

Dann wären unter Fluktuation die mehr oder weniger langfristigen Dichteänderungen zu verstehen, welche aus der quantitativen Unausgeglichenheit von Fertilität und Mortalität, von Zu- und Abgang resultieren, und unter Oszillation die innerhalb der Fluktuationsbewegungen auftretenden kurzfristigen Schwankungen, die bedingt sind durch das zeitliche Auseinanderklaffen von Geburten und Sterbefällen. Liegt ein solches Auseinanderklaffen nicht vor, wie näherungsweise in menschlichen Populationen, so tritt keine Oszillation auf.

Fluktuation und Oszillation zusammen bilden die Abundanzdynamik, die ein Teilphänomen der alle Strukturelemente umfassenden Populationsdynamik ist.

## Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Insekten

### Die Gradient-Faktor-Theorie der Insektenmetamorphose

Von VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Biologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag

(Mit 10 Textfiguren)

(Schluß)

#### Entstehung und Entwicklung der Metamorphose

Die Gradient-Faktor-Theorie ermöglicht nicht nur eine einfache Erklärung für die Gesetzmäßigkeiten der Metamorphose in der Ontogenese, sondern gibt auch Aufschluß über Vorgänge und Hauptursachen, welche zur Entstehung und Entwicklung dieser Art der Morphogenese im Verlauf der Phylogenese der Insekten mit Verwandlung führten. Im vorhergehenden Kapitel wurde gezeigt, daß alle mit der Metamorphose verbundenen Geschehnisse (mit Ausnahme der sekundären Anpassungen) notwendige Folgerscheinungen der Einwirkung des Juvenilhormons sind und sich gesetzmäßig aus seiner Wirkungsart ergeben. Man muß sich dessen bewußt sein, daß jene Eigenschaft der Insekten mit Verwandlung, die sie von den Apterygoten und anderen Gliederfüßlern unterscheidet, nicht in der Formverwandlung als solchen besteht. Diese ist eigentlich nur die letzte Phase der embryonalen Formenentwicklung, die an das Ende der postembryonalen Periode der Formenentwicklung verschoben ist, der Formenentwicklung, welche im wesentlichen allen vielzelligen Lebewesen gemeinsam ist. Als unterscheidende Eigenschaft der Pterygoten ist im Gegenteil die Larval-

periode des gleichmäßigen Wachstums mit der zeitweilig gehemnten Differenzierung anzusehen. Damit stimmt auch die Tatsache überein, daß der Spender des Juvenilhormons, die Corpora allata, bis auf wenige Ausnahmen (z. B. bei der Fam. *Japygidae*, vgl. CAZAL, 1948) nur bei den Insekten mit Verwandlung vorkommt.

Diese Erkenntnis ist gleichzeitig der Schlüssel zur Erschließung jener Gesetzmäßigkeiten, die von der bereits erwähnten Berlese-Jeschikov-Theorie aufgedeckt wurden. Wenn wir in Betracht ziehen, daß das Juvenilhormon ein Stoff ist, der von seinem Wirkungsbeginn an, also seit dem Ende der Embryonalperiode, durch Umwandlung des ungleichmäßigen Wachstums in ein gleichmäßiges jenes Entwicklungsstadium fixiert, in dem er zu wirken begann, so kann in seiner Funktionserklärung die glänzende Bestätigung jener gewagten, auf bloße Vergleiche und Beobachtungen gegründeten Voraussetzungen der Autoren dieser Theorie nicht übersehen werden. Die in letzter Zeit ausgesprochenen Zweifel an der Berechtigung und Bedeutung der Berlese-Jeschikov-Theorie (HINTON, 1948; WIGGLESWORTH, 1954; SNODGRASS, 1954) sind im Lichte dieser Tatsache völlig unhaltbar. Man kann mit Berechtigung sagen, daß diese Theorie nach ihrer Ergänzung durch neue Erkenntnisse von den Metamorphosehormonen eine verlässliche Basis für die Aufklärung bietet, auf welche Weise die Entstehung und Entwicklung der Verwandlung vor sich gegangen ist.

Es genügt, wenn man sich in Erinnerung ruft, daß in der Embryonalentwicklung einiger Apterygoten jene drei Stadien erscheinen, die BERLESE als protopodes, polyodes und oligopodes Stadium bezeichnet hatte, und sich weiter vorstellt, daß auf einem dieser Stadien, wahrscheinlich zunächst auf dem letzten, das neu entstandene Juvenilhormon zu wirken begann. Wir überblicken dann den ganzen Prozeß, in dessen Verlauf aus irgendeiner Gruppe paläozoischer flügelloser Insekten, die — ähnlich wie die heutigen Apterygoten — ohne Verwandlung sich entwickelten, jene ersten Insekten mit teilweiser Verwandlung hervorgingen, die den niedrigsten Heterometabolen der Gegenwart (*Phasmidae* u. a.) entsprachen.

Doch sei zunächst unsere Aufmerksamkeit dem Verhältnis der Insektenontogenese zur individuellen Entwicklung der übrigen Gliederfüßler gewidmet. Wird das Unwesentliche, d. h. jene entwicklungsmäßig sekundären Veränderungen idioadaptiver Art (SEVERCOV, 1939), die von den Lebensbedingungen des betreffenden Stadiums artspezifisch verursacht werden, vom Wesentlichen geschieden, so erscheint zwischen den BERLESEschen Stadien in der Embryonalentwicklung von Gliederfüßlern ein völlig klarer Zusammenhang, der dem biogenetischen Grundgesetz HÄECKELS entspricht (vgl. Tab.). So ist das protopode Stadium, das der Naupliuslarve der Crustaceen gleichkommt und sich in der Embryonalentwicklung der übrigen Gliederfüßlerklassen vorfindet, im Hinblick auf die allmähliche Segmentierung und das Wachsen der Extremitäten von vorn nach hinten ein notwendiges Anfangsstadium in der Formenentwicklung der Glieder-

Schema des Zusammenhanges einzelner Stadien der Formenentwicklung der Arthropoden  
(Durch die fette Linie wird die Periode der Einwirkung des Juvenilhormons angegeben)

Stadium der Formenentwicklung	Crustacea	Arachnoidea	Myriapoda	Apterygota	Heterometabol	Holometabola
geflügelt					Imago	Imago
postoligopod					Nymphen	Puppen
oligopod	Erwachsene	Erwachsene		Erwachsene	Embryonen	Larven
polypod	Zoeen	Embryonen	Erwachsene	Unerwachsene Embryonen	Embryonen	Larven (Embryonen)
protopod	Nauplius	Embryonen	Embryonen	Embryonen	Embryonen	Embryonen (Larven)

V. J. A. Novák, Die Gradient-Faktor-Theorie

fühler mit Anhängen an allen Segmenten, auf dem viele Crustaceen (trotz einer großen Vielfalt ihrer Gliedmaßen), Protracheaten und Myriapoden, von den Trilobiten nicht zu sprechen, heranreifen. Wenn die Nähe der Naupliuslarve und damit auch des Protopodenstadiums mit seinem allmählichen Wachstum der Segmente zur Trochophora offensichtlich ist (vgl. SMIDT, 1952), so kann auch der Zusammenhang zwischen dem Polypodenstadium und den Ringelwürmern nicht übersehen werden. Dagegen kommt das Oligopodenstadium erst bei den Apterygoten vor, und zwar unabhängig von dem analogen, aber nicht völlig übereinstimmenden Stadium, auf dem sich die meisten Chelicerata befinden. Bei einigen Apterygoten verbleiben allerdings die Abdominalanhänge auch in der Adultperiode entweder reduziert (z. B. Styli bei *Machilidae*, *Lepismatidae* u. a.) oder verschiedenen Aufgaben angepaßt (Ventraltubus, Hamula und Furcula der Collembolen), so daß die Apterygoten sozusagen in der Mitte zwischen dem Polypoden- und Oligopodenstadium stehen.

Das postoligopode Stadium der Heterometabolen, dessen Fortsetzung die Nymphe ist, bildet eine weitere Entwicklungsstufe in der Epigenese. Das in der Phylogenese hier erstmalig in Erscheinung tretende Juvenilhormon hemmt im Vergleich zu den Apterygoten die postembryonale Differenzierung nur zeitweilig, drängt sie jedoch nicht auf ein niedrigeres Stadium zurück. Dagegen ist bei den Holometabolen im Vergleich zu den Heterometabolen und Apterygoten deutlich eine rückschreitende Verschiebung der postembryonalen Formenentwicklung in die Embryogenese zu bemerken, so daß das oligopode und postoligopode Stadium (Puppe) erst

während der Verwandlung und bei Funktionsunterbrechung des Juvenilhormons erreicht wird.

Aus dem Vergleich der Formenentwicklungen bei den Insekten mit Verwandlung und bei anderen Gliederfüßlern ergibt sich also der Zusammenhang in ihrer Ontogenese und auch die Aufgabe, die das Juvenilhormon hierbei erfüllt. Aus dem beigefügten Diagramm ist zu ersehen, daß sich die Insekten mit Verwandlung von den übrigen Gliederfüßlern durch die Existenz eines geflügelten Stadiums und durch die Anwesenheit des von den Corpora allata gebildeten Juvenilhormons unterscheiden. Gesamtformung und Konsistenz der Insektenflügel lassen erkennen, daß erst die durch das Juvenilhormon bewirkte Verschiebung der Entwicklung an das Ende der postembryonalen Periode die Voraussetzungen für die Flügelbildung schafft, die im Embryonalstadium nur schwer denkbar wäre. Damit ist auch der hohe Selektionswert des Juvenilhormons in der Insektenphylogense gegeben.

Es ergibt sich nun die Frage nach der Entstehung des Juvenilhormons, in der wir allerdings bisher auf eine mehr oder weniger wahrscheinliche Hypothese angewiesen sind. Wenn die wahrscheinliche stoffliche Verwandtschaft des Juvenilhormons mit dem vorausgesetzten, entwicklungsmäßig notwendigerweise viel älteren Gradient-Faktor sowie ihre übereinstimmende Wirkungen in Betracht gezogen werden, so gewährt die Vorstellung von der wahrscheinlichsten Art dieser Hormonbildung nur wenige Schwierigkeiten. Auf Grund paläontologischer Angaben kann die Entstehung der ersten Insekten mit Verwandlung aus den ursprünglichen Ametabolen in die zweite Hälfte des Paläozoikums, irgendwann in den Beginn des Karbons, gelegt werden. Die Insekten begannen damals in warme, ihre Lebensweise ungewöhnlich begünstigende Steinkohlensümpfe und Urwälder vorzudringen. Es ist gut vorstellbar, daß eine im Insektenorganismus hervorgerufene biochemische Veränderung bestimmte, nicht sehr große Änderungen im Molekül des Gradient-Faktors der neu entstandenen Corpora allata hervorrief, die bewirkten, daß aus dem Desmo-Hormon, also aus einem im Zellplasma gebundenen Stoff ein in der Hämolymphe lösliches Lyo-Hormon wurde; ein anderer Unterschied zwischen Gradient-Faktor und Juvenilhormon kann auf Grund der bisherigen Erkenntnisse nicht vorausgesetzt werden. Damit war der entscheidende Schritt zur Entstehung der Insekten mit Verwandlung getan. Das drüsenartige Epithel der gepaarten Einstülpungen des Ektoderms an der Grenze von Mandibular- und Maxillarnit, reichlich bespült von der Hämolymphe, die gerade an diesen Stellen aus dem Rückengefäß in die Kopfhöhle strömt, war sicherlich für die Bildung des neuen Hormons der geeignetste Ort.

Das Juvenilhormon als Faktor, der den Metabolismus allgemein fördert, übte bereits seit dem Beginn seiner Wirkung (wahrscheinlich noch bevor diese morphologisch in Erscheinung trat) notwendigerweise einen großen Einfluß auf die Beschleunigung des Wachstums aus und trug somit zweifel-

los auch zur weiteren schnellen Entwicklung einer neuen Gruppe bei, die bereits von den optimalen Lebensbedingungen des Karbonklimas wesentlich stimuliert war. Diese beiden Faktoren, die optimalen Lebensbedingungen und das Juvenilhormon, bildeten ohne Zweifel die wichtigsten Voraussetzungen für die Entwicklung der heute so riesigen Gruppe der Insekten mit Verwandlung. In jedem Falle bedeutete die Entstehung des Juvenilhormons in dem neuen inkretorischen Organ — den Corpora allata — für die Insektenklasse etwa soviel, wie die Hypophyse und Schilddrüse für die Entwicklung der Wirbeltiere (vgl. LAUFBERGER, 1925), die Warmblütigkeit für die Entwicklung der Säuger und Vögel oder die Lebendgeburt für die Entfaltung der Säuger (Arromorphose im Sinne von SEVERCOV, 1931 u. a.; vgl. auch NOVÁK, 1954 b).

Solange die neu entstandenen Corpora allata noch unvollkommen waren (wie z. B. bei den heutigen Stabheuschrecken), dauerte es in der Embryogenese begrifflicherweise noch eine geraume Zeit, bis eine wirksame Konzentration des Juvenilhormons erreicht wurde. Daher schlüpfte das Insekt zunächst auf dem oligopoden Stadium, dem bei allen Insektenordnungen mit unvollkommener Verwandlung, beginnend mit den Palaedictyopteren, die Nympe entspricht. Der hohe Selektionswert der Corpora allata für die Insekten, d. h. die Nützlichkeit von Veränderungen, für welche dieses Organ bei der gegebenen Art die Voraussetzungen schuf, führte zweifellos zu ihrer ständigen Vervollkommnung und damit zu einer weiteren Verlängerung der Wirkungsdauer des Juvenilhormons. Und es dauerte wahrscheinlich nicht allzu lange — paläontologische Angaben weisen Insekten mit vollkommener Verwandlung bereits im Perm nach — bis das Juvenilhormon seine Wirkung bereits auf dem polypoden Stadium und, nach der Entwicklung endoparasitischer Hautflügler zu schließen, unter besonderen Umständen auch auf dem protopoden Stadium ausüben konnte.

### Entstehung und Entwicklung des Puppenstadiums

Eine in der letzten Zeit häufig diskutierte Frage befaßt sich mit der Entstehung und Entwicklung des Puppenstadiums bei Insekten mit Verwandlung (vgl. HINTON, 1948; WIGGLESWORTH, 1954; SNODGRASS, 1954 vgl. auch WEBER, 1954). Die meisten Autoren (WIGGLESWORTH, SNODGRASS u. a.) stellen sich in dieser Frage gemeinsam mit HINTON auf den Standpunkt der alten Hypothese von POYARKOFF (1910, 1914), die das Entstehen des Puppenstadiums auf der Grundlage eines Kausalzusammenhangs zwischen seiner Existenz und der Befestigungsart thorakaler Muskulatur durch Tonofibrillen zu erklären versucht. Demgegenüber betont die Gradient-Faktor-Theorie in Anlehnung an die Berlese-Jeschikoff-Theorie die technische Notwendigkeit zweier Häutungen für die Entwicklung der Imaginalflügel aus den im Inneren gelagerten Imaginalscheiben der Larven von Endopterygoten.

Es kann HINTON (1948, p. 115) nicht zugestimmt werden, wenn er schreibt, daß im Hinblick auf die Möglichkeit der Ausstülpung der Flügel bei nur einer Häutung — von der Larve zur Puppe — nicht vorausgesetzt werden kann, daß die Flügel in derselben Zeit ihre Entwicklung vollenden und sich zur definitiven Form häuten können: Die Ausstülpung der unter der Epidermis gelagerten Flügelimaginalscheiben ist nämlich nur auf einem bestimmten, ziemlich fortgeschrittenen Stadium des Häutungsgeschehens möglich, wo bereits die alte Cuticula von der Epidermis durch eine genügend hohe Schicht der Exuvialflüssigkeit abgeteilt ist. Damit die Ausstülpung verwirklicht werden kann, ist es aber notwendig, daß sich die Flügel in einem hinreichend undifferenzierten Zustand befinden, der einerseits die volle Auswirkung des Drucks der Hämolymphe innerhalb der Flügel, andererseits ihren Durchgang durch die enge Öffnung in der umgebenden Epidermis ermöglicht. Der verbleibende Teil der Zwischenhäutungsperiode kann daher zur Beendigung der komplizierten Differenzierung bereits nicht mehr ausreichen. Die zweite Häutung nach dem Verwandlungsbeginn, also bei Abwesenheit des Juvenilhormons, ist somit eine Entwicklungsnotwendigkeit für die Larven mit innerer Lagerung der Imaginalscheiben.

Völlig anders verhält es sich bei den Exopterygoten. Dieser Zustand kann auch nicht, wie es HINTON annimmt, mit dem Häutungsvorgang des Tracheensystems verglichen werden, da die gehäutete Intima den Zusammenhang mit der Exuvie der Körperoberfläche nicht verliert. Und wenn in diesem Fall überhaupt irgendein Zusammenhang mit der subimaginalen Häutung der Eintagsfliegen gesucht werden kann, die unter etwas anderen Umständen vor sich geht, so würde die Tatsache, daß es hier, bei Exopterygoten, zu einer zweifachen Häutung kommt, eher in entgegengesetzter Richtung einen Beweis liefern, als HINTON angenommen hatte.

Damit ist aber nicht gesagt, daß zwischen der Existenz des Puppenstadiums und der vollkommeneren Entwicklung der Brustmuskulatur bei den Holometabolen kein Zusammenhang besteht. Die Möglichkeit einer geförderten Entwicklung dieser Muskeln und natürlich auch einer Reihe anderer Organe ist einer der hauptsächlichsten Gewinne, welche den Selektionswert des Puppenstadiums erhöhen. Dieser sekundäre und keineswegs notwendige Gewinn kann aber nicht mit der absoluten Notwendigkeit verglichen werden, welche die Puppenhäutung für die Entwicklung der im Inneren gelagerten Flügelimaginalscheiben und in geringerem Maße auch anderer Imaginalscheiben der Larven von Endopterygoten vorstellt. Das zeigt am besten die Tatsache, daß es unter den Endopterygoten gar keine Art gibt, der das Puppenstadium fehlen würde, während es bei den Exopterygoten doch einige Arten mit Puppenstadium vorkommen (*Thysanoptera*, *Coccidae*).

Es ist allerdings unvorstellbar, daß das Bedürfnis, wie es sich aus der Formulierung durch HINTON ergibt („... it would appear that the two

moultis are required because the wings develop internally . . .“), auf irgendeine Weise die Larven zu einer überzähligen Häutung zwingen könnte. Es ist dies so zu verstehen, daß die innere Lagerung von Ansätzen imaginaler Organe, sofern sie bei Insekten ohne Puppenstadium vorkommt, solange eine schädliche, die Normalentwicklung der Flügel verhindernde Abnormität bildete, bis sie aus irgendeinem dauernden und eine erbliche Fixierung bewirkenden Grunde mit der Möglichkeit einer zweiten Häutung verbunden wurde. Dann allerdings begann sich sofort der hohe Selektionswert dieser Veränderung geltend zu machen, der in der inneren Lagerung empfindlicher Körperteile, in der Möglichkeit zur Verlängerung und damit Vertiefung der Gesamtentwicklung sowie auch in verschiedenen anderen Vorteilen des Puppenstadiums bestand.

Aus dem, was über die Funktion des Juvenilhormons in der Phylogese gesagt wurde, ergibt sich auch eine natürliche Erklärung für die Entstehung der inneren Anlage von Imaginalscheiben, die den Anhängern der Poyarkoffschen Theorie nicht zur Verfügung stand. Die Tatsache, daß die Larven von Holometabolen durchwegs auf einem früheren Stadium der Formenentwicklung schlüpfen als die Nymphen von Heterometabolen, bei welchen das Schlüpfstadium als postoligopodes angesehen werden kann (vgl. ŠVANNVIČ, 1949), läßt erkennen, daß hier vor allem das Stadium der Formendifferenzierung maßgebend ist, in dem die Wirkung des Juvenilhormons beginnt. Liegt der Wirkungsbeginn zeitlich nach der (äußerlich, morphologisch noch nicht erkennbaren) Differenzierung imaginaler Körperteile, deren Anfänge wahrscheinlich in den Übergang des oligopoden zum postoligopoden Stadium fallen, so sind alle Voraussetzungen dafür gegeben, daß sich diese Grundlagen im weiteren Entwicklungsverlauf, d. i. in den Perioden des ungleichmäßigen Wachstums in jedem nymphalen Instar als Oberflächenstrukturen entwickeln. Beginnt dagegen das Juvenilhormon früher, vor der Differenzierung imaginaler Körperteile, zu wirken, wie dies allgemein bei den Holometabolen der Fall ist, so wird die Differenzierung während der ganzen Wirkungsdauer des Hormons, also bis zu ihrer ersten Unterbrechung am Beginn des ersten Larvalinstars, gehemmt. Zu dieser Zeit ist allerdings die Epidermis bereits mit einer festen Cuticula überdeckt, so daß das Wachstum der entstehenden Anlage nunmehr nur in Richtung gegen das Körperinnere möglich ist.

Der undifferenzierte Zustand und quasiembryonale Charakter der inneren Imaginalanlagen, der bis zum Metamorphosebeginn dauert, ist dann eine natürliche sekundäre Folge ihrer Isolation von der Außenwelt, des Mangels einer jeglichen physiologischen sowie oekologischen Funktion im Larvenkörper und der optimalen Bedingungen, die sich aus der diffusen Ernährung durch die Hämolymphe ergeben. Beide erwähnten Entwicklungsarten der imaginalen Körperteile sind begreiflicherweise in jeder Insektengruppe für sich unter Mitwirkung der Selektion genetisch fixiert. Beim Fehlen des Puppenstadiums ist die innere Lagerung der Anfänge von imaginalen An-

teilen ein unüberwindliches Hindernis für ihre Entwicklung. Traf sie jedoch einmal mit der Entstehung des Puppenstadiums erblich zusammen, so macht sich in vollem Ausmaße die selektive Bedeutung dieser Einrichtung geltend, auf die HINTON (1948) aufmerksam macht (Möglichkeit einer Entwicklungsvertiefung bei einzelnen Organen, Ausnützung zweier sehr verschiedener Lebensräume in verschiedenen Lebensabschnitten durch dieselbe Insektenart: Wasser-Luft, Erde-Luft, Fähigkeit zur Rückwärtsbewegung in engen Gängen u. a.).

Hinsichtlich der Entstehung der Puppenhäutung und aller anderen Begleiterscheinungen, wie Unbeweglichkeit der Puppe, ihre Lage mit gesenktem Kopf und an den Körper gedrückten Beinen, Kokonbildung u. a. muß festgestellt werden, daß diese Eigenschaften keineswegs physiologisch primär miteinander verbunden und gleichzeitig entstanden sind und daß sie in diesem Zusammenhange durchaus nicht zum ersten Male angetroffen werden. So tritt z. B. die Unbeweglichkeit der Puppe und die damit verbundene Körperlage allgemein, wenn auch nur für kurze Zeit, bei Exopterygoten unmittelbar vor dem Verlassen der Exuvie bei jeder Häutung ein. Wie IMMS (1926) bemerkt, sind auch Fälle bekannt, z. B. bei der Arbeiterkaste einiger Termiten, wo sich die Unbeweglichkeit der häutenden Nymphe um einige Tage oder auch Wochen verlängert. Dagegen sind z. B. die Puppen der Gattung *Raphidia* während der längsten Zeit des Puppenstadiums beweglich. Die Seidenfaser wird bei vielen Arten bereits in den jüngeren Larvalinstaren gesponnen (z. B. *Ephestia kühniella*).

Auch die Puppenhäutung als zweite Häutung in Abwesenheit des Juvenilhormons ist für die Holometabolen nichts neues und kommt, wie HINTON erwähnt, bereits bei einer so alten Gruppe der Heterometabolen vor, wie es die *Ephemeroidea* sind. Auch hier kann allerdings die von DÜRKEN (1907) beobachtete Abhängigkeit zwischen der zweiten Häutung (aus der Subimago zur Imago) und dem Abschluß der Differenzierung bei einem Teil der Brustmuskeln nicht anders als eine sekundäre, für die Ordnung günstige Ausnützung einer Möglichkeit angesehen werden, die durch die zweite Metamorphosen-Häutung schon früher und unabhängig gegeben wurde. Durch Abstraktion von diesen beiden unterschiedlichen Häutungstypen kommen wir notwendigerweise zum Schluß, daß die zweite Häutung der Metamorphosenperiode, die eine Bedingung für das Entstehen des Puppenstadiums vorstellt, ebenso wie jede beliebige andere Häutung der Insekten ein völlig selbständiger physiologischer Prozeß ist, der, wie sich aus den Arbeiten von WILLIAMS (1952) und anderen Autoren ergibt, an dieselben zwei Hormone, an das Aktivations- und Häutungshormon, gebunden ist wie die anderen Larvalhäutungen, die erst sekundär (und bei der gegebenen Art konstant) mit einem bestimmten Stadium der Formenentwicklung verbunden sind.

Alle übrigen Eigenschaften des Puppenstadiums sind dann offensichtlich sekundäre Anpassungen cönogenetischer Art, die unter Mitwirkung der



Selektion durch Ausnützung positiver Seiten der pupalen Unbeweglichkeit entstanden sind (Kokonbildung, Teilung in innere und äußere Verwandlung, Schutzbildungen des festen Puppenpanzers, Färbung u. a.).

#### Entwicklungsstörungen und besondere Fälle der Metamorphose

Die meisten experimentellen Eingriffe in die Funktion endokriner Drüsen, welche die Metamorphosehormone bilden, ziehen bei den behandelten Exemplaren Störungen in der Normalform nach sich. Ausnahmsweise begegnen wir solchen Störungen auch in der Natur und etwas häufiger bei der Massenzucht verschiedener Insekten. Viele wurden als eine Sonderkategorie teratologischer Erscheinungen, der sogenannten Heterochronien beschrieben (vgl. BALAZUC 1948). Es besteht kein Zweifel, daß es sich auch hier in der Mehrzahl der Fälle um Funktionsstörungen der Metamorphosehormone handelt. Die Heterochronien sind Unregelmäßigkeiten in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Entwicklung einzelner Körperteile und es gehören hierher die Prothetelie, Metatelie und Hysterotelie. Die Unterscheidung dieser Untergruppen bereitet einige Schwierigkeiten und ist bisher noch nicht einheitlich.

Gewöhnlich wird für die Bewertung ein zeitlicher Maßstab angelegt: Erscheinen entwicklungsmäßig späterer Merkmale vorzeitig (z. B. Puppenmerkmale bei der Larve), so spricht man von einer Prothetelie. Überdauern umgekehrt Merkmale jüngerer Entwicklungsstadien in spätere Stadien (z. B. larvale Merkmale bei der Puppe oder Imago), so liegt Metatelie vor. Das Ergebnis, also die Form des gegebenen Individuums kann jedoch in vielen Fällen gleich sein, und die nachträgliche Entscheidung, auf welche der angeführten Arten es dazu kam, ist dann oft unmöglich. Es werden daher Hilfskriterien verwendet:

a) Das morphologische Kriterium ergibt sich aus dem Umfang des veränderten Körperteils (vgl. BALAZUC, 1948). Überholt ein Teil das Ganze, so spricht man von Prothetelie, verspätet er sich, so liegt Metatelie vor. Dieser Gesichtspunkt versagt allerdings dort, wo es sich — wie in der Mehrzahl der Fälle — um mehrere Organe handelt, und die Entscheidung, was nur ein Teil und was das Ganze ist, oft schwer fällt. Es wurde daher neuerlich

b) das physiologische Kriterium eingeführt, das auf der Häutungszahl beruht (vgl. WIGGLESWORTH, 1954 u. a.). Wird die Adultform bei einer niedrigeren, unter der Norm liegenden Zahl von Instaren erreicht, so liegt Prothetelie vor, bei einer Häutungszahl über der Norm Metatelie. Diese Beurteilung ist allerdings nur dort möglich, wo die Zahl der Instare beständig ist und man genau weiß, zum wievielten Male sich das Insekt gehäutet hat.

Die beiden Kriterien können sich ferner, abgesehen von Schwierigkeiten bei der Beurteilung, leicht widersprechen. So ist z. B. die durch Transplantation von Corpora alata gewonnene abnorm überzählige Nymphe (VI. Instar) von *Rhodnius prolixus* nach WIGGLESWORTH (1954) ein unzweifelhaftes Beispiel für Metatelie; nach BALAZUC (1948) dagegen ist sie ein nicht minder klarer Fall der Prothetelie, da hier ein kleiner Teil des Organismus, die Flügelstummel, die Entwicklung des Körpers etwas überholt. Umgekehrt ist das durch Dekapitation der Nymphe des I. Instars vorzeitig verwandelte II. Instar nach dem ersten Kriterium eine Metatelie (die larvalen Merkmale sind in der Minderheit), nach dem zweiten Kriterium aber eine ausgesprochene Prothetelie. Eine Beurteilung nach der Größe bei weniger extremen Fällen ist nicht möglich.

Wenn also die Feststellung in einigen Fällen beschwerlich sein mag, so ist sie jedoch nicht nur für die Erklärung der Entstehungsart dieser Abnormitäten wichtig, sondern gibt auch oft bei den experimentell hervorgerufenen Heterochronien über die Wirkung jenes Faktors Aufschluß, der die Abnormität bewirkte. Eine unrichtige Beurteilung führt hier oft zu Unklarheiten und Irrtümern (Verwechslung des Juvenilhormons mit dem Häutungshormon, des Häutungshormons mit dem „Wachstums- und Differenzierungs-

hormon“ u. a.). Die von der Gradient-Faktor-Theorie gebotene Erklärung des Metamorphoseprinzips ermöglicht auch hier die Beseitigung der hauptsächlichsten Widersprüche. Aus der genauen Unterscheidung zwischen imaginalen und larvalen Körperteilen ergibt sich vor allem eine genauere Definition der Heterochronien. Auf dieser Grundlage können sie als Störungen des normalen Verhältnisses in der Entwicklung larvaler und imaginaler Körperteile definiert werden.

Dadurch wird ein weiteres, wichtiges Kriterium für die Beurteilung dieser Erscheinungen geschaffen, das bisher übersehen wurde. Es kann als kausales Kriterium bezeichnet werden und besteht in dem Vergleich der Entwicklungsstufe beider Körperteile mit ihrer Entwicklung beim Normalindividuum auf derselben Entwicklungsstufe (NOVÁK, 1951 b). Nach diesem Kriterium kann unterschieden werden zwischen progressiven Heterochronien, bei welchen das Mißverhältnis in der Entwicklung durch ein mehr als normales Wachstum der larvalen oder imaginalen Körperteile verursacht wird, und regressiven Heterochronien als Folgen einer unternormalen Entwicklung bei einem der beiden Anteile. Es können somit folgende vier Fälle unterschieden werden (Fig. 10).

Progressive Prothetelie, wenn bei Normalentwicklung der larvalen Körperteile die imaginalen Anteile mehr als normal entwickelt sind. Hierher gehören die adultoiden Nymphen von *Rhodnius* mit etwas mehr differenzierten Körperteilen, die von WIGGLESWORTH (1948) durch Implantation inaktiver Corpora allata in jüngere Instare erzielt wurden. In dieselbe Kategorie ist auch die prothetelische Raupe des Seidenspinners mit Puppenfühlern einzureihen, die von FUKUDA (1944) durch Implantation der Thoraxdrüse zu Beginn des letzten Instars gewonnen wurde. Sie ist aber offensichtlich nicht Ergebnis eines Mißverhältnisses in der Entwicklung der einzelnen Körperteile unter dem Einfluß abnormer Dosen beider Hormone, wie FUKUDA (1944) und WIGGLESWORTH (1954) vermeinten, sondern durch eine vorzeitige Häutung hervorgerufen, welche die Normalentwicklung in einem Stadium unterbricht, auf dem die imaginalen Anteile des Puppenkörpers noch nicht voll entwickelt und die larvalen Anteile noch nicht völlig beseitigt sind.

Regressive Prothetelie, wenn infolge einer Unterbrechung der Entwicklung larvaler Körperteile durch Beseitigung des Spenders von Juvenilhormon (Dekapitation oder Allatektomie) die Differenzierung der imaginalen Anteile beschleunigt wird. (Z. B. die vorzeitige Imago aus der Nymphe des I. Instars von *Rhodnius prolixus* nach WIGGLESWORTH (1936) und die Miniaturpuppen von *Bombyx mori* (BOUNHOL, 1938)).

Progressive Metatelie, wenn infolge einer Wachstumsverlängerung bei larvalen Körperteilen nach dem Gesetz der inneren Verbrauchskorrelation eine Verspätung im Wachstum imaginaler Anteile eintritt. Hierher gehören die erstmalig von STRICKLAND (1911) gefundenen Riesenlarven der von Mikrosporidien und Nematoden parasitierten Simulien, sowie alle adultiden Nymphen und nymphoden Imagines, die von vielen Autoren durch Implantation aktiver Corpora allata in das letzte Larvalinstar erzielt wurden.

Regressive Metatelie, wenn die Wachstumsverzögerung larvaler Anteile durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird (Hungern oder ungeeignete Nahrung, ungünstige Temperatur, Sauerstoffmangel u. a.), wobei sich gleichzeitig das Wachstum imaginaler Anteile verspätet. Hierbei gehört die vom Verfasser beschriebene adultoiden Nymphe aus der Kultur von *Oncopeltus fasciatus* (NOVÁK, 1951) und verschiedene Ergebnisse von Beeinflussungen durch äußere Faktoren, die eine Verlängerung der Entwicklung bewirken (DEWITZ, 1924 u. a.).

Als besondere Kategorie der Metatelie können die sogenannten Hysterotelien (vgl. BALAZUC, 1948) angesehen werden: Störungen, die in einer Wachstumsverzögerung bei nur einem einzigen Organ (Fuß, Taster, Kopf u. ä.) bestehen, während andere Körperteile nicht beeinflußt werden. Als Ursache können hier nicht Hormonalstörungen sondern andere Ursachen, wie z. B. Störungen in der Verteilung des Gradient-Faktors voraus-

gesetzt werden, also entweder eine Verlängerung seiner Wirkung (z. B. bei der *Hyphantria cunea*-Puppe mit Raupenpseudopodien, vgl. Novák, 1956 b) oder umgekehrt eine vorzeitige Unterbrechung seiner Aktivität.

Die vier Heterochronien-Typen hormonaler Herkunft können mit den hier abgebildeten Schemen (Fig. 10) dargestellt werden. Sie erschöpfen allerdings nicht die Vielfalt der Störungsergebnisse in der Formenentwicklung, die von den verschiedensten inneren und äußeren Faktoren hervorgerufen sein können.

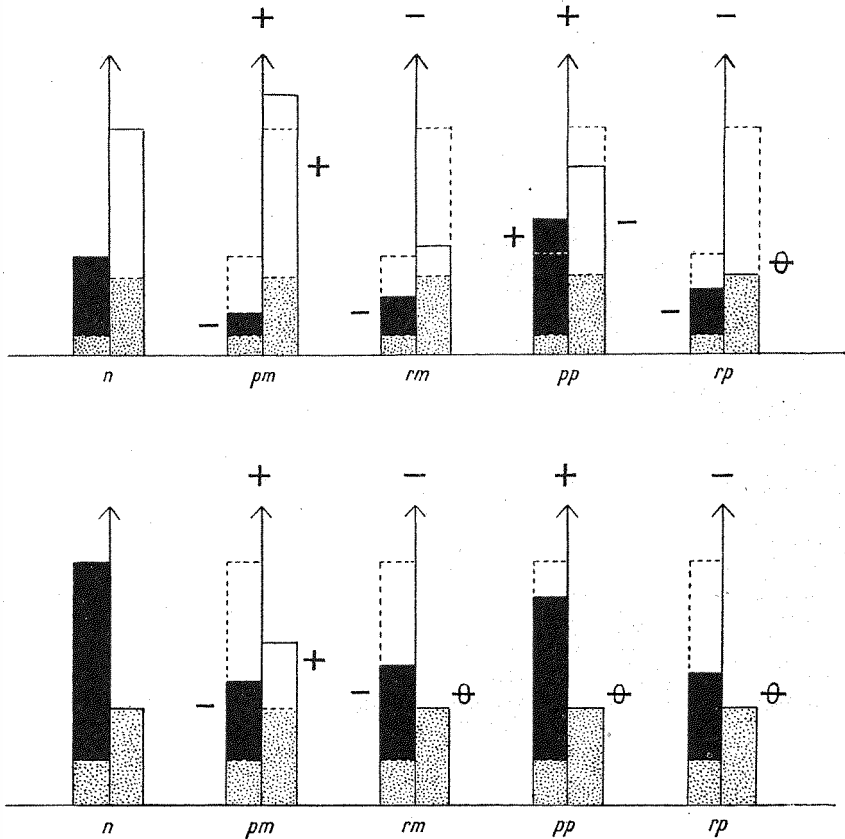


Fig. 10. Die wichtigsten Fälle der durch die Abweichung in der Metamorphosehormoneinwirkung erzielten Heterochronien (schematisch). Obere Reihe — im vorletzten Instar, untere Reihe — im letzten Instar. n — normaler Zustand, pm — progressive Metathelie, rm — regressive Metathelie, pp — progressive Prothelie, rp — regressive Prothelie. Die Fläche links von jedem Mittelpfeil — die relative Größe der imaginalen Körperteile, rechts vom Mittelpfeil — die relative Größe der larvalen Körperteile. Punktiert — Stand bis zum Anfang des betreffenden Instars, schwarz — der Zuwachs der imaginalen Körperteile, weiß — dasselbe der larvalen Körperteile, gestrichelt — der fehlende Anteil des normalen Zuwachses. Der Pfeil — Richtung und Geschwindigkeit des Wachstums, (über dem Pfeil:) + das entsprechende Instar wird verkürzt, — (über dem Pfeil) — verlängert (= die Entwicklungsgeschwindigkeit vermindert), (neben der Fläche:) — Zuwachs kleiner als im Normalfalle, ∅ kein Zuwachs

Das über die Entstehung der angeführten teratologischen Abweichungen Gesagte gilt in vollem Maße auch für ähnliche Abweichungen in der Entwicklung einzelner Insektenarten und Gruppen mit Verwandlung, die zum Unterschied von jenen, bei der gegebenen Art regelmäßig auftreten und oft durch sekundäre erbliche Anpassungen ergänzt sind.

Der im Verwandlungsablauf erreichte Grad der Veränderungen ist bei den verschiedenen Ordnungen und oft auch bei wesentlich kleineren Gruppen (Familie, Unterfamilie, Gattung) verschieden. Deshalb werden die beiden Hauptgruppen der Insekten mit vollkommener und unvollkommener Verwandlung noch in weitere Untergruppen eingeteilt, und zwar die Heterometabolen in Paläometabolen (Epi- und Prometabolen), Euheterometabolen (Archi- und Paurometabolen) und Neometabolen (Homo-, Re-, Para- und Allometabolen), die Holometabolen in Eoholometabolen, Euholometabolen, Polymetabolen, Hypermetabolen und Cryptometabolen. Die Mehrzahl dieser Bezeichnungen bezieht sich auf quantitative Unterschiede im Umfang der eintretenden Veränderungen auf und morphologische Unterschiede zwischen den einzelnen Stadien, doch stimmen sie bis auf die im weiteren angeführten Ausnahmen im Prinzip mit der normalen Metamorphose überein. (Vgl. z. B. SNODGRASS, 1954, WEBER, 1954).

Eine der grundsätzlichen Abweichungen bildet die bereits erwähnte Subimago der Eintagsfliege. Abgesehen davon, daß ihre subimaginale Häutung die zweite Häutung bei Abwesenheit des Juvenilhormons ist, unterscheidet sie sich von den anderen Häutungen dadurch, daß sie nur wenige Stunden, manchmal sogar nur wenige Minuten vor der letzten Häutung eintritt. Auch wenn Experimentalbelege fehlen, so kann kaum daran gezweifelt werden, daß diese zweite Häutung durch das Häutungshormon hervorgerufen wird, das noch vor Beendigung der vorangegangenen Häutung in das Blut sezerniert wird und so einen neuen Häutungsprozeß hervorruft, der unter der abgelösten Cuticula der ersten Häutung abläuft. Vom Standpunkt der Beobachtungen von ARVY & GABE (1952) über die Histolyse der Ventraldrüsen bei Eintagsfliegen im Verlauf des letzten Instars bietet sich hier eine Erklärung, die allerdings noch experimental erhärtet werden muß, daß es sich nämlich um jene Hormonmenge handelt, die durch die beobachtete Histolyse der Ventraldrüsen frei wird und ins Blut gelangt. Aus diesem Grunde und auch deshalb, weil die Subimago bereits voll entwickelt und flugfähig ist, kann geschlossen werden, daß diese zweite Imaginalhäutung phylogenetisch sekundär ist und daß die Subimago bei den Vorfahren der Eintagsfliege die ursprüngliche Imago vorstellte.

Experimentalbelege fehlen bisher auch für die Erklärung der sogenannten Hypermetamorphose bei einigen Käfern, Hautflüglern, bei allen Strepsipteren und einigen Fliegen (*Bombyliidae*), den sog. Polymetabolen und Hypermetabolen (vgl. WEBER, 1954). Die Entstehung aller dieser irregulären bzw. überzähligen Stadien kann jedoch mit einfachen Abweichungen in der Wirkung des Juvenilhormons erklärt werden. So können die sehr häufigen Fälle, wo die ziemlich bewegliche oligopode Larve des I. Instars, der sog. Triungulinus, sich im zweiten Instar zu einer dicken, wenig beweglichen eruciformen Larve verwandelt, so aufgefaßt werden, daß hier die Larve noch vor dem Wirkungsbeginn des Juvenilhormons schlüpft, der erst im zweiten Instar eintritt. Die letzte Phase der Embryogenese, die bei den meisten anderen Käfern noch innerhalb der Eihülle verläuft, gelangt daher erst im ersten Instar zum Abschluß. Der adaptive Charakter dieser Entwicklung bei Arten, die in den ersten Larvalinstaren für ein aktives Aufsuchen des Wirts eingerichtet sind, während sie in den nachfolgenden als Parasiten auf Kosten der Nachkommenschaft des Wirts leben, ist auf den ersten Blick ersichtlich.

Die komplizierteren Fälle der Hypermetamorphose sind wahrscheinlich hereditäre Schwankungen in der Wirkung des Juvenilhormons und damit auch im Verhältnis zwischen der Länge des gleichmäßigen und ungleichmäßigen Wachstums in den einzelnen Instaren, die gleichfalls einen klar ersichtlichen adaptiven Charakter besitzen. So z. B. der Käfer *Epicauta erythrocephala* (*Meloidae*, vgl. ZACHVATKIN, 1931) bei dem

außer dem Triungulinus und der eruciformen Larve noch eine in der Erde überwinternde Scheinpuppe vorkommt, aus der eine dritte, wiederum bewegliche Larve schlüpft, die sich dann erst in eine normale Puppe verwandelt. Nach der Normalentwicklung bei Adephagen und einigen besonderen Fällen (z. B. *Lebia scapularis*, vgl. SNODGRASS, 1954) zu schließen, ist bei den Käfern der Triungulinus phylogenetisch die ursprüngliche Larvenform und die eruciforme Larve von ihm abgeleitet.

Sehr interessant sind ähnliche Anpassungen bei den parasitischen Larven der Schmetterlinge (Fam. *Epipyropidae*, vgl. PERKINS, 1905, KRISHNAMURTI, 1933), bei den Dipteren (Fam. *Cyrtidae*, *Oncodidae*, *Bombyliidae*, vgl. CLAUSEN, 1928; MILLOT, 1938 u. a., ZACHVATKIN, 1934). Werden jedoch die zum aktiven Aufsuchen des Wirts adaptierten und daher sehr beweglichen ersten Instare nach SNODGRASS (1954) als Planidien bezeichnet, so muß man sich dessen bewußt sein, daß es sich lediglich um analoge Anpassungen früherer embryogenetischer Stadien (des polyptoden bzw. protopoden Stadiums) an die ähnliche Lebensweise nach Art der Konvergenzen handelt, wie aus den Beschreibungen bei den zitierten Autoren hervorgeht. Sie sind also, zum Unterschied von den Triungulinen der Käfer, in ihren Ordnungen phylogenetisch jünger als die apoden Larven, trotzdem es sich um ein onthogenetisch jüngeres Stadium handelt.

Ein anderer Sonderfall der Verwandlung, die sogenannte regressive Metamorphose bei einigen Schmetterlingen (*Pachytelia*, Fam. *Psychidae*, *Operophtera*, Fam. *Geometridae*, *Orgyia antiqua* u. a.) deren Adultform reduzierte Körperteile und Organe aufweist, die auf dem Puppenstadium ausgebildet waren (Flügel, Mandibeln, vgl. HEINZ, 1937; FÉDOTOV, 1946; ŠVANVIČ, 1949 u. a.), scheint im Gegenteil durch einen vorzeitigen Ausfall des Gradient-Faktors bedingt zu sein. Dieser Schluß ist unter anderem deshalb möglich, weil diese Abweichung sich nur auf die Flügelimaginalscheiben bezieht, während die anderen Körperteile normal entwickelt sind. Es liegt also ein Fall von Hysterotelie vor, bei dem eine Inaktivierung des Gradient-Faktors in den pupalen Flügelstummeln eintritt wie vorher in den larvalen Körperteilen.

Zu jenen Fällen einer außerordentlichen Metamorphose, die ohne Zweifel das Ergebnis der abweichenden Wirkungsart eines der Metamorphosehormone sind, gehört auch die Neotenie. Als Neotenie werden bei Insekten jene erblich fixierten Fälle bezeichnet, in denen adulte Individuen der betreffenden Art, öfters nur Weibchen, jüngeren Entwicklungsstadien, der Larve oder Puppe ähnlich sind. In den Fällen, in denen sich das neotenisches Weibchen einmal weniger häutet als das normale Männchen (z. B. bei einigen Staphyliniden, Stylopiden und Cocciden, vgl. WEBER, 1954), handelt es sich offenbar um eine vorzeitige Unterbrechung der weiteren Entwicklung wegen Mangels an Häutungshormon, der wahrscheinlich durch eine vorzeitige Degeneration der Thorakaldrüsen hervorgerufen ist. Dieses Bild entspricht so den Experimentalfällen der progressiven Prothetelie. Ist die Häutungszahl beim neotenischen und normalen Geschlecht gleich und das neotenisches Weibchen eher größer, so liegt ein klarer Fall der Funktionsverlängerung des Juvenilhormons, also eine progressive Metathetelie (wahrscheinlich bei Lampyriden) vor. Zu demselben Ergebnis kann allerdings auch eine vorzeitige Wirkung des Häutungshormons führen, die eine vorzeitige Häutung hervorruft und deshalb die weitere Entwicklung vor dem Abschluß der Formendifferenzierung unterbricht. Ein solcher der progressiven Prothetelie entsprechender Fall kann dort vorausgesetzt werden, wo das neotenisches Weibchen bei gleicher Häutungszahl gleich groß oder, vor der Abdominalausdehnung durch die Eierstöcke, kleiner ist als das normale Männchen (vielleicht bei einigen *Psychidae*). Eine endgültige Entscheidung im betreffenden Fall würde allerdings eine experimentelle Analyse erforderlich machen.

Auf der Basis des hormonalen Mechanismus entstehen wahrscheinlich die meisten Fälle des Polymorphismus, mag er wie z. B. beim Geschlechtsdimorphismus des Weibchens der Honigbiene durch äußere Faktoren (Temperatur, Nahrung u. ä.) bedingt sein, oder dort, wo eine ähnliche Abhängigkeit nicht bekannt ist, als erblich fixiert

angesehen werden (z. B. Flügelpolymorphismus bei Blutwanzen; Zikaden, *Psocoptera* u. a.; vgl. WEBER, 1954). Dies steht keinesfalls im Widerspruch damit, daß sich an die eine wie an die andere Eventualität verschiedene sekundäre Anpassungen hereditär anschließen (z. B. verschiedene Vorrichtungen und Instinkte bei Weibchen und Arbeiterinnen der Ameisen).

### Diskussion

Unter den zahlreichen Arbeiten, die seit der ersten Veröffentlichung der Gradient-Faktor-Theorie (NOVÁK, 1951 a, b) publiziert wurden, können nur einige wenige im Hinblick auf die Schlüsse, die ihre Autoren aus den erzielten Ergebnissen gezogen haben, als den Voraussetzungen dieser Theorie widersprechend angesehen werden. Nichtsdestoweniger zeigt ihre genaue Analyse, daß die durch ihre Autoren gegebenen Erklärungen nicht die einzig möglichen Erklärungen der beschriebenen Tatsachen sind, sondern daß sie auch eine mit der vorgelegten Theorie übereinstimmende Auslegung zulassen, die dabei einfacher, vollkommener und daher auch wahrscheinlicher ist.

In letzter Zeit wurde wiederholt die Frage der sogenannten „Kompetenz der Gewebe zur Metamorphose“ erörtert. Bereits früher haben PFLUGFELDER (1939) an *Dixippus morosus* und B. SCHARRER (1946) an *Leucophaea maderae* gezeigt, daß bei diesen Arten die Allatektomie in den jüngeren nymphalen Instaren nicht wie bei Schmetterlingen und anderen Insekten eine vollkommene Verwandlung nach sich zieht, sondern nur eine teilweise Differenzierung (präadultoide Nymphe), wobei noch eine weitere Häutung erfolgt, durch die erst die Verwandlung in ein vorzeitig adultes Insekt abgeschlossen ist. Beide Autoren legen diese Beobachtung so aus, daß die nymphalen Gewebe zu dieser Zeit einer Metamorphose noch nicht fähig sind. WIGGLESWORTH (1954) nimmt aber auf Grund von Vergleichen mit anderen Insekten als wahrscheinlicher an, daß diese Verzögerung der Verwandlung durch das Juvenilhormon verursacht wird, das nach Beseitigung der Corpora allata in der Hämolymphe verbleibt. Aber auch diese Erklärung ist nicht befriedigend, da das Juvenilhormon bekanntlich durch die Malpighischen Schläuche ständig aus dem Blut entfernt wird (vgl. BOUNHIOL, 1953), so daß die Aufrechterhaltung einer wirksamen Konzentration während der ganzen ersten Häutung höchst unwahrscheinlich ist. Andererseits wäre diese Ansicht auch im Widerspruch zu der Erkenntnis, daß eine wirksame Konzentration des Juvenilhormons erst in einer bestimmten Zeit nach dem Beginn eines jeden Instars erreicht wird. Wenn aber beachtet wird, daß es sich in beiden Fällen um entwicklungsmäßig niedrigste Gruppen der Heterometabolen (*Blattaria* und *Phasmoidea*) handelt, so ergibt sich bei der Anwendung der Gradient-Faktor-Theorie eine natürliche Erklärung:

Die Gradient-Faktor-Theorie setzt nämlich voraus, daß der ursprünglich in allen Körperteilen enthaltene Gradient-Faktor in den larvalen Anteilen während einer bestimmten Entwicklungsperiode von Stoffen inaktiviert

wird, die in diesem Zeitabschnitt gebildet werden. Die Gründe dafür wurden im Zusammenhang mit der Voraussetzung angeführt, daß diese Inaktivierung beim Übergang vom oligopoden zum postoligopoden Stadium, also bei den meisten Insekten noch in der Embryonalperiode stattfindet (vgl. Seite 225). Dagegen kommt es bei den Apterygoten, deren Formenentwicklung auf dem Oligopodenstadium stehen bleibt (vgl. Seite 465), überhaupt zu keiner Inaktivierung des Gradient-Faktors, so daß sie keine Verwandlung mitmachen und sich dementsprechend auch in der Adultperiode häuten. Es ist daher ganz natürlich, wenn bei den niedrigsten Heterometabolen festgestellt werden kann, daß es hier zwar zu einer Inaktivierung des Gradient-Faktors kommt, allerdings wesentlich später und erst zu Beginn der postembryonalen Periode. Daher macht sich das Absterben der larvalen Anteile nicht sofort, sondern erst im folgenden Instar bemerkbar. Da nun zu den larvalen Geweben auch die mit ihrem Inkret das Häutungsgeschehen bewirkenden Thorakaldrüsen gehören, wird gleichzeitig noch eine Häutung ermöglicht, nach welcher erst die Metamorphose abgeschlossen sein kann. Mit dieser Erklärung stimmen auch die Versuchsergebnisse von BODENSTEIN (1953) überein, der bei *Periplaneta americana* gezeigt hat, daß die Gonopoden des VIII. und IX. Instars nach ihrer Implantation in das letzte, X. Instar gemeinsam mit dem Wirt eine vollkommene Metamorphose durchmachen, während dieselben Gonopoden aus der Nymphe des IV. Instars unter gleichen Bedingungen ihren nymphalen Charakter beibehalten. Eine ähnliche Analyse solcher Fälle an Hand eines umfangreicheren Materials verspricht mehr Licht in die Frage der Inaktivierung des Gradient-Faktors zu bringen.

Zu einer unerwarteten Beobachtung, die auf den ersten Blick in direktem Widerspruch zu den Schlüssen der Gradient-Faktor-Theorie zu stehen scheint, gelangte BODENSTEIN (1953) in einer anderen Versuchsserie, in der er zeigte, daß das Corpus allatum bei der adulten Schabe die Degeneration der Thorakaldrüsen fördert. Werden bei frisch gehäuteten Imagines die Corpora allata operativ entfernt, so degenerieren bei einem hohen Prozentsatz der Individuen die Thorakaldrüsen nicht und es kommt zu einer neuen, überzähligen Häutung. Eine Möglichkeit, diesen Fall mit der Gradient-Faktor-Theorie in vollen Einklang zu bringen, ist aus der neuesten Arbeit von WIGGLESWORTH (1955) zu entnehmen. WIGGLESWORTH vergleicht die Ergebnisse von BODENSTEIN mit seinen früheren bei *Rhodnius prolixus* (1952), die gezeigt haben, daß nach bloßer Implantation von aktiven Thorakaldrüsen der Nymphe in die Imago und nach der dadurch bewirkten Häutung die Cuticula viel stärker ist als nach gleichzeitiger Implantation aktiver Corpora allata, nach der die Cuticula außergewöhnlich dünn und zart bleibt. WIGGLESWORTH schreibt diese Tatsache nicht der unmittelbaren Wirkung des Juvenilhormons zu, sondern erklärt sie damit, daß das Juvenilhormon die Follikularzellen der Ovariolen und dadurch das Reifen der Eier aktiviert. Die Folge ist eine bedeutende Erhöhung des Nährstoff-

verbrauchs durch die Ovarien, die den Anteil der Epidermiszellen an der Nährstoffmenge herabsetzt und eine Reduktion ihrer Sekretionstätigkeit verursacht. Dieser Schluß stimmt völlig mit den wichtigsten Voraussetzungen der Gradient-Faktor-Theorie überein (vgl. das Gesetz der inneren Verbrauchskorrelation, Seite 231), die hiermit eine neue Bestätigung und einen Beleg für ihr weites Gültigkeitsbereich erhält.

Auf dieser Grundlage kann auch die weitere Beobachtung von BODENSTEIN erklärt werden, daß im Parabioseversuch bei Verbindung zweier Nymphen des letzten Instars durch ihre Pronota ohne jeden weiteren Eingriff eine oder mehrere weitere überzählige Häutungen eintreten, wobei die Metamorphose verzögert wird. Es scheint wenig Zweifel darüber zu bestehen, daß die regenerativen Prozesse im Gebiet einer so umfangreichen Verletzung einen bedeutenden Nahrungsverbrauch verursachen, der das Wachstum imaginaler Körperanteile und damit auch den Abbau larvaler Anteile verlangsamt, weshalb die erhaltenen Thorakaldrüsen eine weitere Häutung verursachen können.

Die zitierte Arbeit von WIGGLESWORTH (1955) enthält auch weiteres Material zur Frage der Inaktivierung des Gradient-Faktors. Auf Grund eingehender Versuche wird hier konstatiert, daß bei der Degeneration der Thoraxdrüsen zwei Stufen unterschieden werden können: Die erste liegt in der Zeit der Imaginalhäutung, wo „something happens which determines the subsequent break-down of the glands“, die zweite Stufe des eigentlichen Degenerationsverlaufs zu Beginn der Imaginalperiode, in der erst die ersten sichtbaren Veränderungen eintreten. Die Ursache für die erste Stufe erblickt der Autor in irgendeinem bisher nicht festgestellten hormonalen Stimulans. Er erwähnt auch, daß bei der Verwandlung auf ähnliche Weise auch andere Gewebe zerfallen, und führt als Beispiel den larvalen Fettkörper von *Drosophila* an. Vom Standpunkt der Gradient-Faktor-Theorie wäre noch hinzuzufügen, daß die Thoraxdrüsen wie alle anderen larvalen Körperanteile ihren eigenen Gradient-Faktor entbehren. Wenn seine Abwesenheit für eine bestimmte, hinreichend lange Zeit andauert, so kommt es in den Thoraxdrüsen, wahrscheinlich durch enzymatische Einwirkung aktivierter Larvalzellen, zu irreversiblen Veränderungen, welche ihr Absterben und Disintegration zur Folge haben. Der von WIGGLESWORTH erwähnte Augenblick ist sichtlich der histologisch bisher nicht festgestellte Beginn dieser Veränderungen. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß es auch bei den anderen larvalen Körperteilen zu ähnlichen Veränderungen und zu einer mehr oder weniger völligen Zerstörung kommt, deren Folge die Metamorphose ist. Die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Veränderungen, welche mit den anderen Veränderungen im Organismus infolge des Mangels an Juvenilhormon zusammenhängen, ist durch die Eigenschaften der einzelnen Gewebe bestimmt, streng gesetzmäßig und artspezifisch fixiert.

Eine andere Frage, in der die Erklärung beobachteter Tatsachen nicht sofort mit der Gradient-Faktor-Theorie übereinstimmt, ist die Frage der



möglichen Rückverwandlung imaginaler Gewebe in larvale bei künstlich hervorgerufenen Imaginalhäutungen durch Einwirkung des Juvenilhormons. Was die Tatsache selbst anbelangt, so gehen die Schlußfolgerungen der Autoren, die sich aus ihren Versuchen an verschiedenen Insektenarten ergeben, wesentlich auseinander. Während PIEPHO (1951) und WIEDBRAUCK-MAYER (1953) auf Grund ihrer Versuche mit der Epidermisblase als erwiesen annehmen, daß sich die imaginale Epidermis bei Transplantation in das entsprechende Stadium in eine Puppenepidermis zurückverwandeln kann, und auch WIGGLESWORTH (1940, 1954) bei der Imaginalhäutung von *Rhodnius prolixus* unter Anwesenheit aktiver Corpora allata des IV. Instars „a partial reversion to larval characters in general pattern of abdomen“ beobachtete (er betonte allerdings „the change does not affect elaborately differentiated structures such as the genitalia . . .“), konnte BODENSTEIN (1953) nicht einmal bei einer viermaligen Häutung der imaginalen Cuticula, die in eine jüngere Nymphe implantiert war, ihre Umwandlung in eine nymphale Cuticula feststellen. BODENSTEIN erinnert auch an ähnliche Erfahrungen von MAUSER (1938) und PFLUGFELDER (1939).

Wenn alle diese Erfahrungen zusammengefaßt werden, so kann gesagt werden, daß in einigen Fällen eine Cuticula von mehr oder weniger jugendlichem Charakter erzielt wird, wenn die imaginale Epidermis unter dem starken Einfluß des Juvenilhormons zur Häutung gezwungen wird. WIGGLESWORTH (1940, 1954) generalisiert diese Fähigkeit der Hautzellen in breiter Anwendung und gelangt auf diese Weise zu einer Konzeption der Metamorphose als Sonderfall des Polymorphismus; er schließt, daß diese zweifache Potenz der Insektenzellen das Grundproblem der Metamorphose darstellt, während die Imaginalscheiben entbehrlich sind (l. c., p. 8, 129 und passim). Dieser Schluß ist allerdings weit entfernt von der hier erörterten Konzeption, denn nach ihr besteht das Wesen der Metamorphose in dem Verlust der Wachstumsfähigkeit larvaler Körperanteile, die sich von den imaginalen Anteilen (gleichgültig ob mit innerer oder äußerer Lagerung) nur durch den Mangel eines Stoffes, des Gradient-Faktors, unterscheiden, sowie in der Kompensation dieses Mangels durch das Juvenilhormon. Es bleibt somit die Notwendigkeit bestehen, eine alternative Interpretation dieser Tatsache vom Standpunkt der Gradient-Faktor-Theorie aus zu versuchen, wenn auch die Sammlung eines beweiskräftigen experimentellen und histologischen Materials, das zu ihren Gunsten sprechen würde, allerdings noch eine längere Zeit erfordert.

Es muß zunächst festgestellt werden, daß die Fähigkeit zu einer „rückwirkenden Metamorphose“ sich nicht auf die vom Standpunkt der Gradient-Faktor-Theorie aus entscheidende Eigenschaft bezieht, d. h. auf die Eigenschaft imaginaler Körperanteile bei Abwesenheit des Juvenilhormons weiterzuleben und sich zu entwickeln, wie sich dies aus den beobachteten vier und mehreren „Imaginalhäutungen“ ergibt. Ferner betrifft nach den bisherigen Erfahrungen diese Eigenschaft mit der angeführten Einschrän-

kung nur die Epidermiszellen. Diese sind nach der Gradient-Faktor-Theorie in überwiegender Zahl imaginale Zellen und somit auch bei Abwesenheit des Juvenilhormons fähig zu wachsen (vgl. Seite 236). Nichtsdestoweniger unterscheiden sie sich von den meisten anderen imaginalen Zellen — wie es auch ihrer Funktion im Organismus entspricht — dadurch, daß sie mindestens zum Großteil bereits bei den Larven voll entwickelt sind und ihre Funktion ausüben.

Die Hauptfunktion der Epidermiszellen besteht bei den Insekten in ihrer sekretorischen Tätigkeit, die in der ersten Phase eines jeden Häutungsprozesses in der Produktion der chitinolytischen Exuvialflüssigkeit, in der zweiten Phase in der chitinogenen Tätigkeit zum Ausdruck gelangt. Der histologische Charakter der Epidermiszellen und somit auch die Unterschiede in Struktur und Aussehen in der Larval-(Puppen-) und Imaginalperiode werden also vor allem von ihrer sekretorischen Aktivität bestimmt. Diese Abhängigkeit tritt nicht nur qualitativ besonders in der Struktur der Cuticula, sondern auch quantitativ in der Menge des sezernierten Sekrets in Erscheinung, die sich auch an dem Aussehen der Zellen selbst auswirkt. Die Folge ist eine bedeutende Empfindlichkeit der Epidermiszellen auf die Metamorphosehormone und auf alle geringsten Schwankungen in ihrer Aktivität. Daraus ergibt sich die große Eignung der Epidermiszellen als Objekt für die Beurteilung von Gesetzmäßigkeiten in der Wirkung der Metamorphosehormone, aber auch der Nachteil, daß sie deshalb für die Bewertung der Totalreaktion des Organismus auf diese Hormone kein verlässliches und maßgebendes Kriterium abgeben.

Mit dieser Sonderstellung der Epidermiszellen hängt ihre Beziehung zum Juvenilhormon zusammen. Obzwar das bisherige Material in dieser Hinsicht nicht genügend beweiskräftig ist, kann dennoch angenommen werden, daß sich jede einzelne Epidermis-Zelle in dieser Hinsicht wie der Organismus als Ganzes verhält, das heißt, daß ein Teil der Zelle bei Abwesenheit des Juvenilhormons abstirbt, während der restliche Teil, in dem die Anwesenheit des Gradient-Faktors vorausgesetzt wird, sich weiter entwickelt (vgl. Fig. 9). Dieser letztere Teil einer jeden Zelle behält also die Fähigkeit nicht nur zur Sekretionstätigkeit, sondern auch zur weiteren Entwicklung selbst bei der Imago.

Es ist aber bekannt, daß das Juvenilhormon nicht nur das Wachstum, sondern auch den gesamten Metabolismus und, wenn nicht unmittelbar, so doch durch Vermittlung des letzteren, notwendigerweise auch die Sekretionstätigkeit aller Zellen beeinflusst. Abgesehen davon wirkt auch das Juvenilhormon auf die Sekretionstätigkeit mittelbar dadurch ein, daß es die Länge der entsprechenden Zwischenhäutungsperiode bestimmt. Daraus ergeben sich zwei Schlüsse, welche als die gesuchte alternative Erklärung der „rückwirkenden Metamorphose“ anzusehen sind.

1. Die Unterschiede zwischen den larvalen und imaginalen Zellen, wie sie bei den einzelnen Insektenorganen bekannt sind, werden nur zum Teil

von der Differenzierung der Epidermis zwischen den beiden Stadien (bzw. von der Verteilung des Gradient-Faktors) bestimmt. Zu dem keineswegs bedeutungslosen anderen Teil sind sie durch die von der Differenzierung unabhängige Reaktion der gegebenen Gewebe auf das Juvenilhormon bedingt.

2. Während die Veränderungen in der Differenzierung der gegebenen Zelle im Metamorphoseverlauf definitiv sind, bleiben die durch Wirkung des Juvenilhormons hervorgerufenen Veränderungen unter Voraussetzung gleicher Nahrungsverhältnisse nur von dem Juvenilhormon abhängig und sind daher in größerem oder geringerem Ausmaße reversibel. (Vgl. auch S. 478).

Auch wenn diese Schlußfolgerung erst an einem umfangreicheren Material von verschiedenen Insektenarten nachgeprüft werden muß, so kann dennoch bereits festgestellt werden, daß sich die beobachteten Erscheinungen der „rückwirkenden Metamorphose“ auf diese oder ähnliche Weise restlos erklären lassen.

Wenn WIGGLESWORTH (1954) das Metamorphosegeschehen in die Kategorie des Polymorphismus einreicht, so gibt der Verfasser der engeren Auffassung dieses Begriffs den Vorzug, der in der zoologischen Literatur ziemlich verbreitet ist. Nach dieser umfaßt der Polymorphismus alle jene zahlreichen Fälle, in denen bei der betreffenden Art zwei oder mehrere verschiedene Adultformen vorkommen (Geschlechts-, Saison-, Kastendimorphismus oder Polymorphismus u. v. a.)<sup>1)</sup>. In diesem Sinne ist allerdings der Polymorphismus eher ein Sonderfall der Metamorphose als umgekehrt. Die Metamorphose wird dabei, wie bereits gesagt wurde, als Bestandteil oder letzter Abschnitt der gesamten Formenentwicklung angesehen und unterscheidet sich von den anderen Abschnitten der Ontogenese im wesentlichen nur in Folge der Einwirkung des Juvenilhormons.

Der Unterschied zwischen beiden Auffassungen scheint von einem lediglich terminologischen Charakter zu sein, doch reichen seine Folgen tiefer und machen sich auch in solchen Fragen geltend, wie zum Beispiel der Standpunkt zur Berlese-Jeschikov-Theorie, über die WIGGLESWORTH schreibt „This approach to the problem of metamorphosis . . . may have a certain value for descriptive purposes; but is very different from the conception of insect growth that comes from a study of developmental physiology.“ Der Verfasser erachtet dagegen in den Erkenntnissen von den Metamorphosehormonen und vor allem in der Funktionserklärung des Juvenilhormons eine wunderbare Bestätigung der rein morphologischen Konzeption von BERLESE und JESCHIKOV durch neue physiologische Gesichtspunkte.

In letzter Zeit wurden von einigen Seiten Einwände gegen die morphologische Theorie von BERLES und JESCHIKOV, mit deren wichtigsten Schlüssen

<sup>1)</sup> Oder, viel seltener, zwei verschiedene Formen eines und desselben jüngeren Entwicklungsstadiums.

sich die hier erörterte Theorie identifiziert (vgl. HINTON, 1948; WILLIAMS, 1952; WIGGLESWORTH, 1954; SNODGRASS, 1954 u. a.) erhoben. Man kann vielleicht mit der Formulierung JESCHIKOVS „the larva is merely a free living embryo“ [zitiert nach SNODGRASS, 1954], deren Ursprung wahrscheinlich schon bei WILLIAM HARVEY (1654) zu finden ist nicht übereinstimmen. Die Bezeichnung Embryo wird nämlich nicht für ein bestimmtes Stadium der Formenentwicklung, sondern ganz allgemein nur für jenen Abschnitt in der Ontogenese verwendet, der innerhalb der Eihüllen bzw. des Mutterorganismus verläuft, und zwar ohne Rücksicht auf den Grad der Kompliziertheit, den er in seiner Entwicklung erreicht; so wird z. B. die Naupliuslarve der Crustacea oder die cyclopoide Larve einiger parasitischer Hymenopteren allgemein als Larve angesehen, obzwar sie sich auf einer viel niedrigeren Stufe der Formenentwicklung befindet als z. B. das oligopod Stadium der Embryogenese bei Heterometabolen. Wenn aber in der angeführten Formulierung der Begriff „Embryo“ durch die genauere Bezeichnung „morphologisches (oder morphogenetisches) Stadium, das die Exopterygoten bereits in der Embryonalperiode erreichen“, ersetzt wird, so fällt alles weg, womit man nicht übereinstimmen könnte. Wir können uns dann der Bewunderung jener Vollkommenheit nicht verschließen, mit der dieser aus bloßen Beobachtungen und Vergleichen abgeleitete Schluß von den neuen physiologischen und experimentellen Erkenntnissen bestätigt wird. Und wenn SNODGRASS entgegen dem Schluß von JESCHIKOV, daß die Puppe „als Resultat des Zusammenfließens aller nymphalen Altersstufen erscheint“ argumentiert, daß „the pupa itself sufficiently refuses this theory; it gives no evidence of being a composite stadium since its external structure once formed remains unchanged“, so kann nur konstatiert werden, daß er sich eine ähnliche Ungenauigkeit zuschulden kommen läßt, die er vordem an JESCHIKOV ausgesetzt hat (bzw. Umtausch des Wortes „embryonales Stadium der Morphogenese“ durch „Embryo“). Er vermengt nämlich zwei verschiedene Erscheinungen: 1. das gegebene Stadium der Formenentwicklung und 2. ihre Anpassung an die Lebensbedingungen der gegebenen Entwicklungsperiode bei der gegebenen Gruppe von Lebewesen, mit der auch die Häutungszahl im Verlauf dieses Stadiums in Zusammenhang steht. Während aber eine ähnliche formale Ungenauigkeit bei JESCHIKOV nicht im Widerspruch zur prinzipiellen Richtigkeit seiner Behauptung steht, kann dies nicht über SNODGRASS Ansicht gesagt werden. Denn der Häutungsprozeß, auch wenn er mit der Formenentwicklung in engem gegenseitigem Zusammenhang steht, ist nichtsdestoweniger ein völlig selbständig verlaufender Prozeß. Die Häutungszahl bildet also im gegebenen Fall vom phylogenetischen Standpunkt aus eine völlig untergeordnete Eigenschaft, die nicht als Kriterium angesehen werden kann.

Zum Unterschied von der Gradient-Faktor-Theorie erblicken die Autoren einiger neuerer Arbeiten in dem Hormon der Thorakaldrüsen den Hauptfaktor der Formendifferenzierung. So schreibt z. B. WILLIAMS (1952): „As

an agent that strikes at the heart of the morphogenetic mechanism, the growth and differentiation hormone is of obvious interest“.

In Wirklichkeit liegen jedoch keine Beobachtungen vor, die darauf hinweisen würden, daß das Hormon der Thorakaldrüsen unmittelbar selektiv auf das Wachstum imaginaler Körperteile wirken würde und das es auf die Differenzierung einen anderen Einfluß ausübt als den eines bedingenden Faktors (wie z. B. Sauerstoff oder geeignete Temperatur). Einen Grund zur Voraussetzung des unmittelbaren Einflusses auf die Differenzierung bietet nicht einmal die unlängst von WILLIAMS (1951) gemachte Beobachtung über die positive Wirkung der dieses Hormon enthaltenden Hämolymphe auf die Spermatogenese in vitro bei Spermatozyten diapausierender Puppen von *Platysamia cecropia*. Auch in diesem Falle bedeutet die Beigabe von mormon nur die Ergänzung eines unentbehrlichen Faktors, ohne daß sie irgendwie in das Prinzip der Differenzierung eingreifen würde. Gegen die Verallgemeinerung der Schlüsse von WILLIAMS spricht ferner der Umstand, daß auch bei anderen Schmetterlingsarten mit pupaler Diapause ein Teil der Genitalzellen schon vor dem Beginn der Diapause ausreift (NOVÁK, 1954 b). Es ist auch bekannt, daß in einigen Fällen die Spermatogenese in physiologischer Lösung fortschreitet (vgl. BĚLAŘ, 1929, BUCKLIN, 1953 u. a., vgl. S. 236).

Einen der schwerwiegendsten Belege für die Richtigkeit der Erklärung, die sich aus der Gradient-Faktor-Theorie für die Wirkung des Juvenilhormons ergibt (NOVÁK 1951 b; vgl. Seite 224), erbrachten die Ergebnisse der unlängst von WIGGLESWORTH (1952 b) vorgenommenen Untersuchungen über die „Hormonalbalance“ bei jüngeren Nymphen von *Rhodnius prolixus* wenn sie auch nicht in diesem Sinne erklärt wurden. Sie haben unter anderem gezeigt, daß in einer frisch gehäuteten Nymphe des V. (vorletzten) Instars in Parabiose mit einer Nymphe desselben oder jüngeren Instars gebracht, die imaginalen Körperanteile (Flügelstummel, Ansätze der Genitalanhänge) nach der darauffolgenden Häutung weniger entwickelt sind als bei der normalen Nymphe des V. Instars. Dadurch wird der Schluß eindeutig bestätigt, daß sich das Wachstum in jedem Instar aus einer Anfangsperiode des ungleichmäßigen Wachstums und aus der nachfolgenden Periode des gleichmäßigen Wachstums zusammensetzt. Die vorzeitige Herbeiführung einer wirksamen Konzentration des Juvenilhormons bewirkt als Folge eine frühere Unterbrechung des ungleichmäßigen Wachstums zum Vorteil des gleichmäßigen.

Dagegen wendet WIGGLESWORTH (l. c., p. 622) unter Berufung auf die Arbeit des Verfassers über die Gradient-Faktor-Theorie (NOVÁK, 1951 a) ein, daß hier die Beziehung zwischen dem relativen Volumen der Corpora allata und dem Volumen der Hämolymphe nicht entscheidend ist, weil sich in seinen Versuchen das Ergebnis unabhängig davon einstellte, ob er der ersten Nymphe (im frisch gehäuteten IV. Instar) ihre eigenen Corpora allata beließ oder sie entfernte. Er schließt daraus, daß einerseits das

Corpus allatum des II. Instars dazu angepaßt ist, die Konzentration des Juvenilhormons in der Hämolymphe im III. Instar auf ein höheres Niveau als im folgenden Instar, zu steigern und hier zu erhalten, andererseits, daß hier „timing of the secretion“ einen wichtigen Faktor vorstellt.

Dazu wäre zu bemerken: 1. Die erwähnte Beobachtung ist keinesfalls im Widerspruch zu der Erklärung auf Grund der Gradient-Faktor-Theorie, wenn beachtet wird, daß a) die minimale Konzentration des Juvenilhormons in jedem Instar zur Zeit der maximalen Aktivität der Corpora allata notwendigerweise wesentlich überschritten wird. Es liegt somit kein Grund vor, warum die in dieser Periode des jüngsten Instars produzierte Menge allein zur Erzielung einer minimalen wirksamen Konzentration bei beiden Individuen nicht hinreichen sollte. b) Die Tätigkeit des wirtseigenen Corpus allatum wird durch das implantierte Corpus allatum unterdrückt, wie erstmalig PFLUGFELDER (1939) und nach ihm andere gezeigt haben (vgl. Seite 223), so daß sich seine Wirkung sowieso nicht geltend machen könnte. 2. Wie immer auch die Auslegung des Wortes „timing“ verschieden sein mag, es ist gerade in dieser Erscheinung (das heißt der Verspätung der Einwirkung des Juvenilhormons) jener Einfluß auf den Augenblick der erreichten minimalen wirksamen Konzentration im Blut zu erblicken, in dem nach der Gradient-Faktor-Theorie das sich verringernde Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen der Corpora allata und dem Volumen der Hämolymphe (bzw. des Körpers) zum Ausdruck gelangt (vgl. Seite 234 und NOVÁK, 1951 b, Seite 34).

Der Umfang der vorliegenden Arbeit läßt eine Erörterung weiterer widersprechender Beobachtungen nicht zu. Ihre Erklärung in Übereinstimmung mit der GF-Theorie ergibt sich aber aus den hier vorgelegten Angaben. Die konkreten Einwendungen von HINTON (1953) gegen die Gradient-Faktor-Theorie, mit denen nicht übereingestimmt werden kann, wurden bereits in einer besonderen Abhandlung diskutiert (NOVÁK 1955 c).

Abgesehen von den hier angeführten und einigen wenigen anderen Fällen, können die Ergebnisse der seit der ersten Veröffentlichung der Gradient-Faktor-Theorie (NOVÁK, 1951 a, b) publizierten Arbeiten durchwegs als weitere Argumente angesehen werden, die für ihre Richtigkeit sprechen, auch wenn die Theorie dem größten Teil ihren Autoren unbekannt war, so daß sie in diesem Sinne auch nicht ausgelegt werden konnte.

#### Schlußbemerkung

Es gab Zeiten, da auch hervorragende Naturwissenschaftler der Vergangenheit sich vor dem Rätsel beugten, das in dem Problem der Insektenverwandlung für das menschliche Denken sich verborgen hielt. Vor dreihundert Jahren hatte der bekannte Englische Forscher THOMAS BROWN (1935) in einer Arbeit, in der er die Verwandlung bei den Schmetterlingen behandelte, geschrieben: „Diese wunderbaren und mystischen Verwandlungen, welche ich bei dem Seidenspinner beobachtete, verwandelten meine

Philosophie in Frömmigkeit. In diesen Schöpfungen der Natur, die den Verstand in Verlegenheit zu bringen scheinen, ist etwas Göttliches, etwas, was mehr in sich verbirgt, als das Auge des flüchtigen Beobachters aufzudecken vermag.“ Auch in den Arbeiten vieler Wissenschaftler der Gegenwart finden wir noch Nachklänge einer ähnlichen Stellungnahme zu den bisher ungelösten Fragen der Insektenverwandlung. So beschließt z. B. einer der hervorragendsten Forscher auf dem Gebiet der Metamorphosehormone in den Vereinigten Staaten, C. M. WILLIAMS (1952), seine zusammenfassende Abhandlung über die Metamorphose mit den Worten WILLIAMS HAREVS aus dem 17. Jahrhundert: „Und so bleibt dieses Problem außerhalb der Reichweite und Fähigkeit unseres Denkens und Begreifens.“ Und V. B. WIGGLESWORTH, einer der ersten und bedeutendsten Fachmänner auf diesem Gebiet überhaupt, sagt im Jahre 1951 am Schluß seiner Übersicht über die neuesten Arbeiten seines Faches: „Das Geheimnis, das die Erscheinung der Metamorphose umgibt, ist mit diesen Beobachtungen noch lange nicht gelüftet“ und beschließt seine Arbeit mit den oben zitierten Worten THOMAS BROWNS.

Der Verfasser dieser Übersicht, die im Hinblick auf diese Zielsetzung vielleicht allzu kurz gefaßt ist, war bestrebt aufzuzeigen, daß für den Biologen der Gegenwart mit der Hilfe seiner modernen Forschungstechnik und mit dem Rüstzeug der wissenschaftlichen Weltanschauung die mit der Insektenverwandlung verbundenen Fragen aufhören ein unlösbares Rätsel zu sein und daß im Gegenteil diese Probleme zum Schlüssel werden für die Lösung eines der grundlegendsten Probleme in der lebendigen Natur, des Problems der Formenentwicklung des Lebewesens. Das bedeutet allerdings nicht, daß der größte Teil der Lösung dieses Problems bereits hinter uns liegt. Es kann aber gesagt werden, daß erst das Lüften des Schleiers, der bisher geheimnisvoll die Frage der Insektenmetamorphose verdeckte, uns gezeigt hat, wie viele konkrete Forschungsarbeiten beschreibender, experimenteller und wertender Art vollbracht werden müssen, damit wir den neuerlich erblickten Horizont erreichen.

#### Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit ermöglicht eine einheitliche Erklärung des Wesens und der Entstehung der Insektenmetamorphose. Sie beruht auf der vom Verfasser vorausgesetzten Existenz eines für das Wachstum unentbehrlichen Faktors von der Art des Desmo-Hormons, der als Gradient-Faktor bezeichnet wird. Die Art seiner Verteilung im Larvenkörper bildet die Ursache der im Metamorphoseverlauf eintretenden Formenveränderungen. Aus dem vom Verfasser erbrachten Beweis der Ordnungs-Unspezifität des Juvenilhormons ergibt sich die Identität der wichtigsten stofflichen Faktoren, die im Verlauf der postembryonalen Entwicklung zur Geltung gelangen, und damit auch die Möglichkeit, die bei den verschiedensten Insektenarten gewonnenen Erkenntnisse für die Aufstellung einer Gesamtkonzeption zu verwenden.

Nach einem Überblick über die wichtigsten Erkenntnisse, auf welche sich diese Theorie aufbaut, erklärt der Verfasser ihre grundlegenden Thesen und bringt im wesentlichen die Zusammenfassung einiger seiner früheren Arbeiten, die er mit Erkenntnissen

ergänzt, die sich im Verlauf von fünf Jahren seit der Veröffentlichung der ersten Grundrisse in der Weltliteratur angesammelt haben. Nachdem er die Möglichkeit aufgezeigt hat, wie diese Konzeption bei der Erklärung einiger bisher nicht gelöster Fragen der Entwicklung von Pterygoten angewendet werden kann (Entstehung des Juvenilhormons, Puppenstadiums, Entstehung der wichtigsten Abweichungen in der Entwicklung u. a.), wendet er sich der Diskussion einiger Ergebnisse von Arbeiten über die Metamorphosehormone vom Standpunkt der Gradient-Faktor-Theorie zu.

Die Hauptthese der Gradient-Faktor-Theorie der Insektenverwandlung kann kurz folgendermaßen zusammengefaßt werden: Die einzelnen Körperteile der Insektenlarve können nach ihrem Verhalten im Metamorphoseverlauf in zwei Gruppen eingeteilt werden, und zwar in larvale Anteile, die in der Verwandlungsperiode aufhören zu wachsen und gewöhnlich teilweise oder ganz der Histolyse unterliegen, und in imaginale Anteile mit einer gesteigerten Intensität des Wachstums.

Das Wesen der Verwandlung besteht im Übergang vom gleichmäßigen (isometrischen, harmonischen) Wachstum der Larvalperiode zum ungleichmäßigen (allometrischen, disproportionalen) Wachstum. Die Ursache dieses Überganges liegt in der Unfähigkeit larvaler Körperanteile, bei Abwesenheit des in den Corpora allata gebildeten Juvenilhormons zu wachsen. Als Ursache dieser Unfähigkeit zum Wachstum wird der Mangel ihres eigenen Gradient-Faktors angesehen, d. i. eines für das Wachstum unentbehrlichen Stoffes von der Art des Desmo-Hormons. Körperanteile, welche keinen eigenen aktiven Gradient-Faktor besitzen, sind unfähig zu wachsen, sofern dieser Mangel nicht durch das Juvenilhormon aus der Hämolymphe kompensiert wird.

Die Verteilung des Gradient-Faktors ist die Hauptursache der Formenveränderungen bei Abwesenheit des Juvenilhormons. Die gesteigerte Intensität des Wachstums imaginaler Anteile im Verwandlungsablauf ist nur eine mittelbare Folge der Verbesserung ihrer Ernährung dadurch, daß der Verbrauchsanteil der larvalen Anteile wegfällt (Gesetz der inneren Verbrauchskorrelation, vgl. S. 231). Der zur Zeit der Verwandlung den imaginalen Körperanteilen zur Verfügung stehende Vorrat wird dabei noch um die Masse der histolytierten larvalen Anteile erhöht.

Aus der Voraussetzung des Gradient-Faktors ergibt sich auch eine einfache Erklärung für den Wirkungsmodus des Juvenilhormons. Dieses Hormon verlängert für die Dauer seiner Wirkung des Wachstum larvaler Körperanteile, welche den Gradient-Faktor nicht besitzen und bereits am Ende der Embryonalperiode absterben würden, und verwandelt somit das ungleichmäßige Wachstum der Embryonalperiode in das für die ganze postembryonale Periode bezeichnende gleichmäßige Wachstum. Die anderen zwei Metamorphosehormone, das Hormon der neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis (Aktivationshormon) und das Hormon der Thoraxdrüsen (Häutungshormon), sind zwar eine unerläßliche Bedingung für das normale Wachstum, greifen aber zum Unterschied vom Juvenilhormon nicht in das Prinzip der Formenentwicklung ein.

Da jedoch das Juvenilhormon durch die exkretorische Tätigkeit der Malpighischen Schläuche ständig aus der Hämolymphe entfernt wird, bedeutet ein jeder Stillstand in seiner Produktion gleichzeitig ein Absinken seiner Menge in der Hämolymphe unter die minimale wirksame Konzentration. Dies tritt in der Zeit um jede Häutung ein. Deshalb dauert es zu Beginn eines jeden Instars nach Wiederaufnahme der Tätigkeit der Corpora allata immer einer gewissen Zeit, bis die minimale wirksame Konzentration wieder erreicht wird. Bis dahin können nur die den Gradient-Faktor enthaltenden Körperteile wachsen, weshalb das Wachstum des Körpers als Ganzes ungleichmäßig (allometrisch) ist. Es zerfällt also die Wachstumsperiode in jedem Instar in eine Anfangsperiode des ungleichmäßigen Wachstums unter dem Einfluß des Gradient-Faktors und in die darauffolgende Periode des gleichmäßigen Wachstums unter dem Einfluß des Juvenilhormons.

Da die Menge des Juvenilhormons, die während einer Zeiteinheit in eine volumetrische Einheit der Hämolymphe ausgeschieden wird, unter anderem auch von der



Oberfläche der Corpora allata abhängt, die mit dem Quadrat wächst, während das Körpervolumen mit dem Kubus zunimmt, so tritt die minimale wirksame Konzentration in jedem folgenden Instar immer etwas später ein. Dieser Effekt wird noch dadurch verstärkt, daß sich das Volumen der Corpora allata wesentlich langsamer vergrößert als das Totalvolumen des Körpers. Da ferner diese Beziehung nicht in gleichem Ausmaße für das Wachstum der Spender des Aktivations- und Häutungshormons gilt, ergibt sich als Folge, daß die Periode des ungleichmäßigen Wachstums sich in jedem folgenden Instar auf Kosten der Periode des gleichmäßigen Wachstums verlängert. So entsteht früher oder später ein Instar, in dem die minimale wirksame Konzentration des Juvenilhormons überhaupt nicht mehr erreicht wird. Dieses Instar ist dann das letzte und sein Ergebnis ist die Verwandlung. Die Anzahl der Larvalinstare ist somit bei jeder Art durch das Verhältnis zwischen dem Ansteigen der Produktion des Juvenilhormons und dem Wachstum des Körpers gegeben.

Die Gradient-Faktor-Theorie erachtet in Übereinstimmung mit der früheren morphologischen Theorie von BERLESE-JESCHIKOV die Verwandlung als letzten Abschnitt der embryonalen Formenentwicklung, der an das Ende der postembryonalen Entwicklung verschoben ist, und erblickt die Ursache dieser Verzögerung in der Wirkung des Juvenilhormons. Die Besonderheit der Unterklasse der Pterygoten bilden somit nicht die Formenveränderungen in der Verwandlungsperiode, sondern das gleichmäßige Wachstum in der Larvalperiode, womit sie sich auch von den anderen Gliederfüßlern unterscheidet. Es muß daher die Ursache für die Entstehung der Pterygoten in der Entwicklung des Juvenilhormons gesucht werden. Auf Grund der übereinstimmenden Wirkung von Juvenilhormonen und Gradient-Faktor (d. i. Aktivierung des Wachstums) wurde die Vermutung ausgesprochen, daß sich das Juvenilhormon in der Phylogenese der Pterygoten als ein in der Hämolymphe lösliches Element des Gradient-Faktors der neu entstandenen Corpora allata entwickelt hat. Die Bedeutung, welche der Entstehung des Juvenilhormons für die Entwicklung der heute riesigen Gruppe der Pterygoten zukommt, kann mit Recht mit jener Bedeutung verglichen werden, welche die Entstehung der Homöothermie für die Entwicklung der Vögel und Säuger die Lebendgebürtigkeit für die Säuger und andere Arromorphosen (im Sinne von SEVERCOV) besitzen.

Gestützt auf die Gradient-Faktor-Theorie, verhält sich der Verfasser zu der von РОУАРКОВ und HINTON entwickelten Theorie über die Entstehung des Puppenstadiums ablehnend und betont zum Unterschied von dieser die Unentbehrlichkeit einer zweifachen Häutung in der Metamorphosenperiode, das ist nach beendeter Differenzierung der Imaginalscheiben. In Übereinstimmung mit seiner Erklärung des Wirkungsmodus des Juvenilhormons beleuchtet der Verfasser auch den Zusammenhang zwischen der inneren Anlage der Imaginalscheiben und dem Vorkommen des Puppenstadiums bei Endopterygoten und bespricht die abweichenden Ansichten anderer Autoren.

Voraussetzung des Gradient-Faktors und die Klarlegung der Funktion des Juvenilhormons erbringt auch einen neuen Gesichtspunkt für die Beurteilung von experimentellen und natürlichen Entwicklungsstörungen, die als Metathetelie und Prothetelie bezeichnet werden. Der Verfasser führt die neuen Kategorien der progressiven und regressiven Heterochronien ein und unterscheidet zwischen progressiver und regressiver Metathetelie und progressiver und regressiver Prothetelie. Er schlägt vor, die Kategorie der Hysterotelie den Störungen nicht hormonaler Herkunft vorzubehalten und zeigt die Möglichkeit, einige dieser Störungen mit den Störungen in der räumlichen und zeitlichen Verteilung des Gradient-Faktors zu erklären. Er verweist ferner darauf, daß einige Ausnahmefälle der Metamorphose (Polymetabolie, Hypermetamorphose, regressive Metamorphose) als kleine erbliche Abweichungen in der Wirkung der Metamorphosehormone erklärt werden können.

Im Schlußteil der Arbeit werden Ergebnisse von einigen Arbeiten der letzten Zeit über Metamorphosehormone diskutiert, die in scheinbarem Widerspruch zur Gradient-Faktor-Theorie stehen, und die Übereinstimmung von Erkenntnissen der letzten fünf Jahre mit den Voraussetzungen dieser Theorie festgestellt.

Literatur<sup>1)</sup>

- AGRELL, I., A contribution to the histolysis-histogenesis problem in insect metamorphosis. *Acta physiol. scand.*, **23**, 179—86, 1951.
- ARVY, L. & GABE, M., Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales de quelques Odonates. *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, **14**, 345—74, 1952.
- BALAZUC, J., La tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation sur *Tenebrio molitor* L. *Mem. Mus. Nat.* **25**, Paris, 1948.
- BERLESE, A., Intorno alle metamorfosi degli insetti. *Redia*, **9**, 124—136, 1913.
- BĚLAŘ, K., Arch. Entw. mech., Die Spermatocyten in *Chorthippus (Orthoptera)*, **118**, 359—484, 1929.
- BODENSTEIN, D., Investigations on the reproductive system of *Drosophila*. *J. Exp. Zool.*, **104**, 101—52, 1947.
- , Studies on the humoral mechanism in growth and metamorphosis of the cockroach *Periplaneta americana*. I. Transplantations of integumental structures and experimental parabioses. *J. Exp. Zool.*, **123**, 189—232, 1953. II. The function of the prothoracic gland and the corpus cardiacum, I. c., 413—33, 1953. III. Humoral affects on metabolism. *Biol. Bull., Woods Hole*, **124**, 105—115, 1953.
- , The role of the hormones in moulting and metamorphosis. In: *Insect Physiology*, p. 879—934, New York, 1953.
- BOUNHIOL, J. J., Métamorphose après ablation des corpora allata chez le ver à soie (*Bombyx mori*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **203**, 1182—1184, 1936.
- , Métamorphose prématurée après ablation des C. allata chez le jeune ver à soie. *R. C. Acad. Sci. Paris*, **205**, 175—177, 1937.
- , Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. Biol. Suppl.*, **24**, 1—199, 1938.
- BUCKLIN, D. H., Termination of diapause in grasshopper embryos cultured in vitro. *Anat. Rec.*, **117**, 539, 1953.
- BUTENANDT, A. & KARLSON, P., Über die Isolierung eines Metamorphose-Hormons der Insekten in kristallisierter Form. *Z. Naturf.* **9b**, 389—391, 1954.
- CAZAL, P., Les glandes endocrines-rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). *Bull. Biol. Suppl.*, **32**, 1—227, 1948.
- DETINOVA, T. S., Vlivanie želez vnutrennej sekrecii na sozrevanije polovych produktov u malarijnovo komara. a) *Zool. Žurn.*, **24**, 291—298, 1945, b) *Zool. Žurn.*, **33**, 1178—1194, 1954.
- DEWITZ, J., Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. II. *Arch. Anat. Physiol., Abt. Physiol. Suppl.*, 389—415, 1905.
- , Bedeutung der oxydierenden Fermente (Trypsinase) für die Verwandlung der Insektenlarven. *Zool. Anz.*, **47**, 123—4, 1916.
- , Experimentelle Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. *Zool. Jb. Physiol.*, **41**, 245—334, 1924.
- DOSKOČIL, JANDA & WENIG, Gesamtstoffwechsel der Insekten. *Věst. čs. zool. spol.*, **16**, 1—2, 33—42, 1952.
- DÜRKEN, B., Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden, *Zeitschr. wiss. Zool.*, **87**, 435—550, 1907.
- FEDOTOV, D. M., Funkcionalnyje izmenenija imago vrednoj čerepašky Eurygaster integriceps. Put. godičnomu cykle, *Izv. Ak. Nauk. SSSR (Biol.)*, **4**, 325—353, 1946.
- FUKUDA, S., Induction of pupation in silkworm by transplanting the prothoracic gland. *Proc. Imp. Acad. Japan*, **16**, 414—16, 1940.

<sup>1)</sup> Es werden nur die in der Abhandlung zitierten Arbeiten angegeben. Ein erschöpfendes Verzeichnis der Literatur wird in den Monographien von PFLUGFELDER (1952) und WIGGLESWORTH (1954) angeführt.

- FUKUDA, S., Role of the prothoracic gland in differentiation of the imaginal character in the silkworm puppa. Annot. Zool. Japan, **20**, 1, 1941.
- , The hormonal mechanism of larval moulting and metamorphosis in the silkworm. J. Fac. Sci. Tokyo Univ., Sec. IV., **6**, 477—532, 1944.
- HACHLOW, V., Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge. Arch. Entw. mech., **125**, 26—49, 1931.
- HANSTRÖM, B., Hormones in Invertebrates. C. Oxford, 1939.
- , Three principal incretory organs in the animal kingdom Bull. Biol. Suppl., **33**, 182—209, 1949.
- HARVEY, W., Generazione Animalium., Exerc. XLV and L., Amsterdam, 1651.
- HENSON, H., The theoretical aspect of insect metamorphosis. Biol. Rev., **21**, 1—14, 1946.
- HINTON, H. E., On the origin and function of the pupal stage. Trans. R. Ent. Soc. Lond., **99**, 395—409, 1948.
- , The initiation, maintenance and rupture of diapause: A new theory. Entomologist, **86**, 279—91, 1953.
- JEŽIKOV, I. I., Zur Frage der Entstehung der vollkommenen Verwandlung. Zool. Jahrb., Anat., **50**, 601—650, 1929.
- , Metamorphose, Cryptometabolie und direkte Entwicklung. Zool. Anz., **114**, 141—152, 1936.
- , O rannych embryonalnych stadijach i jich svjazy s typami postembryonalno razvitija u nasekomych. Dokl. Ak. Nauk. SSSR, **28**, 1940.
- IMMS, A. D., A General Textbook of Entomology, Sixth edition, London, 1946.
- JEANNEL, R., L'évolution des insectes. In: P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, **11**, Paris, 1949.
- JONES, B. M., Activity of the incretory centres of *Locusta pardalina* during embryogenesis: Function of the prothoracic glands. Nature, London, **172**, 551, 1953.
- KARAWAJEW, V., Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Zeitschr. wiss. Zool., **64**, 385—478, 1898.
- KARLSON, P., Biochem. Probleme der Insektenmetamorphose. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen 1954, Zool. Anz., 18. Supplementbd., p. 68—85, 1955.
- KARPIŇSKI, J. J., Novaja teorija rozvitija nasekomych. Acta Soc. Ent. Čs., **51**, 31—52, 1954.
- KOPEČ, S., Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. Biol. Bull. Woods Hole, **42**, 223—42, 1922.
- KÜHN, A. & PEPHO, H., Die Reaktion der Hypodermis und der Versonschen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei *Ephestia kühniella*. Biol. Zbl., **58**, 12—51, 1938.
- LAUFBERGER, V., Die biologische Bedeutung der inneren Secretion. Čas. lék. ces., **64**, 806, 1925.
- L'HÉLIAS, C., Role des c. alata dans le métabolisme des glucides, de l'azote et des lipides chez le phasme *Dixippus morosus*. C. R. Acad. Sci. Paris, **236**, 2164—6, 2489—91, 1953 a, b.
- MARTYNOV, A. B., Očerki geologičeskoj istorii i fylogenii otrjadov nasekomych (Pterygota), I. Paleopterygota i Neoptera-Polyneoptera. Tr. Paleont. Ist. Ak. Nauk. SSSR, **7**, 1—127, 1938.
- MAUSER, F., Synchrone Metamorphose deplantiertor Vorderbeine mit dem Wirtstiere *Dixippus morosus* Br. et Redt. Biol. gen., **14**, 179—211, 1938.
- MELLANBY, K., Diapause and metamorphosis of the blowfly, *Lucilia sericata* Meig., Parasitology, **30**, 392—402, 1938.
- MENDES, M. V., Histology of the corpora allata of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, : Saltatoria), Biol. Bull. Woods Hole, **94**, 194—207, 1948.
- NOVÁK, V. J. A., Eine nicht publizierte Mitteilung. Cambridge, 1949.
- , New aspects of the metamorphosis of insects. Nature, **167**, 132—3, 1951 a.

- NOVÁK, V. J. A., The metamorphosis hormones and morphogenesis in *Oncopeltus fasciatus* Dal., Věst. Čs. Zool. Spol., **15**, 1—47, 1951 b.
- , The growth of the corpora allata during the postembryonic development in Insects., Věst. Čs. Zool. Spol., **18**, 98—133, 1954 a.
- , Eine nicht publizierte Beobachtung. Praha, 1954 b.
- , To the knowledge of the mechanism conditioning the development of the ventral black pattern in the abdomen of the bug *Oncopeltus fasciatus* Dal., Věst. Čs. Zool. Spol., **19**, 233—246, 1955 a.
- , Die Frage der Formenentwicklung der Tiere aus dem Standpunkt der Erkenntnisse über die Metamorphosehormone der Insecten. (Gradient-Factor Theorie der Morphogenese) Čs. Biologie, **4**, 566—574, 1955 b. (Tschechisch).
- , The question of the gradient-factor and its function in insect metamorphosis. Beitr. Ent., **5**, 457—461, 1955 c.
- , The question of the origin and evolution of the metamorphosis in insects from the point of view of the findings on the metamorphosis hormones. (Tschechisch, Engl. Zusammenf.), Acta Soc. Ent. Čech., 1955, im Druck.
- NELSON, J. A., The embryology of the Honey-Bee, Princeton, 1915.
- OEBENBERGER, J., Entomologie I., Praha, Nakl. ČsAV, 1952.
- PÉREZ, C., Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. Sci. Fr. Belg., **37**, 195—427, 1902.
- , Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora* Mg.) Arch. Zool., **4**, 1274, 1910.
- , (Histological changes in metamorphosis : *Formica*, *Calliphora*, *Polistes*) Mém. Cl. Sci. Acad. Roy. Belg., **3**, 1—103, 1911.
- PERKINS, R. C. L., Leaf-Hoppers and their natural enemies (Pt. III. Stylopipea), Hawaiian Sugar Pl. Assoc. Bull., **1**, 3, 1905.
- PFEIFER, I. W., Experimental study of the function of the corpora allata in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. J. Exp. Zool. **82**, 439—461, 1939.
- , The influence of the corpora allata over the development of nymphal characters in the grasshoppers *Melanoplus differentialis*. Trans. Connect. Ac. Art. Sci., **36**, 489—515, 1945 a.
- , Effect of the corpora allata on the metabolism of adult female grasshoppers. J. Exp. Zool., **99**, 183—233, 1945 b.
- PELUGFELDER, O., Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und cardiaca von *Dixippus morosus* Br. Z. wiss. Zool., **149**, 477—512, 1937.
- , Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei *Dixippus morosus*. Z. wiss. Zool., **152**, 384—408, 159—84, 1939 a.
- , Beeinflussung von Regenerationsvorgängen bei *Dixippus morosus* durch Extirpation und Transplantation der Corpora allata. Z. wiss. Zool., **152**, 159—184, 1939 b.
- , Über die Ventraldrüsen und andere inkretorische Organe des Insectenkopfes. Biol. Zbl., **66**, 211—235, 1947.
- , Entwicklungsphysiologie der Insecten. Leipzig, 1952.
- PREPHO, H., Wachstum und totale Metamorphose in Hautimplantaten bei der Wachsmotte *Galleria melonella* L. Biol. Zbl., **58**, 356—66, 481—95, 1938 a, b.
- , Über die Lenkung der Insectenmetamorphose durch Hormone. Verh. Deutsch. Zool. Ges. (Wilhelmshaven), 62—75, 1951.
- POULSON, D. F., Chromosomal control of embryogenesis in *Drosophila*. Amer. Nat., **79**, 340—63, 1945.
- POSSOMPÉS, B., Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. Arch. Zool. exp. gen., **89**, 203—364, 1953.
- POYARKOFF, E., Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'orme). Arch. Anat. Microsc., **12**, 333—474, 1910.

- POYARKOFF, E., Essai d'une théorie de la nymphe des insectes holométaboles. Arch. Zool. exp. Gén., **54**, 221—65, 1914.
- RAHM, U. H., Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von *Sialis lutaria* L. (Megaloptera), Rev. suisse Zool., **59**, 173—237, 1952.
- SCHARRER, B., The role of the corpora allata in the development of *Leucophaea maderae*. Endocrinology, **38**, 35—45, 46—55, 1946, a, b.
- , The prothoracic glands of *Leucophaea maderae*. Biol. Bull. Woods Hole, **95**, 186—198, 1948.
- , Über neuroendokrine Vorgänge bei Insecten. Pflüg. Arch. ges. Physiol., **255**, 154—63, 1952 b.
- , Comparative Physiology of invertebrate endocrines. Ann. Rev. Physiol., **15**, 457—72, 1953.
- SCHARRER, B. & SCHARRER, B., Neurosecretion VI. A comparison between the inter-cerebralis-cardiacum-allatum system of the insects and of hypothalamo-hypophyseal system of Vertebrata. Biol. Bull. Woods Hole, **87**, 242—51, 1944.
- , Neurosecretion. Physiol. Rev., **25**, 171—81, 1945.
- SEVERCOV, A. N., Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution., Jena, 1931.
- , Sobranije sočinenij, V., 1—536, Moskva, IZD. AN SSSR, 1949.
- SMIDT, G. A., Embriologija životnych, **1** & **2**, Moskva, 1951.
- SNODGRASS, R. E., Insect metamorphosis. Smithson. Misc. Coll., **122**, no. 9. 1954.
- STRICKLAND, E. H., Some parasites of *Simulium* larvae and their effects on the development of the host. Biol. Bull. Woods Hole, **11**, 302—38, 1911.
- SVANVIC, B. N., Kurs obščij entomologii, Moskva, IZD. AN SSSR, 1949.
- THOMSEN, E., Influence of the corpus allatum on the oxygen consumption of adult *Calliphora erythrocephala* Meig. J. Exp. Biol., **26**, 137—49, 1949.
- , Functional significance of the neurosecretory brain cells and the c. cardiacum in the female blowfly *Calliphora*. J. Exp. Biol., **29**, 137—72, 1952.
- THOMSEN, M., Weismans ring and related organs in larvae of Diptera. Biol. Skr., **6**, 1—32, 1951.
- WEBER, H., Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart, 1954.
- WIEDBRAUCK-MAYER, H., Wiederholung der Metamorphose von Schmetterlingshaut. Versuche an der Wachsmotte *Galleria melonella* L. Biol. Zbl., **72**, 530—62, 1953.
- WIGGLESWORTH, V. B., The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II. Factors controlling moulting and metamorphosis. Quart. J. micr. Sci., **77**, 191—222, 1934.
- , The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. Quart. J. micr. Sci., **79**, 91—121, 1936.
- , The principles of insect physiology, London, 1939. (Fifth edition, 1953).
- , The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus*. J. exp. Biol., **17**, 201—222, 1940 a.
- , Local and general factors in the development of 'pattern' in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. Exp. Biol., **17**, 180—200, 1940 b.
- , The functions of the corpus allatum in *Rhodnius prolixus*. J. Exp. Biol., **25**, 1—14, 1948 a.
- , The thoracic gland in *Rhodnius prolixus* and its role in moulting. J. Exp. Biol., **29**, 561—570, 1952 a.
- , Hormone balance and the control of the metamorphosis in *Rhodnius prolixus*, J. Exp. Biol., **29**, 620—31. 1952 b.
- , Metamorphosis in insects. Proc. Ent. Soc., **15**, 78—82, 1951.
- , The physiology of insect metamorphosis. Cambridge, 1954.
- 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 Woods Hole, **90**, 234—43, 1946.

- WILLIAMS, C. M., Physiology of insect diapause. II. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the giant silkworm *Platysamia cecropia*. Biol. Bull. Woods Hole, **93**, 89—98, 1947.
- , Physiology of insect diapause. III. The prothoracic glands in the Cecropia silkworm, with special reference to their significance in embryonic and postembryonic development. Biol. Bull. Woods Hole, **94**, 60—65, 1948 b.
- , Biochemical mechanism in insect growth and metamorphosis. Harvard Univ. Federat. Proc., **10**, 546—52, 1951.
- , Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the Cecropia silkworm. Biol. Bull. Woods Hole, **103**, 120—38, 1952.
- , Morphogenesis and the metamorphosis of insects. Harvey Lectures, **47**, 126—155, 1952.
- WILLIAMS, C. M. & SCHMIDT, E., Physiology of insect diapause. V. Assay of the growth and differentiation hormone of Lepidoptera by the method of tissue culture. Biol. Bull. Woods Hole, **105**, 174—187, 1953.
- ZIKÁN, J. F., Consi derações sôbre a metamorfóse dos Insétos. Rio de Janeiro, 1944.

## On the Hydrogen-ion Concentration in the Alimentary Canal of Certain Orthopteroid Insects

By U. S. SRIVASTAVA & P. D. SRIVASTAVA

Department of Zoology, University of Allahabad, India

### Introduction

There is little doubt that the hydrogen-ion concentration of the different parts of the alimentary canal is strongly related to their digestive activity and determines to a greater or lesser extent the mode of enzymatic action. There is, however, considerable divergence of opinion regarding the relationship between the hydrogen-ion concentration and the feeding habits of insects. It has been observed by some workers that within the same group different insects with different feeding habits show considerable difference with regard to the hydrogen-ion concentration in the midgut. Thus, SHINODA (1930) noted that the midgut is alkaline in the wood-eating beetles but weakly acidic in predacious ones, and GRAYSON (1955) has recently concluded that the pH reaction in the alimentary canal of Diptera is more closely related to the type of food consumed than with taxonomic relationship. At the same time, there are a number of observations that indicate a considerable degree of uniformity of pH in the midgut of different members of the same group, irrespective of the difference in the type of food and WATERHOUSE (1949) has inferred that the pH in the midgut of insects is independent of the type of the food eaten. This obviously indicates the presence of some common factor in the group which determines the midgut pH in the forms belonging to it.

With a view to clear these and other related controversies, the authors have undertaken the study of the pH of different parts of the alimentary

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Novak Vladimir Jan Amos

Artikel/Article: [Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Die Gradient-Faktor-Theorie der Insektenmetamorphose. 464-493](#)