

Reifungsfrass und Oogenese beim Ampferblattkäfer *Gastrophysa viridula* (Deg.) (Coleoptera, Chrysomelidae)

Autor(en): **Scheiwiler, M. / Benz, G.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft =
Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the
Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **60 (1987)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **21.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402271>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Reifungsfrass und Oogenese beim Ampferblattkäfer *Gastrophysa viridula* (DEG.) (Coleoptera, Chrysomelidae)

M. SCHEIWILLER & G. BENZ

Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

Maturation feeding and oogenesis of the Rumex chrysomelid, Gastrophysa viridula (DEG.) (Coleoptera, Chrysomelidae) – The influence of adult feeding on sexual maturation and oogenesis of *G. viridula* has been studied by daily feeding fresh adults for different lengths of time, pairing well-fed females with less well-fed males and vice versa, and by dissecting females of different feeding programs at different times, sizing and examining the oocytes in the ovaries by using histological techniques.

Fresh male and female beetles fed ad libitum with *Rumex obtusifolius* L. are sexually mature and copulate after 3 days, and the first eggs are laid after 6 days. Sexual maturity cannot be reached, if the beetles are fed for 10 minutes a day only, but 30 minutes per day are sufficient to reach copulation and/or to stimulate the beginning of previtellogenesis in the primary oocytes of the female. For complete egg maturation, however, females must have the opportunity to ingest daily a certain amount of food within a certain time; an uninterrupted feeding period of at least 6 hours a day is needed, whereas two daily feeding periods of three hours each cannot induce egg maturation. In this case, as well as with shorter feeding periods the oocytes are resorbed at the end of previtellogenesis, probably because yolk precursors are lacking in the haemolymph. Some evidence of independent regulation of vitellogenesis and egg maturation in each individual ovariole is given. Vitellogenesis in *G. viridula* is independent of juvenile hormone and ecdysterone.

EINLEITUNG

Gastrophysa viridula (DEG.) lebt auf dem lästigen Wiesen-Unkraut *Rumex obtusifolius* L. Wie der Maikäfer und andere Käfer gehört *G. viridula* zu den Insekten, bei denen die Geschlechtsorgane postmetabol reifen und die Kopulationsbereitschaft beider Geschlechter erst nach einem ausgeprägten Reifungsfrass eintritt. Die begatteten Weibchen sind fähig, während ihres Lebens von durchschnittlich 35 Tagen rund 1200 Eier zu erzeugen (RENNER, 1970). Da die Oogenese eine metabolische und synthetische Aktivität mit sehr hohem Energieaufwand darstellt, erstaunt es nicht, dass die Nahrungsquantität ein wichtiger Faktor für diesen Prozess ist. Dies zeigt sich selbst bei Arten, die nicht absolut auf einen Reifungsfrass angewiesen sind. So kann z. B. das befruchtete Weibchen von *Pieris brassicae* L. auch ohne Nahrung Eier reifen und ablegen, doch ist die Zahl etwa 8–10mal geringer als mit Zuckerwasser (BENZ, 1970). Auch die Nahrungsqualität ist wichtig. Der Kartoffelkäfer *Leptinotarsa decemlineata* SAY lebt auf der Kartoffelpflanze. Wird er nur mit alten Kartoffelblättern gefüttert, werden die Corpora allata inaktiviert, und die Produktion des Juvenilhormons hört auf (DE WILDE *et al.*, 1959). Dadurch kommt es zu einem Stillstand in der Eibildung. Dieses Beispiel zeigt, dass die Oogenese dieser Chrysomelide hormonell gesteuert und durch die Futteraufnahme beeinflusst wird.

Bei *G. viridula* interessierten uns folgende Fragen in bezug auf den Reifungsfrass und die Oogenese:

- Wie lange dauert der normale Reifungsfrass?
- Wie verläuft die Oogenese während des Reifungsfrasses, und welche Phasen können unterschieden werden?
- In welchem Ausmass ist der Reifungsfrass für das Erreichen der Geschlechtsreife (Kopulationsreife) notwendig?
- Welche Mindestdauer des Reifungsfrasses bzw. Mindestmenge an Nahrung wird für die Eireifung benötigt?
- Welche Mindestmenge an Nahrung wird für die Aufrechterhaltung der Eireifung benötigt?
- Welchen Einfluss haben Hormone auf die Eireifung?

MATERIAL UND METHODEN

Tiermaterial und Zucht

Die Käfer wurden in Dauerwiesen auf *Rumex obtusifolius* gefunden und eingesammelt. Die Zucht erwies sich im Labor als relativ einfach und wurde bei 21 °C und 70% RF durchgeführt. Als Futterpflanzen dienten abgeschnittene Blätter von *R. obtusifolius*, die in wassergefüllte Becher gestellt wurden, deren Deckel mit Löchern versehen waren. Adulte und Larven wurden in grossen, mit Gazetuch verschlossenen Plastikgefässen gehalten. Verpuppungsreife Larven wurden in kleinere Behälter mit etwas feuchter, sterilisierter Erde gebracht. Frisch abgelegte Eigelege wurden mit der Schere aus der Blattfläche ausgeschnitten und während der Embryonalentwicklung in Plastikbechern gehalten.

Für den Versuch über die Normalentwicklung der Geschlechtsorgane wurden frischgeschlüpfte Weibchen und Männchen auf Ampferblätter gebracht, die immer, wenn es nötig war, durch frische erneuert wurden.

Entwicklung der Ovarien und Oogenese

Um das Wachstum der Ovarien zu verfolgen, wurden täglich 10 Weibchen seziiert und die einzelnen Ovariolen ausgemessen. Die erste Messung erfolgte am Tag 1, d. h. einige Stunden nach der Adulthäutung. (Das Dorsum des Abdomens ist dann noch vollständig gelb gefärbt.) Für die Sektion wurden die frisch getötenen Tiere in einer wassergefüllten Wachsschale mit Nadeln befestigt und unter der Lupe aufgeschnitten. Die freigelegten Ovarien wurden mit einem Schnitt durch den paarigen Ovidukt herauspräpariert, auf einen Objektträger gebracht und mit dem Messokular ausgemessen. Gemessen wurde in jeder Ovariole sowohl die breiteste Stelle der primären Oocyte wie auch die Gesamtlänge der Ovariole, vom Ovariolenstiel bis zum Anfang des Terminalfilaments. Für die Berechnungen wurde jedoch nur die Oocytenbreite berücksichtigt, da sich die Ovariolenlänge proportional dazu verhielt. Pro Tier wurden mindestens vier Ovariolen ausgemessen und deren Durchschnittswert berechnet.

Histologische Untersuchungen ergaben Aufschluss über den inneren Aufbau und die Entwicklungsstufen der Oocyten. Kleine Ovariolenbündel wurden in 4prozentigem gepufferten Formol fixiert, entwässert und in Paraplast eingebettet. Die etwa 3–5 μ dicken Schnitte wurden in Mayers Hämatoxilin-Eosin gefärbt, entwässert und anschliessend in Eukitt eingedeckt.

Frassversuche

Ob ein Reifungsfrass zur Erlangung der Geschlechtsreife für beide Geschlechter notwendig ist, wurde geprüft, indem kopulationsreife, d. h. gefütterte

Männchen mit ungefütterten Weibchen und umgekehrt zusammengebracht wurden.

Zur Untersuchung der Mindestfrassdauer bzw. -menge wurden sechs Käfergruppen gebildet, wobei jeder Gruppe eine bestimmte Frassperiode pro Tag zugeteilt wurde. Die erste Gruppe erhielt täglich während 10 Min. Futter, die zweite während 30 Min., die dritte täglich 2× während je 30 Min. (mit einem Intervall von ca. 6 h), die vierte täglich während 4 h, die fünfte während 6 h und die sechste während 2× je 3 h. Jeden fünften Tag wurden je vier Weibchen aus den Gruppen 2–5 sezirt und die Ovariolen ausgemessen.

Aufrechterhaltung der Eireifung

Reife Weibchen, die vorher dauernd gefüttert worden waren und die bereits 1–2 Eigelege abgelegt hatten, wurden zusammen mit je einem Männchen während 14 Tagen täglich nur noch während 4 oder 6 h gefüttert (vgl. Resultate: Versuche mit limitierter Fütterung). Während dieser Zeit stand ihnen das *Rumex*-Blatt auch als Ovipositionssubstrat zur Verfügung.

Hormonbehandlungen

Weibchen, die täglich während 4 h Nahrung erhielten (vgl. Resultate: Versuche mit limitierter Fütterung), wurden mit Juvenoiden, Precocene II oder Häutungshormon behandelt.

Juvenilhormon

Als Juvenoid wurde meist Altozar (= ZR 512, technisch mit 63% Aktivsubstanz) verwendet. Die Substanz wurde entweder als 1- oder 5prozentige acetonsche Lösung ($1 \mu\text{l} = 10$ oder $50 \mu\text{g}$ je Käfer; Kontrolle = reines Aceton) oder rein ($30\text{--}40 \mu\text{g}$ je Käfer) topical appliziert. Die Behandlung erfolgte meist am ersten Adulttag, doch wurden auch Versuche mit Applikation am 6., 10. und 15. Tag nach der Adulthäutung gemacht.

In einem weiteren Versuch wurden Weibchen am 2., 7. und 12. Tag topical mit je $30\text{--}40 \mu\text{g}$ Altozar behandelt.

Ferner wurde in einem Versuch ein *Rumex*-Blatt mit einer 0,3prozentigen acetonschen Altozar-Lösung behandelt. Nach dem Verdampfen des Acetons wurden 30 Käfer auf das behandelte Blatt gegeben und während 24 h darauf gelassen. Die Applikation erfolgte somit oral sowie durch Tarsenkontakt.

Schliesslich wurden Filterpapierrondellen mit 0,25- oder 2prozentiger acetonscher Lösung behandelt. Nachdem das Aceton verdunstet war, wurden die Filterpapiere in die Deckel von Petrischalen geklebt und 10 adulte Käfer je Petrischale eingesetzt. Die negativ geotatischen Käfer kletterten nach oben und hielten sich auf dem Filterpapier auf. Die Käfer wurden 24 h auf diesen Papieren belassen. Der gleiche Versuch wurde auch mit dem Juvenoid Altosid (= ZR 515, technisch mit 89% Aktivsubstanz) gemacht.

Ecdysteron

Das Häutungshormon Ecdysteron (= β -Ecdyson) wurde in dest. Wasser gelöst. Am ersten Tag nach der Adulthäutung wurde weiblichen Käfern je $0,5 \mu\text{l}$ 0,2prozentige Lösung injiziert. Als Kontrolle diente dest. Wasser. Die Behandlung erfolgte am ersten Adulttag.

Antijuvenilhormon

Als Antijuvenilhormon wurde Precocene II (6.7-dimethoxy-2.2-dimethylchromene) der Firma Calbiochem verwendet. Die Substanz wurde in den Konzentrationen 1, 10 und 50 μg in je 0,1 μl Olivenöl gelöst und mittels Mikroinjektionsapparat durch die dorsalen Intersegmentalhäute normal gefütterter 1- oder 4tägiger Weibchen injiziert. Anschliessend wurden die Käfer dauernd auf frischem Futter gelassen. Als Kontrolle wurde reines Olivenöl injiziert.

Kopftransplantationen

Zur Prüfung, ob allfällig aus dem Gehirn reifer Weibchen stammende Neurohormone an der Eireifung beteiligt seien, wurden Köpfe von jungen reifen Weibchen, die bereits mindestens ein Eigelege produziert hatten (Spender), auf das Abdomen von unreifen Weibchen transplantiert, die erst während eines Tages gefressen hatten (Empfänger). Nach der Operation wurde ein Teil der Käfer ständig auf Futter gehalten (Kontrollen), den anderen Tieren wurde nur während 4 h pro Tag Futter gewährt.

Die Spender und Empfänger wurden während ca. 5 Min. mit Essigäther betäubt. Dann wurden den Empfängern die Flügel abgeschnitten. Sie wurden unter dem Stereomikroskop mit einem Klebstreifen fixiert. Mit einer sehr feinen Augenschere wurde in das Abdomen eine kleine Wunde geschnitten. Darauf wurde dem Spendertier mit einem raschen Schnitt der Kopf abgeschnitten und dieser auf die Wunde im Abdomen des Empfängers gesetzt. Mit verflüssigtem Paraffin (Schmelzpunkt 45 °C) wurde der Kopf auf dem Abdomen festgekittet.

RESULTATE

Entwicklung bei unlimitierter Fütterung

Auch bei unlimitierter Fütterung fressen die Käfer nicht ununterbrochen. Fressperioden von 12–15 Min. Dauer wechseln jeweils mit Ruheperioden von 20–30 Min. Dauer ab. Bei unlimitierter Fütterung dauert der Reifungsfrass der Weibchen von *G. viridula* im Labor 5 Tage; das Weibchen ist dann fähig, das erste Eigelege abzulegen. Bereits nach dem dritten oder vierten Tag beginnt das Abdomen des Weibchens stark anzuschwellen und sich dunkel zu verfärben.

Kopulationen treten schon nach drei Tagen auf. Sie werden während der Reifungsphase und auch später oft wiederholt. Hingegen ergaben Paarungsversuche, wo geschlechtsreife Partner mit ungefügterten Partnern zusammengebracht wurden, nie eine Kopulation. Auch ohne Kopulation ist das gefütterte Weibchen jedoch in der Lage, Eier zu produzieren und abzulegen.

Normalentwicklung der Ovarien

In der Abb. 1 ist das Wachstum der Oozytenbreite während des Reifungsfrasses dargestellt. Bis zum vierten Tag verläuft das Wachstum langsam und stetig. Ab dem fünften Tag erfolgt zugleich mit der Verdunkelung der primären Oocyte ein beschleunigtes Wachstum. Die histologischen Untersuchungen (Abb. 3) ergaben, dass die Oogenese von *G. viridula* in drei Phasen unterteilt werden kann, nämlich 1. in die Phase der Prävitellogenese, die ca. drei Tage dauert und ein erstes Wachstum der Oocyten sowie ihre Umhüllung durch ein einschichtiges Follikel-epithel umfasst (Abb. 3a), 2. in die Phase der Vitellogenese, bei der Dotterma-

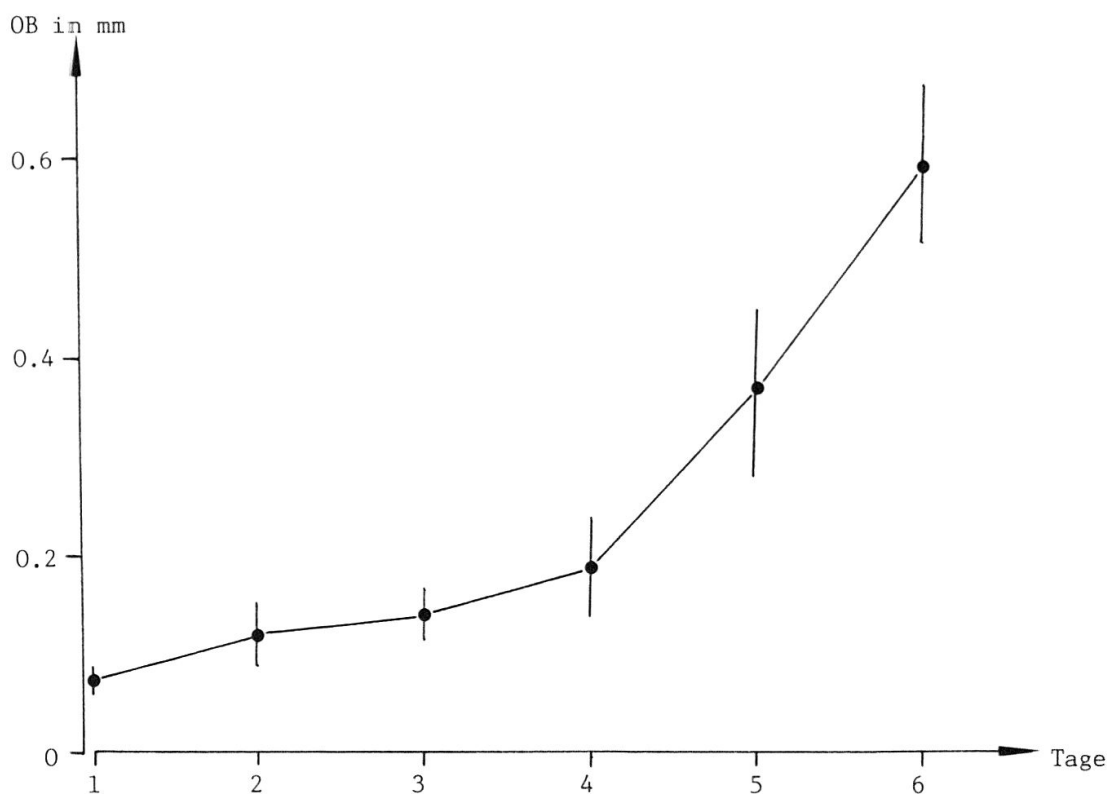


Abb. 1. Wachstum der Oocytenbreite (OB) während des normalen Reifungsfrasses. Mittelwerte mit Standardabweichungen.

terial (Vitellogenine, Fett und Glykogen) in die Oocyten eingelagert wird (Abb. 3b) und 3. in die Phase der Chorion-Bildung, bei der nach der Dottereinlagerung um die Oocyten eine schützende Eischale gebildet wird.

Nur die vorderste Oocyte je telotrophe Ovariole lagert Dottermaterial ein (Abb. 3b), während die anderen Oocyten in der Prävitellogenese stecken bleiben, bis das erste Ei abgelegt worden ist. Trotzdem kann *G. viridula* fast jeden Tag ein Gelege von durchschnittlich 40 Eiern ablegen. Das ist möglich, weil die paarigen Ovarien zusammen ca. 80 Ovariolen zählen und die Vitellogenese zwei Tage dauert, so dass pro Tag immer rund 40 Eier heranreifen.

Versuche mit limitierter Fütterung

Geschlechtsreife

Eine Frasszeit von täglich 10 Min. genügte den Käfern nicht, um die Reife zur Kopulation zu erreichen. Hingegen kopulierten die Käfer, wenn ihnen täglich während 30 Min. oder länger Futter geboten wurde.

Eireifung

Die Weibchen müssen täglich während mindestens 6 h ununterbrochen Zugang zu ihrer Futterpflanze haben, damit die Eier vollständig reifen. Dies gilt zudem nicht für alle Käfer, sondern nur für etwa einen Fünftel der Weibchen; das erste Gelege wird dabei mit grosser Verspätung erst nach 9–14 Tagen abgelegt (Abb. 2). Schon eine Unterteilung der täglichen 6stündigen Frasszeit in zwei Pe-

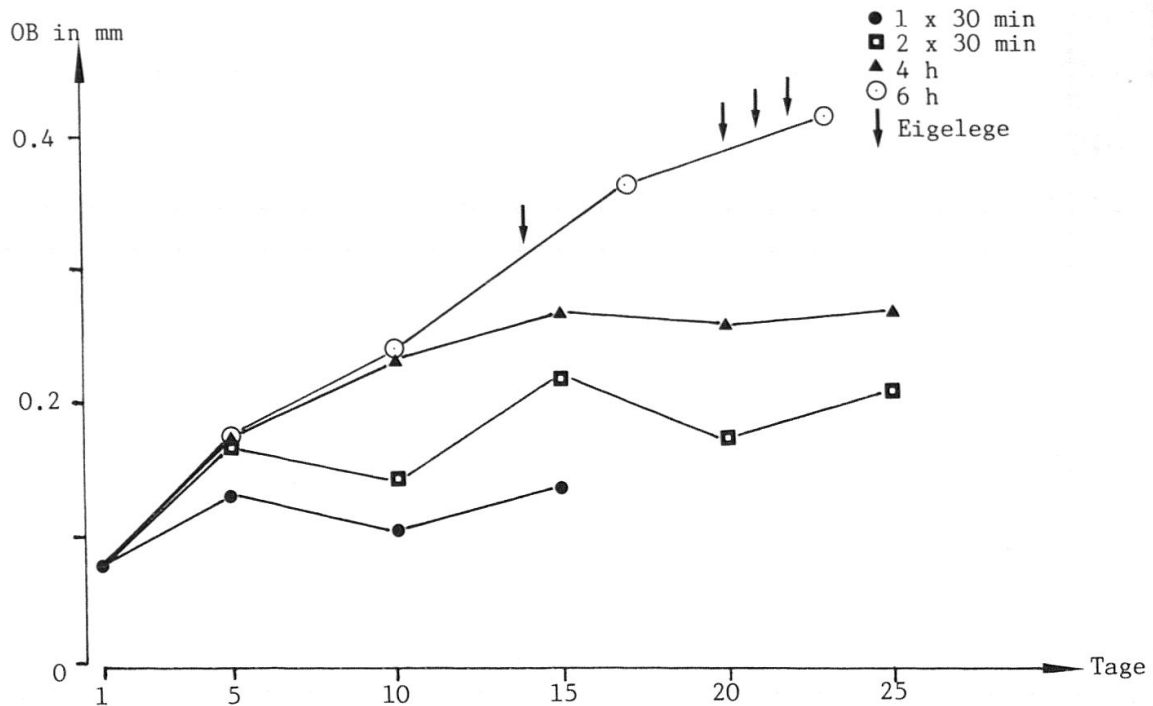


Abb. 2. Wachstum der Oocytenbreite (OB) bei verschiedenen Frassbedingungen. Mittelwerte in mm. Bei einer 6stündigen Frassperiode pro Tag sind Eigelege möglich.

rioden zu 3 h (Gruppe 6) bewirkte, dass keine Weibchen Eier ablegten. Auch die anderen Käfergruppen, mit kürzeren Fütterungszeiten, erreichten nie eine vollständige Reifung der Oocyten. Eine tägliche Frasszeit von 30 Min. erlaubte nur ein geringes Wachstum der Oozyten. Erst bei täglich zweimal 30 Min. Frasszeit erreichten die primären Oozyten eine maximale Breite von 0,22 mm am 15. Tag,

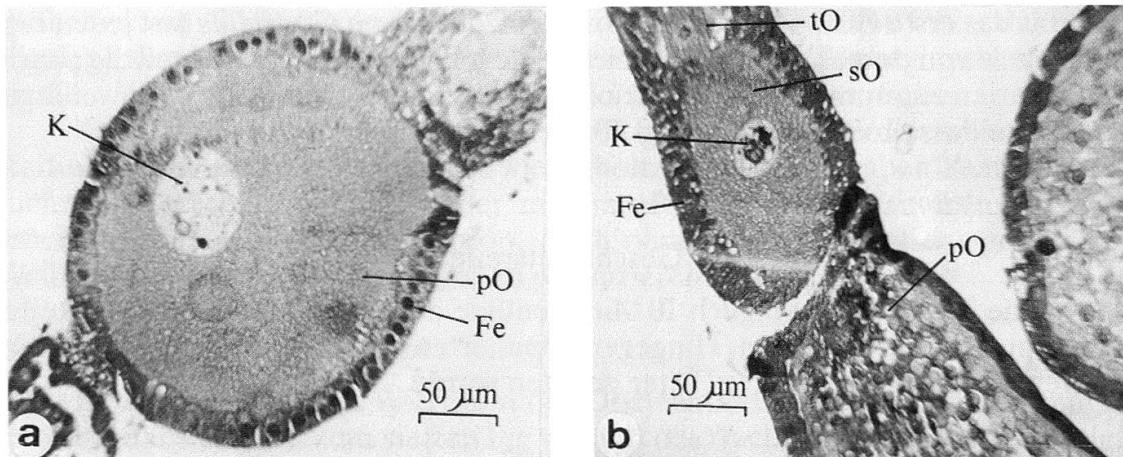


Abb. 3. Paraffinschnitte durch Ovariolen zu verschiedenen Zeitpunkten der Oogenese. K = Kern, Fe = Follikelepithel, pO = primäre Oocyte, sO = sekundäre Oocyte, tO = tertiäre Oocyte, R = Resorption.

a) Primäre Oocyte am 4. Tag des normalen Reifungsfrasses; Prävitellogenese.

b) Teil einer Ovariolen am 6. Tag des normalen Reifungsfrasses. Die primäre Oocyte hat Dottermaterial eingelagert (Vitellogenese), die sekundäre und die tertiäre Oocyte sind in der Prävitellogenese.

was ungefähr derjenigen am 4. Tag des normalen Reifungszyklus entspricht. Die Reifung der Oozyten kommt hier also gegen das Ende der Prävitellogenese zum Stillstand. Die Eireifung blieb selbst bei den Tieren mit täglich 4stündiger Fütterung vor der Vitellogenese stecken. Bei diesen Weibchen konnten am 15.–20. Adult-Tag Veränderungen in der Struktur der primären Oocyten festgestellt werden: der Oocyteninhalt wurde flockig, ballte sich zusammen und wurde schließlich resorbiert. Auch das Follikelepithel löste sich bei diesem Prozess auf. Gleichzeitig wuchs die sekundäre Oocyte stark an (Abb. 4).

Wurden gehungerte Weibchen kontinuierlich auf Futter gebracht, setzte die Vitellogenese sofort ein. Bereits nach 2–3 Tagen legten diese Tiere die ersten Eier. Nahrungsmangel führt somit nicht zu einer irreversiblen Blockierung der Oogenese.

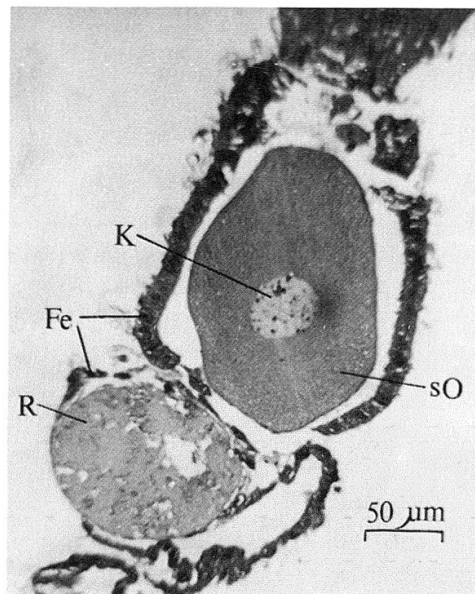


Abb. 4. Resorption (R) der primären Oocyte bei einer täglichen Frasszeit von 4 h. Die sekundäre Oocyte ist stark angewachsen.

Aufrechterhaltung der Eireifung

Reife Weibchen, die bereits Eier abgelegt hatten und die – zusammen mit je einem Männchen – täglich nur noch während 6 bzw. 4 h Zugang zur Nahrung und zum Ovipositionssubstrat hatten, legten nach der Nahrungsreduktion nur noch während der ersten 1–9 bzw. 1–3 Tage Eier und durchschnittlich nur noch 26 bzw. 13% so viele Eigelege wie die kontinuierlich gefütterten Kontrollpaare (Tab. 1).

Hormonversuche

Alle Hormonbehandlungen (s. Methoden) hatten keinen Einfluss auf die Oogenese. Solange die Weibchen täglich nur während 4 h Zugang zum Futter hatten, legten sie weder mit noch ohne Juvenoid- bzw. Ecdysteron-Applikation Eier. Selbst die Aufrechterhaltung eines erhöhten Juvenoidspiegels durch repetierte Applikation führte zu keinem Erfolg.

Tab. 1. Eiablagerrate und -periode von reifen *Gastrophysa viridula*-Weibchen, die während 14 Tagen entweder dauernd gefüttert wurden (Kontr. = 24 h) oder täglich nur während 6 bzw. 4 h Zugang zum Futter und Eiablagesubstrat hatten. Je Versuchsvariante wurden 8 Paare angesetzt.

Tägliche Fütterung	Total	Eigelege je ♀	%	Eiablageperiode
24 h	120	15.0	100	1.-14.Tag
6 h	31	3.9	25.8	1.-9. "
4 h	15	1.8	12.5	1.-3. "

Ebenfalls erfolglos war der Versuch, die Eireifung bei normal gefütterten Weibchen durch die Injektion des JH-Antagonisten Precocene II zu hemmen.

Kopftransplantationen

Wurden die jungen Weibchen, denen der Kopf eines reifen Weibchens auf das Abdomen transplantiert worden war, täglich 4 h auf Nahrung gesetzt, konnte keine Eireifung beobachtet werden. Bei zwei Weibchen betrug die Oozytenbreite 10 Tage nach der Operation nur 0,14 mm.

Wurden die Weibchen mit transplantierten Köpfen auch nach der Operation ständig auf Futter gelassen, waren sie in der Lage, nach einer etwas verlängerten Reifungsperiode normalgrosse Eigelege zu produzieren. Vom transplantierten Kopf ging also sicher keine Hemmung aus.

DISKUSSION

Eine Unterteilung der Oogenese in Prävitellogenese und Vitellogenese wurde bei vielen Insekten beschrieben (LAVERDURE, 1972; FERENZ, 1977). Oft sind gewisse Voraussetzungen nötig, damit eine Phase ablaufen kann. Die Weibchen der Wanze *Dindymus versicolor* HERR.-SCH. müssen zuerst kopulieren, bevor eine Dottereinlagerung erfolgen kann (FRIEDEL, 1974). Bei *Leptinotarsa decemlineata* aktivieren Langtagsbedingungen die Corpora allata und leiten dadurch die Vitellogenese ein (DEWILDE & DE BOER, 1961). *Pterostichus nigrita* PAYKULL benötigt Kurztagperioden, damit die Prävitellogenese ablaufen kann, während die Vitellogenese erst unter Langtagbedingungen abläuft (FERENZ, 1977). *G. viridula* benötigt keinen dieser Initiatoren. Die Vitellogenese und die Ablage der Eier ist auch ohne Kopulation möglich, und selbst bei einer Photoperiode von nur 7 Stunden und einer Temperatur von 15 °C ist nach unseren Beobachtungen eine vollständige, jedoch verlangsamte Oogenese möglich. Die wichtigste Voraussetzung für die Eireifung ist das Vorhandensein von genügend frischem Futter; das demonstrieren die Frassversuche sehr deutlich. Es kann sich aber nicht einfach um eine bestimmte tägliche Futtermenge handeln; diese muss auch innerhalb einer bestimmten Zeit aufgenommen werden. Deshalb müssen die Weibchen mindestens 6 h pro Tag ununterbrochen Zugang zur Nahrung haben, damit alle Phasen der Oogenese ablaufen können; zwei tägliche Fressperioden von je 3 h Dauer, die durch eine 3stündige Fastenperiode getrennt sind, genügen nicht, um eine vollständige Eireifung auszulösen. Dies könnte bedeuten, dass da-

für während einer gewissen Zeit täglich entweder eine gewisse Ausdehnung des Darmtrakts erreicht werden muss oder, wahrscheinlicher, eine gewisse Konzentration von Nährstoffen im Blut und/oder Fettkörper.

Die ersten Reifungsschritte der Prävitellogenese sind schon nach einer täglichen Frasszeit von 30 Min. Dauer feststellbar. Desgleichen wird die Kopulationsreife ja schon nach relativ kurzer Frasszeit erreicht. Offenbar müssen diese Vorgänge durch Nahrungsaufnahme stimuliert werden. Dabei genügen aber unvollständige Mahlzeiten von nur 10 Min. Dauer nicht. Hingegen genügen dafür offenbar einige wenige vollständige Mahlzeiten von 15 Min. und längerer Dauer. Vermutlich werden dadurch die neurosekretorischen Zentren im Gehirn so stimuliert, dass die Kopulationsreife beider Geschlechter erreicht und in den Weibchen die Prävitellogenese eingeleitet wird.

Im Gegensatz dazu scheint die Vitellogenese unabhängig vom neurosekretorischen System zu funktionieren, sofern die Kopf-Transplantations-Experimente als aussagekräftig betrachtet werden. Jedenfalls erfordert die Vitellogenese grössere Mengen an Nährstoffen, die regelmässig zugeführt werden müssen. Die Hauptmasse des dabei eingelagerten Dottermaterials stammt aus extraovariellen Quellen, nämlich aus dem Fettkörper und der Haemolymph. Von besonderem Interesse sind dabei die Vitellogenine, weibchenspezifische Proteine, die unter dem Einfluss von Juvenilhormon im Fettkörper synthetisiert werden (DE LOOF & DE WILDE, 1970). Nach den Ergebnissen unserer Versuche kann eine Juvenoidapplikation in *G. viridula* die Vitellogenese jedoch nicht stimulieren, wenn die Weibchen nicht genügend Nahrung aufnehmen können. Dies erinnert an die Ergebnisse von BUHLMANN (1976) mit der ovoviviparen Schabe *Nau-phoeta cinerea* (OL.) (Blaberidae), bei der weder ein hoher Vitellogenintiter in der Haemolymph noch eine Juvenilhormonapplikation die Nahrungsaufnahme ersetzen kann; eine normale Oogenese ist auch bei dieser Art nur mit genügend Futter und Wasser möglich.

Die Resorption der primären Oocyten nach dem 15.–20. Tag mit reduzierten Frasszeiten deutet darauf hin, dass unterhalb einer kritischen Nahrungsmenge der Nachschub von Dotterproteinen aus der Haemolymph fehlt, was zum Degenerieren der primären Oozyte führt. Auch bei der oviparen Schabe *Periplaneta americana* L. (Blattidae) bewirkt Nahrungsentzug nach ca. 10 Tagen die Resorption sämtlicher Oozyten (BELL, 1971). Werden die hungernden Schaben jedoch mit dem Juvenoid Farnesylmethyläther behandelt, kommt es in diesem Fall zu einer Dottereinlagerung in die Oozyten, was weder bei der Schabe *N. cinerea* noch beim Käfer *G. viridula* zutrifft.

Das mit der Degeneration der primären Oozyte synchron einhergehende Wachstum der sekundären Oozyte deutet an, dass offenbar die primäre Oozyte – solange sie noch intakt ist – das Wachstum der sekundären Oozyte hemmt. Da *G. viridula* in zeitlich regelmässigen Abständen ihre Eigelege deponiert, genügt offenbar die Rückkoppelung durch die fehlende Hemmung nach dem Abgang der reifen Eier, um die Vitellogenese in der nächsten Oozytenserie zu stimulieren. Weil die Eireifung jedoch nicht in allen, sondern höchstens der Hälfte der Ovariole synchron verläuft (täglich ein Eigelege zu je 40 Eiern bei 80 Ovariole), muss sowohl für die Stimulation der vordersten wie auch für die Hemmung der nachfolgenden Oozyten die einzelne Ovariole eine von den anderen Ovariole unabhängige Funktionseinheit darstellen. Eine Steuerung der Vitellogenese durch einen generellen Mechanismus – wie die Ausschüttung von Juvenilhormon durch die Corpora allata – wäre in einem solchen System nicht sinnvoll.

LITERATUR

- BELL, J. 1971. Starvation-induced oocyte resorption and yolk protein salvage in *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 17: 1099–1111.
- BENZ, G. 1970. The influence of the presence of individuals of the opposite sex, and some other stimuli on sexual activity, oogenesis and oviposition in five lepidopterous species. In: *L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes*. Ed. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 175–206.
- BUHLMANN, G. 1976. Haemolymph vitellogenin, juvenile hormone, and oocyte growth in the adult cockroach *Nauphoeta cinerea* during first preoviposition period. *J. Insect Physiol.* 22: 1101–1110.
- DE LOOF, A. & DE WILDE, J. 1970. The relation between haemolymph proteins and vitellogenesis in the colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* 16: 157–169.
- DE WILDE, J. & DE BOER, J. A. 1961. Physiology of diapause in the adult colorado beetle. –II. Diapause as a case of pseudo-allatectomy. *J. Insect Physiol.* 6: 152–161.
- DE WILDE, J., DUINTJER C. S. & MOOK, L. 1959. Physiology of diapause in the adult colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). –I. The photoperiod as a controlling factor. *J. Insect Physiol.* 3: 75–85.
- FERENZ, H. J. 1977. Two-step photoperiodic and hormonal control of reproduction in the female beetle, *Pterostichus nigrita*. *J. Insect Physiol.* 23: 671–676.
- FRIEDEL, T. 1974. Endocrine control of vitellogenesis in the harlequin bug, *Dindymus versicolor*. *J. Insect Physiol.* 20: 717–733.
- LAVERDURE, A. M. 1971. Etude des conditions hormonales nécessaires à l'évolution de l'ovaire chez la nymphe de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *Gen. comp. Endocr.* 17: 467–478.
- LAVERDURE, A. M. 1972. L'évolution de l'ovaire chez la femelle adulte de *Tenebrio molitor*. La prévitellogénèse. *J. Insect Physiol.* 17: 1477–1491.
- RENNER, K. 1970. Zur Fortpflanzungsbiologie und Embryonalentwicklung von *Gastroidea viridula* DEG. *Zool. Anz.* 175: 274–283.

(erhalten am 9. April 1987)