

Aus dem Zoologischen Institut der Universität und dem Max-Planck-Institut
für Biologie, Abteilung KÜHN, Tübingen.

DIE ZEITLICHE FOLGE DER TÄTIGKEITSRHYTHMEN
INKRETORISCHER ORGANE VON EPHESTIA KÜHNIELLA
WÄHREND DER METAMORPHOSE
UND DES IMAGINALLEBENS.

Von

MARIANNE REHM.

Mit 17 Textabbildungen (73 Einzelbilder).

(Eingegangen am 15. Mai 1951.)

	Seite
A. Einleitung. Technik	206
B. Die Raupe	206
a) Neurosekretorische Zellen	206
1. Letztes Raupenstadium	210
2. Frühere Raupenstadien	213
b) Corpora cardiaca und Corpora allata	215
1. Allgemeiner Bau	215
2. Innervierung	217
3. Wachstum	218
4. Sekretionsverhältnisse	219
c) Prothoraxdrüsen	222
1. Lage und allgemeiner Bau	222
2. Innervierung	223
3. Sekretionsverhältnisse	223
d) Perikardialzellen	226
C. Vergleich der zeitlichen Verhältnisse der larvalen Sekretionsperioden der besprochenen Drüsen	228
D. Die junge Puppe	230
a) Neurosekretorische Zellen	230
b) Prothoraxdrüsen	232
c) Corpora cardiaca und Corpora allata	234
d) Perikardialzellen	234
e) Zeitliche Verhältnisse der Sekretionsperioden	234
E. Experimentelle Untersuchungen	235
F. Die ältere Puppe und die Imago	240
a) Neurosekretorische Zellen	240
b) Prothoraxdrüsen	240
c) Perikardialzellen	241
d) Corpora allata und Corpora cardiaca	241
1. Wachstum und Lage	241
2. Sekretionsverhältnisse	242
Zusammenfassung	246
Literatur	247

A. Einleitung.

Trotz zahlreicher Arbeiten ist bis jetzt kein völlig klares Bild der hormonalen Kontrolle der Metamorphose und des Imaginallebens der Lepidopteren vorhanden. Das Ziel dieser Untersuchung ist, den Bau und die Umwandlung inkretorischer Organe von *Ephestia kühniella* im histologischen Bild während der verschiedenen Altersstadien des nachembryonalen Lebens zu verfolgen, den genauen Zeitpunkt ihrer nachweisbaren sekretorischen Funktionsphasen zu erkennen und die Befunde mit bisherigen experimentell erschlossenen Ergebnissen ihrer Wirkungsweise zu vergleichen.

Folgende in Frage kommende Organe wurden histologisch untersucht: Neurosekretorische Zellen, Corpora cardiaca, Corpora allata, Prothoraxdrüsen und Perikardialzellen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. KÜHN, habe ich für die Anregung zum Thema und die großzügige Förderung der Arbeit sehr zu danken.

Technik.

Das Ausgangsmaterial für die Untersuchungen wurde verschiedenen Stämmen der im hiesigen Institut geführten Zuchten von *Ephestia* entnommen. Die Zuchttechnik entsprach der von KÜHN und HENKE (1929) beschriebenen.

Die Fixierung der Raupen, Puppen und Imagines erfolgte größtenteils nach BOUIN-ALLEN (30—60°), zum Teil im Vakuum. Bei Raupen des ersten und zweiten Raupenstadiums erwies sich die Fixierung nach CARNOY (60°) als die vorteilhafteste Methode. Zum Nachweis der Ribonukleinsäure mußten die Objekte in 96%igem Alkohol fixiert werden. Die Fixierung der mit dem Gefriermikrotom geschnittenen Objekte erfolgte in 4%igem Formol.

Große Objekte wurden zur besseren Durchdringung in der Fixierflüssigkeit in kleine Stücke zerlegt. Je nach Objektgröße wurde nach den von ROMEIS angegebenen Zeiten das fixierte Material über Alkohol, Benzol, Methylbenzoat in Paraffin überführt. Zum besseren Schneiden mit dem Gefriermikrotom wurden die Objekte in Gelatine eingebettet.

Gefärbt wurde meist mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN ohne Gegenfärbung. Als gute Übersichts- und Spezialfärbungen erwiesen sich folgende bei ROMEIS beschriebenen Färbemethoden: Hämatoxylin nach WEIGERT, Azan nach HEIDENHAIN, MANNsche Färbung, Toluidinblau-Eosin, Methylgrün-Pyronin. Die Gefrierschnitte wurden mit Hämalaun und Sudan 3 gefärbt. Bei der FEULGENschen Nuklealreaktion wurde mit Lichtgrün gegengefärbt. Diese, sowie die Kohlenhydratreaktion wurden ebenfalls nach ROMEIS durchgeführt.

B. Die Raupe.

a) Neurosekretorische Zellen.

In der dorso-medialen Partie des Protocerebrums, gelegentlich im Unterschlundganglion und in gewissen Abdominalganglien aller Raupenstadien, sowie in Puppen und Imagines verschiedener Vertreter der Nachtschmetterlinge beschrieb DAY (1940) Neurosekretorische Zellen

(N.Z.). Nachweisbare Sekretionsvorgänge dieser auffallend gefärbten Ganglienzellen wurden nicht gefunden.

Bei einem Nachtschmetterling mit potentieller Diapause, bei *Platysamia cecropia* wies WILLIAMS (1948) in jeder Gehirnhälfte innerhalb und lateral der Pars intercerebralis Gruppen von je 8 und 3 N.Z. nach. Die N.Z. des *Protocerebrums*, die bei *Ephestia* gefunden wurden (REHM 1950), entsprechen jenen in Anzahl und Lage. Sie haben sehr große, ungleich gestaltete Zellkörper und besitzen Nervenfortsätze. Der Kern ist chromatinarm und enthält 1—3 Nukleolen von unregelmäßiger Form. Außerdem lassen sich bei *Ephestia* im *Unterschlundganglion* und in den *Thoraxganglien* N.Z. nachweisen, deren Strukturveränderungen denen des *Protocerebrums* entsprechen. Es handelt sich im *Unterschlundganglion* um eine ventromedial gelegene Gruppe von 4—5 solcher Zellen und in den *Thoraxganglien* um jederseits 1—2 ventral nebeneinanderliegende N.Z. Im Gegensatz zu den neurosekretorischen Riesenzellen der Pars intercerebralis und anderen großen Ganglienzellen des Bauchmarks besitzen sie nur eine mittlere Größe.

In der grundlegenden Arbeit über das Mehlmottengehirn schreibt SCHRADER (1938): „In der Pars intercerebralis tritt der dritte nervöse Zelltyp einer kleinen Anzahl motorischer Neurone mit großen, chromatinarmen Kernen und weiten Plasmasäumen auf. Diese Zellen entsenden einen starken Nervenfortsatz. Die von diesen Zellen in jeder Gehirnhälfte gebildeten Nervenstränge überkreuzen sich und ziehen durch die Schlundkonnective in das *Unterschlundganglion*. Bei einer Bouin-Allen-Fixierung über 40° färbt sich das Zytoplasma dieser Zellen mit HEIDENHAIN'SCHEM Hämatoxylin intensiv blau. Zellen mit dieser Eigenschaft treten reichlich auch in der Bauchganglienreihe auf.“

Eine Identität dieser „motorischen Neurone“ mit den N.Z. der Pars intercerebralis von *Ephestia* ist nicht zu bezweifeln.

Aus Schürungs-, Gehirnherausnahme- und Transplantationsversuchen (CASPARI und PLAGGE 1935, KÜHN und PIEPHO 1936, 1938, PLAGGE 1938) war erwiesen, daß das Gehirn einen Stoff abgibt, der die *Verpuppung* bewirkt. Den Zeitpunkten des letzten Raupenstadiums, in welchem die Hypodermis mit einer immer vollkommeneren *Verpuppungsreaktion* auf die Ausschüttung dieses Stoffes reagiert, entsprechen bestimmte äußerlich erkennbare Degenerationsprozesse der Raupenaugen der Mehl- und Wachsmotten, nach denen eine genaue Alters-einteilung der erwachsenen Raupen und Vorpuppen vorgenommen werden konnte (KÜHN und PIEPHO 1936, 1938).

Fünf Zustände des Abrückens des *Stemmatopigmentes* von den Chitinlinsen der Kopfkapsel in die Tiefe wurden als Grenzen der *Altersklassen* verwendet (Abb. 1).

Als Beginn des *Vorpuppenstadiums* wurde der Zeitpunkt angesetzt, in dem die ersten Anzeichen des Keilförmigwerdens und damit das *Abrücken des Stemmatopigmentes* sichtbar wurden. Er entspricht der Grenze von Altersstufe 1 zu 2 (Abb. 1). In Vorpuppenstufe 2 schreiten

diese Degenerationsprozesse der Raupenaugen weiter fort. Im Verlauf der 3., 4. und 5. Altersstufen verliert sich dann das restliche Pigment unter den Chitinlinsen.

Die *Hypodermisveränderungen* des Vorpuppenstadiums (KÜHN und PIEPHO 1938), die den Degenerationsprozessen der Raupenaugen parallel verlaufen, entsprechen im wesentlichen den Primärprozessen der Hypodermisveränderungen der vorhergehenden 4 Raupenstadien (Abb. 2).

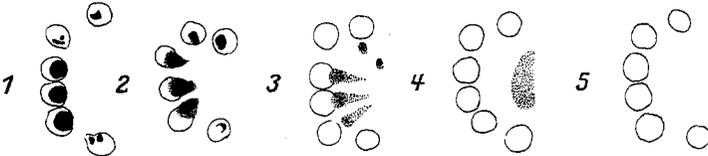


Abb. 1. Stufen der Veränderung des Raupenaugenpigmentes als Klassengrenzen für die Altersbestimmung der Vorpuppen. (Nach KÜHN und PIEPHO 1936.)

Bestimmte Stufen der Hypodermis- und Kutikularveränderungen wurden daher als *Klassengrenzen* für eine Altersbestimmung nicht nur der Vorpuppen, sondern auch der Raupen aller Stadien verwendet.

In Altersstufe 1 aller Raupenstadien liegt die Raupenkutikula der Hypodermis noch fest auf. Vom Beginn der Altersstufe 2 treten Mitosen in den Hypodermiszellen auf. Im Verlauf dieser Altersstufe kommt es zu einer Auflockerung zwischen

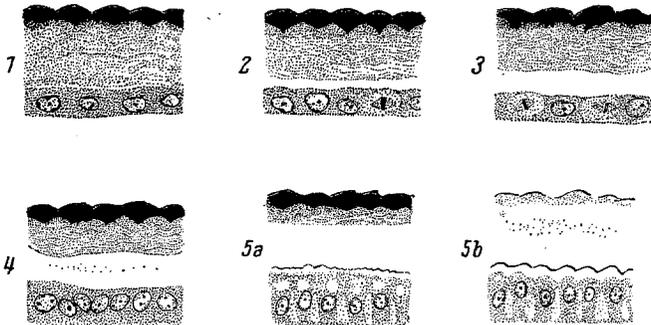


Abb. 2. Stufen der Hypodermis- und Kutikularveränderungen als Klassengrenzen für eine Alterseinteilung der Vorpuppen und Raupen aller Stadien. 5a Frühes, 5b spätes Stadium der Altersstufe 5.

der alten Raupenkutikula und den Hypodermiszellen. Im Beginn der Altersstufe 3 hat sich ein Exuvialraum zwischen der Hypodermis und Raupenkutikula gebildet. Die Mitosenanzahl in der Hypodermis erreicht im Verlauf dieser Stufe ihr Maximum. Im Beginn der 4. Altersstufe sind die Hypodermiszellen höher. In den sich ständig vergrößern Exuvialraum werden Stoffe abgeschieden. In Altersstufe 5a beginnen in den vorhergehenden 4 Raupenstadien die Hypodermiszellen mit der Abscheidung einer neuen Raupenkutikula, im Vorpuppenstadium mit der Abscheidung des Puppenchitins. Jetzt bilden die Hypodermiszellen das sog. „Stelzenzellepithel“. In Altersstufe 5b geht die Abscheidung der Raupenkutikula in den ersten 4 Raupenstadien ihrem Ende zu. Am Ende dieser Stufe erfolgt die Häutung

zur Raupe des nächsten Stadiums. Im Vorpuppenstadium scheiden die Hypodermiszellen weiter Puppenchitin ab. Am Ende dieser Altersstufe tritt die Puppenhäutung ein.

Während bestimmter Metamorphosestadien ändert sich die *Lage des Gehirns im Körper*: Bei den Häutungen zu einem neuen Raupenstadium und zur Puppe erfährt das Gehirn eine Torsion in Richtung zum Kopfende, die im Verlaufe des neuen Stadiums wieder rückgängig gemacht wird. Unmittelbar nach den Häutungen ist die Pars intercerebralis mit

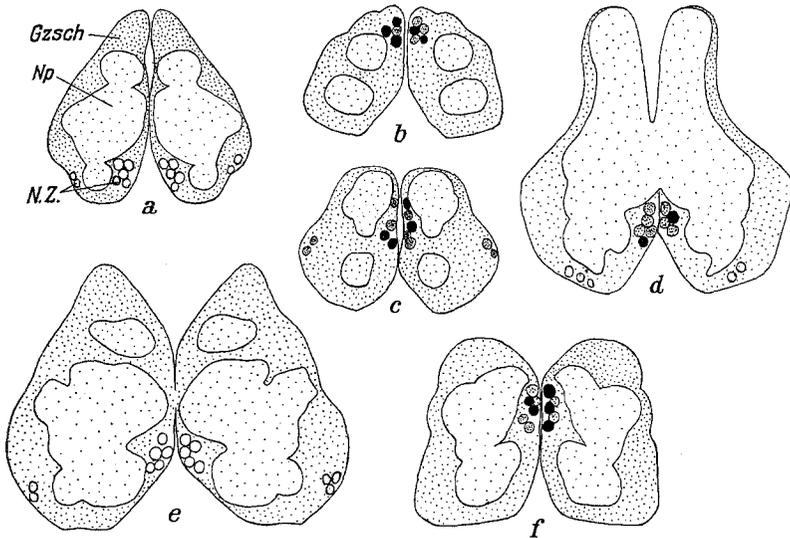


Abb. 3a—f. Umrißzeichnung des Protocerebrums mit der Pars intercerebralis in den verschiedenen Wachstumsphasen vom Ende des 3. Raupenstadiums bis zum Beginn des 5. Raupenstadiums. a Vor der Häutung zum 4. Raupenstadium; b im Beginn des 4. Raupenstadiums; c wachsende Raupe des 4. Raupenstadiums; d vor der Mitosenperiode; e kurz vor der Häutung zum 5. Raupenstadium; f im Beginn des 5. Raupenstadiums.

Gzsch Ganglienzellschicht; Np Neuropilemschicht; N.Z. neurosekretorische Zellen.
Horizontalschnitte. 100/1.

den N.Z. nach vorn gerichtet (Abb. 3b, f). Im Verlauf des Wachstums der Raupe stellt sich eine immer kaudalere Lage ein; im Beginn des zweiten Drittels der Zeit zwischen 2 Häutungen liegen die N.Z. in der mittleren (Abb. 3c), und im Beginn des letzten Drittels in der hinteren Gehirnhälfte (Abb. 3a, d, e). Bei der darauffolgenden Raupen- und Puppenhäutung wird die Pars intercerebralis mit den N.Z. wieder nach vorn gedreht. Diese Tatsache kann neben anderen auch als ein Charakteristikum der Phasen einer Metamorphoseperiode dienen.

Die Veränderungen der Struktur der N.Z. sollen zunächst für die *Wachstumsphasen* des letzten Raupenstadiums und die darauffolgenden durch das Fortschreiten des Abrückens der Raupenaugen gekennzeichneten Altersstufen des *Vorpuppenstadiums* beschrieben werden.

1. Letztes Raupenstadium.

Sofort nach der Häutung zum letzten Raupenstadium, während der Pigmentierung der neuen Kopfkapsel wird das Zytoplasma der

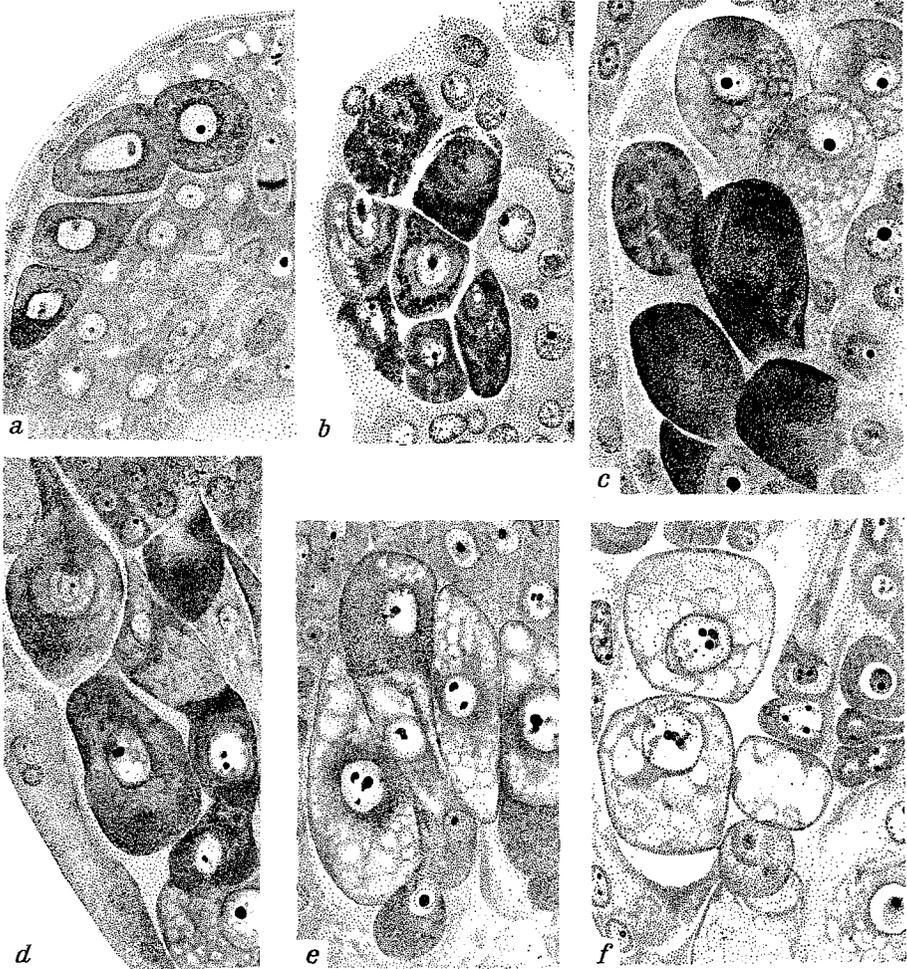


Abb. 4a—f. Neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis der Raupe des letzten Stadiums. a Während der Pigmentierung des Kopfschildes der frischgehäuteten Raupe; b in der wachsenden Raupe; c in der fast erwachsenen Raupe; d in einer Raupe kurz vor dem Einspinnen; e in einer Vorpuppe der 2. Altersstufe; f in einer Vorpuppe der 4. Altersstufe. a, d, e Horizontalschnitte; b, c, f Sagittalschnitte. 1000/1.

Riesenzellen der *Pars intercerebralis* stärker färbbar als das Zytoplasma der umliegenden kleineren Ganglienzellen (Abb. 4a). Diese Färbung vertieft sich mit Wachstumsbeginn der Raupe nach Nahrungsaufnahme. Unregelmäßige, mit Heidenhain-Färbung sich schwärzende Plasma-

partien fallen im Zytoplasma der Riesenzellen auf. Bei Färbung mit Azan nehmen diese Partien einen leuchtenden Orangeton an. Mikroskopisch sichtbare Granula oder Schollen werden dabei nicht gebildet. In der weiter heranwachsenden Raupe füllt sich das Zytoplasma immer mehr mit solchen sich mit den genannten Farbstoffen imprägnierenden Substanzen (Abb. 4 b, c), wobei der Färbungs- und Anfüllungsgrad sowie die Verteilung derselben im Zytoplasma von Zelle zu Zelle variiert. Neben stark gefärbten Riesenzellen, die sich in einer fortgeschrittenen Phase der Stoffanfüllung befinden, kommen noch vereinzelt, unfärbbare Riesenzellen vor, in denen noch keine Stoffproduktion begonnen hat.

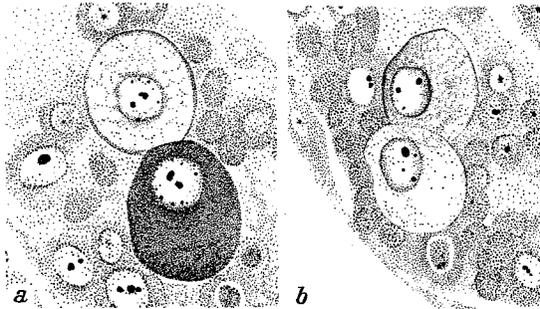


Abb. 5a u. b. Neurosekretorische Zellen in Thoraxganglien. a Der wachsenden Raupe des letzten Stadiums; b der erwachsenen Raupe. Horizontalschnitte. 1000/1.

Eine Ablagerung der färbbaren Substanzen bis in die Anfänge der Nervenfortsätze hinein kann stattfinden, wobei aber eine mikroskopisch sichtbare Wanderung von gefärbten Granulationen oder geformten Substanzen aus dem Zytoplasma der N.Z. in die Zellausläufer hinein, diesen entlang bis in die durch sie innervierten Organe, wie z. B. im Fall der Orthopteren nach B. und E. SCHARRER (1944), niemals beobachtet wurde.

Einige Zeit nach Wachstumsbeginn der Raupe zeichnen sich auch ventral im *Unterschlundganglion* und den *Thoraxganglien* gelegene N.Z. durch eine starke, sehr gleichmäßige Zytoplasmafärbung aus (Abb. 5a).

Während des anhaltenden Wachstums des Raupenkörpers nimmt in den Gruppen der sekretorischen Ganglienzellen des Gehirns und des Bauchmarks in einem Teil der Zellen die Färbbarkeit des Zytoplasmas ab und es treten Vakuolen auf, die eine Stoffverflüssigung anzeigen (Abb. 4c), während in anderen Zellen noch eine Sekretspeicherung stattfindet.

Diese Stoffabgabe der N.Z. bereits während des Wachstums der Raupe des letzten Raupenstadiums steht im Einklang mit dem experimentellen Befund einer schon in frühen Phasen des letzten Raupenstadiums

einsetzenden, sich allmählich verstärkenden Determination der Hypodermis zur Verpuppung (PIEPHO 1942), woraus eine schon vor der kritischen Periode der Verpuppung stattfindende Abgabe eines Metamorphosehormons erschlossen wurde, die aber, wie die Gehirnexstirpation zu diesem Zeitpunkt zeigt, noch keine Verpuppung bewirken kann (KÜHN und PIEPHO 1936).

In den N.Z. des Untersehlundganglions und der Thoraxganglien ist bei der erwachsenen Raupe das Sekret schon ganz geschwunden (Abb. 5 b). In der Pars intercerebralis schreitet die Sekretverflüssigung rasch fort, wenn die Raupe das Futter verlassen hat, umherläuft, um sich zu verkriechen, und äußerlich zu verfärben beginnt (Abb. 4 d). Der Abschwächung des Färbungsgrades entspricht bei Azanfärbung ein Farbumschlag von rot-orange zu blau-violett. Im Vorpuppenalter 2 sind nur noch schwach färbbare Plasmapartien zwischen großen Vakuolen im Zellinneren vorhanden (Abb. 4 e).

Die Sekretion der lateral der Pars intercerebralis gelegenen N.Z. mittlerer Größe verläuft synchron der Sekretion der neurosekretorischen Riesenzellen der Pars intercerebralis.

Dieser fast restlosen Sekretverflüssigung der N.Z. des Gehirns entspricht im *Enthirnungsexperiment* eine schon bei einem Teil der operierten Raupen stattfindende Verpuppung, während nach einer Enthirnung in den vorhergehenden Phasen niemals eine Verpuppung der operierten Tiere eintrat. Das Gehirn wird also schon in der 2. Vorpuppenstufe bei einem gewissen Prozentsatz der Raupen für die Verpuppung entbehrlich, da zu diesem Zeitpunkt eine genügende Menge des Gehirnwirkstoffes in den Raupenkörper abgegeben worden ist. In Vorpuppenstufe 3 geht die zunehmende, endgültige Bestimmung zur Verpuppung mit der weiteren Degeneration der Raupenaugen, der Erhöhung der Mitosenanzahl in den Hypodermiszellen und mit der weiteren Zurückziehung der Hypodermis von der Raupenkutikula parallel. Die letzte Färbbarkeit der N.Z. hat sich jetzt verloren; sämtliche im Raupenkörper vorhandenen N.Z. sind jetzt maximal vakuolisiert (Abb. 4 f). Die Sekretabgabe ist jetzt beendet. In Vorpuppenstufe 4 wurde nur noch in ganz seltenen Fällen die Verpuppung durch Gehirnexstirpation verhindert.

Aus dieser Korrelation der hintereinander ablaufenden *Sekretionsphasen* der N.Z. des Gehirns und der N.Z. des Bauchmarks des letzten Raupen- bzw. Vorpuppenstadiums mit den Befunden der *Transplantationsexperimente* (PIEPHO 1942) und den Erfolgen der *Schnürungs- und Gehirnexstirpationsexperimente* (KÜHN und PIEPHO 1936) ist zu schließen, daß *der aus den N.Z. abgegebene Stoff mit einem Verpuppung auslösenden larvalen Metamorphosehormon identisch* ist.

2. Frühere Raupenstadien.

SCHRADER (1938) hatte bereits die schon in sehr jungen Raupenstadien vorhandene starke Färbbarkeit der „motorischen Neurone“ der Pars intercerebralis hervorgehoben, deren Anzahl während des ganzen Lebens des Tieres konstant bleibt. Sie sind auch schon in der Raupe des 1. Stadiums größer als die gewöhnlichen Assoziationszellen der Pars intercerebralis. Während der verschiedenen Raupenstadien findet, wie im letzten, ein deutliches Größenwachstum der N.Z. statt. Dabei machen die N.Z. denselben Sekretionszyklus durch, wie er für das letzte Raupenstadium beschrieben wurde.

Das Zytoplasma der N.Z. der Pars intercerebralis einer Raupe des 3. Raupenstadiums, die sich in einiger Zeit zur Raupe des 4. Raupenstadiums häuten muß, ist anfärbbar und meist deutlich vakuolisiert (Abb. 6a). Diese Zellen haben ihr Sekret abgegeben. Die Wiederanfärbbarkeit des Zytoplasmas beginnt an der Peripherie des Kerns, wo sich ein mehr oder weniger dunkler Ring bildet, während die mittleren und äußeren Plasmabezirke noch ungefärbt sind (Abb. 6b). Dieser Vorgang kann schon vor der Häutung zum 4. Raupenstadium einsetzen, und ist einige Zeit nach der Häutung so weit fortgeschritten, daß eine erneute stärkere Anfärbung des Cytoplasmas der Riesenzellen möglich ist (Abb. 6b). Wenn die Raupe wieder zu fressen begonnen hat, besitzt der größte Teil der Riesenzellen eine so starke Färbbarkeit, daß diese Zellen sich von den umgebenden Ganglienzellen deutlich unterscheiden (Abb. 6c). Eine erneute Sekretproduktion hat also stattgefunden. Mit Fortschreiten des Wachstums kommt wieder die Verflüssigung dieser Sekrete in Gang, und einige Zeit vor Abhebung der alten Raupenkutikula werden größere Vakuolen und zugleich eine geringere Färbbarkeit des Zytoplasmas deutlich (Abb. 6d). Nach Beendigung der Sekretproduktionsphase aller Zellen setzt jetzt die vollständige Sekretabgabe in diesen ein. Bei der Abhebung der alten Raupenkutikula von den Hypodermiszellen lassen die N.Z. wieder den typischen Vakuolisationsgrad und eine nur leichte Färbbarkeit des noch vorhandenen Zytoplasmas erkennen, wie es für die N.Z. des letzten Raupenstadiums und die N.Z. des 3. Raupenstadiums in denselben Phasen beschrieben wurde (Abb. 6e, vgl. Abb. 4f, 6a). Diese zyklischen Färbbarkeits- und Strukturänderungen des Zytoplasmas der N.Z. der Pars intercerebralis in zeitlicher Zuordnung zu den Hypodermisveränderungen lassen schließen, daß *die Sekretion der N.Z. eine stoffliche Voraussetzung der Raupenhäutung bei Ephestia ist.*

Die Untersuchung der N.Z. der Pars intercerebralis der jüngeren Raupenstadien zeigte, daß hier dieselben Sekretionsverhältnisse herrschen, wie sie für das letzte und vorletzte Raupenstadium beschrieben wurden. Ein quantitativer Unterschied der vorherigen Raupenstadien zum letzten Raupenstadium besteht darin, daß zu Beginn des letzten

Raupenstadiums ein besonders starkes Wachstum der N.Z. stattfindet. Aus dieser Tatsache sowie auch der einer hier deutlichen Sekretabgabe der N.Z. des Unterschlundganglions und der Thoraxganglien ist zu schließen, daß in diesem Stadium eine relativ größere Menge von Hormon produziert und abgegeben wird, als in den vorhergehenden Raupenstadien.

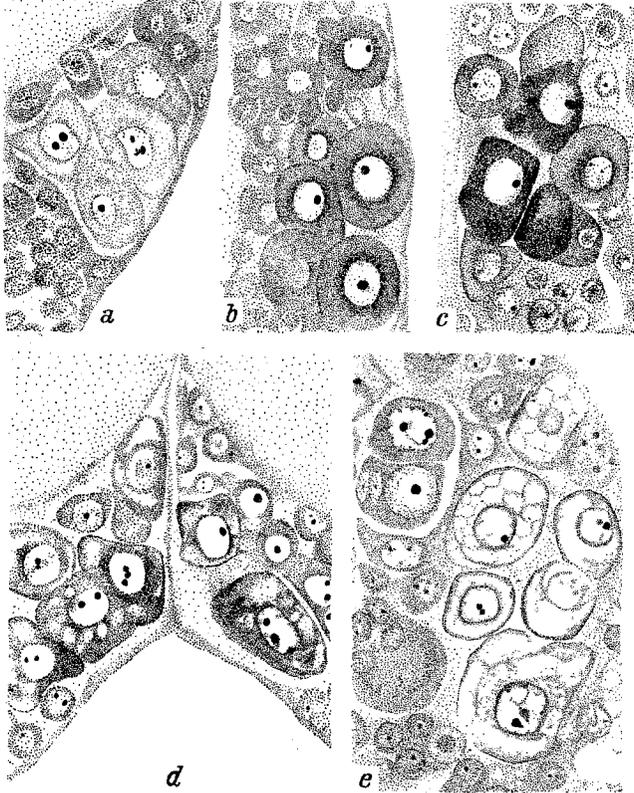


Abb. 6a—e. Neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis des vorletzten Raupenstadiums. a Vakuolierte Zellen am Ende des 3. Raupenstadiums; b nach Wiederfärbbarkeit des Zytoplasmas sofort nach der Häutung zum 4. Raupenstadium; c stark färbbare Zellen der wachsenden Raupe; d schwächer färbbare und vakuolierte Zellen vor Abhebung der alten Raupenkutikula; e stark vakuolierte Zellen bei Abscheidung der neuen Kutikula. Horizontalschnitte. 1000/1.

Niemals befinden sich sämtliche N.Z. innerhalb der verschiedenen Gruppen, wie auch innerhalb einer einzigen Gruppe genau in den gleichen Phasen ihrer Zellarbeit. Während also in einigen Zellen bereits eine Sekretverflüssigung stattfindet, kann in anderen noch Sekret produziert werden, oder während in einigen Zellen bereits sämtliches Sekret verflüssigt wurde, setzt in anderen die Stoffabgabe erst ein.

Es lassen sich aber zu bestimmten Zeiten der Raupenstadien bestimmte *Hauptphasen* der verschiedenen Funktionszustände feststellen.

Die Hauptphase der Sekretproduktion der N.Z. beginnt kurze Zeit nach der Häutung, während der Ausfärbung der neuen Kopfkapsel. Während in den N.Z. des *Thorax* die Hauptsekretabgabephase in der wachsenden Raupe des letzten Raupenstadiums verläuft, treten die N.Z. des *Kopfes* in die Hauptphase der Sekretverflüssigung erst, wenn die erwachsene Raupe herumläuft und sich zu verfärben beginnt. In den 3. und 4. Vorpuppenstadien des letzten Raupenstadiums während des Ablaufes der Mitosenperiode der Hypodermiszellen und in der entsprechenden Phase in den vorhergehenden Raupenstadien sind sämtliche N.Z. des Gehirns maximal vakuolisiert. Es finden sich keine Anzeichen dafür, daß während einer Sekretionsperiode die einzelne Zelle zu einer wiederholten Sekretproduktion und Sekretabgabe kommt.

b) *Corpora cardiaca* und *Corpora allata*.

1. Allgemeiner Bau.

Nach den Experimenten sind die *Corpora allata* (C.a.) Antagonisten in einem hormonalen Wechselspiel, dessen Folgen die besondere Form der Metamorphoseprozesse bestimmen. Die Funktion der *Corpora cardiaca* (C.c.) läßt sich noch nicht angeben. Die C.c. und C.a. von *Ephestia* sind bilaterale Organkomplexe, die während des Raupenlebens zu beiden Seiten des Ösophagus dicht nebeneinander unterhalb des Gehirns liegen. Diese Lage wurde von SCHRADER (1938) für die C.a. und die von ihm als Ganglia postcerebrale bezeichneten C.c. von *Ephestia* beschrieben und stimmt mit der Lage dieser Organe bei anderen Lepidopteren überein. Die C.c. liegen cephal der C.a. Sie besitzen während des Raupenlebens ein größeres Volumen als die C.a. Die Färbbarkeit der beiden Organe ist deutlich verschieden.

Die *Corpora cardiaca* sind typische *Ganglien*. Sie sind, wie das Gehirn und die sie versorgenden Nerven, von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Im Inneren enthalten sie zahlreiche Nervenfasern, die von bindegewebigen Zellelementen umspinnen werden. In den peripheren Organbezirken enthalten sie große Ganglienzellen.

Während der nachembryonalen Entwicklung finden in den C.c. bauliche Veränderungen statt. Im 1. und 2. Raupenstadium fallen im Inneren des Organs außer Nervenfasern und wenigen kleinen Zellen besonders große, chromatinarme Kerne auf, die einen deutlichen Nukleolus enthalten und deren Zytoplasma unfärbbar ist. Zellgrenzen sind nicht sichtbar (Abb. 7a). Vom 3. Raupenstadium an stellt sich eine stärkere Färbbarkeit des Zytoplasmas ein, und Zellgrenzen werden deutlich. Die kleinere Zellsorte beginnt sich auffallend zu vermehren. Die großen Ganglienzellen, die vom letzten Raupenstadium an nur noch in den peripheren Organbezirken liegen, repräsentieren den für die C.c. der Insekten so charakteristischen Typ der *chromophilen Ganglienzellen*

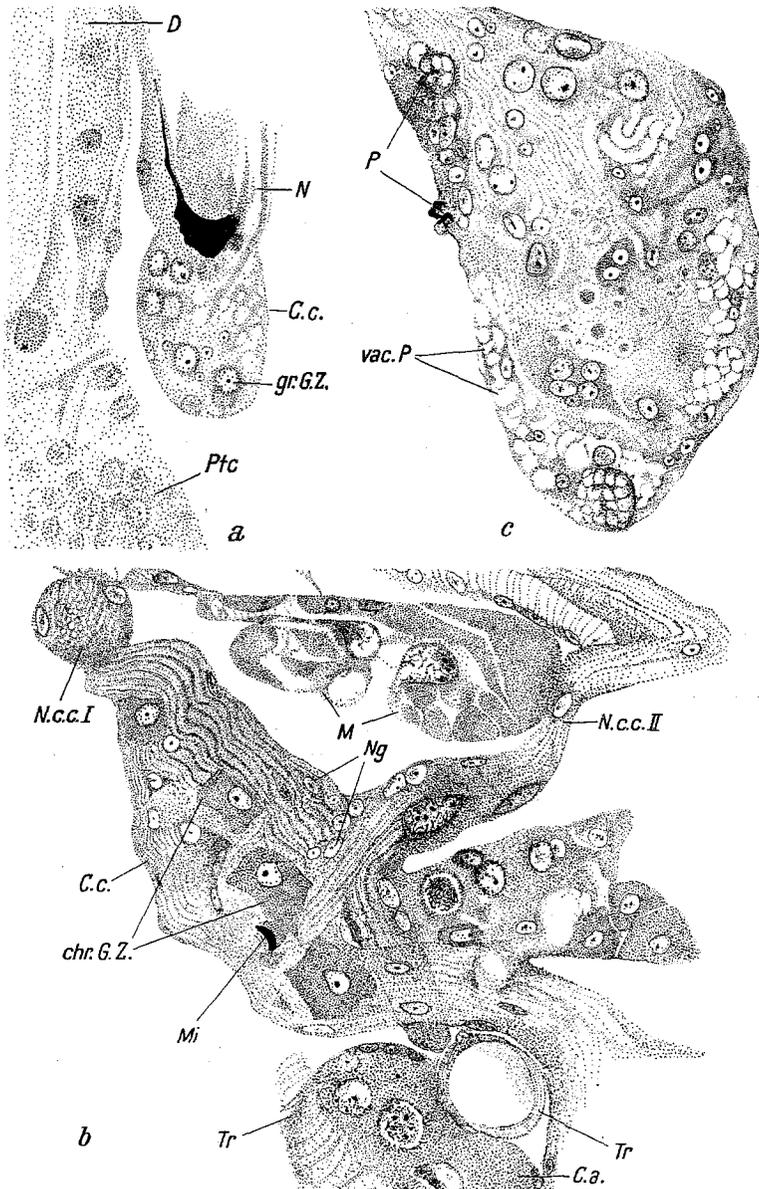


Abb. 7 a—c. Larvale Corpora cardiaca. a Im Beginn des zweiten Raupenstadiums; b einer wachsenden Raupe des letzten Stadiums; c einer erwachsenen Raupe. *C.a.* Corpus allatum; *C.c.* Corpus cardiacum; *chr. G.Z.* chromophile Ganglienzellen; *D* Darm; *gr. G.Z.* große Ganglienzellen; *M* Muskulatur; *Mi* Mitose; *N* Nerv; *N.c.c.I* Nervus corporis cardiaci I; *N.c.c.II* Nervus corporis cardiaci II; *Ng* Neurogliazellen; *P* Pyknose; *Ptc* Protocerebrum; *Tr* Trachee; *vac. P* vakuolisiertes Plasma. a, c Horizontalschnitte. b Sagittalschnitt. 800/1.

(Abb. 7 b). Über die Herkunft der kleineren Zellsorte konnte nichts festgestellt werden. Diese Zellen entsprechen den für die C.c. der Insekten nachgewiesenen chromophoben Ganglienzellen, die zur Neuroglia gezählt werden.

Die rundlich bis oval geformten *Corpora allata* besitzen ebenfalls eine bindegewebige Hülle. Sie sind sehr plasmareich und färben sich viel intensiver als die C.c. Die Zahl der peripher gelagerten großen Kerne beträgt meist 6—8 Kerne je Organ, bei einer Variationsbreite von 4—13 Kernen der C.a. der männlichen Individuen. Im weiblichen Geschlecht ist die Kernanzahl bei einer entsprechenden Variationsbreite im Durchschnitt etwas verringert (SCHRADER 1938). Larvale C.a. mit einer an die oberste Grenze der Variationsbreite reichenden Kernanzahl sind ebenso häufig wie imaginale C.a. mit einer an die unterste Grenze der Variationsbreite reichenden Kernanzahl. Kernteilungsstadien treten niemals auf. Nach dem Schlüpfen der Raupe aus dem Ei erhöht sich die Kernanzahl der C.a. nicht mehr. Das Kernvolumen der C.a. vergrößert sich aber in jedem Raupenstadium, ganz besonders im Vorpuppenstadium und jungen Puppenstadium. Die Kerne sind chromatinreich, besitzen eine unregelmäßige Form und lassen keine Kernmembran erkennen. Sie enthalten zahlreiche, sehr kleine Nukleolen und 1—2 Sammelchromozentren (Abb. 17 a, b).

2. Innervierung.

Die C.c. von *Ephestia* werden, wie bei *Zygaena* und *Pieris* (EHNBOOM 1940 und KAISER 1949), von zwei Gehirnnerven versorgt, von den Nervi corporis cardiaci I und II (Abb. 7 b, 16). Der Nervus c.c. I ist viel stärker als der Nervus c.c. II und tritt bei *Ephestia* aus der medialen Unterseite des Protocerebrums in der Nähe der hier gelegenen starken Tracheenäste heraus. Er wurde von SCHRADER (1938) als Nervus pharyngealis bezeichnet. Nach kurzem Verlauf tritt dieser Nerv cephal in die der Aorta zugewendeten Seite der C.c. ein. Der Nervus c.c. II entspringt aus der dorso-lateralen Seite des Protocerebrums und ist viel schmaler als der Nervus c.c. I. Nach längerem Verlauf in Richtung zur Körpermitte tritt er an den cephal gelegenen Außenseiten der C.c. ein. Innerhalb der C.c. überkreuzen sich die Fasern der beiden Kardiakal-nerven und ziehen durch das Organ hindurch. Es ist nicht zu entscheiden, aus welchen Nerven die Fasern des schmalen und kurzen Nervus corporis allati stammen, der an der Kaudalseite des C.c. austritt und die nervöse Beziehung zu den C.a. herstellt.

Außerdem existiert noch eine nervöse Verbindung der C.c. mit dem Ganglion hypocerebrale, also eine Verbindung des paarigen, sympathischen Nervensystems mit dem unpaaren, sympathischen Nervensystem. Ein langer und starker Nervenfortsatz entspringt an der

Kaudalseite der C.c., zieht in kaudaler Richtung zu dem innerhalb der Aorta verlaufenden Nervus recurrens bis zu dem im Prothorax gelegenen Ganglion hypocerebrale. Eine nervöse Verbindung dieser beiden Nervensysteme wurde erstmalig bei Phasmiden beschrieben (PFLUGFELDER 1937c), ebenfalls bei anderen Heterometabolen aufgezeigt (HANSTRÖM 1942) und bei Lepidopteren bei *Pieris* als Ramus communicans bezeichnet (KAISER 1949).

3. Wachstum.

Die durch Planimetrieren erhaltenen Flächenwerte aus Schnittserien der untersuchten Organe wurden durch das Quadrat der Linearvergrößerung der Zeichnung dividiert (Zeichenvergrößerung 1200). Durch Addition der einzelnen Werte einer Serie und Multiplikation mit der jeweiligen Schnittdicke wurden die ermittelten Werte in Volumina umgerechnet. Die in Tabelle 1 angegebenen Werte sind Durchschnittswerte aus mindestens 3 gemessenen Schnittserien.

Messung der Größe kurz vor und kurz nach der Häutung im 4. und 5. Raupenstadium zeigte, daß während der Häutungen kein Wachstum stattfindet. Dieses setzt aber bereits nach der Häutung, während der Ausfärbung der neuen Kopfkapsel ein. Im 2. und 3. Raupenstadium verdreifachen die *Corpora allata* ihr Volumen, während im 4. Raupenstadium nur eine Volumenverdoppelung stattfindet. In diesem Stadium erfolgt das während des ganzen Lebens des Tieres geringste Wachstum dieser Organe. Im letzten Raupenstadium kommt es im *männlichen Geschlecht* zu einer *Volumenvervierfachung*, im *weiblichen Geschlecht* zu

Tabelle 1. *Volumina in μ^3 .*

	Alter	Corpora allatum	Corpora cardiacum	Prothoraxdrüse
Ende des Wachstums	1. <i>Raupenstadium</i>	6	12	23
	2. „	19	29	133
	3. „	57	167	665
	4. „	102	284	1934
	5. „			
	sofort nach der Häutung	110	306	
	vor der kritischen Periode	236	462	
	♂			
	♀			
	Ende der kritischen Periode	411	361	884
<i>Puppenstadium</i>				
sofort nach der Häutung	404	291	789	
Zeitpunkt der Augenausfärbung	647	289	390	3393
Zeitpunkt der Gonadenreife	808	435	330	degeneriert
<i>Imaginalstadium</i>	8267	768		

einer *Volumenverdreifachung*. Bis zum Schlüpfen der Imago geht dieses im letzten Raupenstadium wieder verstärkt einsetzende Wachstum dieser Organe weiter (Tabelle 1).

Die *Corpora cardiaca* zeigen nur während des Raupenlebens eine Volumenzunahme. Diese ist in den einzelnen Raupenstadien verschieden stark, am stärksten im 3. und letzten Raupenstadium. In dem 1. und 2. Raupenstadium beträgt das C.c.-Volumen ungefähr das Doppelte, in den folgenden 3 Raupenstadien fast das Dreifache des C.a.-Volumens (Tabelle 1).

4. Sekretionsverhältnisse.

Exstirpation und Transplantation der *Corpora cardiaca* in den verschiedenen Phasen des letzten Raupenstadiums bei *Galleria* (PIEPHO 1946) beeinflussten die nachfolgende Verpuppungshäutung nicht. Die histologische Untersuchung der C.a. bei *Pieris* (KAISER 1949) ergab, daß die larvale Umhüllung der C.a. von *Pieris*, die einen Teil der C.c. darstellen soll, während und nach den Häutungen Einschlüsse enthält, die eine Schichtung aufweisen. Diese „Sekrettropfen“ stammen aber nicht von den auch hier in den C.c. beschriebenen großen Ganglienzellen, sondern von einer zweiten kleineren Zellart, die wohl der Neuroglia entspricht. Eine sekretorische Tätigkeit bzw. eine inkretorische Funktion der C.c. von *Pieris* wurde auf Grund dieser Tatsache für wahrscheinlich gehalten.

Das von Nervenfasern erfüllte Innere der C.c. von *Ephestia*, das von Neurogliazellen umspinnen wird, besitzt in sämtlichen Raupenstadien nur eine geringe Färbbarkeit. Es ist den Neuropilemschichten des Gehirns zu vergleichen. Irgendwelche Anzeichen, die eine Sekretstoffbildung oder Abgabe andeuten, fehlen in den verschiedenen Raupenstadien. Das Zytoplasma der chromophilen Ganglienzellen zeigt niemals Veränderungen. Im letzten Raupenstadium sammeln sich um die C.c. der erwachsenen Raupe zahlreiche Lymphozyten an, so daß diese Organe von den Geweben ihrer Umgebung isoliert werden. Gleichzeitig treten in den Kernen der Neurogliazellen Pyknosen auf, während in den peripheren Organbezirken Zellauflösungsprozesse stattfinden, die zu starker Vakuolisierung führen (Abb. 7 c). Diese degenerativen Vorgänge, die nur die Neurogliazellen der C.c. betreffen, verstärken sich während des Vorpuppenstadiums und führen in der Puppe zu einer Volumenreduktion dieses Organs (Tabelle 1). Eine deutliche Sekretionstätigkeit der larvalen C.c. von *Ephestia* ist in keinem der 5 Raupenstadien histologisch nachzuweisen.

Zuerst wurde bei *Bombyx* (BOUNHIOL 1937/38), später bei *Galleria* (PIEPHO 1940, 1942 und 1946) und *Platysamia cecropia* (WILLIAMS 1946)

im *Experiment* gezeigt, daß die larvalen *Corpora allata* auch bei Lepidopteren durch die Absonderung eines Wirkstoffs in den niederen Raupenstadien eine vorzeitige Verpuppung verhindern. Es ergab sich also, daß die C.a. den Charakter der Häutungen prägen und der von ihnen abgesonderte Wirkstoff, der auch als *Juvenilhormon* bezeichnet wird, das Persistieren des jeweiligen Zustandes bedingt.

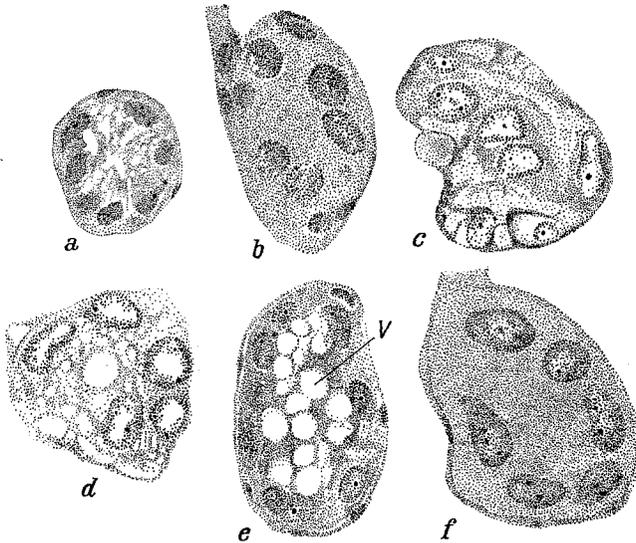


Abb. 8a—f. Sekretorische Veränderungen der larvalen *Corpora allata*. a *Corpus allatum* einer frischgehäuteten Raupe des 4. Stadiums; b einer wachsenden Raupe des 4. Stadiums vor der Mitosenperiode der Hypodermis; c einer Raupe des 4. Raupenstadiums bei Abhebungsbeginn der alten Cuticula von den Hypodermiszellen; d einer Raupe des 4. Stadiums bei Abscheidung der neuen Raupencuticula von den Hypodermiszellen; e einer frischgehäuteten Raupe des letzten Stadiums; f einer wachsenden Raupe des letzten Stadiums. V Entleerte Vakuolen. Horizontalschnitte. 1000/1.

In den sehr kleinen Organen der ersten beiden Raupenstadien von *Ephestia* sind Strukturveränderungen nicht mit Sicherheit festzustellen. Im 3. Raupenstadium zeigen leere Vakuolen nach Abscheidung einer neuen Raupenkutikula an, daß in den vorhergehenden Phasen eine Sekretabgabe stattgefunden haben muß.

Vor und nach der Häutung zum vorletzten Raupenstadium sind die C.a. wieder mit entleerten Vakuolen durchsetzt, während der Inhalt der Kerne stark färbbar ist (Abb. 8a). Bis zum Ausfärben der neuen Kopfkapsel der Raupe zeigen sich keine weiteren Veränderungen. Nach Ausfärbung der Kopfkapsel mit Beginn der Nahrungsaufnahme der Raupe bilden sich die im Inneren des Organs vorhandenen Vakuolen zurück, so daß sich mit dem weiteren Wachstum eine immer homogenere Struktur des Plasmas einstellt. Das Zytoplasma der heranwachsenden Raupe des vorletzten Raupenstadiums läßt sich sehr

gleichmäßig und stark anfärben. Gespeichertes Sekret in Form von Einschlüssen tritt nicht auf (Abb. 8 b).

Nach Einsetzen der Mitosen in der Hypodermis und mit Abhebung der alten Raupenkutikula treten in den peripheren Plasmabezirken der C.a. Vakuolen auf. Diese sind von einem stark lichtbrechenden, aber schwach färbbaren Inhalt erfüllt (Abb. 8c). Nach Heidenhain-Färbung erscheint er gelblich. Während dieses Vorgangs lockert sich das Zytoplasma stärker auf, verliert seine ausgesprochen homogene Struktur und Färbbarkeit. Die stark herangewachsenen Kerne sind lockerer gefügt. Während des Fortschreitens der Abhebung der Raupenkutikula findet man eine unterschiedliche Zahl entleerter Vakuolen. Kurz vor Abscheidungsbeginn der neuen Raupenkutikula ist die Entleerung des Vakuoleninhaltes schon fast beendet; das C.a.-Volumen ist stark geschrumpft (Abb. 9d). Im Inneren des Organs sind viele entleerte Vakuolen vorhanden. Nach der Häutung zum letzten Raupenstadium haben die Kerne durch Kernsaftverlust eine Volumenreduktion erfahren. Sie sind jetzt gleichmäßig stark färbbar (Abb. 8e). Das Plasma ist noch vakuolisiert wie zu Beginn des vorletzten Raupenstadiums. Während des letzten Raupenstadiums geben die Plasma- und Kernstrukturen der stark heranwachsenden C.a. keine Hinweise auf eine sekretorische Tätigkeit, wie sie in den Übergangsstadien zu einem neuen Raupenstadium festzustellen waren. Die Vakuolisierung verliert sich schon bei Wachstumsbeginn der Raupe (Abb. 8f). Das Zytoplasma der heranwachsenden Raupe behält bis zum Ende dieses Stadiums eine vollkommen homogene Struktur und intensive Färbbarkeit. Selten treten während des Vorpuppenstadiums dann wieder kleine Vakuolen in geringer Anzahl auf, die eine gewisse Stoffabgabe wahrscheinlich machen.

Die bei *Ephestia* histologisch nachweisbare, diskontinuierliche Sekretionstätigkeit der larvalen C.a., die im Rhythmus der Raupenhäutung verläuft, stimmt mit der auch bei anderen Lepidopteren experimentell erschlossenen (BOUNHIOL 1937, PIEPHO 1946) oder histologisch nachgewiesenen zyklischen Sekretionstätigkeit (KAISER 1949) dieser Organe überein.

Der durch C.a.-Exstirpation im vorletzten Raupenstadium erschlossene Zeitpunkt einer C.a.-Hauptwirksamkeit liegt bei *Galleria* am Ende eines Raupenstadiums einige Stunden vor der nächsten Häutung (PIEPHO 1946). Aus den histologisch festgestellten amöboiden Kernverzweigungen der C.a. von *Pieris* schließt KAISER auf eine Hauptsekretionsphase im vorletzten Raupenstadium während des letzten Drittels der Zeit zwischen zwei Häutungen. Die von ihm zitierten Schnürungsversuche FUKUDAs an *Bombyx* sollen das ebenfalls bestätigen. Bei *Ephestia* fällt nach dem histologischen Befund die stärkste Wirkstoffausschüttung der C.a. im vorletzten Raupenstadium in den

Zeitpunkt nach Ablösung der alten Raupenkutikula von den Hypodermiszellen nach Auslösung der Mitosen. Am Ende dieser stärksten Wirkstoffabgabe der C.a. scheiden die Hypodermiszellen eine neue Raupenkutikula ab. Im letzten Raupenstadium wird nach dem Ausfall oder der starken Verminderung der C.a.-Sekretion nach der Mitosenperiode von den Hypodermiszellen Puppenchitin abgeschieden.

c) *Prothoraxdrüsen.*

FUKUDA zeigte zuerst in Schürungs- und Transplantationsversuchen bei *Bombyx* (1940/41, 1944), daß die Prothoraxdrüsen (Pd.) der Lepidopteren an der hormonalen Kontrolle der Häutung und Verpuppung beteiligt sind. PIEPHO (1942) vermutete ebenfalls, daß die Pd. unter dem Einfluß eines Gehirnwirkstoffes sezernieren, bzw. die Pd. einen Gehirnwirkstoff speichern, der die Häutung und Verpuppung bei *Galleria* verursacht. Durch Exstirpation der Pd. bei *Galleria* (PIEPHO 1948) konnten die Verpuppungserscheinungen der Haut allerdings nicht verhindert werden.

1. Lage und allgemeiner Bau.

Den Pd. vergleichbare Organe wurden bei den verschiedensten Insektenordnungen studiert und sehr verschieden bezeichnet. Die Schilderung der histologischen Verhältnisse der Pd. von *Ephestia* soll zu einer vergleichenden Betrachtung der bisher teilweise unterschiedlichen Ergebnisse der Funktion dieser Drüsen bei den einzelnen Lepidopterenordnungen dienen, ebenfalls wie die von KAISER (1949) auf histologischer Grundlage basierenden Studien dieser Organe bei *Pieris*.

Die reich von Tracheen umspinnenen Pd. von *Ephestia* sind bandförmige Organe, die zu beiden Seiten des Körpers nahe der prothorakalen Stigmen in der Höhe zwischen dem Darm und dem Untersehnganglion liegen. Ähnliche Lageverhältnisse der Pd. wurden auch bei *Bombyx* (FUKUDA 1940), *Pieris* (KAISER 1949) und *Platysamia cecropia* (WILLIAMS 1948) beschrieben. Im 1. Raupenstadium unterscheiden sich die Pd. nicht von Hypodermiszellen und es ist anzunehmen, daß sie sich von ihnen ableiten. In den Raupenstadien zeigen die Pd. zyklische Lageveränderungen. Zu Beginn eines neuen Raupenstadiums ziehen sie sich näher an die Körperseiten heran. Im Verlauf eines Raupenstadiums strecken sie sich dann weiter in das Körperinnere hinein. Das Zytoplasma der Drüsen ist nur schwach färbbar. Es wird häufig von Tracheen durchzogen, seltener von Nervenfasern, zuweilen enthält es Lymphozyten. Zellgrenzen sind nicht immer deutlich. Die Kerne sind unregelmäßig geformt und auffallend groß. An ihnen sind charakteristische Strukturzustände in verschiedenen Zeitabständen der Raupenstadien festzustellen. Der Kernbau entspricht dem Bau der C.a.-Kerne. Die

chromatinreichen Kerne lassen ebenfalls keine Kernmembran erkennen. Sie enthalten eine große Anzahl kleiner Nukleolen und Chromozentren. Die Zahl der großen, im Inneren vakuolisierten Sammelchromozentren, die in den Kernen der Pd. von *Pieris* von KAISER (1949) und *Platysamia cecropia* von WILLIAMS (1948) als Nukleolen angesehen wurden, variiert von 1—3 je Kern.

Die Volumenberechnungen der Pd., die mit derselben Methode wie die Volumenberechnungen der C.a. und C.c. erzielt wurden, aber wegen der unregelmäßigen Form der Drüsen viel ungenauer sind, ermöglichen immerhin einen Überblick. Sie ergaben, daß die Pd. in den verschiedenen Raupenstadien ein verschieden starkes Wachstum erfahren. Das stärkste Wachstum findet in den frühen Raupenstadien statt und nimmt kontinuierlich ab. Am Ende des letzten Raupenstadiums ist es dann beendet (Tabelle 1).

2. Innervierung.

Eine nervöse Verbindung mit dem Oberschlundganglion oder dem paarigen bzw. unpaaren Nervensystem besteht nicht. Die Nervenversorgung geschieht auf indirektem Wege vom Unterschlundganglion aus. Die von diesem abgehenden starken Nervenfortsätze, die zu den lateralen Tracheenstämmen führen, geben kleine Nervenfortsätze an die in der Nähe gelegenen verzweigten Drüsenorgane ab. Die Nervenfortsätze teilen sich dann wieder zwischen den einzelnen Drüsenbändern auf. Eine ähnliche Art der Innervierung der Pd. besteht auch bei *Pieris* (KAISER 1949).

3. Sekretionsverhältnisse.

Im vorletzten Raupenstadium lockert sich das Zytoplasma der Pd. vom Beginn der Mitosenperiode der Hypodermiszellen und während der Abhebung der alten Raupenkutikula immer stärker auf, verliert seine bisherige homogene Struktur, wird vakuolisiert und gleichzeitig schwächer färbbar. In den großen kernsaftreichen Kernen sind jetzt die Sammelchromozentren nicht darstellbar (Abb. 9a). Diese Auflockerung der Drüsenzellen verliert sich mit fortschreitender Abscheidung der neuen Raupenkutikula von den Hypodermiszellen. In den Kernen treten die Sammelchromozentren hervor (Abb. 9b). In der Zeit bis zu der Ausfärbung der neuen Kopfkapsel der Raupe nach der Häutung zum letzten Raupenstadium schrumpfen die Pd. stark. Das wieder stärker färbbare und homogene Zytoplasma liegt jetzt wie ein enger Schlauch um die in ihrem Volumen infolge Kernsaftverlust verkleinerten, nun dicht strukturierten Kerne (Abb. 9c). Die Sammelchromozentren sind stark ausgeprägt, die kleinen Nukleolen heben sich jetzt nicht mehr scharf von der Grundstruktur ab. Die Drüsen sind langgezogene, schmale Zellbänder. Funktionell befinden sie sich offenbar in einem inaktiven Zustand.

Vom Zeitpunkt der ersten Nahrungsaufnahme der Raupe des letzten Stadiums an beginnen Plasma und Kerne sich wieder aufzulockern,

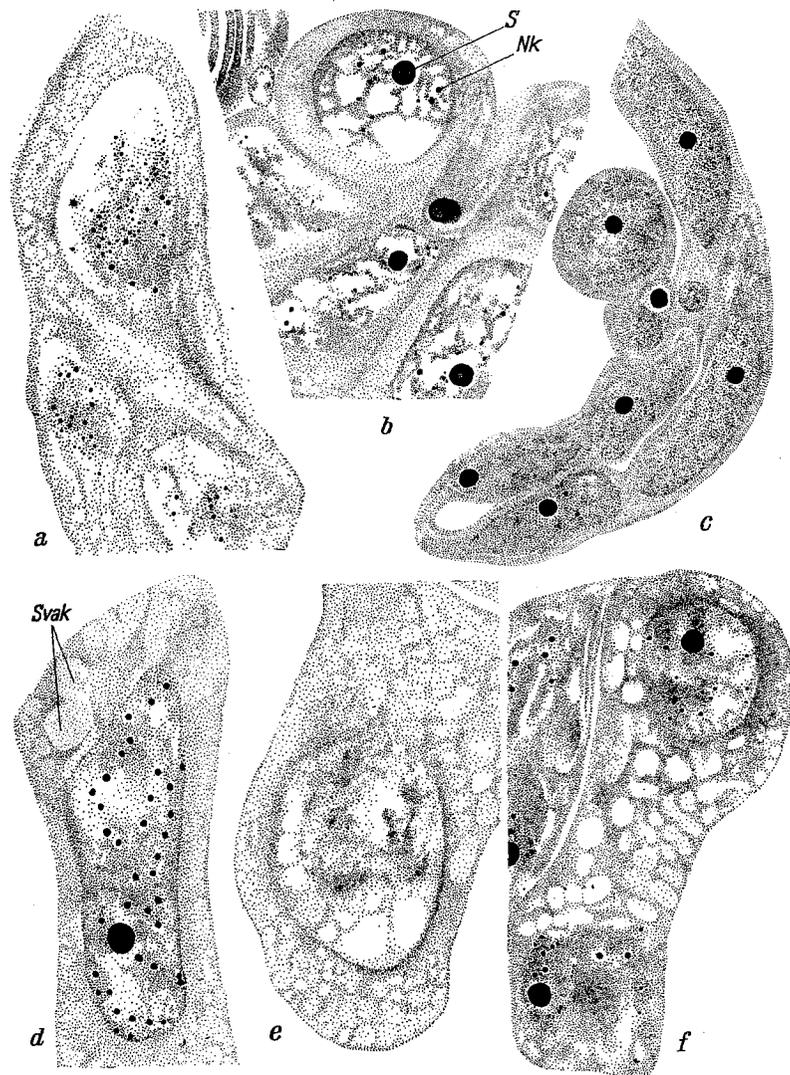


Abb. 9a—f. Ausschnitte von den Prothoraxdrüsen. a Während der Abhebung der alten Raupenkutikula im vorletzten Raupenstadium; b während der Abscheidung der neuen Raupenkutikula im vorletzten Stadium; c einer frischgehäuteten Raupe des letzten Stadiums; d einer fast erwachsenen Raupe des letzten Stadiums; e einer Vorpuppe im Beginn der kritischen Periode; f einer Vorpuppe am Ende der kritischen Periode. *Nk* Nukleolen; *S* Sammelchromozentren; *Svak* Sekretvakuolen. Horizontalschnitte. 1000/1.

wobei die Zellbänder der Drüsen länger und dicker werden. Allmählich strecken sie sich weiter in das Körperinnere hinein. Nukleolen treten

in den Kernen wieder deutlich hervor (Abb. 9d). Noch bevor die Raupe das Futter verläßt, erscheinen im Zytoplasma der Pd. mehr oder weniger scharf umgrenzte Vakuolen, die von einem nur schwach färbbaren Inhalt erfüllt sind (Abb. 9d). Im *Beginn der kritischen Periode* ist dieser Vorgang, der offenbar ein Anzeichen einer *Wirkstoffproduktion* ist, weiter fortgeschritten. Die einzelnen Drüsenbänder sind noch stärker unter Verbreiterung herangewachsen, das Zytoplasma ist von größeren und kleineren schwach färbbaren Vakuolen durchsetzt.

Die Kerne haben während des Zellwachstums auffallende Veränderungen erfahren. Sie sind angeschwollen, ihr Inhalt ist sehr locker und färbt sich schwächer. Sammelchromozentren sind nicht mehr darstellbar (Abb. 9e).

Dieser eigentümliche Strukturwechsel der Pd.-Kerne entspricht den Angaben über das Verschwinden der als Nukleolen bezeichneten Sammelchromozentren in den Kernen der Pd. von *Pieris* (KAISER 1949) zu dem gleichen Zeitpunkt.

Im Verlauf der kritischen Periode entleeren sich die Vakuolen, und damit geht eine Formveränderung der Drüsen parallel. Die einzelnen Drüsenzellen runden sich ab. Am Ende der kritischen Periode, im Vorpuppenstadium 4 und 5, stellt sich erneut eine Verdichtung und Schrumpfung ein. Das Kernvolumen verringert sich. Sammelchromozentren werden wieder darstellbar (Abb. 9f). Wie auch am Ende des vorletzten Raupenstadiums gehen die Pd. wieder in inaktiven Zustand über. Während und nach der Puppenhäutung bis nach Ausfärbung des Puppenchitins prägen sich diese im späteren Vorpuppenstadium einsetzenden Schrumpfungsprozesse der Drüsen noch stärker aus, indem sich die Vakuolisierung des Zytoplasmas vollkommen verliert.

Auch im 3. Raupenstadium sind sekretorische Veränderungen der Pd. vorhanden. Dagegen ließen sie sich in den ersten beiden Raupenstadien nicht nachweisen.

Die sekretorischen Veränderungen der Pd. von *Ephestia* im Vorpuppen- und im 3. und 4. Raupenstadium, die im Rhythmus der Hypodermisveränderungen der Häutungen erfolgen, stimmen zeitlich mit den bei *Pieris* nachgewiesenen Sekretionsvorgängen der Pd. dieser Stadien überein. Typisch ist in beiden Fällen die starke Auflockerung der Kerne in den aktiven Phasen, wobei die Sammelchromozentren nicht mehr darstellbar sind. Die Plasmaverhältnisse weisen dagegen Verschiedenheiten auf: Bei *Pieris* sollen noch verschiedene Plasmadifferenzierungen existieren, wie eine different sich färbende Zwischensubstanz zwischen den Zellen und radialen Plasmastreifungen, die als Sekretkapillaren gedeutet werden. Offenbar sind bei *Pieris* die verschiedenen Funktionszustände der Pd. viel stärker ausgeprägt als bei *Ephestia*.

d) *Perikardialzellen.*

Bei *Ephestia* liegen die Perikardialzellen (Pz.) in reicher Anzahl um die Außenwände der Aorta verstreut, können aber auch in Einbuchtungen der Aortenwand hineinhängen. Sie ziehen sich vom cephalen bis kaudalen Körperende der Aorta entlang. Außerdem verteilen sie sich auch zwischen den Perikardialsepten im dorsalen Körperraum. Im Metathorax erstrecken sie sich bis in ventralere Körperbezirke, liegen zwischen Fettkörperzellen und bilden einen Ring um den Mitteldarm. Häufig sind die Pz. mehrkernig. Die relativ kleinen, chromatinreichen Kerne enthalten 2—3 Nukleolen und teilen sich amitotisch. Im Zellplasma spielen sich während der aufeinanderfolgenden Phasen der Raupenstadien sehr ausgiebige Veränderungen ab.

Einige Stunden *vor der Häutung zum letzten Raupenstadium* sind sämtliche Zellen mit stark färbbaren Einschlüssen angefüllt. Kurz vor der Häutung und in der frisch gehäuteten Raupe des letzten Raupenstadiums ist das Zytoplasma der im Thorax gelegenen Pz. von größeren und kleineren Vakuolen durchsetzt, während in den abdominalen Pz. in einer schwach färbbaren Grundsubstanz noch Reste dunkel färbbarer Einschlüsse liegen (Abb. 10a). In dieser Zeit findet also eine starke, ziemlich plötzliche Abgabe gespeicherter, färbbarer Substanzen statt. Während des nach der Häutung einsetzenden Wachstums der Raupe wachsen die Pz. ebenfalls heran, ohne daß besondere Veränderungen im Zellinneren zu sehen sind. Die letzten Reste der Einschlüsse in den kaudal gelegenen Zellen verlieren sich während dieser Zeit, in der das kaum anfärbbare Zytoplasma von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt ist (Abb. 10b). Kurz vor Beginn der kritischen Periode beginnt in einigen der thorakalen Pz., die rings um den Mitteldarm liegen und sich zwischen Fettkörperzellen verteilen, wieder eine Neubildung der teilweise schon stark färbbaren, geformten Substanzen. In den Hauptmassen der abdominalen Zellen besteht aber noch der alte Zustand. Erst im Verlauf der Altersklasse 3 bei einem fortgeschrittenen Grad der Hypodermisablösung treten in sämtlichen thorakalen und abdominalen Pz. in den peripheren Bezirken Einschlüsse in Form verschieden großer Schollen oder Ballen auf.

Daß es sich um eiweißartige Substanzen handeln muß, zeigt ihre Alkoholstabilität und der negative Verlauf der Kohlenhydratreaktion. Sie lassen sich zunächst nur schwach anfärben, zum Teil zeigen sie eine zonenweise verschiedene Färbbarkeit (Abb. 10c). In diesen Fällen ist die periphere Zone bei Heidenhain-Färbung tiefschwarz und bei Azan intensiv rot oder orange gefärbt, während die innere Zone einen grauen bzw. blauen Farbton aufweist. Die Menge dieser Einschlüsse nimmt immer mehr zu, so daß in Vorpuppenstufe 4 die Zellen schon stark angefüllt sind. Zugleich ist der Farbumschlag bei den einzelnen Gebilden

in verschiedenen Zellzonen in einem unterschiedlichen Grad fortgeschritten. Teilweise färben sich die Einschlüsse jetzt schon völlig gleichmäßig schwarz bzw. orange (Abb. 10d). Sie zeigen also im Gegensatz

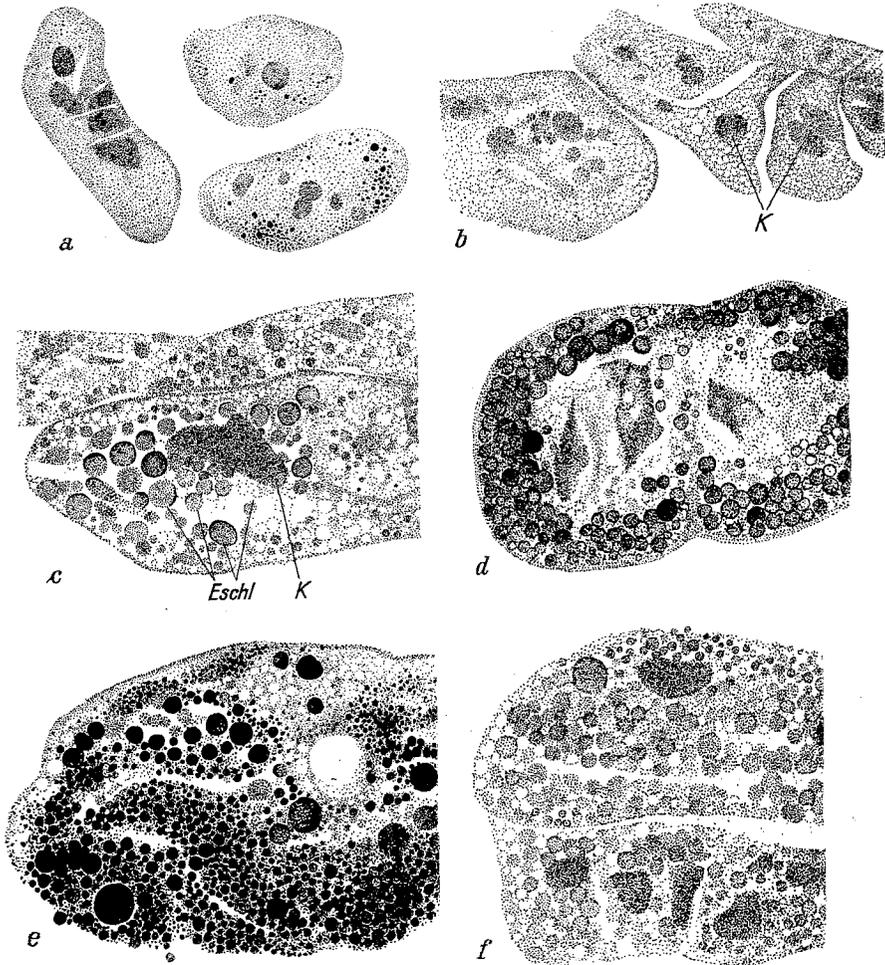


Abb. 10a—f. Abdominale Perikardialzellen der Raupe des letzten Stadiums der Raupe des letzten Stadiums der Raupe des letzten Stadiums. a Sofort nach der Häutung zum letzten Raupenstadium; b einer erwachsenen Raupe; c einer Vorpuppe der 3. Altersstufe; d einer Vorpuppe der 4. Altersstufe; e einer Vorpuppe der 5. Altersstufe; f sofort nach der Häutung zur Puppe. *Eschl* Zelleinschlüsse, *K* Kern; Horizontalschnitte. 450/1.

zum Beginn der Ablagerung einen basischen Charakter. In der frühen Phase der Vorpuppenstufe 5 ist der stärkste Anfüllungsgrad erreicht, der zugleich mit einem vollkommenen Farbumschlag sämtlicher jetzt den ganzen Zellraum erfüllenden Einschlüsse verbunden ist (Abb. 10e). Die stark gefärbten Speicherprodukte können die Kerne vollkommen im

mikroskopischen Bild verdecken. Dieser Zustand bleibt bis zum späten Stadium 5 der Vorpuppe erhalten, ohne daß eine weitere Vermehrung oder eine Abgabe erfolgt. Kurz vor der Häutung zur Puppe macht sich eine erste Verringerung der Zelleinschlüsse bemerkbar, die sich während der Puppenhäutung sehr verstärkt und mit einem Farbumschlag in umgekehrter Richtung wie während der Sekretbildung verbunden ist. Nach der Häutung zur Puppe sind nur noch schwach gefärbte Einschlüsse in geringerer Anzahl in den abdominalen Pz. vorhanden (Abb. 10f). In den thorakalen Pz. ist noch eine stärkere Sekretabgabe erfolgt; aber eine ebenso starke Vakuolisierung, wie sie bei der Häutung zum letzten Raupenstadium auftritt, wird bei der Puppenhäutung bei der Abgabe der Zelleinschlüsse nicht erreicht.

In den früheren Raupenstadien verlaufen gleichartige Vorgänge in den entsprechenden Phasen. Die Anfüllung mit Einschlüssen setzt ebenfalls erst nach bereits fortgeschrittener Abhebung der alten Raupenkutikula ein und erreicht in der Endphase der Abscheidung der neuen Kutikula ihr Maximum. Die fast vollständige Abgabe dieser Einschlüsse geht auch hier sehr schnell vor sich; sie beginnt kurz vor der Häutung und ist kurz nach der Häutung beendet. Wie im letzten Raupenstadium führt sie auch hier zu einer starken Vakuolisierung der Pz.

Eine Untersuchung der Pz. in *Dauerraupen nach Entfernung des Gehirns* zeigte, daß in sämtlichen Fällen eine Speicherung färbbarer Substanzen unterbleibt und das Zytoplasma mehr oder weniger von Vakuolen durchsetzt ist.

C. Vergleich der zeitlichen Verhältnisse der larvalen Sekretionsperioden der besprochenen Drüsen.

Die Sekretionsperioden der untersuchten Drüsen laufen in bestimmten, aber verschiedenen Zeiträumen der Raupenstadien ab (Tabelle 2a, b). Hieraus ergibt sich eine bestimmte *Aufeinanderfolge ihrer Sekretionsperioden*, indem *stets in einem neuen Raupenstadium zuerst die neurosekretorischen Zellen zu sezernieren beginnen, dann folgen die Prothoraxdrüsen, dann die Corpora allata (mit Ausnahme des letzten Raupenstadiums) und dann die Perikardialzellen.*

Die Sekretion der einzelnen Drüsen geht durch 2 Maxima, durch ein Maximum der Wirkstoffproduktion und ein Maximum der Wirkstoffabgabe.

Eine gewisse Stoffabgabe der N.Z. der Pd. und der C.a. besteht bereits während der Zeit ihrer stärksten Stoffproduktion, und kurz vor dem Zeitpunkt ihrer stärksten Stoffverflüssigung endet ihre Stoffproduktion. Im Gegensatz hierzu tritt bei den Pz. erst nach längerer beendeter Anhäufung der geformten Substanzen ihre Abgabe ein.

Tabelle 2a. *Sekretionsstufen der Drüsen im vorletzten Raupenstadium.*
 Sp. = Sekretionsproduktion, Absch. = Abscheidung, Auff. = Auffüllung.

		Wachsende Raupe	Stufen der Hypodermisveränderungen (Abb. 2)					
			1	2	3	4	5a	5b
Neurosekretorische Zellen des Protocerebrums	Sp.	stark	schwach	—	—	—	—	schwach
	Absch.	schwach	mittel, stark	ausklingend		—	—	—
Prothoraxdrüsen	Sp.	schwach	anhaltend	—	—	—	—	—
	Absch.	—	schwach	anhaltend	ausklingend		—	—
Corpora allata	Sp.	—	—	schwach	stärker	—	—	—
	Absch.	—	—	—	schwach	stark	ausklingend	—
Perikardialzellen	Auff.	—	schwach	schwach	mittel	stark	—	—
	Absch.	schwach	—	—	—	—	schwach	stark

Tabelle 2b. *Sekretionsstufen der Drüsen im letzten Raupenstadium.*
 Sp. = Sekretproduktion, Absch. = Abscheidung, Auff. = Auffüllung,
 Usgl. = Unterschlunganglion.

		Wachsende Raupe	Stufen der Hypodermisveränderungen (Abb. 2)					
			1	2	3	4	5a	5b
Neurosekretorische Zellen des Protocerebrums	Sp.	stark	schwach	—	—	—	schwach	stark
	Absch.	schwach	mittel, stark, ausklingend	—		—	—	—
Neurosekretorische Zellen des Usgl. und der Thoraxganglien	Sp.	mittel	—	—	—	—	schwach	mittel
	Absch.	stark	ausklingend	—		—	—	—
Prothoraxdrüsen	Sp.	mittel	stark	mittel	—	—	—	—
	Absch.	—	schwach	mittel, stark, auskling.	—		—	—
Corpora allata	Sp.	—	—	—	—	—	—	—
	Absch.	—	—	—	—	—	—	—
Perikardialzellen	Auff.	—	schwach	schwach	mittel	stark	—	—
	Absch.	schwach	—	—	—	—	schwach	mittel

Während also in den Zellen der N.Z., Pd. und C.a. die sekretorischen Prozesse der Auffüllung und Abgabe von Stoffen eine bestimmte Zeitspanne nebeneinander herlaufen, so sind diese bei den Pz. hintereinander geschaltet, d. h. diese Prozesse sind hier vollkommen getrennt.

Die Zeitdauer der Stoffabgabe der N.Z., der Pd. und der C.a. entspricht ungefähr der ihrer Stoffproduktion. Ein Vergleich der Zeitdauer der Auf- und Abfüllung von Stoffen mit den Pz. zeigt deutlich, daß hier die Auffüllung viel langsamer verläuft, dagegen die Abgabe

viel rascher; also die Dauer der Auffüllung im Verhältnis zur Abgabe sehr lang ist und umgekehrt.

Die Sekretionsperioden der N.Z. und Pd., sowie der Pd. und C.a. verlaufen eine kurze Zeit parallel. Während der Hauptphase der Sekretverflüssigung der N.Z. ist die Hauptphase der Wirkstoffbildung der Pd. noch im Gang und während der abklingenden Wirkstoffabgabe dieser beginnt eine starke Ausschüttung des C.a.-Wirkstoffes.

Eine schwache Anfüllung der Pz. erfolgt bereits während der Hauptphase der Sekretverflüssigung der N.Z., verstärkt sich aber nicht wesentlich während der Sekretion der Pd. Erst nach Beendigung der Sekretion der Pd., unabhängig vom Ablauf der Sekretionsperiode der C.a., findet die stärkste Anfüllung statt. Die Abgabe der Pz. setzt dann am Ende der Raupenstadien ein, längere Zeit nach Beendigung aller anderen sekretorischen Vorgänge.

D. Die junge Puppe.

a) Neurosekretorische Zellen.

Die N.Z. des Puppen- und Imago Gehirns zeigen dieselben Größenverhältnisse wie im Vorpuppenstadium. In der erwachsenen Raupe des letzten Raupenstadiums ist ihr Wachstum beendet. Am Ende der kritischen Periode des Vorpuppenstadiums war in Altersstufe 4 das Zytoplasma sämtlicher Riesenzellen stark von Vakuolen durchsetzt (vgl. Abb. 4f). Aber bereits im Anfang der 5. Altersstufe beginnen die Vakuolen sich zu verlieren und das Zytoplasma besonders in Kernnähe sich leicht anzufärben (Abb. 11a). Bei Azanfärbung stellt sich jetzt eine intensive Blautönung des Plasmas ein, während bei Heidenhain-Färbung eine graue Farbtonung erzielt wird. Im späten Stadium der letzten Vorpuppenstufe ist wieder eine ausgiebige Anfärbung von Substanzen im Zytoplasma der Riesenzellen möglich (Abb. 11b). Es setzt also zu Beginn der 5. Vorpuppenstufe eine *erneute Sekretproduktion* in den N.Z. der Pars intercerebralis ein, die sich im letzten Vorpuppenstadium sehr verstärkt und unter allmählicher Abschwächung bis in das junge Puppenstadium hinein anhält (Abb. 11c, d). Im Gegensatz zu den Raupenstadien, in denen die stark färbbaren Substanzen sich gleichmäßig im Zytoplasma verteilen, sind sie jetzt in mehr oder weniger scharf begrenzten Bezirken zusammengeballt. Sie besitzen das übliche, charakteristische, starke Farbspeicherungsvermögen, indem sie sich tief-schwarz bei Heidenhain-Färbung und rot bis orange bei Azanfärbung, also stets verschieden vom Zytoplasma tingieren.

Im Zytoplasma der N.Z. der jungen Puppe (24 Std alt, bei 20° Zuchttemperatur) können aber bereits schon wieder Vakuolen auftreten, die eine erneute Sekretverflüssigung bedeuten (Abb. 11d). Am Ende des 2. Tages und zu Beginn des 3. Tages des Puppenlebens (48—52 Std)

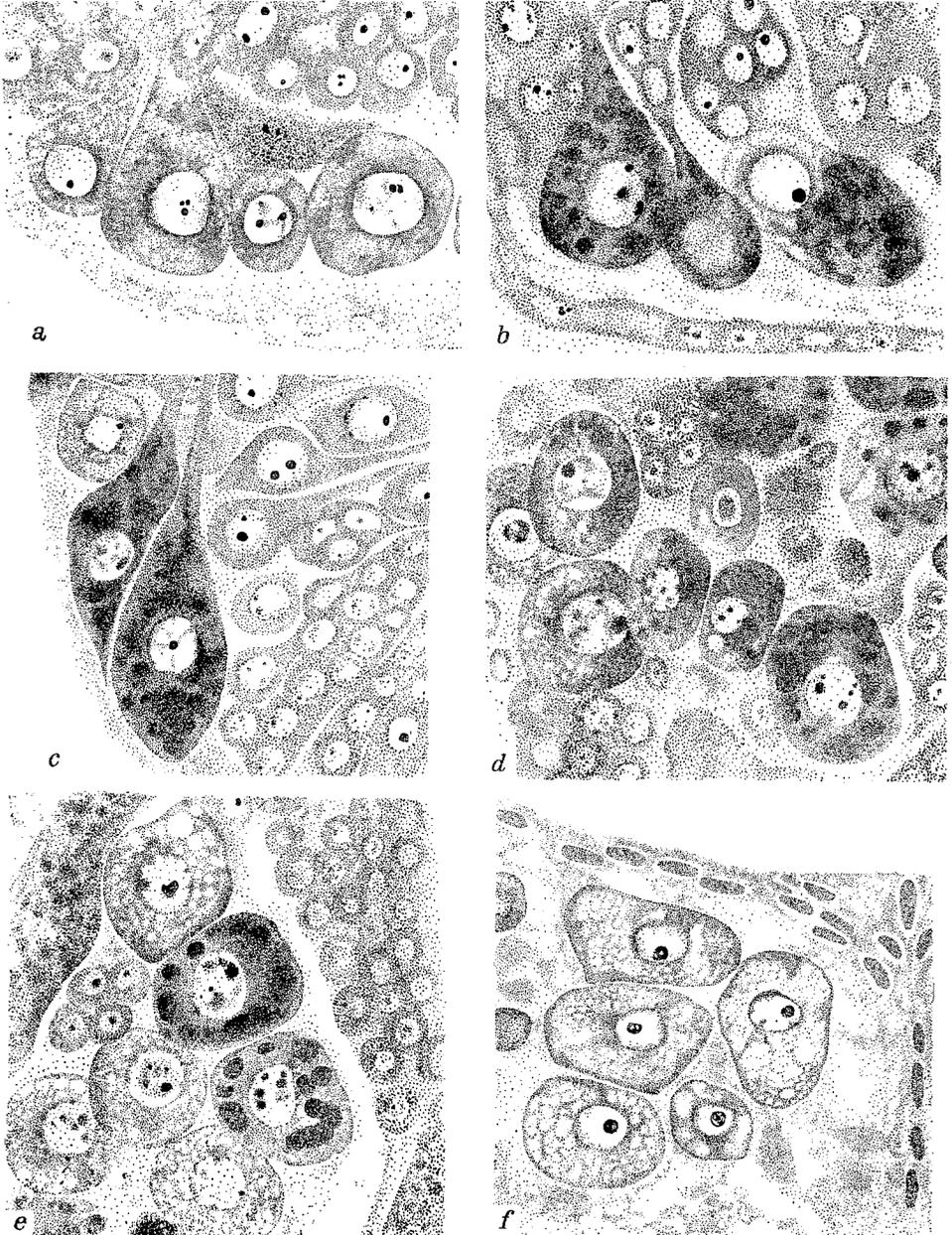


Abb. 11a—f. Neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis. a Vorpuppe des frühen Stadiums der Altersstufe 5; b spätes Stadium der Altersstufe 5; c frischgehäutete Puppe; d 24 Std alte Puppe (20°); e im Beginn des 3. Tages (20°); f vor dem Auswachsen der ersten Schuppenfortsätze des Kopfes. a, b, e, f Horizontalschnitte; c, d Sagittalschnitte. 1000/1.

hat die Sekretverflüssigung, wie aus der jetzt stärkeren Vakuolisierung der Riesenzellen zu schließen ist, weitere Fortschritte gemacht (Abb. 11 e). Am Ende des 3. Tages ist die Sekretverflüssigung der Riesenzellen beendet. Das Zytoplasma ist jetzt von vielen Vakuolen durchsetzt, ohne sich daneben noch anzufärben (Abb. 11 f). Dieser Zustand entspricht dem der N.Z. der 4. Altersstufe des Vorpuppenstadiums. Nur ganz selten sind jetzt noch vereinzelt Riesenzellen zu finden, die noch

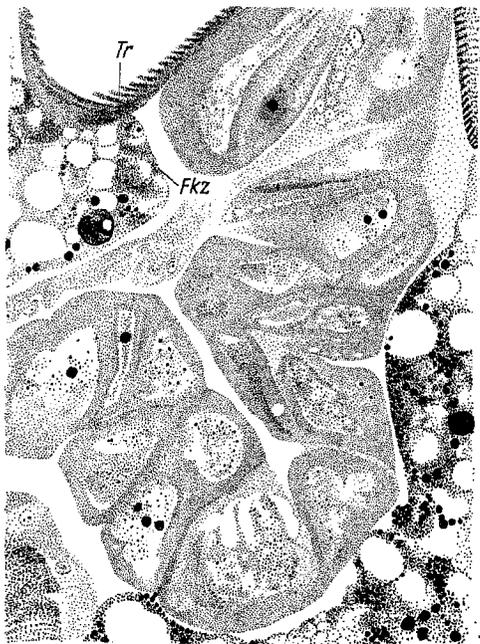


Abb. 12. Ausschnitt aus der Prothoraxdrüse einer frischgehäuteten Puppe. Horizontalschnitt. 450/1.

Sekretsubstanzen gespeichert enthalten. Diese *Sekretabgabe der N.Z. in der jungen Puppe ist stets vor dem Auswachsen der ersten Schuppenfortsätze des Kopfes beendet.*

Während der pupalen Sekretionsperiode der N.Z. läuft im Flügepithel der Mehlmotte die von KÖHLER (1932) und STOSSBERG (1937/38) ausführlich beschriebene *Mitosenperiode* ab. Der Vergleich der Zeitpunkte ergibt, daß zu Beginn der Mitosenperiode im Flügepithel die Sekretverflüssigung der N.Z. bereits im Gang ist und mit dem Abklingen dieser Mitosenperiode ebenfalls beendet ist. Es besteht also eine zeit-

liche Beziehung zwischen der Sekretverflüssigung der N.Z. und einer Mitosenperiode der Hypodermiszellen im Puppenstadium wie in den Raupenstadien.

In den bereits beschriebenen ventrolateral- und ventromedial gelegenen stärker färbbaren Ganglienzellen der Bauchganglienkeette findet zu dieser Zeit ebenfalls eine Stoffverflüssigung statt. Die erneute Färbbarkeit des Zytoplasmas dieser Ganglienzellen in der jungen Puppe entspricht aber nicht ganz der Stärke der Färbbarkeit der N.Z. der Pars intercerebralis. Vor dem Auswachsen der ersten Schuppenfortsätze des Kopfes sind auch diese Zellen wieder vakuolisiert.

b) Prothoraxdrüsen.

Das Wachstum der Pd. ist am Ende des Vorpuppenstadiums beendet (Tabelle 1). Eine *neue Sekretionsperiode* dieser Drüsen läßt sich in der *jungen Puppe* nachweisen.

Noch während der Pigmentierung und Inkrustierung der neuen Puppenkutikula hält der in den Pd. im späten Vorpuppenstadium einsetzende inaktive Zustand an (Abb. 12, 13a). Nach bereits begonnener

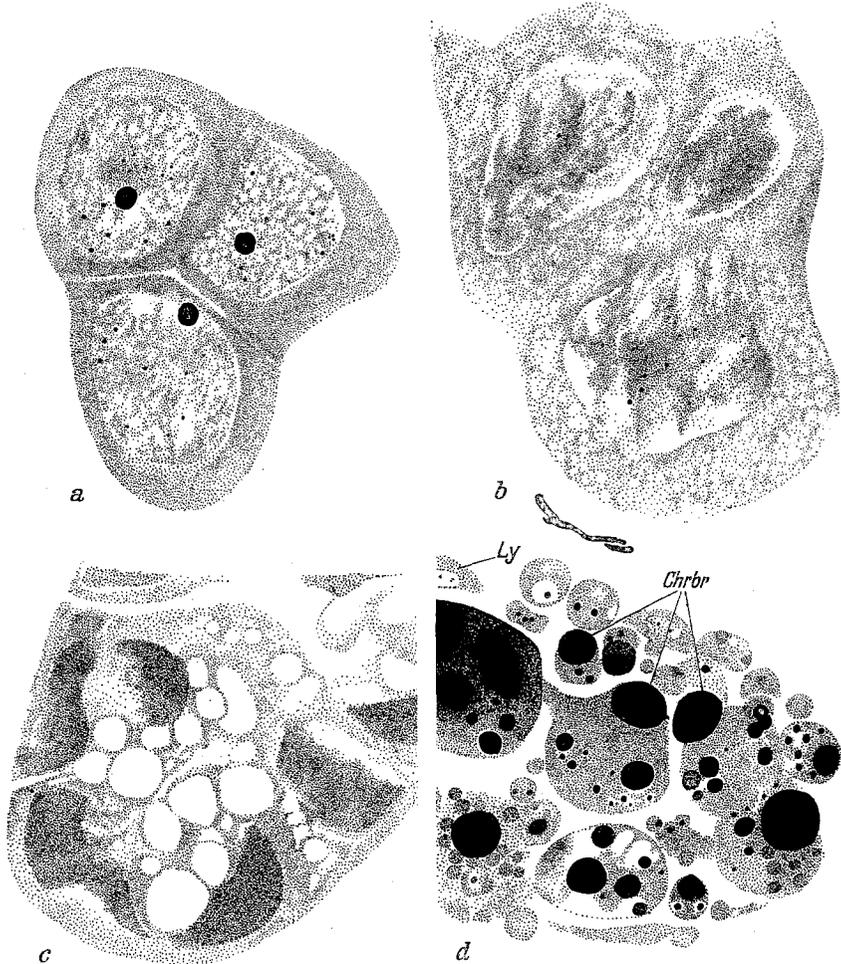


Abb. 13a—d. Prothoraxdrüsen. a Während der Ausfärbung der Exokutikula der jungen Puppe; b 2 Tage alte Puppe; c Zeitpunkt der Augenausfärbung; d Zerfall der Kerne der Prothoraxdrüsen einer männlichen Puppe zum Zeitpunkt der Gonadenreifung.
Chrbr Chromatinbrocken; *Ly* Lymphozyten. Horizontalschnitte. 1000/1.

Sekretverflüssigung der N.Z. beginnt in der 24 Std alten Puppe eine neue Funktionsphase der Pd. mit denselben Strukturveränderungen der Kerne und des Zytoplasmas, wie sie bereits für das letzte Raupenstadium beschrieben wurden (vgl. Abb. 9). Gleichzeitig erleiden die Drüsen eine gewisse Formveränderung und ziehen weiter in das Körperinnere hinein. Während erneuter Kernsaftaufnahme verschwinden die Chromozentren.

Der Kerninhalt wird lockerer gefügt und rinnt bei der Fixierung leicht zusammen; die Abgrenzung der Kerne wird unscharf. Im Beginn des 3. Tages sind diese Kernprozesse stark ausgeprägt (Abb. 13b), klingen aber im Verlauf dieses Tages schon wieder ab. Am 4. Tag (86 Std), wenn die ersten Schuppen am Kopf auswachsen, schrumpfen die Kerne und das Zytoplasma wird von Vakuolen durchsetzt (Abb. 13c). Die Vakuolenbildung nimmt noch weiter zu; sie ist aber nicht allein durch die vorausgegangene Stoffentleerung bedingt, sondern in ihr zeigt sich der Beginn eines jetzt einsetzenden langsamen *Degenerationsprozesses*. Zu diesem Zeitpunkt liegen die Drüsen als rundliche Zellkomplexe, die keinen verzweigten, bandförmigen Charakter, wie in den Raupenstadien, mehr aufweisen, von vielen Lymphozyten umgeben weit im Körperinneren zu beiden Seiten des reduzierten Ösophagus.

c) *Corpora cardiaca* und *Corpora allata*.

Das Wachstum der *Corpora cardiaca* ist ebenfalls wie das Wachstum der N.Z. und der Pd. am Ende des Vorpuppenstadiums beendet (Tabelle 1). Vom Beginn des Puppenstadiums bis zum Zeitpunkt des Auswachsens der ersten Schuppenfortsätze findet eine Volumenreduktion statt, die schon während des Vorpuppenstadiums durch *Degenerationsprozesse* in den Kernen und im Zytoplasma eingeleitet wurde.

Die *Corpora allata* erfahren während dieser Zeit im *männlichen Geschlecht* im Gegensatz zum weiblichen Geschlecht ein gesteigertes Wachstum (Tabelle 1), ohne daß Sekretionsprozesse in ihnen nachzuweisen sind. Ihre larvale Hülle wird aufgelöst, während sich Lymphozyten ansammeln. Die einzelnen Zellen beginnen sich voneinander abzugrenzen.

d) *Perikardialzellen*.

Nach Abgabe von Stoffen während der Puppenhäutung findet im Beginn des 2. Tages *wieder eine Anfüllung* mit Substanzen in den Pz. statt, die dem maximalen Anfüllungsgrad der Zellen am Ende der Raupenstadien entspricht. Die Speicherung dieser Einschlüsse erfolgt bis zum Auswachsen der ersten Schuppenfortsätze, danach werden sie wieder sehr schnell *abgegeben*. Während die großen Vakuolen bei der Reduktion des Zellvolumens verschwinden, beginnen die Kerne sich amitotisch zu teilen.

e) *Zeitliche Verhältnisse der Sekretionsperioden*.

Die für das letzte Raupenstadium festgestellte Aufeinanderfolge der Tätigkeitsrhythmen der einzelnen Drüsen wiederholt sich in derselben Weise im jungen Puppenstadium, mit Ausnahme des Zeitpunktes der Neuanfüllung der Pz. Im Puppenstadium wird eine maximale Anfüllung

mit Substanzen bereits zu Beginn, in den Raupenstadien aber erst am Ende der Sekretionsperioden der N.Z. erreicht.

Sowohl im Raupenleben als auch im jungen Puppenstadium erfolgte zuerst die Ausschüttung des Wirkstoffes der N.Z., dann eine Sekretionsperiode der Pd., während einer Mitosenperiode der Hypodermiszellen, und eine Anfüllung der Pz. mit Einschlüssen, die gespeichert werden, um stets nach Ablauf der Sekretionsperiode der anderen Drüsen und der Mitosenperiode wieder abgegeben zu werden.

Daneben bestehen im letzten Raupenstadium und jungen Puppenstadium die immer weiter fortschreitenden Degenerationsprozesse der C.c. und eine relativ sekretorische Inaktivität der C.a., deren jetzt gesteigertes Wachstum zu einer immer stärkeren Ausbildung ihres imaginalen Charakters führt.

E. Experimentelle Untersuchungen.

Die erneute Sekretionsperiode der N.Z. und Prothoraxdrüsen in der jungen Puppe von *Ephestia* stellt die Frage, ob die imaginale Differenzierung verschiedener Gewebe von Hormonen dieser Inkretdrüsen abhängt. Es wurden daher Vorpuppen der 4. und 5. Altersstufe, frisch geschlüpften und älteren Puppen nach Äthernarkose die *cephalen und thorakalen Bezirke in verschiedener Höhe durch Schnürung* entfernt. Die austretende Hämolymphe wurde mit Filtrierpapier aufgesogen und die Operationswunde mit Paraffin (40° Schmelzpunkt) verschlossen. Die operierten Hinterkörper bzw. überlebenden Vorderkörper bei weiter hinten gelegener Durchschnürung wurden in Schalen mit feuchtem Fließpapier bei 20° gehalten. Ob die Tiere noch lebten, ließ sich an der Bewegungsreaktion der Hinterenden nach Berührungszreiz prüfen.

Die Ergebnisse sind in Tabellen 3 und 4 zusammengefaßt. Es wurden nur die Tiere aufgenommen und histologisch untersucht, welche die Operation am längsten überlebt hatten.

1. Versuchsgruppe.

Zuerst wurden bei der Operation *frisch geschlüpften und 24 Std alten Puppen der Kopf, Prothorax und teilweise auch der Mesothorax entfernt* (Tabelle 3). Die histologische Untersuchung der operierten Tiere nach Absterben am 14.—16. Tag zeigte, daß eine imaginale Differenzierung des Ektoderms nicht erfolgt war. Die Puppenkutikula lag den Hypodermiszellen fest auf, und es fanden sich in diesen niemals Mitosen. Der Mitteldarm war larval, die Pz. enthielten keine Einschlüsse, während eine Gonadenentwicklung stattgefunden hatte. In den Ovarien kam es zum Auswachsen der Eischläuche. Diese erstreckten sich teilweise weit bis in die kaudalen Bereiche des Abdomens hinein. Das Entwicklungsstadium entspricht bei einem Vergleich mit der Normalentwicklung dem

Tabelle 3. Entfernung vom Kopf, Pro- und Mesothorax.

Operationsstadium	Erwachsene Raupe	Raupe des 4. Altersstadiums	Raupe des 5. Altersstadiums	0—5 Std (20°) nach der Häutung zur Puppe	5—24 Std (20°) nach der Häutung zur Puppe	40—48 Std (20°) nach der Häutung zur Puppe
Anzahl der untersuchten Tiere	10	12	5	57	40	45
Zeit nach der Operation	4—5 Wochen	5—18 Tage	5—8 Tage	12—16 Tage	12—16 Tage	18—21 Tage
Gonadenentwicklung	auf derselben Entwicklungsstufe wie im Schnüralter	Hoden und Ovar unentwickelt	Gonadenentwicklungsbeginn	Ovarien mit ausgewachsenen Eischläuchen, reife Spermien	Ovarien mit ausgewachsenen Eischläuchen, reife Spermien	reife Eier, reife Spermien
Ektoderm	unveränderte Raupenhypodermis mit fest anliegender Raupenkutikula	Hypodermis mit fest anliegender fertig ausgebildeter Puppenkutikula	Hypodermis mit fest anliegender fertig ausgebildeter Puppenkutikula	fest anliegende, fertig ausgebildete Puppenkutikula ohne Mitosen in der Hypodermis	fest anliegende, fertig ausgebildete Puppenkutikula, ohne Mitosen in der Hypodermis	Schuppenbildung
Perikardialzellen	wenig Einschlüsse	groß und vakuoliert	groß und vakuoliert	groß und vakuoliert	groß und vakuoliert	imaginal differenziert
Mitteldarm	entleert und larval	larval	larval	larval	larval	reduziert

einer 10 Tage alten Puppe, in deren Eiröhren bald danach die Dotterproduktion beginnt. In den operierten Puppenabdomina finden sich niemals auch nur Anfänge einer Dotterproduktion in den verschieden lang ausgewachsenen Eiröhren. Häufig treten Degenerationserscheinungen an den Follikelzellen auf. Ob das Ausbleiben der Dotterproduktion auf einer durch Zirkulationsstörungen bewirkten Herabsetzung des Stoffwechsels oder dem Fehlen eines aus dem Vorderkörper der jungen Puppen kommenden hormonalen Antriebs beruht, ist nicht zu entscheiden. Experimentelle Befunde an *Phryganidia californica* sprechen für eine autonome imaginale Ovarentwicklung, die kurz vor der Puppenhäutung einsetzt (BODENSTEIN 1938).

Die histologische Untersuchung der *isolierten Hinterenden von Ephestia-Raupen*, deren Ektoderm sich trotz Entfernung des Vorderkörpers im späteren Verlauf der kritischen Periode des Vorpuppenstadiums (Tabelle 3) verpuppte, ergab, daß ein Auswachsen der Eiröhren aus der Ovaranlage selbst nach 17 Tagen noch nicht eingesetzt hatte. Zu diesem Zeitpunkt ist also eine autonome Ovarentwicklung nicht möglich. Die nach Entfernung des Vorderkörpers in der ersten Chitinbildungsphase des Vorpuppenstadiums verpuppten Hinterenden, die stets nach einigen Tagen abstarben, zeigten aber Anfänge des Auswachsens der Eiröhren. *Nach Beendigung der kritischen Periode des Vorpuppenstadiums ist im weiblichen Geschlecht von Ephestia zumindestens der Beginn der imaginalen Ovarentwicklung, also das Auswachsen der Eiröhren bis zum Stadium kurz vor der Dotterproduktion der Follikelzellen gegeben.*

Das Auftreten von reifen Spermien im Hoden männlicher Puppenenden beweist eine *autonome Gonadenentwicklung im männlichen Geschlecht vom Zeitpunkt der Puppenhäutung an.*

Die histologische Untersuchung der thorakalen und abdominalen *Perikardialzellen* der Puppenhinterenden wies eine starke Vakuolisierung dieser Zellen nach. Der Vakuolisierungsgrad entspricht aber nicht dem der in der Normalentwicklung gleich nach der Puppenhäutung auftretenden, wo nur wenige Zellen so stark vakuolisiert sind, in anderen aber noch Speicherprodukte enthalten sind. Da die Pz. der operierten Tiere ausnahmslos so stark vakuolisiert sind, ist in diesen Fällen wohl die erneute Speicherung von Substanzen ausgefallen, während eine restlose Abgabe aller bis zur Puppenhäutung gespeicherten Substanzen der Pz. stattgefunden hat (Tabelle 3).

Bei Entfernung bzw. *Abschnürung des Abdomens vom Vorderkörper frisch gehäuteter Puppen* differenzieren sich dagegen die *Vorderkörper imaginal*. Von den inneren Organen war aber häufig die Degeneration der Prothoraxdrüsen verzögert bzw. im weiblichen Geschlecht noch gar nicht eingetreten. Die C.a. waren aber vollkommen imaginal entwickelt.

Die Imagines konnten fliegen, starben aber stets nach 1—2 Tagen ab. In den abgeschnürten Hinterenden traten keine Entwicklungsprozesse ein.

Bei *Entfernung des Vorderkörpers von 40—48 Std alten Puppen* kam es in den operierten Teilstücken stets zu einer *imaginalen Entwicklung des Ektoderms und der inneren Organe* (Tabelle 3).

Die Zeit, in der die Anwesenheit des Vorderkörpers für Imaginalentwicklung notwendig ist, entspricht der Zeit der erneuten sekretorischen Aktivität der im Vorderkörper gelegenen Wirkstofforgane. Im Beginn des 2. Tages des Puppenstadiums verstärkte sich die bereits begonnene, bisher schwache Sekretverflüssigung der N.Z. und hält in verstärktem Maße an, so daß am Ende des 2. Tages eine bestimmte Menge ihres Wirkstoffes in den Puppenkörper ausgeschieden worden ist. Die sekretorischen Veränderungen der Kernstrukturen der Pd. setzten dagegen am 2. Tage des Puppenstadiums ein. Die Wirkstoffabgabe der Pd. beginnt also erst im späteren Verlauf dieses Tages.

Der histologische sowie der experimentelle Befund weisen also darauf hin, daß *die stoffliche Voraussetzung der Imaginalentwicklung des Ektoderms und innerer Organe von Ephestia die pupale Sekretion der N.Z. und Pd. ist.*

2. Versuchsgruppe.

Raupen der 5. *Vorpuppenstufe* sowie *frisch geschlüpften Puppen* wurde der *Kopf entfernt*, wobei darauf geachtet wurde, daß nach Möglichkeit der Prothorax bei der Operation nicht verletzt wurde. Infolge des relativ engen Zusammenhangs von Gehirn und Pd. war eine Trennung dieser Organe nicht einfach, und die Absicht wurde nicht immer erreicht. Eine *imaginale Entwicklung der gehirnlosen Raupen der 5. Altersstufe fand niemals statt*. In der Hypodermis der Puppenkutikula fanden sich keine Mitosen, noch erfolgte eine Ablösung des Puppenchitins von den Hypodermiszellen. Die operierten Tiere starben spätestens nach 5 bis 7 Tagen ab (Tabelle 4).

Bei *Entfernung des Kopfes der frisch geschlüpften Puppe* entwickelten sich stets diejenigen Tiere imaginal, deren Gehirn sich bei der Schnürung in den Prothorax verlagert hatte. In diesen Fällen hatte eine Differenzierung in imaginaler Richtung in den verschiedenen Gehirnzentren der „Transplantate“ stattgefunden. Die N.Z. enthielten in ihrem Zytoplasma keine färbbaren Substanzen, hatten also das bei der Operation vorhandene Sekret abgegeben. Sämtliche Ganglienzellen zeigten Degenerationserscheinungen, wie sie ebenfalls in pupalen Gehirnimplantaten von SCHRADER (1938) beschrieben wurden.

Die histologische Untersuchung der gehirnlosen Tiere, die nach 9—10 Tagen abgestorben waren, zeigte ein völliges Ausbleiben der imaginalen Differenzierung des Ektoderms. Mit Sicherheit ließ sich in 6 von 17 untersuchten Tieren die Anwesenheit der Prothoraxdrüsen

nachweisen. Nach ihrer histologischen Struktur waren diese sekretorisch inaktiv. Zum Teil waren Lymphozyten in das Zytoplasma eingewandert (Tabelle 4).

Im Einklang mit diesem Ergebnis stehen *Schnürungsversuche im letzten Raupenstadium*. Erwachsenen Raupen und Raupen im Beginn der kritischen Periode wurde durch Schnürung das Gehirn entfernt, während die Prothoraxdrüsen im Raupenkörper verblieben. Diese Raupen entwickelten sich stets zu Dauerraupen. Die histologische Untersuchung erwies, daß die inkretorischen Organe auf dem Operationsstadium stehengeblieben, teilweise aber von Lymphozyten befallen waren, während die Kerne degenerative Veränderungen zeigten. Kern und Zytoplasmastrukturen entsprachen niemals einer sekretorischen Aktivität.

Im gehirnlosen Körper unterbleibt also die normalerweise in der kritischen Periode des Vorpuppenstadiums einsetzende Prothoraxdrüsensekretion.

PIEPHO (1938) hat durch Transplantation von Raupenhaut schon gezeigt, daß bei *Galleria* pupale Metamorphosehormone auf die Hypodermis einwirken. Eine Abhängigkeit der Imaginaldifferenzierung des Ektoderms von pupalem Metamorphosehormon und die Lokalisation des Abgabeortes dieses Stoffes in den Vorderkörper war experimentell bei verschiedenen Vertretern der Makrolepidopteren nachgewiesen (HACHLOW 1931, BYTINSKI-SALZ 1933, BODENSTEIN 1938/39, BOUNHIOL 1938). Die Bedeutung der Pd. ließ sich experimentell bei der hormonalen Auslösung der Imaginaldifferenzierung von *Bombyx* nachweisen (FUKUDA 1940) und histologisch konnte eine sekretorische Tätigkeit dieser Drüsen in der jungen Puppe von *Pieris* gezeigt werden (KAISER 1949). Dagegen war bei *Galleria* die Imaginaldifferenzierung der Haut durch Exstirpation der Pd. im letzten Raupenstadium nicht zu verhindern (PIEPHO 1948). Eine Auslösung der Imaginaldifferenzierung der Gewebe am Ende der pupalen Diapause von *Platysamia cecropia* durch die Wirkstoffabgabe der N.Z. des Gehirns und der Pd., sowie die sekretorische Aktivierung der pupalen Sekretion der Pd. durch die N.Z. des Gehirns hat WILLIAMS (1948/49) experimentell erwiesen.

Tabelle 4. *Entfernung des Kopfes.*

Operationsstadium	Erwachsene Raupe	Raupe des 5. Altersstadiums	0—5 Std (20°) nach der Häutung zur Puppe	40—48 Std (20°) nach der Häutung zur Puppe
Anzahl der untersuchten Tiere	10	30	17	47
Zeit nach der Operation	4 Wochen	5—7 Tage	7—9 Tage	14—21 Tage
Ektoderm	Raupenkutikula	Puppenkutikula	Puppenkutikula	Schuppenbildung
Prothoraxdrüsen	inaktiv	inaktiv	inaktiv	degeneriert

F. Die ältere Puppe und die Imago.

a) Neurosekretorische Zellen.

Nach Beendigung der pupalen Sekretionsperiode der N.Z. (Abb. 11) bleibt die dabei eingetretene Vakuolisierung des Zytoplasmas nicht sehr lange erhalten. Mit dem Fortschreiten der Imaginaldifferenzierung der Gewebe ist zunächst eine Zunahme der Zytoplasmafärbung des kleineren Zelltyps der Riesenzellen der Pars intercerebralis häufig. Zum Zeitpunkt der Gonadenreife, mit dem ersten Auftreten reifer Eier und reifer Spermien stellt sich wieder eine starke Färbbarkeit der meisten Riesenzellen ein (Abb. 14a), während einzelne, besonders im männlichen Geschlecht, vakuolisiert bleiben. Die neue Färbbarkeit der N.Z. hält

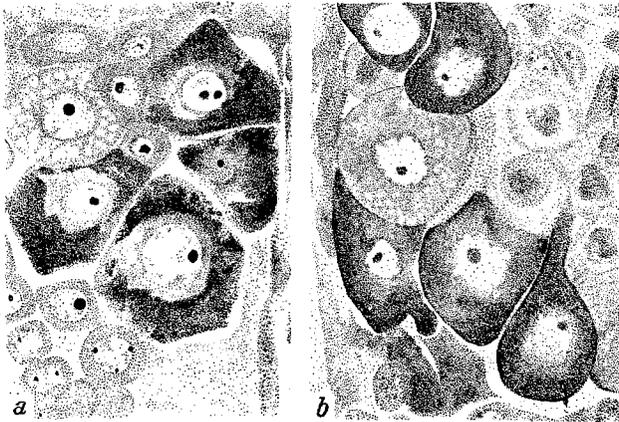


Abb. 14a—b. Neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis. a Ältere Puppe; b frischgeschlüpfte weibliche Imago. Horizontalschnitte. 1000/ μ .

während des Imaginallebens an. Zeichen einer vakuolären Sekretabgabe fehlen (Abb. 14b). Selbst in sehr alten Imagines beider Geschlechter ist die Färbbarkeit der N.Z. unverändert noch vorhanden.

In der älteren Puppe und während des Imaginallebens durchlaufen also die N.Z. keine weiteren Sekretionsperioden. Degenerationserscheinungen an den Kernen oder eine Plasmaschrumpfung der Zellen sind niemals festzustellen.

b) Prothoraxdrüsen.

Die bereits beschriebene Vakuolisierung des Zytoplasmas der Prothoraxdrüsen während des Auswachsens der ersten Schuppenfortsätze verstärkt sich während des Fortschreitens der Imaginaldifferenzierung. Die rundlichen Zellkomplexe, die die Pd. jetzt darstellen, werden zu beiden Seiten des reduzierten Ösophagus von zahlreichen Lymphozyten, die sich zu zusammenhängenden „Gewebe“ verbinden, umgeben. Der Beginn der Kerndegeneration fällt in beiden Geschlechtern mit der

Gonadenreifung zusammen. Die nach Zerfall der Kerne in mehrere Brocken bei der Karyolyse auftretenden Stoffe lassen sich im Verlauf dieses Prozesses in allen Phasen der Auflösung in dem Resorptionsgewebe der Lymphozyten nachweisen. Im Beginn der Kernauflösung besitzen die überall in den Zytoplasmaresten verteilten Kernbrocken ein starkes Farbstoffspeicherungsvermögen (Abb. 13d). Die Nuklealreaktion ist jetzt sehr stark. Die Auflösung der einzelnen Brocken schreitet von außen nach innen fort. In der frisch geschlüpften männlichen Imago sind diese Zytoplasma- und Kernauflösungsprozesse der Pd. beendet. Nur ganz selten sind noch Reste des Resorptionsgewebes mit Endphasen der Auflösung zwischen den Muskeln des Prothorax zu finden. Im weiblichen Geschlecht verlaufen die Auflösungsprozesse der Pd. langsamer. Im Prothorax frisch geschlüpfter weiblicher Imagines liegt häufig ein noch mehr oder weniger Raum einnehmendes Resorptionsgewebe mit allen Phasen der Kernauflösung. Zuweilen hat in einzelnen Kernen die Karyolyse noch gar nicht begonnen. Im Laufe des Imaginallebens gehen diese Auflösungsprozesse der Reste der Pd. und auch des Resorptionsgewebes weiter.

c) Perikardialzellen.

Eine Degeneration der Pz. erfolgt nicht. Neue färbare Einschlüsse werden nach der letzten Abgabe in den Pz. der jungen Puppe nicht mehr gebildet. Nach starker Volumenreduktion der Pz. bleiben dieselben in der älteren Puppe und Imago beider Geschlechter als ein im dorsalen Körperraum gelegenes, unauffälliges Zellsystem erhalten.

d) Corpora allata und Corpora cardiaca.

1. Wachstum und Lage.

Im Vorpuppenstadium beginnt, besonders im männlichen Geschlecht, ein stärkeres Wachstum der *Corpora allata*, das sich im Laufe des Puppenstadiums und besonders am Ende des Puppenstadiums in beiden Geschlechtern außerordentlich verstärkt (Tabelle 1). Nach dem Schlüpfen zur Imago findet kein Wachstum mehr statt. Die Größe der C.a. der weiblichen Imagines entspricht etwa der Größe der C.a. der männlichen Puppen zur Zeit der Gonadenreifung. Nach beendigten Wachstum besitzen die C.a. der männlichen Imagines ungefähr die 10fache Größe der C.a. weiblicher Imagines (Tabelle 1, Abb. 15; vgl. SCHRADER 1938, Abb. 28 a, b).

Mit diesem intensiven Wachstum geht eine für höhere Insekten typische *Lageveränderung* dieser Organe einher. Es findet eine Lageverschiebung in dorsomedialer Richtung statt, so daß die C.a. vom Ende des Puppenlebens an eine Verbindung mit der Aorta erhalten, deren Außenwände sie ventral und lateral ganz umfassen können. Im

männlichen Geschlecht kommt es dabei sehr häufig, im weiblichen Geschlecht seltener zu einer Verwachsung der C.a. ventral der Aorta und dorsal des Darmes.

Die *Corpora cardiaca* erhalten im Gegensatz zu ihrem Namen, der von ihrem Verhalten bei anderen Objekten stammt, keine direkte Verbindung mit der Aorta. Sie erfahren lediglich eine Dorsalverschiebung.

Während des Imaginallebens verharren die reich von Tracheen umspinnenen Organkomplexe der C.a. und C.c. zu beiden Seiten der

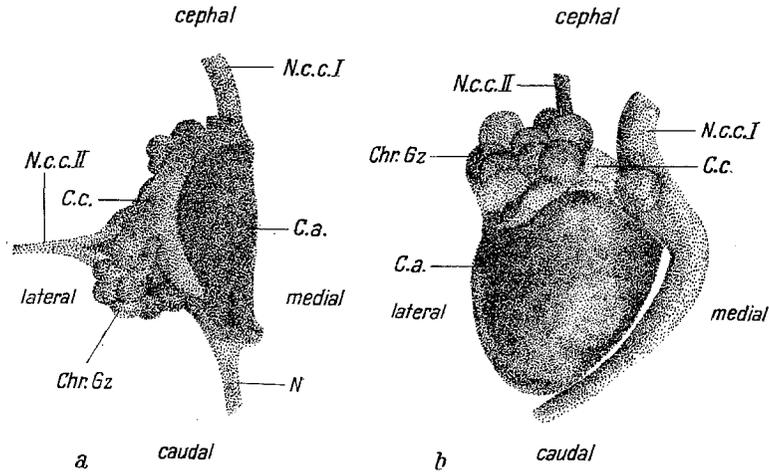


Abb. 15 a u. b. Corpus-allatum-cardiacum-Komplexe mit Nerven. a Einer weiblichen, b einer männlichen Imago. C.a. Corpus allatum, C.c. Corpus cardiacum, Chr.Gz chromophile Ganglienzellen; N.c.c.I Nervus corporis cardiaci I; N.c.c.II Nervus corporis cardiaci II. Rekonstruktion aus Schnittserien.

Aorta dicht hinter dem Gehirn. Ihre Form und gegenseitige Lagebeziehung ist individuellen Variationen unterworfen.

Die imaginale Innervierung (Abb. 15) entspricht der larvalen. Der Verlauf der verschiedenen Nerven ist wegen der jetzt größeren Dicke derselben mikroskopisch viel leichter zu verfolgen.

2. Sekretionsverhältnisse.

In der älteren Puppe konzentrieren sich die blasenförmigen, chromophilen Ganglienzellen der *Corpora cardiaca* besonders in den Winkeln der Eintrittsstellen der Kardiacaalnerven in die C.c. (Abb. 15, 16). Sie werden allseitig von der Körperflüssigkeit umgeben. Es sind durchschnittlich 7—8 solcher Zellen in jedem Organ vorhanden. Mit den angewendeten Darstellungsmethoden sind Zytoplasmäeinschlüsse nicht nachzuweisen, dagegen tritt eine Vakuolenbildung im Zytoplasma dieser Ganglienzellen bei älteren Imagines auf (Abb. 16). Das von Ner-

venfasern und Neurogliazellen erfüllte Innere der Organe weist auch im Imaginalleben keine Sekretprodukte oder Vakuolen auf.

Während der Pigmentierung und Chitinisierung der Schuppen treten im Zytoplasma der *Corpora allata* der männlichen Puppen schollenförmige Einschlüsse¹ auf, die in Form, Größe, Anzahl und Färbbarkeit eine große Mannigfaltigkeit in den Organen der verschiedenen Individuen aufweisen. Die stärkste Produktion dieser, besonders in den peripheren Plasmabezirken abgelagerten Einschlüsse findet im männlichen Geschlecht am Ende des Puppenlebens und in die ersten Tage des Imaginallebens statt. Im weiblichen Geschlecht treten sie viel schwächer erst im Imaginalleben auf.

Die unregelmäßig geformten überall im Zytoplasma verteilten *Einschlüsse* färben sich stets intensiver als das Zytoplasma (Abb. 17 c, d). Bei Färbung mit Toluidinblau-Eosin verhalten sie sich eosinophil, unterscheiden sich also stark von dem sich basisch färbenden Zytoplasma. Bei Färbung mit Azan nehmen sie eine intensive Blautönung an. Die histochemische Untersuchung dieser alkoholstabilen Zytoplasmeeinschlüsse erweist, daß es sich um Eiweißprodukte handelt (nega-

tiver Verlauf des Fettnachweises und der Kohlenhydratreaktion). Die für die Kerne positiv ausfallende Nuklealreaktion offenbart scharf die jetzt unregelmäßigen Kernumrisse. Die Anzahl der Nukleolen hat sich erhöht. Im weiblichen Geschlecht sind die Nukleolen in den Kernen weniger zahlreich, dafür aber größer.

Auffallend ist in den C.a. später Puppenstadien und frisch geschlüpfter männlicher Imagines eine starke Affinität des Zytoplasmas zu basischen Farbstoffen. Bei Färbung mit Toluidinblau-Eosin bzw. Methylgrün-Pyronin färben sich bestimmte Zonen des Zytoplasmas blau bzw. rot. Da eine *starke Basophile des Plasmas* die Anwesenheit von Nukleinsäuren vermuten läßt, wurde mit Ribonuklease auf das Vorhandensein auf

¹ Eine andere Art von Zelleinschlüssen in den *Corpora allata* kann bereits schon zu einem früheren Zeitpunkt besonders im männlichen Geschlecht bestimmter Rassen auftreten (vgl. SCHRADER 1938).

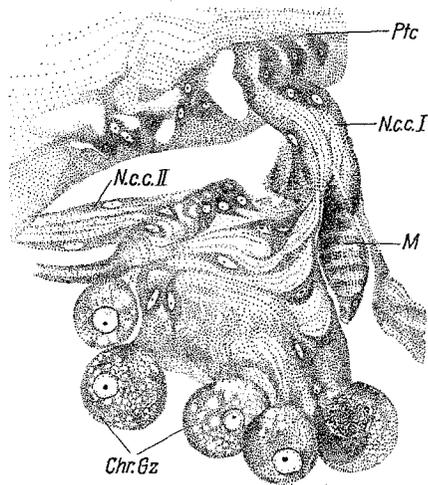


Abb. 16. Imaginales Corpus cardiacum mit chromophilen Ganglienzellen und Nerven. *Chr.Gz* chromophile Ganglienzellen; *M* Muskulatur; *N.c.c.I* Nervus corporis cardiaci I; *N.c.c.II* Nervus corporis cardiaci II; *Ptc* Protocerebrum. Horizontalschnitt. 450/1.

Ribonukleinsäure geprüft. Es zeigte sich, daß nach einer Fermentbehandlung bei 65—70° die Affinität der in Kontrollpräparaten stark gefärbten Plasmabezirke zu basischen Farbstoffen verschwunden war.

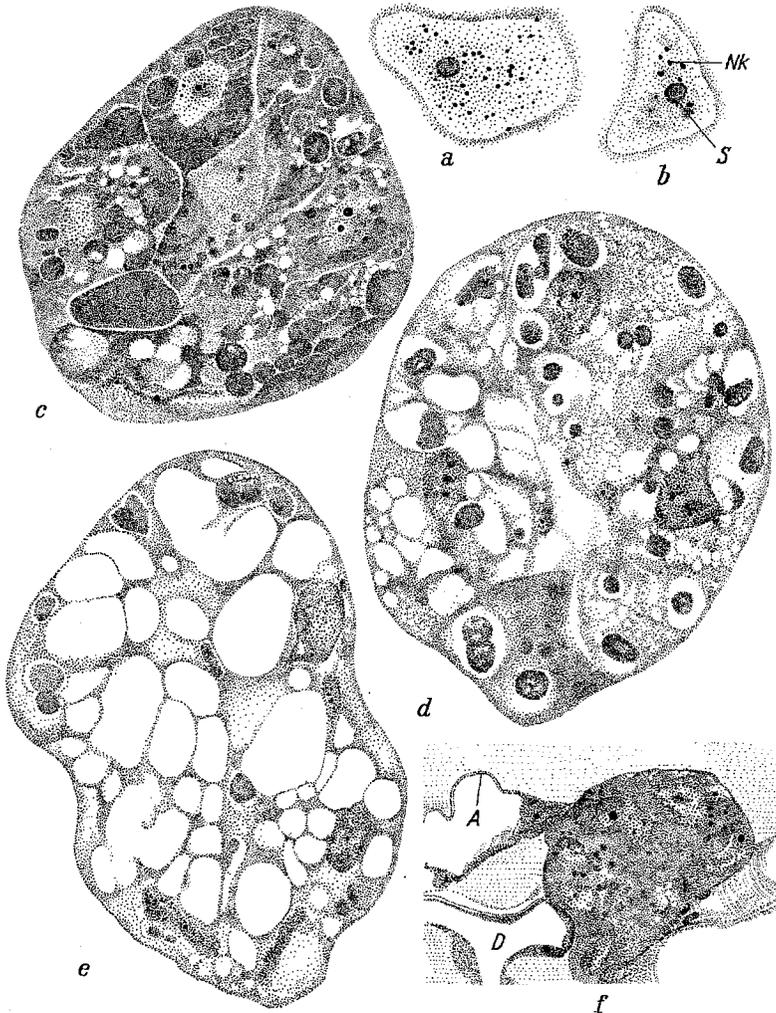


Abb. 17a—f. a, b Kerne von *Corpusallatum*-Zellen. a Aus einem männlichen, b aus einem weiblichen Organ; c—e *Corpora allata* männlicher Imagines; c im Beginn der Sekretverflüssigung; d, e bei fortgeschrittener Sekretverflüssigung; f *Corpus allatum* einer jungen weiblichen Imago. Vergr. a, b 1000/1, sonst 450/1.

Da eine Beziehung zwischen dem Gehalt an Ribonukleinsäure einer Zelle und ihrer Fähigkeit, Proteine zu synthetisieren bekannt ist, läßt die in diesem Zeitpunkt auftretende Basophilie des Zytoplasmas der C.a. männlicher Imagines auf eine aktive Phase der Eiweißsynthese

schließen. In älteren männlichen Imagines und in weiblichen Imagines aller Stadien besteht nur eine geringe Affinität des Zytoplasmas der C.a. zu basischen Farbstoffen.

Während der Zeit der starken Basophilie des Zytoplasmas der C.a. der männlichen Imagines gelang bei Osmiumfixierung die Darstellung der *Mitochondrien*. In ungeheurer großer Zahl konzentrieren sich diese punktförmigen Gebilde in den peripheren Plasmabezirken.

Im Laufe des *Imaginallebens* findet dann die *Auflösung* der im Zytoplasma der jungen Imagines in stärkerem oder schwächerem Maße angehäuften, schollenförmigen Sekretprodukte statt (Abb. 17).

Die Auflösung der Speicherprodukte kann entweder von innen oder von außen her einsetzen. Im ersten Fall bilden sich im Inneren der Schollen Vakuolen in Einzahl oder Mehrzahl heraus. Später vergrößern sie sich, fließen zusammen und höhlen so allmählich die einzelnen Schollen immer mehr aus, so daß schließlich eine einzige große Vakuole entsteht. Beginnt die Auflösung der Speicherprodukte an den Außenrändern, so werden ihre Reste je nach Fortschritt dieses Prozesses in größeren oder kleineren Vakuolen eingeschlossen, bis sie vollkommen aufgelöst werden und ebenfalls nur einzelne große Vakuolen zurückbleiben.

Die C.a. der 8—10 Tage alten männlichen Imagines weisen stets einen fortgeschrittenen Grad der Vakuolisierung auf (Abb. 17 c). In noch älteren Imagines verschmelzen die immer gehäuft auftretenden Vakuolen zu wenigen größeren, oder sie werden durch immer schmalere Zytoplasmastreifen voneinander getrennt, in denen sich stets noch Schollen der Auflösung entzogen haben (Abb. 17 d, e). In Endphasen dieser Prozesse werden dann sämtliche Zellen männlicher Imagines, da auch das Zytoplasma mitverbraucht wird, von wenigen großen Vakuolen durchsetzt.

In den C.a. *weiblicher Imagines* (Abb. 17 f) findet eine viel schwächere Sekretion statt. Es werden zwar in jungen weiblichen Imagines auch Sekrete in Schollenform produziert, gespeichert und dann im Laufe des Imaginallebens aufgelöst. Aber sowohl die Sekretspeicherung, als auch die später eintretende Vakuolisierung des Zytoplasmas entspricht bei weitem nicht der des Zytoplasmas der Zellen der C.a. männlicher Imagines.

Die Sekretionsweise der larvalen und imaginalen C.a. ist somit erheblich verschieden. In den Raupen ist das in geringerer Menge produzierte Sekret nur sehr schwach färbbar und das vakuoläre Stadium der Sekretabscheidung dementsprechend kurz. Im Imaginalleben besteht ein großer Unterschied zwischen den Geschlechtern. In den C.a. der Männchen wird eine große Menge stark färbbaren Sekretes gebildet und in Schollenform gespeichert. Die Sekretaauflösung und Ausscheidung geht allmählich unter Zytoplasmenschwund vor sich.

Zwischen der imaginalen Gonadendifferenzierung und der C.a.-Sekretion ist bei *Ephestia* keine Beziehung festzustellen. Entfernung der C.a. vor der Dotterbildung der Eizellen verhindert die Bildung reifer Eier bzw. Spermien nicht. Andererseits konnte bei Entfernung des Abdomens frisch gehäuteter Puppen in den sich entwickelnden Vorderteilen eine imaginale Differenzierung der C.a. in beiden Geschlechtern auftreten. Eine Hemmwirkung der Dotterproduktion auf das Wachstum der C.a. weiblicher Imagines, wie es für Dipteren beschrieben wurde (VOGT 1941), besteht nicht. Die Bedeutung des Geschlechtsunterschiedes in der Größe und Funktion der C.a. ist unbekannt.

Zusammenfassung.

Neurosekretorische Zellen liegen in der Pars intercerebralis des Raupen-, Puppen- und Imago Gehirns, im Unterschlundganglion und in der Bauchganglienkette. Sie machen im Rhythmus der Raupen- und Puppenhäutungen zyklische Veränderungen der Sekretproduktion und Sekretabgabe durch. Nach der Ausschüttung des Sekretes in der kritischen Periode der Vorpuppe setzt eine neue Sekretbildung ein, der in den ersten Puppentagen wieder eine Sekretabgabe folgt, die zur Zeit des Auswachsens der ersten Schuppenfortsätze am Kopf beendet ist. In der älteren Puppe und im Imaginalleben läuft keine Sekretionsperiode mehr ab.

Die Prothoraxdrüsen machen im Rhythmus der Raupenhäutungen und der Häutung zur Puppe und in der jungen Puppe Sekretionsperioden unter auffallenden Veränderungen der Kernstruktur durch. Nach der pupalen Sekretionsperiode setzen im Zytoplasma nekrobiotische Vorgänge ein, die während der Gonadenreifung zur Karyolyse führen. In älteren Puppen und Imagines findet dann die völlige Auflösung dieser Organe statt.

Nach Ausschaltung des Gehirns in erwachsenen Raupen, Raupen der 5. Vorpuppenstufe und frisch geschlüpften Puppen entfalten die Prothoraxdrüsen keine sekretorische Tätigkeit mehr. Sie bleiben funktionell inaktiv und degenerativ allmählich.

Nach Entfernung des Kopfes und Prothorax bei Raupen der letzten Vorpuppenstufe und frisch geschlüpften Puppen kann sich das Ektoderm der operierten Tiere nicht imaginal entwickeln, während die Gonadenentwicklung weitergeht. 40—48 Std nach der Puppenhäutung ist eine autonome imaginale Differenzierung des Ektoderms möglich. Während dieses Zeitraumes ist die pupale Sekretionsperiode der neurosekretorischen Zellen und Prothoraxdrüsen im Gang.

Eine Wirkstoffausschüttung der larvalen *Corpora allata* findet in den 4 ersten Raupenstadien während der Ablösung der alten Raupenkutikula von den Hypodermiszellen statt. Bei Abscheidung der neuen Raupen-

kutikula endet dieser Vorgang. Im letzten Raupenstadium und jungen Puppenstadium sind die Corpora allata sekretorisch relativ inaktiv. Nach Beendigung des Wachstums der neurosekretorischen Zellen und der Prothoraxdrüsen setzt im Vorpuppenstadium ein erneutes starkes Wachstum der Corpora allata ein, das im männlichen Geschlecht viel stärker als im weiblichen Geschlecht ist. Dieses unterschiedliche Größenwachstum der Corpora allata endet beim Schlüpfen der Imagines.

In der älteren Puppe und während des Imaginallebens läuft in den Corpora allata der Männchen eine länger andauernde Sekretionsperiode ab, welche sich in der Quantität, Färbbarkeit und Konsistenz des Sekretes von den Sekretionsvorgängen der Larvenzeit unterscheidet.

In den viel kleineren Corpora allata der weiblichen Imagines sind die auch hier ablaufenden Sekretionsprozesse viel schwächer ausgeprägt.

Die *Corpora cardiaca* erfahren während der Raupenstadien eine Differenzierung und Vermehrung ihrer verschiedenen Zellelemente. Im Vorpuppen- und jungen Puppenstadium führen Kern- und Zelldegenerationen im Inneren des Organs zu einer Volumenreduktion der Corpora cardiaca. Dabei gelangen die chromophilen Ganglienzellen an die Außenseiten des Organs. In ihrem Zytoplasma tritt im Laufe des Imaginallebens eine schwache Vakuolisierung ein.

Die *Perikardialzellen* speichern in den Raupenstadien und in der jungen Puppe während der Sekretausschüttung der neurosekretorischen Zellen und Prothoraxdrüsen färbare Substanzen im Zellinneren. Kurz vor und während den verschiedenen Häutungen bzw. beim Auswachsen der Schuppenfortsätze in der Puppe werden diese Zelleinschlüsse sehr schnell ausgeschieden.

Die Speicherung färbbarer Substanzen unterbleibt in den Perikardialzellen von Dauerraupen und nach Entfernung von Kopf und Prothorax in weiterlebenden, nicht zu einer autonomen Entwicklung befähigten Puppenteilstücken.

Literatur.

BODENSTEIN, D.: Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. II. Entwicklungsrelationen in verschmolzenen Puppenteilen. Roux' Arch. **137**, 636 (1938). — Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. III. Über die Entwicklung der Ovarien im thoraxlosen Puppenabdomen. Biol. Zbl. **58**, 329 (1938). — BOUNHIOL, J.: La metamorphose des insectes serait inhibée dans leur jeune âge par les Corp. allata. C. r. Soc. Biol. Paris **1937**. — Metamorphose prématurée après ablation des Corp. allata chez le jeune ver à soi. C. r. Acad. Sci. Paris **205** (1937). — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les lépidoptères. Bull. biol. France et Belg., Suppl. **24**, 1 (1938). — BYTINSKI-SALZ, H.: Untersuchungen an Lepidopterenhybriden. II. Entwicklungsphysiologische Experimente über die Wirkung der disharmonischen Chromosomenkombinationen. Roux' Arch. **129**, 356 (1933). — CASPARI u. PLAGGE: Versuche zur Physiologie der Verpuppung

von Schmetterlingsraupen. Naturwiss. **23**, 751 (1935). — DAY, M. F.: Neurosecretory cells in the ganglia of Lepidoptera. Nature (Lond.) **145**, 264 (1940a). — FUKUDA, S.: Induction of pupation in silkworms by transplanting the prothoracic glands. Proc. imp. Acad. Tokyo **16**, 414 (1940a). — Hormonal control of molting and pupation in the silkworms. Proc. imp. Acad. Tokyo **16**, 417 (1940b). — Role of the prothoracic gland in differentiation of the imaginal characters in the silkworm pupa. Annot. Zool. Japon. **20**, 9 (1941). — The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm. J. Fac. Sci., Tokyo Imp. Univ., Sec. 4, **6**, 477 (1944). — HACHLOW, V.: Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge. Roux' Arch. **125**, 26 (1931). — HANSTRÖM, B.: Die Corpora cardiaca und die Corpora allata der Insekten. Biol. generalis (Wien) **15**, 485 (1942). — KAISER, P.: Histologische Untersuchungen über die Corpora allata und Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in bezug auf ihre Funktion. Roux' Arch. **144**, 99 (1949). — KÖHLER, W.: Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **24**, 582 (1932). — KÜHN, A., u. H. PIEPHO: Über hormonale Wirkungen bei der Verpuppung von Schmetterlingen. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Nachr. a. d. Biol. **2**, 141 (1936). — Die Reaktion der Hypodermis und der Versondrüsen auf das Verpuppungshormon bei *Ephestia kühniella* Z. Biol. Zbl. **58**, 12 (1938). — PFLUGFELDER, O.: Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata der Insekten. Verb. dtsh. zool. Ges. **1** (1937c). — Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata von *Dixippus morosis*. Z. wiss. Zool. **151**, 149 (1938). — PIEPHO, H.: Wachstum und totale Metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. Biol. Zbl. **58**, 356 (1938a). — Über die Auslösung der Raupenhäutung, Verpuppung und Imagonalentwicklung an Hautimplantaten von Schmetterlingen. Biol. Zbl. **58**, 481 (1938b). — Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Insektenmetamorphose. Roux' Arch. **141**, 500 (1942). — Versuche über die Rolle von Wirkstoffen in der Metamorphose der Schmetterlinge. Biol. Zbl. **65**, 141 (1946). — Zur Frage der Bildungsorgane des Häutungswirkstoffes bei Schmetterlingen. Naturwiss. **35** (1948). — PLAGGE, E.: Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen. Biol. Zbl. **58**, 1 (1938). — REHM, M.: Sekretionsperioden neurosekretorischer Zellen im Gehirn von *Ephestia kühniella*. Z. Naturforschg **5b**, 167 (1950). — SCHARRER, B., u. E. SCHARRE: A comparison between the intercerebralis Cardiacum-allatum system of the Insects and the Hypothalamo-Hypophyseal system of the Vertebrates. Biol. Bull. **87**, 242 (1944). — SCHRADER, K.: Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum. Biol. Zbl. **58**, 52 (1938). — STOSSBERG, M.: Die Zellvorgänge bei der Entwicklung der Flügelschuppen von *Ephestia kühniella* Z. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **34**, 173 (1938). — VOGT, M.: Weiteres zur Frage der Artspesifität gonadotroper Hormone. Roux' Arch. **141**, 424 (1941). — WILLIAMS, C. M.: Physiology of insect diapause: the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. Biol. Bull. **90**, 234 (1946). — Physiology of insect diapause. III. The prothoracic glands in the *Cecropia* silkworm, with special reference of their significance in embryonic and post-embryonic development. Biol. Bull. **94**, 60 (1948). — Extrinsic control of morphogenesis as illustrated in the metamorphosis of insects. Growth **12**, 61 (1949a).