Z. Morph. Tiere 63, 1—62 (1968)

Die Postembryonalentwicklung sekretorischer Kopfdrüsen von *Formica pratensis* Retz. und *Apis mellifica* L. (Ins., Hym.)

Werner Emmert
Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

Eingegangen am 26. April 1968

The Postembryonic Development of Exocrine Cephalic Glands of Formica pratensis Retz. and Apis mellifica L. (Ins., Hym.)

Abstract. The postembryonic development of pro-pharyngeal glands, maxillary glands, mandibular glands, post-pharyngeal glands, and labial glands of the Formicine ant *Formica pratensis* and of (hypo)pharyngeal glands, mandibular glands, and labial (post-cerebral and thoracic) glands of the honey bee, *Apis mellifica* is described. A revision of the nomenclature of Formicide exocrine cephalic glands is proposed.

Inhalt

A. Einleitung 2
B. Material und Methoden 3
C. Die Benennung der Formiciden-Kopfdrüsen 4
D. Die Entwicklung der Leydigschen Hautdrüsen 9
I. Die Entwicklung der *Formica*-Propharynxdrüsen 10
II. Die Entwicklung der *Formica*-Maxillendrüsen 16
III. Die Entwicklung der *Formica*-Mandibeldrüsen 19
IV. Die Entwicklung der Pharynx- und Mandibeldrüsen von *Apis mellifica* 25
a) Pharynxdrüsen 25
b) Mandibeldrüsen 27
E. Die Entwicklung der Postpharynxdrüsen 28
F. Die Entwicklung und Umgestaltung der Labialdrüsen 31
I. Die larvalen Labialdrüsen von *Formica pratensis* 31
a) Anatomie 32
b) Histologie und Entwicklung der einzelnen Drüsenabschnitte während des Larvenwachstums 32
c) Produktion des Spinnsekrets und Abbau der Larvaldrüse 35
II. Der Aufbau der imaginalen *Formica*-Labialdrüsen 35
a) Ausführgänge 36
b) Reservoir und Drüsenschläuche 37
III. Die Entwicklung der imaginalen Labialdrüsen (Hinterkopf- und Thoraxdrüsen) von *Apis mellifica* 42
a) Die larvalen Drüsen 42
b) Imaginale Ausführgänge, Hinterkopfdrüsen und Thoraxdrüsen-Reservoir 43
c) Sekretschläuche der Thoraxdrüsen 44

G. Diskussion der Ergebnisse 46
Zusammenfassung 54
Summary 55
Verzeichnis der Abkürzungen 57
Literatur 58

A. Einleitung

Die im Kopf mündenden sekretorischen Drüsen spielen im sozialen Leben der staatenbildenden Hymenopteren eine bedeutsame Rolle. Ihre Sekrete wirken in vielfältiger Weise: Als Verteidigungs- und Schreckstoffe (ROTH und EISNER, 1962); als chemische Auslöser typischer sozialer Verhaltensweisen: Alarmsubstanzen, Schwarmauslöser, Sexualduftstoffe, Königinnenduftstoff (HAAS, 1952; PAIN, 1961; GARY, 1962; WILSON, 1963; MASCHWITZ, 1964; HÖLLDOBLER und MASCHWITZ, 1965); als Verdauungsenzyme zur extraintestinalen Verdauung (SIMPSON, 1960; AYRE, 1963); als bestimmende Nahrungsfaktoren bei der Determination der Kasten (GÖSSWALD und BIER, 1954; REMBOLD, 1964; WEAVER, 1966) und bei der Erhaltung spezifischer Kastenmerkmale (BUTLER, 1957).

Zur Aufklärung der physiologischen Zusammenhänge trugen neben zahlreichen experimentellen Untersuchungen vor allem auch die an den imaginalen Drüsen gewonnenen anatomischen und histologischen Befunde bei (SCHIEMENZ, 1883; JANET, 1898, 1905; HESELHAUS, 1922; BUGNION, 1928; KRATKY, 1931; GÖSSWALD, 1953; BAUSENWEIN, 1960; NEDEL, 1960; u.a.). Der Aufbau des Gesamtorgans, besonders aber die Struktur- und die Größenveränderungen der verschiedenen Drüsengewebe und Zelltypen erlaubten Rückschlüsse auf funktionelle Bedeutung, Funktionswechsel und Intensität der Sekretproduktion.

Zur funktionellen Deutung der imaginalen Drüsenstruktur und histophysiologischer Befunde erscheint es in vielen Fällen notwendig, die Entstehungsgeschichte der Drüsen und ihrer einzelnen Abschnitte zu kennen. Im Gegensatz zur Anatomie der imaginalen Organe wurde die Entwicklung der sekretorischen Kopfdrüsen der sozialen Hymenopteren bisher aber nur selten und lückenhaft bearbeitet. SCHIEMENZ (1883; bei *Apis mellifica*), KARAWAIEW (1898; bei der Ameise *Lasius flavus*) und GLÖCKNER (1954; bei der Ameise *Solenopsis fugax*) untersuchten die Entwicklung der Labialdrüsen; sie gelangten zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen, die wiederum nicht mit den Befunden von KOWALEVSKY (1887) an Musciden übereinstimmen. Die Entwicklung der den „Leydigschen Hautdrüsen" angehörenden Mandibel- und Pharyngealdrüsen von *Apis mellifica* wurde von LUKOSCHUS (1956, 1962a) beschrieben; seine Resultate lassen sich aber nicht mit denen

vergleichen, die STABENAU (1952) an den Versonschen Drüsen des Seidenspinners *Bombyx mori* erhielt.

Diese differierenden Befunde ließen es im Anschluß an die histologischen und histochemischen Untersuchungen von BAUSENWEIN (1960) ratsam erscheinen, die Morphogenese einiger sekretorischer Kopfdrüsen neu zu bearbeiten. Hierzu wurde die von BAUSENWEIN verwendete Wiesenameise *Formica pratensis* und zum Vergleich die Honigbiene *Apis mellifica* gewählt. Die vorliegende Arbeit wird — nach einer Revision der Nomenklatur der Formiciden-Kopfdrüsen — die Entwicklung einiger Leydigscher Hautdrüsen, der tubulösen *Formica*-Postpharynxdrüsen und der Labialdrüsen behandeln; einige entwicklungsphysiologische Befunde an der Labialdrüse werden anderweitig mitgeteilt.

Herrn Prof. Dr. K. GÖSSWALD bin ich für stetes Interesse am Fortgang der Untersuchungen und seine großzügige Unterstützung sehr zu Dank verpflichtet, Herrn Priv.-Doz. Dr. G. H. SCHMIDT für wertvolle Ratschläge. Mein herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. KRAUSE für die Durchsicht des Manuskripts. Ich konnte Leihapparate der Deutschen Forschungsgemeinschaft benutzen.

B. Material und Methoden

Die Darstellung bezieht sich mit Ausnahme der Größenangaben in Kap. F, I (S. 31) und der Abb. 19—22 auf *Arbeiterinnen;* vergleichende Untersuchungen an den Ameisenmännchen und -weibchen erbrachten nur quantitative Unterschiede. Für die Angabe des *Entwicklungszeitpunkts* wurden folgende Abkürzungen verwendet: D = Deckeln; Sp = Zeit des Kokonspinnens; K = Kotabgabe; P = Puppenhäutung; I = Imaginalhäutung (z. B.: $Sp+6h$ = 6 Std nach dem Ende der Spinnbewegungen; $P+4d$ = 4 Tage nach der Puppenhäutung).

Haltung der Tiere. Die *Imagines* der untersuchten Ameisenarten *Formica pratensis, Camponotus herculeanus, Lasius niger* und *Myrmica laevinodis* sowie die Vorpuppen und Puppen von *Solenopsis fugax* entstammen Freilandnestern der Umgebung von Würzburg. Desgleichen wurden die *Entwicklungsstadien* von *Formica pratensis* zusammen mit Nestmaterial und adulten Arbeiterinnen während der Brutaufzuchtperiode (etwa Mai bis August) den Nesthügeln entnommen. Im Laboratorium wurden die Proben in eine beleuchtete Blechwanne eingebracht, die mit einem feucht gehaltenen, verdunkelten Aquarium verbunden war. Das Aussammeln der Brut besorgten die ☿☿ selbst, indem sie Eier, Larven und „Kokontiere" stets in das dunkle Gefäß transportierten. Die eingesponnenen *Vorpuppen* und *Puppen* wurden aus dem Gespinstkokon genommen, der nach SCHMIDT (1960) für eine völlig normale Weiterentwicklung nicht nötig ist, und unter konstanten Bedingungen von 84% relativer Luftfeuchtigkeit (*RLF*) und $28 \pm 0{,}5°$ C aufgezogen. Die Einstellung der RLF erfolgte mittels einer übersättigten Lösung von Kaliumchlorid in Hygrostatschalen nach ZWÖLFER (1932), in die Kunststoffplatten mit „Zuchtkammern" für 1—3 Tiere eingelegt waren (Abb. 1). Geringere (73%) und höhere Luftfeuchtigkeit (88%) ergaben eine höhere Sterblichkeitsquote. Unter den konstanten Bedingungen entwickelten sich 85—90% ☿☿-Vorpuppen (♂♂: 60%; ♀♀: 80%) zu Imagines. Die ☿☿-Vorpuppen stoßen 16—20 Std nach beendetem Einspinnen den Kotsack aus; von der Kotabgabe bis zur Puppenhäutung benötigen sie im Mittel 3 Tage (♂♂: 3 Tage 6 Std; ♀♀: 3 Tage 3 Std), die Puppenzeit dauert

durchschnittlich 11 Tage 7 Std (♂♂: 10 Tage 2 Std; ♀♀: 11 Tage). Um zeitbestimmte ☿☿-Vorpuppen und -Puppen von *Apis mellifica* zu erhalten, wurden die innerhalb von 2 Std in einem normalen Bienenstock gedeckelten Zellen einer Brutwabe gezeichnet und die Wabe anschließend in einen feuchtigkeitsgesättigten Thermostaten von 35 ± 0,5° C übertragen. Unter diesen Bedingungen erfolgt die Puppenhäutung etwa 3,5 Tage nach dem Deckeln; die Puppenzeit beträgt 7,5—8 Tage.

Präparationstechnik und Kerngrößenmessungen. Unfixierte totale Drüsen wurden mit Carmin-Essigsäure, in Carnoyscher Flüssigkeit fixierte Organe mit

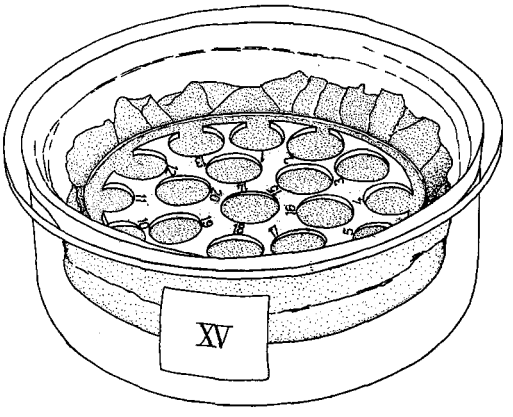


Abb. 1. Hygrostatschale mit eingelegter Kunststoffplatte, die 21 numerierte Bohrungen („Zuchtkammern") aufweist

alkoholischer Boraxkarminlösung, Parakarmin, 0,25—1 %iger wäßriger Thioninlösung (ROMEIS, 1948) oder nach FEULGEN gefärbt. Zur Anfertigung von Paraffin-Serienschnitten wurden pro Entwicklungsstufe (K, K + 0,5d etc.) 3—10 Tiere verwendet. Als Standard-Fixiergemisch für alle Stadien eignete sich die Carnoysche Flüssigkeit. Für besondere Probleme leisteten 8 %iges Formol sowie die Fixiergemische nach DUBOSCQ-BRASIL und KARL gute Dienste. Als Zwischenmedium diente Methylbenzoat. Färbungen wurden mit Hämatoxylin-Eosin (*HE*), Gallocyanin-Eosin, Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN), Azan sowie mit dem Feulgenschen Reagens durchgeführt. Schnittdicken: 6—20 μ. Auf sämtlichen Abbildungen von Sagittalschnitten ist das Vorderende nach links orientiert. — Die *Kernvolumina* wurden nach Umrißzeichnungen unversehrter, regelmäßig geformter Kerne als Rotationsellipsoide nach der Formel $V = 4/3\,\pi\,ab^2$ berechnet. Jede Stichprobe umfaßte 50—100 Kerne, die normalerweise dem Gewebe eines Tieres entstammen. Lieferte in Ausnahmefällen ein Objekt weniger günstige Kernumrisse, so wurden die Kerngrößen mehrerer gleichaltriger Tiere verwendet. Die Klasseneinteilung erfolgte auf logarithmischer Basis (HINTZSCHE, 1945). Die Mittelwerte m und deren dreifacher mittlerer Fehler $3\,s_m$ wurden nach CAVALLI-SFORZA (1964) berechnet.

C. Die Benennung der Formiciden-Kopfdrüsen

Die bisher verwendeten Bezeichnungen für die sekretorischen Kopfdrüsen der Ameisen (vgl. Tabelle 1, S. 5) differieren vor allem in zwei Punkten, in denen die Überzeugung des jeweiligen Autors hinsicht-

Tabelle 1. *Benennung der sekretorischen Kopfdrüsen der Formiciden bei verschiedenen Autoren*

Vorliegende Arbeit	MEINERT (1861)	JANET (1894a, b, 1898, 1905)	BUGNION (1927)	BERNARD (1951), GÖSSWALD (1953)	OTTO (1958a, b, 1962), FORBES und MCFARLANE (1961)	BECK (1959), BAUSENWEIN (1960)
Propharynxdrüsen (Propharyngealdrüsen)	Laebe-kjertlerne (Lippen-drüsen)	Glandes maxillaires	Glandes pharyngées antérieures	Glandes maxillaires, Maxillar-drüsen	„Maxillar-drüse"	Maxillardrüse
Postpharynxdrüsen (Postpharyngealdrüsen)	Isse-kjertlerne (Scheitel-drüsen)	(Glandes pharyngiennes) Glandes postpharyn-giennes	Glandes pharyngées postérieures	Glandes pharyngiennes, Pharyngeal-drüsen	Postpharynx-drüse	Pharyngeal-drüse
Mandibeldrüsen (Mandibulardrüsen)	Kindbakke-kjertlerne (Kiefer-drüsen)	Glandes mandibulaires		Glandes mandibulaires, Mandibular-drüsen	Mandibular-drüse	Mandibular-drüse
Maxillendrüsen (Maxillardrüsen)	Strube-kjertlerne (Kehldrüsen)				Zungendrüse	Maxillenbasis-drüse
Labialdrüsen	Bryst-kjertlerne (Brustdrüsen)	Glandes labiales		Glandes labiales, Labial-drüsen	(Thoraxdrüse) Labialdrüse	Labialdrüse

lich der Mündung dieser Organe zum Ausdruck kommt: 1. Die im hinteren Kopf liegenden Büschel von Drüsenschläuchen werden entweder als *Pharyngealdrüsen* (Mündung *in* den Pharynx) oder als *Postpharynxdrüsen* (Mündung *hinter* dem Pharynx in den Ösophagus) bezeichnet. 2. Für die am Pharynxvorderende mündenden Drüsen werden die Bezeichnungen *Maxillardrüsen* (dem Maxillensegment zugehörig) und *vordere Pharynxdrüsen* gebraucht.

MEINERT (1861), der die Hautdrüsen und die Postpharynxdrüsen der Formiciden erstmals beschrieb, benannte die fünf im Kopf mündenden Sekretdrüsen von *Formica rufa nach der anatomischen Lage ihrer Drüsenacini.* LUBBOCK (1877) bezeichnet die eine von ihm erwähnte Kopfdrüse (cephalic salivary gland) *nach ihrer Funktion.* Von diesen Autoren unterscheidet sich JANET insofern, als er *die wahrscheinliche morphologische Zugehörigkeit zu den Kopfsegmenten* in das Blickfeld rückt: den Mündungsort der Drüsen-Ausführkanäle, d.h. den Entstehungsort der Organe im Verlauf der Embryonal- und Postembryonalentwicklung. Neben den zunächst als Pharyngealdrüsen (JANET, 1894a, b), später als Postpharyngealdrüsen (JANET, 1898, 1899, 1905) bezeichneten Systemen findet er nur drei weitere Drüsen, die den Kiefersegmenten zugeordnet werden. Er gelangt zu der Auffassung, daß jedem Kopfsegment eine paarige Gruppe von Hautdrüsen zukomme „mit Ausnahme einiger, wo diese nicht entwickelt sind" (JANET, 1894b). Diese Gruppe von Hautdrüsen sei, ebenso wie das Nervensystem, die Muskulatur und die Sinnesorgane, kennzeichnend für die Begrenzung der einzelnen Kopfsegmente. Die Janetsche Drüsenterminologie wurde in der Folgezeit von den meisten Autoren übernommen (BERNARD, 1951; GÖSSWALD, 1953; OTTO, 1958a, b; BAUSENWEIN, 1960; u.a.), außer daß OTTO (1958a) die Labialdrüse nach ihrer anatomischen Lage als „Thoraxdrüse" bezeichnet. Nach BUGNION (1927) gehören die Janetschen „Maxillardrüsen" allerdings dem Pharynx an.

Wegen der Brauchbarkeit bei Homologievergleichen hat die Janetsche Benennung der Drüsen nach ihrer morphologischen Zugehörigkeit zu einem bestimmten Segment zweifellos Vorzüge gegenüber einer Benennung nach der anatomischen Lage (z.B. „Brustdrüsen", „Thoraxdrüsen"), die bei den verschiedenen Insektengruppen stark variieren kann, oder nach der physiologischen Bedeutung (z.B. „Speicheldrüsen"), die vielfach nicht bekannt ist.

Von den Kopfdrüsen der Formiciden tragen demnach die *Labialdrüsen,* die mit dem unpaaren Ausführgang auf dem hinteren Abschnitt des Labiums münden, ihren Namen zu Recht. Dasselbe gilt für die *Mandibeldrüsen,* die an der inneren Basis der Mandibel nach außen führen.

Anders verhält es sich mit den Janetschen „Maxillardrüsen". Weder die Mündungsstelle ihrer Ausführkanälchen, die über ein eingebuchtetes Cribellum unmittelbar vor dem Pharynxvorderende seitlich in die Mundhöhle führen (Abb. 2, *PrPhDr*), noch die Lage der Drüsenacini (Abb. 3; *vor* den Drüsenzellen der Mandibeldrüse, *MdDr*) berechtigen dazu, diese Drüse dem Maxillensegment zuzurechnen. Auf Grund der vergleichend-anatomischen Befunde von OTTO (1958b) an Imagines von *Formica rufa* und *Apis mellifica,* die durch die unten dargestellte

Entwicklungsgeschichte bestätigt werden konnten, sind diese Drüsen den (Hypo-)Pharyngealdrüsen der Honigbiene (und der übrigen Apiden; BUGNION, 1928) homolog. Deshalb, und weil sie *vor* dem Pharynx-vorderende münden, werden sie in Übereinstimmung mit BUGNION wohl am treffendsten als *Propharynxdrüsen* bezeichnet.

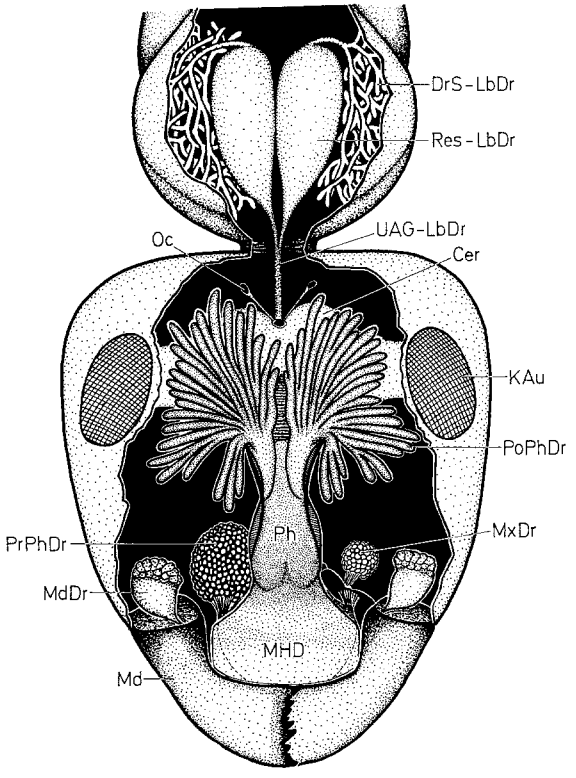


Abb. 2. Die sekretorischen Kopfdrüsen einer imaginalen Arbeiterin von *Formica pratensis*. Geöffneter Kopf und Prothorax in Dorsalansicht. Muskulatur, Ösophagus und linke Propharynxdrüse entfernt. Leicht schematisiert. 35 ×

Die Bezeichnung „Maxillardrüsen" läßt sich nur aus der Auffassung JANETs von einer segmentalen Drüsenanordnung verstehen. Wie eigene Nachuntersuchungen an den von JANET (1898, 1905) bearbeiteten Ameisen *Myrmica laevinodis* (Syn.: *Myrmica rubra*) und *Lasius niger* bestätigten, ist bei diesen Arten neben den Labial- und den Mandibeldrüsen kein drittes Kieferdrüsenpaar entwickelt. Die bei *Formica* auftretenden „Kehldrüsen" (MEINERT) fehlen. Dementsprechend kamen für JANET als Drüsen des Maxillensegments nur die Propharynxdrüsen in Frage; ihre Mündungsstelle wird dem Maxillensegment zugerechnet.

Als eigentliche *Maxillendrüsen* können nur die Meinertschen „Kehldrüsen" angesehen werden. Die Kanälchen dieser paarigen Gruppe von Drüsenzellen münden auf einer siebförmig durchlöcherten Platte am

äußeren Hinterrand der Mandibeln, „an der dorsoventralen Gelenkmembran des maxillaren Stipes" (Beck, 1959). In Kopf-Querschnitten liegen die Drüsenacini hinter der Infrabuccaltasche (Abb. 3), zwischen dem unpaaren Ausführgang der Labialdrüsen und den Acini der Mandibeldrüsen.

Schließlich bedarf noch das Problem der Mündung der „hinteren Pharynxdrüsen" (Bugnion, 1927) einer Klärung.

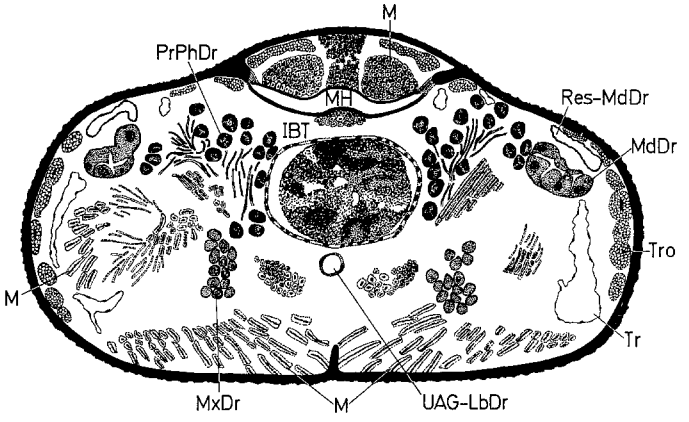


Abb. 3. Querschnitt durch den Kopf einer Arbeiterin von *Formica pratensis* in Höhe der Infrabuccaltasche (*IBT*). Zeichn. nach Galloc.-Eosin gefärbtem Präparat. Ca. 70 ×

Hierzu wurden die Köpfe imaginaler ♂♂, ♀♀ und ☿☿ von *Formica pratensis* und *Camponotus herculeanus*, einer verwandten Formicine, präpariert und histologisch bearbeitet. Es ergab sich ein übereinstimmendes Bild: Der Pharynx besteht aus einer kräftig sklerotisierten, ventralen Grundplatte, die sich vom Vorderende bis zur Mitte allmählich verschmälert, um nach hinten wieder breiter zu werden (Abb. 16, S. 28). Dieser hintere Abschnitt wird beiderseits von einer starken Cuticularspange (*CSp*) eingefaßt, die mit ihrem Ende das Hinterende des Pharynx markiert (Pharynx und Ösophagus unterscheiden sich in der histologischen Struktur). Median reicht die Grundplatte nicht so weit zurück; an dem ovalen Ausschnitt setzt der ventralwärts, leicht schräg abgehende Ösophagus an (vgl. Abb. 17a, S. 29). Das dorsale Pharynxdach wird durch eine kräftige Membran dargestellt. Sie geht im Bereich der Cuticularspangen lateral nicht mehr direkt in die Grundplatte über, sondern wölbt sich zu einer nach dorsal und median auslaufenden Falte auf, welche den Mündungsabschnitt des Drüsensammelkanals darstellt.

Die Drüsen münden also in den „hinteren Pharynx". Sie sollen deshalb als „hintere Pharynxdrüsen" oder *Postpharynxdrüsen* bezeichnet werden, obwohl dieser Begriff bisher mit der Vorstellung, die Drüse münde „hinter dem Pharynx", verbunden war. Durch diese Benennung können aber am sichersten Verwechslungen mit den Propharynxdrüsen

und Homologisierungen mit den *Apis*-Pharyngealdrüsen vermieden werden.

D. Die Entwicklung der Leydigschen Hautdrüsen

Die Propharynx-, Maxillen- und Mandibeldrüsen von *Formica pratensis* sowie die zum Vergleich untersuchten Pharynx- und Mandibeldrüsen von *Apis mellifica* gehören dem Typ der „Leydigschen Hautdrüsen" (LUKOSCHUS, 1962a) an. Sie stellen aus einzelnen „Drüsenelementen" (WEBER, 1954) zusammengesetzte „Komplexdrüsen" dar, deren Drüsenzellen je ein ausführendes Sekretkanälchen entsenden.

Über die Entstehung der Leydigschen Hautdrüsen existieren bisher nur wenige Untersuchungen. Sie rücken vor allem die Fragen nach der Zahl der Zellen, die am Aufbau eines Drüsenelements beteiligt sind, nach ihrer Herkunft und späteren Differenzierung in den Vordergrund. In der Entwicklung der Versonschen Drüsen von *Bombyx mori* (STABENAU, 1952) entstehen aus einer Stammzelle drei Elementzellen: Aus einer ersten differentiellen Mitose mit senkrechter Spindelstellung geht eine basale Tochterzelle hervor, die den kleinsten Kern aufweist, später apikalwärts wandert und zur Kanalzelle wird; eine zweite differentielle Teilung der anderen Tochterzelle mit ebenfalls senkrecht gestellter Spindelachse sondert Drüsen- und Schaltzelle voneinander. Nach STABENAU zeigen sich deutlich Parallelen zur Entwicklung der Schuppenapparate (STOSSBERG, 1938) und der Borstenapparate (HENKE und RÖNSCH, 1951) des Insektenflügels. Die Häutungsdrüsen der pupalen Trichopteren-Flügel bestehen nach RÖNSCH (1954) ebenfalls aus drei Zellen, der Drüsen-, Schalt- und Kanalzelle. Demgegenüber werden die Drüsenelemente der Hautdrüsen („Einzeldrüsen") bei *Rhodnius prolixus* aus vier Zellen gebildet (WIGGLESWORTH, 1959): Neben der großen Drüsenzelle ist eine sehr kleine Zelle vorhanden, die wahrscheinlich die Drüsenhülle bildet; zwei weitere Zellen stehen zur Ausbildung des Ausführkanälchens in Beziehung. In der Entwicklung der Pharynxdrüsen (Hypopharyngealdrüsen: SNODGRASS, 1956; Futtersaftdrüsen), der Mandibel-, Tergit- und Duftdrüsen von *Apis mellifica* sollen nach LUKOSCHUS (1956, 1962a) aus jeder Stammzelle des Drüsenelements im Verlauf von vier differentiellen Zellteilungen fünf Zellen gebildet werden: eine degenerierende Zelle, die Drüsen-, Schalt- und Kanalzelle sowie eine Epithelzelle. Das von LUKOSCHUS erarbeitete Entwicklungsschema, das auch die Epithelzellen als Abkömmlinge von Drüsenstammzellen ansieht, stimmt allerdings nicht mit dem von STABENAU dargelegten überein; vielmehr zeigt es eine Bildungsverwandtschaft mit dem von HENKE und POHLEY (1952) experimentell bewiesenen Ablauf der Schuppenbildung bei *Ephestia kühniella*.

Aus diesen sehr unterschiedlichen Befunden ergeben sich für die im folgenden dargestellte Entwicklungsgeschichte der Kopfdrüsen vom Leydigschen Drüsentyp eine Reihe von Fragen: Wieviele verschiedene, differenzierbare Zelltypen entstehen aus einer Imaginal- oder Stammzelle? Treten verschiedene Spindelstellungen auf, kann ihre Abfolge mit der Bildung bestimmter Zelltypen in Einklang gebracht werden? Wie differenzieren sich die einzelnen Zelltypen zu den späteren Teilen der Drüsenelemente? Werden eigene Ausführsysteme der Gesamtdrüse (gemeinsamer Ausführkanal, Reservoir, Cribellum) durch „Epithel-

zellen" gebildet, die sich aus den Stammzellen absondern, oder durch Epidermiszellen, die zwischen den Stammzellen eingelagert sind?

I. Die Entwicklung der Formica-Propharynxdrüsen

Die *imaginale, paarige Propharynxdrüse*[1] besteht aus etwa 150—300 rundlichen, locker zusammenliegenden Drüsenzellen (Abb. 2, 3), deren großer Kern und das fein vakuolisierte Cytoplasma eine starke Basophilie zeigen. Das intrazelluläre Sekretkanälchen jeder Drüsenzelle geht in ein langes, sehr dünnes extrazelluläres Ausführkanälchen über, das meist noch die kleinen Kerne der „Matrixzellen" erkennen läßt. Es mündet auf einem, vom seitlichen Mundrand keulenförmig eingebuchteten Cribellum.

Im Verlauf der Mitosenperiode der Vorpuppe, also zwischen der Kotabgabe (K) und K + 2d treten in der Epidermis der späteren Präoralhöhle und des Pharynx eine große Zahl von Mitosen mit verschieden gerichteten, vorwiegend tangentialen Spindelachsen auf. Die Anlage der Propharynxdrüse hebt sich erstmals bei K + 2d vom übrigen Epithel ab: als abgegrenzter Bereich kleiner, leicht radial angeordneter Zellen mit ellipsoiden Kernen (Abb. 4a), im hintersten, äußersten Winkel des ventralen Blatts der Mundanlage. Während die Zellkerne der umliegenden Epidermiszellen bis zur Puppenhäutung (P) eine schmal-längliche Form annehmen, bleiben die Kerne der Drüsenanlage weiterhin rundlich-ellipsoid, ihr Volumen vergrößert sich nicht (Abb. 8). Unmittelbar nach der Puppenhäutung dagegen (bis P + 0,5d) nimmt die Zell- und Kerngröße der kompakter gewordenen Drüsen-Imaginalscheibe sprunghaft zu (Abb. 4b, 8); die Kerne sehen völlig gleichartig aus, lassen also weder Größen- noch Strukturunterschiede erkennen. Mit Beginn der Puppen-Mitosenperiode wenige Stunden nach P invaginiert das Anlagenepithel zu einem halbkugelförmigen Säckchen mit innerem Hohlraum. Bei P + 1d sind aus zahlreichen Mitosen mit senkrechter Spindelstellung — deren differentieller Charakter sich an den bereits in der Telophase unterschiedlich großen Tochterkernen zeigt — verschiedene Kernsorten hervorgegangen: Neben länglich-ellipsoiden Normalkernen mit vielen Chromozentren im mittleren Epithelbereich haben sich basalwärts kleine, globuläre, intensiv basophil gefärbte Kerne abgegliedert (Abb. 4c; *Kkl*); sie liegen am (dem Körperinnern zugewandten) Innenrand des Säckchens. Etwas später treten daneben eine Reihe kleinerer, basophiler „Chromatinkugeln" auf, die stets zu mehreren zusammenliegen und von anliegenden Phagocyten

[1] Die imaginale Anatomie der Propharynx-, der Maxillen- und der Mandibeldrüsen von *Formica pratensis* und anderen Ameisenarten ist bei JANET (1894b, 1898, 1905), GÖSSWALD (1953), OTTO (1958a, b), BECK (1959), BAUSENWEIN (1960), FORBES und MCFARLANE (1961) u.a. eingehend beschrieben. Sie soll hier nur soweit dargestellt werden, als dies zum Verständnis der Drüsenentwicklung notwendig erscheint.

aufgenommen werden: die Degenerationsprodukte der kleinen Kerne! Gleichzeitig erscheinen nun neben den senkrechten in geringerer Zahl auch waagerechte Spindelstellungen, außerdem vereinzelte schräge Spindeln. Bei P + 1,5d überwiegen die schräg gestellten Spindelachsen gegenüber den tangentialen; senkrechte Spindeln sind nur noch vereinzelt vorhanden. Bei P + 2d sind keine Mitosen mehr zu sehen.

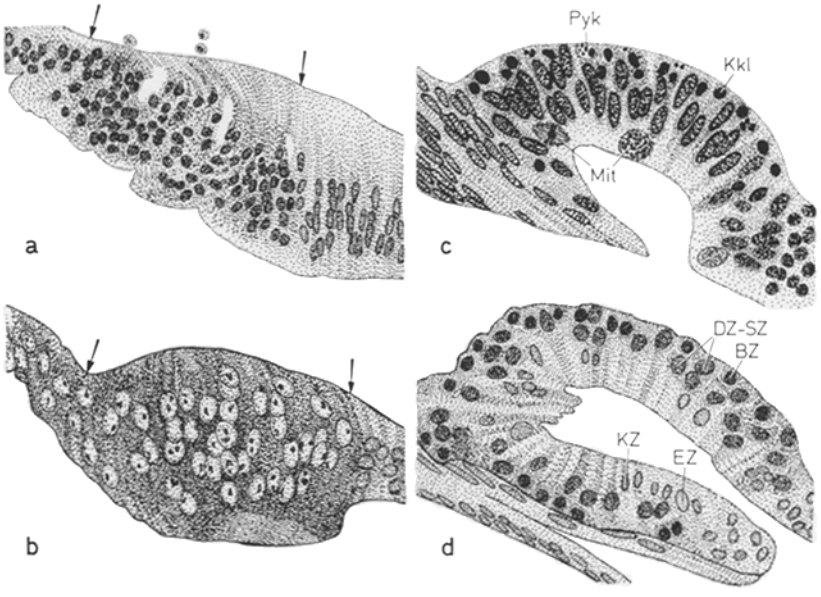


Abb. 4a—d. Frühe Entwicklung der *Formica*-Propharynxdrüse (♀). Sagittalschnitte durch die Anlage bei: a K + 2,5d, b P + 0,5d, c P + 1d, d P + 2d. Grenzen des Anlagenbereichs durch ↙↙ markiert. Bei P + 2d können bereits 4 Kerntypen unterschieden werden. Zeichn. nach Galloc.-Eosin gefärbten Präparaten. Ca. 450 ×

Diese Spindelverteilung in den ersten beiden Tagen nach der Puppenhäutung (Abb. 5) entspricht etwa der von Lukoschus (1962a) in der Entwicklung der Pharyngeal- und der Mandibeldrüsen von *Apis mellifica* gefundenen. In jeder Entwicklungsstufe (P, P + 0,5d etc.) von *Formica pratensis* wurden vier Drüsenanlagen ausgezählt; infolge der geringen Zellzahl der Anlage ist auch die Mitosenzahl nur klein.

Bis P + 2d läßt das Anlagenepithel verschiedene Schichten erkennen (Abb. 4d): a) eine kernlose Apikalzone, b) eine mittlere Zone mit kleinen, langgestreckten Kernen, unter die auch große Kerne verstreut sind und c) eine basale „Rindenzone" mit mehreren Kernschichten. Zwischen P + 2d und P + 3d heben sich die Zellen der Rindenzone von denen der mittleren Zone ab (Abb. 6): Die kernlose Apikalzone

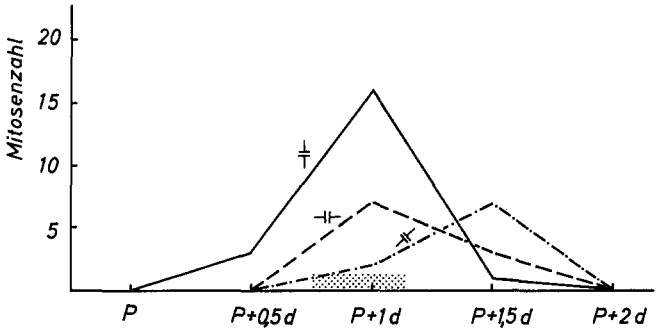


Abb. 5. Verteilung der Spindelstellungen in der Anlage der *Formica*-Propharynxdrüse von ☿☿-Puppen. Die punktierte Fläche deutet das zeitliche Auftreten degenerierender Kerne an. —— senkrecht, – – – tangential (waagrecht), –·–· schräg zur Oberfläche des Anlagenepithels stehende Mitosespindeln

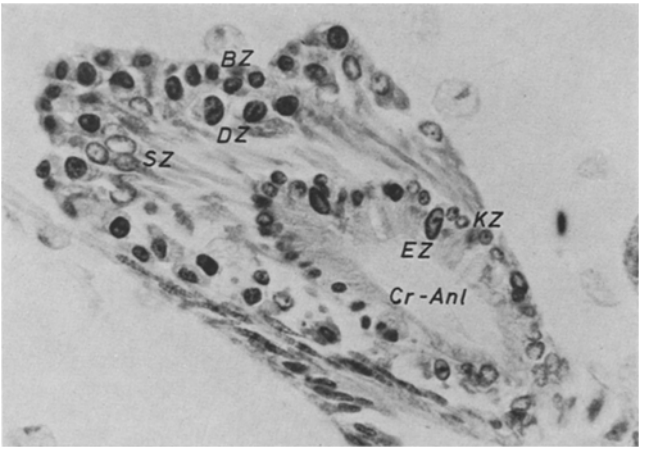


Abb. 6. Sagittalschnitt durch die Anlage der *Formica*-Propharynxdrüse (☿) bei P + 3d. Basal-, Drüsen-, Schalt-, Kanal- und Epithelzellen sind durch Lage, Größe und Färbung charakterisiert. Kanal- und Epithelzellen bilden die Cribellumanlage. Galloc.-Eosin. 500 ×

erweist sich nunmehr als hohes Epithel schmaler Zellen, in deren Basalabschnitt die kleinen und die großen Kerne der vorherigen Mittelzone liegen, als Anlage des Cribellums. Die Zellen der nächst inneren Schicht haben sich voneinander getrennt und stark verlängert — ihre Aktivität bei P + 3d prägt sich in einem Gipfel der Kernvolumenentwicklung aus (Abb. 8) —, so daß sie als dünne, parallel gerichtete Plasmafäden die Verbindung zwischen Cribellumanlage und ehemaliger Rindenzone herstellen. Diese läßt drei Kernschichten unterscheiden: a) Große ellipsoide, nur gering färbbare (helle) Kerne im basalen Zell-

abschnitt der fädig verlängerten Zellen; b) große ellipsoide basophile Kerne der unmittelbar anschließenden Zellschicht und c) kleinere, ebenfalls dunkle Kerne am Innenrand der Drüsenanlage.

Die Anlage der Propharynxdrüsen zeigt also *fünf* Kerntypen. Es erhebt sich die Frage, inwieweit diese den *drei* (STABENAU, RÖNSCH) bzw. *vier* (LUKOSCHUS, WIGGLESWORTH) Zelltypen der beschriebenen Drüsenelemente homologisiert und damit entsprechend benannt werden können. Als *Drüsenzellen* erweisen sich bereits bei P + 4d die mittleren Zellen der Rindenzone (vgl. Abb. 7a, *DZ*). Ihr Cytoplasma enthält nun eine bis mehrere große Sekretgranula, die im histologischen Schnitt als Vakuolen erscheinen; ihre großen dunklen Kerne sind nieren- bis sichelförmig, im Gegensatz zur rundlichen bis ellipsoiden Kernform der anderen Zelltypen. Die in Richtung zum Cribellum anschließenden Zellen des Drüsenelements wären dann als kanalbildende Zellen anzusehen. Dem Beispiel von STABENAU, RÖNSCH und LUKOSCHUS folgend müßte der erste der drei in Frage kommenden Zelltypen als *Schaltzellen (Kanalzellen I)* bezeichnet werden; sie sind durch ihren großen hellen Kern und durch das langgestreckte Cytoplasma charakterisiert (Abb. 6, *SZ*). Ein zweiter, am Aufbau des Ausführkanälchens mitbeteiligter Zelltyp, die im Mündungsbereich des Kanälchenbündels auftretenden *Kanalzellen (Kanalzellen II, KZ)* wären ebenso in der Cribellumanlage zu suchen wie die *Epithelzellen* (*EZ*).

Eine Entscheidung, welcher der beiden Zelltypen der Cribellumanlage als Kanalzelle anzusprechen ist, läßt sich auf Grund der Lage der Zellkerne nicht treffen. Auch die Zahl der Zellen gibt keine Hinweise, denn das Verhältnis von großkernigen zu kleinkernigen Cribellumzellen zu Drüsenzellen ist etwa 1:1:1. Ein Vergleich mit der Entwicklung der *Apis*-Pharyngeal- und -Mandibeldrüse zeigt jedoch, daß die den Ausführkanälchen anliegenden Kerne der Kanalzellen stets kleiner sind als die der „Epithelzellen" (vgl. Abb. 14). Entsprechend dürften auch die kleineren Cribellumkerne der *Formica*-Propharynxdrüse den Kanalzellen, die größeren den Epithelzellen angehören.

Überraschend ist das Auftreten eines bisher nicht beschriebenen *Zelltyps, der den Drüsenzellen basal anliegt.* Er ist außer durch seine Lage noch durch sein stets einheitlich strukturiertes, leicht basophiles Cytoplasma und den kugeligen Kern charakterisiert. Nach seiner basalen Lage, die eine Beteiligung an der Ausbildung des extrazellulären Ausführkanälchens ausschließt, soll er als *Basalzelle* (*BZ*) bezeichnet werden.

Im Verlauf des vierten Tages nach der Puppenhäutung werden die Schaltzellen auch basalwärts verlängert, so daß die hellen Kerne etwa in die Mitte der nun strähnig erscheinenden Zellfäden rücken (Abb. 7). Sie entwickeln sich zu den extrazellulären Ausführkanälchen. Auch die Kanalzellen lassen Längsversteifungen erkennen: Sie differenzieren sich im späten Puppenstadium zu den apikalen Enden der Ausführ-

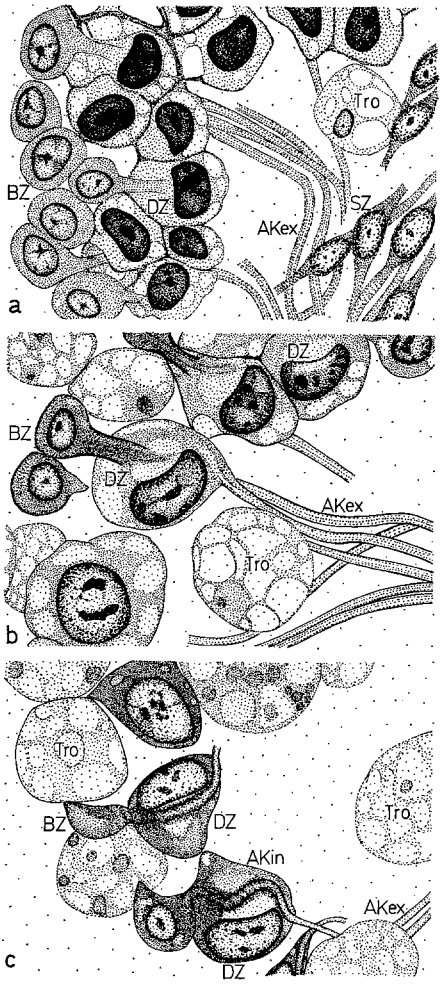


Abb. 7a—c. Spätentwicklung der *Formica*-Propharynxdrüse (☿). Sagittalschnitte durch die basalen Zellschichten bei: a P + 4d, b P + 5d, c P + 6d. Zeichn. nach Galloc.-Eosin gefärbten Präparaten. Ca. 900 ×

kanälchen, zu einem Paket fest miteinander verschmolzener kurzer Röhrchen. Ihre Kerne werden bis zur Imaginalhäutung immer undeutlicher, ohne jedoch völlig zu verschwinden.

Anders als bei den Kanal- und Schaltzellen nimmt das Volumen der Drüsenzellen, die eine enge Bindung an umgebende Trophocyten zeigen (Abb. 7), in der späten Puppenentwicklung mächtig zu; gleichzeitig wächst ihr Kernvolumen durch Endomitosen (zunehmende Nucleolenzahl) etwa auf das 16fache an (Abb. 8). Ihr Cytoplasma enthält weiter-

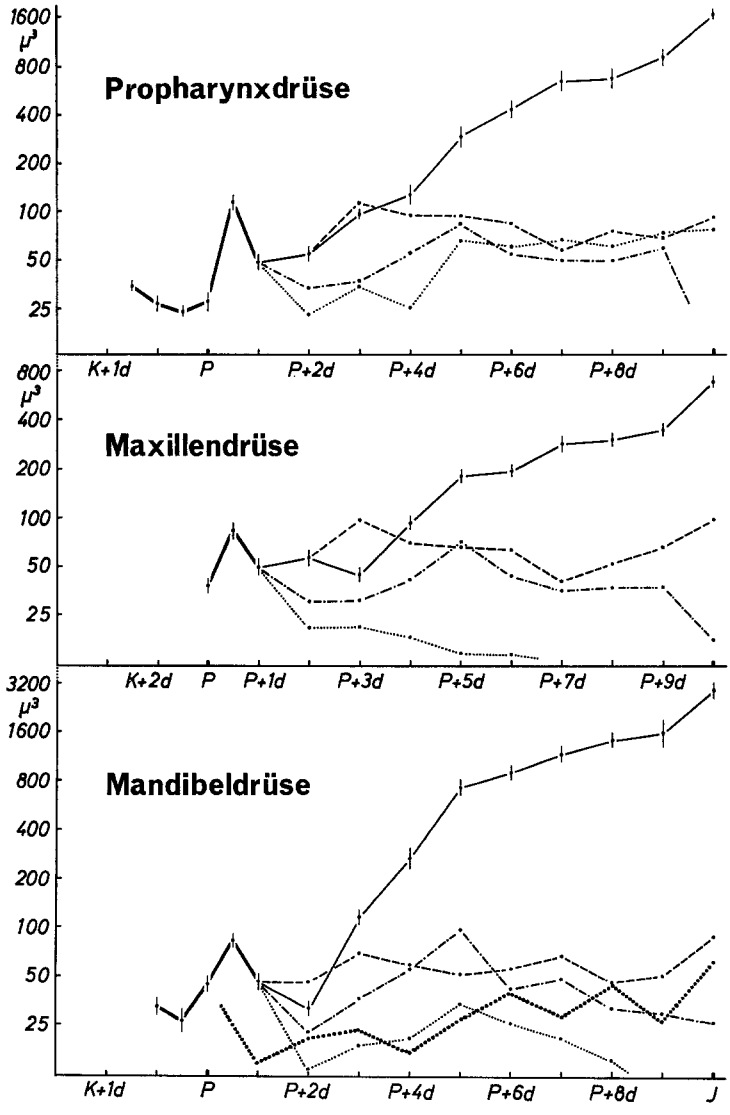


Abb. 8. Kernvolumenänderungen der einzelnen Zelltypen in der Entwicklung der Propharynx-, Maxillen- und Mandibeldrüse von *Formica pratensis* (☿). Mittelwerte aus 50—60 Kernvolumina. 3facher mittlerer Fehler, für alle Mittelwerte etwa gleich groß, der Übersichtlichkeit wegen nur für die Stamm- und die Drüsenzellen angegeben. —— Drüsen-Stammzellen, –·–· Basalzellen, —— Drüsenzellen, – – – Schaltzellen, • • • Kanalzellen, ●●● Reservoirzellen

hin größere Sekretgranula, wird aber kurz vor der Imaginalhäutung schaumig und zunehmend basophil.

Besonders auffallend ist die Bindung der Basalzellen an die Drüsenzellen. Konnten bereits bei P + 3d mitunter Zellverbindungen zwischen den beiden Zelltypen beobachtet werden, so treten diese bei P + 4d deutlich in Erscheinung: Die leicht von den Drüsenzellen abgerückten Basalzellen entsenden aus ihrem zugespitzten, apikalen Pol einen kräftigen Plasmastrang, der durch eine basale Öffnung der Drüsenzellmembran in deren Cytoplasma bis in unmittelbare Kernnähe vordringt (Abb. 7a); bei P + 5d zeigt diese Plasmabrücke eine deutliche Begrenzung, aus ihrem Innern scheint sie ein feines Kanälchen in die Drüsenzelle zu entlassen (Abb. 7b). Bei P + 6d zeigt sich folgendes (Abb. 7c): Das von der zunehmend reduzierten Basalzelle ausgesandte Kanälchen zieht nach dem Eindringen in die Drüsenzelle in einer leichten Biegung am Zellkern vorbei. Es erweitert sich in diesem Bereich etwas, erhält eine knötchenförmige Struktur und durchdringt eine hellere, dem Zellkern anliegende Plasmazone; unter leichter Biegung verengt es sich im apikalen Abschnitt der Drüsenzelle und verläßt diese alsbald als extrazelluläres Kanälchen. In den letzten Tagen der Puppenentwicklung erhält das intrazelluläre Kanälchen seine imaginale Struktur, wie sie von STEIN (1962) an den Mandibeldrüsen von *Bombus* beschrieben wurde. Zur Zeit der Imaginalhäutung können die Basalzellen nur noch selten als winzige, untereinander durch feine Fäden in Verbindung stehende Anhängsel der Drüsenzellen gefunden werden.

Die Funktion der fünf Zelltypen im Verlauf der Entwicklung der Drüsenelemente läßt sich also folgendermaßen umgrenzen:

Die *Drüsenzellen* wachsen unter starker Zunahme ihres Volumens und ihrer Basophilie sowie unter Veränderung ihrer Plasmastruktur mächtig an. Die *Basalzellen* geben nahezu ihr gesamtes Cytoplasma über einen breiten Plasmastrang an die Drüsenzellen ab, ohne von diesen vollständig resorbiert zu werden. Sie entfalten ihre größte Aktivität in der Mitte der Puppenperiode (Abb. 8; größtes Kernvolumen bei P + 5d). Wahrscheinlich sind sie am Aufbau des intrazellulären Drüsenkanälchens beteiligt. Die *Schaltzellen*, von verschiedenen Autoren als „Matrixzellen" bezeichnet, bauen den proximalen, weitaus größten Abschnitt des extrazellulären Kanälchens auf und verbinden so die Drüsenzellen mit dem Cribellum. Die *Kanalzellen* bilden den distalen Abschnitt des Sekretkanälchens. Im Fall der *Formica*-Propharynxdrüsen lagern sie sich mit den *Epithelzellen* zum keulenförmigen Cribellum zusammen.

II. Die Entwicklung der Formica-Maxillendrüsen

Die *imaginale, paarige Maxillendrüse* unterscheidet sich von der Propharynxdrüse einerseits durch die geringere Anzahl von Drüsenelementen (50—100), andererseits dadurch, daß das Cribellum nicht eingestülpt ist.

Erst wenige Stunden nach der Puppenhäutung läßt sich der Anlagebereich der Drüsen von der umgebenden Epidermis dadurch abgrenzen, daß erste Mitosen mit senkrechter Spindelstellung auftreten. Wie in der Entwicklung der Propharynxdrüsen wandert einer der zwischen P + 0,5 d und P + 1 d entstehenden Tochterkerne zum basalen Zellpol, zerfällt und wird von anliegenden Phagocyten aufgenommen; die

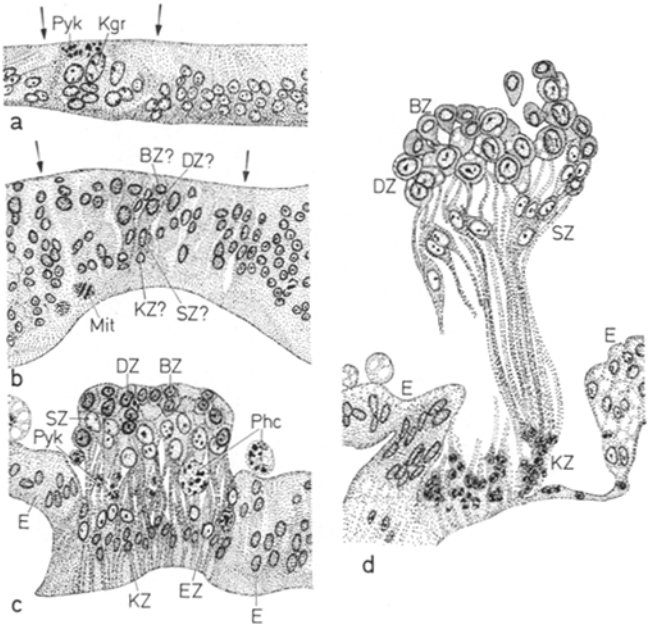


Abb. 9a—d. Frühe Entwicklung der *Formica*-Maxillendrüse (☿). Sagittalschnitte durch die Anlage bei: a P + 0,5 d, b P + 2 d, c P + 3 d, d P + 5 d. Anlagenbereich durch ↙↙ markiert. Bei P + 2 d lassen sich die einzelnen Zelltypen noch nicht eindeutig identifizieren. Zeichn. nach Galloc.-Eosin gefärbten Präparaten. Ca. 350 ×

anderen abgegliederten, großen Tochterkerne bleiben im mittleren Epithelbereich liegen (Abb. 9a). Die Abfolge der Teilungsspindeln zwischen P und P + 2 d entspricht etwa der in Abb. 5 (S. 12) dargestellten (Propharynxdrüse). Bei P + 1,5 d fallen neben den vorwiegend schräg gestellten Mitosen eine Reihe von eng aneinander liegenden, ebenfalls schräg zueinander stehenden Kernpaaren auf, die sich offensichtlich in der Metaphase der Kernteilung befinden. Diese „Zwillingskerne" differieren nach Größe und Färbung: Die äußeren sind kleiner und dichter strukturiert; sie dürften die Kanalzellen darstellen. Die größeren inneren Kerne wären dann als Schaltzellkerne anzusprechen.

Bei P + 3d lassen sich die fünf differenzierbaren Zelltypen deutlich erkennen: Die *Schaltzellen* als dünne, im apikalen Zellabschnitt voneinander gelöste Plasmastränge mit schwach färbbaren großen Kernen (Abb. 9c). Die basophilen Kerne der basalwärts anliegenden *Drüsenzellen* und besonders die der randständigen *Basalzellen* sind zu dieser Zeit wesentlich kleiner (Abb. 8). Der Mündungsbereich der Drüsenanlage enthält entsprechend der Propharynxdrüse zwei Kerntypen:

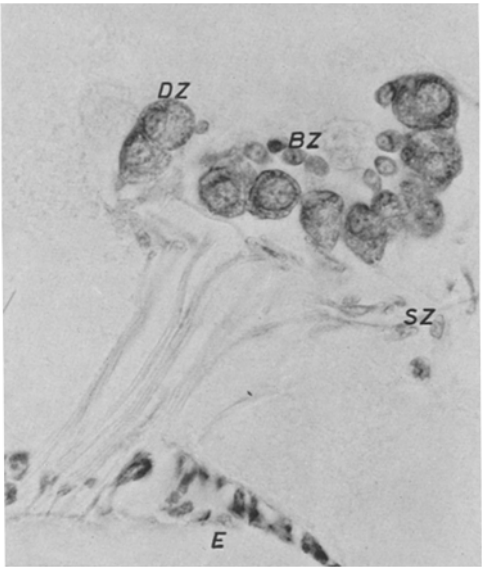


Abb. 10. Sagittalschnitt durch die Anlage der *Formica*-Maxillendrüse (☿) bei P + 7d. Die kleinen Basalzellen hängen den Drüsenzellen an. Galloc.-Eosin. 500 ×

a) Kleine stark basophile Kerne, die aneinander gereiht fast unmittelbar am Epithelrand liegen; sie dürften den *Kanalzellen* zugehören; b) größere hellere Kerne, die sich weiter innen, zwischen den Plasmasträngen der Schaltzellen finden und als Kerne der *Epithelzellen* zu deuten sind. Besonders auffallend in dieser Entwicklungsstufe ist das Auftreten einer großen Zahl von pyknotischen Kernen; deren basophile Chromatinreste werden von Phagocyten aufgenommen, die mitunter sogar zwischen die Plasmastränge der Schaltzellen eindringen (Abb. 9c). Ein entsprechender Kernzerfall im Mündungsbereich der späteren Ausführkanälchen ist in den anderen untersuchten Drüsen ohne Parallele. Es scheint eine direkte Beziehung zu der in der Entwicklung der Maxillendrüsen fehlenden Ausbildung eines eigenen, den einzelnen Drüsenelementen übergeordneten Ausführsystems der Gesamtdrüse (z.B. Cribellum-Einstülpung, Reservoir) zu bestehen: Die nicht mehr benö-

tigten Zellen — und dies betrifft in erster Linie die Epithelzellen — degenerieren. Für diese Erklärung spricht, daß a) die Pyknosen im Bereich der größeren Epithelzellen auftreten, b) die Epithelzellkerne weit nach innen, zwischen die Plasmafäden der Schaltzellen gewandert sind, und c) daß die kleinen Kerne der Kanalzellen auch später noch gefunden werden (Abb. 9d), wenngleich auch sie dann vereinzelt pyknotisch erscheinen.

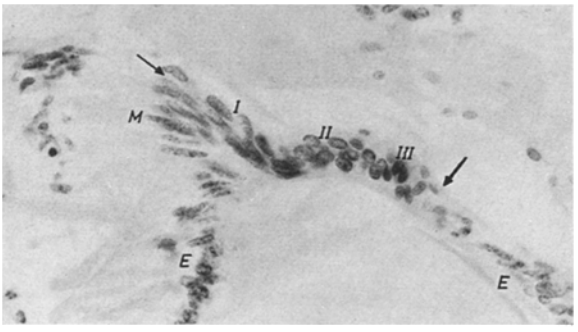
Im Verlauf des späteren Puppenstadiums wird der Mündungsbereich des Kanälchenbündels immer mehr von Epidermiszellen eingehüllt. Die bis P + 8d ständig verlängerten Schaltzellen bilden die extrazellulären Sekretkanälchen. Das Volumen der Drüsenzellen und ihrer Kerne nimmt beträchtlich zu (Abb. 8); ihr Cytoplasma reagiert bis zur Imaginalhäutung nur wenig basophil, wodurch die Bildung des intrazellulären Kanälchens besonders gut verfolgt werden kann. Die zunehmend reduzierten Basalzellen (Abb. 10) sind bis I zu finden.

III. Die Entwicklung der Formica-Mandibeldrüsen

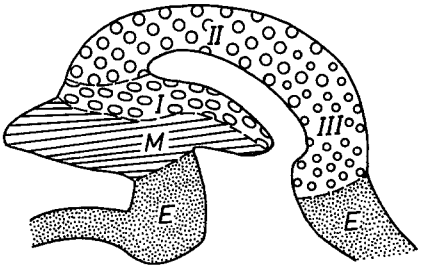
Gegenüber den beiden bisher untersuchten Hautdrüsen sind die *imaginalen Mandibeldrüsen* durch den Besitz eines weiträumigen, birnenförmigen Reservoirs ausgezeichnet, das sich nach vorn zu einer engen, an der Innenseite der Mandibelbasis ausführenden Mündungsöffnung verschmälert. Außerdem sind die großen kubischen Drüsenzellen zu einer einschichtigen Zellplatte zusammengerückt, die dem Reservoir von der äußeren und hinteren Seite des Kopfes anliegt. Es tritt hier besonders die Frage nach der Herkunft der Reservoirzellen in den Vordergrund: Sind sie „Epithelzellen" oder Epidermiszellen?

Die Anlage der paarigen Drüse hebt sich bereits bei K + 2d als kleine Einbuchtung am inneren basalen Ansatz der Mandibelanlage ab. Im Gegensatz zu den Anlagen der Propharynx- und Maxillendrüsen, die ausschließlich aus gleich großen Stammzellen zusammengesetzt sind, läßt sich die Mandibeldrüsenanlage zur Zeit der Puppenhäutung in mindestens drei Bereiche mit verschiedenen Kernformen untergliedern (Abb. 11a): Hinter einem Bündel langgestreckter, faserförmiger Zellen (*M*), die sich später zu Muskelfasern differenzieren, liegen längere Zellen mit lang-ellipsoiden Kernen (Bereich *I*); hierauf folgen die Zellen des mittleren und des hinteren Anlagebereichs (Bereiche *II* und *III*) mit rundlich-ellipsoiden Kernen, die im ersteren deutlich größer sind. Nach hinten wird die Anlage von einem epidermalen Gewebe kleiner Zellen (*E*) mit kleinen kugeligen Kernen eingesäumt.

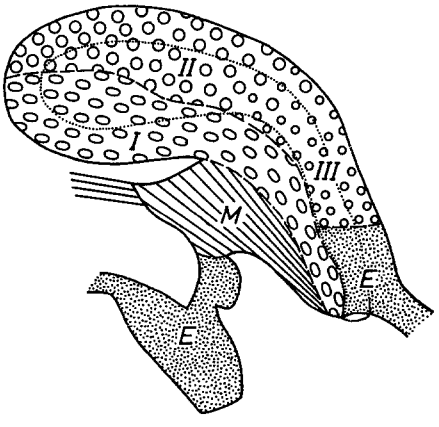
Mit dem Einsetzen der Puppen-Mitosenperiode invaginiert die Drüsenanlage dorsalwärts zu einem Säckchen mit mehrschichtigem Epithel, das dem Muskelbündel dorsal aufliegt (P + 0,5d; Abb. 11b). Die langgestreckten Zellen des Bereichs *I* bilden nunmehr die ventrale Wand des Säckchens; dessen vorderste Spitze und der dorsale Abschnitt werden von den Zellen des mittleren Bereichs (*II*), der dorsale hintere



a



b



c

Abb. 11a—c. Frühentwicklung der *Formica*-Mandibeldrüse (♀). a Sagittalschnitt durch die Anlage zur Zeit der Puppenhäutung; Begrenzung durch ↙↙ markiert; verschiedene Bereiche: *I*, *II*, *III* (Erklärung im Text). Feulgen. b Schematischer Sagittalschnitt bei P + 0,5 d. Bereiche *II* und *III* kontinuierlich ineinander übergehend. c Aufsicht auf das Drüsensäckchen, mit einem Schnitt durch Epidermis und ansetzenden Muskel kombiniert; innere Begrenzung des Säckchens punktiert. P + 1,5 d. 400 ×

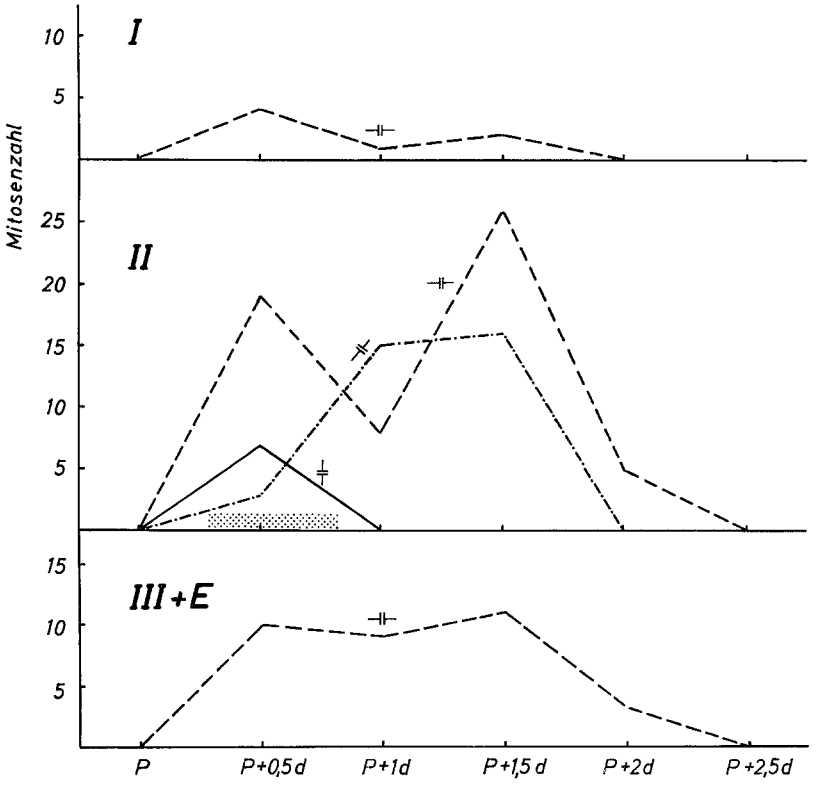


Abb. 12. Verteilung der Spindelstellungen in den 3 Abschnitten der *Formica*-Mandibeldrüsenanlage von ♀♀-Puppen. Punkte: Auftreten degenerierender Kerne. —— Senkrecht, – – – tangential, –·–· schräg stehende Mitosespindeln

Abschnitt von denen des hinteren Bereichs (*III*) eingenommen. In den nächsten Tagen breiten sich hauptsächlich die Zellen des Bereichs *I* aus. Auch die Epidermiszellen (*E*) beteiligen sich am Aufbau des Säckchens, so daß die Drüsenanlage, deren endgültige Ausdehnung etwa bei P + 2d erreicht ist (Abb. 11c), schließlich vier Epithelsorten umfaßt. Welche Bedeutung kommt ihnen bei der Differenzierung der Drüse im einzelnen zu, werden sie für den Aufbau des Reservoirs oder der Drüsenplatte benötigt?

Unter diesem Blickwinkel scheint der Verlauf der Puppen-Mitosenperiode bedeutsam: Ist bei P + 0,5d schon die große Zahl von Teilungsfiguren auffallend (Abb. 12), so ist die Stellung der Spindeln noch überraschender: Nahezu 80% aller Spindelachsen sind tangential zum Lumen, zur Ausbreitungsrichtung der Drüseninvagination angeordnet; der ventrale (*I*) und der hintere Anlagebereich (*III* + *E*) lassen — auch

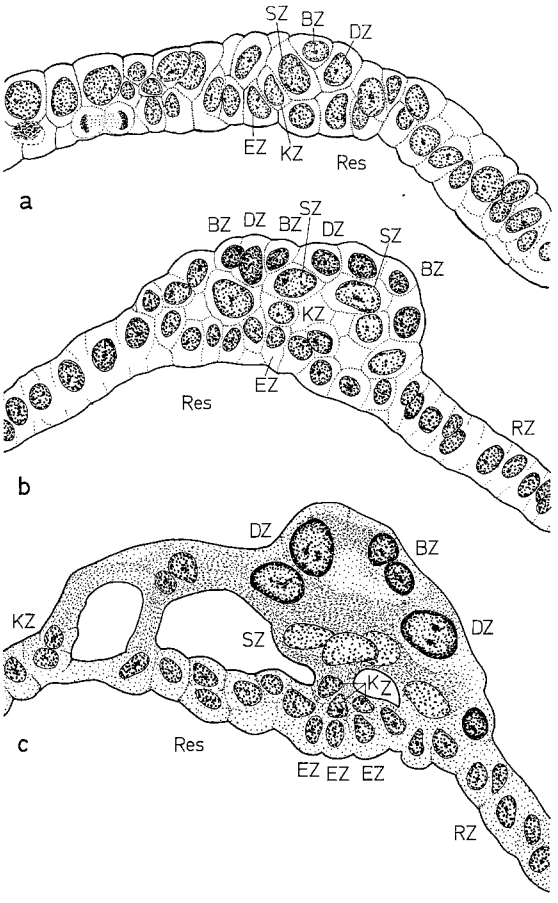


Abb. 13a—f. Differenzierung der einzelnen Zelltypen im Bereich *II* der *Formica*-Mandibeldrüse (☿). Sagittalschnitte durch die Anlage bei: a P + 1,5 d, b P + 2 d, c P + 3 d, d P + 4 d, e P + 6 d, f Imaginalhäutung. Zwischen P + 4 d und P + 6 d rücken die Basalzellen an den apikalen Pol der Drüsenzellen. Zeichn. a—c nach Feulgen, d—f nach Galloc.-Eosin gefärbten Präparaten. Ca. 900 ×

späterhin — ausschließlich tangentiale Spindelstellungen erkennen. Hieraus muß geschlossen werden, daß die Mitosen in diesen beiden Bereichen Vermehrungsteilungen darstellen. Hier werden keine Drüsenelemente gebildet; die Zellen dienen nur dem Aufbau des späteren Reservoirepithels. Anders liegen hingegen die Verhältnisse im Bereich *II*: Zwar treten auch in diesem Anlagenteil über die ganze Mitosenperiode hinweg viele tangentiale Mitosen hervor; doch werden schon bei P + 0,5 d auch senkrechte und schräge Spindelachsen gefunden. Die Spindelverteilung (Abb. 12, *II*) und die cytologischen Veränderungen (Auf-

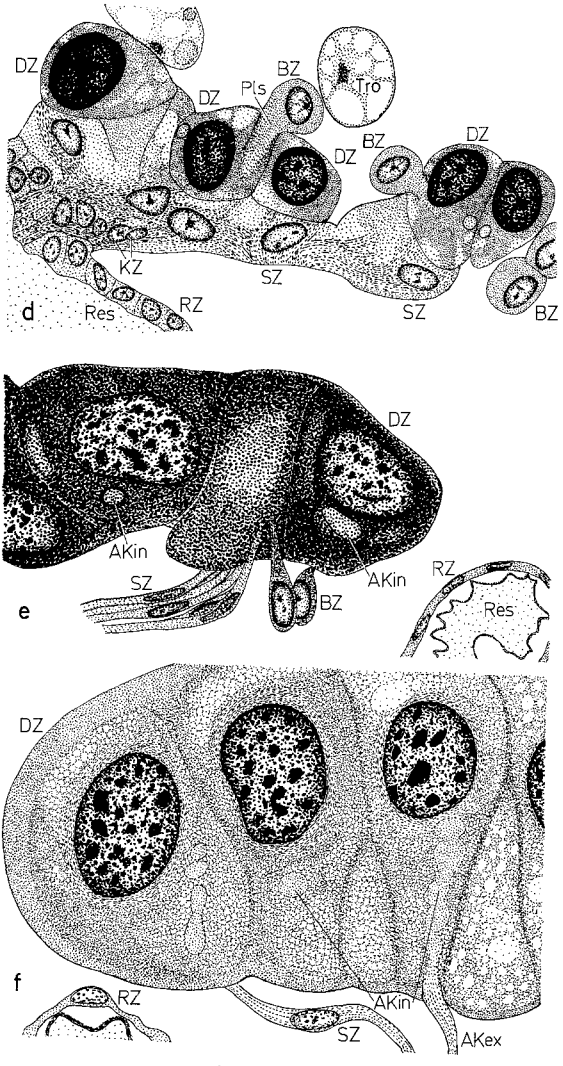


Abb. 13d—f

treten großer Kerne, pyknotischer Kernfragmente) sind den in der Entwicklung der Propharynx- und Maxillendrüsen beschriebenen sehr ähnlich: Im Bereich *II* werden aus Stammzellen Drüsenelemente gebildet. Aus dem Rahmen fällt nur die große Zahl tangentialer Spindeln während der gesamten Mitosenperiode. Sie läßt sich, wie in den Bereichen *I* und *III*, nur durch das Auftreten reiner Vermehrungsteilungen erklären, wobei zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen sind: a) Die Stammzellen liegen inmitten von „Reservoirzellen", die zu differentiellen

Teilungen nicht befähigt sind; dies trifft möglicherweise für den Übergangsbereich *II*/*III* zu. b) In einem der beiden ersten Teilungsschritte der Stammzellen entsteht eine „Epithelstammzelle", die sich unter äqualen Teilungen mit tangential liegenden Spindeln zu mehreren Epithelzellen weiterteilt; einige Beobachtungen sprechen dafür, daß dieser Fall im vorderen Bereich *II* verwirklicht ist.

Bei P + 1,5d sind die späteren Drüsenelemente im Bereich *II* als „Nester" verschieden großer Zellen sichtbar (Abb. 13a), die im Querschnitt fünf Zelltypen unterscheiden lassen. Bei P + 2d wölben sich die „Zellnester" in Form von „Zellballen", die aus den Anlagen eines bis mehrerer Drüsenelemente zusammengesetzt sind, über das Säckchenepithel auf (Abb. 13b). Die cytologischen Charakteristika der Zelltypen entsprechen den bei den Elementzellen der Propharynx- und Maxillendrüsen gefundenen: Die basalen, schräg zueinander stehenden Zellen mit basophilen Kernen sind als Basal- und Drüsenzellen zu identifizieren; die apikalwärts folgenden, hellen, bei P + 2d weitaus größten Kerne gehören den Schaltzellen an, die anschließenden kleinsten Kerne den Kanalzellen. Etwas größere Kerne besitzen die Epithelzellen, die das Epithel des späteren Reservoirs im Bereich der Drüsenelemente bilden.

Bei P + 3d haben sich die basalen Zellschichten der Drüsenelemente vom Reservoirepithel abgesetzt; sie sind mit diesem nur noch durch mehrere inhomogene Plasmastränge verbunden (Abb. 13c), die sich in der späten Puppenzeit zu Bündeln von kurzen gewundenen Ausführkanälchen differenzieren. Die Kanalzellen werden zunehmend kleiner und undeutlicher. Das Volumen der Schaltzellkerne bleibt dagegen bis zur Imaginalhäutung etwa konstant (Abb. 8). Die Drüsenzellen bilden bei P + 4d einen noch lockeren Zellverband (Abb. 13d), rücken aber in den letzten Tagen des Puppenstadiums immer mehr zusammen. Ihr Zellvolumen wächst um ein Vielfaches; ihr Kernvolumen steigert sich unter endomitotischer Polyploidisierung auf das 30—70fache. Ihr vorübergehend ausgeprägt basophiles Cytoplasma (Abb. 13e) erscheint später eosinophil und von vielen kleinen Sekretgranula durchsetzt (Abb. 13f). Die Basalzellen, die durch ihr gleichmäßig granuliertes, leicht basophiles Cytoplasma stets sicher zu identifizieren sind, werden (wie für die Entwicklung der Propharynxdrüsen beschrieben) von den Drüsenzellen fast vollständig resorbiert. Darüber hinaus zeigen die Basalzellen eine Besonderheit; sie werden zwischen P + 4d und P + 7d von der basalen an die apikale Seite der Drüsenzellen verlagert: Noch bei P + 3d liegen sie ausnahmslos am basalen Drüsenrand; bei P + 4d sind einige schon seitlich (Abb. 13d), andere apikal der Drüsenzellen zu finden. Im späten Puppenstadium sind sie fast alle in den Raum zwischen Drüsenzellplatte und Reservoirepithel eingedrungen, in den Bereich der Schaltzellen.

IV. Die Entwicklung der Pharynx- und Mandibeldrüsen von Apis mellifica

Die Entwicklungsgeschichte der Leydigschen Hautdrüsen von *Formica pratensis* unterscheidet sich in einigen wesentlichen Punkten von den Ergebnissen, die PAINTER (1945) und LUKOSCHUS (1956, 1962a) an Hautdrüsen von *Apis mellifica* erhalten haben: a) Nach PAINTER ist in den Pharyngealdrüsen-Acini der jungen *Apis*-Puppe jede Drüsenzelle in Kontakt mit einer „Basalzelle", die der Drüsenzelle jedoch nicht basal sondern apikal anliegt. Diese „Basalzelle" hat die Funktion einer Nährzelle; sie wird im späten Puppenstadium vollständig resorbiert. b) Nach LUKOSCHUS sind am Aufbau der Duft-, Pharyngeal- und Mandibeldrüsen der Honigbiene, wenn man von den während der Puppen-Mitosenperiode degenerierenden Zellen absieht, nur vier Zelltypen beteiligt: Drüsen-, Schalt-, Kanal- und Epithelzellen. Basalzellen werden nicht erwähnt. c) In der Entwicklung der *Apis*-Mandibeldrüsen (LUKOSCHUS) wird nur ein Gewebetyp angeführt; demgegenüber hatte die Anlage der *Formica*-Mandibeldrüsen drei verschiedene Bereiche erkennen lassen.

Sollten diese Entwicklungsunterschiede zwischen den beiden sozialen Hymenopteren-Arten tatsächlich vorhanden sein? Die Nachuntersuchung einiger *Apis*-Hautdrüsen schien lohnend nicht nur, um die Bildungsverwandtschaft der einzelnen Zelltypen vergleichen zu können, sondern vor allem um die Richtigkeit des für *Formica* dargestellten Entwicklungsverlaufs zu sichern.

a) Pharynxdrüsen. Wie bereits von LUKOSCHUS beschrieben, werden bis zur Puppenhäutung am latero-ventralen Vorderende des Pharynx zwei kleine Säckchen invaginiert. Diese verlängern sich in den nächsten Tagen zu mehrfach gewundenen, dünnen Schläuchen. Die Puppen-Mitosenperiode läßt eine Spindelzahl und -abfolge sowie Kerndegeneration erkennen, die etwa den Verteilungskurven von LUKOSCHUS (1962a) entspricht; die tangentialen Spindeln treten — beim Durchmustern des gesamten Drüsenschlauchs — allerdings schon wenige Stunden nach P und in weit größerer Zahl auf. Bei P + 2,5d fließt das mehrschichtige Schlauchepithel in einzelne Zellhaufen auseinander, deren Zellen bereits geringe Größen-, Struktur- und Färbungsunterschiede zeigen. Bei P + 4d lassen die entstehenden Pseudoacini fünf Zelltypen unterscheiden (Abb. 14a), deren Charakteristika später noch ausgeprägter werden: a) Den Sammelkanal bildende Zellen mit mittelgroßen Kernen, die Epithelzellen (*EZ*); b) kleine Kerne im Mündungsbereich der sich differenzierenden Sekretkanälchen, die Kanalzellen (*KZ*); c) mittelgroße Kerne am basalen Abschnitt der extrazellulären Kanälchen, im Zentrum des Pseudoacinus, zweifellos den Schaltzellen (*SZ*) angehörend; d) Zellen, die wegen ihres stark vakuolisierten Cytoplasmas und ihrer (nach Carnoy-Fixierung) geschrumpften, basophilen Kerne auffallen; sie erweisen sich im weiteren Verlauf der Entwicklung als Drüsenzellen (*DZ*); e) basal den Drüsenzellen anhängend ein 5. Zelltyp (*BZ*), der durch sein basophiles, gleichmäßig granuliertes Plasma gekennzeichnet ist;

er entspricht nach Lage und Struktur, allerdings nicht nach Größe den Basalzellen von *Formica*.

Bei P + 5d bilden die Zellhaufen keulenförmige Köpfchen (Abb. 14b), von denen die Basalzellen nach außen abstehen; in Querschnitten[2] zeigt sich so ein sternförmiges Gebilde (Abb. 14c). Jeder Drüsenzelle ist eine Basalzelle zugeordnet; beide Zelltypen lassen das intrazelluläre

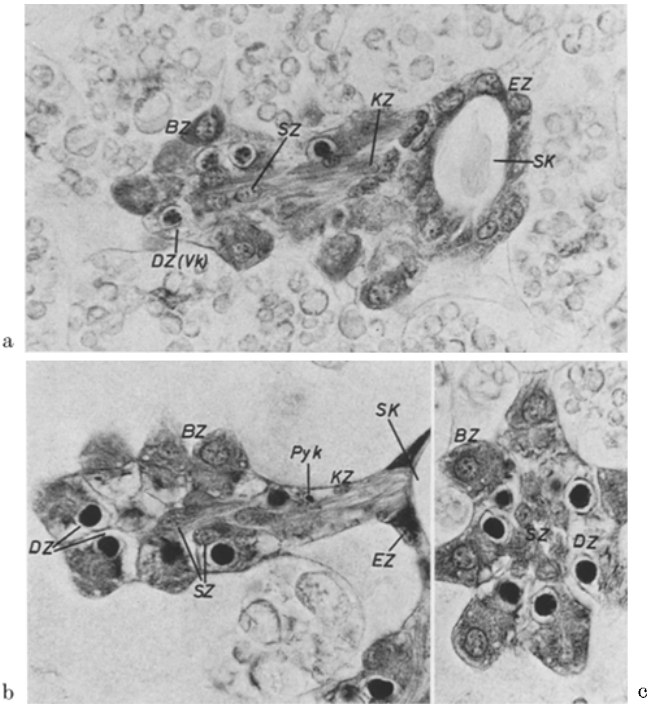


Abb. 14a—c. Differenzierung der Pseudoacini der *Apis*-Pharynxdrüse (☿). a Längsschnitt durch ein Drüsenpaket bei P + 4d. b Längsschnitt und c Querschnitt bei P + 5d. Die Basalzellen sind durch ihr basophiles Cytoplasma, die Drüsenzellen durch große Plasmavakuolen und den geschrumpften Kern gekennzeichnet. Galloc.-Eosin. 400 ×

Kanälchen erkennen. Im Mündungsbereich der extrazellulären Kanälchen finden sich Kernfragmente, die darauf hindeuten, daß die immer kleiner werdenden Kanalzellen degenerieren. Bei P + 6d sind die Drüsenzellen — noch immer mit großen Sekretvakuolen und artefiziell geschrumpftem Kern — beträchtlich vergrößert. Die außen anliegenden

[2] Bei Painter liegt im jüngsten untersuchten Stadium ("youngest pupa examined") eine Verwechslung vor: Die als "basal cells" beschriebenen Zellen sind in Wirklichkeit die Drüsenzellen, seine "gland cells" entsprechen den in der vorliegenden Arbeit als Basalzellen bezeichneten Zellen.

Basalzellen, deren Kerne sich verkleinert haben, werden zunehmend von den Drüsenzellen resorbiert, wie von PAINTER (1945) ausführlich beschrieben. Zur Zeit der Imaginalhäutung können nur noch die beträchtlich vergrößerten Drüsenzellen, die von ihnen umschlossenen Schaltzellen und die stark abgeflachten Epithelzellen des Sammelkanals gefunden werden.

b) Mandibeldrüsen. Die paarige Imaginalscheibe der Mandibeldrüse invaginiert am Ende der Vorpuppenphase zu je einer länglichen Blase (vgl. LUKOSCHUS, 1956). Bei P läßt sie neben einem großen zentralen Bereich noch zwei kleine Randbereiche erkennen, die allerdings im Verlauf der Drüsendifferenzierung immer mehr aus der Drüsenanlage herausrücken und schließlich nicht einmal am Aufbau der Reservoir-

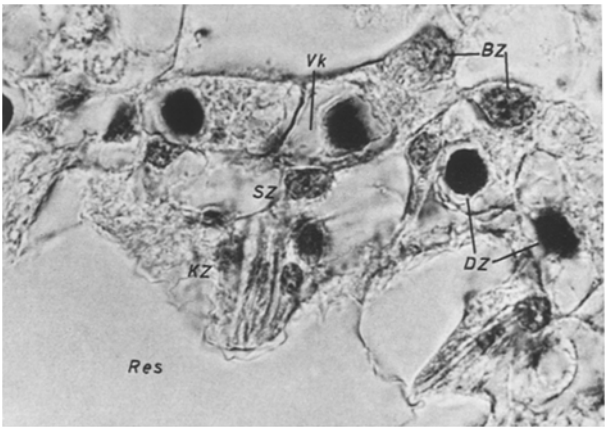


Abb. 15. Sagittalschnitt durch das Epithel der *Apis*-Mandibeldrüse (☿) bei P + 4 d. Epithelzellkerne sind nicht getroffen. Feulgen, Phasenkontrast. 950 ×

mündung beteiligt sind. Differentielle Zellteilungen und degenerierende Kerne treten im gesamten zentralen Bereich auf. Am Ende der Puppen-Mitosenperiode (P + 2,5 d) wird das Anlagenepithel in kleinere Zellgruppen unterteilt, die bei P + 4 d die bei den anderen Drüsen beschriebenen fünf Zelltypen mit ihren typischen Charakteristika erkennen lassen (Abb. 15): Die Drüsenzellen mit großen Sekretvakuolen und geschrumpftem Kern; die Schaltzellen mit mittelgroßen Kernen am basalen Abschnitt, die kleineren Kerne der Kanalzellen am Mündungsabschnitt der gebündelten Sekretkanälchen. Basal ist jede Drüsenzelle mit einer gleichmäßig strukturierten Basalzelle verbunden. Das Plattenepithel des Reservoirs wird von den Epithelzellen gebildet.

In den letzten Tagen der Puppenzeit werden die Schaltzellen verkleinert, die Basal- und die Kanalzellen abgebaut; die vergrößerten

Drüsenzellen rücken zu einem gleichförmigen Epithel zusammen, welches das Reservoir hüllend umgibt.

E. Die Entwicklung der Postpharynxdrüsen

Die am Hinterende des Pharynx ansetzenden Postpharynxdrüsen finden sich unter den staatenbildenden Hymenopteren nur bei den

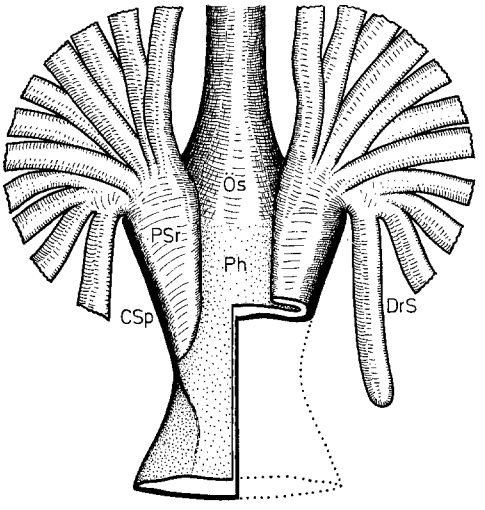


Abb. 16. Mündungsbereich der imaginalen Postpharynxdrüse von *F. pratensis* (☿). Halbschematisch. Sammelrohr (*PSr*) und Pharynx (*Ph*) angeschnitten, nur ein Drüsenschlauch (*DrS*) vollständig eingezeichnet. 70 ×

Formiciden. Hier scheinen sie jedoch allgemein verbreitet zu sein, denn sie wurden bisher bei allen daraufhin untersuchten Arten beschrieben (vgl. FORBES und MCFARLANE) und hinsichtlich ihres anatomisch-histologischen Aufbaus sehr ähnlich dargestellt. Die Entwicklungsgeschichte dieser Schlauchsysteme wurde meines Wissens bisher nicht untersucht. Es interessiert vor allem, wie die beiden Regionen: Ausführsystem, Drüsenschläuche, entstehen und sich differenzieren.

Die imaginale Kopfdrüse wurde von JANET (1894a, b, 1898, 1905), OTTO (1958a, b), BECK, BAUSENWEIN sowie FORBES und MCFARLANE nur unvollständig beschrieben. Bei *Formica pratensis* und *Camponotus herculeanus*, die zum Vergleich untersucht wurde, besteht das paarige Drüsensystem aus einer größeren Zahl einschichtiger Drüsentubuli. Die unterschiedlich langen Schläuche, deren blind endende Spitzen über dem Gehirn bis in Ocellennähe vordringen, vereinigen sich an ihrer Basis beiderseits des Ösophagus zu je einem weitlumigen Rohr, das schon nach kurzem Weg das Hinterende des Pharynx erreicht. Von hier an liegen die nunmehr dorso-ventral abgeplatteten Sammelrohre (Abb. 16, *PSr*) dem Pharynx dorsal auf. Sie laufen zwischen den beiden lateralen Cuticularspangen, an Breite ständig abnehmend, noch eine Strecke nach vorn und enden schließlich blind.

Lateral treten sie durch eine schlitzförmige Öffnung auf ihrer ganzen Länge mit dem Pharynxlumen in Verbindung; ihr ventrales Blatt geht in die Deckenplatte, ihr dorsales in die Bodenplatte des Pharynx über.

Kurz vor der Kotabgabe fällt der hintere Pharynxabschnitt durch eine erhöhte Mitosenaktivität auf, die seine beiden Außenränder umfaßt und leicht auf die Deckenplatte übergreift. Die starke Zellvermehrung

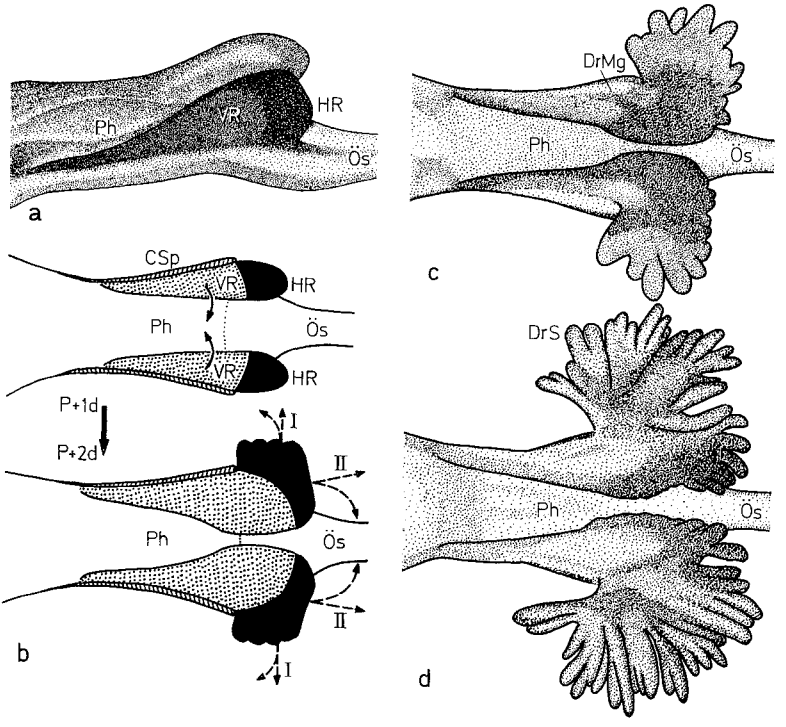


Abb. 17a—d. Entwicklung der *Formica*-Postpharynxdrüse (☿). a P + 1d: Anlagen als paarige Einfaltungen des hintersten, seitlichen Pharynxabschnitts; vordere und hintere Region (*VR, HR*) unterschiedlich gefärbt. Schräg von dorsal. b Schema: Umkippen der Anlagen auf das Pharynxdach und Auswachsen der Drüsenschläuche zwischen P + 1d und P + 3d. ↗↗ : Drehrichtung der Anlage; *I, II*, ↗↗ : Reihenfolge und Richtung der Schlauchinvagination. c Anlagen bei P + 2d; die Mündung der Drüse zeichnet sich als helle Zone innerhalb des Bereichs der späteren Cuticularspangen ab. d P + 3d. b—d Dorsalansichten. a—d nach Parakarmin gefärbten Totalpräp. a, c, d 90 × ; b ca. 70 ×

führt in diesem Bereich zunächst zu paarigen Wülsten. Aus ihnen entwickeln sich bis zur Puppenhäutung aufwärts gerichtete, nach vorn niedriger werdende, hohle Lappen, deren inneres Lumen auf der ganzen Länge mit dem Pharynxlumen in Verbindung steht: Die paarigen Drüsenanlagen stellen laterale Invaginationsfalten des hinteren Pharynx dar (Abb. 17a). Die Anlagezellen, die bei K noch klein und kompakt

waren, haben sich unterdessen stark gestreckt; ihr basaler Teil ist nun von Sekretgranula durchsetzt. Das Kernvolumen zeigt zwischen K und K + 2d eine auffallende Verminderung um die Hälfte (Abb. 18).

Nach der Puppenhäutung wird der dorsale Bereich der Anlage durch die wieder einsetzende Mitosenaktivität über das Hinterende des Pharynx hinaus verlängert, ohne dabei ventral mit dem Ösophagus in Kontakt zu treten. Die paarigen Lappen lassen sich nunmehr in zwei Abschnitte unterteilen: a) Die vordere Region (Abb. 17a, b; *VR*) umfaßt den größten Teil der Invaginationsfalte; ihre Zellen zeigen deutliche Differenzierungserscheinungen: Sie sind langgestreckt, ihr Cytoplasma ist basal und apikal durch Sekretgranula aufgelockert, das Kernvolumen hat beträchtlich zugenommen (Abb. 18; P, gestrichelte Kurve). b) die hintere Region (Abb. 17a, b; *HR*) umfaßt nur den intensiver gefärbten Randstreifen; die Zellen dieses Abschnitts sind dicht gelagert, ihr Plasma enthält keine Sekretgranula, die Kerne sind gegenüber K + 2d nur wenig angeschwollen (Abb. 18; P, ausgezogene Kurve).

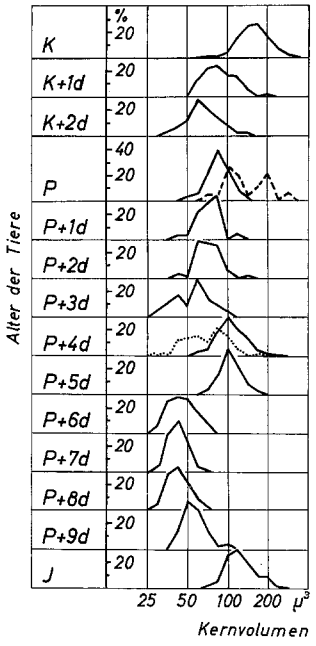


Abb. 18. Kernvolumina in der Entwicklung der *Formica*-Postpharynxdrüse (☿). K bis K + 2d: Kerne der gesamten Anlage; P bis I: Kerne der schlauchbildenden hinteren Region (*HR*, Abb. 17a) bzw. der Drüsenschläuche; außerdem: bei P: – – – Kerne der vorderen Region (*VR*); bei P + 4d: —— Kerne der Schlauchbasis, • • • der Schlauchspitze

Zwischen P + 1d und P + 2d erfährt der hintere Pharynx, besonders aber seine ventrale Grundplatte, eine allmähliche Verbreiterung. Hierdurch neigen sich die Drüsenanlagen immer mehr gegeneinander (Abb. 17b), bis sie schließlich mit ihrer vorherigen Innen- bzw. jetzigen Unterseite waagrecht auf das dorsale Dach des Pharynx zu liegen kommen. Damit wird die weitere Entwicklung der beiden Regionen klar: Die vordere Region wird zum Sammelrohr; die hintere Region stellt den drüsenbildenden Abschnitt dar. Der laterale Rand der hinteren Region, der schon bei P + 1d leicht gefurcht erschien, läßt bei P + 2d die nach der Seite und nach vorn auswachsenden Drüsenschläuche erkennen (Abb. 17b *I*, 17c). Erst bei P + 3d zeigt auch der zentrale Bereich eine beginnende, nach hinten

und zur Mitte gerichtete Schlauchbildung (Abb. 17b *II*, 17d). Die Ausprägung des Schlauchsystems der späteren Drüse erfolgt somit in zwei zeitlich aufeinander folgenden Phasen.

Während der Schlauchbildungsphase fällt das Volumen der Schlauchzellkerne allmählich ab (Abb. 18). Nachdem die Drüsenschläuche bei P + 3,5d ihre endgültige Länge nahezu erreicht haben und die Zellteilungsfiguren verschwunden sind, zeigen die Zellkerne der Schlauchbasis (Abb. 18, P + 4d, ausgezogene Kurve) einen rapiden Volumenanstieg; außerdem werden die Zellen dieses Schlauchabschnitts nun von großen Sekretgranula durchsetzt. Hingegen sind die Zellen der Schlauchspitzen kaum vakuolisiert, ihre Kerne basophiler und kleiner (Abb. 18, P + 4d, punktierte Kurve). Etwas später greift die Welle der Kernvergrößerung auch auf sie über; bei P + 5d lassen Schlauchbasis und Schlauchspitze auch hinsichtlich ihrer Cytoplasmastruktur keine Unterschiede mehr erkennen. Mit den Strukturveränderungen und Kernschwellungen, die eine Sekretproduktion der Drüsenzellen anzeigen, erfahren die Schläuche eine von der Basis ausgehende, allmählich auf die Schlauchspitzen übergreifende Erweiterung. Parallel hierzu tritt im Lumen der jeweiligen Schlauchabschnitte ein im histologischen Bild eosinophiles, fein netzartiges Sekret auf. Diese Befunde lassen sich am wahrscheinlichsten so erklären, daß ein in den Schlauchzellen produziertes, in das Schlauchlumen eingepreßtes Sekret die von der Basis ausgehende Auftreibung der Drüsenschläuche bewirkt.

Bei P + 5d hat die Drüse ihre imaginale Ausbildungsform erreicht. Ihre Zellkerne zeigen nun häufig ein- bis mehrfache tiefe Einkerbungen, die bis spät in die Puppenzeit erhalten bleiben. Das einschichtige, völlig gleichartige Drüsenepithel wird zwischen P + 8,5d und I beträchtlich verdickt; ebenso wird das Volumen der Schlauchkerne vor der Imaginalhäutung deutlich vergrößert.

F. Die Entwicklung und Umgestaltung der Labialdrüsen

Die larvalen Labialdrüsen, die bei den Hymenopteren mächtig entwickelt sind (vgl. Baccetti, 1958), degenerieren im Verlauf der Metamorphose und werden durch kleinere, imaginale Organe ersetzt.

I. Die larvalen Labialdrüsen von Formica pratensis

Nach Strindberg (1913) entstehen die larvalen Labialdrüsen von *Formica rufa* im Verlauf der Embryonalentwicklung wie die der anderen Insekten: Einer ersten *paarigen, ektodermalen Einstülpung* am Hinterende der 2. Maxillen, die später die wellenförmig gebogenen Drüsenschläuche und das sackförmig erweiterte Reservoir liefert, folgt nach dem Verwachsen der 2. Maxillen zum Labium eine zweite *unpaare, ektodermale Invagination*, die den unpaaren Ausführgang entstehen läßt.

Eine rein ektodermale Herkunft sämtlicher Drüsenteile wird auch für die Wespen (Loziński, 1924), die Blattwespe *Pontania capreae* (Ivanova-Kasas, 1959)

und für weitere Hymenopteren angegeben (vgl. IVANOVA-KASAS). Die Auffassung von PFLUGFELDER (1934; Blattwespe *Pontania salicis*), BERNARD (1951; Formiciden) und GLÖCKNER (1954; Formicide *Solenopsis fugax*), nur der Drüsenausführgang werde ektodermal angelegt, die Drüsenschläuche selbst seien *mesodermal*, dürfte demnach widerlegt sein.

a) Anatomie. Die Larvaldrüsen wurden bisher bei allen untersuchten Formiciden gefunden; sie zeigen bei den einzelnen Unterfamilien typische Unterschiede (ATHIAS-HENRIOT, 1947; BERNARD, 1951).

Bei *Formica pratensis* gabelt sich der kräftige mediane, unpaare Ausführgang (*UAG*) unter dem Unterschlundganglion in zwei kugelförmige Gebilde, die als

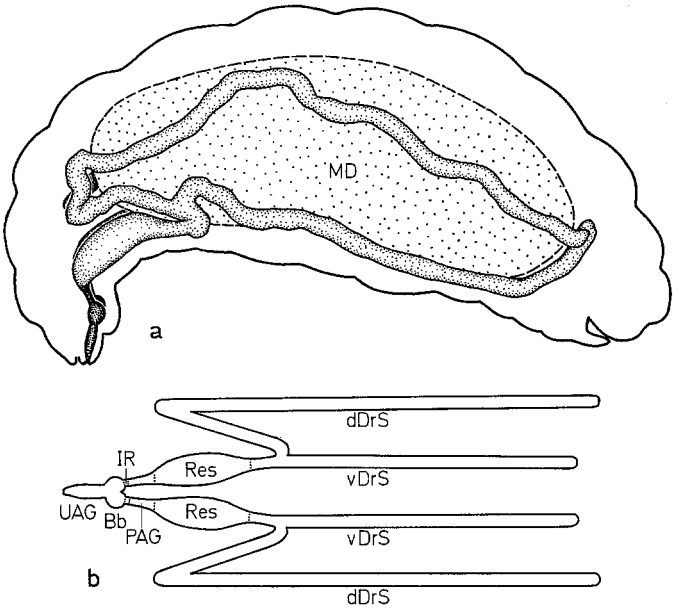


Abb. 19a u. b. Anatomie der larvalen *Formica*-Labialdrüse (♂). a Lage der Drüse im Larvenkörper. 13 ×. b Drüsenabschnitte im Schema

Bulbi (*Bb*) bezeichnet werden sollen (Abb. 19). An deren Hinterende steigen die dünneren, paarigen Ausführgänge (*PAG*) beiderseits der Nervenkette und des Ösophagus nach oben; sie gehen schon nach kurzem Verlauf in je ein Reservoir (*Res*) über. Dieses verengt sich an seinem Hinterende zu einem kräftigen Schlauch, der sich wiederum in zwei Schenkel gabelt. Während der eine Schenkel in waagrechter Richtung weiter nach hinten verläuft, dem Mitteldarm ventrolateral anliegend (ventraler Drüsenschlauch, *vDrS*), erstreckt sich der andere zunächst bis in Höhe des Reservoirvorderendes nach vorn, um nun nach oben, anschließend wieder nach hinten abzubiegen (dorsaler Drüsenschlauch, *dDrS*).

b) Histologie und Entwicklung der einzelnen Drüsenabschnitte während des Larvenwachstums. Die Zahlenangaben dieses Kapitels beziehen sich auf ♀-Larven, die durch ihre Körpergröße gekennzeichnet werden (vgl. PÉREZ, 1903); ♂- und ☿-Larven zeigten keine qualitativen Unterschiede. Es bedeuten: *L 1,5:* Larven von 1,5 mm Körperlänge, wahrscheinlich zu Beginn des 2. Larvenstadiums;

L 2,5: Larven von 2,5 mm Länge; *L 6,5:* Mittelgroße Larven von 6,5 mm, wahrscheinlich zu Beginn des Altlarvenstadiums; *L 8:* Spinnbereite Altlarven.

Anatomische Beschaffenheit und Proportionen der Larvaldrüse ändern sich kaum im Verlauf der Larvalperiode. Dagegen zeigen die Zellen sämtlicher Drüsenabschnitte ein beträchtliches Wachstum.

Unpaarer Ausführgang (UAG). Der vordere „*epidermale Teil*" umfaßt etwa $^1/_6$ der Gesamtlänge des UAG; die Zellen seines einschichtigen Epithels entsprechen nach Struktur und Entwicklung etwa den Epidermiszellen. Eine kurze *Übergangszone* leitet in den „*eigentlichen UAG*" über, der sich nach hinten in die paarigen *Bulbi*

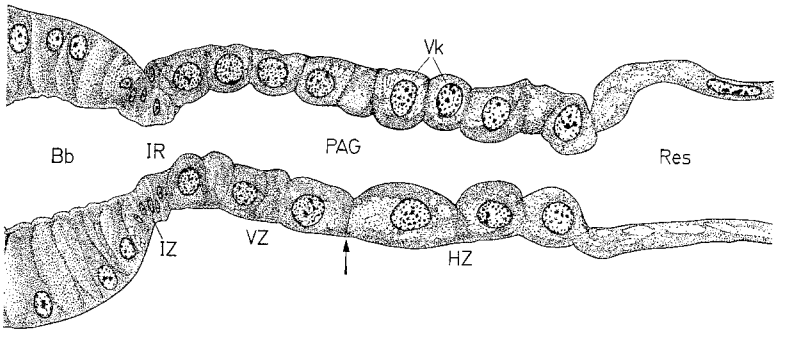


Abb. 20. Sagittalschnitt durch Bulbus (*Bb*), paarigen Ausführgang (*PAG*) und Reservoir (*Res*) der *Formica*-Labialdrüse (♀). Mittelgroße Altlarve (*L 6,5*). Grenze Vorderzellen—Hinterzellen durch ↗ angedeutet. Zeichn. nach HE gefärbtem Präp. Ca. 200 ×

(*Bb*) aufspaltet. Histologisch stimmen Ausführgang und Bulbi völlig überein; sie stellen also nur verschiedene Abschnitte eines Gewebes dar. Das Cytoplasma der zylindrischen Zellen ist längsstrukturiert (Abb. 20); die Kerne des Bulbus sind etwas kleiner (Abb. 21). — Epithelstärke (von *L 1,5* bis *L 8:* 20—25 μ bis 40—50 μ) und Kerngröße (im Durchschnitt von 180 bis 1600 μ^3) nehmen in der Larvalentwicklung beträchtlich zu. Der UAG enthält in allen untersuchten Altersstadien ein Sekret, das sich im histologischen Schnitt als rosa gefärbtes, feines, weitmaschiges Netz darbietet (HE-Färbung).

Imaginalring (IR). Dieser schmale Ring kleiner, hochzylindrischer Primordialzellen mit langgestreckten Kernen (Abb. 20) liegt zwischen Bulbus und paarigem Ausführgang. Die Kerne dieser Zellgruppe vergrößern sich während des Larvenwachstums auf das Vierfache (12 μ^3 bei *L 1,5;* 51 μ^3 bei *L 8*).

Paariger Ausführgang (PAG). Seine Wände werden von einem basophilen Pflasterepithel mit rundlichen Kernen gebildet (Abb. 20). Der PAG der spinnbereiten Altlarve läßt bei genauerer Untersuchung drei Zonen mit unterschiedlichen Zelltypen feststellen. Die Zellen der vorderen Zone, „*Vorderzellen*" (*VZ*), zeigen ein ziemlich homogenes, minimal aufgelockertes Plasma; ihre rundlichen, unterschiedlich großen Kerne sind stets kleiner und dichter strukturiert als die der hinteren Zone. Die Zellen der mittleren Zone, „*Mittelzellen*" (*MZ*), sind in Kernnähe etwas stärker vakuolisiert als die Vorderzellen. Die „*Hinterzellen*" (*HZ*) nehmen die hintere Hälfte des PAG ein. Sie sind stark vakuolisiert, ihre Kerne sind größer und aufgelockerter als die der vorderen PAG-Hälfte. — Der Durchmesser des PAG wächst während der Larvenzeit von 20 μ (*L 1,5*) auf 85—100 μ (*L 8*). Das

Kernvolumen der Vorder- und Hinterzellen ist zunächst gleich, durchschnittlich 105 μ^3 bei L *1,5*, unterscheidet sich bei *L 8* aber deutlich: Vorderzellen 2300 μ^3, Hinterzellen 5380 μ^3. Zahlreiche Vakuolen in den Hinterzellen, aber vereinzelte, kleinere Sekretvakuolen in den Vorderzellen werden in allen Stadien gefunden; das Ganglumen enthält stets das rosa gefärbte Sekret.

Reservoir (*Res*). Die Zellen des leicht gewellten Plattenepithels entsprechen hinsichtlich Plasmastruktur und Kerngröße (Abb. 21) ganz den Zellen der Drüsenschläuche. Ihr peripheres Cytoplasma läßt große Sekretvakuolen erkennen (Abb. 20). — Die Auflockerung der Zellen ist in allen Stadien zu finden; das durchschnittliche Kernvolumen wächst von 400 μ^3 (*L 1,5*) auf 16100 μ^3 (*L 8*). Das Reservoirlumen wird immer von dem eosinophilen Sekret angefüllt.

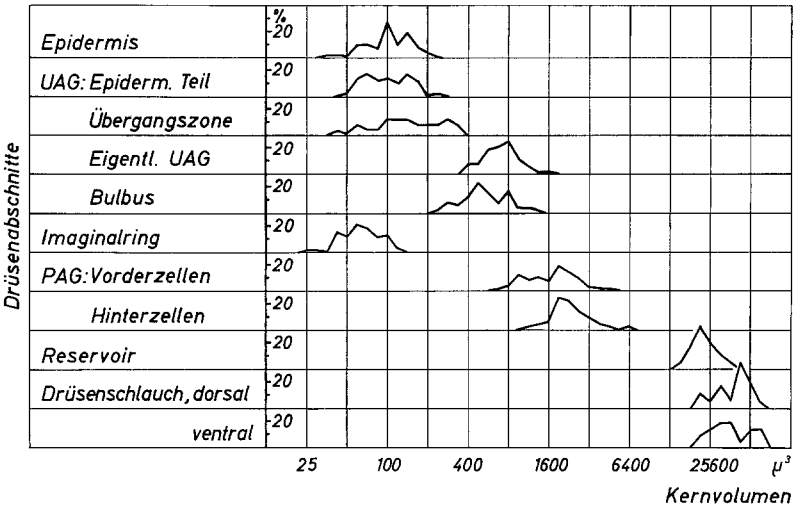


Abb. 21. Kerngrößenverhältnisse der *Formica*-Labialdrüse (♀). Mittelgroße Altlarve (*L 6,5*)

Drüsenschläuche (*vDrS*, *dDrS*). Ventraler und dorsaler Drüsenschlauch stimmen nicht nur in Zell- und Kerngröße (Abb. 21), sondern auch strukturell in ihrem ganzen Verlauf überein. — Durch das Anwachsen der Drüsenzellen vergrößern sich die Sekretschläuche im Verlauf der Larvalentwicklung beträchtlich (Tabelle 2). Das basale Cytoplasma ist in allen Larvenstadien von vielen kugeligen bis spindelförmigen Sekretgranula durchsetzt. Das Lumen der Schläuche läßt an günstig gelegenen Schnitten stets das spärlich vorhandene rosa Sekret erkennen.

Wie bei *Myrmica laevinodis* (Kramer, 1959) können auch bei *Formica pratensis* nur zu Beginn des ersten Larvenstadiums noch vereinzelte Mitosen in den Labialdrüsen beobachtet werden. Das spätere Wachstum des Organs beruht auf einer starken Zell- und Kernvergrößerung, die wiederum auf *endomitotische Polyploidisierung* (Risler, 1950; Kramer, 1959) zurückzuführen sein dürfte. Erstaunlicherweise wird auch das Kernvolumen der Imaginalzellen deutlich vergrößert.

Das Auftreten zahlreicher Sekretvakuolen in den Zellen der Drüsenschläuche, des Reservoirepithels und der paarigen Ausführgänge sowie das Vorkommen eines

Tabelle 2. *Wachstum der Drüsenschläuche der Labialdrüse von Formica pratensis* (♀) *im Verlauf der Larvalentwicklung*

Untersuchte Larven	Durchmesser (μ)			Kern-volumen (μ^3)
	Drüsenschlauch	Drüsenepithel	Drüsenlumen	
L 1,5	25—30	8—10	8—12	275
L 2,5	50—65	20—30	12—25	
L 6,5	130—150	55—70	10—30	
L 8				61700

rosa gefärbten Sekrets (HE-Färbung) in den Lumina sämtlicher Drüsenabschnitte lassen darauf schließen, daß die Drüse, zumindest die Drüsenschläuche während der gesamten Larvalperiode ein „*larvales Sekret*" produzieren. Ein entsprechendes, nicht mit dem Spinnsekret identisches Sekret beschreiben auch JODLOWSKI (1930; bei Formicidenlarven), LOZIŃSKI (1927; Wespenlarven) und GAY (1956; *Drosophila*). Es stellt mit Sicherheit das Speichelsekret dar; darüber hinaus dürfte es bei den sozialen Hymenopteren auch für die Trophallaxis und die Ernährung der Sozietät bedeutsam sein (JANET, 1898; LE MASNE, 1951; MASCHWITZ, 1966).

c) Produktion des Spinnsekrets und Abbau der Larvaldrüse. Gegen Ende des Altlarvenstadiums sezernieren die Drüsenschläuche, Reservoire und paarigen Ausführgänge mehrere Sekretarten, offensichtlich verschiedene Komponenten des Seidensekrets. Zunächst füllen sich die Schlauchlumina mit einer großen Menge eines weinroten, grob strukturierten Sekrets (HE-Färbung), dem wenig später ein hellblaues, fein strukturiertes Sekret beigemischt wird.

Nach dem Ende der Spinnbewegungen (*Sp*) sind die geschrumpften Drüsen mancher Vorpuppen noch teilweise von Sekret erfüllt. Bei Sp + 6h läßt sich die beginnende Autolyse der Drüsenzellen an dem leicht geklumpten Chromatin der Zellkerne erkennen; aktiv eingreifende Phagocyten werden erst nach K beobachtet. Das Drüsengewebe wird also autolytisch abgebaut, der Abtransport durch Phagocyten ist sekundärer Natur. Dieser Befund stimmt mit den Ergebnissen von KARAWAIEW (1898) überein, steht aber im Gegensatz zur Ansicht von PÉREZ (1903).

II. Der Aufbau der imaginalen Formica-Labialdrüsen

Nach SCHIEMENZ (1883) soll sich die imaginale Labialdrüse bei *Apis mellifica* von der Epidermis her bilden; das alte Larvenmaterial wird für die neue Drüse vermutlich nicht verwendet. Demgegenüber ist nach KARAWAIEW (1898) bei der Ameise *Lasius flavus* der Abbau des larvalen unpaaren Ausführgangs ungewiß; die Sekretschläuche degenerieren. Bei *Solenopsis fugax* (GLÖCKNER, 1954) bleibt der Ausführgang vom Abbau verschont; aus ihm sollen sich die imaginalen, paarigen Ausführgänge entwickeln, die allmählich nach hinten an die *aus dem Mesoderm* entstehenden Drüsen heranwachsen. Bei den Musciden führt KOWALEVSKY (1887) die Entstehung der Imaginaldrüsen auf einen Ring kleiner Primordialzellen („Imaginalring") zurück, der an der Mündung der degenerierenden larvalen Drüsenschläuche in den paarigen Ausführgang liegt. Nach ROSS (1939) und BODENSTEIN

(1950) verlängern sich bei *Drosophila* nach der Degeneration der larvalen Ausführgänge die Imaginalringe nach vorn und nach hinten; nach vorn sollen so die imaginalen paarigen und durch deren Verschmelzung der unpaare Ausführgang, nach hinten die sezernierenden Schläuche der Imaginaldrüse gebildet werden. Nach EL SHATOURY und WADDINGTON (1957) sollen die Imaginalzellen von *Drosophila* im Verlauf der Larvenperiode aus abgesonderten Lymphzellen entstehen oder durch solche wenigstens vermehrt werden.

a) Ausführgänge. Unmittelbar nach beendetem Kokonspinnen erfährt die Kopfanlage der *Formica*-Vorpuppe eine beträchtliche Verlängerung. Hierdurch wird auch der larvale UAG der Labialdrüse verändert: a) Die Mündungsöffnung wird etwas in das Körperinnere, an den Grund einer kleinen Höhlung, der *Anlage des Salivariums* eingesenkt; an dessen Aufbau ist neben der hier mehrschichtigen Epidermis auch der vordere, epidermale Teil des UAG beteiligt. b) Der Ausführgang wird verlängert, seine Epithelstärke verringert; die Bulbi werden allmählich zu länglichen Schläuchen.

Zur Zeit der Kotabgabe können vereinzelte, wenige Stunden später eine größere Anzahl von Mitosen vorwiegend mit tangentialer Spindelachse im UAG-Epithel beobachtet werden. Eine zeitliche Abfolge bestimmter Spindelstellungen, wie sie bei den differentiellen Teilungen der Leydigschen Hautdrüsen auftrat, ist nicht festzustellen. Vereinzelt sind irreguläre, 3—4polige Teilungsspindeln zu finden. Noch im Verlauf der Mitosenwelle, die bei K + 1 d bereits wieder endet, degenerieren einzelne Zellen; sie werden entweder an der Basalmembran von Phagocyten aufgenommen oder nach außen, in das Lumen des Ausführgangs abgegeben. Dabei bleibt der Gang in seiner Gesamtheit intakt.

Eine Vermutung, die degenerierenden Zellen könnten im Verlauf *differentieller Zellteilungen* entstanden sein, ließ sich nicht bestätigen. Denn erstens lassen die gebildeten Tochterzellen keine Unterschiede erkennen, zweitens treten die Pyknosen vorwiegend im hinteren UAG- und im Bulbusabschnitt, die Mitosen aber im mittleren UAG-Bereich auf. Die pyknotischen Kerne dürften wohl von degenerierenden, nicht mehr benötigten Larvalzellen herrühren. Andererseits lassen sich die beobachteten Mitosen, die eine beträchtliche Vermehrung der Kernzahl im UAG bewirken, auch nicht als reine *Vermehrungsteilungen* deuten; die UAG-Kerne zeigen nämlich zwischen K und K + 1,5 d eine auffallende Volumenreduktion und Strukturveränderung. Es mußte daher die Möglichkeit *somatischer Reduktionsteilungen* in Betracht gezogen werden.

Diese Art von Zellteilungen wurde erstmals von BERGER (1938) für den Umbau des Hinterdarms von *Culex pipiens* (Diptera) beschrieben und von RISLER (1950, 1959) für die Larvalentwicklung des Fettkörpers von *Ptychopoda seriata* (Lepidoptera) bzw. die Epidermis von *Aedes aegypti* (Diptera) bestätigt. Hierbei laufen nacheinander mehrere äquale Kernteilungen mit typischer Spindel ab, welche die Ploidiestufe des somatischen Chromosomensatzes, die „Kernwertigkeit", in mehreren Schritten reduzieren. Die Bestimmung der Kernwertigkeit erfolgt am

besten durch Zählung der Chromosomen (BERGER). Infolge der Kleinheit und der großen Zahl der Chromosomen bei *Formica pratensis* (etwa 20—30 im diploiden Satz) waren genaue Auszählungen nicht ohne weiteres möglich. So wurden Kerngrößenmessungen, Bestimmungen der Nucleolenzahl und an günstig gelagerten Mitosen in der Metaphase Messungen des Spindelvolumens durchgeführt. Nach RISLER (1954) ist dieses im Gegensatz zum Kern- und Zellvolumen nur geringen Schwankungen unterworfen, da stets Zellen gleichen physiologischen Zustands vorliegen.

Die Ergebnisse sind in Abb. 22 und 23 zusammengefaßt. Nach einer Kernschwellung bei Sp + 6h, die aber bis zum Beginn der Mitosenwelle bei K wieder zurückgeht, vermindert sich *das durchschnittliche Kernvolumen* der UAG-Zellen (von ♂♂, ♀♀ und ☿☿) bis K + 0,5d etwa auf die Hälfte (Abb. 22); abgesehen von einer neuerlichen geringen Schwellung bei K + 1d (Ende der Mitosenwelle) bleibt die Kerngröße in der späten Vorpuppenphase erhalten. Auch *die Nucleolenzahl* (Abb. 23a) nimmt ab: Bei Sp + 6h zeigt die überwiegende Zahl der Kerne vier deutliche, größere Nucleolen; bei K weisen nur noch wenige der nicht in Teilung begriffenen Kerne vier, die meisten dagegen zwei Nucleolen auf; bei K + 1d findet man vorwiegend Kerne mit einem einzigen großen Nucleolus, der wahrscheinlich einen Sammelnucleolus darstellt. *Das Spindelvolumen* weist bei K zwei verschiedene Größenklassen auf (Abb. 23b), eine um 350—400 μ^3 und eine um etwa 800 μ^3; bei K + 0,5d kommen dagegen nur noch Mitosen vor, deren Spindelvolumen der kleineren Klasse zugehört. *Diese Befunde zeigen sämtlich eine somatische Reduktion an*, wobei der erste Teilungsschritt mit großer Spindel eine Äquationsteilung, der zweite eine Reduktionsteilung mit kleiner Spindel darstellen dürfte (vgl. RISLER, 1959).

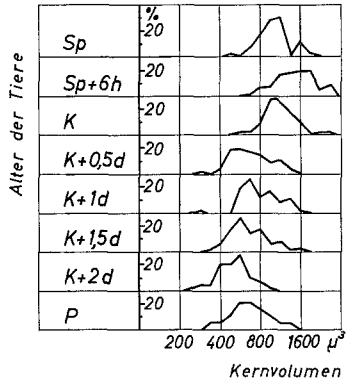


Abb. 22. Kernvolumina in der Entwicklung des „eigentlichen UAG" der larvalen *Formica*-Labialdrüse (♂)

In der späten Vorpuppenphase streckt sich der „eigentliche UAG" zu einem dünnen langen Schlauch, dem *imaginalen unpaaren Ausführgang*. Der paarige Bulbusabschnitt, dessen größere Kerne ihn stets deutlich von den nach hinten angrenzenden Imaginalzellen unterscheiden lassen, wird zum dünnen *paarigen Ausführgang der Imaginaldrüse*.

b) Reservoir und Drüsenschläuche. Anders als der unpaare Ausführgang werden die Sekretschläuche, Reservoire und paarigen Ausführgänge, die gemeinsam das Seidensekret produzieren und deshalb als

eigentlicher Drüsenabschnitt der Larvaldrüse zusammengefaßt werden können, nahezu völlig abgebaut. Lediglich der vordere Teil des PAG zeigt keine Degenerationserscheinungen. An den Bulbusabschnitt und den Imaginalring anschließend, erweitert er sich zwischen Sp + 6h und K zu einem Säckchen (*Sacculus, Sac*), das nach hinten zu einer engen Röhre ausgezogen und durch den lumenlosen, degenerativen Zellstrang der PAG-Hinterzellen (*HZ*) begrenzt wird (Abb. 24a).

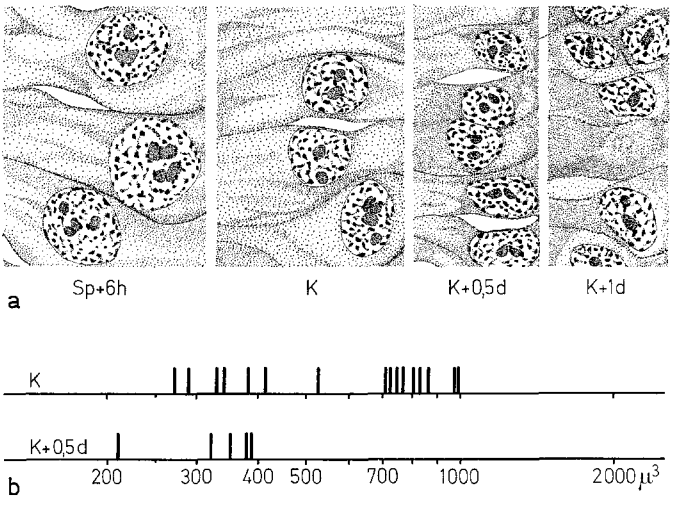


Abb. 23a u. b. Veränderungen a der Kerne (Größe, Nucleolenzahl) und b der Kernspindelvolumina im UAG der *Formica*-Labialdrüse (☿). a Zeichn. nach HE gefärbtem Präp. Ca. 600 ×. b Jede Säule stellt das Volumen einer Mitosespindel dar

Bei Vorpuppen, deren paarige Ausführgänge, Reservoire und Sekretschläuche noch nach dem Einspinnen größere Sekretmengen enthalten, verengt sich der Ausführgang im Bereich der Mittelzellen (*MZ*) und schließt so den Sacculus nach hinten ab.

Die Wandzellen des Sacculus (Vorderzellen, *VZ*) zeigen zur Zeit der Kotabgabe keine Besonderheit. Dagegen lassen die Mittelzellen eine starke Sekretionstätigkeit erkennen: Ihr Cytoplasma ist durch kleinere und größere Vakuolen so stark aufgelockert, daß es nur noch in Form dünner Plasmafäden erscheint (Abb. 24b). Die Sekretvakuolen weisen mitunter eosinophile Einschlüsse auf.

Die Auflockerung dieser „*Sekretzellen*" (*SkZ*) kann keinesfalls Anzeichen einer Degeneration sein; denn erstens erscheint das Chromatin der Kerne normal und nicht geklumpt, wie das der degenerativen Hinterzellen, zweitens tritt der Sekretzellring bei allen untersuchten Tieren zur gleichen Zeit und an derselben Stelle auf. Das abgeschiedene Sekret gelangt mit großer Wahrscheinlichkeit in das Lumen des Sacculus. Da der Zeitpunkt der Sekretabgabe mit dem Entwicklungsbeginn des

imaginalen Drüsensystems aus Imaginalring und Vorderzellen zusammenfällt, könnten die Sekretzellen diese anfängliche Entwicklung beeinflussen bzw. steuern.

Nach K nimmt die sekretorische Aktivität der Mittelzellen ab: Bei K + 0,5 d ist ihr Cytoplasma nur noch von kleineren Vakuolen durchsetzt, die bei K + 1 d vereinzelt oder gar nicht mehr vorhanden sind. Nach beendeter Sekretion degenerieren die Sekretzellen ebenfalls: Ihre Zellkerne werden zunehmend basophil und pyknotisch.

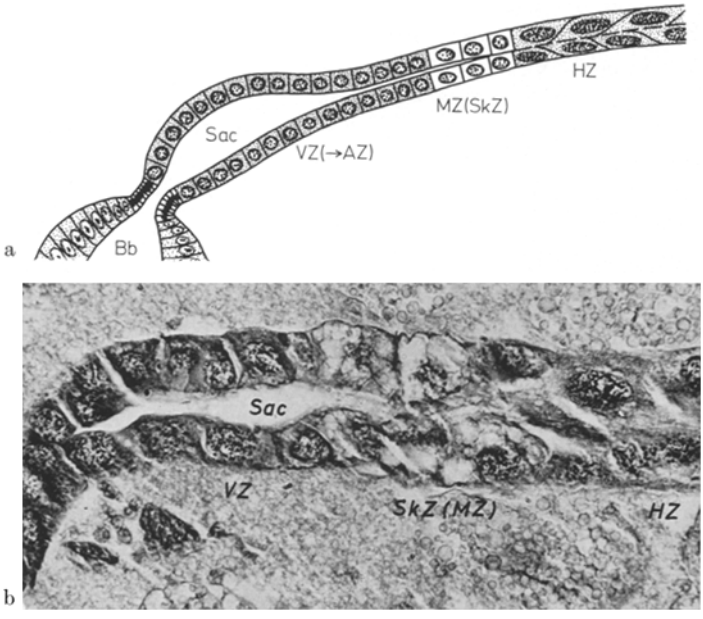


Abb. 24a u. b. Sagittalschnitte durch einen Teil der larvalen *Formica*-Labialdrüse. ☿-Vorpuppe, K. a Schema des veränderten PAG. Die Vorderzellen (*VZ*) entsprechen den späteren Apikalzellen (*AZ*). 150 ×. b Schnitt durch die sekretorisch aufgelockerten Mittelzellen (Sekretzellring). HE. 250 ×

Somit bleiben von dem paarigen Abschnitt der Larvaldrüse im Verlauf der Metamorphose nur die Zellen des Imaginalrings (*IZ*) und die PAG-Vorderzellen erhalten. Letztere markieren nun das Hinterende der imaginalen Drüsenanlage; sie sollen deshalb als *Apikalzellen* (*AZ*) bezeichnet werden. Die Unterscheidung der beiden Zelltypen ist auf Grund der Größe und Struktur ihrer Kerne (Abb. 25) auch weiterhin eindeutig: Die kleinen Kerne (150 μ^3 bei K) der primordialen Imaginalzellen besitzen nur zwei Nucleolen; die je nach Entwicklungsstadium 5—15mal voluminöseren, polyploiden Kerne (1400 μ^3 bei K) der larval an der Bildung des Seidensekrets beteiligten Apikalzellen zeigen eine größere Zahl von Nucleolen.

Noch vor der Kotabgabe werden die Imaginalzellen durch einzelne Mitosen vermehrt, der Imaginalring wird zu einem kurzen *Tubus* (*Tb*) gestreckt. Nach K nimmt die Zahl der parallel zum Lumen stehenden Teilungsspindeln deutlich zu; der Tubus wird beträchtlich verlängert, der Sacculus bis zur Puppenhäutung weit in den Prothorax hineingeschoben. Außerdem dringen schon bei K + 1 d einzelne Imaginalzellen in das Innere des Sacculus ein, vermehren sich hier weiter und legen sich allmählich in mehreren Schichten an die äußere, einschichtige, von AZ gebildete Wand an (Abb. 25a). Mit dem Auftreten senkrecht stehender Spindeln sprengen die IZ bei K + 2 d den zusammenhängenden AZ-Verband und gelangen zwischen den großen Zellen hindurch an die Sacculusoberfläche. Aus dem Sacculus wird so eine birnförmige, hohle *Zellagglomeration* (*Aggl*), in deren äußerer Schicht die AZ scheinbar wahllos verstreut sind.

Unmittelbar vor, während und nach der Puppenhäutung fehlen in Tubus und Agglomeration die Teilungsspindeln. Bei P + 1 d läßt der hintere Tubusbereich eine geringe Lumenerweiterung erkennen, die bis P + 2 d den gesamten Tubus erfaßt und durch Abgabe des typischen „Erweiterungssekrets" (vgl. Postpharynxdrüsen-Entwicklung, S. 31) verursacht wird. Das dünne Rohr von Imaginalzellen wird hierdurch zum *imaginalen Drüsenreservoir* umgestaltet (Abb. 25b, c).

Ganz anders verläuft dagegen die weitere Entwicklung der Agglomeration. Zur Zeit der Puppenhäutung zeigen einige Apikalzellen ein von Sekretvakuolen kurzfristig aufgelockertes Cytoplasma; außerdem treten im Bereich der AZ pyknotische Kernfragmente auf. Mit dem neuerlichen Auftreten vieler Mitosen bei P + 1 d gruppieren sich die Agglomerationszellen so zusammen, daß das bisher einheitliche Lumen in 2—4 Hauptrichtungen gespalten wird. Durch die zunehmende Vermehrung der IZ entsteht bis P + 2,5 d ein unregelmäßig sternförmiges Gebilde, das aus seinem Zentrum eine Reihe von kurzen, mehrschichtigen Schläuchen („Primärschläuche") entsendet (Abb. 25b). Auffallenderweise befindet sich in den Kuppen dieser ausstrahlenden Zellhaufen stets eine größere Zahl von Apikalzellen, den Imaginalzellen gewissermaßen vorauseilend. Bis gegen Ende der Mitosenaktivität (P + 3,5 d) verlängern und verzweigen sich die Primärschläuche zu Sekundärschläuchen, bei denen noch 2—3 AZ an der Spitze liegen, später zu Tertiärschläuchen. Gleichzeitig wird das Schlauchepithel einschichtig. Aus den mehrschichtigen Primärschläuchen ist somit *ein verzweigtes System dünner Drüsenschläuche* entstanden, *an deren blindem Ende jeweils eine AZ sitzt* (Abb. 25c). Allerdings werden bei der Schlauchbildung nicht alle Apikalzellen an die Spitze mitgenommen; einige kleinere AZ bleiben im mittleren Schlauchbereich zurück.

Bei P + 4,5 d ist die anatomische Ausbildung des imaginalen Drüsensystems praktisch abgeschlossen. Im späten Puppenstadium erweitern

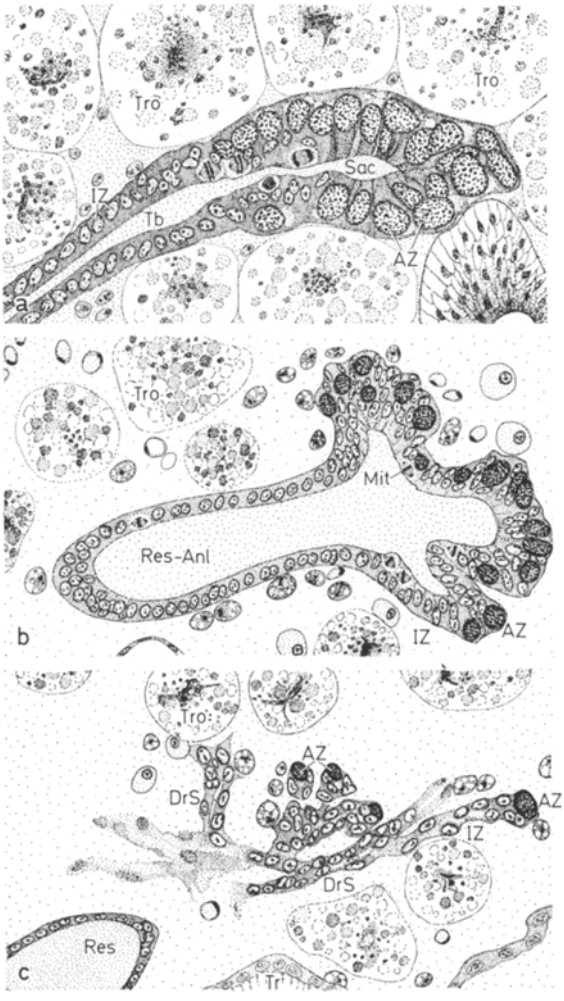


Abb. 25a—c. Entstehung der imaginalen *Formica*-Labialdrüse (☿). a K + 1d: Imaginalzellen dringen in den Sacculus ein; Bildung der Zellagglomeration. b P + 2d: Beginnende Auflösung der Agglomeration. c P + 4d: Einschichtige mehrfach verzweigte Drüsenschläuche mit endständigen *AZ*. Zeichn. nach Galloc.-Eosin gefärbten Präp. a 280 ×, b—c 250 ×

sich die Endabschnitte der Drüsenschläuche zu den *Endsäckchen;* die Apikalzellen liegen bei P + 9d nicht mehr unmittelbar an den Schlauchspitzen, sondern subapikal (Abb. 26).

Beim Vergleich mit den Befunden von Bausenwein (1960) fällt auf, daß die Apikalzellen mit dessen „basophilen Zellen" identisch sind. Mit dieser Feststellung läßt sich aber die Auffassung Bausenweins, die

„Ausbildung einer größeren Anzahl von basophilen Zellen mit Riesenkernen" während des imaginalen Lebens sei das „cytologische Merkmal einer gesteigerten Aktivität der Labialdrüse", nicht vereinbaren. Denn die Entwicklungsgeschichte der Apikalzellen ließ erkennen, daß die „basophilen Zellen" von der Larvaldrüse (PAG-Vorderzellen) in die Imaginaldrüse übernommen werden.

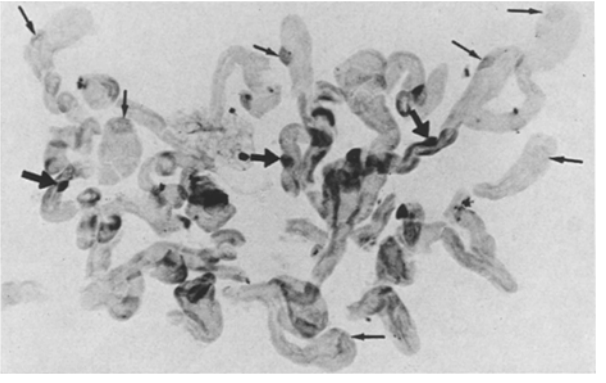


Abb. 26. Teil des Schlauchsystems der imaginalen *Formica*-Labialdrüse (☿, I). ↗↗ *AZ* in subapikaler Stellung; ↗↗ *AZ* im mittleren Schlauchbereich. Totalpräp. Thionin. 95 ×

III. Die Entwicklung der imaginalen Labialdrüsen (Hinterkopf- und Thoraxdrüsen) von Apis mellifica

Bei der Imaginalentwicklung der *Formica*-Labialdrüsen war vor allem die Verwendung polyploider, „larvaler" Zellen (*AZ*) für den Aufbau der Drüsenschläuche auffallend. Sollte dies eine Besonderheit der *Formica*-Entwicklung oder ein allgemein verbreitetes Prinzip sein? Ein erneuter Vergleich mit der Honigbiene schien deswegen besonders interessant, weil in den Schlauchenden der *Apis*-Drüsen bisher keine Kerngrößenunterschiede gefunden wurden (Schiemenz, 1883; Heselhaus, 1922; Kratky, 1931). Andererseits kommen in den Drüsenschläuchen anderer Apiden und auch Vespiden mehrere Kern- und Zelltypen vor (Schiemenz, Heselhaus).

a) Die larvalen Drüsen. Die Larvaldrüse der Honigbiene läßt zwei gegeneinander scharf abgegrenzte, histologisch deutlich unterschiedene Abschnitte erkennen (Abb. 27a), worauf bereits Schiemenz hingewiesen hat: 1. Einen vorderen Teil, der als *Ausführsystem* angesprochen werden kann. Er umfaßt neben einem unpaaren Ausführgang (*UAG*) einen paarigen Ausführabschnitt (*PAA*), der verhältnismäßig lang und an seinem Hinterende erweitert ist. Wie die Entwicklung während der Metamorphose erkennen läßt, entsprechen UAG und PAA zusammen dem UAG mit Bulbusabschnitt und Imaginalring von *Formica* (Abb. 27b). Die Zellkerne des *Apis*-Ausführsystems sind allerdings gleichartig (wahrscheinlich diploid), lassen also den Imaginalring nicht hervortreten. 2. Durch eine Einschnürung ist der

paarige hintere, stark gewundene *Drüsenschlauch* abgegrenzt. Seine Zellen unterscheiden sich von denen des Ausführsystems durch die auffallende Basophilie ihres Cytoplasmas. Nach der Kerngröße können sie drei verschiedenen Zonen zugeordnet werden: Die *vordere Zone* (*VZo*) zeigt kleine kugelige Kerne, deren Volumen noch geringer ist als das der Kerne des Ausführsystems; die Kerne der *mittleren Zone* (*MZo*) sind etwas größer; die Kerne der *hinteren Zone* (*HZo*), des stark gewundenen, weitaus größten Abschnitts des Drüsenschlauchs sind ebenfalls

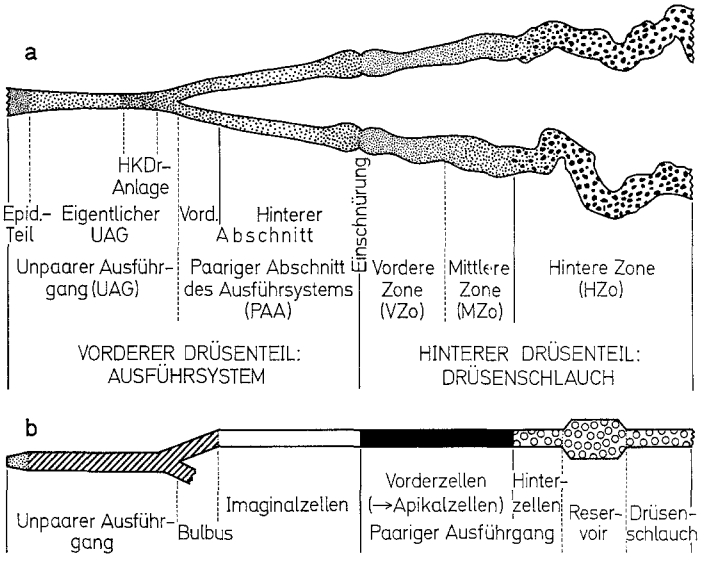


Abb. 27. a Übersicht über die larvale *Apis*-Labialdrüse (♀, D + 1 d). Größter Teil des Drüsenschlauchs abgeschnitten. Die Punkte deuten die unterschiedliche Größe und Dichte der Zellkerne an. Zeichn. nach Feulgen gefärbtem Totalpräp. 35 ×. b Larvale *Formica*-Labialdrüse mit entsprechenden Abschnitten zum Vergleich

kugelig, aber wesentlich größer. Die Vorderzone könnte den PAG-Vorderzellen, die Mittelzone den PAG-Mittelzellen, die Hinterzone dem „eigentlichen Drüsenabschnitt" (PAG-Hinterzellen, Reservoir und ventraler Drüsenschlauch) von *Formica* homolog sein; ein dorsaler Drüsenschlauch ist bei *Apis* nicht ausgebildet. An der Produktion des Spinnsekrets nehmen wie bei *Formica* alle drei Zonen, in besonderem Maß die Hinterzone teil.

b) Imaginale Ausführgänge, Hinterkopfdrüsen und Thoraxdrüsen-Reservoir. Wie bei *Formica* bleibt auch bei *Apis* das Ausführsystem im Verlauf der Metamorphose vollständig erhalten. Das epidermale Vorderende differenziert sich zum *imaginalen Salivarium.* Der eigentliche UAG erfährt durch das besondere Wachstum des Labiums eine mächtige Verlängerung; sein gleichmäßiges, einschichtiges Epithel läßt auf der ganzen Länge keine Kernunterschiede erkennen.

Bei D + 2,5 d tritt im hinteren, noch vor dem Unterschlundganglion gelegenen UAG-Abschnitt eine erhöhte Mitosenaktivität in Erscheinung,

in deren Verlauf sich die dicht gedrängten Zellen zu einem hohen Zylinderepithel verlängern, zur *Anlage der Hinterkopfdrüse.* Diese vergrößert sich bis P + 1 d zu paarigen, seitlichen, flügelartigen Ausfaltungen, deren Außenränder kleine Einbuchtungen erkennen lassen. Der dem UAG nahe Teil dieser Ausfaltungen verlängert sich bis P + 3 d zu einem dünnen Drüsenausführgang; der äußere Teil wächst ventral, dorsal und seitlich zu verzweigten Drüsenschläuchen aus, deren blinde

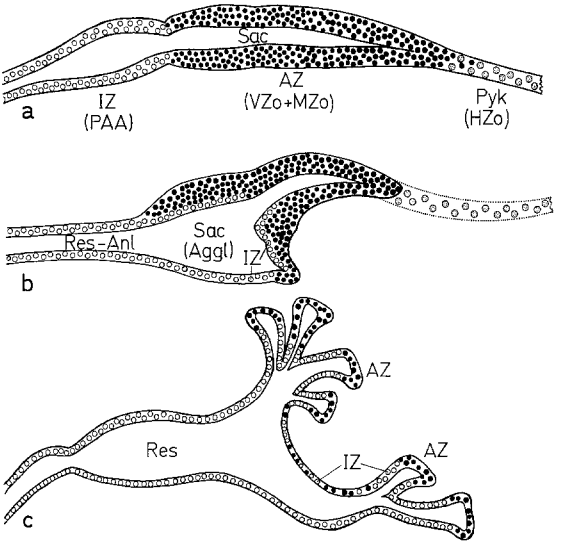


Abb. 28a—c. Entstehung der imaginalen *Apis*-Thoraxdrüse (☿). a D + 2 d: Die Zellen der vorderen und mittleren Zone (*AZ*) bilden einen mehrschichtigen Sacculus. b D + 3 d: Imaginalzellen (*IZ*) dringen in den nunmehr kegelförmigen Sacculus ein. c P + 1,5 d (= D + 5 d): Aufspaltung der Agglomeration in Drüsenschläuche. ●●● *AZ*; ○○○ *IZ*. 130 ×

Enden schließlich zu Säckchen erweitert werden. Die Zellen der Hinterkopfdrüse sind völlig gleichartig und entsprechen zunächst denen des UAG.

Der hinterste Teil des UAG und der vordere Abschnitt des PAA differenzieren sich zum imaginalen Ausführsystem hinter der Hinterkopfdrüse. Der hintere Abschnitt des PAA, der dem *Formica*-Imaginalring entspricht, erweitert sich zwischen P + 1 d und P + 2,5 d zum *imaginalen Reservoir.*

c) Sekretschläuche der Thoraxdrüsen. Der größte Teil der larvalen Drüsenschläuche, nämlich die hintere Zone, wird bis kurz nach der Puppenhäutung vollständig abgebaut. Dagegen lassen die Zellen der vorderen und mittleren Zone keinerlei Degenerationsmerkmale erkennen. Sie rücken bis D + 1,5 d hinter der Einschnürung eng zusammen; wie

in der Labialdrüsenentwicklung von *Formica* (vgl. Abb. 24a) entsteht ein *Sacculus* (*Sac*), dessen Wand allerdings 3—5 Kernschichten aufweist (Abb. 28a). Mit dem Einsetzen der Mitosenaktivität wandern einzelne Zellen des hinteren PAA in den Sacculus ein (Abb. 28b), vermehren sich hier weiter und kleiden schließlich dessen Inneres in mehreren Schichten aus. Wie bei *Formica* wird der Sacculus zu einer *Zellagglomeration* (*Aggl*) aus mehreren Zelltypen: Die Zellen des hinteren PAA

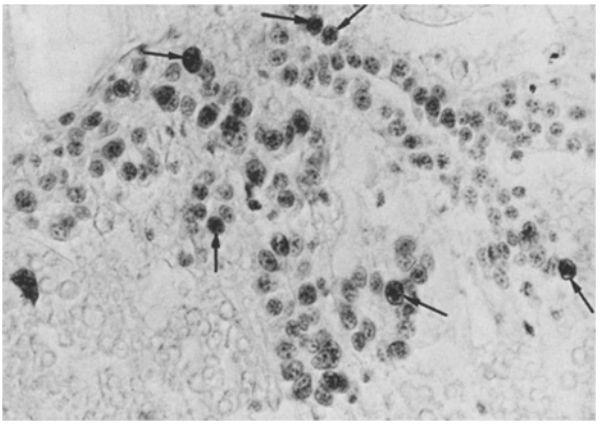


Abb. 29. Schläuche der imaginalen *Apis*-Thoraxdrüse (♀, P + 2,5d). Kerne der *AZ* (↗) sind stärker gefärbt als die der *IZ*. Feulgen. 320 ×

entsprechen nach ihrer Lage und ihrer Bedeutung für den Aufbau der Imaginaldrüse ganz den *Imaginalzellen* (*IZ*) von *Formica*, die Zellen der vorderen und mittleren Zone zusammen den *Apikalzellen* (Abb. 27, 28). Wie bei *Formica* lassen sich auch bei *Apis* diese beiden Zelltypen (bis etwa P + 4d) deutlich unterscheiden: Die Kerne der Apikalzellen (*AZ*) sind zwar nicht polyploid, aber wesentlich intensiver gefärbt (besonders deutlich bei Feulgen-Färbung) als die der Imaginalzellen. Sekretzellen, die den *Formica*-Mittelzellen entsprechen könnten, fehlen bei *Apis*.

In der späten Vorpuppenphase verlängert sich die ventrale Wand des hinteren PAA stärker als die dorsale, wodurch die Zellschichten der Agglomeration dorsalwärts rücken und so die Form eines schrägen Kegels erhalten (Abb. 28b). Die weitere Entwicklung entspricht der Labialdrüsenentwicklung von *Formica:* Nach P + 1d weichen die Agglomerationszellen in zwei Hauptrichtungen auseinander (Abb. 28c), verzweigen sich zu Primär-, Sekundär- und Tertiärschläuchen, die sich um das zentral liegende Reservoir gruppieren. Wiederum sitzen die Apikalzellen zunächst an der Spitze der Sekretschläuche (Abb. 29), gelangen schließlich aber in subapikale Stellung. Wie bei *Formica*

treten die Vermehrungsteilungen ausschließlich im Bereich der Imaginalzellen auf. Deren Kerne vergrößern sich, werden basophiler, sodaß sie nach P + 4d nicht mehr einwandfrei von den Apikalzellen unterschieden werden können.

G. Diskussion der Ergebnisse

Die Entwicklung der sekretorischen Kopfdrüsen von *Formica pratensis* und *Apis mellifica* verläuft nach drei verschiedenen Prinzipien:

1. Im Fall der *Leydigschen Hautdrüsen* entwickelt sich jede der gleichartigen Zellen der Imaginalscheibe durch eine Reihe von differentiellen Zellteilungen zu einem selbständigen Drüsenelement. Hieraus resultiert eine aus vielen Einzelelementen zusammengesetzte imaginale Komplexdrüse.

2. Die Imaginalscheibe der *Formica-Postpharynxdrüse* wird im Verlauf der Entwicklung in mehrere Teilbereiche untergliedert, die sich dann zu bestimmten Abschnitten des Imaginalorgans differenzieren.

3. Die Imaginalzellen der *Labialdrüse* bilden — unter Verwendung eines larvalen Abschnitts — nur *das sekretorische System* des Imaginalorgans. *Das imaginale Ausführsystem* entsteht durch Umwandlung des larvalen Ausführgangs.

1. Der Entwicklungsgang der Leydigschen Hautdrüsen

Die Entwicklung der verschiedensten Kleinorgane des Insekteninteguments (Flügelschuppen, Borsten, Sinnesborsten, Haare, Hautdrüsen des Leydigschen Typus; Übersicht bei Henke, 1953) erfolgt nach demselben *Prinzip:* Eine Stammzelle wird nach Art des determinativen Entwicklungstypus durch eine Folge differentieller Zellteilungen, deren Zahl, Spindelachse und zeitlicher Ablauf streng festgelegt ist, in Spezialzellen („Zelltypen") zerlegt; diese übernehmen nach ihrer Differenzierung bestimmte Teilfunktionen im Imaginalorgan.

Die aus entwicklungsgeschichtlichen und experimentellen Befunden abgeleiteten *Entwicklungsgänge* der verschiedenen Kleinorgane stimmen jedoch nur in den Grundzügen überein. So entstehen beispielsweise bei der Bildung der *Sinnesborsten* (mit einer Sinneszelle) *von Limnophilus flavicornis* Fabr. (Henke und Rönsch, 1951; Rönsch, 1954) aus der Borstenstammzelle (1. Ordnung) insgesamt vier Zellen: Nebenzelle, Sinneszelle, Borstenbildungs- und Ringbildungszelle. Demgegenüber wird in der Entwicklung der *Flügelschuppen von Ephestia kühniella* Z. (Henke, 1946, 1947, 1953) aus der Schuppen-Epithel-Stammzelle neben dem Schuppenapparat mit degenerierender Zelle, Schuppen- und Balgbildungszelle ein Verband von 2, 4, 8 oder mehr Epithelzellen gebildet (Abb. 30a). Für die Entstehung einer Nebenzelle lassen sich hier keine Hinweise finden.

Die bisher nur in wenigen Fällen untersuchte *Entwicklung Leydigscher Hautdrüsen* führte zur Darstellung sehr verschiedener Entwicklungsschemata. Bei der Bildung der Versonschen Drüsen von *Bombyx mori* entstehen nach STABENAU (1952) aus der Stammzelle durch zwei Teilungen nur drei Spezialzellen: Drüsen-, Schalt- und Kanalzelle. Dagegen findet LUKOSCHUS (1956, 1962a) in der Entwicklung der Tergit-, Duft-, Mandibel- und Pharyngealdrüsen von *Apis mellifica*

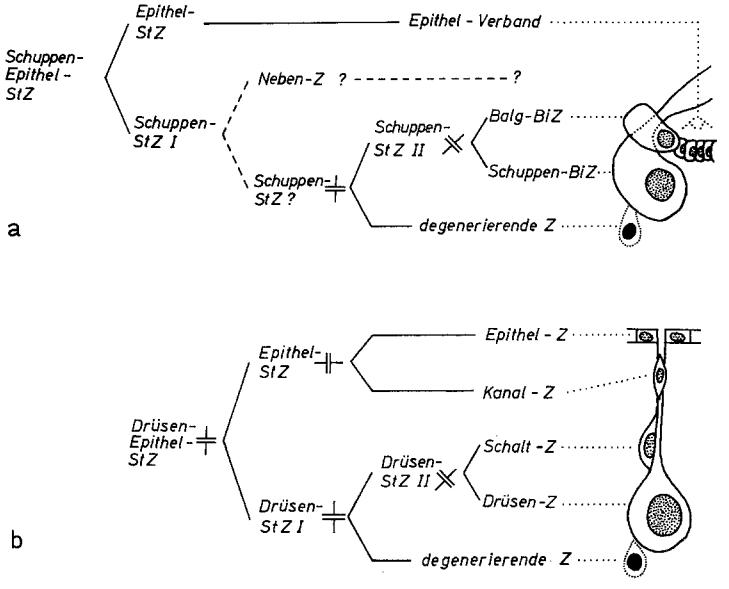


Abb. 30. Entwicklungsschemata a der Flügelschuppen von *Ephestia kühniella* (nach STOSSBERG, 1938; HENKE, 1953), b der Leydigschen Hautdrüsen von *Apis mellifica* (nach LUKOSCHUS, 1962a). Spindelstellungen wie in Abb. 5, 12 schematisiert. *BiZ* Bildungszelle, *StZ* Stammzelle, *Z* Zelle

neben einer degenerierenden Zelle noch vier weitere Zelltypen (Abb. 30b); hierbei werden auch die Epithelzellen in Anlehnung an die Ergebnisse von HENKE und seinen Mitarbeitern (Abb. 30a) als Abkömmlinge der Stammzellen aufgefaßt. An dem von LUKOSCHUS dargestellten Entwicklungsschema fällt auf, daß die Kanalzellen als durch ihre Lage besonders hervorgehobene Epithelzellen gedeutet werden; sie sollen den Nebenzellen des Borstenapparats von *Limnophilus* (RÖNSCH) entsprechen. Gegen eine solche Deutung sprechen indessen die Ergebnisse von RÖNSCH: Er konnte zwischen der Bildung des Borstenapparats (mit Nebenzelle) und der Entwicklung der Epithelzellen des Schuppen-Epithel-Verbands von *Ephestia* keine Beziehung finden. Auch nach HENKE (1953) sind die Nebenzellen Abkömmlinge der Organstammzelle und damit von der Entwicklungslinie des Epithelverbands getrennt.

Die in dieser Arbeit dargestellte Entwicklung einiger Leydigscher Hautdrüsen von *Formica pratensis* und *Apis mellifica* ließ nunmehr erkennen, daß aus den Stammzellen dieser Kleinorgane nicht nur fünf, wie von LUKOSCHUS angegeben, sondern sechs Zelltypen entstehen. Neben degenerierenden Zellen, Drüsenzellen, kanälchenbildenden Schalt- und Kanalzellen sowie Epithelzellen konnte ein weiterer Zelltyp beobachtet werden: Die den Drüsenzellen basalwärts anhängenden *Basalzellen*. Diese Beobachtung stimmt mit den Angaben von WIGGLESWORTH

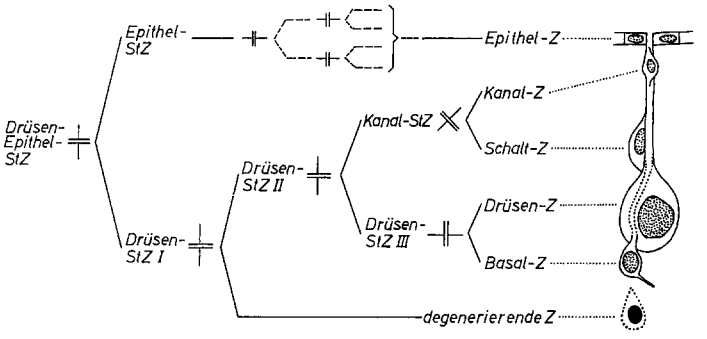


Abb. 31. Entwicklungsschema der Kopfdrüsen des Leydigschen Typs von *Formica pratensis* und *Apis mellifica*. Bei den Propharynx- und Maxillendrüsen von *Formica* entstehen aus der Epithelstammzelle eine, bei den *Apis*-Pharynxdrüsen zwei, bei den *Formica*-Mandibeldrüsen wahrscheinlich 4 Epithelzellen. Letztere Möglichkeit ist durch --- angedeutet. Zum besseren Vergleich mit Abb. 30 wurde auf die natürliche Orientierung (wie etwa in Abb. 6, 10) verzichtet

(1959) überein, wonach für den Aufbau der Hautdrüsen von *Rhodnius prolixus* — Epithelzellen und degenerierende Zellen werden nicht erwähnt — vier Zelltypen Verwendung finden: Die Drüsenzelle, zwei Zellen, die zur Ausbildung des Sekretkanälchens in Beziehung stehen (entsprechend: Schalt- und Kanalzelle), und eine Zelle mit sehr kleinem Kern, die als Basalzelle gedeutet werden kann.

Auf Grund dieser Befunde kann das Entwicklungsschema von LUKOSCHUS nicht mit dem tatsächlichen Entwicklungsverlauf übereinstimmen. Ein neu entworfenes Schema der Entstehung Leydigscher Hautdrüsen (Abb. 31) geht von der Existenz der Basalzellen aus; außerdem werden folgende Ergebnisse berücksichtigt:

a) *Die Epithelzellen sind Abkömmlinge der Stammzellen („Drüsen-Epithel-Stammzellen")*. Nur unter dieser Voraussetzung läßt sich erklären, daß zur Zeit der Puppenhäutung in den scharf abgrenzbaren Imaginalscheiben der *Formica*-Propharynxdrüsen, der *Apis*-Pharynxdrüsen und der *Apis*-Mandibeldrüsen („zentraler Bereich") nur ein einziger Zelltyp zu finden ist, offenbar die Stammzellen. Auch LUKOSCHUS (1962a)

schließt aus seinen Befunden auf die Abkunft der Epithelzellen von den Stammzellen: Werden in den *Apis*-Pharyngealdrüsen die differentiellen Zellteilungen nach der Puppenhäutung gehemmt, so fallen die normalen, „Cuticularsubstanz" bildenden Epithelzellen nahezu vollständig aus.

b) Entsprechend den Verhältnissen bei der Schuppenbildung (HENKE, 1947, 1953) dürfte die *Sonderung einer Epithelstammzelle* von der Organstammzelle *(„Drüsen-StZ I")* im ersten Teilungsschritt erfolgen.

c) Im Fall der Propharynx- und der Maxillendrüsen von *Formica pratensis* ist das *Verhältnis von Epithelzellen zu Drüsenzellen* etwa 1:1; hieraus läßt sich ableiten, daß die Epithelstammzelle nur zu einer einzigen Epithelzelle differenziert wird. Anders liegen die Verhältnisse im Drüsenelemente bildenden Bereich *II* der *Formica*-Mandibeldrüse: Hier läßt die große Zahl tangentialer Mitosen zwischen P und P + 2d auf mehrere, nacheinander ablaufende Vermehrungsteilungen schließen, die wahrscheinlich der Entwicklungslinie der Epithelstammzelle angehören. In der Tat ist später in diesem Bereich die Zahl der Epithelzellen etwa viermal so groß wie die der Drüsenzellen. Entgegen den Angaben von LUKOSCHUS (1962a) zeigten die *Apis*-Pharynxdrüsen — beim Durchmustern des gesamten Drüsenschlauchs — ein Epithelzellen-Drüsenzellen-Verhältnis von 2:1.

d) Nach HENKE, RÖNSCH und auch LUKOSCHUS (vgl. Abb. 30) entstammen die *degenerierenden Zellen* der Entwicklungslinie der Organstammzelle. Im gleichen Sinne sind die im Rahmen dieser Untersuchungen gefundenen histologischen Bilder (*Formica*-Maxillendrüsen) zu deuten: In einer der ersten differentiellen Mitosen mit senkrechter Spindelstellung wird eine degenerative Zelle abgegeben. Aus derselben Teilung geht eine zweite Zelle hervor, die durch einen besonders großen Kern auffällt (Abb. 9a; *Kgr*); sie dürfte die Stammzelle der Basal-, Drüsen-, Schalt- und Kanalzelle *(„Drüsen-StZ II")* darstellen.

e) Auf einen *engen Bildungszusammenhang der Schaltzellen* („Kanalzellen I") *und der Kanalzellen* („Kanalzellen II") weisen sowohl der Ablauf der differentiellen Mitosen (*Formica*-Maxillendrüsen; P + 1,5d), als auch die Differenzierung der beiden Zelltypen zum basalen bzw. apikalen Abschnitt des extrazellulären Sekretkanälchens hin. Eine Entstehung der Kanalzellen aus der Epithelstammzelle ist unwahrscheinlich, da in dieser Entwicklungslinie bisher nur äquale Vermehrungsteilungen festgestellt wurden (HENKE, 1947, 1953).

f) Entsprechend dürften auch die *engen Beziehungen von Drüsen- und Basalzellen* auf ihre gemeinsame Entstehung zurückzuführen sein.

g) Zur Zeit der Puppenhäutung ist in den Imaginalscheiben nur ein Zelltyp erkennbar, die Stammzellen; die *Mitosen im Vorpuppenstadium* dürften folglich reine Vermehrungsteilungen sein.

Die Epithelzellen tragen in unterschiedlichem Ausmaß zur Bildung der Ausführsysteme bei: In der Entwicklung der *Formica*-Propharynxdrüse bilden sie mit den Kanalzellen das keulenförmige Cribellum (Abb. 6); die Epithelzellen der homologen *Apis*-Pharynxdrüse lassen einen vielfach gewundenen Sammelkanal (Abb. 14) entstehen; beim Aufbau des Reservoirs der *Formica*-Mandibeldrüse sind sie neben anderen Gewebetypen beteiligt; das Mandibeldrüsenreservoir von *Apis* entwickelt sich ausschließlich aus Epithelzellen; bei den *Formica*-Maxillendrüsen degenerieren sie zwischen P + 3d und P + 4d.

Hinsichtlich der Entstehung der Drüsenelemente und der Verwendung von Kanal-, Schalt-, Drüsen- und Basalzellen zeigten alle untersuchten Drüsen eine genaue Übereinstimmung. Dies läßt erwarten, daß das in Abb. 31 dargestellte Entwicklungsschema nicht nur für Formiciden und Apiden, sondern auch für die Leydigschen Hautdrüsen anderer Insektengruppen gilt, wenngleich die Ergebnisse von STABENAU (1952) vorerst nicht in diesen Rahmen einzuordnen sind. Beim Vergleich mit der Entwicklung der Schmetterlingsschuppen (Abb. 30a) läßt sich eine volle Bildungsverwandtschaft erkennen, wenn man zugrunde legt, daß im Fall der Hautdrüsen die Organbildungszelle und die den „Hilfsapparat" (das Kanälchen) bildende Zelle nochmals einer Teilung unterliegen. Damit würde die Drüsenstammzelle III der Schuppenbildungszelle, die Kanalstammzelle der Balgbildungszelle entsprechen.

2. *Die Entstehung der Formica-Postpharynxdrüsen*

Die Entwicklung der tubulösen Postpharynxdrüsen von *Formica* verläuft völlig anders als die der Leydigschen Hautdrüsen. Die paarige Imaginalanlage am hintersten lateralen Pharynxabschnitt, die sich aus gleichgestalteten Primordialzellen zusammensetzt und zunächst ungegliedert erscheint, wird am Ende der Vorpuppenphase eingefaltet. Erst nach der Puppenhäutung erscheint die Anlage gegliedert: Die Zellen eines vorderen Bereichs, der sich zum *Ausführsystem* („Sammelrohr") entwikkelt, lassen sich nach Kerngröße und Plasmastruktur von denen eines hinteren Bereichs unterscheiden; aus diesem differenzieren sich die Schläuche des *Drüsensystems*. Wahrscheinlich sind die Drüsenanlagen bereits vor Beginn der Metamorphose in mehrere Feldbereiche aufgeteilt, wie dies beispielsweise für die Genitalscheiben von *Drosophila melanogaster* und andere Imaginalscheiben nachgewiesen werden konnte (HADORN und GLOOR, 1946; HADORN et al., 1949; URSPRUNG, 1959; u. a.).

3. *Die Entwicklung der Labialdrüsen*

In Übereinstimmung mit den an Dipteren gewonnenen Ergebnissen (KOWALEVSKY, 1887; ROSS, 1939; BODENSTEIN, 1950) läßt sich *die Larvaldrüse von Formica pratensis* in drei große Abschnitte unterteilen

(Abb. 19, 27b): a) In den unpaaren Ausführgang, dem auf Grund gleicher histologischer Struktur noch die paarigen Bulbi zuzurechnen sind; b) den Imaginalring; c) den „eigentlichen Drüsenabschnitt" (paariger Ausführgang, Reservoir, Drüsenschläuche), der im Verlauf des letzten Larvenstadiums das Seidensekret liefert.

Die Larvaldrüse von Apis mellifica ist im Prinzip genauso aufgebaut. Während sich aber bei *Formica* die genannten Drüsenabschnitte infolge verschiedener Kernvolumina und deutlicher Einschnitte leicht trennen lassen, sind bei *Apis* nur ein vorderer und ein hinterer Drüsenteil durch eine Einschnürung gegeneinander abgegrenzt (Abb. 27a). Der hintere Drüsenteil entspricht dem „eigentlichen Drüsenabschnitt" von *Formica*, wobei die vordere und mittlere Zone den Vorderzellen, die hintere Zone den PAG-Hinterzellen mit Reservoir und Drüsenschläuchen gleichzusetzen ist. Der vordere, auf seiner ganzen Länge ziemlich gleichartig gebaute Drüsenteil läßt erst im Verlauf der Metamorphose die der *Formica*-Drüse homologen Abschnitte identifizieren: Der vordere Abschnitt des PAA entspricht dem Bulbus, der hintere Abschnitt des PAA dem Imaginalring.

Die Entwicklung der Imaginaldrüse geht nicht nur, wie von Ross und Bodenstein für *Drosophila* beschrieben, von den Imaginalzellen aus; vielmehr sind an ihrem Aufbau bei *Formica* und *Apis* alle drei larvalen Drüsenabschnitte beteiligt (Abb. 32). Aus dem larvalen unpaaren Ausführgang (*UAG*) mit Bulbusabschnitt entsteht das gesamte *imaginale Ausführsystem:* Der epidermale Teil des UAG läßt zusammen mit der umliegenden Epidermis das Salivarium entstehen, der „eigentliche UAG" wird zum imaginalen unpaaren Ausführgang, der Bulbusabschnitt streckt sich zum paarigen Ausführgang der Imaginaldrüse. Der Imaginalring bildet in Verbindung mit dem vordersten Teil des „eigentlichen Drüsenabschnitts" (Vorderzellen bzw. vordere und hintere Zone) das *imaginale sekretorische System* (Reservoir und Drüsenschläuche). Der restliche, weitaus größte Teil des larvalen „eigentlichen Drüsenabschnitts", nämlich Mittel- und Hinterzellen, Reservoir, Drüsenschläuche bzw. Hinterzone, degeneriert durch Autolyse.

Das imaginale Ausführsystem und das sekretorische System entstehen nach sehr verschiedenen *Entwicklungsprinzipien*, die wiederum nicht mit den bei der Bildung der Leydigschen Hautdrüsen und der Postpharynxdrüsen dargestellten übereinstimmen. Der larvale unpaare Ausführgang wird nicht abgebaut, sondern umgebaut; seine polyploiden Zellen werden durch *somatische Reduktionsteilungen* verkleinert und vermehrt. Ein solcher Teilungsmodus wurde bei Labialdrüsen bisher nicht beobachtet, für andere Gewebe holometaboler Insekten indessen mehrfach beschrieben (Berger, 1938; Grell, 1946; Risler, 1950, 1959). Beim Aufbau des imaginalen sekretorischen Systems durch mitotische

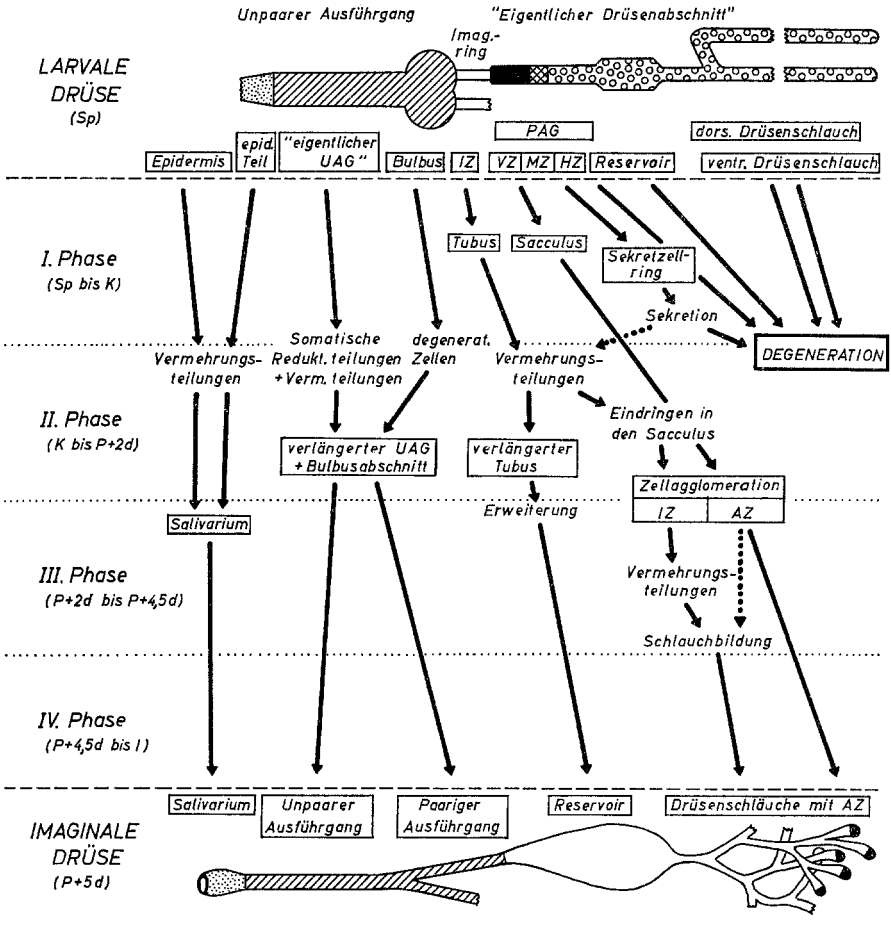


Abb. 32. Entwicklung der imaginalen *Formica*-Labialdrüse aus dem Larvalorgan. Schematisch. Paarige Abschnitte größtenteils weggelassen. ↗↗ Entwicklungslinie der Drüsenabschnitte. ↗↗ Möglicher bzw. wahrscheinlicher Einfluß auf die Entwicklung. Neu gebildete Drüsenteile sind umrandet. Verzeichnis der Abkürzungen S. 57

Vermehrung der Imaginalzellen werden typisch „*larvale*", *polyploide Zellen, die Apikalzellen (PAG-Vorderzellen)* mitverwendet. Diese Zellen, die an exponierten Stellen, nämlich an der Spitze der auswachsenden Drüsenschläuche sitzen, sind für die Bildung des imaginalen Schlauchsystems unbedingt erforderlich (EMMERT, 1966). Die Gestaltung des sekretorischen Systems erfolgt in vier aufeinander folgenden Stufen (Abb. 32).

Die Entwicklung der *Apis-Labialdrüse (Thoraxdrüse)* unterscheidet sich von der Morphogenese der *Formica*-Drüse in zwei Punkten:

a) Es werden infolge der größeren Zahl von Imaginal- und Apikalzellen wesentlich mehr Drüsenschläuche gebildet; b) wegen der geringen Struktur- und Größendifferenzen können die Apikal- und die Imaginalzellen schon im späten Puppenstadium nicht mehr unterschieden werden.

Die Verwendung von histologisch differenzierten, evtl. polyploiden, „larvalen" Zellen für den Aufbau der imaginalen Labialdrüse dürfte zumindest bei Ameisen, Bienen und Wespen allgemein verbreitet, vermutlich aber auch bei anderen holometabolen Insekten zu finden sein. Zu dieser Annahme berechtigt das Vorkommen von „Riesenzellen" („Apikalzellen") in den Imaginaldrüsen einer Reihe von Apiden und Vespiden (HESELHAUS, 1922; DELEURANCE, 1955).

Da die Labialdrüsen-Entwicklung von *Formica* so genau mit der von *Apis* übereinstimmt, waren die Ergebnisse von GLÖCKNER (1954) um so erstaunlicher. Danach sollen bei der Ameise *Solenopsis fugax* nicht nur die Drüsenschläuche, wie von BERNARD (1951) vermutet, sondern auch das Reservoir während der Metamorphose *aus mesodermalem Gewebe* gebildet werden. Diese Beschreibung schien für die Beurteilung der an *Formica* erhaltenen Befunde von erheblicher Bedeutung, sodaß Vorpuppen und junge Puppen von *Solenopsis fugax* histologisch nachuntersucht wurden, mit folgendem Ergebnis: Die Labialdrüsen-Entwicklung von *Solenopsis* entspricht genau der von *Formica* (vgl. Abb. 25). Somit muß die Feststellung, einzelne Drüsenabschnitte seien mesodermaler Herkunft, zurückgewiesen werden, zumal auch die Embryonalentwicklung der Hymenopteren hierfür keine Anhaltspunkte liefert (s. S. 31). Entsprechend ließen sich für die These von EL SHATOURY und WADDINGTON (1957), wonach die Imaginalzellen bei *Drosophila* aus Lymphzellen entstehen oder durch solche vermehrt werden, bei *Formica* keine Hinweise finden; auch ANDERSON (1964) konnte bei *Dacus tryoni* (Diptera) keine Beziehungen zwischen Lymph- und Imaginalzellen feststellen.

Wie die Entwicklungsgeschichte erkennen ließ, sind die *Vorderzellen* des paarigen Ausführgangs identisch mit den *Apikalzellen* der im Umbau begriffenen Drüsen und den „*Riesenzellen*" (BAUSENWEIN, 1960) der imaginalen Drüsenschläuche. Sie überdauern die Metamorphose ohne Zellteilungen und ohne strukturelle bzw. Größenveränderungen, wenn man von kurzfristigen Kernschwellungen (EMMERT, 1966) absieht. Dabei unterliegen sie aber einem Funktionswechsel: Als „Vorderzellen" sind sie an der Produktion des Seidensekrets beteiligt, als „Apikalzellen" sind sie für die Schlauchbildung der Imaginaldrüse unentbehrlich; als „Riesenzellen" geben sie im Adulttier ein Sekret ab, das von dem der übrigen Schlauchzellen verschieden ist (BAUSENWEIN). Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, können sie aber keinesfalls als „aktivierte

Zellen" eines vorher einheitlichen Schlauchepithels der Imaginaldrüse aufgefaßt werden; ihre Existenz stellt somit keineswegs das „cytologische Merkmal einer gesteigerten Aktivität der Labialdrüse" (BAUSENWEIN) dar. Da auch die jahreszyklischen Aktivitätsschwankungen nicht auf die Labialdrüse beschränkt sind (BAUSENWEIN), erscheint es nach wie vor ungeklärt, welche der sekretorischen Kopfdrüsen von *Formica* den kastendeterminierenden Futtersaft produziert.

Zusammenfassung

1. Die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunde führten zu einer Revision der Nomenklatur der Formiciden-Kopfdrüsen (Tabelle 1, S. 5): Die „Maxillenbasis-" oder „Zungendrüsen" werden nun als *Maxillendrüsen*, die bisherigen „Maxillendrüsen" als *Propharynxdrüsen* (den *Apis*-Pharyngealdrüsen homolog) bezeichnet. Die in den hinteren Pharynxabschnitt mündenden Organe sollen weiterhin als *Postpharynxdrüsen* benannt werden.

2. Nach Imaginalstruktur und Morphogenese sind drei Drüsentypen zu unterscheiden: a) Die „Leydigschen Hautdrüsen" (LUKOSCHUS, 1962a); hierzu gehören die *Formica*-Propharynx- bzw. die *Apis*-Pharyngealdrüsen, die Maxillen- und die Mandibeldrüsen; b) die *Formica*-Postpharynxdrüsen; c) die Labialdrüsen.

3. Die Imaginalscheiben der *Leydigschen Hautdrüsen* zeigen bereits vor Beginn der Imaginalentwicklung einen komplexen Aufbau: Jede ihrer gleichartigen Zellen (vgl. *Formica*-Propharynxdrüse, P) stellt die Stammzelle eines Drüsenelements dar.

4. Die Entwicklung der Drüsenelemente verläuft bei allen untersuchten Leydigschen Drüsen in gleicher Weise. Aus den Stammzellen („Drüsen-Epithel-Stammzellen") entstehen durch differentielle Zellteilungen (Abb. 31) im Verlauf der Puppen-Mitosenperiode sechs Zelltypen („Spezialzellen"): a) *Drüsenzellen;* b) *Basalzellen*, die den Drüsenzellen basalwärts anhängen; sie werden im Verlauf der Organdifferenzierung von den Drüsenzellen nahezu vollständig resorbiert. Wahrscheinlich wirken sie am Aufbau des intrazellulären Kanälchens der Drüsenzelle mit. c) *Schaltzellen;* sie bauen den basalen, weitaus größten Teil der extrazellulären Sekretkanälchen auf. d) *Kanalzellen;* sie lassen den apikalen Teil der extrazellulären Kanälchen entstehen. e) *Degenerierende Zellen.* f) *Epithelzellen;* sie bilden das allen Drüsenelementen einer Komplexdrüse gemeinsame Ausführsystem entweder teilweise (Reservoir: *Formica*-Mandibeldrüse) oder vollständig: Das keulenförmige Cribellum (*Formica*-Propharynxdrüse), den Sammelkanal (*Apis*-Pharynxdrüse), das Reservoir (*Apis*-Mandibeldrüse). Die Epithelzellen der *Formica*-Maxillendrüse degenerieren.

5. Abweichend vom Normalfall umfaßt der Anlagebereich der *Formica*-Mandibeldrüsen neben den Stammzellen (zentraler Bereich *II*) weitere Gewebetypen (Bereiche *I*, *III*), deren Zellen zum Aufbau des Reservoirs beitragen.

6. Die Entwicklung der *Formica-Postpharynxdrüsen* verläuft nach einem anderen, für die Bildung der Imaginalorgane holometaboler Insekten häufigen Modus: Die Imaginalscheibe wird durch Zellvermehrung vergrößert, zunehmend gegliedert und differenziert. In der Vorpuppenphase invaginiert die paarige Drüsenanlage zu einem paarigen Säckchen. Dessen vordere Region bildet das Ausführsystem („Sammelrohr"), die hintere Region wächst zu den Drüsenschläuchen aus.

7. Die larvale *Formica-Labialdrüse* läßt sich in drei große Abschnitte unterteilen: a) den unpaaren Ausführgang, der nach hinten zu den paarigen Bulbi aufspaltet; b) den Imaginalring; c) den „eigentlichen Drüsenabschnitt" (paariger Ausführgang, Reservoir, Drüsenschläuche), der das Seidensekret liefert (Abb. 27). Bei *Apis* sind Bulbusabschnitt und Imaginalring nicht deutlich zu unterscheiden.

8. Im Verlauf der Metamorphose degeneriert der „eigentliche Drüsenabschnitt" mit Ausnahme des vordersten Teils des paarigen Ausführgangs (Vorderzellen).

9. Aus dem larvalen unpaaren Ausführgang (*UAG*) entwickelt sich das imaginale *Ausführsystem*: Der „eigentliche UAG" wird zum imaginalen UAG, der Bulbusabschnitt zum paarigen Ausführgang.

10. Die Imaginalzellen lassen in Verbindung mit den Vorderzellen des larvalen paarigen Ausführgangs („Apikalzellen", „Riesenzellen") das imaginale *Drüsensystem* entstehen (Abb. 32): a) Der Imaginalring verlängert sich durch mitotische Vermehrung seiner Zellen zu einem langen Tubus, der schließlich zum Reservoir der Imaginaldrüse erweitert wird. b) Die Vorderzellen bilden mit einem Teil der Imaginalzellen eine „Zellagglomeration"; diese wächst zu den imaginalen Drüsenschläuchen aus, wobei an der Spitze jedes Schlauchs eine Apikalzelle sitzt.

Summary

1. Based on anatomical and ontogenetic research the controversal nomenclature of the cephalic glands of Formicidae has been revised (see table 1, p. 5): The "maxilla base glands" (Beck) or "tongue glands" (Meinert) are now called *maxillary glands*, the former "maxillary glands" (Janet) are termed *pro-pharyngeal glands* (they are homologous with the hypopharyngeal glands of *Apis*). Furthermore, the organs arising from the posterior end of the pharynx remain the *post-pharyngeal glands*.

2. According to imaginal structure and morphogenesis three types of glands can be distinguished: (a) "Leydig's dermal glands" (LUKOSCHUS, 1962a); the pro-pharyngeal glands of *Formica*, the (hypo)pharyngeal glands of *Apis*, the maxillary glands and the mandibular glands belong to this; (b) the tubular post-pharyngeal glands of *Formica;* (c) the labial glands.

3. Even before the beginning of imaginal development the imaginal disks of the *Leydig's dermal glands* show a compound structure: each of the uniform cells (see fig. 4b, pro-pharyngeal gland anlage of *Formica*) represents a stem cell (mother cell; Drüsen-Epithel-Stammzelle; fig. 31) of a later "glandular element".

4. In all examined Leydig's glands the glandular elements develop in the same way. Six cell types or special cells originate through a sequence of differentiative cell divisions during pupal mitosis period from mother cells: (a) *Gland cells.* (b) "*Basal cells*", which are basally attached to the gland cells; in the course of organ differentiation they are almost entirely resorbed by the gland cells. Probably they participate in forming the intracellular duct of the gland cell. (c) "*Schaltzellen*" *(duct cells I);* they form the basal, by far longest portion of the extracellular duct. (d) *Duct cells (duct cells II);* they give rise to the apical portion of the extracellular duct. (e) *Degenerating cells.* (f) *Epithelial cells;* they form the common discharging system of the compound gland either in part (*Formica* mandibular gland: reservoir) or completely: the club-shaped cribellum (pro-pharyngeal gland of *Formica*), the collecting duct (pharyngeal gland of *Apis*), the reservoir (*Apis* mandibular gland). The epithelial cells of the *Formica* maxillary gland degenerate.

5. The anlage region of *Formica* mandibular glands differs from the anlagen of other investigated glands: in addition to a central region comprising the stem cells (fig. 11a, region *II*) it covers two further types of tissue (regions *I*, *III*), the cells of which participate only in developing the reservoir.

6. The *post-pharyngeal glands of Formica* develop according to an other mode frequently observed in organ formation of holometabolous insects: The imaginal disk grows by cell multiplication, is more and more articulated and differentiated. In the pre-pupal stage the paired gland anlage invaginates to a paired little sac, the anterior region of which forms the discharging system ("collecting tube", fig. 17); the posterior region of the sac develops into the gland tubuli.

7. The larval *labial gland of Formica* is divisible into three different regions (fig. 32): (a) the common duct, which posteriorly passes into the paired "Bulbus"; (b) the imaginal ring; (c) the "true glandular part" (consisting of the paired duct, the reservoir and the glandular

tubes), which secretes the silk. In *Apis* the Bulbus region and the imaginal ring cannot be distinguished clearly.

8. With the exception of the most anterior region of the paired duct ("Vorderzellen"), the "true glandular part" degenerates during metamorphosis.

9. The imaginal *discharging system* develops from the larval common duct (fig. 32): The "true common duct" (eigentlicher UAG) is differentiated to the imaginal common duct, the Bulbus region forms the paired duct.

10. In connection with the "Vorderzellen" ("apical cells", *AZ*) of the larval paired duct, the imaginal cells give rise to the imaginal "*glandular system*": (a) The imaginal ring grows out into a long tube which finally widens and becomes the reservoir of the imaginal gland. (b) Together with a lot of imaginal cells, the apical cells form a "cellular agglomeration"; this aggregation differentiates to the imaginal glandular tubules in such a manner that an apical cell is situated at the top of each proliferating tubule.

Verzeichnis der Abkürzungen

Mittels Bindestrich zusammengesetzte Abkürzungen sind im Verzeichnis getrennt aufgeführt.

Aggl	Zellagglomeration
AKex	extrazelluläres Ausführkanälchen
AKin	intrazelluläres Ausführkanälchen
Anl	Anlage
AZ	Apikalzellen (PAG-Vorderzellen)
Bb	Bulbus
BiZ	Bildungszelle
BZ	Basalzelle(n)
Cer	Cerebralganglion, Gehirn
Cr	Cribellum
CSp	Cuticularspange
dDrS	dorsaler Drüsenschlauch
DrMg	Drüsenmündung
DrS	Drüsenschlauch, -schläuche
DZ	Drüsenzelle(n)
E	Epidermis
EZ	Epithelzelle(n)
HKDr	Hinterkopfdrüse
HR	hintere Region
HZ	Hinterzellen
HZo	hintere Zone
IBT	Infrabuccaltasche
IR	Imaginalring
IZ	Imaginalzelle(n)
KAu	Komplexauge
Kgr	großer Kern
Kkl	kleiner Kern
KZ	Kanalzelle(n)
LbDr	Labialdrüse
M	Muskel, Muskulatur
MD	Mitteldarm
Md	Mandibel
MdDr	Mandibeldrüse
MH	Mundhöhle
MHD	Mundhöhlendach
Mit	Mitose(n)
MxDr	Maxillendrüse
MZ	Mittelzellen
MZo	mittlere Zone
Oc	Ocellus
Ös	Ösophagus
PAA	paariger Abschnitt des Ausführsystems
PAG	paariger Ausführgang
Ph	Pharynx
Phc	Phagocyte
Pls	Plasmastrang
PoPhDr	Postpharynxdrüse

PrPhDr	Propharynxdrüse	*SZ*	Schaltzelle(n)
PSr	abgeplattetes Sammelrohr	*Tb*	Tubus
Pyk	degenerierende Zellen, pyknotische Kerne	*Tr*	Trachee(n)
		Tro	Trophocyte, „Fettzelle"
Res	Reservoir	*UAG*	unpaarer Ausführgang
RLF	relative Luftfeuchtigkeit	*vDrS*	ventraler Drüsenschlauch
RZ	Reservoirzelle(n)	*Vk*	Vakuole(n)
Sac	Sacculus	*VR*	vordere Region
SK	Sammelkanal	*VZ*	Vorderzellen
SkZ	Sekretzellen	*VZo*	vordere Zone
StZ	Stammzelle	*Z*	Zelle

Entwicklungsstufen

D	Deckeln	z.B.:	*Sp + 6h*	6 Std nach dem Ende der Spinnbewegungen
I	Imaginalhäutung			
K	Kotabgabe		*P + 4d*	4 Tage nach der Puppenhäutung
P	Puppenhäutung			
Sp	Zeit des Kokonspinnens			

Literatur

ANDERSON, D. T.: The larval development of *Dacus tryoni* (Frogg.) (Diptera: Trypetidae). II. Development of imaginal rudiments other than the principal discs. Aust. J. Zool. **12**, 1—8 (1964).

ATHIAS-HENRIOT, C.: Recherches sur les larves de quelques fourmis d'Algérie. Bull. biol. France Belg. **81**, 247—272 (1947).

AYRE, G. L.: Feeding behaviour and digestion in *Camponotus herculeanus* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). Ent. exp. appl. **6**, 165—170 (1963).

BACCETTI, B.: Ghiandole labiali e fabbricazione del bozzolo negli Imenotteri. Redia (Firenze) **43**, 215—294 (1958).

BAUSENWEIN, F.: Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf- und Brustabschnittes in der *Formica rufa*-Gruppe. Acta Soc. Entom. Čech. **57**, 31—57 (1960).

BECK, H.: Vergleichende Untersuchungen über Verhalten, Morphologie und Histologie von *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr. (Hymen. Formicidae). Diss. Würzburg 1959.

BERGER, C. A.: Multiplication and reduction of somatic chromosome groups as a regular developmental process in the mosquito, *Culex pipiens*. Contr. Embryol., Carneg. Inst. **27**, 209—232 (1938).

BERNARD, F.: Super-famille des Formicoidea. In: P.-P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, vol. 10, fasc. II, p. 997—1104. Paris: Masson & Cie. 1951.

BODENSTEIN, D.: The postembryonic development of *Drosophila*. In: M. DEMEREC, Biology of *Drosophila*. New York: John Wiley & Sons 1950.

BUGNION, E.: Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis. Folia Myrm. Termit. **1**, 1—12, 59—71, 73—88, 105—155 (1927).

— Les glandes salivaires de l'abeille et des Apiaires en général. Montfavet, Vaucl.: Libr. Vulgarisation Apicole 1928.

BUTLER, C. G.: The control of ovary development in worker honeybees (*Apis mellifera*). Experientia (Basel) **13**, 256—257 (1957).

CAVALLI-SFORZA, L.: Grundbegriffe der Biometrie insbesondere der statistischen Methoden bei der Wertbemessung biologisch wirksamer Substanzen. Stuttgart: Gustav Fischer 1964.

DELEURANCE, É.-P.: Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères Vespides). II. Le cycle évolutif du couvain. Insectes sociaux **2**, 285—302 (1955).

EMMERT, W.: Die Morphogenese sekretorischer Drüsen des Kopf- und Thorax-Bereichs von *Formica pratensis* Retz. und *Apis mellifica* L. (Ins., Hym.) im Verlauf der Postembryonalentwicklung. Diss. Würzburg 1966.

FORBES, J., and A. M. MCFARLANE: The comparative anatomy of digestive glands in the female castes and the male of *Camponotus pennsylvanicus* Degeer (Formicidae, Hymenoptera). Journ. N. Y. ent. Soc. **69**, 92—103 (1961).

GARY, N. E.: Chemical mating attractants in the queen honey bee. Science **136**, 773—774 (1962).

GAY, H.: Chromosome-nuclear membrane-cytoplasmic interrelations in *Drosophila*. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, Suppl., 407—414 (1956).

GLÖCKNER, W. E.: Beiträge zur Postembryonalentwicklung von *Solenopsis fugax* Latr. (Hym. Formicidae) nebst einigen histochemischen Untersuchungen. Diss. Würzburg 1954.

GÖSSWALD, K.: Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutter (Hym. Formicidae). Mitt. Schweiz. Entom. Ges. **26**, 81—128 (1953).

—, u. K. BIER: Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. Insectes sociaux **1**, 229—246 (1954).

GRELL, S. M.: Cytological studies in *Culex*. I. Somatic reduction divisions. Genetics **31**, 60—76 (1946).

HAAS, A.: Die Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. Naturwissenschaften **39**, 484 (1952).

HADORN, E., G. BERTANI u. J. GALLERA: Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Archiv **144**, 31—70 (1949).

—, u. H. GLOOR: Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila*. Rev. suisse Zool. **53**, 495—501 (1946).

HENKE, K.: Über die verschiedenen Zellteilungsvorgänge in der Entwicklung des beschuppten Flügelepithels der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Biol. Zbl. **65**, 120—135 (1946).

— Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung I. Über Zellteilung, Wachstum und Formbildung in der Organentwicklung der Insekten. Naturwissenschaften **34**, 149—157, 180—186 (1947).

— Über Zelldifferenzierung im Integument der Insekten und ihre Bedingungen. J. Embryol. exp. Morph. **1**, 217—226 (1953).

—, u. H.-J. POHLEY: Differentielle Zellteilungen und Polyploidie bei der Schuppenbildung der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Z. Naturforsch. **7b**, 65—79 (1952).

—, u. G. RÖNSCH: Über Bildungsgleichheiten in der Entwicklung epidermaler Organe und die Entstehung des Nervensystems im Flügel der Insekten. Naturwissenschaften **38**, 335—336 (1951).

HESELHAUS, F.: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **43**, 369—464 (1922).

HINTZSCHE, E.: Statistische Probleme aus der Kerngrößenforschung. Experientia (Basel) **1**, 103—110 (1945).

HÖLLDOBLER, B., u. U. MASCHWITZ: Der Hochzeitsschwarm der Roßameise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). Z. vergl. Physiol. **50**, 551—568 (1965).

IVANOVA-KASAS, O. M.: Die embryonale Entwicklung der Blattwespe *Pontania capreae* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **77**, 193—228 (1959).

JANET, C.: Pelodera des glandes pharyngiennes de la *Formica rufa*. Mém. Soc. Zool. France **7**, 45—62 (1894a).

— Sur le système glandulaire des fourmis. C. R. Acad. Sci. (Paris) **118**, 989—992 (1894b).

— Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Observations diverses sur les fourmis. Études sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. Note 17. Paris: Carré & Naud 1898.

— Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Études sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. Fasc. 21. Paris: Carré & Naud 1899.

— Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Études sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. Fasc. 25. Limoges: Ducourtieux & Gout 1905.

JODLOWSKI, J.: Über den histologischen Bau der Spinndrüsen bei Ameisenlarven. Bull. Int. Acad. Pol. Sc. Lett., Classe Sc. Math. Nat., Sér. B, Cracovie, p. 745—761 (1930).

KARAWAIEW, W.: Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Z. wiss. Zool. **64**, 385—478 (1898).

KOWALEVSKY, A.: Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. I. Theil. Z. wiss. Zool. **45**, 542—594 (1887).

KRAMER, U.: Die Kerngrößenverhältnisse in der Larvenentwicklung verschiedener Kasten bei Formiciden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **48**, 169—208 (1959).

KRATKY, E.: Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. wiss. Zool. **139**, 120—200 (1931).

LE MASNE, G.: Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les fourmis. In: P.-P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, vol. 10, fasc. II, p. 1104—1119. Paris: Masson & Cie. 1951.

LOZIŃSKI, P.: Über die Spinndrüsen der Wespenlarven. I: Entwickelung und Anatomie. Bull. Int. Acad. Pol. Sc. Lett., Classe Sc. Math. Nat., Sér. B, Cracovie, p. 715—734 (1924).

— Über die Spinndrüsen der Wespenlarven. II: Histologie und Zytologie. Bull. Int. Acad. Pol. Sc. Lett., Classe Sc. Math. Nat., Sér. B, Cracovie, p. 161—209 (1927).

LUBBOCK, J.: On some points in the anatomy of ants. Mthl. micr. Journ. **18**, 121—142 (1877).

LUKOSCHUS, F.: Untersuchungen zur Entwicklung der Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **45**, 157—197 (1956).

— Zur Entwicklung von Leydigschen Hautdrüsen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **51**, 261—270 (1962a).

— Ausbildungsformen von Kutikula und kutikularen Kleinorganen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **51**, 547—574 (1962b).

MASCHWITZ, U.: Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol. **47**, 596—655 (1964).

— Larven als Nahrungsspeicher im Wespenvolk. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena 1965. Zool. Anz., Suppl. **29**, 530—534 (1966).

MEINERT, F.: Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Kongl. Danske Vidensk. selsk. Skrifter, Kjöbenhavn, **5**, 273—340 (1861).

NEDEL, J. O.: Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-Arten (Apidae). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **49**, 139—183 (1960).

OTTO, D.: Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. Wiss. Abhandl. Dtsch. Akad. Landw. wiss., Nr. 30. Berlin: Akademie-Verlag 1958a.

— Über die Homologieverhältnisse der Pharynx- und Maxillardrüsen bei Formicidae und Apidae (Hymenopt.). Zool. Anz. **161**, 216—226 (1958b).

— Die Roten Waldameisen. Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 293. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen 1962.

PAIN, J.: Sur la phérormone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques. Ann. Abeille **4**, 73—158 (1961).

PAINTER, T. S.: Nuclear phenomena associated with secretion in certain gland cells with especial reference to the origin of cytoplasmic nucleic acid. J. exp. Zool. **100**, 523—547 (1945).

PÉREZ, C.: Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. Sc. France Belg. **37**, 195—427 (1903).

PFLUGFELDER, O.: Bau und Entwicklung der Spinndrüse der Blattwespen. Z. wiss. Zool. **145**, 261—282 (1934).

REMBOLD, H.: Die Kastenentstehung bei der Honigbiene, *Apis mellifica* L. Naturwissenschaften **51**, 49—54 (1964).

RISLER, H.: Kernvolumenänderungen in der Larvenentwicklung von *Ptychopoda seriata* Schrk. Biol. Zbl. **69**, 11—28 (1950).

— Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und die Wiederherstellung der Diploidie bei den Drohnen. Z. Zellforsch. **41**, 1—78 (1954).

— Polyploidie und somatische Reduktion in der Larvenepidermis von *Aedes aegypti* L. (Culicidae). Chromosoma (Berl.) **10**, 184—209 (1959).

ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. 15. Aufl. München: Leibniz 1948.

RÖNSCH, G.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Zelldifferenzierung am Flügel der Trichoptere *Limnophilus flavicornis* Fabr. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **43**, 1—62 (1954).

ROSS, E. B.: The post-embryonic development of the salivary glands of *Drosophila melanogaster*. J. Morph. **65**, 471—495 (1939).

ROTH, L. M., and T. EISNER: Chemical defenses of arthropods. Ann. Rev. Entomol. **7**, 107—136 (1962).

SCHIEMENZ, P.: Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. Z. wiss. Zool. **38**, 71—135 (1883).

SCHMIDT, G.: Die physiologische Bedeutung der Puppenkokons von Ameisen. Verh. XI. Int. Kongr. Entomol. Wien, Bd. 1, S. 589—593 (1960).

SHATOURY, H. H. EL, and C. H. WADDINGTON: Development of the intestinal tract during the larval period of *Drosophila*. J. Embryol. exp. Morph. **5**, 134—142 (1957).

SIMPSON, J.: The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. J. Ins. Physiol. **4**, 107—121 (1960).

SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the honey bee. Ithaca, New York: Comstock Publ. 1956.

STABENAU, R.: Über die Entwicklung der Versonschen Drüsen bei den Schmetterlingsraupen. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., Biol.-Physiol.-Chem. Abt., S. 7—14 (1952).

STEIN, G.: Über den Feinbau der Mandibeldrüse von Hummelmännchen. Z. Zellforsch. **57**, 719—736 (1962).

STOSSBERG, M.: Die Zellvorgänge bei der Entwicklung der Flügelschuppen von *Ephestia kühniella* Z. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **34**, 173—206 (1938).

STRINDBERG, H.: Embryologische Studien an Insekten. Z. wiss. Zool. **106**, 1—227 (1913).

URSPRUNG, H.: Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von *Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Archiv **151**, 504—558 (1959).

WEAVER, N.: Physiology of caste determination. Ann. Rev. Entomol. **11**, 79—102 (1966).

WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer 1954.

WIGGLESWORTH, V. B.: The control of growth and form: A study of the epidermal cell in an insect. Ithaca, New York: Cornell Univ. Press 1959.

WILSON, E. O.: The social biology of ants. Ann. Rev. Entomol. **8**, 345—368 (1963).

ZWÖLFER, W.: Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Z. angew. Entomol. **19**, 497—513 (1932).

Dr. WERNER EMMERT
Zoologisches Institut (I) der Universität
8700 Würzburg, Röntgenring 10