nur auslösenden, der Hypodermis aber die gesamte Zahl der zur Ausführung notwendigen Potenzen zuschreiben müssen.

F. Die Art und Lokalisation der extrahypodermalen Faktoren.

Die bereits erwähnten Experimente von KOLLER und v. BUDDENBROCK konnten es recht wahrscheinlich machen, daß die Häutung und Verpuppung der Wirkung von Faktoren im Blut unterliegt, die als Hormone aufzufassen sind. Es mögen die in unseren Experimenten extrahypodermal genannten Faktoren vielleicht jenen Häutungshormonen gleichzustellen sein.

Die Ergebnisse der heteroplastischen Transplantation zeigen, daß die die Häutung bestimmenden extrahypodermalen Faktoren nicht art-spezifisch sind.

5. Zusammenfassung.

1. Bei Raupen von *Vanessa urticae* und *Vanessa io* wurden Borsten, Bauch- und Brustbeine homoplastisch und heteroplastisch zwischen gleich alten und verschieden alten Tieren heterotop und orthotop transplantiert. Der Ort der Transplantation war in der heterotopen Kombination meist der Rücken der Raupe die Stelle einer dorsalen Medianborste — es wurden auch vereinzelt andere Stellen gewählt. Die Transplantate heilen gut an und bewegen sich autonom.

2. Die Implantate häuten sich stets synchron mit dem Wirt; Faktoren im Wirt bestimmen den Zeitpunkt der Häutung (extrahypodermale Faktoren) (vgl. synchrone Metamorphose bei Amphibien).

3. Die Implantate können eine Raupenhäutung mehr durchmachen als sie es normalerweise tun. Die Anzahl der Raupenhäutungen ist also nicht in der Hypodermis festgelegt.

4. Die Transplantate werden bei der Puppenhäutung auffallenderweise mit Regelmäßigkeit abgestoßen, gleichgültig, ob sie jünger, gleich alt oder älter als der Wirt sind. Die Frage, ob frühe Transplantate verfrüht zur Puppenhäutung gebracht werden können, muß daher offen bleiben.

5. Wahrscheinlich sind mindestens zwei extrahypodermale Häutungsfaktoren zu unterscheiden, nämlich Raupenhäutungsfaktoren und Puppenhäutungsfaktoren.

6. Die Faktoren der verschiedenen Raupenhäutungen sind offenbar gleich.

7. Sie sind auch nicht artspezifisch und entsprechen vielleicht den von KOLLER und v. BUDDENBROCK ermittelten Häutungshormonen.

8. Bei der orthotop-homoplastisch-anaplastischen Transplantation regenerierte der Stumpf der abgeschnittenen Wirtsextremität ohne Rücksicht auf das Transplantat eine Extremität, der das Transplantat seitlich aufsaß (vgl. Amphibien).

6. Literaturverzeichnis.

Bodenstein, D.: Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Borsten bei *Vanessa urticae* L. Z. Insektenbiol. **25** (1930). — **Buddenbrock, W. v.:** Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung, mit besonderer Berücksichtigung der Versonschen Drüsen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18**, H. 4 (1930). — Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupen. Z. Physiol. **14**, H. 2 (1930). — **Frew, J. G. H.:** A Technique for the Cultivation of insect Tissues. Brit. J. exper. Biol. **6** (1928). — **Koller, F.:** Die innere Sekretion der wirbellosen Tiere. Naturwiss. Mh. biol.-chem., geogr. u. geolog. Unterr. **27**, H. 4 (1930). Leipzig: B. G. Taubner. — **Kopeć, St.:** Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. Entw.mechan. **33** (1911). — Mutual Relationship in the Development of the Brain and Eyes of Lepidoptera. J. of exper. Zool. **36** (1922 a). — Physiological Self-Differentiation of the Wing-Germs grafted on Caterpillars of the Opposite Sex. J. of exper. Zool. **36** (1922 b). — Studies on the Necessity of the Brain for the Inception of Insect Metamorphosis. Biol. Bull. **42** (1922). — **Korschelt, E.:** Regeneration und Transplantation. Bd. 2, T. I. Transplantation. Berlin: Gebr. Bornträger 1931. — **Loewe, S.:** Hormonale Sexualität bei den Schmetterlingen. Naturwiss. **1931**, H. 37. — **Mangold, O.:** Über formative Reize in der Entwicklung der Amphibien. Naturwiss. **14**, H. 50/51 (1926). — Experimente zur Analyse der Determination und Induktion der Medullarplatte. Roux' Arch. **117**, Spemann-Festschr. T. 2 (1929). — Das Determinationsproblem III. Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. Erg. Biol. **7**. Berlin: Julius Springer 1931. — **Metelnikow, S.:** Zur Verwandlung der Insekten. Biol. Zbl. **27** (1907). — **Plotnikow, W.:** Über die Häutung und einige Elemente der Haut bei den Insekten. Z. Zool. **76** (1904). — **Przibram, H.:** Experimental-Zoologie, 2. Regeneration. Leipzig-Wien: F. Deuticke 1909. — **Schröder, Ch.:** Handbuch der Entomologie. Jena: G. Fischer. — **Schulze, W.:** Weitere Untersuchungen über die Wirkung nekretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. III. Über die Sprengung der Harmonie der Entwicklung. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **101**, H. 1/3 (1924). — **Umeja, J.:** Studies on the vigor of Silkworms, *Bombyx mori*. Genetics **15** (1930). — **Weiss, P.:** Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien. II. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **99**, H. 1 (1923).