Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten.

Von

Dr. **Carl Chun.**

Mit 4 Tafeln.

Unter die mannichfachen Organe in der Insektenwelt, deren physiologische Bedeutung noch räthselhaft erscheint, zählt man auch die sogenannten Rectaltaschen oder Rectalpapillen. Ihr weitverbreitetes Vorkommen in dem Mastdarme der *Imagines*, ihr merkwürdiger Bau und ihre Formverschiedenheiten mussten Staunen erregen und, wie leicht zu denken, zu verschiedenen Vermuthungen über ihre Function Veranlassung geben. Bereits Swammerdam (Bibel der Natur, Taf. 18 Fig. 1) hatte diese Organe als sechs längliche Wülste bei der Honigbiene wahrgenommen; Suckow (Heusinger's Zeitschrift Bd. III.) bezeichnete sie bei *Vespa crabro* und *Apis mellifica* als callöse Anschwellungen. Andere Zootomen, wie Brandt und Ratzeburg (medic. Zoologie Bd. II., von der Honigbiene), sowie Burmeister (Handbuch Bd. I.) erwähnen sie nur obenhin, während sie Léon Dufour (Recherches sur les orthoptères) von verschiedenen Orthopteren, Neuropteren und Hymenopteren als »boutons charnus« abbildet und mit Defäcation in Beziehung setzt. Lyonet (Mém. d. mus. Tom. 20) und Treviranus (verm. Schriften Bd. II.) fanden sie bei Schmetterlingen auf und deuten sie als Drüsen, eine Auffassung, der auch Newport (Cyclop. Vol. II. p. 170) beitritt, wenn er dieselben »glandular protuberances« nennt. Leuckart gebührt das Verdienst, in diesen bisher nur einzeln beobachteten Gebilden ein Organ von weiter Verbreitung erkannt und das Vorkommen, wie den Bau desselben durch die einzelnen Insektengruppen hindurch verfolgt und dargestellt zu haben (Lehrbuch der Zootomie von Frey u. Leuckart, Wirbellose Thiere). Er bezeichnet die Wülste als taschenförmige Organe und möchte sich am ehesten für eine drüsige Natur derselben entscheiden. Später (Bergmann und Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie S. 112) nennt er sie geradezu »Rectaldrüsen«. Auch

v. Siebold (Vergl. Anatomie, Bd. II. S. 594) macht auf die weite Verbreitung jener »problematischen Wülste« aufmerksam.

Die erste genauere histologische Beschreibung der Rectalpapillen bei *Musca vomitoria* rührt von Leydig (Lehrbuch der Histologie S. 337) her. Er zog auch die Rectalpapillen anderer Insekten mit zur Beobachtung heran, doch entgingen ihm manche wichtige Momente, die sich zum Theil erst bei Anwendung von zu jener Zeit noch nicht gebräuchlichen Reagentien entscheiden lassen, zum Theil nur durch Berücksichtigung der übrigen Structur des Mastdarmes ihre Erklärung finden. Geleitet durch die Analogie mit den Mastdarmkiemen der Libellenlarven ist er geneigt, die Rectalpapillen mit einer Darmathmung in Verbindung zu setzen.

Gegen ihre drüsige Natur spricht sich auch Weismann (Entwicklung der Dipteren S. 216) aus, der die Entwicklung derselben bei *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria* verfolgte, ohne jedoch, wie er selbst sagt, im Stande zu sein anzugeben, was sonst ihre Functionen sind. Gegenbaur endlich (Vergl. Anatomie) deutet sie als Rudimente von Tracheenkiemen.

Angesichts so weit aus einander gehender Ansichten muss es auffallen, dass bis jetzt keine eingehenderen Beobachtungen über die fraglichen Organe vorliegen. Eine Entscheidung über die Bedeutung derselben kann nur durch eine vergleichend histologische Untersuchung getroffen werden, und auf Grund derselben hoffe ich darzuthun, dass man es in diesen Gebilden mit eigenthümlich modificirten Partieen des Mastdarmepithels zu thun habe, dass ihnen dieselbe Function wie letzterem zukommt, also die Bezeichnung von »Rectaldrüsen« gerechtfertigt erscheint. Um Weitläufigkeiten zu vermeiden, präsumire ich einstweilen diesen Namen und werde auf dessen Rechtfertigung später ausführlich zurückkommen.

So soll denn zunächst die histologische Structur der typischen Rectaldrüsen bei den einzelnen Insektenclassen speciell geschildert werden, um dann hieraus Folgerungen über die Natur und Function der fraglichen Gebilde zu ziehen und einen Blick auf die morphologische Uebereinstimmung mit den Mastdarmkiemen der Libellenlarven zu werfen und schliesslich die Entwicklung ersterer, wie ich sie bei *Apis mellifica* und bei Schmetterlingen, speciell bei *Liparis salicis* und *Vanessa urticae*, verfolgte, in Zusammenhang mit den Erscheinungen der Histolyse bei denselben darzustellen.

In ihrer vollendetsten Ausbildung zeigen sich die Rectaldrüsen bei den Dipteren (vergl. Taf. I. Fig. 1 von *Musca vomitoria*). Sie scheinen hier ziemlich allgemein in der Vierzahl verbreitet zu sein, nur *Pulex* weist deren sechs auf. Als vier conische Zäpfchen liegen sie in einem sehr dehnbaren Abschnitte des Mastdarmes, wo sie, so lange keine Speisereste vorhanden

sind, mit ihren Spitzen fast zusammenstossen. Beachtet man zunächst die übrige Darmwandung, so fällt auf, dass derselben die Epithellage fehlt — ein, wie sich ergeben wird, sehr wichtiger Umstand für die Beurtheilung der fraglichen Gebilde. Um so mächtiger ist dagegen die Intima (i) und Muskulatur entwickelt. Erstere faltet sich bei Contraction der Ringmuskulatur in eine Unzahl von feinen Fältchen zusammen, die ein verworrenes Ansehen darbieten. Zunächst auf der Intima liegt die Längsmuskulatur (m. l.), deren einzelne, mit zahlreichen runden Kernen versehenen Stämme sich nicht zu compacten Bündeln vereinigen, sondern allseitig längs des Mastdarmes hinlaufen. Die Längsmuskeln umgibt nach Aussen eine ebenso kräftige Quermuskulatur, deren einzelne Muskeln sich nur wenig verästeln und sich meist an den Ring der Rektaldrüse anheften. Man erkennt an diesem Bau, dass die »Rectaltasche« (wie man bei den Dipteren den die Drüsen bergenden Abschnitt des Mastdarmes nannte), auf weitgehende Dehnungsverhältnisse eingerichtet ist. In der That ist sie oft dermaassen mit Speiseresten angefüllt, dass sie dem Chylusmagen an Umfang gleichkommt.

Untersucht man die Structurverhältnisse der Drüse nach Querschnitten, so erkennt man, dass kurz vor der Stelle, wo sich die Rectaldrüse in den Darm einstülpt, die Faltungen der Intima aufhören, zugleich auch, dass sie sich zur Umgrenzung der ersteren gewissermaassen in zwei Lamellen theilt, deren eine die nach dem Darmlumen gekehrte Seite der Drüsenlage umgibt, während die andere eine innere Grenzmembran derselben bildet. Die Muskulatur erstreckt sich nicht über die Drüse hinüber. Die erste Lamelle ist auf ihrer gesammten Oberfläche mit Chitinborsten (s) besetzt und zwar der Art, dass die Zahl derselben, sowie die Anzahl der von ihnen ausgehenden Häkchen nach der Spitze hin zunimmt. Den wichtigsten Theil der Drüse bildet eine wohl entwickelte Epithellage (e), deren Zellgrenzen an der Aussenfläche der Drüse eine unregelmässig sechseckige Form haben (vergl. Fig. II.), ohne Anwendung von Reagentien aber nicht sehr deutlich zu erkennen sind. Die mittlere Länge der Zellen beträgt 0,1 Mm.; an der Basis sind sie am breitesten, während sie nach der Spitze zu allmälig abnehmen. Im Zusammenhange damit, dass sie hier dem Andrange des Speisebreies am meisten ausgesetzt sind, haben sich ihre Wandungen beträchtlicher verdickt. Die Kerne sind rund 0,009 bis 0,016 Mm. gross und bergen ein oder mehrere Kernkörperchen.

An der Basis verdickt sich die Intima zu einem Ringe (a), dessen Rand gekerbt erscheint. Er dient wahrscheinlich dazu, bei den starken Dehnungen der Rectaltasche die Rectaldrüse vor Zerrungen zu bewahren. Er ist das Abscheidungsprodukt einer sehr merkwürdig gestalteten auf ihm liegenden Matrix. Ich konnte dieselbe deutlich nur bei Anwendung vorsichtiger Behandlung mit Goldchlorid wahrnehmen, und dabei stellt sie ein sehr zartes Häutchen dar, in

dem in regelmässigen Abständen in der Nähe des Randes ovale Kerne liegen. Um diese gruppirt sich das Plasma dichter und zieht sich bis an den inneren Rand des Ringes. Je einer Kerbe entspricht ein Kern mit einem daran anschliessenden und von dem übrigen Plasma sich abzeichnenden Faden. Deutliche Zellgrenzen konnte ich nicht wahrnehmen, obwohl aus der regelmässigen Lage der Kerne zu schliessen ist, dass diese früher wenigstens vorhanden waren und wahrscheinlich verschwanden, nachdem jede Zelle ihren Antheil an dem Ringe gebildet hatte.

Die Höhlung dieses Epithelzapfens ist innen mit einem Bindegewebe und der für die Rectaldrüsen, wie schon von Leuckart hervorgehoben wurde, so charakteristischen reichen Tracheenverästelung ausgefüllt. Was zunächst die Tracheen betrifft, so treten an jede Papille gewöhnlich zwei grössere Stämmchen heran, die sich bei dem Eintritt in den Innenraum dichotomisch immer feiner verästeln und in dem Ende derselben in ein Capillarnetz sich auflösen, dessen einzelne Aestchen umbiegen und wieder in grössere Stämmchen zurücklaufen. Auf diese Weise entsteht in jeder Papille ein vollständig geschlossenes System von Tracheen mit Stämmen und Capillaren, einem Wundernetze vergleichbar. Dazu kommt übrigens noch eine Anzahl zarterer Stämmchen, die den Ring ungefähr in seiner Mitte durchbohren und dann in die Epithellage eintreten, um die einzelnen Zellen zu umspinnen. Von der innerhalb des Bindegewebes verlaufenden Partie der Tracheen treten keine zu der Epithellage.

Das Bindegewebe ist ein zellig-blasiges Gewebe, in dem meist die Zellgrenzen deutlich nachweisbar sind. Die runden Zellen messen 0,008 Mm., ihre Kerne 0,005 Mm. Oft sind edoch die Zellgrenzen nicht mehr wahrzunehmen und die Kerne liegen innerhalb einer protoplasmatischen Schicht, die sich namentlich an der Seite, wo sie an die Epithellage stösst, in feine von einer zarten Membran begrenzte Fäden auszieht.

Ganz allgemein tritt ein Nervenstämmchen in die Drüsen ein, das sich innerhalb des Bindegewebes theilt und dessen Aeste gegen die Epithelzellen herantreten; doch gelang es nicht die feineren Endigungsweisen zu verfolgen.

Bei den Hymenopteren treten zumeist sechs längliche, flache, von einem Chitinring eingefasste Rectaldrüsen auf. Als typisches Beispiel sei hier die Organisation desselben bei *Apis mellifica* specieller geschildert. Die sechs Drüsen sind durchschnittlich 1½ bis 2 Mm. lang und etwa ¼ Mm. breit und rings von einem Chitinring umgeben (Taf. II. Fig. 1. a). Zunächst fällt wieder die reiche Tracheenverästelung in denselben in das Auge. Ein Tracheenstämmchen theilt sich in einiger Entfernung von der Drüse in mehrere Aeste, die dann getrennt in letztere eintreten und durch wiederholte Verästelung je ein capillares Geflecht bilden. Ist

die Luft aus denselben ausgetrieben, so lassen sich bei Zuhülfenahme von Reagentien auf der das Lumen des Darmes bildenden Seite der Drüsen mit Bestimmtheit die Grenzen der ganz regelmässig sechsseitigen Epithelzellen erkennen (e), die auch hier die Hauptmasse der Wülste bilden. Die Zellen sind, wie diejenigen der Dipteren mit einem feinkörnigen Plasma erfüllt und zeigen einen deutlichen, ovalen 0,025 Mm. langen Kern mit einer grösseren, jedoch sehr wechselnden Zahl von Kernkörperchen. Die peripherischen Zellen sind ein wenig dunkel pigmentirt. Die gegen das Darmlumen gekehrten Köpfe der Zellen bilden eine continuirlich zusammenhängende Membran, die durch ihre Verbindung mit der Intima als deren Fortsetzung erscheint, und zwar als innere, da dieselbe sich, wie bei *Musca*, an dem Chitinring in zwei Lagen theilt.

An den übrigen Stellen des Mastdarmes lassen sich keine Epithelzellen nachweisen; doch findet man bisweilen unter der Intima noch einzelne Kerne, die nicht der darunter liegenden Muskelschicht angehören. Sie sind der letzte Ueberrest einer früher vorhandenen sehr zarten Matrix (m a), wie sie in Fig. 1 von einer in der zweiten Hälfte des Puppenstadiums befindlichen Biene gezeichnet sind. Zu dieser Zeit lassen sich, namentlich bei Behandlung mit Goldchlorid die Zellgrenzen noch deutlich nachweisen — späterhin aber werden dieselben resorbirt, und oft ist bei dem ausgebildeten Insekt keine Spur der früheren Zelllage mehr aufzufinden.

Die Intima legt sich auch hier in zahlreiche Falten, doch nicht in dem Grade, wie bei den Dipteren. Ein Nervenstämmchen (n) tritt in die Epithellage ein und verzweigt sich gleich nach dem Eintritt. — Die bei den Dipteren so charakteristisch entwickelte Bindegewebslage tritt bei den Hymenopteren auffallend zurück. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass die Längs- und Quermuskulatur sich meist auch unter den Drüsen herzieht. Die letztere repräsentirt ziemlich solide, parallel verlaufende Fasern, die seltener durch Verästelung untereinander communiciren, während die Längsmuskulatur fast durchweg eine mehr oder minder reiche Verästelung zeigt, sehr reich z. B. bei *Sirex giganteus*. Im Ganzen lassen sich im ausgebildeten Zustand jedoch immer einige Hauptstämme erkennen, ohne dass diese jedoch, wie bei den Orthopteren, zu sechs zwischen den einzelnen Drüsen verlaufenden Zügen sich vereinigen.

Die Gestalt der Rectaldrüsen ist bei den Hymenopteren ziemlich wechselnd; bald länglich (*Apis*, *Vespa*), bald kreisrund wie bei *Formica*, aber der Bau zeigt trotzdem nirgends eine erhebliche Abweichung.

Auch die Zahl kann variiren. Schon Leuckart beschreibt bei kleinen Ichneumoniden die Rectaldrüsen als vier conische nach Innen gestülpte kleine Blinddärmchen. Bei einer anderen Ichneumonide, dem *Ophion luteum*, fand ich zwölf unregelmässig im Mastdarme vertheilte kreis-

runde 0,2 Mm. breite Drüsen, die auf dem Querschnitte meist 5 bis 6 Epithelzellen zeigten, sonst aber den oben von *Apis* geschilderten Bau wiederholten.

Die Orthopteren zeigen in der Anordnung und Structur ihrer Rectaldrüsen ziemlich ähnliche Verhältnisse, wie die Hymenopteren. Auch bei ihnen findet man sechs längliche (bei *Forficula* runde) Rectaldrüsen, die (vergl. Taf. II. Fig. II. *Locusta viridissima*) jedoch so breit sind, dass sie nur schmale Zwischenräume frei lassen, in denen dann die zu Bündeln vereinigten Längsmuskeln hinlaufen. Ein Chitinring lässt sich meist erkennen; sehr deutlich z. B. bei *Forficula*. Gewöhnlich tritt zu jeder Drüse ein Tracheenstamm, dessen Aeste zuerst am Grunde derselben hinziehen und von hier aus immer feiner sich zertheilende und die einzelnen Zellen umspinnende Stämmchen aussenden. Dabei konnte ich die Matrix, namentlich bei Carminfärbung oft bis zu den feinsten Aestchen zwischen den Epithelzellen verfolgen. Letztere zeigen auf der inneren Drüsenfläche wieder jene regelmässig sechsseitigen Zellgrenzen. Die 0,016 Mm. grossen Kerne sind rund und liegen meist etwas über der Mitte der Zellen nach dem Darmlumen zu. Sie bergen ebenfalls eine grosse Anzahl von Kernkörperchen. Die, namentlich bei *Gryllus campestris* auf der Drüsenlage sehr dicke Intima lässt sich in ihrer Continuität leicht verfolgen. An den von den Rectaldrüsen freigelassenen Stellen erhält sich die Matrix meist noch als zarte in die Epithelzellen übergehende Schicht mit deutlichen Zellgrenzen. — Während das Bindegewebe bei den Hymenopteren fast ganz zurücktrat, zeigt es sich bei den Orthopteren wieder ausserordentlich entwickelt. Es gehört zum zelligblasigen Gewebe mit deutlichen, bei *Locusta viridissima* 0,008 Mm. grossen Kernen innerhalb der 0,014—0,025 Mm. breiten Zellen und erfüllt den Zwischenraum zwischen der unter den Drüsen hinziehenden Quermuskulatur und der Epithellage. In günstigen Fällen konnte ich eine, wenn auch im Verhältniss zu der Grösse der Zellen, nur schwach entwickelte Intercellularsubstanz erkennen. Regelmässig verästelt sich ein Nerv in der Epithellage. Innerhalb seiner Scheide verlaufen oft Tracheenstämmchen (vergl. Fig. II. n), die, wenn noch mit Luft erfüllt, im frischen Zustand die Verbreitung der grösseren Nervenäste innerhalb der Epithellage erkennen lassen. Ist die Darmwandung durch die Ringmuskeln contrahirt, so stülpen sich die Drüsen leistenförmig in das Darmlumen vor, so dass auf dem Querschnitt Bilder entstehen, wie bei *Musca* (Fig. II. B).

Die Neuropteren zeigen Verhältnisse, die denen der Orthopteren analog sind. Gewöhnlich finden sich, wie bei den Libellen, sechs längliche Rectaldrüsen; rund sind sie bei *Hemerobius*. Die Zahl kann beträchtlich variiren — so fand Leuckart bei *Limnophilus* an 30—40. Auch in der Organisation wiederholen die betreffenden Organe mit geringen Abweichungen die bei den Orthopteren beschriebenen Verhältnisse.

Etwas abweichender gestaltet sich der Bau bei den Lepidopteren.

Der kurze, weite Mastdarm dieser Thiere ist am Anfang bekanntlich in einen blinddarmigen Fortsatz ausgezogen und diese beiden Schläuche sind immer mit einer beträchtlichen Zahl (etwa 60—200) von Rectaldrüsen, die meist einen zarten Chitinring tragen, dicht besetzt. In jeder dieser verästelt sich ein Tracheenstämmchen, auch konnte ich manchmal ein zartes Nervenstämmchen auffinden, das in dieselben einlief. Auf dem Querschnitte zeigen die Rectaldrüsen sämmtlicher untersuchten Lepidopteren mit Ausnahme einiger Motten übereinstimmende Verhältnisse.

Die Epithelschicht und das hier stark entwickelte Bindegewebe sind in zwei fast ganz gleich grosse Partien geschieden. Die Intima (Fig. III. u. IV. auf Taf. I.) theilt sich, wie gewöhnlich, in zwei Lamellen zur Begrenzung der Epithellage. Ferner lässt sich noch eine dritte Membran unterscheiden, die, als ein Verschmelzungsprodukt der äussersten Bindegewebselemente, die untere Begrenzung der Drüse bildet und ebenfalls in die Intima übergeht.

In der Epithellage lassen sich bald wenige, bald eine ansehnliche Zahl von Kernen in wechselnder Grösse und Gestalt erkennen. Meist sind sie rundlich, am grössten bei den Motten, wo sie durchschnittlich 0,016 Mm. messen. Hier treten sie auch in beträchtlicherer Menge auf, als bei den übrigen Schmetterlingen, meist 20—30 an Zahl — wie überhaupt die Rectaldrüsen der Motten bei geringerer Anzahl fast doppelt so gross als die übrigen Schmetterlinge sind. Sie messen durchschnittlich 0,25 Mm., während z. B. bei den verschiedenen Arten von *Sphinx* ihre Grösse 0,175—0,12 Mm. nicht übersteigt. Bei *Sphinx populi* und *Sphinx oleandri* fand ich in einigen wenigen Fällen einen deutlich verästelten Kern mit einer kleinen Anzahl runder daneben, die von ihm abgetheilt schienen. Ob einer Kerntheilung immer eine Verästelung desselben vorangeht, finde ich nach dem vereinzelten Vorkommen nicht für wahrscheinlich, obwohl man bei den Drüsenapparaten der Raupen kurz vor der Kerntheilung, namentlich vor Beginn der histolytischen Vorgänge, die Kerne am reichsten verästelt findet.

Was die Rectaldrüsen der Lepidopteren jedoch am auffallendsten vor denen der übrigen charakterisirt, ist der Umstand, dass, trotz der Anwesenheit mehrerer Kerne, Zellgrenzen sich selbst bei Anwendung von Reagentien nicht auffinden liessen.

Das Plasma ist sehr feinkörnig und bildet meistens um die Kerne einen helleren Hof. Bei Motten ist seine obere Partie gewöhnlich heller, homogen und ohne Kerne (vergl. Fig. IV). Unter der Itima an den von Rectaldrüsen freien Stellen des Mastdarmes lassen sich namentlich bei kurz ausgeschlüpften Schmetterlingen noch leicht Kerne von unregelmässiger Gestalt nachweisen. Es sind dies die Ueberreste einer früheren Epithellage.

Das Bindegewebe ist ziemlich stark entwickelt, bei Motten tritt es dagegen fast ganz zurück. Es besteht aus zahlreichen Zellen, sehr ähnlich den Bindegewebszellen der Dipteren, mit Kernen, die bei den Arten von *Sphinx* z. B. meist 0,004 Mm. messen. Die Muskulatur zieht auch unter den Rectaldrüsen her und ist ausserordentlich reich verästelt, ohne dass sich jedoch die einzelnen Muskelfasern zu grösseren Bündeln oder zu regelmässigen Parallelzügen vereinigten, die zu intensiveren Leistungen befähigt schienen, was wohl mit der Ernährungsweise der Schmetterlinge im Zusammenhang steht.

Bekanntlich fehlen die Rectaldrüsen den Coleopteren, Rhynchoten und sämmtlichen Larven. Unter ersteren macht nach einer von Prof. Leuckart mir gemachten mündlichen Mittheilung nur *Cyphon* eine Ausnahme. Auch bei *Silpha* sollen sie nach einer Angabe Leydig's in grösster Anzahl vorkommen, doch stand mir kein Material davon zu Gebot. Ich bin jedoch überzeugt, dass man sie bei eingehender Prüfung auch noch bei anderen Arten aus obigen Classen auffinden wird. So weit ich übrigens die Käfer, Hemipteren und Larven untersuchte, fand ich im Mastdarm nur eine typische, ununterbrochene Epithellage, diese aber sehr regelmässig — ein Umstand, der über die physiologische Deutung der Rectaldrüsen einen Fingerzeig darbietet.

Vergegenwärtigt man sich noch einmal den Bau der Rectaldrüsen bei den verschiedenen Insektenclassen, so erkennt man alsbald, dass sich dieselben im Allgemeinen auf ein einfaches Schema zurückführen lassen. Ueber sie weg läuft die Intima, die mit einer zweiten Lamelle unter der Epithellage herzieht. Die letztere bildet in allen Fällen den hervortretendsten und wichtigsten Theil der in Rede stehenden Gebilde. Sie erscheint in der Regel unter der Form eines Cylinderepithels mit regelmässig sechskantigen Zellen. Darunter findet man mehr oder minder mächtig entwickelt eine Bindegewebslage, unter der wiederum zunächst die Längsmuskeln und dann die Ringmuskeln wegziehen. In den Rectaldrüsen treten also alle Schichten auf, die überhaupt im Darmcanal der Arthropoden unterscheidbar sind: die Intima, die sie abscheidende Darmdrüsenlage, die bindegewebige Tunica propria und die Muskelschichte. Eine seröse Hülle fehlt bekanntlich im Allgemeinen den Insekten und scheint nur am Wanzenmagen als zarte Haut ausgebildet.*) Berücksichtigt man nun den Umstand, dass in allen Fällen, wo Rectaldrüsen sich vorfinden, das Mastdarmepithel an den von ihnen freigelassenen Stellen entweder gänzlich fehlt, oder nur noch als zarte leicht zu übersehende Matrix unter der Intima

---

*) Vergl. über den feineren Bau des Insektendarmes Leuckart, in der Zootomie von Wagner II, S. 62.

herzieht, berücksichtigt man ferner, dass regelmässig, wo Rectaldrüsen fehlen, ein typisches Drüsenepithel im Mastdarm sich vorfindet, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass diese, ihrer Bedeutung nach bis jetzt noch räthselhaften Organe, das in eigenthümlicher Weise modificirte Mastdarmepithel selbst repräsentiren. Man wird gewiss Nichts dagegen einzuwenden haben, wenn man denselben die Fähigkeit der Secretion zuschreibt, die dem Mastdarmepithel zukommt. Bekanntlich vermuthete Leydig in ihnen Respirationsorgane, geleitet durch die Analogie mit den Kiementracheen im Mastdarme der Libellenlarven; Weismann spricht sich ebenfalls gegen die drüsige Natur derselben aus, ohne jedoch angeben zu können, was sonst ihre Functionen sind. Leydig's Ansicht widerlegt sich schon durch den Gesammthabitus und Bau der Gebilde.

An ein Respirationswerkzeug stellen wir mit Recht die Anforderung, dass es einen möglichst flächenhaften Raum besitze, dass durch eine dünne Membrane der Gasaustausch mit dem umgebenden Medium vermittelt wird. Auf dies Grundprincip lassen sich sämmtliche Respirationsorgane in all' ihren Modificationen zurückführen. Bei den Rectaldrüsen finden wir dagegen nichts weniger als einen flächenhaften Bau; sie repräsentiren kuglige oder langgestreckte Gebilde von einem mehr massigen Bau. Dass sie allerdings durch Anpassung an die äusseren Lebensverhältnisse einen flächenhaften Bau annehmen und zur Respiration dienen können, werde ich später an den Mastdarmkiemen der Libellenlarven zeigen, an Organen, die morphologisch dieselben Gebilde wie die Rectaldrüsen sind. Auch die ausserordentlich reiche Tracheenverästelung kann keine Stütze für Annahme einer Mastdarmathmung darbieten, da z. B. um die Eierstockröhren oder um die Blinddärmchen des sogenannten Wanzenmagens eine mindestens ebenso reiche Verzweigung sich findet. Vielmehr scheint diese typische Tracheenverzweigung bei der Concentration des Mastdarmepithel's auf bestimmte Stellen und ferner die ganz allgemein verbreitete Endigung der Nerven in denselben auf eine erhöhte secretorische Thätigkeit hinzuweisen. Schliesslich würde schwer zu verstehen sein, auf welche Weise eine Darmathmung zu Stande kommen sollte, da der Darm weder jemals mit Luft oder Wasser, wohl aber häufig prall mit Koth erfüllt ist, und dies besonders bei den Dipteren, wo die Rectaldrüsen am vollkommensten ausgebildet sind. Eine andere Function, als die der Secretion, wie sie dem sonstigen Mastdarmepithel zukommt, würde auch schwer denkbar sein — ich habe wenigstens nie z. B. krystallinische Ablagerungen, wie die Harnsäurekrystalle in den Malpighischen Gefässen und in dem Fettkörper, in den Rectaldrüsen aufgefunden.

Wenn Gegenbaur in den Rectaldrüsen nur die Rudimente von Tracheenkiemen sieht, so gesteht er damit wohl zu, dass eine eigentliche Athmung durch sie kaum noch vermittelt

wird. Aber andererseits involvirt diese Auffassung doch die Annahme, dass die Organengruppe, der die Rectaldrüsen zugehörten, in ihren primitiven und hauptsächlichsten Repräsentanten respiratorische Function habe. Wären die Rectaldrüsen aber wirklich blos die letzten Ausläufer derartiger Gebilde, so dürfte man doch wohl erwarten, dass sie sich bei den Larven in allgemeiner Verbreitung fänden und nicht erst bei dem ausgebildeten Insekt. Nur in diesem Falle bekäme die Gegenbaur'sche Hypothese über die Priorität des geschlossenen Tracheensystems und damit verbundener Tracheenkiemenathmung einen erwünschten Halt, denn mit Auftreten von Stigmen konnten die Kiemen nach und nach, als ihrer Function enthoben, verkümmern. Wäre es also wahr, dass sich die luftathmenden Larven, z. B. die Schmetterlingsraupen, aus Thieren mit Tracheenkiemen im Mastdarm entwickelt hätten, dann stünde doch zu erwarten, dass sie, und nicht erst die Schmetterlinge, als Andeutung ihrer früheren Lebensverhältnisse die rudimentären Kiemen zur Schau trügen. Statt letzterer findet man bei den Larven eine homogene Epithellage, eine Bildung, die freilich nicht ausschliesst, dass gelegentlich auch bei ihnen schon Rectaldrüsen sich entwickeln, ja dass diese sogar unter Umständen zu wirklichen Respirationsorganen werden.

Es würde sich also schliesslich noch um eine Rechtfertigung des Namens »Rectaldrüsen« handeln. Stellt man an eine Drüse die Anforderung, dass sie durch Einstülpung entstanden sei oder wenigstens, wie die einzelligen Drüsen, einen Ausführungsgang habe, so kann man die Rectaldrüsen als ächte Drüsen nicht gelten lassen. Ich sehe jedoch nicht ein, warum diese Merkmale charakteristisch für Drüsen sein sollen. Gerade die einzelligen Drüsen zeigen so viele Uebergänge zu einfachen Epithelzellen, wie umgekehrt letztere einzeln oder alle den Charakter einzelliger Drüsen annehmen, dass man gewiss Leydig beistimmen wird, wenn er sagt, dass jede Epithelzelle, insofern ihr die Fähigkeit der Secretion zukömmt, als einzellige Drüse aufgefasst werden kann. So wird man auch von einer Drüsenlage reden können, wenn ihr, wie dem Epithel im Mastdarm die Fähigkeit der Secretion zukommt. Und schliesslich sind die ausgestülpten Kiemen ebenso gut Drüsen wie die Lungen. So mag es denn auch gerechtfertigt erscheinen, wenn man jene Gebilde, die eine eigenthümliche Gruppirung des Epithels repräsentiren, als Rectaldrüsen bezeichnet. Man müsste denn anderenfalls, um auszudrücken, dass man es nicht mit typischen Drüsen zu thun hat, einen neuen Namen erfinden, was gewiss unnöthig ist.

Jedenfalls stellen sie sich als eine interessante Zwischenform zwischen einer Drüsenfläche und einer ächten Drüse dar — der Raum, den sie beanspruchen würden, wenn sie durch Einstülpung der Darmwandung entstanden wären und der z. B. bei Dipteren gar nicht unbeträcht-

lich wäre, ist jedenfalls dadurch gespart, dass sie sich als Ausstülpungen in das Darmlumen erweisen.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Mastdarmkiemen der Libellenlarven und zwar speciell derer von *Libellula depressa*, jener so merkwürdigen Gebilde, die nicht blos bei ihren Entdeckern das höchste Staunen hervorriefen, sondern auch späterhin, sowohl wegen der sonderbaren Localisation der Athmung, als auch wegen ihrer reizenden Tracheenverästelung ein vielfach untersuchtes Object bildeten. Die Anordnung derselben in Längsreihen und ihre äussere Gestalt haben bereits Suckow (Heusinger's Zeitschrift Bd. II.), Léon Dufour (Annales des sciences nat. III. Série, Tome XVII.) u. A. so ausführlich beschrieben, dass ich, um nicht Bekanntes zu wiederholen, mich auf den Nachweis der morphologischen Uebereinstimmung mit den Rectaldrüsen beschränke. Hierzu bedarf es feiner Querschnitte durch die einzelnen Kiemenblättchen, die allerdings bei der Zartheit des Objectes nicht leicht herzustellen sind, allein, wenn gelungen, keinen Zweifel an der Uebereinstimmung im Bau lassen. Die Mastdarmkiemen erweisen sich ebenfalls als Ausstülpungen der Darmwandung und sind demnach aus zwei an der Spitze zusammenhängenden Lamellen gebildet (vergl. Taf. III, Fig. 1.). Ihre äussere Begrenzung bildet die Intima (i), die sich scharf von den darunter liegenden Geweben absetzt und continuirlich von einer Kieme zu der andern übergeht, an ihrer Basis sich etwas faltend. Im Zusammenhang mit der flächenhaften Ausbreitung tritt die Epithellage ziemlich zurück und gelangt nur an dem unteren Drittel der Kieme zur Ausbildung. Die Grenzen derselben sind meist unregelmässig (Fig. II) sechsseitig und lassen sich bei Anwendung von Reagentien leicht erkennen. Die einzelnen Epithelzellen im Mittel 0,025 Mm. lang, ihre Kerne messen 0,0045 Mm. Nach der Mitte der Kiemen zu werden sie immer dünner, bis die Epithellage als solche sich nicht mehr erkennen lässt, sondern in eine Matrix übergeht, in der einzelne Kerne noch deutlich sichtbar sind. Im Gegensatz zu der in ihrer Ausbildung zurücktretenden Epithellage ist das Bindegewebe stärker entwickelt und erfüllt als zellig-blasiges Gewebe den Zwischenraum zwischen beiden Lamellen und alle von Tracheen freigelassenen Stellen. Oft tritt es an einem Theile der Kiemenbasis in dicker Lage auf. Die grösseren zu den Kiemen verlaufenden Tracheenstämmchen ziehen zwischen der Muskellage durch, theilen sich meist dichotomisch, ebenso wiederum die kleineren Aeste, so dass gegen die Mitte der Kiemen zu ein äusserst feines System von dünnen Luftcapillaren entsteht, die dichtgedrängt bis zu der Spitze der Kieme verlaufen, hier umbiegen und sich später wieder zu stärkeren Stämmchen vereinigend ein geschlossenes System von Luftröhren bilden. Von ihrer Mitte an messen die Kiemen in ihrer Breite nur 0,008 Mm., so dass die Tracheenästchen also fast nur durch die zarte Intima von

dem umspülenden Wasser geschieden sind. Die Muskulatur, besonders die Quermuskulatur, ist sehr kräftig entwickelt und zu energischen Contractionen befähigt; eine Larve, die zufällig mit ihrem Hinterleibsende an die Oberfläche des Wassers geräth, spritzt das Athemwasser weit in die Höhe. Die Längsmuskeln sind zu Bündeln verengt, die unter der Quermuskulatur an der Aussenseite des Darmes verlaufen.

Die Analogie zwischen Mastdarmkiemen und Rectaldrüsen liegt demnach auf der Hand, ein principieller Unterschied ist nicht vorhanden. Nur mit Bezug auf die veränderte physiologische Leistung sind entsprechende Modificationen der Structur eingetreten: die Epithellage ist reducirt, dafür das Bindegewebe um so stärker entwickelt — kurz, die gesammten Gebilde in ihrer flächenhaften Gestaltung den veränderten äusseren Lebensbedingungen und der physiologischen Leistung angepasst.

Zwischenformen zwischen den Mastdarmkiemen der Libellenlarven und den typischen Rectaldrüsen erwähnt Leydig bei *Phryganea grandis*. Sie sollen umfängliche, länglich gestaltete, in das Innere von den Seiten her vorspringende regelmässig gestellte häutige Septen vorstellen, die zum Tragen von Tracheenausbreitungen dienen und in den freien Räumen dazwischen Anhäufungen von Blutkörperchen zeigen. Leider stand mir kein Material zu einer specielleren Untersuchung zu Gebote.

Bei den Larven sind bis jetzt weder ächte Rectaldrüsen, wie oben erwähnt, noch Zwischenformen, wie die von Leydig bei *Phryganea* geschilderten, aufgefunden worden. Ich möchte indess bei dieser Gelegenheit auf eigenthümliche Gebilde bei der Larve von *Eristalis tenax* aufmerksam machen, die zwar ihrer morphologischen Gestaltung nach weder mit den Mastdarmkiemen, noch mit den Rectaldrüsen übereinstimmen, jedoch eine interessante Combination der physiologischen Leistung beider Organe darbieten dürften.

Beobachtet man nämlich die in faulem Wasser sich herumtummelnden Larven, so hat man manchmal Gelegenheit eine grössere Anzahl, oft bis 20 ein bis anderthalb Linien lange Schläuche aus dem After heraustreten zu sehen, die kranzförmig um denselben gestellt eine Zeit lang im Wasser flottiren.

Von früheren Beobachtern der Larve fand ich keine Erwähnung derselben — vielleicht, dass man nicht allzuhäufig Gelegenheit bekommt, dieselben zu sehen. Zumeist konnte ich sie bemerken, wenn die Larven in reines Wasser gebracht wurden. Bei näherer Betrachtung erweisen sie sich als um den After gestellte Blindschläuche (Taf. III. Fig. III.), ausgekleidet von sechseckigen, grosse Kerne enthaltenden Epithelzellen, die einfache Fortsetzungen des Mastdarmepithels repräsentiren. An ihre Spitzen heften sich ein oder zwei sehr contractile Muskel-

fäden. Ausserdem sind sie von starken, sich fein verästelnden und an der Spitze umbiegenden Tracheenästen umsponnen. So in das Innere des Leibes zurückgezogen, stellen sich die Schläuche als unzweifelhafte Drüsen dar und leisten allen Anforderungen, die man an den Bau einer ächten Drüse stellt, Genüge. Sie erweisen sich als einfache lange Einstülpungen des Mastdarmendes, denen ich dieselben Functionen, wie dem Mastdarme selbst, zuschreibe, da ich sie öfter mit dem Inhalte des Darmes angefüllt fand. Stülpt nun die Larve, jedenfalls dadurch, dass sie das Blut nach dem After presst, die Drüsen aus, etwa wie man einen Handschuhfinger umstülpt, so kommen die Tracheen und die Muskeln in ihr Lumen zu liegen. Dabei findet nicht blos eine Entleerung der Speisereste statt, falls sie mit denselben erfüllt waren, sondern aller Vermuthung nach auch ein respiratorischer Gasaustausch, wie daraus hervorgeht, dass die Schläuche längere Zeit nach dem Hervorstülpen im Wasser flottiren.

Die Beziehung, welche zwischen den bis jetzt betrachteten Organen und den Tracheen obwaltet, veranlasste mich auch die letzteren in dem Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen. Zu meiner Ueberraschung fand ich an denselben Manches anders und complicirter, als gewöhnlich angenommen wird, so dass ich es für gerechtfertigt halte, die Resultate meiner Beobachtungen hier einzuschalten.

Structur der Tracheen.

Den Bau derselben untersuchte ich zunächst bei der Larve von *Eristalis tenax* und dann, auf gewisse Verhältnisse aufmerksam gemacht, auch bei vielen anderen Insekten. Das merkwürdige Aussehen, welches diese Luftgefässe darbieten, hat schon früh die Aufmerksamkeit der Zootomen auf sich gezogen, allein die Beobachter weichen in ihren Ansichten über den Bau, namentlich über die Lagerungsverhältnisse und histologische Structur der Häute, welche sie zusammensetzen, so auffallend von einander ab, dass bis jetzt eine Einigung noch nicht erzielt ist.

Ich will hier nur diejenigen Ansichten erwähnen, die entweder längere Zeit hindurch Geltung hatten, oder von solchen Autoritäten herrühren, dass eine Bestätigung, resp. Widerlegung unerlässlich ist. Die meisten älteren Zootomen, wie Burmeister, Lacordaire und Newport, Suckow, Strauss, Platner nehmen drei Häute an, die das Tracheengerüst bilden: eine äussere Peritonealhaut, eine das Lumen der Trachee auskleidende Schleimhaut und dazwischen den für diese Gebilde so charakteristischen Spiralfaden. Die Annahme einer inneren

Schleimhaut beruht offenbar auf dem Bestreben, eine Analogie mit den Respirationsorganen höherer Thiere darzustellen, ein Bestreben, dem Peters (Müller's Archiv 1841, p. 233) sogar so weit nachgab, dass er ein das Lumen der Trachee auskleidendes Flimmerepithelium annahm, obwohl er dabei gesteht, Cilien selbst niemals gesehen zu haben. Noch v. Siebold sprach die Vermuthung aus (Vergl. Anatomie I. Th. S. 612), dass die Höhle der Trachee von einem sehr zarten Pflasterepithelium ausgekleidet werde, eine Ansicht, die auch Stein (Vergl. Anat. und Physiologie der Insekten, S. 105 Anm.) theilt, wenn er von einer Epithelialhaut der Tracheen spricht, auf der Stachelborsten vorkommen, die Peters möglicherweise für Wimpern könnte gehalten haben. Die Unrichtigkeit der Angaben von einer inneren Schleimhaut wurden ziemlich gleichzeitig von Leuckart (Frey und Leuckart, Zootomie der Wirbellosen 1847, S. 86) und Dujardin (Compt. rend., Tome 28, 1848) nachgewiesen, indem sie feststellten, dass die vermeintliche Schleimhaut eine homogene Chitinlamelle sei. Leuckart sagt, dass der Spiralfaden als selbständiges Gebilde zwischen der äusseren Peritonealhülle und der inneren structurlosen zarten Membran liege — eine Angabe, die in manchen Fällen der Wahrheit sehr nahe kommt. Dujardin, der Entdecker der Sarkode, lässt auch die Peritonealhülle der Tracheen aus homogener Sarkode bestehen und nimmt im Gegensatz zu Leuckart den Spiralfaden als das Resultat einer Verdickung der Innenhaut der Tracheen an. Auch H. Meyer (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1849, S. 181) glaubt, dass der Spiralfaden nicht als solcher abgelagert sei, sondern ursprünglich eine homogene Membran darstelle, die sich erst nach geschehenem Lufteintritt in den Spiralfaden spalte. Seine Ansicht widerlegt sich einfach dadurch, dass bei Embryonen die Spiraltouren bereits angelegt sind, ehe Luft eintritt. Am entschiedensten spricht sich jedoch Leydig (Müller's Archiv, 1855, S. 458) dagegen aus, dass der Spiralfaden nach Leuckart's Meinung als selbstständiges Gebilde zu betrachten sei, da er nur eine nach Innen vorspringende Verdickung der homogenen Chitinhaut sei, auch keineswegs zwischen der äusseren und inneren Haut liege, sondern innere Haut selber repräsentire. Anlangend die Peritonealhülle, so sei sie eine bindegewebige, helle und gewöhnlich farblose Haut, die durch das Verwachsen von denselben Zellen entstanden sei, welche den Fettkörper bildeten und mit dem sie auch in innigem Zusammenhang blieben. Nur die Zellkerne seien fortwährend in dieser Hülle nachzuweisen. Die Ansicht Leydig's scheint sich eine ziemlich allgemeine Geltung verschafft zu haben, um so mehr, als sie auch durch Weismann's sorgfältige Untersuchungen über die Entwickelung der Tracheen (Entwickelung der Dipteren, S. 76) in den Hauptpunkten bestätigt wird.

Die bindegewebige Natur der Peritonealhülle glaubt Weismann freilich nicht unbedingt

annehmen zu können, doch vermochte er andererseits auch nicht festzustellen, zu welcher Gewebeform sie sonst zu rechnen sei.

Eine Continuität der Tracheen und des Fettkörpers, directer Zusammenhang also zwischen den Zellen des »Bindegewebes« und der Peritonealhülle der Tracheen wird mit vollem Recht in Abrede gestellt.

Ueberblickt man die hier nur in Kürze angedeuteten Ansichten, so wird man erstaunen, wie über ein für die Arachniden, Myriapoden und Insekten so charakteristisches und wichtiges Organsystem so viele widersprechende Angaben herrschen. Vor allen Dingen muss es darauf ankommen, über die Lagerungsverhältnisse und Structur der Chitinschichte und des Spiralfadens Gewissheit zu gewinnen, sowie die Natur und Gewebeform der Peritonealhülle festzustellen. Ueber erstere können nur zarte, wenn auch schwierig herzustellende Längsschnitte durch die Tracheenstämme Aufschluss geben, während ich über die Peritonealhülle durch Anwendung von Reagentien, namentlich von Ueberosmiumsäure und Goldchlorid ein befriedigendes Resultat erhielt.

Anlangend die Peritonealhülle, so gibt sowohl Semper (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. VIII. S. 328) wie Weismann, der letzte genaue Beobachter, an, dass die kuglichen Embryonalzellen, die, zu dicken Strängen lose zusammengefügt, die ersten Anlagen der Tracheen repräsentiren, kurz nach Abscheidung der Intima in dem Grade, als diese sich verdickt, ihre Selbstständigkeit verlieren, eine Resorption der Zellwandungen erleiden und mit einander verschmelzen, so dass der Hohlcylinder der Intima bald von einer gleichmässigen Schicht eines Gewebes umgeben sei, dessen Entstehung aus Zellen sich nur noch an der regelmässigen Stellung der kuglichen Embryonalzellenkerne erkennen lasse. Diese Angabe beruht auf einem Irrthum, indem sich sowohl auf den früheren Entwickelungsstadien, als auch in dem ausgebildeten Insekt die Zellgrenzen der späteren Peritonealhülle deutlich erkennen lassen, so dass man bald die Ueberzeugung gewinnt, dass die Tracheen nicht von einer Bindegewebslage oder von einer feingranulirten kernhaltigen Sarkodemasse, sondern von einer oft ausserordentlich regelmässigen Epithellage umgeben sind. Bei sämmtlichen untersuchten Larven und ausgebildeten Insekten fand ich diese Epithelschichte, namentlich nach Anwendung der oben angegebenen Reagentien, in unerwarteter Klarheit. Hat man sich einmal von der Existenz der regelmässigen Zellgrenzen überzeugt, so erkennt man sie in günstigen Fällen und bei günstiger Beleuchtung oft schon ohne Zusatz von Reagentien oder bei vorsichtiger Carmintinktion.

Figur 1 auf Taf. IV. zeigt diese Epithellage von der Larve von *Eristalis tenax*, wo ich sie zuerst auffand. Die Zellen sind hier gross und ziemlich regelmässig sechseckig. Auf den

grossen Längsstämmen beträgt ihre Länge 0,11 bis 0,15 Mm., ihre Breite 0,075 bis 0,1 Mm. Der Kern zeigt meist mehrere Kernkörperchen und ist durchschnittlich 0,041 bis 0,05 Mm. breit. Während bei *Eristalis* die Epithelzellen verhältnissmässig gross sind, fand ich sie dagegen sehr klein bei den Libellenlarven, z. B. *Aeschna grandis*, wo sie kaum doppelt so breit als der Spiralfaden erscheinen. Die Zellgrenzen (Fig. IV) verlaufen hier nahe den Kernen, die dadurch dicht gedrängt erscheinen, und lassen sich schwieriger erkennen, obwohl sie bei gelungenen Goldchloridpräparaten sehr prägnant hervortreten. Bei den Embryonalzellen sind die Zellengrenzen meist sogar noch deutlicher, als bei dem ausgebildeten Insekte. Fig. VII zeigt sie von *Apis mellifica* am vierten Tage des Puppenstadiums. Für die Bienen gibt übrigens schon Bütschly (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XX., Zur Entwickelungsgesch. der Bienen), der zuerst die Bildung der Tracheen durch Einstülpung von dem äusseren Keimblatte aus nachwies, an, dass keine so innige Verschmelzung der Embryonalzellen stattzufinden schiene, wie dies Weismann von *Musca* beschrieben hat, wiewohl er andererseits auch Bilder fand, die ihm für einen derartigen Vorgang zu sprechen schienen.

Weismann hat darauf aufmerksam gemacht, dass, je feiner die Tracheenästchen sind, desto weiter die Kerne der Peritonealhülle aus einander liegen, oder richtiger gesagt, dass die Zellen der Epithellage desto grösser sind. Jedenfalls beruht dies auf der von ihm ausführlich geschilderten eigenthümlichen Bildung der feineren Verzweigungen der Tracheenintima in spindelförmig auswachsenden und, wie ich vermuthe, sich theilenden Zellen, — doch habe ich diese Vorgänge nicht näher verfolgt, wie ich mir denn auch die genauere Prüfung der ebenfalls mit einer regelmässigen Epithelschichte bekleideten »Arthropodenlungen,« von denen Leuckart zuerst nachwies, dass sie modificirte Tracheen darstellen (Zeitschrift f. wiss. Zool. I), für eine spätere Zeit vorbehalte. Persistiren die eben genannten spindelförmigen Zellen und verästeln sie sich noch stärker, so resultirt eine Endigung der feinsten Tracheenästchen in verästelten Epithelzellen, wie sie z. B. von Leydig in der Larve von *Corethra plumicornis* aufgefunden wurde, oder wie sie Max Schulze in dem Leuchtorgan von *Lampyris* beschreibt. Leydig sagt zwar, dass man sich nicht versucht fühlen würde, solche verästelte, weit aus einander liegende Zellen, in deren Innerem die Intima sich abscheide, Epithelzellen zu nennen. Sobald jedoch die gesammte übrige spätere Peritonealhülle als eine Epithellage erkannt ist, sind auch diese Zellen als Epithelzellen anzusehen, und dies um so mehr, als sich auch sonst verästelte Epithelzellen nicht selten, z. B. als verästigte Pigmentzellen in der Haut von Wirbellosen und Wirbelthieren (sehr prägnant auch im Auge der Fische) vorfinden.

Ein Zusammenhang mit dem Gewebe des Fettkörpers existirt nicht — auch die feinsten

Endigungen der Tracheenäste besitzen ihre eigene Matrix. Die nach Aussen gekehrten Segmente der Zellhäute verschmelzen meist zu einer homogenen zarten Lamelle, wie sie z. B. vor der Verpuppung in ihrer Continuität sich leicht verfolgen lässt. Sobald man die Peritonealhülle als Epithellage erkannt hat, wird man es auch erklärlich finden, dass dieselbe ebenso etwa, wie das Epithel des Darmes, eine Intima abscheidet. Dass eine »bindegewebige Peritonealhülle« ein derartiges Abscheidungsprodukt lieferte, dürfte kaum jemals beobachtet sein; der Charakter des Bindegewebes liegt ja eben darin, dass seine Zellen selbst in die Skelettbildungen eingehen und eine feste Intercellularsubstanz abscheiden. Die Tracheenintima rückt damit in die Reihe der ächten Cuticularbildungen und gewinnt als solche durch ihren merkwürdigen Bau noch an Interesse.

In Betreff des Spiralfadens ist zunächst zu bemerken, dass derselbe in allen Fällen eine selbstständig abgeschiedene Chitinschicht darstellt und nicht als einfaches Verdickungsprodukt der übrigen Intima zu betrachten ist. Ja selbst die letztere ist wenigstens in den grösseren Stämmen in zwei durch ihre physikalischen Eigenschaften verschiedene Massen getheilt, so dass drei gesonderte Chitinschichten sich unterscheiden lassen und die Structur der Tracheen sich complicirter herausstellt, als man früher vermuthete. Ueber die Lagerungsverhältnisse des Spiralfadens lässt sich kein allgemeines Schema aufstellen, da dieselben fast bei jeder Art verschieden sind. Daraus mögen sich auch die widersprechenden Angaben erklären. Bei der Larve von *Eristalis tenax* (Fig. II. und III. sp.) z. B. liegt der Spiralfaden fast ganz von den beiden anderen Chitinlamellen eingeschlossen, oft nur mit einem sehr schmalen Theil seiner Peripherie das Lumen der Trachea begrenzend; in anderen Fällen tritt er mehr hervor, z. B. bei der Larve von *Stratiomys*, wo er halb in das Innere hervorragt (Fig. VI.). Ebenso wechselt seine Gestalt: rund ist er bei der letztgenannten Larve, wo er zugleich, wie bei den Dytisciden-larven dunkel gefärbt erscheint; fast rechteckig bei den Libellenlarven, wo die innere Tracheenwandung ziemlich gerade verläuft und der Spiralfaden mit der kleineren Seite an der Begrenzung Theil nimmt. Hier bemerkt man auf dem Querschnitte feine Spalten (Fig. V.), die sich bei der Aufsicht als zarte Risse verfolgen lassen. Complicirter ist seine Structur bei der Larve von *Eristalis tenax;* er ist im Ganzen rund, auf den grossen Längsstämmen 0,003 bis 0,005 Mm. breit und zeigt im Querschnitte eine unregelmässig concentrische Schichtung. Auf seiner dem Tracheenlumen zugekehrten Seite trägt er eine Firste (cr.), die bald mehr, bald weniger in den Luftraum der Trachee vorspringt und von Oben gesehen als scharf begrenzte Linie deutlich sich abhebt. Je nachdem nun aber, wie es namentlich bei den grossen Tracheenstämmen häufig geschieht, die Spiralwindungen unter dem Deckglase mehr oder weniger schräg

zu liegen kommen, d. h. als breitere oder flachere Ellipsen erscheinen, verläuft nun auch diese Firste entweder zwischen zwei Spiralfäden wie ein gesonderter Faden, oder sie rückt einem derselben näher, bis sie in langen Wellenlinien auf ihm sich hinzieht. Doch das Bild kann sich noch complicirter gestalten durch die beiden anderen Chitinschichten. Die oberste derselben liegt in der Regel zwischen den Touren des Spiralfadens, den Zwischenraum ausfüllend und den Faden bisweilen in seiner Mitte (s. b. *Stratiomys*) umfassend.

Bisweilen aber trennt sie sich von demselben, wie z. B. an gewissen Stellen bei *Eristalis* (s. Fig. III.) und dann bildet sie gewissermaassen einen zweiten secundären Spiralfaden, der neben dem Hauptfaden sich hinwindet. Die dritte und tiefste, also zuletzt abgesonderte Chitinschicht zeigt eine deutliche Längsstreifung (Schichtung) und erreicht meist auch die bedeutendste Dicke, namentlich kurz vor der Häutung des Insektes (ch. I.).

Was das physikalische Verhalten der drei Chitinschichten betrifft, so bricht der Spiralfaden, wenn er nicht dunkel gefärbt ist, stärker als die beiden übrigen Schichten das Licht und tritt darum, auch wenn er fast ganz zwischen dieselben eingebettet erscheint, durch seinen Glanz leicht als solcher hervor. Auch ist er von allen am festesten und widerstandsfähigsten, so dass er von concentrirter Kalilauge, die gewöhnlich die beiden anderen Lamellen etwas angreift, nicht verändert wird.

Gegen Carminfärbung verhalten sich die drei Schichten verschieden; und zwar der Spiralfaden indifferent, während eine der beiden übrigen, bei *Eristalis* z. B. die obere, bei *Aeschna* die untere, sich intensiv roth färbt und die dritte nur blassröthlich erscheint.

Aus diesen Angaben ergibt sich zur Genüge, dass ein allgemein gültiges Schema über den Bau und die Lagerungsverhältnisse der die Tracheenintima zusammensetzenden Chitinschichten sich nicht aufstellen lässt. Vielmehr wechseln dieselben bei fast allen Arten, oft sogar bei demselben Thiere, indem meist die dritte Schicht an den feineren Tracheenstämmchen in Wegfall kommt oder überhaupt an dem Tracheennetz fehlt.

Nach dem Nachweis, dass wir es bei der Peritonealhülle der Tracheen nicht mit einer Bindegewebeschicht, oder kernhaltigen Protoplasmalage zu thun haben, sondern mit einer Epithellage, die gewissermaassen eine bis in das Minutiöseste verästelte Drüse repräsentirt, deren Secret in eigenthümlicher Weise erstarrt, mag hier der Ort sein, über das Vorkommen von Bindegewebe in dem Insektenkörper überhaupt einige Worte beizufügen.

Leydig ist, hauptsächlich geleitet durch die Peritonealhülle der Tracheen und ihren vermeintlichen Uebergang in den Fettkörper, der ein unbestrittenes Bindegewebe sei, zu einer eigenthümlichen Ansicht über die Verbreitung des Bindegewebes in den Insecten gekommen,

wie er sie in seinem Handbuche der Anatomie 1864 (S. 38 ff.) ausführlich entwickelt hat. Er fasst die Cuticularbildungen als Abscheidungen einer Matrix auf, die entweder aus distincten oder aus verschmolzenen Zellen besteht und mit ächtem Bindegewebe des Körpers einen unzweifelhaften Zusammenhang hat. Während die älteren Beobachter dem Hautpanzer der Arthropoden vielfach einen zelligen Bau zuschrieben und ihn der Epidermis der Wirbelthiere verglichen, so weist er nach, dass derselbe einer Matrix aufliege und oft Hohlräume zeige, die mit Bindegewebskörperchen der Wirbelthiere übereinstimmten.

Abgesehen davon, dass Leydig's Auffassung, wonach fast das gesammte oberste Keimblatt, das ja auch die Tracheen durch Einstülpung liefert, zu Bindegewebe wird, den sonstigen entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen widerspricht, so hat bereits Semper, gestützt auf seine Untersuchungen über die Entwicklung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren (Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VIII.) sich dahin ausgesprochen, dass die Matrix des Chitinskelettes eine Epithellage ist und letzteres somit eine einfache Cuticularbildung repräsentirt. Auch Gegenbaur (Anat. Unters. eines *Limulus* mit Berücksichtigung der Gewebe. 1858) will kein völliges Aequivalent des Bindegewebes in den Integumentbildungen erkennen, namentlich nicht die Porenkanälchen als das Homologon der Bindegewebskörperchen anerkennen. —

Soweit ich dagegen, namentlich bei Anwendung der oben genannten Reagentien die Matrix des Hautpanzers prüfte, erkannte ich sie stets als eine typische Epithellage, die sich sogar noch an den Mundwerkzeugen (sehr deutlich z. B. an dem Saugrüssel der Dipteren) nachweisen lässt. Auch das Vorhandensein von Porenkanälen findet nicht schwer seine Erklärung, wenn man ihre Bildung auf ein localisirtes Dickenwachsthum der Zellmembranen zurückführt, analog der Bildung von Tüpfelkanälen bei den Pflanzenzellen.

Angenommen der Zellinhalt sei nach allen Seiten hin gleichmässig thätig bei der Abscheidung einer Zellenmembran, so wird sich diese natürlich als durchaus gleich dick erweisen. Findet diese Verdickung dagegen nur an der freien Oberfläche der Zelle statt (soweit dieselbe nicht in Berührung mit anderen Zellen steht), so wird sie sich als Cuticula erweisen. Wie wir es nun aber als eine ziemlich verbreitete Erscheinung bei Pflanzenzellen vorfinden, so können auch bei den Epithelzellen nur gewisse Stellen des Protoplasma bei Abscheidung der Cuticula betheiligt sein. Die unthätigen Stellen des Protoplasma werden sich dann bei längerer Dauer der Cuticularabscheidung je nach dem Querschnitt als feinere oder breitere Porenkanäle ausweisen. Findet diese locale Unthätigkeit des Zelleninhaltes bei Abscheidung der Membran gleich von Anfang an statt, so werden natürlich die Porenkanäle die Cuticula durch-

brechen, und es ist dann leicht erklärlich, wie in den äusserst feinen Kanälchen durch äussere Einflüsse der Zellinhalt zu Grunde geht und diese, wie auch Leydig beobachtete, mit Luft oder Wasser je nach der Umgebung der Cuticula erfüllt scheinen.

Nach dem Vorhergehenden stehe ich nicht an, mit Semper das gesammte innere, wie äussere Chitinskelet der Insekten als das Abscheidungsprodukt einer Epithellage aufzufassen und nicht als ein Bindegewebeskelett. Ich glaube, dass diese Auffassung sich bei den übrigen Arthropoden bestätigen wird, wenn man nur die Matrix einer sorgfältigen Prüfung unterwirft. In welch' eigenthümliches Dilemma Leydig bei consequenter Durchführung seiner Ansicht über die bindegewebige Natur des Chitingerüstes geräth, zeigt seine Auffassung der Intima des Darmes als einer Bindesubstanz, obwohl sie, wie er selbst gesteht, in den meisten Fällen (wir können wohl sagen, in allen Fällen) das Produkt einer typischen Epithellage repräsentirt. Dem zu Liebe möchte er den Begriff des Epithels, wie er sich nach und nach ausgebildet hat, fallen lassen — jedenfalls der Thatsache Rechnung tragen, dass bei den Arthropoden das Epithel der äusseren Haut und die Bindesubstanz des Leibesraumes im Grunde eines und dasselbe sind und nur local den einen oder den anderen Charakter, diesen oder jenen Zug ihres Verhaltens mehr entwickeln.

Wenn man auch zugeben muss, dass bei niederen Thieren, je tiefer wir herabsteigen, desto weniger eine strenge Sonderung der Gewebe durchzuführen ist und dass auch schliesslich bei den höchsten Thieren aus nicht unterscheidbaren Embryonalzellen die reiche Mannichfaltigkeit streng zu sondernder Gewebe sich ausbildet, so glaube ich doch, dass man zu weit geht auch bei den Arthropoden, wo die Gewebe im ausgebildeten Insekt so typisch differenzirt sind, die Bindesubstanz mit den Epithelien, einer theoretischen Auffassung zu Liebe, unter eine Rubrik zu stellen. Ich denke, nachdem sich die Peritonealhülle der Tracheen und der Matrix des Hauptpanzers in allen Fällen als typische Epithellage herausgestellt haben, und ein Connex mit der Bindesubstanz des Leibes nicht aufzufinden ist, dass man, wie es wohl auch von den meisten Forschern angenommen wird, bei der früheren Auffassung des Epithels bleiben soll, um so mehr, als sich dadurch eine Conformität in dem Aufbau des Insektenskelettes darbietet, die nicht zu Annahmen führt, welche den herkömmlichen Ansichten entgegenlaufen. Das Bindegewebe scheint überhaupt bei den Insekten in seinem Vorkommen sehr beschränkt zu sein. Leydig fasst zwar den Fettkörper als unbestrittenes Bindegewebe auf, doch bedarf dieses merkwürdige, so gestaltungsreiche, nicht blos bei den einzelnen Arten, sondern oft auch im Lebenslauf des Individuums so variable Organ, einer erneuten Untersuchung. Bereits Weismann spricht sich gegen Leydig's Auffassung aus, da in vielen Fällen bei dem gänzlichen

Mangel einer Intercellularsubstanz das Fettkörpergewebe dem Begriff des Bindegewebes, wie er sich bei den Wirbelthieren ausgebildet hat, nicht entspricht. Was ich bei den Rectaldrüsen als Bindegewebe bezeichnete, ist ein zellig-blasiges Gewebe von dem Habitus des bekannten Gewebes der *Chorda dorsalis.* Bei den Orthopteren lässt sich in vielen Fällen eine, wenn auch nur unbedeutende, Intercellularsubstanz erkennen, welche die von den kuglichen Zellen freigelassenen Räume erfüllt. Bei den Dipteren sind die Zellen des Bindegewebes klein und oft schwer zu erkennen, und es scheinen dann nur zahlreiche Kerne innerhalb einer schwammig verästelten Grundsubstanz zu liegen. Jedenfalls glaube ich keinen Missgriff zu thun, wenn ich dieses Gewebe, das auch physiologisch die Rolle eines Bindegewebes spielt, als solches so lange in Anspruch nehme, bis überhaupt eine umfassende Revision aller derjenigen Gewebe des mittleren Keimblattes, die man unter dem etwas vagen Begriff der »Bindesubstanzen« zusammenfasst, durchgeführt ist.

Entwicklung der Rectaldrüsen mit Bemerkungen über den Process der Histolyse.

Die Entwicklung der Rectaldrüsen habe ich bei *Liparis salicis* und *Vanessa urticae*, ferner noch bei *Apis mellifica* verfolgt. Bei ersteren kam es mir hauptsächlich darauf an, das Schicksal der Epithelzellen in dem Mastdarm der Raupen mit den grossen von Leuckart beschriebenen (Zootomie v. Wagner II. S. 61. Anm.) merkwürdigen verästelten Kernen kennen zu lernen, was dann weiter dahin führte, die durch Weismann bekannt gewordenen histolytischen Vorgänge vor und während des Puppenstadiums, soweit sie den Mastdarm anlangen, zu verfolgen. Bei den Schmetterlingsraupen scheinen die verästelten Kerne charakteristisch für die Zellen der secernirenden Organe zu sein — so treten sie oft in überraschender Schönheit an den Spinndrüsen (H. Meckel), an den Malpighischen Gefässen, in den Hautdrüsen und, wie gesagt, im Mastdarm auf. (Vergl. Fig. V auf Taf. I und Fig. III auf Taf. II.) Jedenfalls scheint dies auf eine rege Theilnahme des Kernes bei der Secretion hinzudeuten, denn durch die Verästelung findet eine beträchtliche Flächenvergrösserung statt.

Ich will bei dieser Gelegenheit nicht versäumen, auf den Nervenreichthum der Malpighischen Gefässe der Schmetterlingsraupen und die Nervenendigungen an denselben aufmerksam zu machen (Fig. III Taf. II.). Betrachtet man ein frisches Gefäss, so fallen leicht die oft zahlreich nach demselben abgehenden blassen Fäden auf, die sich bei näherer Untersuchung als ächte sympathische Nerven erweisen.*) Es fehlt ihnen die Nervenscheide und damit auch die Matrix, wohl

*) Newport hielt dieselben (Todd's Cyclop. Art. Insecta Vol. II) für Gefässe, während Leydig (Lehrb. d. Histologie) sich eher für die nervöse Natur derselben aussprechen möchte.

aber treten an ihnen oft auf lange Strecken stärkere chitinige Leisten auf, die leicht zu der Täuschung Veranlassung geben können, als ob man es mit einer starken Scheide zu thun habe. Die Nerven zeigen im Innern zahlreiche Kerne mit mehreren, oft bis 15 Kernkörperchen. In manchen Fällen liess sich auch eine dichtere Gruppirung des feinkörnigen plasmatischen Nerveninhaltes um die Kerne erkennen. Oft treten sie zu der Bildung eines kleinen peripherischen Ganglions zusammen, wie ich solche besonders zahlreich bei der Bärenraupe an den betreffenden Nerven antraf. Vor der Endigung theilen sich meist die Stränge und bilden ein reiches Geflecht um die Gefässe. Dabei trennen sich bisweilen die stärkeren Leisten, um sich ebenfalls an die Gefässe anzuheften und damit den Nerven eine festere Stütze zu bieten. Was nun ihre letzte Endigungsweise betrifft, so heften sie sich an den Stellen, wo die Malpighischen Gefässe gefiedert erscheinen, meist, obwohl nicht constant, an den vorstehenden Höckerchen an — für die Beobachtung der feineren Verhältnisse sind jedoch die Stellen am geeignetsten, wo sie auf der glatten Oberfläche sich ausbreiten. Fast regelmässig verbreitert hier der Nerv sich zu einer mehr oder minder breiten mit Kernen angefüllten Platte, die oft sich vor dem Einstrahlen der Fasern in die Gefässzellen theilt. Was das Ausstrahlen der Nervenfasern in die Zellen betrifft, so fand ich dies in einigen für die Beobachtung günstigen Fällen von zweierlei Art. Einmal traten die Nerven mit ihrer Membran in das Lumen der Zelle ein, und die einzelnen Fasern strahlten nun von hier aus noch mit ihrer Membran umgeben in das Gefäss aus und liessen sich hier auf lange Strecken hin durch mehrere Zellen verfolgen, bis sie immer feiner werdend dem Auge entschwinden. In anderen Fällen geht die Membran der Nervenplatte continuirlich in diejenige der Gefässzellen über und die Nervensubstanz strahlt, wie es die Abbildung nach einem besonders günstigen Object andeutet, in die Zelle aus.

Die Membran der Malpighischen Gefässzellen zeigt besonders an den mit Nerven versehenen Partien manchmal eine sehr zierliche, offenbar auf einem localen Dickenwachsthum beruhende Structur (Vergl. Taf. II. Fig. IV.).

Was nun die histolytischen Vorgänge anbelangt, so ist es bei der Untersuchung doppelt geboten, die Gewebe in indifferenten Flüssigkeiten (am besten in Humor aqueus) zu untersuchen, um leicht eintretende Verzerrungen und Gestaltveränderungen zu vermeiden. Beobachtet man die verschiedenen Gewebe des Darmrohres kurz vor der Verpuppung der Raupe, so fällt an sämmtlichen Theilen die auffallende Vergrösserung der Kerne in das Auge. Dieser Vorgang bildet die Einleitung zu der Histolyse. Zu keiner Zeit treten so prägnant die Kerne der Muskeln, Nervenscheiden und der Tracheenmatrix hervor. Während z. B. an den grösseren nach dem Darme verlaufenden Tracheenstämmchen die Kerne durchschnittlich 0,012 Mm.

messen, vergrössern sie sich bis zu 0,025 Mm., also um das Doppelte, oft noch Mehrfache. Am auffallendsten tritt dieses Kernwachsthum an den Muskelkernen hervor, die sich, nachdem sie eine mannichfach wechselnde Grösse und Gestalt gewonnen haben (Taf. III. Fig. IV und V), rasch zu theilen anfangen und so den Anschein einer Kernwucherung darbieten, eines Vorganges sehr ähnlich dem, wie ihn Leuckart bei der Trichinose beschrieben hat. Während nun die Kerne der Muskeln und auch der übrigen Gewebe diese leicht in das Auge fallende Vergrösserung und darauffolgende rasche Theilung erleiden, treiben die verästelten Kerne an den Malpighischen Gefässen und im Mastdarmepithel immer neue Zweige und weitere Verästelungen. Hand in Hand mit dieser Veränderung scheint auch eine Vermehrung der Kernkörperchen zu gehen, wenigstens stimmen die zu dieser Zeit in grosser Anzahl in den Kernen sich findenden Körperchen in ihrem optischen Verhalten mit den typischen Kernkörperchen überein und lassen sich leicht von den meist grösseren Fetttröpfchen unterscheiden. Der fettigen Degeneration fallen nun fast sämmtliche Theile anheim. Bei den Malpighischen Gefässen bildet eine Einleitung hierzu ein Zerfall des Zellinhaltes in eine Masse verschieden grosser Bläschen mit zahlreichen Körnchen im Innern (Taf. II. Fig. III). Hier beobachtete ich auch deutlich die fettige Entartung der Kerne. Anders bei den Epithelzellen des Mastdarmes, die sich zu rundlichen Kugeln von durchschnittlich 0,035 Mm. zusammenziehen und bald eine rasche Theilung erleiden. Während die Kerne der Muskeln sich zu theilen beginnen, faltet sich das Sarkolemma oft so regelmässig, dass es den Anschein eines Tracheenspiralfadens darbietet (Taf. III. Fig. 4 und 5). Zugleich verfettet die contractile Substanz — die Muskelkerne dagegen gelangen durch Auflösung des Sarkolemms in das Freie. Auch die Blutkörperchen (Taf. III. Fig. VIII) füllen sich mit Fettkugeln, die jedoch, besonders bei längerem Verweilen auf dem Objectträger, auszutreten pflegen, worauf die ersteren dann ihre charakteristischen amöboiden Bewegungen beginnen. Der Zerfall des gesammten Darmtractus verhält sich ziemlich analog den Vorgängen, wie sie Weismann bei den Dipteren angibt; auch hier ist bereits am zweiten Tage der Verpuppung von Oesophagus und Mastdarm keine Spur mehr aufzufinden und nur die zusammengeschrumpfte Intima deutet die frühere Lage an. Dagegen tritt der Chylusmagen, wenigstens in seiner mittleren Abtheilung, noch deutlich hervor; ich konnte sogar um diese Zeit sehr schön noch seine wellenförmigen Contractionen beobachten. Später fallen auch seine Gewebe der Histolyse anheim. Er ist mit den Trümmern seiner Epithelzellen erfüllt, vielleicht auch mit denen des Oesophagus, und mit einer Masse röthlichgelben Fettes, das dem ganzen Inhalt diese Farbe verleiht. Bereits Herold (Entwicklungsgesch. d. Schmetterlinge 1815) beschrieb diesen gelben Körper, hält ihn jedoch irrthümlich für den

Ueberrest eines Theiles der früher aufgenommenen Nahrung, die zurückbleibe theils wegen der Verschliessung der Afteröffnung, theils weil die wurmförmigen Contractionen aufhörten. Weismann hat sich mit Recht dagegen ausgesprochen, da er nie Speisereste darin auffand, und glaubt, dass diese sämmtlich vor der Verpuppung ausgestossen werden. Dass dies noch kurz zuvor möglich ist, erhellt auch aus der angegebenen Beobachtung, dass noch am zweiten Tage der Verpuppung die Darmcontractionen zu bemerken waren. Durchschnittlich am 5. Tage der Verpuppung fand ich die ersten deutlichen Anlagen des neugebildeten Darmrohres im Anschluss an die früheren Zerfallprodukte, die bei vorsichtiger Präparation immer noch die Form des Organes erkennen lassen, weil sie sich nicht zerstreuen.

Es würde nun die wichtige Frage nach dem Ursprung und der Herkunft jener den neuen Darmtractus zusammensetzenden Zellen zu beantworten sein. Ich habe oben auf die merkwürdige Kernvergrösserung hingewiesen und auf die rasche Theilung derselben. Da ich nun in allen späteren Stadien die unzweifelhaften Descendenten jener Kerne auffinden konnte, so dürfte auf die Frage des Woher? der Zellen einiges Licht fallen, und die Vermuthung, dass sie es sind, die zu der Bildung neuer histologischer Elemente und Gewebe den Anstoss geben, wird wenigstens nicht unbegründet erscheinen.*) Auch Weismann erwähnt, dass bei den Nervencentren und den Malpighischen Gefässen die Kerne der Zellen zu persistiren schienen und nicht der Verfettigung anheim fallen; ob es sich am Nahrungsrohre ebenso verhalte oder ob dort der Zerfall zuletzt auch die Kerne angreife, müsse er unentschieden lassen — jedenfalls diene aber auch hier dieselbe Masse, welche das alte Organ zusammensetzte, zum Aufbau des neuen. Ich bin der Ueberzeugung, dass sich bei genauerer Prüfung für die Dipteren ähnliche Verhältnisse, wie die von den Lepidopteren geschilderten, ergeben werden. Namentlich wäre der Ursprung jener »Körnchenkugeln« Weismann's zu verfolgen, die ja bei dem Aufbau der meisten Organe die wesentlichsten Factoren bilden.

Weismann gibt über die Herkunft jener Körnchenkugeln keinen Aufschluss, sondern sagt nur, dass man schon in den ersten Tagen, sobald der Fettkörper in Thorax und Kopf flüssig geworden ist, ausser isolirten Körnchen und Fetttropfen verschiedener Grösse, grössere dunkle Massen, im Ganzen kuglich, aber von höckeriger unregelmässiger Oberfläche finde,

---

*) Auerbach, der mit grosser Sorgfalt die Veränderungen der Kerne und Kernkörperchen studirte (Organologische Studien), spricht die Vermuthung aus, dass nur die Kernkörperchen der Histolyse nicht anheim fallen und den Ausgangspunkt zu neuen Geweben abgeben möchten. So weit ich diese Vorgänge verfolgte, scheint sich dies nicht zu bestätigen, indem ich nur die nicht verfetteten Theilungsprodukte der Kerne mit oft noch deutlich erkennbaren Kernkörperchen auffand.

zusammengesetzt aus Fetttropfen und körniger Masse. Später sollen sie sich mit einer feinen Membran umgeben und etwa 0,03 Mm. im Durchmesser haben. Bald treten im Innern blasse Kugeln auf, das Fett verringert sich und schliesslich zeigen sie sich ganz erfüllt mit Kernen. Nach der genauen Beschreibung der ersten Formgestaltungen jener Körnchenkugeln bin ich der Ueberzeugung, dass sie sich, die Mittelglieder zwischen der formlosen Zellmasse und den Geweben, als die Theilungsprodukte der früheren Kerne erweisen werden. Wirft man einen Blick auf die unregelmässigen Gestaltungen und Theilungen der Kerne vor und während des Beginnes der Histolyse, so wird man auch die Unregelmässigkeit der Körnchenkugeln bei ihrem ersten Auftreten erklärlich finden. Eine starke Ansammlung von Fett fand ich bei fast allen Kernen, wie auch bei den Blutkörperchen. Die Abbildungen, welche Weismann von dem ersten Aussehen der Körnchenkugeln gibt, ähneln sehr dem Bild, was z. B. die mit Fett erfüllten Blutkörperchen darbieten. Ich habe leider, als ich auf diese Verhältnisse aufmerksam ward, nicht mehr die Gelegenheit gefunden, sie specieller zu verfolgen und muss mir dies für spätere Zeit vorbehalten, doch glaubte ich, dass es nach dem Vorhergehenden nicht ungerechtfertigt sein wird, einstweilen diese Ansicht auszusprechen. Es würden, wenn sie sich bestätigte, die Vorgänge der Histolyse viel von dem räthselhaften Dunkel verlieren, was jetzt noch über ihnen liegt.

Gehen wir nun zu der Schilderung der Entwicklung der Rectaldrüsen über. In seiner ersten Anlage zeigt sich der Mastdarm bei den genannten Schmetterlingen von einer gleichmässigen Epithellage gebildet, während die Muskeln und Tracheen entweder noch nicht als solche erkennbar sind oder sich in ihren ersten Anlagen kundgeben. Bereits am fünften oder Anfang des sechsten Tages gewahrt man, wie einzelne Zellen sich zu vergrössern beginnen und zwar zunächst in dem blinddarmigen Fortsatze des Mastdarms. Die übrigen Epithelzellen sind durchschnittlich 0,06 Mm. lang, ihre Kerne 0,008 Mm. gross. Manchmal schien es mir, wie wenn zwei oder drei neben einander liegende Zellen nach Resorption der Zellwände diese Vergrösserung eingingen. Der Zellinhalt zieht sich nach der das Lumen des Darmes begrenzenden Seite hin zusammen, während an der unteren Seite der Zellen zahlreiche kleine Körnchen sich zu dem späteren Bindegewebe entwickeln, in das auch bald die Tracheen eintreten und sich verästeln. So schreitet die Entwicklung der Rectalpapillen von dem oberen Theile des Mastdarmes resp. von dem Blinddarm rasch nach dem After zu vorwärts.

Das wichtigste Factum hierbei ist, dass in der ersten Anlage sich immer eine wohl ausgebildete Epithelschicht vorfindet, die einestheils durch Vergrösserung ihrer Zellen die Rectaldrüsen liefert, andererseits die Intima des Darmes abscheidet. Bald tritt jedoch eine Rück-

bildung des Epithels ein, die Zellgrenzen werden undeutlicher, der Inhalt verringert sich und zuletzt bleiben, wie oben angedeutet, nur noch die Zellkerne als letzter Rest übrig. Aehnlich sind die Verhältnisse bei *Apis mellifica*, nur dass hier nicht eine oder zwei neben einander liegende Zellen den Ausgangspunkt zur Bildung der Rectaldrüsen liefern, sondern eine grössere Menge. Bereits am ersten und zweiten Tage nach der Verwandlung der Larve in die Puppe kann man an dem regelmässig sechsseitigen Mastdarmepithel sechs längliche Zellgruppen erkennen, die sich durch rascheres Wachsthum namentlich in die Höhe und durch ein feinkörniges trüberes Plasma vor den übrigen kennzeichnen. Ende des zweiten Tages treten die Gruppen in ihren äusseren Umrissen als die späteren Rectaldrüsen entgegen, ihre Grenzzellen scheiden den Chitinring ab, während die übrigen Epithelzellen des Mastdarmes die Intima bilden. Auch sie gehen in demselben Grade einer Resorption entgegen, als die Rectaldrüsenzellen durch mächtigeres Wachsthum und Substanzvermehrung in die Augen fallen. Bei den dem Ausschlüpfen nahen Bienen lassen sich die Zellgrenzen noch in der Art erkennen, wie es auf Taf. II gezeichnet ist; später sind auch diese und selbst die Kerne kaum nachweisbar. — Bei den Dipteren habe ich die Entwicklung nicht verfolgt, doch geht aus Weismann's Abbildungen über die Entwicklung der Rectalpapillen deutlich der für uns wichtigste Umstand hervor, dass zu der Zeit ihrer Bildung auch hier ein Mastdarmepithel existirte.

Die Beobachtung, dass eine einheitliche Epithelschicht in den frühesten Zuständen auftritt, dass ferner bei den Insekten, denen Rectaldrüsen fehlen, das Epithel auch noch bei dem ausgebildeten Insekt in normaler Weise auftritt, lässt keinen Zweifel übrig, dass die Rectaldrüsen nur eigenthümlich modificirte Partien des Mastdarmepithels repräsentiren. Ihre merkwürdige Conformation, ihr Tracheenreichthum und die Nervenverbreitung in ihnen deuten gewiss auf eine regere Secretion hin, die den Mangel des Epithels an den übrigen Theilen des Mastdarms compensirt, zugleich aber auch durch die Möglichkeit, den Mastdarm ungleich stärker auszudehnen, als es bei einer gleichmässigen Epithellage der Fall sein würde, eine grössere Kothansammlung und ein längeres Verweilen desselben in den betreffenden Stellen gestattet. Ich habe den Namen »Rectaldrüsen« beibehalten und dies oben zu rechtfertigen gesucht, und glaube mit der Feststellung der physiologischen Bedeutung jener bis jetzt noch unter die Gebilde von ungewisser Function gerechneten Organe den Hauptzweck dieser Untersuchung, so weit thunlich, erreicht zu haben.

Tafel I.

Fig. I. Rectaldrüse von *Musca vomitoria.* Querschnitt.
- a. Ring mit darauf liegender Matrix.
- e. Epithellage.
- b. Bindegewebe.
- tr. Tracheen.
- ma. Matrix derselben.
- n. Nerv.
- s. Chitinhäkchen.
- i. Intima.
- m. l. Längsmuskulatur.
- m. q. Quermuskulatur.

Fig. II. Grenzen der Epithelzellen an der Aussenfläche der Drüsen.
- tr. Zwischen den Zellen verlaufende Tracheen.
- s. Chitinhäkchen.

Fig. III. Rectaldrüse von *Sphinx populi.* Querschnitt.
- a. Chitinring querdurchschnitten.
- e. Epithellage.
- n. Kerne derselben.
- b. Bindegewebe.
- tr. Tracheen.
- i. Intima.
- ma. Kerne ihrer ehemaligen Matrix.

Fig. IV. Rectaldrüse von *Tinea.* Querschnitt.
- e. Epithellage.
- e'. Obere hellere und kernlose Schicht derselben.
- tr. Tracheen.
- m. Stark verästelte Muskulatur.
- i. Intima.

Fig. V. Epithelzellen aus dem Mastdarme von *Liparis salicis* mit verästelten Kernen.

Tafel II.

Fig. I. Theil einer Rectaldrüse von *Apis mellifica.* (Puppe kurz vor dem Ausschlüpfen.)
- a. Chitinring.
- tr. Tracheen, zum Theil quergeschnitten.
- n. Nerv.
- m. Längs- und Quermuskulatur.
- i. Intima.
- ma. Matrix derselben mit noch deutlichen Zellgrenzen.

Fig. II. Rectaldrüsen von *Locusta viridissima* quergeschnitten.
A. Gestalt derselben bei ausgedehnter Darmwandung.
B. Gestalt bei Contraction der Quermuskulatur.
a. Chitinring im Querschnitt.
e. Epithelzellen.
b. Bindegewebe.
tr. Tracheen mit pigmentirter Matrix.
i. Intima.
ma. Matrix derselben.
mq. Quermuskulatur.
m. l. Längsmuskulatur.
n. Nerv mit innerhalb seiner Scheide verlaufenden Tracheenstämmchen.
Fig. III. Nervenendigung an den Malpighi'schen Gefässen der Raupen von *Sphinx ligustri*.
K. Kerne.
g. Dieselben zu einem peripherischen Ganglion zusammentretend.
n. Theil eines verästelten Kernes in den Malpighi'schen Gefässen.
z. Körnig-Bläschenförmiger Zerfall des Zellinhaltes bei Beginn der Histolyse.
l. Stärkere Chitinleisten der Nerven.
Fig. IV. Struktur der Zellwand eines Malpighi'schen Gefässes.

Tafel III.

Fig. I. Querschnitt durch 3 Kiemen im Mastdarme von *Libellula depressa*.
i. Intima.
e. Epithellage.
b. Bindegewebe.
tr. Tracheen mit ihrer Matrix.
m. q. Quermuskulatur.
m. l. Längsmuskulatur zu Bündeln vereinigt, quergeschnitten.
Fig. II. Mastdarmkieme derselben. Epithellage von oben gesehen.
Fig. III. Analdrüse der Larve von *Eristalis tenax*, in die Leibeshöhle zurückgezogen.
e. Epithelzellen.
tr. Tracheen.
m. Muskel.
Fig. IV und Fig. V. Muskeln aus dem Darmtractus von *Liparis salicis* bei beginnender Histolyse. Die Kerne sehr gross geworden und in Theilung begriffen. Das Sarkolemma faltet sich.
Fig. VI und VII. Epithelzellen des Mastdarmes von *Liparis salicis*. Die Kerne ballen sich bei beginnender Histolyse rundlich zusammen, während der Zellinhalt verfettet.
Fig. VIII. Blutkörperchen mit Fetttropfen erfüllt, nach deren Austreten sie sich wieder amöboïd bewegen.

Tafel IV.

Structur der Tracheen.

Fig. I. Trachee einer Larve von *Eristalis tenax* nach Behandlung mit OsO_4 mit aufliegendem Epithel.
Fig. II. Dieselbe im Querschnitt, und unten im Zusammenhange mit den bei der Aufsicht erscheinenden Liniensystemen gezeichnet.
a. Aeussere Membran der Epithelzellen.
n. Kern einer Zelle.

ch I. Zuletzt abgeschiedene Chitinschichte.
ch II. Zweite Chitinschicht.
sp. Spiralfaden im Querschnitt und Aufsicht.
cr. Firste auf demselben.

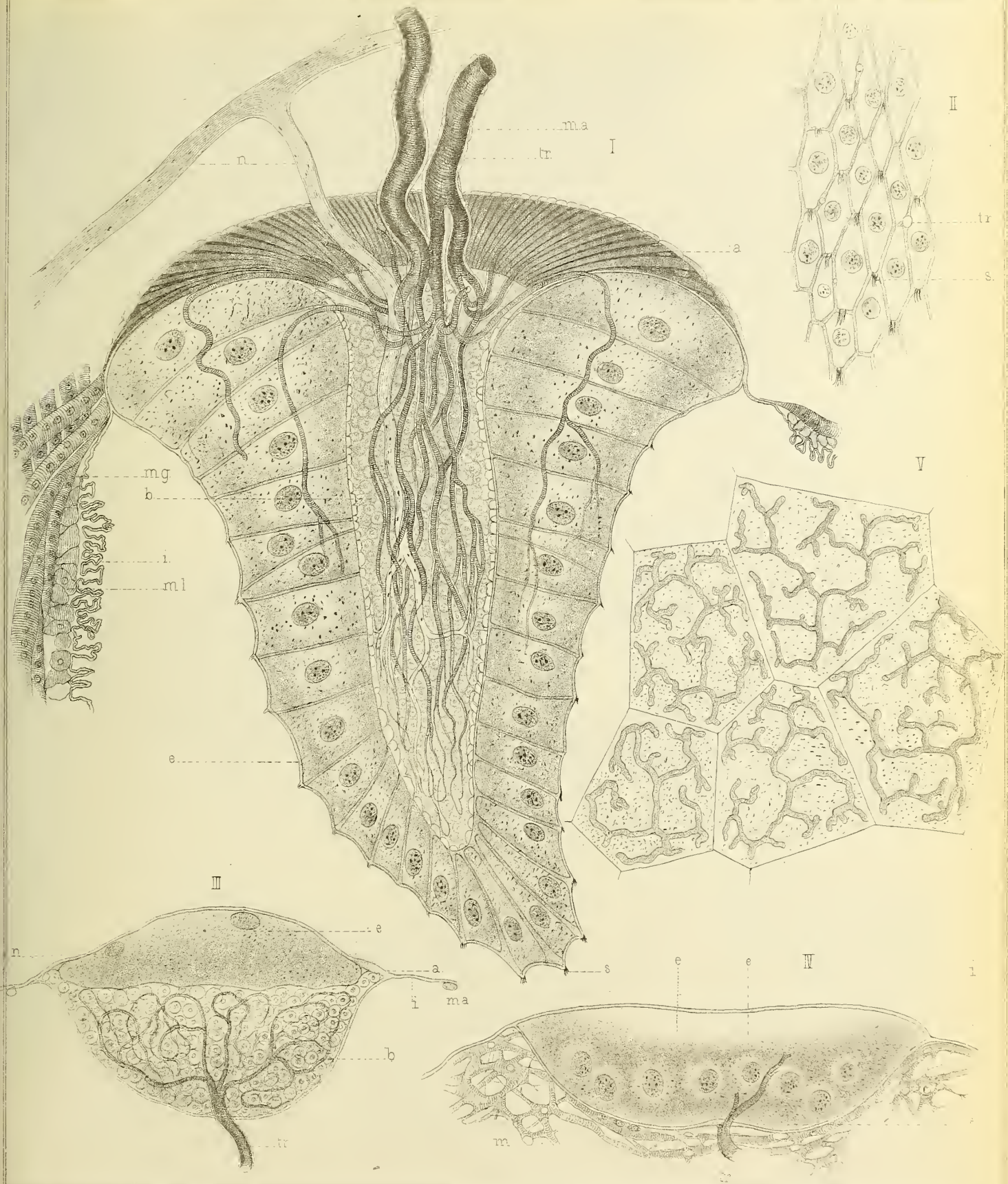
Fig. III. Trachee von einer Larve von *Eristalis tenax*, in der die zweite Chitinschichte nicht mehr den Spiralfaden berührt. Querschnitt.

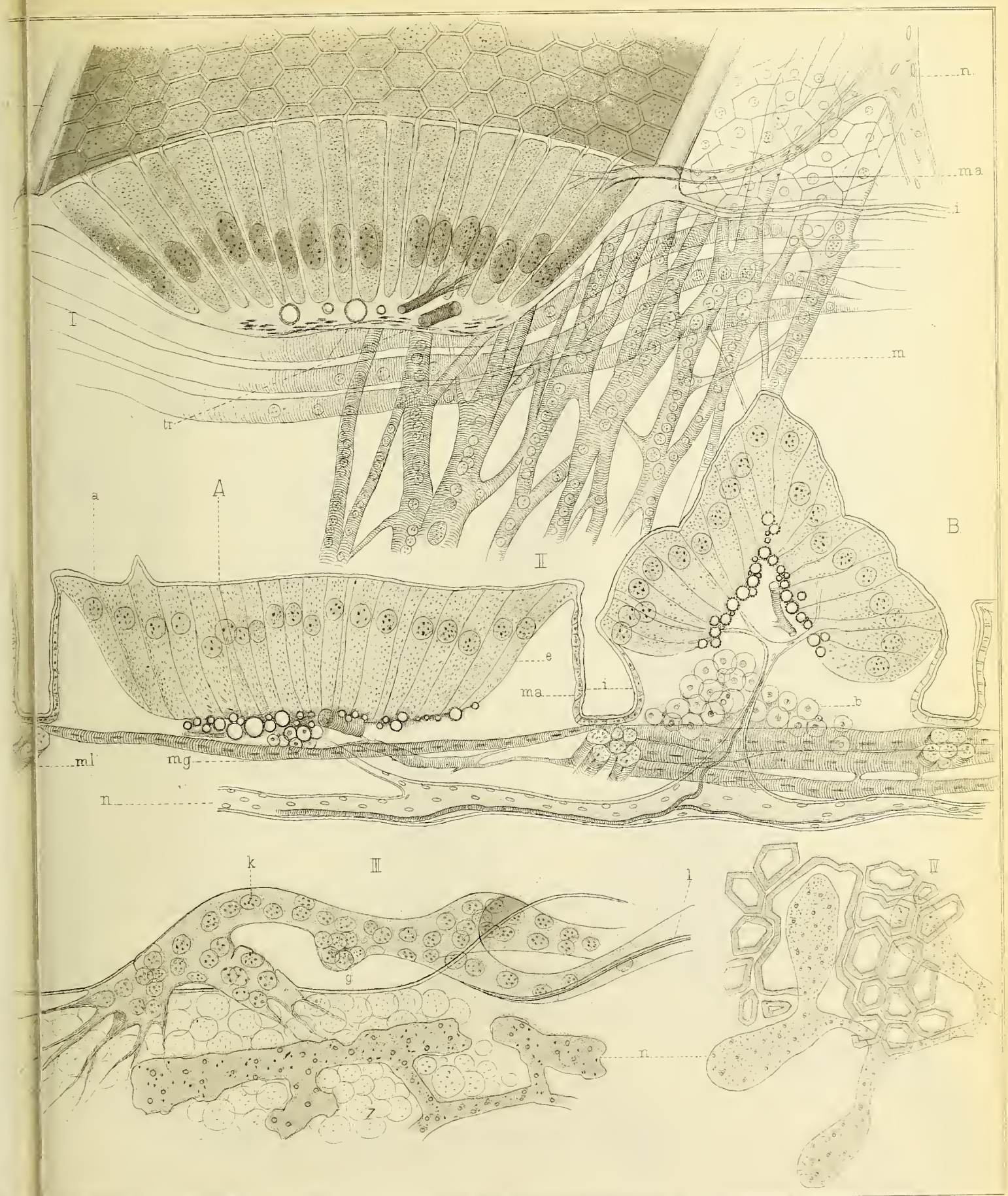
Fig. IV. Epithelzellen der Tracheen von *Aeschna grandis*, Larve, von oben.

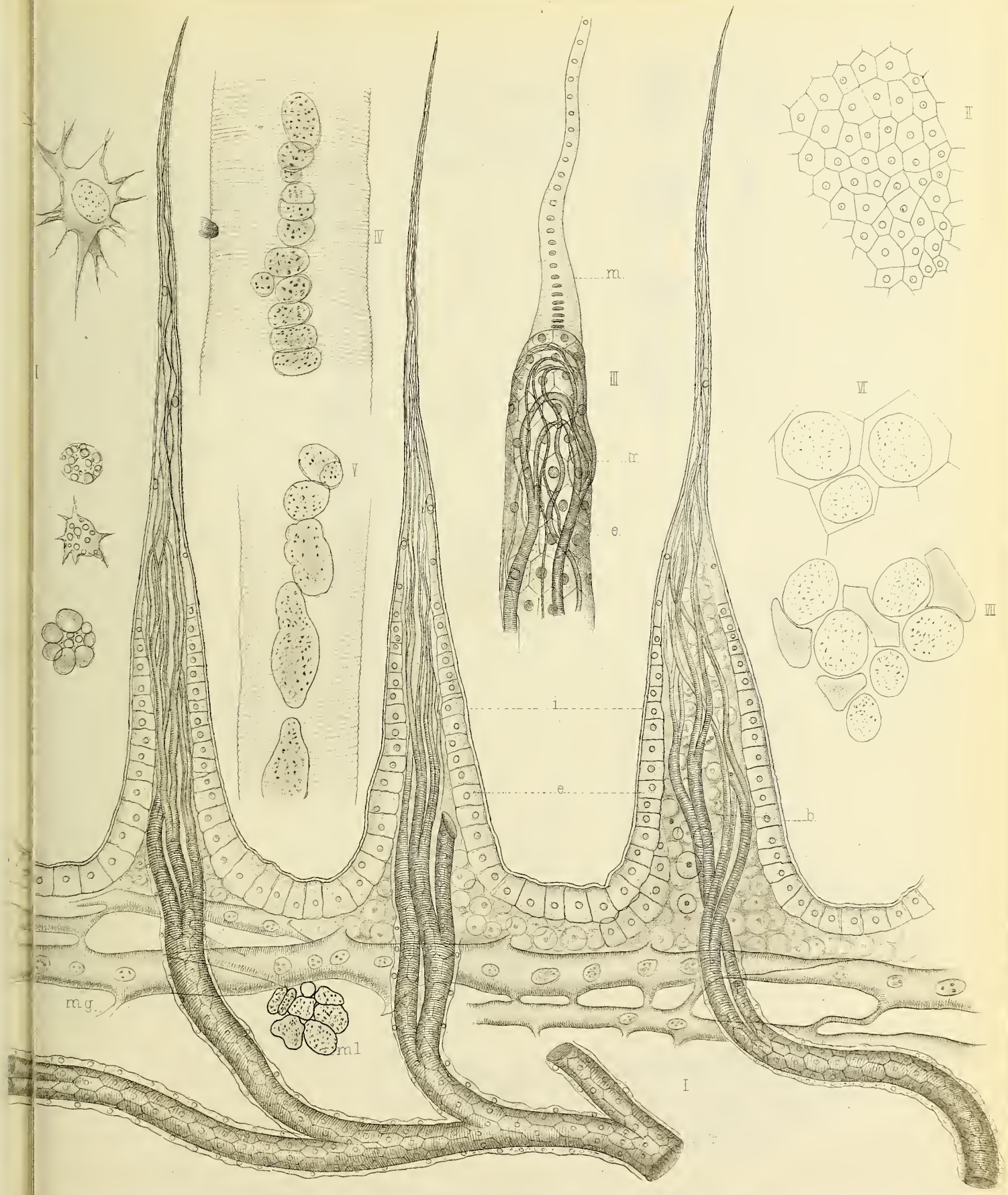
Fig. V. Querschnitt durch einen Tracheenstamm von *Aeschna grandis*, Larve. Bezeichnung wie oben.

Fig. VI. Querschnitt durch eine Trachee von *Stratiomys*, Larve.

Fig. VII. Epithellage der Tracheen aus einer Puppe von *Apis mellifica* vom 4. Tag.

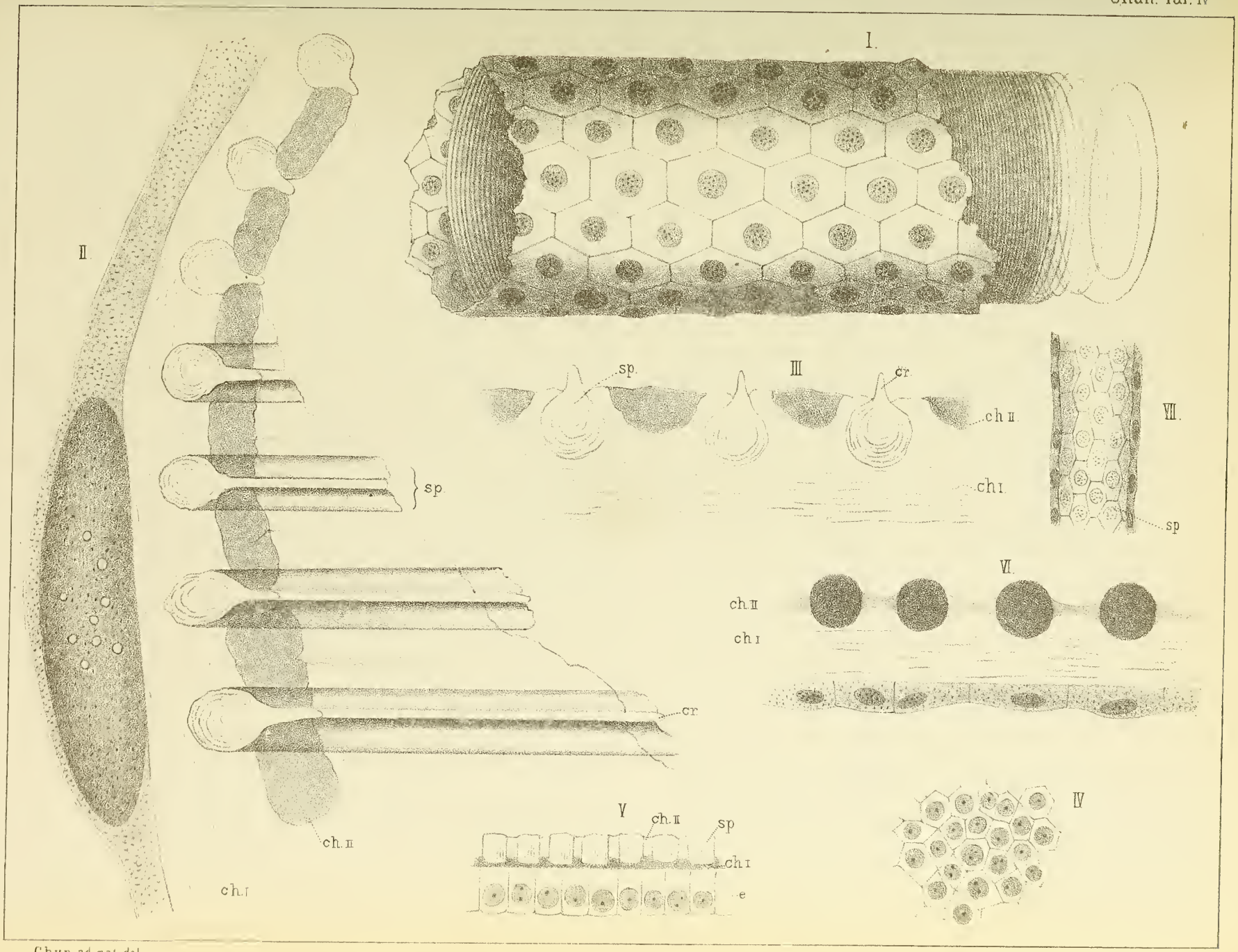

I
II
III
IV
V
m.a
tr
n
a
mg
b
i
ml
e
s
ma
tr
m


n.
ma.
i
I
m
tr
a
A
B
II
e
ma
i
b
ml
mg
n
k
III
l
g
n
IV



Chun del.

Lith. Anst. v. Th. v. Haas Erlangen.



Chun ad nat. del.

Lith. Anst. v. Conr. Haas Frkt. a/M

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: 10_1876

Autor(en)/Author(s): Chun Carl

Artikel/Article: Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. 27-56