

LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE
UNTERSUCHUNG DER CORPORA ALLATA DER
EINTAGSFLIEGE *EPHEMERA DANICA* MÜLL.
(EPHEMEROPTERA : EPHEMERIDAE) WÄHREND DER
METAMORPHOSE

HELMUT KAISER

(Accepted 6 June 1980)

Zoologisches Institut der Universität Basel, Rheinsprung 9, CH-4051 Basel, Switzerland

Abstract—The fine structure of the corpora allata (CA) has been studied in many insects. In the case of Ephemeroptera, however, only a small number of light microscopic investigations on these glands have been published. The main objective of the present study is to provide a description of the ultrastructure of CA in a mayfly. Since the Ephemeroptera represent one of the most ancient groups of living arthropods, this study could be of special interest, in particular with respect to evolution.

The CA of *Ephemera danica* were examined especially during the 3 final developmental stages (last nymph, subimago, imago). In these stages, the CA of the males are smaller than those of the females. This difference is most prominent in the imagines. The largest CA have been observed in animals in the second to the last nymphal stages. The CA cells of all stages examined show a similar ultrastructure. Even shortly before death, no signs of degeneration were evident. Typical CA cells possess active golgi complexes, microtubules, desmosomes, numerous mitochondria and ribosomes, glycogen deposits, and occasional lysosomes. The smooth endoplasmatic reticulum is almost completely absent, but there is a highly developed ergastoplasm. Some dark-stained cells, containing the same organelles occur among the "normal" CA cells.

Extremely large CA are believed to be active, and are compared with small, presumably inactive, glands. Some conspicuous differences were observed: In the active cells, the nuclear and cytoplasmic membranes are tight, and the nuclei have a regular elliptical or circular shape. The cells of "inactive" glands have many indentations, widened intercellular spaces, and invaginated nuclear membranes.

Index descriptors (in addition to those in title): Insects, endocrine system, ultrastructure.

EINLEITUNG

DIE ERSTEN Beobachtungen der Corpora allata (CA) einer Ephemeride gehen auf Nabert (1913) zurück, doch beschreibt erst Hanström (1940) diese Organe näher. Die Arbeiten von Pflugfelder (1947) und Casal (1948) fügen seinen Angaben nur wenig Neues hinzu. Genauere Ergebnisse über die CA liefern mehrere Untersuchungen von Arvy und Gabe (1950; 1952a,b; 1953a,b,c,d). Diese Autoren erwähnen bei gewissen Eintagsfliegen auch Besonderheiten, wie z.B. eine ungewöhnliche Form der CA und deutliche Zeichen von Sekretion. Experimentelle und elektronenmikroskopische Untersuchungen dieser Drüsen wurden, soweit bekannt, an Ephemeriden noch nicht durchgeführt.

In der vorliegenden Arbeit werden die CA von *Ephemera danica* vor allem während der letzten Entwicklungsstadien (letzte Nymphe, Subimago, Imago) licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Neben der Beschreibung der Ultrastruktur soll abgeklärt werden, ob sich aktive und inaktive Drüsen voneinander unterscheiden lassen und ob sich die CA der Ephemeriden ins allgemeine, allerdings sehr vielfältige Bild dieser Organe (vgl. Cassier, 1979) einfügen.

MATERIAL UND METHODEN

Für die Lichtmikroskopie wurden die Tiere zwischen Meso- und Metathorax durchgetrennt. Um eine bessere Fixierung im verwendeten Formaldehyd/Glutaraldehyd/Pikrinsäure-Gemisch (Ito and Karnovsky, 1968) zu gewährleisten, wurde der Chitinpanzer teilweise entfernt. Die Färbung der 7 μm dicken Querschnitte erfolgte mit Paraldehydfuchsin, Hämalun und Pikroindigocarmin (vgl. Kaiser, 1977). Zur Volumenbestimmung diente die Methode der Flächenintegration mit Hilfe eines Quadratnetzes (Weibel und Elias, 1967). Insgesamt stand Material von über 30 Tieren zur Verfügung.

Die meisten der für die Elektronenmikroskopie benötigten CA wurden in der erwähnten Fixierungslösung frei präpariert und einzeln weiterverarbeitet. Die Nachfixierung und Kontrastierung erfolgte mit OsO_4 . Eine zusätzliche Kontrastierung der Epon-Schnitte wurde mit Bleicitrat durchgeführt. Der genaue Gang der Präparation ist in früheren Arbeiten beschrieben (Kaiser, 1977, 1978). Insgesamt wurden die CA von 18 Tieren elektronenoptisch untersucht.

ERGEBNISSE

Die CA sind kompakte Organe von meist ovoider Gestalt. Gelegentlich besitzen sie auch eine unregelmässig gelappte Form. Sie liegen ventrolateral vom Oesophag, nahe dem hinteren Rand des Tentoriums und stehen stets mit einem Tracheenast in Verbindung.

(a) Lichtmikroskopie

Das lichtmikroskopische Bild der CA ist recht einheitlich. Die von einer bindegewebeartigen Hülle umgebenen Organe lassen im Inneren zahlreiche, im Schnitt meist runde oder ovale Kerne erkennen, die neben Chromatinstrukturen einen Nucleolus enthalten (Abb. 1). Als weitere Einzelheiten treten — allerdings nur auf Semidünnschnitten — kleine, ungefärbte Stellen im Cytoplasma auf sowie zahlreiche, teils zerstreut, teils in Gruppen liegende Mitochondrien (Abb. 1). Gelegentlich sind auch Zellen zu erkennen, deren Plasma vergleichsweise dunkler gefärbt ist (Abb. 1). Solche dunklen Zellen sind beim Paraplastmaterial, das nicht mit OsO_4 und Uranylacetat kontrastiert wurde, nie aufzufinden.

In seltenen Fällen liessen sich CA beobachten, deren Inneres nicht vollständig mit Zellen ausgefüllt war, sondern einen grösseren Hohlraum enthielt. Das Bild dieser Drüsen ist fast mit jenem bei *Prosopistoma* und den Leptophlebiidae identisch (Arvy et Gabe, 1952b, 1953c). Allerdings war es nicht möglich, wie bei den Leptophlebiidae, Anzeichen einer sekretorischen Aktivität festzustellen.

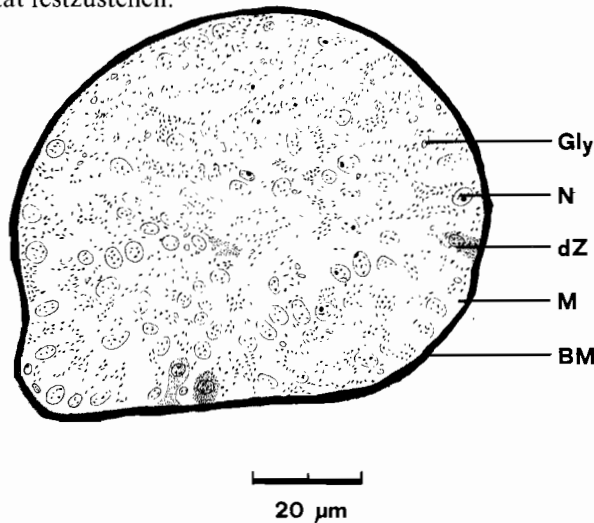


ABB. 1. Corpus allatum einer weiblichen letzten Nymphe. Semidünnschnitt, Färbung mit Toluidinblau. Es handelt sich um eine überdurchschnittlich grosse Drüse. Die Kerne sind locker verteilt und zeigen meist einen runden oder ovalen Querschnitt. BM = Basalmembran; dZ = dunkle CA-Zelle; Gly = Glycogen; M = Mitochondrium; N = Zellkern mit Nucleolus.

Die CA sind bei Männchen und Weibchen verschieden gross. Wie bei den Ventraldrüsen und Corpora cardiaca (Kaiser, 1978, 1980) besitzen die grösseren weiblichen Tiere auch die durchschnittlich grösseren CA. Dieser Geschlechtsunterschied ist besonders deutlich bei den Imagines ausgeprägt. In den letzten 3 Entwicklungsstadien liegen die Volumina der Drüsen im Bereich zwischen $1 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ und $4 \times 10^5 \mu\text{m}^3$. Die grössten gemessenen Werte (bis fast $10 \times 10^5 \mu\text{m}^3$) treten bei Tieren auf, die das letzte Nymphenstadium noch nicht erreicht haben.

Ein Vergleich zwischen dem histologischen Bild und dem Volumen (innerhalb eines Geschlechts) ergibt, dass die Kerne in den kleinsten Drüsen wesentlich dichter zusammenliegen als in den besonders grossen.

(b) *Elektronenmikroskopie*

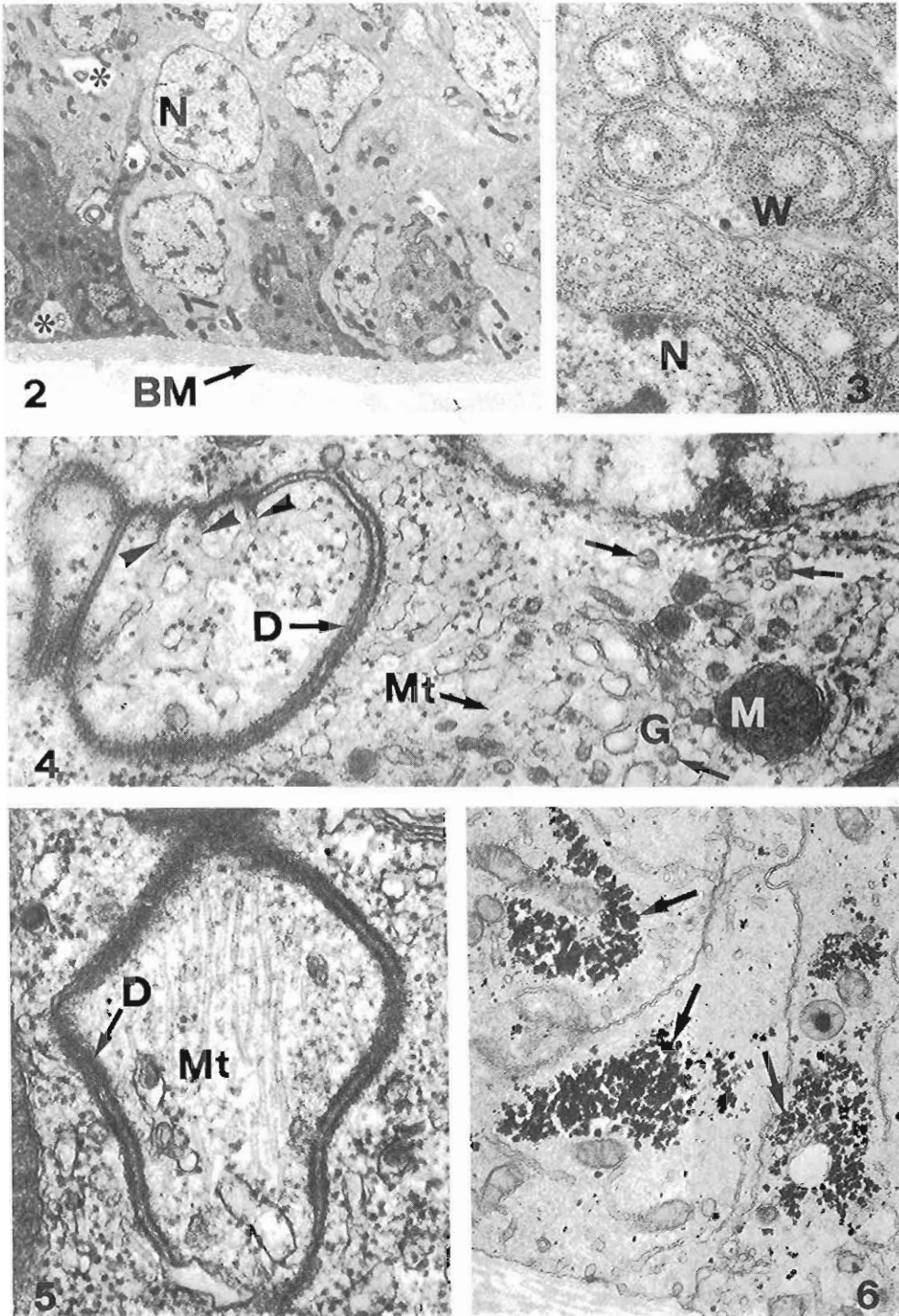
Die CA zeigen bei männlichen und weiblichen Tieren das gleiche Aussehen. Die Drüsen sind von einer Basalmembran umgeben, die durchschnittlich zwischen 0.5 und 1.5 μm misst (Abb. 2). Sie besteht aus einem locker geschichteten, leicht granulären Material (Abb. 2, 7, 8), in dem nie Kollagenfibrillen beobachtet werden konnten. Da die Basalmembran nur selten ins Innere der CA vordringt, stehen nur die aussen gelegenen Zellen mit ihr in Berührung.

Die Zellen, aus denen die CA aufgebaut sind, gehören ihrer Ultrastruktur nach alle einem einzigen Typ an. Dies kann gesagt werden, obwohl sich in den meisten für die Elektronenmikroskopie präparierten Drüsen hellere und dunklere Zellen unterscheiden lassen (Abb. 1, 2). Bis auf diese eine Eigenschaft, die sowohl das Karyo- als auch das Cytoplasma betrifft, scheinen sie sich aber in Bezug auf die Zellstrukturen vollkommen zu gleichen.

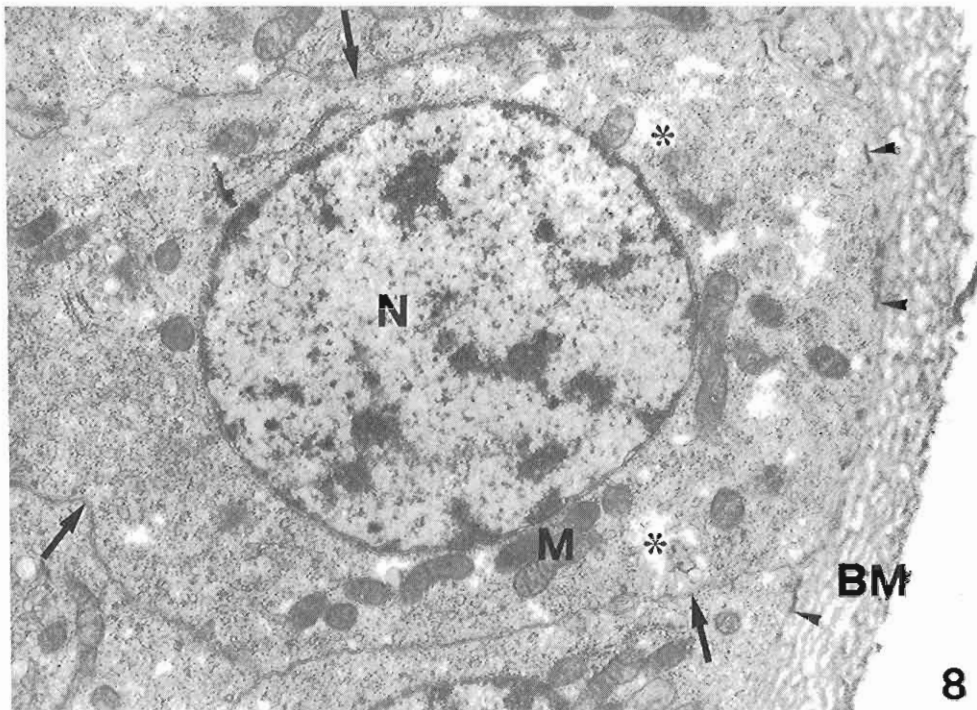
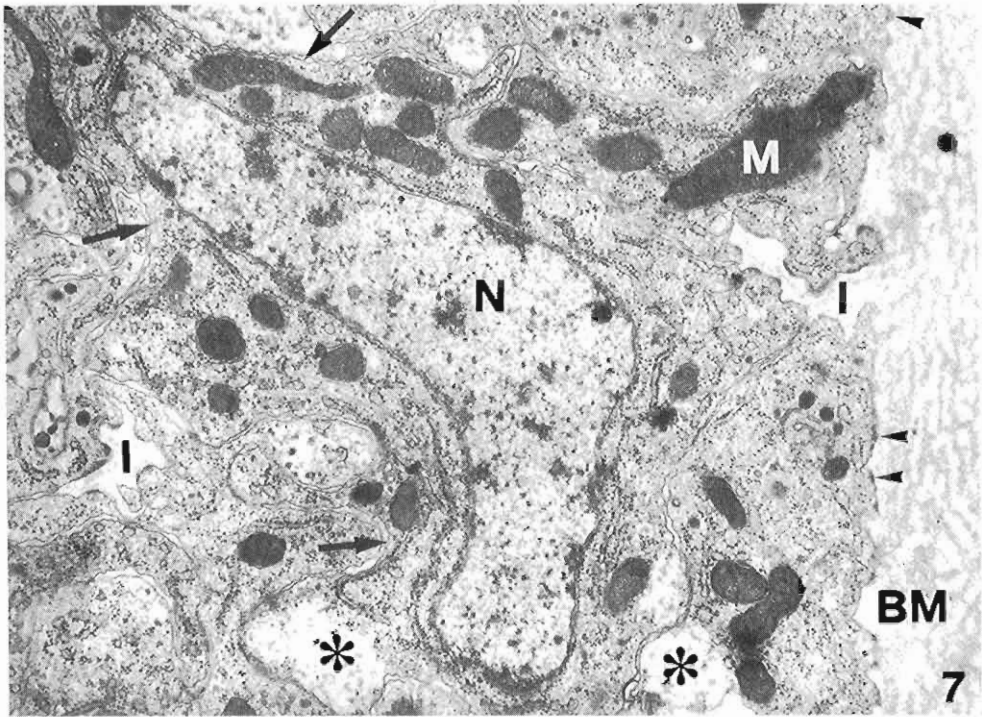
Die Kerne der CA-Zellen enthalten neben fein verteiltem Chromatin auch mehrere grössere Chromatinklumpen sowie einen Nucleolus (Abb. 2, 7, 8). Ihr maximaler Durchmesser beträgt 4–5 μm . Das Karyoplasma erscheint etwas heller als das umliegende Cytoplasma, was auf die grosse Zahl der im Cytoplasma liegenden Ribosomen zurückzuführen ist (Abb. 2, 7, 8). Die Ribosomen kommen teils frei vor, liegen zum Teil aber auch am endoplasmatischen Reticulum (ER). Stellenweise kann das Ergastoplasma in Form von Wirbelbildungen beträchtliche Ausmasse erreichen (Abb. 3). Das glatte ER beschränkt sich auf kleine Bezirke meist in unmittelbarer Nähe von Golgi-Körpern (Abb. 4). Doch auch hier sind vereinzelt Ribosomen an die Cisternen angelagert. In nahezu allen Zellen können Golgi-Körper beobachtet werden. Von ihnen schnüren sich meist kleine, mittelmässig elektronendichte Vesikel ab (Durchmesser 35–50 nm), die nur bis zu einer geringen Entfernung von ihrem Entstehungsort verfolgt werden können (Abb. 4).

An zahlreichen Stellen treten Desmosomen auf, in deren Nähe sich immer eine unterdurchschnittliche Ribosomenzahl feststellen lässt (Abb. 4, 5). Dadurch können um so deutlicher die Mikrotubuli erkannt werden, die hier meist zahlreich in Erscheinung treten (Abb. 5), aber auch sonst die Zellen ungeordnet durchziehen (Abb. 4). Besonders bei den Desmosomen lässt sich gelegentlich beobachten, dass der im Vergleich zum Cytoplasma etwas elektronendichtere Inhalt der ER-Cisternen mit den Interzellularspalten in Verbindung steht (Abb. 4). Die peripheren CA-Zellen besitzen in den Bereichen, an denen ihr Plasmalemma an die Basalmembran grenzt, zahlreiche hemidesmosomale Strukturen. Dabei handelt es sich um verdickte Stellen der Cytoplasmamembran (Abb. 7, 8).

In den verschiedenen, noch nicht erwähnten Körpern des Cytoplasmas konnte zu einem geringen Teil saure Phosphatase nachgewiesen werden (nach Ericsson and Trump, 1964).



FIGS. 2-6. Captions on p. 400



FIGS. 7 and 8. Captions on p. 400.

Bei diesen Strukturen dürfte es sich also um Lysosomen handeln, während die Natur der anderen Körper (z.B. elektronendichte Körper mit kristalloiden Einschlüssen, neurosekretgranula-ähnliche Körper) ungeklärt bleibt.

Häufig sind in den CA-Zellen weitgehend leer erscheinende Stellen anzutreffen (vgl. auch Lichtmikroskopie), die ursprünglich einer ungenügenden Fixierung zugesprochen wurden. Es gelang aber zu zeigen, dass in diesen Gebieten grössere Mengen von Polysacchariden gespeichert sind (Abb. 6, Nachweis nach Thiéry, 1967).

Die Abb. 7 und 8 zeigen je eine Aufnahme aus einem "normalen" und einem überdurchschnittlich grossen CA. Die Form der Zellkerne ist beim kleineren CA meist sehr unregelmässig. Dagegen enthält die grosse Drüse Kerne, die wegen ihrer gestrafften Membranen im Schnitt eine regelmässige runde oder ovale Gestalt besitzen. Auf Uebersichtsaufnahmen lässt sich ausserdem erkennen, dass sowohl die Grösse der Kerne als auch ihr durchschnittlicher Abstand voneinander beim grossen CA zugenommen hat. Aehnlich wie die Kernmembranen verhält sich auch das Plasmalemma. Bei der Drüse mit den kleinen, unregelmässig geformten Kernen ist es mit den Zellmembranen der Nachbarzellen stark verzahnt (Abb. 7). Die Interzellularräume können dabei beträchtliche Durchmesser erreichen (Abb. 7). Enthält das CA aber Zellen mit runden oder ovalen Kernen, so sind die Interzellularspalten verengt und die Plasmamembranen bedeutend weniger ein- und ausgebuchtet (Abb. 8).

Die beiden Zustandsformen der CA-Zellen lassen sich nicht immer eindeutig mit der Grösse der Organe in Zusammenhang bringen. Zwar finden sich in besonders grossen Drüsen regelmässig grosse und runde Kerne, doch trifft man vor allem bei männlichen Tieren auch kleine CA an, die dieses Merkmal zeigen. Ausserdem lassen sich nicht selten CA beobachten, bei denen beide Zellformen im gleichen Organ auftreten.

ABB. 2. Ausschnitt aus dem Corpus allatum einer Nymphe. Deutlich lassen sich hellere und dunklere Zellen unterscheiden. BM = Basalmembran; N = Zellkern; ★ = Glycogen. $\times 4,300$.

ABB. 3. Ausschnitt aus dem Corpus allatum einer vorletzten Nymphe. N = Zellkern; W = Wirbelbildungen des Ergastoplasmas. $\times 20,400$.

ABB. 4. Ausschnitt aus einer Corpus allatum — Zelle einer männlichen letzten Nymphe. Von einem Golgi-Körper (G) werden mittelmässig elektronendichte Granula abgeschnürt (\rightarrow). Im Cytoplasma sind Teile des endoplasmatischen Reticulums zu erkennen, die nur mit wenigen Ribosomen besetzt sind. In dem von Desmosomen (D) umschlossenen Bereich steht das ER an mehreren Stellen mit den Interzellularspalten in Verbindung (\blacktriangleright). M = Mitochondrium; Mt = Mikrotubulus. $\times 48,000$.

ABB. 5. Ausschnitt aus einer Corpus allatum — Zelle einer weiblichen letzten Nymphe. In dem von Desmosomen (D) umschlossenen Bereich befinden sich nur wenige freie Ribosomen. Deutlich sind zahlreiche Mikrotubuli (Mt) zu erkennen. $\times 54,000$.

ABB. 6. Glycogenablagerungen (\rightarrow) im Corpus allatum einer weiblichen Imago. Nachweis nach Thiéry (1967). $\times 17,500$.

ABB. 7. Ausschnitt aus einem vermutlich inaktiven Corpus allatum. Männliche letzte Nymphe. Im Vergleich zu Abb. 8 fällt die unregelmässige Form des Zellkerns (N) auf. Die Zellmembranen sind stark ineinander verzahnt und die Interzellularspalten (I) erreichen stellenweise eine beträchtliche Breite.

ABB. 8. Ausschnitt aus einem überdurchschnittlich grossen, vermutlich aktiven Corpus allatum. Weibliche Subimago. BM = Basalmembran; M = Mitochondrium; N = Zellkern; ★ = Glycogen; \rightarrow = Zellmembran; \blacktriangleright = hemidesmosomale Strukturen. $\times 16,000$.

DISKUSSION

Die allgemeinen Beschreibungen der CA bei verschiedenen Ephemeridenarten stimmen gut miteinander überein und treffen auch für *E. danica* zu (Nabert, 1913; Hanström, 1940; Pflugfelder, 1947; Casal, 1948; Arvy et Gabe, 1950, 1952a, b, 1953a, b, c, d). Die Entwicklung der Drüsen verläuft im wesentlichen so wie es Arvy und Gabe in mehreren Arbeiten beschrieben haben (1950, 1952a, 1953a): Die maximalen Volumina werden vor dem letzten Nymphenstadium, in dessen Verlauf die Metamorphose stattfindet, erreicht. Bei den letzten drei Entwicklungsstadien ist die Grösse der CA wesentlich geringer.

Während der letzten Jahre führten mehrere Untersuchungen zu dem Ergebnis, dass es nicht möglich ist, lediglich aufgrund der Volumina Aussagen über den Aktivitätszustand der CA zu machen (vgl. Cassier, 1979). So liess sich z.B. bei *Schistocerca* kein Zusammenhang zwischen Grösse und Aktivität nachweisen (Tobe and Pratt, 1975), während andererseits bei *Diptera* (Tobe and Stay, 1977) und *Nauphoeta* (Lanzrein et al., 1978) eine gute und bei *Leptinotarsa* (Kramer, 1978) eine weitgehende Uebereinstimmung zu beobachten war. Da von Ephemeriden keine physiologischen Daten vorliegen, ist es schwierig, aus den vorgenommenen Volumenmessungen Schlussfolgerungen zu ziehen. Immerhin darf wegen der Tatsache, dass während des letzten Nymphenstadiums die Metamorphose stattfindet, mit einem niedrigen Juvenilhormon- (JH-) Titer in dieser Phase gerechnet werden. Da die Volumina in dieser Zeit relativ klein sind, erscheint es sinnvoll, besonders grosse CA als aktiv zu bezeichnen. Die hohe Aktivität der Drüsen vor dem letzten Nymphenstadium könnte dann mit der Ovar-Entwicklung zusammenhängen, die ja wegen der kurzen Lebensdauer der Subimagines und Imagines beim Verlassen des Wassers abgeschlossen sein muss. Im Gegensatz zu den Ventraldrüsen (Kaiser, 1978) lassen sich bei den CA keine Degenerationserscheinungen während der letzten beiden Entwicklungsstadien feststellen. Dies deutet auf gewisse Funktionen dieser Organe bis zum Tod der Tiere hin. Wahrscheinlich beeinflussen die CA wie bei anderen Insekten (Pener, 1965; Doane, 1972; Avruch and Tobe, 1978) unter anderem auch das Sexualverhalten beider Geschlechter.

Der vermutete Zusammenhang zwischen Volumen und Aktivitätszustand der CA von *E. danica* zeigt sich auch beim Vergleich vor allem der Ultrastruktur besonders grosser und kleiner Drüsen. Danach handelt es sich bei den Zellen besonders grosser CA, deren Kern- und Plasmamembranen gestrafft erscheinen, um aktive Zellen, während andererseits stark eingebuchtete Kern- und Plasmamembranen sowie grössere Interzellularspalten Zeichen von Inaktivität sind. Gleichartige Beobachtungen und Interpretationen wurden kürzlich bei den CA von *Xyleborus* gemacht (Chu and Norris, 1979).

Wie bei mehreren anderen Insekten (Johnson, 1966; Busselet, 1969; Thomsen and Thomsen, 1970; Charpin, 1973; Dorn, 1973; Girardie et Granier, 1974; Guelin et Darjo, 1974; Deleurance and Charpin, 1978; Bradley and Edwards, 1979) lassen sich auch bei *E. danica* gelegentlich dunklere CA-Zellen erkennen. Allerdings scheint es sich hier nicht um inaktive (Dorn, 1973; Guelin et Darjo, 1974) oder absterbende (Bradley and Edwards, 1979) Zellen zu handeln, da sie sich ausser in ihrer Elektronendurchlässigkeit in keiner Weise von den hellen Zellen unterscheiden. Auch spricht ihr unregelmässiges Auftreten und ihre geringe Häufigkeit gegen eine besondere funktionelle oder strukturelle Bedeutung.

Direkte cytologische Hinweise, die Aufschluss über die Produktion und Abgabe des JH geben könnten, waren nicht zu finden. Die hemidesmosomalen Strukturen, die auch bei *Locusta* (Joly et al., 1968), *Oncopeltus* (Dorn, 1973), *Hyphantria* (Melnikova and Panov, 1975) und *Xyleborus* (Chu and Norris, 1979) auftreten, dürften kaum auf die JH-Abgabe hinweisen. Der Grund dafür liegt darin, dass weitaus der grösste Teil der CA-Zellen von *E.*

danica nicht mit der Basalmembran in Berührung kommt, diese Strukturen aber nur an Kontaktstellen zwischen Basalmembran und Plasmalemma auftreten. Da im Cytoplasma keine speziellen Stellen erkennbar sind, die auf eine Anhäufung von JH hindeuten, ist eine rasche Abgabe des Hormons in die Interzellularspalten wahrscheinlich. Ob dies mittels Diffusion durch die Zellmembran erfolgt oder über die beobachteten Verbindungen zwischen dem ER und den Interzellularspalten, kann hier nicht entschieden werden.

Ueber den Ort der JH-Synthese, für den nach Ergebnissen von Tobe und Saleuddin (1977) neben Golgi-Körpern und Mitochondrien vor allem das glatte ER in Frage kommt, lassen sich nach der vorliegenden Untersuchung noch keine Aussagen machen. Bei mehreren Insektenarten wurden starke Veränderungen dieser Organellen beobachtet oder es konnten sogar Zusammenhänge zum JH-Titer festgestellt werden (Melnikova and Panov, 1975; Tobe and Saleuddin, 1977; Deleurance and Charpin, 1978; Scharrer, 1978; Cassier, 1979; Chu and Norris, 1979; Yin and Chippendale, 1979). Bei *E. danica* dagegen treten merkwürdigerweise keine auffälligen Unterschiede bei diesen Organellen auf, wenn man besonders grosse CA mit kleinen Drüsen vergleicht. Zusätzlich erschwert wird die Situation durch die Tatsache, dass die CA von *E. danica* zu den eher seltenen Fällen gehören (vgl. Melnikova and Panov, 1975; Cassier, 1979), bei denen das glatte ER nahezu fehlt. Da sich aber in letzter Zeit die Anhaltspunkte mehren, dass das glatte ER eine entscheidende Rolle bei der JH-Synthese spielt, stellt sich die Frage, ob bei diesem CA-Typ das granuläre ER diese Funktion hat und an den Ribosomen noch zusätzliche Proteine gebildet werden (Trägerproteine für das JH?). Erst genaue Vergleiche der Ultrastruktur der CA mit Messungen des JH-Titers in der Hämolymphe dürften eine Antwort auf diese Fragen ermöglichen.

Danksagung—Die vorliegende Untersuchung ist im wesentlichen ein Teil der 1977 unter Leitung von Prof. Dr. H. Nüesch am Zoologischen Institut der Universität Basel abgeschlossenen Dissertation. Allen Mitarbeitern des Schweizerischen Tropeninstitutes, die mir bei dieser Arbeit behilflich waren, sei hier mein herzlicher Dank ausgesprochen.

LITERATUR

- ARVY, L. et M. GABE. 1950. Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétro-cérébrales chez les Ecdyonuridae (Ephéméroptères). *Bull. Soc. Zool. Fr.* **75**: 267–85.
- ARVY, L. et M. GABE. 1952a. Particularités morphologiques des formations endocrines rétro-cérébrales chez *Ecdyonurus dispar* (Curt.) et chez *Ecdyonurus torrentis* Kimmins. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **77**: 229–30.
- ARVY, L. et M. GABE. 1952b. Particularités morphologiques des corpora allata chez les Leptophlebiidae (Ephéméroptères). *Experientia* **8**: 12–14.
- ARVY, L. et M. GABE. 1953a. Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez quelques Ephéméroptères. *Cellule* **56**: 203–22.
- ARVY, L. et M. GABE. 1953b. Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). *Z. Zellforsch.* **38**: 591–610.
- ARVY, L. et M. GABE. 1953c. Contribution à l'histologie des glandes endocrines céphaliques chez la larve de *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **78**: 451–61.
- ARVY, L. et M. GABE. 1953b. Polymorphisme des corpora allata chez les Ephéméroptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **78**: 335–36.
- AVRUCH, L. I. and S. S. TOBE. 1978. Juvenile hormone biosynthesis by the corpora allata of the male desert locust, *Schistocerca gregaria*, during sexual maturation. *Can. J. Zool.* **56**: 2097–2102.
- BRADLEY, J. T. and J. S. EDWARDS. 1979. Ultrastructure of the corpus cardiacum and corpus allatum of the house cricket *Acheta domestica*. *Cell Tissue Res.* **198**: 201–8.
- BUSSELET, M. 1969. Données histochimiques et ultrastructurales sur les corps allates de *Rhodnius prolixus* Stal. et *Antheraea pernyi* Guer. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **94**: 373–96.
- CASSIER, P. 1979. The corpora allata of insects. *Int. Rev. Cytol.* **57**: 1–73.
- CAZAL, P. 1948. Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. *Bull. Biol. Fr. Belg. Suppl.* **32**.
- CHARPIN, P. 1973. Etude ultrastructurale des corps allates chez les femelles de *Choleva cisteloides* Fröl. (Coléoptères, Catopidae de la sous-famille des Catopinae) au cours de la diapause ovarienne. *C. R. Acad. Sci. Paris* **277D**: 2181–84.

- CHU, H. M. and D. M. NORRIS. 1979. Comparative morphology and ultrastructure of the corpora allata in newly emerged and sexually mature female *Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) (Coleoptera: Scolytidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **8**: 359–74.
- DELEURANCE, S. and P. CHARPIN. 1978. Ultrastructural dynamics of the corpus allatum of *Choleva angustata* Fab. (Coleoptera, Catopidae). *Cell Tissue Res.* **191**: 151–61.
- DOANE, W. W. 1972. Role of hormones in insect development, pp. 291–497. In S. J. Counce and C. H. Waddington (eds.) *Developmental systems: Insects*, Academic Press, London, New York.
- DORN, A. 1973. Electron microscopic study on the larval and adult corpus allatum of *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Insecta, Heteroptera). *Z. Zellforsch.* **145**: 447–58.
- ERICSSON, J. L. E. and B. F. TRUMP. 1964. Observations on the application of electron microscopy of the lead phosphate technique for the demonstration of acid phosphatase. *Histochemie* **4**: 470–82.
- GIRARDIE, J. et S. GRANIER. 1974. Ultrastructure des corps allatés d'*Anacridium aegyptium* (Insecte, Orthoptère) à l'avant-dernière stade larvaire et durant la vie imaginaire. *Arch. Anat. Microsc.* **63**: 251–68.
- GUELIN, M. et A. DARJO. 1974. Etude ultrastructurale des corpora allata en relation avec le contrôle photopériodique de leur fonction gonadotrope chez *Locusta migratoria migratoria* L. *C. R. Acad. Sci. Paris* **278D**: 491–94.
- HANSTRÖM, B. 1940. Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl. Ser. III*, **18**, No. 8.
- ITO, S. and M. J. KARNOVSKY. 1968. Formaldehyde–glutaraldehyde fixatives containing trinitro compounds. *J. Cell Biol.* **39**: 168a, b.
- JOHNSON, B. 1966. Ultrastructure of probable sites of release of neurosecretory material in an insect, *Calliphora stygia* F. *Gen. Comp. Endocrinol.* **6**: 99–108.
- JOLY, L., P. JOLY, A. PORTE et A. GIRARDIE. 1968. Etude physiologique et ultrastructurale des corpora allata de *Locusta migratoria* L. (Orthoptère) en phase grégaire. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **109**: 703–28.
- KAISER, H. 1977. Das endokrine System der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. während der Metamorphose: eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. Dissertation. Cratander AG, Basel.
- KAISER, H. 1978. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der Ventraldrüsen von *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **7**: 377–85.
- KAISER, H. 1980. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung des Corpus cardiacum der Eintagsfliege *Ephemera danica* Müll. (Ephemeroptera: Ephemeridae) während der Metamorphose. *Acta Zool.* **61**: 96–103.
- KRAMER, S. J. 1978. Age dependent changes in corpus allatum activity in vitro in the adult colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* **24**: 461–64.
- LANZREIN, B. V., V. GENTINETTA, R. FEHR and M. LÜSCHER. 1978. Correlation between haemolymph juvenile hormone titre, corpus allatum volume, and corpus allatum in vivo and in vitro activity during oocyte maturation in a cockroach (*Nauphoeta cinerea*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **36**: 339–45.
- MELNIKOVA, E. J. and A. A. PANOV. 1975. Ultrastructure of the larval corpus allatum of *Hyphantria cunea* Drury (Insecta, Lepidoptera). *Cell Tissue Res.* **162**: 395–410.
- NABERT, A. 1913. Die Corpora allata der Insekten. *Z. Wiss. Zool.* **104**: 181–358.
- PENER, M. P. 1965. On the influence of corpora allata on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria*. *J. Zool.* **147**: 119–36.
- PFLUGFELDER, O. 1947. Ueber die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. *Biol. Zentralbl.* **66**: 211–35.
- SCHARRER, B. 1978. Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophaea maderae*. *Cell Tissue Res.* **194**: 533–45.
- THIÉRY, J. P. 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc. (Paris)* **6**: 987–1018.
- THOMSEN, E. and M. THOMSEN. 1970. Fine structure of the corpus allatum of the female blowfly *Calliphora erythrocephala*. *Z. Zellforsch.* **110**: 40–60.
- TOBE, S. S. and G. E. PRATT. 1975. The synthetic activity and glandular volume of the corpus allatum during ovarian maturation in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Life Sci.* **17**: 417–22.
- TOBE, S. S. and A. S. M. SALEUDDIN. 1977. Ultrastructural localization of juvenile hormone biosynthesis by insect corpora allata. *Cell Tissue Res.* **183**: 25–32.
- TOBE, S. S. and B. STAY. 1977. Corpus allatum activity in vitro during the reproductive cycle of the viviparous cockroach, *Diploptera punctata* Eschscholtz. *Gen. Comp. Endocrinol.* **31**: 138–47.
- WEIBEL, E. R. and H. ELIAS. 1967. *Quantitative Methoden in der Morphologie*. Springer, Berlin.
- YIN, C.-M. and G. M. CHIPPENDALE. 1979. Ultrastructural characteristics of insect corpora allata in relation to larval diapause. *Cell Tissue Res.* **197**: 453–61.