

Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion.

I. Teil:

Deilephila euphorbiae L.

Von

Prof. Dr. Deegener.

Hierzu Tafel II.

Seinem verehrten Lehrer

Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. E. Schulze
zur Feier seiner 25 jährigen Lehrtätigkeit in Berlin
ergebenst gewidmet

vom Verfasser.

Ich hatte bei der Untersuchung der Darmmetamorphose von *Malacosoma castrensis* Gelegenheit, mich davon zu überzeugen, daß unsere Kenntnis der Veränderungen, welche das Darmepithel während der verschiedenen Sekretionsphasen erleidet, trotz vieler Arbeiten auf diesem Gebiete noch immer nicht ausreicht, um sich genügend darüber orientieren zu können, welcher Phase der gerade vorliegende Zustand angehört; und diese Kenntnis ist für einen Vergleich des larvalen mit dem imaginalen und pupalen Darm doch kaum zu entbehren, weil, um ihn sicher durchführen zu können, eben alle nur möglichen Zustände jedes dieser Därme bekannt sein müssen. Während ich bei *M. castrensis* über das verschiedene Verhalten des Larvendarmes bei verschiedenen Individuen Klarheit zu gewinnen bemüht war, erkannte ich bald, daß zu diesem Zwecke ein besonders vorbereitetes Material nötig sei, ein Material, welches es nicht dem Zufall überließ, der Untersuchung alle Zustände in die Hände zu spielen, sondern welches planmäßig derart behandelt worden war, daß aller Voraussicht nach keine Sekretionsphase fehlen konnte. Dies glaubte ich am sichersten dadurch zu erreichen, daß ich von dem normal ernährten Tier ausgehend, dieses einer längeren Hungerperiode ausgesetzt und die Hungerzustände in geringen zeitlichen Abständen von einander fixierte. Zum Vergleich wurden dann nach längerem Fasten einige Raupen gesättigt und darauf einer zweiten Hungerperiode ausgesetzt. Schließlich wurden dann noch Larven während und nach der drittletzten Häutung sowie vor der Häutung zur Puppe untersucht. Die Resultate sind in der vorliegenden Arbeit niedergelegt. Der erste Teil beschäftigt sich mit dem Darm der Larve von *D. euphorbiae*. Ihm wird ein zweiter Teil folgen, welcher den Darm eines Käfers (*Dytiscus*) behandelt, dessen verschiedene Zustände in derselben Weise gewonnen wurden.

M e t h o d e n.

Aus dem chloroformierten lebenden Tier wurde der Darm in der Körperflüssigkeit schnell herauspräpariert und fixiert. Zur Konserverierung erwiesen sich am geeignetesten:

1. Carnoy'sche Mischung (Absol. Alkohol 6 Teile, Chloroform 3 Teile, Essigsäure 1 Teil). Die Flüssigkeit wurde unmittelbar vor dem Gebrauch jedesmal neu hergestellt. Einwirkungsdauer: 10(—15) Minuten.
2. Konzentrierte wässrige Quecksilberchlorid-Lösung + 5% Essigsäure. Einwirkung 2—6 Stunden.

Bei der Einbettung in Paraffin wurde als Zwischenstufe zwischen Alkohol und Paraffin statt des gebräuchlichen Xylols Chloroform verwendet.

Am bequemsten zum vergleichenden Studium der vorderen und hinteren Darmhälfte, welche stets in verschiedenen Zuständen der Sekretion angetroffen wurden, sind mediane Längsschnitte. Es empfiehlt sich nicht, dicker als 6 μ zu schneiden.

Die Schnitte wurden gefärbt:

1. Mit Eisenhaematoxylin nach Heidenhain.
2. Nach van Gieson (Haematoxylin nach Grenacher oder Ehrlich, Pikrinsäure + Säurefuchsin).
3. Haematoxylin n. Grenacher, Eosin.
4. Giemsa - Lösung (zur Romanowsky - Färbung) und Nachfärbung mit Eosin in absolutem Alkohol. (Azur-Eosinfärbung.)

Im Text ist die Färbung in Klammern abgekürzt wie folgt angegeben: Haematoxylin (H), Pikrinsäure (P), Säurefuchsin (S), Eosin (E), Azur (A).

Die verschieden gefärbten Präparate (von jedem Objekt wurden Schnitte nach jeder der angegebenen Methoden gefärbt) ergänzten vielfach einander. Die klarsten, differenzierertesten und nach jeder Richtung hin vollkommensten Bilder lieferte die van Gieson'sche Färbung.

E m p i r i s c h e B e f u n d e a n h e r a u s g e g r i f f e n e n S t a d i e n.

Aus den zahlreichen untersuchten Stadien greife ich hier, um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden, zur Beschreibung nur diejenigen heraus, welche ein vollkommen abgeschlossenes Bild der Sekretionsvorgänge zu geben genügen.

S t a d i u m 1.

Ich gehe von dem Zustande des Darms der normal ernährten Raupe während der Nahrungsaufnahme aus, in welchem wir zwei Zellformen, also anscheinend ein dimorphes Epithel antreffen. Die beiden Zellformen, von welchen zunächst noch dahingestellt bleiben muß, ob sie wirklich zwei verschiedene Zellarten oder nur zwei ver-

schiedene Funktionszustände derselben Zelle repräsentieren, sind im gesamten Epithel vertreten, doch überwiegt streckenweise bald die eine, bald die andere der Anzahl nach. Das Epithel ist, soweit es funktioniert (d. h. mit Ausschluß der Regenerationszellen) durchaus einschichtig (gegen Visart).

Sehen wir uns zuerst die scheinbar in Ruhe befindlichen Zellen an (Fig. 1, rz), welche kein Anzeichen dafür darbieten, daß sie sich in einer Phase sekretbereitender Tätigkeit befinden. Diese Zellen (Zelltyp B) erscheinen cylindrisch und nicht sehr hoch, weil ihre Hauptaxe durchschnittlich ungefähr nur die doppelte Länge der Nebenachsen hat. Von ihrer Oberfläche erhebt sich ein deutlicher Stäbchensaum (Rhabdorium), der blaßgeblieblich (P) oder blaßrötlich (S od. E) gefärbt ist und nirgends eine Unterbrechung erkennen läßt, aus welcher auf das Vorhandensein einer praeformierten konstanten Öffnung zum Austritt des Sekretes geschlossen werden könnte (Fig. 1, rh). An der Basis des Stäbchensaumes, jedoch in einiger Entfernung von der Zelloberfläche liegt eine Reihe deutlich von einander gesonderter Körnchen (Fig. 1, bk) und an der Zelloberfläche selbst eine schmale Zone sehr kleiner und zahlreicher Körnchen, welche vielfach zu einer scheinbar homogenen Oberflächenschicht zusammengedrängt sind (Fig. 1, ok). Da sie in mehreren Schichten übereinander liegen, können sie nicht als Basalkörner des Rhabdoriums angesehen werden, während die äußere Körnerreihe ohne Zweifel den Stäbchensaum selbst angehört, also extracytaer liegt. An vielen Stellen liegt dem Stäbchensaum distal eine geronnene Masse auf, welche von unregelmäßig, im allgemeinen jedoch kuglig gestalteten Vakuolen durchsetzt ist. Diese Vakuolen zeigen in ihrem Innern eine geronnene fein vakuoläre Masse, welche von der Vakuolenumwand umschlossen ist, die sich scharf gegen den Inhalt und die Umgebung abhebt (Fig. 1, Sk). Ein Zusammenhang dieser Blasen mit der Zelloberfläche wird nirgends beobachtet; beide sind überall durch den Stäbchensaum von einander getrennt.

Das Sarc dieser Zellen ist von zahlreichen verschieden starken rot (S) gefärbten Fäden durchzogen, welche zwar im allgemeinen die Richtung von der Basis zur Oberfläche innehalten, aber beim Umgreifen des Kerns und zur Bildung querer netzartiger Verbindungen vielfach von ihr abweichen. Stellenweise und vorwiegend unter der Oberfläche kommt es zur Ausbildung eines wabigen, unregelmäßigen und sehr engmaschigen Netzwerkes, in welchem feinste Körnchen häufiger, als in den übrigen Zellterritorien angetroffen werden.

Der Kern liegt entweder in der Mitte der Zelle oder näher der Basalfläche und grenzt sich durch seine zarte Membran scharf vom Zellsarc ab. Seine Form ist oblong, eiförmig oder elliptisch. Die zahlreichen Chromatinkörnchen füllen den ganzen Kernraum in annähernd gleichmäßiger Verteilung aus und lassen nur in wenigen Fällen eine Randzone an der Membran vollständig frei.

An solchen Stellen, an welchen die gleich zu beschreibende zweite Zellform (A) stärker gehäuft auftritt, sieht man, wie die basale Hälfte der ruhenden Zellen (B) durch den Seitendruck der secrinierenden

Zellen stark zusammengepreßt ist; der Kern rückt dann aus dieser stielförmigen Verengerung der ruhenden Zellen in deren dem Darmlumen zugekehrte Hälfte. In dieser Zellhälfte bemerkt man dann zahlreichere und vereinzelt größere Körnchen, als sie in den nicht zusammengepreßten Zellen gefunden werden, und die oberflächliche dichte Körnerlage tritt nicht hervor.

Die vorbeschriebenen Zellen (B) wurden von Frenzel als „Zylinderzellen“ von den „Schleimzellen“ unterschieden. Letztere entsprechen den von mir als Zelltypus A beschriebenen Componenten des Epithels. Ich adoptiere Frenzel's Bezeichnungen nicht, weil sie nicht recht passend erscheinen. Seine Zylinderzellen sind nicht stets zylindrisch, sondern wechseln in ihrer Form je nach ihrem Funktionszustande stark; und die „Schleimzellen“ (Leydigs „einzellige Drüsen“) haben ausgesprochen acidophiles Sekret, das sich im reifen Zustande niemals durch Aufnahme von Haematoxylin als Schleim erweist. Frenzel hat übrigens den angeführten Namen für diese Zellen nicht mit Rücksicht auf ihre Funktion und die Beschaffenheit ihres Sekretes gewählt, sondern weil er sie mit den von F. E. Schulze bei Fischen und Amphibien beobachteten Schleimzellen verglich in der irrgen Annahme, daß „von der Basis des Epithels aus junge Schleimzellen fort und fort sich bildend, nach oben hin aufsteigen.“ Die weitere Darstellung wird zeigen, daß ich auch sonst Frenzels Auffassung keineswegs in allen Punkten beistimmen kann. Am besten dürften die Zellen (A) mit List als Becherzellen bezeichnet werden.

Die zweite Form (A) der Zellen befindet sich unzweifelhaft im Zustande der Sekretion. Die meisten, oft stark gehäuften sezernierenden Zellen finde ich an den mit ihrer Oberfläche einander zugewendeten Faltenwänden, deren Zwischenraum (im Schnitt als Divertikel des Darmlumens erscheinend) oft mit dem Sekret vollständig angefüllt ist. An diesen sezernierenden Zellen kann man wieder mehrere Phasen der Sekretentleerung beobachten.

Die Bildung des Sekretes, das sich sehr intensiv mit Pikrinsäure und gut auch mit Eosin färben läßt, beginnt, wie es scheint, regelmäßig oberflächenwärts von dem Kern, der hier meist basal, seltener auch seitlich an der Zellwand liegt und im Schnitt erheblich kleiner erscheint, als bei den Zellen B (Fig. 1, k2, a, b). Die wandständige Lage des Kerns ist durch die sich häufende Sekretmasse bedingt. Dieses Anfangsstadium der Sekretbildung wird in dem vorliegenden Darm nur vereinzelt gefunden. In der Regel füllt das Sekret in Gestalt eines die Form der Zelle im allgemeinen wiederholenden Tropfens geronnener feinkörniger Masse fast den ganzen Zellkörper aus. (Fig. 1a.) Vor dem Austritt des Sekretes ist eine präformierte Öffnung an der Zelloberfläche nie erkennbar, und der Stäbchenraum hat hier die gleiche Beschaffenheit, wie bei den ruhenden Zellen. Die das Sekret umhüllenden Vakuolenwände (Theca) treten scharf hervor und dürften den auseinandergedrängten, sich peripherisch mit einander verbindenden Sarcolinen entsprechen, von welchen sich nur wenige durch den Hohlraum der Vakuole von Wand zu Wand fortsetzen und

frei zwischen der Sekretmasse liegen. Bei starker Füllung ist die Vakuolenwand der Zellwand so eng apponiert, daß sich beide nicht mehr voneinander unterscheiden lassen. Die basale Partie, welche den Kern enthält, zeigt dieselbe Beschaffenheit, wie die der ruhenden Zellen (B), das heißt, sie ist von dicht gedrängten den Kern umfassenden auf der Basalfläche der Zelle senkrecht stehenden Fäden durchzogen.

Die Kerne zeigen in der Regel zwischen dem central zusammengeballten Chromatin, das jedoch seine Zusammensetzung aus Körnchen noch deutlich erkennen läßt, und der Kernmembran einen chromatinfreien, hellen, vollständig ungefärbten Ringhof, der, wie er in diesem Zustande fehlen kann, auch bei den ruhenden Zellen (B) gelegentlich streckenweise auftritt.

Bei den meisten Zellen des vorliegenden Epithelzustandes erstreckt sich die Sekretvakuole bis zur Oberfläche der Zelle oder ihr Inhalt ist im Austreten begriffen. Nur wenige Zellen haben soeben ihr Sekret vollständig entleert und sind dann nur noch an ihrem mehr basal gelegenen Kern von den Zellen B unterscheidbar. Mit dem Vordringen der Vakuole an die Oberfläche, welche auf der Vermehrung des Sekretes beruht, wird die dem Darmlumen zugekehrte Zellwand beständig dünner und schließlich äußerst zart. Endlich tritt eine Dehiscenz dieser Wand ein und es entsteht eine ziemlich große Öffnung, aus welcher das Sekret allem Anscheine nach nicht plötzlich, sondern durch langsames Ausfließen entleert wird. Man sieht dann, daß der Stäbchensaum das Sekret wie ein Schwamm zwischen seinen Stäbchen festhält und sich als solcher hierdurch der Beobachtung nicht selten ganz entzieht. Daß er trotzdem nicht schwindet, ergibt sich einmal daraus, daß die oberflächliche gelb (P) oder rötlich (E) gefärbte Schicht anfangs genau die gleiche Höhe hat wie der Stäbchensaum und daß bei weiterem Vorrücken des Sekretes in das Darmlumen auch die einzelnen Stäbchen wieder deutlich sichtbar werden. Das ausgetretene Sekret färbt sich zwar mit Pikrinsäure (und Eosin), jedoch nicht so auffallend intensiv, wie das noch in der Zelle befindliche. Die Ursache hierfür dürfte entweder darin zu suchen sein, daß in der Vakuole das Sekret unter einem gewissen Druck stehend, einen vollkommen lückenlosen Tropfen bildet, dagegen außerhalb der Zelle zerfließt und größere Lücken erkennen läßt, welche die Intensität der Farbe herabsetzen; ferner aber scheint das Sekret während des Austrittes eine geringe Veränderung zu erfahren, welche sich darin kundgibt, daß seine (bei der Gerinnung während der Fixierung entstandenen?) Körnchen jetzt ein wenig größer erscheinen, als in der Vakuole, wobei es sich um eine geringe Aufquellung handeln könnte.

Dafür, daß der Sekretaustritt nicht plötzlich unter dem Druck der sekretbereitenden Nachbarzellen, sondern durch die Tätigkeit der Einzelzelle selbst wohl unter Kontraktion ihres Lumens erfolgt, scheinen mir die Zellen zu sprechen, welche ihr Sekret entleert haben, ohne doch sofort zu kollabieren. Sie enthalten bei geschlossener Oberfläche einen größeren oder geringeren von wenigen Fäden durchzogenen Hohlraum, welcher der Lage und Form nach der entleerten Vakuole

entspricht und allmählich zu verschwinden scheint. Zuerst schließt sich nach dem Austritt des Vakuoleninhaltes die Oberfläche wieder und die Vakuole verkleinert sich von der Basis nach der Zelloberfläche hin, indem das peripherisch zusammengedrängte Linom seine ursprüngliche Lagerung wiedergewinnt. Zugleich rückt der Kern wieder mehr in die Mitte der Zelle, behält aber die beschriebene Beschaffenheit wenigstens solange bei, wie noch Reste der Vakuole in verschiedener Lage im Zellkörper nachweisbar sind, und häufig auch noch, wenn die Zelle zum Zustand der Ruhe zurückgekehrt ist. Der Stäbchensaum wird durch den Sekretionsvorgang nicht im Geringsten zerstört, seine Komponenten weichen nur einfach im Umkreise des austretenden Sekretes auseinander, um später ihre normale Stellung wieder einzunehmen. Das Sekret findet man stets noch zwischen Epithel und peritrophischer Membran in diffusen unregelmäßigen Massen, welche durch ihre spezifische Färbung unverkennbar bleiben.

Übrigens sei noch erwähnt, daß sich nicht selten die sekretgefüllten Zellen basal stark in die Muskelpleura hinein vorwölben, und zwar nur dann, wenn ihre oberflächliche Hälfte stielartig ausgezogen ist, ein Verhalten, das sich aus den jeweiligen Druckverhältnissen erklären dürfte.

Schließlich findet man an der Basis des Epithels die hier einzeln gelegenen und nicht zu Gruppen vereinigten bekannten Epithelmutterzellen oder Regenerationszellen (Fig. 1rg), welche an ihrer Lage, blassen Färbung ihres Sarcos und Kerns, an ihrer Form und feinvakuolären Struktur ihres Plasmas unschwer erkannt werden können.

Aus dem Epithelverbande in das Darmlumen ausgestoßene Zellen fehlen durchaus.

Nach Färbung mit Hämatoxylin-Eosin erscheint der Stäbchensaum blaßrot, seine Körnerreihe intensiv rot gefärbt. Als eosinophil erweisen sich ferner die Oberflächenkörnchen des Sarcos der ruhenden Zellen, die jedoch auch teilweise eine mehr violette Färbung annehmen, und das Sekret der Zellen A, welches bei der van Gieson'schen Tinction intensiv gelb wird. Bei der Eosinfärbung ist die granuläre Beschaffenheit des Sekretes deutlicher zu erkennen. Alle übrigen Zellbestandteile färben sich violett. Am deutlichsten treten der Stäbchensaum und seine Basalkörper nach Eisenhämatoxylinfärbung hervor, die sich auch zum Studium des Linoms als sehr geeignet erweist. Zur Färbung des Sekrets der Zellen A eignet sich diese Methode nicht, weil sie es ungleichmäßig färbt und gegen seine Umgebung nicht scharf genug hervorhebt.

Stadium 2.

Bei einer Raupe, welche eine halbe Stunde nach der Nahrungs aufnahme konserviert wurde, finden wir den Zustand des Epithels nicht auffallend verändert. Die Anzahl der in der Sekretion begriffenen Zellen hat sich kaum vergrößert, aber bei sehr viel mehr Zellen als früher beobachtet man den Sekretaustritt. Da die Sekretmasse der Zellen A sich extracytär zunächst im Rhabdorium verteilt, ohne

meistens über dieses hinauszureichen, verschwinden die Stäbchen auf größere Strecken fast völlig, d. h. sie persistieren zwar, wie günstige Stellen klar erkennen lassen, entziehen sich aber zumeist der Beobachtung. Namentlich in den durch die Querfaltung entstandenen Divertikeln des Darms häuft sich das Sekret zu dichten Massen, welche den Stäbchensaum ganz verdecken. Aber auch hier geht eine scharfe, meist blaßviolett (H) gefärbte Linie zwischen den einander zugekehrten distalen Enden der Stäbchen derart hindurch, daß man erkennt, wie das Sekret von dem Rhabdorium wie durch einen Schwamm festgehalten wird. Bei der starken Füllung des Darms liegt die zarte violett (H) gefärbte peritrophische Membran häufig dem Stäbchensaum unmittelbar auf, ohne jedoch in die Faltenhohlräume einzudringen. Zellen, welche noch im Anfangsstadium der Sekretbildung stehen, sind nicht mehr vorhanden, dagegen viele, deren Sekret schon entleert ist und deren Kerne den hellen Ringhof zeigen. Da ruhende Zellen nur sehr vereinzelt noch angetroffen werden, besitzen fast alle Kerne (A und B) den Ringhof. In der hinteren Darmhälfte findet man vereinzelte ruhende Zellen B, welche jedoch schon eine auffallend breite oberflächliche Körnchenzone besitzen.

Stadium 3.

Der Darm der normal ernährten Raupe zeigt eine Stunde nach der Nahrungsaufnahme folgenden Zustand:

Vorausgeschickt sei, daß die Tiere unruhig und eilig umherliefen und nach Nahrung suchten. Wie an dem lebenden Material auch sonst beobachtet werden konnte, wird die Nahrungsaufnahme freiwillig nur auf kurze Zeit unterbrochen, daher die Raupen vor der Häutung zur Puppe fast ununterbrochen fressen.

Die sezernierenden Zellen (A) treten in der vorderen Darmhälfte sehr stark zurück und scheinen auf weite Strecken ganz zu fehlen. Nirgends findet sich noch eine Zelle im Zustande des Sekretaustrittes, noch solche, welche von dem Sekret nahezu vollständig ausgefüllt werden. Wo noch Vakuolen vorhanden sind, zeigt ihr Inhalt nicht mehr die intensive frühere Färbung (P), sondern erscheint blaß und bald körnelig, bald homogen und häufig nur der Vakuolenumwand angelagert, so daß ein zentraler oder oft auch ein exzentrischer Hohlräum auftritt (Fig. 2a, b). Seltener findet man in den Vakuolen lockere, ziemlich grobe Körnchen, die sich rot (S) oder auch violett (H) färben. Die Kerne sind in allen Zellen bald mit einem häufig sehr großen Ringhof versehen, bald ohne solchen. Die Sekretmassen liegen, rötlich (S) gefärbt, zwischen dem Stäbchensaum und der peritrophischen Membran, fehlen aber zwischen den Stäbchen, welche rot (S) gefärbt in vollkommen intakten Reihen sehr deutlich hervortreten. Zwischen der Nahrung, eingeschlossen in die peritrophische Membran, findet man Sekret-(aufgelöste Nahrungs-?)massen, von dem gleichen Aussehen, die sich als eosinophil erweisen.

Diejenigen Zellen, in welchen keine Spur von Vakuolen zu bemerken ist (B), haben ihre oberflächliche Körnerzone auffallend verändert (Fig. 2, c). In dieser sieht man nämlich bald größere und intensiv rotviolett (H, S) gefärbte Körner die Sarcolinen bekleiden, bald die letzteren von kleineren Körnchen vollständig verdeckt und der Beobachtung entzogen, und während häufig die basale Zellhälfte ihr Gerüst noch deutlich erkennen läßt und fast ganz körnchenfrei erscheint, ist sie in anderen Zellen mit blasser gefärbten und kleineren Körnchen so dicht gefüllt, daß die Sarcolinen nicht mehr zu erkennen sind. Die größeren Körner der oberflächlichen Zellhälfte bleiben von der Oberfläche stets durch eine schmale Körnerschicht (Fig. 2c, ok) getrennt, welche aus kleinen mehr violett (H) als rot (S) gefärbten Körnchen besteht, die eine dichtere Lagerung erkennen lassen, als die Körnchen der basalen Zellhälfte.

Stellenweise (Fig. 2, d) ist der Stäbchensaum von kleinen ihn nicht überragenden Vakuolen durchsetzt, welche einige violette (H) Körnchen enthalten können, jedoch in ganz lockerer Lagerung. Zwischen ihnen und der Zelloberfläche läuft ein schmales, scheinbar homogenes Band dahin (Fig. 2d, bd), welches nirgends unterbrochen ist und der oberflächlichen Körnchenzone (Fig. 2d, ok) direkt aufliegt. Wo die der Darmaxe zugewendeten Vakuolenwände die distalen Enden der Stäbchen erreichen, verbinden sie sich zu einer einheitlichen, zunächst noch gewellten, dann aber glatten Membran, welche sich ebenso intensiv violett färbt, wie die peritrophische Membran und dieser an manchen Stellen fest anliegt. Dagegen sind diese beiden einander apponierten Membranen bei Haematoxylin-Eosin-Färbung leicht von einander zu unterscheiden, weil die Vakuolenmembran eosinophil ist, die peritrophische Membran sich dagegen stets intensiv mit Haematoxylin färbt. In vereinzelten Fällen konnte die Bildung dieser Vakuolen verfolgt werden: Die Zelloberfläche wölbt sich zu einer Kugel vor, wobei das Oberflächenband an der Basis der Stäbchen die Umhüllung des noch mit der Zelle verbundenen Tropfens bildet. In dem Tropfen liegen einige größere und feinere Körnchen, welche mit jenen der oberflächlichen Zellhälfte zweifellos identisch sind. Da die Stäbchen die Wölbung der Kugel nicht mitmachen, werden sie durch den austretenden Tropfen nur beiseite gedrängt. Indem sich schließlich die dünner werdende scharf violett (H) gefärbte Wand der Sekretblase basal einschnürt, löst sich der Tropfen unter Annahme kugeliger Gestalt von der Zelloberfläche los und bleibt zunächst innerhalb des Stäbchensaumes liegen. Nur an sehr wenigen Stellen fand ich die Sekretkugeln, welche an ihrer Form und Färbung (H) stets leicht von den ungeformten acidophilen Sekretmassen zu unterscheiden sind, über den Stäbchensaum hinaus in das Darmlumen gerückt. Der Nachweis der Basalkörnerreihe des Rhabdoriums gelingt in dem vorliegenden Zustande des Darmepithels fast nur durch Eisenhämatoxylin-schwärzung.

In der hinteren Darmhälfte findet man das Epithel in einem Zustande, welcher zwischen dem des vorhergehenden Stadiums und dem Verhalten des vorderen Teils desselben Darms die Mitte hält.

Hier trifft man noch eine größere Anzahl der Zellen A, während der Sekretentleerung (Fig. 2f), während Sekretkugeln noch kaum nachweisbar sind. Bei der geringeren Häufung der sezernierenden Zellen A lassen sich alle Phasen der Sekretentleerung sehr leicht studieren. Dabei erkennt man, daß häufig eine geringe Sekretmenge in der Zelle zurückbleibt und daß noch während des Sekretaustrittes neben dem Sekret in der Zelle ein Hohlräum auftritt (Fig. 2e u. f, v). Ferner sieht man, wie der Kern stets an der basalen Partie des Sekretes liegen bleibt und bei dessen Austritt successive oberflächenwärts rückt. Aus seinem Abstand von der Zellbasis kann man erkennen, wie viel von dem Sekret schon in das Darmlumen entleert ist. Über die Zellmitte hinaus aber scheint der Kern der Sekretvakuole niemals zu folgen, die dann, auch bei weiterer Entleerung ihres Inhaltes meist als solche bestehen bleibt und sekretfreie Hohlräume bekommt, die wohl Wasser oder wässrige Lösungen enthalten dürften. Das in der Zelle zurückbleibende Sekret ist äußerst feinkörnig, fast homogen. Die Kerne aller Zellen der hinteren Darmhälfte entbehren oft des Ringhofes und zeigen dann eine gleichmäßige, lockere Verteilung des Chromatins auf den ganzen Kernraum.

Stadium 4.

Die untersuchten Därme gehören normal ernährten Raupen an, welche $1\frac{1}{2}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme konserviert wurden. Die Tiere waren schon so hungrig, daß sie Fließpapier benagten, auf welchem die grüne Flüssigkeit eingetrocknet war, welche auf Reiz von den Larven aus dem Kropf entleert zu werden pflegt.

Die Zellen, welche keine Sekretvakuole enthalten und den Zellen der Fig. 2c entsprechen (Zelltypus B), sind unverändert und lassen nirgends Sekretkugeln austreten, wie auch in dem Darm des vorhergehenden Stadiums dieser Sekretionsvorgang immer nur an beschränkten Stellen beobachtet werden konnte. Die oberflächliche Körnerschicht geht oft so in die zahlreichen Körnchen des ganzen Zellkörpers über, daß sie nicht mehr als besondere Lage unterschieden werden kann, und die größeren Körnchen, meist reichlich vorhanden, können auch ganz fehlen. Der Anzahl nach überwiegen diese Zellen in der vorderen Darmhälfte sehr erheblich.

Die früher tätigen Zellen A sind an ihren Vakuolen noch als solche erkennbar, scheinen aber zum Teil infolge des Verlustes ihres gesamten Sekretes in einen den Zellen B sehr ähnlichen Zustand übergegangen zu sein. Der Sekretaustritt wird nur an vereinzelten Zellen nachweisbar. Vielfach ist die Zelle mehr oder minder stark collabiert (Fig. 3) und schiebt sich von ihrer verbreiterten, die Sekretvakuole enthaltenden Basis aus stielartig zwischen die übrigen Zellen ein. Ihr Kern liegt ganz an der Zellbasis und entbehrt, wenn auch nicht ausnahmslos, des hellen Ringhofes. Der vakuolenhaltige Teil ragt mehr oder minder stark basal über den Zellverband hinaus. Das Sekret füllt die dann kleine basale Vakuole entweder vollständig

aus oder die größere Vakuole enthält vorwiegend randständig nahezu homogenes Sekret und zentral oder mehr exzentrisch einen Hohlraum, in welchem Körnchen liegen können. Am vorderen Darmende fehlen die sekrethaltigen Zellen auf weite Strecken ganz.

In der hinteren Darmhälfte dauert die Sekretentleerung, wenn auch in beschränktem Maße noch fort, erscheint aber in den Ringfalten noch ziemlich lebhaft, ganz besonders am hinteren Ende, wo auch noch vereinzelte Sekretkugeln angetroffen werden.

Stadium 5.

Zwei Stunden nach der Nahrungsaufnahme. An vielen Stellen, jedoch nicht im ganzen Bereich des Darms treten aus den Zellen des Typus B Sekretkugeln aus. Die Kugeln bleiben teils so klein und verhalten sich auch sonst so, wie es in Fig. 2d dargestellt ist, teils erreichen sie eine beträchtliche Größe und lösen sich von den Zellen los, um in das Darmlumen zwischen den Stäbchensaum und die peritrophische Membran zu gelangen. Ihr locker körneliger Inhalt unterscheidet sich nur durch seine etwas blassere Färbung (H) von den innerhalb der Zelle gelegenen Körnchen. Die Sekretkugeln oder Blasen trifft man häufig scheinbar ohne jeden Inhalt noch vollkommen intakt an, die Kugeln enthalten also jedenfalls wässrige Flüssigkeit und die Einlagerung von Körnchen in diese ist unterblieben oder nur sehr spärlich erfolgt. Ihr Inhalt könnte sowohl durch Platzen der Sekretkugelwand, wie auch osmotisch austreten. Letzterer aber wäre nur möglich unter gleichzeitigem Eintritt von Flüssigkeit aus dem Darmlumen, da sonst ein Kollabieren der Blasenwand beobachtet werden müßte. — Die Kerne der Zellen B zeigen durchweg den Ringhof. Eine Zerstörung des Stäbchensaumes durch die Sekretkugeln während ihres Austrittes und ihrer Ablösung von der Zelle findet nicht statt.

Die Zellen A sind bald stärker, bald schwächer mit Sekret gefüllt und befinden sich in den schon früher beschriebenen Zuständen; aber keine läßt mehr den Austritt des Sekretes erkennen und in allen Fällen ist ihre Oberfläche geschlossen. Diese Sekretion also ruht jetzt vollständig, während die früher ruhenden Zellen B durch die Sekretkugeln ihren körneligen Inhalt entleeren, jedoch niemals in dem Maße, daß alle Körnchen des Sarcos in die Sekretkugel eintreten.

Die hintere Darmhälfte befindet sich jetzt in dem für die vordere des vorhergehenden Stadiums beschriebenen Zustand, d. h. vereinzelte Zellen sind noch in der Entleerungsphase ihres Sekretes, während Sekretkugeln nicht oder nur ganz vereinzelt gebildet werden. Daraus ergibt sich also, daß die Darmzellen von vorn nach hinten in ihre Sekretionsphasen eintreten und das erklärt sich leicht daraus, daß bei der beträchtlichen Länge des Mitteldarms und der allmäßlichen Kotentleerung zuerst die vorderen Darmwände in Kontakt mit der aufgenommenen Nahrung kommen und erst erheblich später die hinteren.

Dadurch, daß bald die Zellen A, bald die Zellen B in der Überzahl vorhanden zu sein scheinen, könnte man sich zu der Annahme

gedrängt sehen, daß jede Zelle des Epithels imstande sei, entweder in der einen oder in der anderen Weise zu sezernieren. Niemals aber bildet dieselbe Zelle gleichzeitig beide Arten des Sekretes aus. (Vergl. die Zusammenfassung am Schluß der Arbeit.)

Stadium 6.

Nach zwei und einer halben Stunde ist das Bild kaum verändert. Einige wenige Zellen A stoßen noch ihr diffuses Sekret aus; Sekretkugeln werden in erheblich geringerer Anzahl angetroffen, als in dem vorhergehenden Stadium.

Stadium 7.

Nach $3\frac{1}{2}$ stündigem Hungern haben die Zellen des Typus A im wesentlichen ihr früheres Verhalten beibehalten und nur im hinteren Darmabschnitt (Fig. 4d) wird noch der Austritt ihres Sekretes beobachtet. Ihr meist gehöfter Kern liegt oft ebenso weit von der Zellbasis wie von der Basis der Sekretvakuole entfernt, welche dicht unter der Oberfläche gelegen ungefähr ein Drittel der Zelle ausfüllt. Wo ihr Sekret gleichzeitig mit den Sekretkugeln noch in das Lumen gelangt, bleiben beide an ihrer verschiedenen Form und Färbbarkeit stets deutlich unterscheidbar. Aus den vorliegenden Bildern gewinnt man den Eindruck, als finde auf weite Strecken die vollständige Entleerung der Sekretreste aus den Zellen statt, deren sekretfreies Sarc nunmehr die gleiche Beschaffenheit wie das des Zelltypus B annimmt. Daraus würde sich dann leicht das Überwiegen der letzteren Zellart erklären. Im vorderen Darmabschnitt scheint schon eine neue Sekretbildungsphase dieser Zellen begonnen zu haben, die hier ungefähr in der gleichen Anzahl auftreten, wie die des Typus B, welche nach stattgehabter Abstoßung ihrer Sekretkugeln an Volumen verlieren und daher etwas zurückgedrängt erscheinen.

Vonseiten der Zellen B hat eine stellenweise noch fortdauernde reichliche Emission von Sekretkugeln stattgefunden, welche auf weite Strecken dicht gehäuft im Darmlumen liegen. Die Kerne derjenigen Zellen, welche die Kugeln abgestoßen haben, liegen sehr häufig der Oberfläche der Zelle auffallend nahe und besitzen nur sehr selten noch einen hellen Ringhof, vielmehr feinkörniges gleichmäßig verteiltes Chromatin (Fig. 4c). Die großen Körnchen unter der Oberflächenkörnerschicht des Sarcs sind fast überall verschwunden und die Plasmakörnelung tritt stark genug zurück, um das Linom sehr scharf hervortreten zu lassen. Die Basalkörnerreihe ist nicht mehr erkennbar, die Stäbchen gehen mit strichförmig verdickten Wurzeln direkt in das Linom über (Fig. 4c, sb). — Das an seinen großen violetten (H) Körnchen auch im Darmlumen noch sicher erkennbare Sekret liegt jetzt vielfach frei, d. h. nicht mehr von der Sekretkugelmembran umschlossen, im Lumen außerhalb der peritrophischen Membran. Reste der Kugelmembran, welche zu platzen scheint, sind zwischen den Sekretmassen nachweisbar (Fig. 4c, kmr). Andrerseits aber findet

man auch hier noch vollkommen intakte Membranen ohne jeden geformten Inhalt. Die Sekretion ist jetzt eine viel ausgiebigere als in den früheren Stadien; die Sekretkugeln sind in der Regel dicht mit Körnchen von verschiedener Größe angefüllt, während solche früher nur in lockerer Lagerung angetroffen wurden. In manchen Fällen sieht man zwar die Körnchen noch zu einer Kugel zusammengeballt, ohne doch die geringste Spur der sonst deutlich und durch ihre Färbung mit Hämatoxylin scharf hervortretende Membran bemerken zu können.

— Der Übergang der noch nicht abgelösten Sekretkugeln in die Zelle erfolgt durch einen langen, schmalen, den Stäbchensaum durchsetzenden Stiel (Fig. 4b), welcher sich als der Zelle selbst zugehörig dadurch erweist, daß er dieser noch anhaftet, wenn sich die Kugel schon abgelöst hat, und daß er von der Zelle allmählich wieder zurückgezogen wird.

In der hinteren Darmhälfte ist die Sekretkugelbildung noch nicht annähernd so lebhaft, wie in der vorderen. Die Zellen besitzen überwiegend einen gehöfteten Kern in meist zentraler Lage und die Zelloberfläche läßt sehr deutlich einen doppelten Saum erkennen (Fig. 4a, bk, ik). Dieses Stadium der Zelle geht also der Bildung der Sekretkugeln voraus und ist deshalb interessant. Der Stäbchensaum ist vollkommen intakt und seine Basalkörnerreihe überall sehr deutlich, doch liegen häufig die Basalkörner so nahe beieinander, daß sie eine einheitliche Linie bilden (Fig. 4b, bk). Zwischen ihr und der zweiten Körnerreihe (Fig. 4a und b, ik) liegt ein schmaler fein gestrichelter Saum, welcher allem Anscheine nach noch dem Stäbchensaum angehört, wenn sich auch seine geformten Bestandteile intensiv mit Hämatoxylin färben, der Stäbchensaum dagegen blaß erscheint; denn wenn sich die Oberfläche gelegentlich von der Zelle abhebt, liegt die Rißlücke stets zwischen innerer Körnerreihe und Zellsarc, während die beiden Körnerreihen fest zusammenhaften und sich niemals von einander trennen. Die zweite Körnerschicht (ik) besteht aus großen intensiv gefärbten (H, Eisenh.) Körnern, welche in der Richtung der Hauptaxe der Zelle gestreckt erscheinen. Beide Körnerreihen verschwinden da, wo der Hals, welcher die Sekretkugel mit der Zelle verbindet, von der Oberfläche ausgeht. Der Reichtum an Körnchen in der Zelle ist sehr verschieden. Häufig fehlen sie in der oberflächlichen Zellhälfte fast ganz und treten nur in der basalen auf, in welcher größere Körner jedoch regelmäßig fehlen. Das Linom kann dementsprechend vollkommen scharf hervortreten oder nahezu ganz verdeckt sein. Die rotviolette Färbung des Chondroms und Linoms (H, S) ist fast die gleiche, nur die größeren Körnchen färben sich dunkler. Die Oberfläche der Zelle wölbt sich häufig mehr oder minder stark gegen das Darmlumen vor und die Zellen dieses Typus (B) erscheinen auffallend größer, als die des Typus A, die mehr oder minder zusammengepreßt sind.

Wenn man die verschiedenen Bilder vergleicht, welche sich hinsichtlich der Sekretkugelbildung darbieten, so kann man zu folgender Auffassung kommen: Die erste Bildung der noch kleinen Kugel er-

folgt, indem an der Oberfläche der Zelle eine nicht gerinnbare Flüssigkeit (Wasser?) austritt, welche in ihrer Tropfenform durch die Membran erhalten wird, die jedenfalls nicht aus der Oberflächenmembran der Zelle hervorgeht, sondern eine dem Zellsarc entstammende Kittmasse repräsentieren dürfte. Würde die Zellwand selbst zur Bildung der Kugelmembran (Fig. 4, km) verwendet werden, so könnte der von ihr getragene Stäbchensaum nicht intakt bleiben. Zwischen diesem aber und den basalen Körnerreihen der Zelloberfläche tritt eine zunächst scheinbar leere (mit Wasser gefüllte?) Blase hervor, die noch ganz körnchenfrei ist (Fig. 2d, sk pr. p.). Darauf folgt ein Stadium, während dessen die Körnchen einzeln oder in dichtem Strom in die Blase eintreten und, im Blasenhalse dicht gehäuft, in der Blase sich locker verteilen. Endlich löst sich die Blase ab, gefüllt mit der Flüssigkeit, in welcher die Körnchen enthalten sind. Das Freiwerden des Blaseninhaltes scheint dann in verschiedener Weise vor sich zu gehen. Entweder löst sich die Membran, vielleicht unter dem Einfluß des von den Zellen A entleerten Sekretes, auf und die Körnchen behalten noch längere Zeit ihre Lage in der Kugel, vielleicht, nach Diffusion des wässerigen Inhaltes, vorübergehend mit einander verklebt; oder das Häutchen reißt und kollabiert nach Austritt seines Inhaltes, daher man Reste der Membran zwischen den freien Sekretmassen nachweisen kann. Schließlich könnten auch die Körnchen nach stattgehabter Verflüssigung osmotisch durch die Membran hindurchtreten, daher man körnchenleere, ganz intakte Blasen antrifft. Diese können sich aber auch von den Zellen losgelöst haben noch bevor Körnchen in sie eintreten, und dann würde man annehmen dürfen, daß ihre nicht gerinnbare Inhaltsflüssigkeit irgendwelche verdauend wirkenden Substanzen in Lösung enthalte, vielleicht Säure. Vereinzelt konnte die Ablösung solcher körnerfreien Kugeln mit großer Wahrscheinlichkeit aus den vorliegenden Bildern geschlossen werden. Die Annahme einer Verflüssigung der Körnchen schon innerhalb der Blase stößt insofern auf Schwierigkeiten, als sich die Körnchen frei im Darmlumen noch längere Zeit als solche erhalten.

Stadium 8.

Nachdem die Raupen 48 Stunden gehungert hatten, war ihr Mitteldarm noch stark mit Nahrung gefüllt und sie spieen reichlich grüne Flüssigkeit aus, die also im Kropf zurückgehalten wird. Es scheint demnach, als werde der Darm während der Larvenperiode niemals ganz entleert; dagegen findet eine vollständige Ausstoßung allen Inhaltes aus dem After immer dann statt, wenn sich die Larve zur Verpuppung anschickt. (Vergl. die Zusammenfassung.)

In dem Darm dieser Raupen befinden sich bei allen Individuen übereinstimmend die Zellen B in ganz außerordentlich lebhafter Tätigkeit; man findet kaum eine, welche nicht im Begriff ist, eine Sekretkugel zu bilden und diese treten in den verschiedensten Größen auf. Im hinteren Darmabschnitt ist dagegen diese Tätigkeit nur wenig

lebhaft und hier sind die Sekretkugeln nur in auffallend geringer Menge vorhanden. — Ich bespreche zunächst das Verhalten beider Zellarten im vorderen Darmabschnitt.

Je weiter nach dem Kropf zu, um so lebhafter ist die Sekretion der Zellen B und um so mehr überwiegen sie der Anzahl nach die Zellen A. Wo alle Zellen eine Sekretkugel bilden, ist zwischen den oft sehr breiten Blasenhälzen der Stäbchensaum nur noch hier und da erhalten (Fig. 5). In den von augenblicklich noch ruhenden Zellen eingenommenen Epithelstrecken ist er stets vorhanden und fast regelmäßig von sehr kleinen Vakuolen durchsetzt (von derselben Beschaffenheit, wie in Fig. 2d), die sich auch z. T. als winzige Kügelchen ablösen. Im letzteren Fall wird dann der Stäbchensaum sicher nicht zerstört. Da aber, wo die ganze Zelloberfläche die Basis der Sekretkugeln bildet, ist von dem Stäbchensaum nichts mehr zu sehen und er geht entweder zu grunde, um später neu gebildet zu werden, oder er zieht sich, durch die reichliche Körnelung des Zellsarcs der Beobachtung entzogen, basalwärts zurück. In den vorliegenden Fällen eine Grenze zwischen der Sekretkugel und der Zelloberfläche festzulegen ist nicht möglich, weil die Basalkörnerreihe jetzt fehlt und Teile des Linoms mit der Blase abgeschnürt werden, d. h. einen Bestandteil ihrer Inhaltsmasse bilden. Die Seitenwände der Zellen setzen sich direkt in die Blasenwand fort, über welche bisweilen noch die distalen Enden der Stäbchen hinausragen. Man gewinnt daher oft den Eindruck, als ob sich die ganze vorgewölbte distale Zellpartie ablöse. Es handelt sich hier jedoch ebensowenig wie in einem der vorbeschriebenen Stadien um Ausstoßung von Zellen aus dem Epithelverbande, denn die Kerne treten niemals aus in das Darmlumen, wie auffallend nahe sie auch in der Regel der Oberfläche liegen. Zwischen dem Kern und der Oberfläche findet man eine mehr oder weniger reichliche, der Regel nach sehr reichliche Körnelung. Die oberflächliche Grenze zwischen diesen Körnchen und dem Stäbchensaum wird — am deutlichsten in den ruhenden Zellen — durch eine intensiv färbbare scharf hervortretende Membran gebildet. Die äußere und innere Körnerreihe fehlen durchaus, sind wenigstens nirgends sicher erkennbar. Die Auflösung der Membran in Körnchen gelingt nicht.

Die großen, selten in der Zellmitte, meistens nahe der Oberfläche gelegenen Kerne besitzen einen umfangreichen hellen Ringhof und ihr Chromatin ist zu einem Klumpen zusammengeballt. Basalwärts ist der Zellkörper in der Regel und oft stark verschmäler und weniger reich an Körnchen, daher hier das Sarcolinengerüst gewöhnlich deutlich sichtbar wird.

Die Sekretkugeln haben nicht selten distal eine doppelte Wand, daher sie aus einer dem Darmlumen zugewendeten halbmond- oder sichelförmigen und einer basalen elliptischen Partie bestehen. Das Zustandekommen dieser zweiten Wand erklärt sich vielleicht daraus, daß der Eintritt der Körnchen in die Blase eine Unterbrechung erfährt und ihr Inhalt vorläufig durch diese Membran vom Sarc der Zelloberfläche abgegrenzt wird, ohne daß sich die Blase schon abschnürt.

Erst nach einer zweiten Emission von Körnchen erfolgt die Ablösung. Wir haben es also jedenfalls mit ausnahmsweise entstehenden Doppel- oder Zwillingsblasen zu tun (Fig. 5, 1, 2).

Die Zellen A zeigen, verglichen mit den Zellen B die umgekehrte Form, indem sie oberflächenwärts stark verschmälert sind und allem Anschein nach die Epitheloberfläche garnicht mehr oder doch nur in einem Punkt erreichen. Ihr verbreiterter basaler Teil enthält den der basalen Wand angedrückten kleinen ungehöften Kern und Sekret in Gestalt feiner blaßgelb gefärbter Körnchen (Fig. 5, ks). Da dieses Sekret jetzt nicht in einer deutlich gerandeten Vakuole, sondern diffus im Sarc liegt, erkennt man seine Anwesenheit nur an seiner Färbung (P, E). Die Zellen liegen derart zwischen die des Typus B eingekleilt, daß ein Austritt ihres Sekrets jetzt ganz unmöglich erscheint. Nach dem Enddarm zu ändert sich dann das Aussehen der Epithelwand allmählig, um in der hinteren Mitteldarmpartie folgendes Verhalten zu zeigen.

Die Zellen B haben auch hier noch numerisch das Übergewicht, sind aber in viel weniger lebhafter Tätigkeit. Überall ist ein deutliches Rhabdorium entwickelt, das mit seiner Basalkörnerreihe und der inneren Körnerreihe bei Eosinfärbung besonders schön erkennbar wird. Die Körnerreihen sind durch Eisenhämatoxylinschwärzung mit größter Schärfe hervorzuheben. Zwischen dem zentral oder näher der Basis gelegenen Kern, der nur einen schwachen oder gar keinen Hof und meistens gleichmäßig verteilte Chromatochondren besitzt, ist eine sehr reichliche, die Linen verdeckende Sekretkörnchenmasse dem Sarc eingelagert. Die Zellen sind basalwärts in der Regel nicht auffallend verschmälert und in der basalen Hälfte ziemlich körnchenarm. Die Zellen des Typus A befinden sich überwiegend im Zustande der Fig. 4d, also in der Sekretentleerung begriffen.

Aus diesem Zustande des Darmepithels nach 48stündigem Hungern ergibt sich, daß die Sekretion nicht durch die Aufnahme neuer Nahrung, sondern durch den Hunger hervorgerufen wird; Hunger im Sinne von Nahrungsmangel im Darm. Zum Vergleich wird der Zustand des Darms der Raupe, die nach stundenlangem Fasten Nahrung aufgenommen hat, von Interesse sein.

Übrigens sei noch bemerkt, daß die peritrophische Membran sich erhalten hat und daß die Sekretmasse zwischen ihr und der Darmwand nicht größer ist, als in früheren Stadien. Da aber die Sekretbildung während der Hungerperiode nie ganz ruht, muß das sich ansammelnde Sekret durch die peritrophische Membran auf dem Wege der Osmose hindurchgetreten sein; sonst müßte es in auffallender Masse außerhalb derselben angetroffen werden.

Stadium 9.

Bei einer Raupe, welche drei Stunden gehungert hatte und während der Nahrungsaufnahme fixiert worden war, fand ich den Darm in folgendem Zustande:

In der vorderen Darmhälfte ruht die Sekretion vollständig, d. h. es werden weder Sekretkugeln noch diffuse Sekretmassen aus den Zellen in das Lumen entleert. Die Zellen B haben die Gestalt, welche in Fig. 4a dargestellt ist, die des Typus A verhalten sich wie die Zellen der Fig. 3 oder 2b. Außerhalb der peritrophischen Membran findet sich Sekret in geringen, zwischen der Nahrung in erheblichen Mengen. Das numerische Übergewicht ist auf seiten der Zellen B.

In der hinteren Darmhälfte findet man noch vereinzelte Sekretkugeln. Die Zellen B sind in dem Fig. 1, rz oder in dem Fig. 4a dargestellten Zustände, ganz hinten entsprechen sie der Fig. 4c, also teils ruhen sie, teils stehen sie vor der Sekretabstoßung; nur ganz wenige Zellen des hinteren Darmendes schnüren noch kleine Blasen ab und ihr Stäbchensaum hat stellenweise die Beschaffenheit, welche Fig. 2d veranschaulicht.

Die Zellen A befinden sich fast durchweg im Zustande des Sekretaustrittes (cf. Fig. 4d, Fig. 1b, Fig. 2f); auch hier sind die Zellen B den Zellen A der Anzahl nach erheblich überlegen.

Stadium 10.

Die Raupen, die nach 48stündigem Fasten gefüttert und fixiert wurden, als sie freiwillig die Nahrungsaufnahme unterbrachen, d. h. im Augenblick der Sättigung, zeigten bei der Sektion einen prall gefüllten Kropf, während der Inhalt des Mitteldarms hauptsächlich in die hintere Darmhälfte übergetreten war.

Auch hier sprechen die Befunde nicht gegen die Auffassung, daß die Sekretion der Nahrungsaufnahme vorangeht, denn der Mitteldarm enthält noch allein Nahrungsreste, während die neu aufgenommene Nahrung sich ausschließlich im Kropf befindet. Ferner sahen wir früher, daß die Sekretkugelbildung nur einen ganz geringen Umfang annimmt, wenn die Ernährung normal fortgeht; eine größere Ausdehnung gewinnt sie nur dann, wenn die Nahrungsaufnahme längere Zeit unterbrochen wird, ein Fall, welcher in der Natur nur ganz ausnahmsweise eintreten dürfte.

In der vordersten Darmpartie trifft man Sekretkugeln überhaupt nicht mehr an. Die Zellen des Typus B befinden sich in Ruhe, lassen die beiden Basalkörperreihen nicht überall mit Sicherheit erkennen und besitzen einen auffallend kurzen Stäbchensaum, der nur ganz vereinzelt das Aussehen der Fig. 2d zeigt. Der Kern hat überall einen großen Ringhof. — Die Zellen A haben ihr Sekret entleert, das besonders zwischen den Stäbchen gehäuft und an seiner intensiv gelben (P) Färbung sicher erkennbar ist. In der Entleerungsphase aber finde ich hier keine dieser Zellen mehr. Alle zeigen die früher dargestellten Zustände. (Fig. 2b, 3), welche auf den Austritt ihres Sekretes folgen.

Weiter hinten fehlt der Stäbchensaum an den Zellen B und da er vorn auffallend kurz erscheint und die dem vorderen Darmende angehörigen Zellen zuerst in die verschiedenen Phasen geraten, spricht dieser Befund dafür, daß der Stäbchensaum bei reichlicher Sekretbildung zerstört und nach eingetretener Ruhe wiedergebildet wird.

Je weiter man den Darm nach hinten verfolgt, um so mehr Sekretkugeln treten auf; aber nur vereinzelt werden sie noch im Zusammenhang mit den Zellen B gefunden. Bis über die Mitte der Darmlänge hinaus sind die Zellen A nicht im Zustande der Sekretion. In der hinteren Darmhälfte sieht man dagegen vielfach noch eine reichliche Sekretkugelbildung und die Blasen noch im Zusammenhange mit ihren Zellen. — In keinem anderen Zustande des Tieres sah ich die Zellen A so stark zurücktreten, wie in den vorliegenden Därmen. Sie fehlen scheinbar auf weite Strecken ganz und wo sie vereinzelt oder in größerer Anzahl in der hinteren Darmhälfte auftreten, zeigen sie die letzte Phase der Sekretentleerung, welche durch die Fig. 4d und 2f veranschaulicht wird. In allen Zellen der hinteren Darmhälfte sind mehr ungehöfte Kerne mit gleichmäßig verteiltem Chromatin anzutreffen, als gehöfte mit zusammengeballtem färbbarem Inhalt.

Wo der Zelltypus A auf größere Strecken zu fehlen scheint, ist er dennoch vertreten; aber weil die Zellen vollständig sekretleer sind, nehmen sie im wesentlichen die Gestalt und den Sarcbau der Zellen B an und können durch die Färbung nicht mehr hervorgehoben werden; aber erkennbar bleiben sie trotzdem noch an ihrem kleineren, mehr basal gelegenen Kern und ihrer im Ganzen schlankeren Form.

Stadium 11.

Die Raupen hatten 24 Stunden gehungert und wurden dann an frische Euphorbien gesetzt. Sie frasssen zwei Stunden lang ohne Unterbrechung und wurden im Augenblick der Sättigung (2 Stunden nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme) fixiert.

Wäre die Annahme zutreffend, daß die Sekretion durch die Aufnahme neuer Nahrung, etwa durch deren Reizwirkung auf die Darmwand hervorgerufen werde, so müßte in den vorliegenden Därmen eine reichliche Sekretentleerung beobachtet werden. Aber gerade das Gegenteil ist der Fall. Nur ganz wenige Zellen der vorderen Darmhälfte bilden Sekretkugeln aus und von den Zellen A zeigt keine einzige den Sekretaustritt.

Der Kern der Zellen B ist durchweg gehöft, der der Zellen A durchweg ungehöft. Stäbchensaum und einfache (seltener doppelte) Körnerreihe sind deutlich entwickelt, die Körnerreihe oft durch eine nicht in Körner auflösbare Membran vertreten. — In der hinteren Darmhälfte sind die Zellen A teils in der letzten Phase der Sekretentleerung, teils ganz frei von Sekret u. auch ohne Vakuolen. Der Kern der meisten Zellen (A und B) ist ungehöft und komparativ klein. Die Zellen B sind vielfach körnchenarm und vorwiegend im Zustande (Fig. 1, rz) der Ruhe (Resorptionszustand ?). Streckenweise indessen ist ihr Oberflächensark reich gekörnelt, bisweilen auch das basale Plasma. Eine ähnliche Körnelung mit der gleichen Färbbarkeit findet sich auch in den sekretleeren Zellen A, welche durch ihre kleineren mehr basal gelegenen Kerne und ihre schlankere Form unterscheidbar bleiben. Der Stäbchensaum zeigt streckenweise die in Fig. 2d dargestellte Beschaffenheit.

Stadium 12.

Raupen haben 24 Stunden gehungert, 2 Stunden lang gefressen, darauf eine halbe Stunde ohne Nahrungsaufnahme.

Vordere Darmhälfte: Zellen B mit sehr reich gekörntem Sarc, fast durchweg gehöfteten Kernen. Doppelte Körnerreihe meist deutlich. Sekretion von körnchenfreien Kugeln (Fig. 2d) streckenweise lebhaft. Abschnürung der ersten Kugeln mit körneligem Inhalt, diese noch überall mit den Zellen in Verbindung.

Zellen A: Kein Sekretaustritt. Ungehöftete Kerne durchweg basal, meist große Vakuole mit homogenem Randbelag und meist größtenteils scheinbar leer.

Hintere Darmhälfte: keine oder nur ganz beschränkte Sekretkugelbildung der Zellen B; gehöftete Kerne. — Zellen A: letzte Phase der Sekretentleerung, Kerne ungehöft, vorwiegend zentral.

Hungerzustand beim Beginn der zweiten Hungerperiode.

Stadium 13.

Raupen 24 Stunden gehungert, nach Sättigung eine Stunde nach der Nahrungsaufnahme:

Vordere Darmhälfte: Zellen B: nur am vordersten Darmende Sekretkugelbildung. Kerne gehöft. Sarc körnchenreich, am stärksten in den Zellen des vorderen Endes. Rhabdorium und doppelte Körnerreihe deutlich vorhanden.

Zellen A: ohne Sekretaustritt, Kern basal, gehöft oder ungehöft. Große Vakuole meist im Zustande Fig. 2a und b.

Hintere Darmhälfte: Zellen B wie vorn. Vereinzelte ältere Sekretkugeln im Darmlumen. — Zellen A: letzte Sekretionsphase (Fig. 4d, 2f), Kerne ohne Hof, von der Zellbasis mehr oder minder weit, stets aber etwas abgerückt. Sarc in manchen Zellen ganz sekretleer, mit basophilen Körnchen.

Stadium 14.

Es ist eine allen Züchtern bekannte Erfahrung, daß nahezu erwachsene Raupen, wenn man ihnen die Nahrung entzieht, sich zur Verpuppung anschicken, welche normalerweise erst erfolgt wäre, nachdem das Tier noch einige Zeit, oft einige Tage gefressen hätte. Die vorliegenden Raupen wurden in diesem Zustande vorzeitiger Vorbereitung zur Verpuppung konserviert.

Der Darm einer Raupe, welche, während der Nahrungsaufnahme isoliert, 20 Stunden ohne Nahrung blieb, ist insofern interessant, als er zeigt, daß nur bei dem Übergang in das Puppenstadium der Darm alle Nahrungsreste ausstößt und daß bald nach dieser Entleerung die Abstoßung der larvalen Epithelzellen im Zusammenhange beginnt, verursacht durch die starke Vergrößerung, welche die Regenerationszellen zu dieser Zeit erfahren. Aber auch die Beschaffenheit des dem Untergange geweihten larvalen Epithels ist von Interesse, daher dies Stadium hier eingehend beschrieben werden soll.

Die früher unscheinbaren zerstreut gelegenen Regenerationszellen (Fig. 1, rg) haben sich erheblich vergrößert (Fig. 6a, rg), jedoch findet eine Vermehrung derselben nicht statt. Teilweise berühren die Seitenwände dieser Zellen einander schon, vielfach aber sind sie noch durch die lang ausgezogenen basalen Enden der Epithelzellen von einander getrennt. Die heranwachsenden Regenerationszellen drängen die Epithelzellen basal nicht nur auseinander, sondern schieben sie auch gruppenweise vor sich her gegen das Darmlumen. Dabei zerreist schließlich das basale Linom der Epithelzellen und hängt nur noch durch vereinzelte Fäden mit den Regenerationszellen zusammen. Diese letzteren haben jetzt ein ganz anderes Aussehen gewonnen. Eine sehr zarte Membran umschließt den oblongen Zellkörper, der ein nur sehr schwach entwickeltes Linom enthält. Am auffallendsten sind diese Zellen durch die reichliche Anhäufung kugliger basophiler Körnchen von beträchtlicher Größe charakterisiert, welche in ziemlich lockerer Lagerung das mit kleineren Körnchen nicht ganz ausgefüllte und sonst durchaus ungefärbte Sarc ausfüllen. Der basal gelegene Kern besitzt eine deutliche Membran und zwischen dieser und dem zu einem mehr oder minder dichten Klumpen zusammengeballten Chromatin, einen ungefärbten Ringhof. — Aus Vorstehendem ist zu ersehen, daß sich bei *D. euphorbiae* die Regenerationszellen etwas anders verhalten, als bei *M. castrensis*.

An der Oberfläche des Epithels ist der Zusammenhang seiner Zellen nirgends unterbrochen und alle Zellen tragen den wohlentwickelten Stäbchensaum mit der äußeren und inneren Basalkörnerreihe; jedoch ist die innere Körnerreihe auch vielfach nicht erkennbar (Fig. 6a, rh, bk). An vielen Stellen gewinnt man jetzt den Eindruck eines vollkommen homogenen Epithels mit nur einer Zellart und diese charakterisiert sich durch den Inhalt ihrer Vakuolen als der Zelltypus A. (Fig. 6a, gelb, Pikrinsäure). Auch die verhältnismäßig kleinen mehr basal gelegenen meist schwach gehöfsten Kerne kennzeichnen sie als solchen. Man gewinnt also zunächst den Eindruck, als bestehe jetzt das ganze Epithel nur noch aus diesen Zellen (A), während die Zellen B stellenweise auf den ersten Blick kaum noch erkennbar sind, aber bei eingehendem, vergleichendem Studium der verschiedenen Darmpartien regelmäßig noch mit voller Sicherheit nachgewiesen werden können (Fig. 6a, violett). Sie sind oft so stark zusammengepreßt, daß ihr sehr verengerter Stiel zunächst aussieht, wie die Grenze zwischen zwei vakuolenthaltigen Zellen (A). Aber wenn man diesen Stiel oberflächenwärts verfolgt, so verbreitert er sich hier plötzlich und stark und dieser Zellteil hat durchaus das Aussehen, welches die Oberflächenpartie der Zellen B in bestimmten Stadien zeigt. Es ist entweder sehr arm an körneligen Einlagerungen und läßt die Sarcolinen als Träger der Körnchenreihen und des Stäbchensaumes sehr deutlich erkennen, oder das Gerüst ist durch die Körnelung mehr oder minder stark verdeckt. Ferner sieht man den meistens gehöfsten Kern in den stielförmig verengten Zellkörper eingeschaltet liegen, ohne daß jedoch der Kern von der Kompression der ganzen Zelle mitbetroffen wäre. Unter

Beachtung dieser großen Kerne läßt sich leicht konstatieren, daß die Zellen B die Zellen A der Anzahl nach sogar noch etwas überwiegen, wenngleich sie infolge ihrer weitgehenden Kompression an Masse sehr stark zurücktreten und nur einen ganz beschränkten Raum einnehmen. Es sind also wie in allen untersuchten Zuständen des Darms auch hier noch beide Zellarten vertreten; beide erscheinen aber, da die Darmfalten sich ausgleichen und damit die zur Verfügung stehende Fußfläche stark verkleinert wird, derart gegeneinander gepreßt, daß sie, dem Seitendruck nachgebend, ihre Hauptaxe verlängert, ihre Nebenachsen verkürzt haben und somit viel schlanker geworden sind, als früher. Das gleiche Verhalten konnte bei *M. castrensis* konstatiert werden. Ein Sekretaustritt ist an keiner Zelle mehr zu bemerken, und freie Sekretkugeln trifft man in sehr geringer Anzahl noch hier und da in Darmlumen an.

In der hinteren Darmhälfte dagegen, wo die Regenerationszellen noch in weiteren Abständen von einander liegen und im allgemeinen einen dichter gehäuften und meist noch sehr feinkörneligen basophilen (H) sowie oft in einigen kleinen Vakuolen schwach eosinophilen feinkörneligen Inhalt besitzen, wo infolge der noch persistierenden stärkeren Faltung der Darmwand die Zellen des Epithels überall die Regenerationszellen wie früher zwischen sich fassen und nirgends gegen das Darmlumen vorgeschoben sind, wird ein Austreten des diffusen intensiv gelb (P) gefärbten feinkörneligen Sekrets der Zellen A noch vielfach beobachtet (Fig. 6b).

Der vollkommen nahrungsleere Darm enthält noch die peritrophische Membran. Sie wird also nicht gleichzeitig mit dem Darminhalt entleert.

Stadium 15.

Die noch unverfärbten, lebhaft umherwandernden Raupen nehmen keine Nahrung mehr an. Der Darm ist vollkommen nahrungsleer und mit großblasigem Schaum gefüllt, welcher unter Zuhilfenahme verschluckter Luft aus dem Sekret hergestellt worden sein dürfte. Zustand vor der normalen Verpuppung.

In der vorderen Darmhälfte gleicht das Bild im wesentlichen der Figur 6a, nur ist die Faltung, die zunächst nur zur Verkürzung des Darms führt, noch sehr stark, ihr Ausgleich und damit die Abhebung des Epithels hat noch nicht begonnen und die Regenerationszellen sind noch beträchtlich kleiner und liegen weiter auseinander, als in dem vorbeschriebenen Stadium. Immerhin hat aber die progressive Entwicklung der Regenerationszellen schon begonnen, wie an ihrer Größenzunahme und veränderten Beschaffenheit und Färbbarkeit ihres Sarcos deutlich zu erkennen ist. Ihre Kerne besitzen einen großen Ringhof und zusammengeballtes Chromatin. Der Bau des Sarcos ist noch körnelig-vakuolär und größere basophile Einschlüsse in Gestalt kugiger Körnchen fehlen noch fast überall.

Die Zellen A lassen hier und da noch ihr Sekret austreten und die Sekretkugelbildung der Zellen B wird an vereinzelten Stellen

in geringem Umfange ebenfalls noch beobachtet. Wir haben hier also ein früheres Stadium der Vorbereitung zur Verpuppung vor uns, an welches sich das Verhalten des hinteren Darmendes (Fig. 6b) und weiterhin das des vorderen Darmendes (Fig. 6a) des vorher beschriebenen Zustandes (Stadium 14) anschließen. Eine so starke Zusammenpressung vornehmlich der Zellen B, wie in diesen Stadien (Fig. 6) finden wir hier noch nicht. In der hinteren Darmhälfte begegnet man fast demselben Bilde, wie in Fig. 6b, doch besitzen fast alle Zellen A den Oberflächenporus und lassen ihr Sekret in das Darmlumen einfließen. Die Sekretkugeln der Zellen B, welche noch hier und da in ziemlich erheblicher Anzahl in Bildung begriffen sind, enthalten selten körnelige Massen, erscheinen in der Regel leer (mit wässriger Flüssigkeit gefüllt). Auch hier liegen die Regenerationszellen noch in weiten Abständen von einander.

Stadium 16.

Die Raupen wurden während der Häutung zwischen der vorletzten und letzten Larvenperiode konserviert, also zu einer Zeit, in welcher normalerweise keine Nahrung aufgenommen wird. Während dieser natürlichen Hungerperiode, von welcher mir übrigens nicht alle Stadien zur Verfügung standen, finde ich den Darm wider Erwarten nicht nahrungsleer. Daraus ergibt sich, daß eine vollständige Entleerung des Mitteldarms nur vor der Verpuppung stattfindet.

Eine totale Abstoßung des Epithels unterbleibt während dieser Häutung ganz sicher, und ich vermochte hier ebensowenig, wie in irgendeinem der beschriebenen und nicht beschriebenen Därme einzelne, aus dem Epithelverbande ausgestossene Zellen nachzuweisen, welche ich bei *M. castrensis* gefunden habe. Wenn also überhaupt einzelne Zellen ausgestossen werden, so kann dies nur in ganz geringem Umfange der Fall sein. Somit wäre die Möglichkeit, deren Tatsächlichkeit hier nicht bewiesen werden kann, gegeben, daß ein großer Teil der larvalen Zellen während der ganzen Dauer des Larvenzustandes erhalten und funktionsfähig bleibt. Die Vorgänge im Mitteldarm während der Häutung würden dann überhaupt keinen regenerativen Charakter mehr tragen, sondern es würde sich ausschließlich um ein Wachsen der Darmwand handeln, welches durch Vermehrung ihrer Zellen zustande kommt, nicht aber so, daß die Epithelzellen sich teilen, sondern ausschließlich durch das Einrücken embryonaler (Regenerations-) Zellen in den Epithelverband unter gleichzeitiger Umwandlung der Regenerationszellen in funktionierende Zellen beider Arten. Die Anzahl der Regenerationszellen war stellenweise bei den von mir untersuchten Objekten so erheblich, daß man ihre Vermehrung durch Teilung wohl annehmen darf. Teilungsfiguren vermochte ich jedoch nicht aufzufinden.

Das Epithel zeigt keine Spur von Degeneration, ja seine Funktion wird während der Häutung nicht einmal vollständig unterbrochen. Im vorderen Darmabschnitt gleichen die Zellen B am meisten dem in Fig. 1, rz dargestellten Zustande, den ich als Ruhezustand auffasse.

Der Kern ist gehöft oder ungehöft. Das Rhabdorium besitzt nur eine Basalkörnerreihe, unter welcher eine meist schmale oberflächliche Körnchenzone liegt. Das Gerüst der basalen Zellhälfte ist von dichter Beschaffenheit und mehr oder minder mit Körnchen belegt, das der anderen Zellhälfte locker und maschig, arm an Körnchen. Die Sekretkugelbildung ruht nicht ganz, ist sogar an manchen Stellen ziemlich lebhaft, aber die in die Blasen entleerten Körnermassen sind fast durchweg nur sehr gering und oft fehlen Körner in der Blase ganz, in welche jedoch vielfach Linomteile hineinragen und auch abgeschnürt werden. (cf. Fig. 5). — Die Zellen A stoßen kein Sekret aus. Die großen Vakuolen, welche sie in der Regel enthalten, haben eine homogene Randschicht, selten körniges Sekret in größerer Masse und meist einen Hohlraum, welcher im Leben wässrige Flüssigkeit enthalten dürfte. (cf. Fig. 2a, b). Namentlich in der hinteren Darmpartie findet man auch auffallend zahlreiche Zellen, welche sich als dem Typus A angehörig durch die Lage und geringe Größe ihres Kerns erweisen, übrigens aber keine Spur von acidophilem (P) oder eosinophilem Sekret enthalten, und hinsichtlich ihres Linoms sich ebenso verhalten, wie die Zellen B. Ob es sich in diesen Zellen um solche handelt, welche nach der Sekretionsphase in ein vollständig sekretfreies Ruhestadium eingetreten sind, oder um jugendliche, aus den Regenerationszellen hervorgegangene Elemente, vermag ich mit Bestimmtheit nicht anzugeben.

Am hinteren Darmende finde ich sowohl die Zellen A als auch die Zellen B in ansgiebiger Tätigkeit. Die Zellen A wiederholen hier vorwiegend die Zustände der Fig. 1b (seltener) 2f, e (häufig), 4d. Daß hier nicht nur der Austritt des acidophilen Sekretes (A) sondern auch die Sekretkugelbildung ausgiebig ist, dürfte damit zusammenhängen, daß jetzt im Epithel reichlicher Raum vorhanden ist, welcher nicht nur den Regenerationszellen das Eindringen zwischen die funktionierenden Zellen gestattet, sondern auch eine gleichzeitige Füllung aller Zellen mit Sekret zuläßt. Die früher beschriebenen Zustände dagegen berechtigen zu der Auffassung, daß zuerst die Zellen B in die Sekretionsphase eintreten und dabei so voluminos werden, daß sie die Zellen A zurückdrängen, die dann ihrerseits erst zur Funktion gelangen, indem sie die zur Ruhe kommenden Zellen B durch ihren Turgor zusammenpressen.

Stadium 17.

Nach der Häutung, noch bevor das Tier die erste Nahrung aufgenommen hat, finde ich den Darm in folgendem Zustand:

Vordere Darmhälfte: Im Darmlumen außen von der peritrophischen Membran, welche sich während der Häutung im Darm erhält, liegen zahlreiche Sekretkugeln, welche auf eine lebhafte Tätigkeit der Zellen B hinweisen, die noch fortfahren, Blasen abzuschnüren. Ihr Zustand entspricht dem in Fig. 5 dargestellten, also dem der Raupe nach 48-stündigem aufgezwungenem Fasten. Die Zellen A sind stark zurückgedrängt, lassen kein Sekret austreten und sind auf weitere Strecken

zwischen den anderen Zellen nicht oder nur in weit geringerer Anzahl nachweisbar. Die Kerne der Zellen B sind gehöft, die der Zellen A ungehöft. Ganz am vorderen Darmende finde ich vereinzelte mit ihrem Kern aus dem Epithelverbande ausgestoßene Zellen, die jedoch in der ganzen übrigen vorderen Darmhälfte fehlen. Der Darm enthält nach wie vor von der peritrophischen Membran umschlossene reichliche Nahrungsreste.

In der hinteren Darmhälfte ruht die Sekretkugelbildung, die Blasen liegen durchweg frei im Lumen, umgeben von dem Sekret der Zellen A, welche in lebhafter sekretorischer Tätigkeit begriffen sind (Fig. 7). Bei Färbung mit Azur und Eosin sind die zentralen Sekretmassen innerhalb der Zelle (Fig. 7, ks) in der Regel blau, die peripherischen (Fig. 7, hs) rot gefärbt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Folgenden soll versucht werden, ein zusammenfassendes Bild der Sekretionsvorgänge zu geben, soweit sich ein solches aus den verschiedenen untersuchten und größtenteils vorstehend beschriebenen Zuständen des Darmepithels gewinnen läßt.

Geht man von der normal ernährten Raupe während der Nahrungsaufnahme aus, um im Anschluß daran das Verhalten des Darms solcher Raupen zu untersuchen, welchen die Nahrungsaufnahme verschieden lange Zeit verwehrt wurde, so stellt sich der Sekretionsverlauf in folgender Weise dar: Die Zellen B befinden sich in dem der Sekretkugelbildung folgenden Ruhezustand und an ihrer Oberfläche findet sich eine Körnchenzone (Sekret); ihr Kern besitzt keinen Ringhof; oder die Körnchenzone fehlt noch und der Ringhof am Kern ist vorhanden. Das Sarc der Oberfläche ist netzig und körnchenarm. Der Sekretionsprozeß dieser Zellen geht also der Nahrungsaufnahme voraus, sonst müßten jetzt, während der Nahrungsaufnahme, Sekrete ausgeschieden werden. An den Zellen A, welche Frenzels „Schleimzellen“ und Leydig's „einzelligen Drüsen“ entsprechen, und außer bei den Larven der Lepidopteren bei *Cetonia aurata*, *Dermestes*, *Gryllotalpa*, *Aeschna*, den Ephemeren und Myriopoden (Balbiani) nachgewiesen sind, wo sie vielfach auch als Becherzellen bezeichnet wurden, werden dagegen verschiedene Sekretionsphasen beobachtet. Ihre Kerne verhalten sich verschieden, so daß man zwar eine Veränderung in ihrem Aussehen mit aller Sicherheit konstatieren kann, jedoch nichts bestimmtes darüber erfährt, ob und inwiefern die betreffende Form des Kerns mit bestimmten Vorgängen bei der Sekretbildung und -Entleerung in constantem Zusammenhange stehe. Die Phase des Sekretaustrittes dieser Zellen (A) folgt also der Sekretkugelbildung der Zelle B nach. Die Sekretion der Zellen B ruht während der nächsten halben Stunde völlig, doch wird eine Anreicherung an Sekretkörnchen im Zellsarc beobachtet, während die Sekretion der Zellen A nicht nur fortduert, sondern der Sekretaustritt noch ausgiebiger wird. — Nach einer Stunde läßt das Benehmen der Raupen erkennen, daß sie schon von

heftigem Hunger gepeinigt werden. Freiwillig wurde nach meinen Beobachtungen wenigstens am Tage die Nahrungsaufnahme niemals so lange unterbrochen, mit Ausschluß der Häutungsperioden. Die Zellen A haben in der vorderen Darmhälfte die Sekretion eingestellt und befinden sich in den früher beschriebenen Zuständen nach dem Sekretaustritt (Stadium 3). In der hinteren Darmhälfte tritt dagegen das Sekret noch aus einer Anzahl von Zellen aus. Die Zellen B der vorderen Darmhälfte haben ihre Sekretkörner beträchtlich vermehrt und neben den kleinen treten große basophile Körner auf. Ferner kennzeichnet sich der Beginn des Hungerzustandes durch eine stellenweise eintretende Sekretion, welche sich durch die Kleinheit der Bläschen und deren Armut an Körnchen auszeichnet. Der Inhalt dieser Sekretblasen oder -kugeln dürfte der Hauptmasse nach aus wasserlöslichen, nicht gerinnbaren Substanzen bestehen. In der hinteren Darmhälfte beginnt die Sekretkugelbildung gerade erst. Das Verhalten beider Zellarten lehrt also, was sich weiterhin auch bestätigt, daß zuerst die Zellen im vorderen Darmabschnitt in eine bestimmte Sekretionsphase eintreten und nach dem After zu später sukzessive die Zellen in die gleiche Sekretionsphase geraten. Das hängt jedenfalls damit zusammen, daß die frische Nahrung zuerst dem vorderen Mitteldarmabschnitt zugeführt wird. Sie passiert dann langsam den Darmtraktus, da dieser beständig mit Nahrung straff gefüllt bleibt und auch bei langem Hungern nicht entleert wird. Wird durch den Austritt des Kotes der Darm vorn wieder aufnahmefähig, so setzt eine neue, an seinem vorderen Ende beginnende Sekretbildung ein, und zwar auch dann, wenn die Nahrungszufuhr unterbleibt, also nicht direkt durch die neue Nahrung veranlaßt, sondern durch die eintretende geringere Füllung des Darms.

Nach $1\frac{1}{2}$ Stunde (Stad. 4) geben die Tiere ihren gesteigerten Hunger schon durch Benagen von Fließpapier kund, welches mit Euphorbiensaft imprägniert ist. Die Zellen B verhalten sich zunächst so, als habe eine Nahrungsaufnahme stattgefunden, d. h. sie fahren nicht fort, Sekretkugeln zu bilden. Dabei ist zu bemerken, daß normalerweise wohl niemals alle Zellen B gleichzeitig in die Sekretionsphase eintreten, daß also der Bedarf an dem von ihnen produzierten Sekret durch die Tätigkeit einer geringeren Anzahl von Zellen gedeckt werde. In dem vorliegenden Stadium aber dürfte die Sekretion doch in ihrer auffallenden Dürftigkeit durch den Hungerzustand erklärt werden müssen. — Auch für die Zellen A sollte man einen starken Sekretaustritt erwarten, der aber ebenfalls nur in geringem Umfange eintritt und aus demselben Grunde bei den meisten Zellen unterbleiben dürfte, aus welchem die Sekretion der Zellen B nur sehr spärlich ausfällt. In der hintersten Darmpartie steht die Sekretion noch unter dem Einfluß der teilweisen Entleerung des Darms, welche zeitlich schon früher die Aktion der Zellen des vorderen Darmabschnittes hervorgerufen hat. Daß auch diese Zellen nicht durch den Zutritt neuer Nahrung aktiviert werden, geht daraus hervor, daß ja neue Nahrung dem Darm garnicht zugeführt worden ist, ja nicht einmal die zuletzt aufgenommene

Nahrungsmasse bis zu diesem Darmabschnitt vorgerückt ist, sondern noch in der vorderen Darmpartie liegt; denn das Analwärtsrücken des Darminhaltes erfolgt nur nach Maßgabe der Kotentleerung und der Neuaufnahme der Nahrung, welche beide während der Hungerperiode nach einmaliger Kotentleerung unterbleiben.

Nach zwei Stunden (Stadium 5) setzt eine erneute Sekretentleerung ein, welche mit Rücksicht auf die Zellen B diesmal einen größeren Umfang annimmt, ohne jedoch alle Zellen zu betreffen. Die Zellen A lassen ihr Sekret noch nicht austreten. Ihre Sekretion pflegt ja der der Zellen B erst zu folgen. In der hinteren Darmpartie aber stehen sie noch zum Teil in der Entleerungsphase und hier ist die Sekretkugelbildung der Zellen B erst in den beginnenden spärlichen Anfängen begriffen.

Nach $2\frac{1}{2}$ stündigem Fasten (Stadium 6) sehen wir die Sekretionsphase wieder in die Ruhephase übergehen und nach $3\frac{1}{2}$ Stunden (Stadium 7) ist eine lebhafte sezernierende Tätigkeit der Zellen B in der vorderen Darmpartie eben im Abnehmen begriffen und schreitet nach hinten vor. Die Sekretkugelbildung ist so reichlich, wie ich sie bei normal ernährten Raupen zu keiner Zeit angetroffen habe. Die Sekretentleerung der Zellen A beginnt im vorderen Darmabschnitt gerade, also auch hier wieder im Anschluß an und nach der Sekretkugelbildung.

Die folgenden Hungerstadien ergeben immer wieder dieselben Bilder, abwechselnde Sekretions- und Ruhephasen stets am vorderen Darmende beginnend und nach hinten vorschreitend. Sie werden daher nicht weiter beschrieben. Ich ließ die Tiere im Maximum 48 Stunden hungern. Um sicher Därme zu erhalten, in welchen die Vorbereitungen zur Verpuppung noch nicht begonnen haben, tut man gut, die Raupen bald nach der zwischen der vorletzten und letzten Larvenperiode stattgefundenen Häutung hungern zu lassen. Denn oft genug ertragen ältere Tiere die Hungerkur nicht, sondern schicken sich zu einer anormalen vorzeitigen Verpuppung an.

Nach 48ständigem Hungern (Stadium 8) fand ich den Mitteldarm noch immer mit Nahrung gefüllt. Keine der zahlreichen bis dahin stattgehabten Sekretionsphasen können also durch die Aufnahme neuer Nahrung direkt hervorgerufen werden sein, denn immer befand sich nur alte, schon vollkommen bis auf die Zellulose aufgelöste Nahrung im Darm. Eine Kotentleerung findet ebenfalls entweder garnicht oder nur sehr spärlich statt. Ob das Hungergefühl die Sekretentleerung veranlaßt oder erst der psychische Ausdruck des Sekretionsvorganges sei, läßt sich natürlich empirisch nicht ermitteln. Bemerkenswert ist auch, daß noch nach so langem Fasten jene grüne Flüssigkeit aus der Mundöffnung austrat, welche die Raupen auf Reize aus ihrem Kropf zu entleeren pflegen; nur war sie nicht, wie bei gesättigten Raupen häufig, mit Nahrungsbissen untermischt.

Die Zellen B sind in ganz außerordentlich lebhafter Tätigkeit, wie sie normalerweise nie zur Beobachtung kommt. Dabei wird aber an dem normalen Fortschreiten der Sekretion von vorn nach hinten festgehalten und immer treten zuerst die Zellen B in Aktion.

Nach Abschluß der Untersuchungen an dieser Reihe wurden zum Vergleich solche Raupen herangezogen, welche nach längerem Hungern zur Nahrungsaufnahme zugelassen und dann einer zweiten Hungerperiode unterworfen wurden.

Bei einer Raupe, welche nach dreistündigem Fasten während der Nahrungsaufnahme konserviert wurde (Stadium 9), müßte in der vorderen Partie des Mitteldarms eine lebhafte Sekretion beobachtet werden, wenn diese durch die Nahrung direkt veranlaßt würde. Davor ist jedoch nicht die Rede. Gerade in der vorderen Darmhälfte ruht die Sekretion vollständig, dagegen verrät der Zustand der hinteren Darmhälfte noch die unlängst beendete Bildung von Sekretkugeln und die Zellen A stehen noch in der Phase der Sekretentleerung.

Andere Raupen wurden nach 48ständigem Fasten gesättigt und untersucht. Der Befund des Stadiums 9 bestätigt sich auch hier. Sekretkugeln fehlen in der vorderen Darmhälfte und die Zellen B ruhen. Die Zellen A haben ihr Sekret entleert und keine befindet sich mehr in der Sekretionsphase. Dabei muß darauf hingewiesen werden, daß diese Sekretentleerung nicht unmittelbar durch die neu aufgenommene Nahrung veranlaßt sein kann, denn diese befindet sich noch im Kropf, ohne schon in den Mitteldarm übergetreten zu sein. — In der hinteren Darmhälfte dagegen findet man noch fortdauernde Bildung von Sekretkugeln, während die Zellen A stark zurücktreten.

Zu demselben Ergebnis führt die Untersuchung von Raupen, welche 24 Stunden gehungert haben und nach der (zwei Stunden beanspruchenden) Sättigung fixiert worden sind (Stadium 11).

Hiermit ist zur Genüge bewiesen, daß die Sekretentleerung in das Darmlumen der Nahrungsaufnahme vorausgeht, die neue Nahrung also bei ihrem Eintritt in den Mitteldarm das zu ihrer Verdauung bestimmte Sekret schon vorfindet. Interessant ist, daß auch da noch normalerweise eine starke Sekretentleerung stattfindet, wo die Raupe vor der Verpuppung keine Nahrung mehr aufnimmt und der Darm vollständig nahrungsleer bleibt (Stadium 15 u. 14.).

Bei der Raupe, welche nach 24ständigem Fasten gesättigt wurde, trat eine halbe Stunde nach der Nahrungsaufnahme (Stadium 12) derjenige Zustand der Darmzellen ein, welcher auf ein erneutes Bedürfnis nach Nahrung schließen läßt und dem Stadium 3 entspricht. Es ist begreiflich, daß nach einer langen Hungerperiode dieser Zustand früher eintritt, als bei normal ernährten Larven. Die folgenden Stadien der zweiten Hungerperiode, von welcher nur Stadium 12 u. 13 kurz beschrieben worden sind, folgen in derselben Weise aufeinander, wie die der ersten Hungerperiode.

Handelte es sich bei den vorbeschriebenen Zuständen durchweg um aufgezwungene Hungerperioden, so lag es nahe, auch die natürliche Periode unterbrochener Nahrungszufuhr in den Bereich dieser Untersuchung zu ziehen, nämlich die Zeit der Häutung. Der Darm bleibt während der ganzen Dauer der Häutung mit Nahrung gefüllt. Die Sekretionstätigkeit (Stadium 16) ruht weder ganz, noch nimmt sie den abnormalen Umfang an, welcher bei künstlichen Hungerperioden

beobachtet wurde. Vor der ersten Nahrungsaufnahme nach der Häutung schen wir eine lebhafte Sekretion beider Zellarten einsetzen, zuerst der Zellen B, dann der Zellen A, welche in der hinteren Darmpartie ihr Sekret mit den kurz vorher gebildeten Sekretkugeln mischen (Fig. 7). Also auch hier geht unter ganz normalen Verhältnissen die Sekretentleerung in das Darmlumen der Nahrungsaufnahme voraus.

Der Sekretionsvorgang und anschliessende Fragen.

Bei der Raupe von *Deilephila euphorbiae* vollzieht sich die Verdauung der Nahrung im Mitteldarm ziemlich schnell, daher die Tiere, mit kurzen Pausen fast fortwährend fressen und in überraschend kurzer Zeit zu ihrer stattlichen Größe heranwachsen. Bei dem kontinuierlichen und normalerweise schnellen Vorrücken der Nahrung von vorn nach hinten und der durch die Untersuchung konstatierten Tatsache, daß die beiden Zellarten sich im Anschluß an eine Phase der Sekretabgabe, welche der Aufnahme frischer Nahrung vorangeht, alsbald zur Produktion neuer Sekretmassen anschicken, wird man zunächst kaum für wahrscheinlich halten, daß die Epithelwand des Mitteldarmes außer der sezernierenden und auflösenden noch eine resorbierende Tätigkeit entfalte. Für diese letztere würden nur die Zellen B in Frage kommen, weil sie normalerweise allem Anscheine nach niemals alle zur Sekretkugelbildung schreiten, sondern immer nur ein Bruchteil derselben während einer Sekretionsphase in Tätigkeit tritt. Die nicht gerade sekretorisch tätigen Zellen können während ihrer Ruheperiode nun möglicherweise resorbierend tätig sein und man würde unter dieser Voraussetzung auch begreifen, warum am Schluß natürlicher und künstlicher Hungerperioden eine so auffallend reichliche Sekretproduktion stattfinden könne: Die Zellen B haben kein resorbierbares Material mehr zur Verfügung, daher sie alle schließlich in die Sekretionsphase eintreten. Die von Kowalewsky, Vangel, Voinow, Cuénot, Sitowski und zuletzt von Metalnikoff vorgenommenen Untersuchungen und Experimente scheinen diese Auffassung sämtlich zu bestätigen. Daß Frenzel in diesen Zellen Fettkugeln gefunden hat, kann ebenfalls zugunsten ihrer Resorptionsfähigkeit angeführt werden. Nun spricht aber das Verhalten der Zellen in den Pausen zwischen den Sekretionsperioden nicht gerade für die Annahme, daß sie sich jetzt im resorbierenden Zustande befinden. Vielmehr beginnt eine allmähliche mit der Bildung einer oberflächlichen Körnerzone einsetzende Anreicherung an körnigem Sekret, welches als solches sicher dadurch nachgewiesen ist, daß es in die Sekretblasen entleert und mit ihnen in das Darmlumen ausgestoßen wird. Nur nach ausgibiger Sekretentleerung findet man die Zellen fast sekretleer, jedoch nur auf kurze Zeit, da alsbald die Produktion neuen Sekretes im Plasma der Zelle beginnt und bis zur Entleerung beständig zunimmt. Man müßte also, da Sekretion und Resorption doch kaum gleichzeitig von derselben Zelle geleistet werden kann, annehmen, daß diese kurze, der Bildung neuen Sekretes voraus-

gehende Zeit genüge, um allen brauchbaren Darminhalt aufzusaugen und an das Blut abzugeben.

Die Zellen B stehen insofern in einem gewissen Gegensatz zu den Zellen A, als bei ersteren die Sekretkörnchenbildung an der Oberfläche des Zellsarcs beginnt und basalwärts vorschreitet, wobei in der Regel die basalen Zellenden sekretfrei bleiben, während in den Zellen A die Sekretvakuole zentral oder basal in der Zelle ihren Ursprung nimmt. In beiden Fällen ist die Lage des Kerns zu der Sekretansammlung die gleiche, denn man findet ihn immer basalwärts von der größten Sekretmasse. Die Zellen A kommen wohl ganz sicher als resorbierende nicht in Frage. Ihr Inhalt wird nicht aus dem Darmlumen aufgenommen sondern in das Darmlumen entleert; und dieser Vorgang läßt sich, da er längere Zeit in Anspruch nimmt, in allen seinen Phasen mit Sicherheit als Entleerung erkennen. Daß der Zustand, in welchem diese Zellen durch eine Öffnung an ihrer Oberfläche mit dem Darmlumen kommunizieren, kein resorbierender sein könne, lehren ja auch die Därme, welche nach langem Hungern resorbierbare Substanzen gar nicht mehr enthalten und in deren Wand trotzdem die Zellen A diesen Zustand der Kommunikation sicher erkennen lassen. Wenn also dem Mitteldarm tatsächlich eine resorbierende Tätigkeit zufällt, welche neben der sezernierenden auch Möbusz annimmt, so dürfte diese ausschließlich von den Zellen B geleistet werden können, und von diesen nur nach der Sekretentleerung und vor oder während der Neubildung des Sekretes.

Verson betont nachdrücklich, „daß alle Elemente“ des Mitteldarms „ohne Ausnahme ihren Inhalt als Sekret ausscheiden“. So weit vermag ich ihn durchaus zu bestätigen. Wenn er aber die Ansicht vertritt, daß sie sich dabei zu offenen Bechern umwandeln, welche ihrerseits nach kurzer Zeit zugrunde gehen und dahinschwinden, so kann ich dem keineswegs beistimmen.

Wo besonders differenzierte Resorptionszellen im Mitteldarm auftreten, wie nach van Gehuchten bei *Ptychoptera contaminata*, wird man an seiner Resorptionsfähigkeit kaum zweifeln dürfen. Ich glaube nicht, daß man bei *D. euphorbiae* die stellenweise isoliert im Epithel auftretenden sehr großen und großkernigen Zellen als spezielle Resorptionszellen deuten dürfe; denn sie sind ganz nach dem Typus B gebaut und außerdem nur in verschwindend geringer Anzahl entwickelt, vorwiegend aber nicht ausschließlich an den einspringenden Querfaltenkanten. Die günstige Position unter dem geringsten Seitendruck dürfte ihre riesenhafte Größe zur Genüge erklären.

Ob bei *D. euphorbiae* sogut wie bei anderen Insekten die Resorption auch in anderen Darmteilen stattfinden könne (Plateau), also jedenfalls nicht ausschließlich auf den Mitteldarm beschränkt sei, würden experimentelle Untersuchungen zu lehren haben: Die resorbierende Tätigkeit des Mitteldarmes läßt sich bei unserem Objekt aus dem Studium des verschiedenen Verhaltens seiner Zellen nicht beweisen, noch auch widerlegen, während Möbusz bei der *Anthrenus*-larve darauf hindeutende Bilder gefunden zu haben angibt.

Bemerkt sei noch, daß die von Frenzel beschriebenen krystallartigen Stäbe in den „Zylinderzellen“ von mir nicht aufgefunden werden konnten. Dieses ihr Fehlen wird um so weniger auf ihre Zerstörung durch die zur Fixierung benutzten Reagenzien zurückzuführen sein, als Frenzel ihre Unzerstörbarkeit durch Essigsäure (verdünnte Salzsäure, Ammoniak und Kalilauge) ausdrücklich hervorhebt.

Bei *Malacosoma castrensis* waren an dem von mir nur beiläufig auf diese Verhältnisse hin geprüften Material ausschlaggebende Daten nicht zu gewinnen, daher ich offen ließ, ob es sich in den Zellen des Typus A um resorbierende oder sezernierende handle. Durch die vorliegende Untersuchung ist diese Frage jetzt dahin entschieden, das die Vakuolenzellen (A) ausschließlich sekretorisch tätig sind.

In meiner Arbeit über *Malacosoma castrensis* suchte ich ferner die Frage vorläufig zu entscheiden, ob wir ein dimorphes Epithel mit zwei verschiedenen Zellarten anzunehmen hätten, oder ob möglicherweise auch ein und dieselbe Zelle alternierend bald die eine (Sekretkugelbildung), bald die andere (Bildung diffusen Sekretes) Funktion leiste, die Zustände A und B also nur verschiedene Zustände derselben Zellart und somit das Epithel homomorph sei. Zu der Ansicht, daß es sich um ein homomorphes Epithel handle, bestimmten mich hauptsächlich solche Bilder, deren richtige Deutung erst bei successivem Verfolgen der verschiedenen Epithelzustände möglich wurde. Dieses irreführende Bild, welches Fig. 17 meiner früheren Abhandlung darstellt, kehrte auch bei *D. euphorbiae* wieder, ohne doch hier zu derselben Auffassung führen zu können, weil eben der Vergleich lehrte, wie die Verhältnisse in Wirklichkeit liegen. Die Vakuolen der Fig. 17 (*M. castrensis*) gehören garnicht den Zellen B an, sondern sind Bestandteile der namentlich basal zusammengedrängten und zwischen den dünn ausgezogenen basalen Teilen der Zellen B gelegenen Zellen A. Die teilweise fadenförmig ausgezogenen Körper der Zellen B täuschen Zellgrenzen vor und dann scheinen die zwischen ihnen gelegenen Vakuolen den Zellen B anzugehören, die (d. Zellen B) sie (d. Vakuolen) in Wirklichkeit zwischen sich fassen.

Verson ist bei seinem eingehenden Studium der Raupen von *Bombyx mori* zu einem Ergebnis gelangt, welches er mit folgenden Sätzen (1905) ausspricht: „Man kann sich der Überzeugung nicht erwehren, daß innerhalb der kurzen Spanne Zeit, welche je einer Altersperiode zukommt, schließlich alle Epithelzellen des Mitteldarmes der Verwandlung zu offenen Tüten unterliegen müssen. Es ist also nicht zulässig, bei der Larve von *B. mori* die sogenannten protoplasmatischen Zellen (meine Zellen B) des Mitteldarmes von den sezernierenden zu trennen und sie als besondere Bildungen bleibenden Charakters anzusehen.“ — Die „Becherzellen“ (meine Zellen A) sieht Verson als die zerfallenden Überreste der tätigen Epithelzellen an. p. 545: „Nach alledem kann ich nur der festen Überzeugung Ausdruck geben, daß in der Larve von *B. mori* die Becherzellen weder permanente und stabile Bildungen darstellen, noch einer solchen Erneuerung fähig

sind, daß ihre ausgetretenen Bestandteile ersetzt und das Aussehen einer unversehrten Zelle wiederhergestellt werden könnte.“

Die vorliegende Untersuchung, veranlaßt durch die mich nicht voll befriedigenden Ergebnisse hinsichtlich dieser Verhältnisse bei *M. castrensis*, läßt keinen Zweifel darüber, daß das Epithel als dimorph anzusehen sei. In der Beschreibung der einzelnen Stadien treten solche Zweifel noch auf und bestehen darin, daß doch wohl eine Umwandlung der Zellen A in die Zellen B angenommen werden müsse, weil oft Epithelstrecken auftreten, in welchen die Zellen B numerisch die andere Zellart auffallend stark überwiegen. Dies kann aber z. T. auf individuelle Verschiedenheit zurückgeführt werden und da, wo dieses Mißverhältnis in verschiedenen Bezirken desselben Darmes beobachtet wird, dürfte es auf folgendem, der Beobachtung in der Tat Schwierigkeiten bietenden Verhalten beruhen: Die Zellen A, welche ihr Sekret vollständig entleert haben, und nicht mehr, wie allem Anschein nach in der Regel, größere oder geringere Massen von Residualsekret enthalten, gleichen in hohem Grade den Zellen B und verschwinden zwischen diesen vollständig, wenn ihr Kern nicht angeschnitten ist, was bei seiner geringen Größe oft vorkommt. Ist aber der Kern getroffen, so charakterisiert er durch seine stets mehr basale Lage und seine die der Kerne des Zelltypus B erheblich untertreffende Größe die ihm zugehörigen Zellen immer mit Sicherheit als die des Typus A. Tatsächlich existiert kein einziger Zustand des Epithels, in welchem eine der beiden Zellarten fehlte oder beide ganz übereinstimmend gebaut wären. Ich halte daher die Umbildung einer Zelle A in eine Zelle B nicht für wahrscheinlich. Allerdings scheint bald die eine, bald die andere Zellart zu überwiegen; aber soweit sich dies aus dem eben Gesagten nicht zur Genüge erklärt, folgt es daraus, daß nur ganz selten beide Zellen sich gleichzeitig in derselben Phase befinden und die gerade am stärksten mit Sekret gefüllte Zellart die andere basalwärts und seitlich zusammendrückt. Wäre Versons Auffassung richtig, so müßten zahlreiche degenerierende Zellen im Darmlumen angetroffen werden, was nicht zutrifft.

Im übrigen stimmen die Befunde an *M. castrensis* und *D. euphorbiae* in vielen Punkten miteinander überein. Daß, wie Mingazzini angibt, die „Schleimzellen“ (Typus A) an die Oberfläche des Epithels wandern, um von hier in das Darmlumen ausgestoßen zu werden, habe ich weder bei *M. castrensis* noch bei *D. euphorbiae* bestätigt gefunden.

Da also meine Untersuchung mich davon überzeugt hat, daß die Zellen A und B zwei konstante Arten repräsentieren, welche nicht durch Umwandlung ineinander übergehen, erscheint es auch berechtigt, sie besonders zu benennen. Für die Zellen B würde ich, da sie bei allgemeiner Verbreitung unter den Insekten ihr Sekret überall in Form einer sphärischen Masse entleeren, den Namen Sphaerocyten vorschlagen, während die Zellen A den schon vielfach gebräuchlichen Namen Becherzellen beibehalten mögen, den man mit „Calyco-cyten“ übersetzen könnte.

Eine Frage, welche noch immer nicht genügend geklärt erscheint, ist die: wie geht die Erneuerung des Larvenepithels während der Larvenperiode vor sich? — Ohne sie für *D. euphorbiae* definitiv beantworten zu können, liefert die vorliegende Untersuchung doch Daten zu ihrer Entscheidung. Zunächst besteht die Unterfrage, ob während einer zwischen zwei Häutungen gelegenen Larvenperiode eine Abstoßung degenerierter Zellen in das Darmlumen erfolge, oder nicht. Ich habe bei *M. castrensis* diese Elimination von Darmzellen in geringem Umfange konstatieren können, wie auch van Gehuchten und Russ sie in ähnlicher Weise beobachtet haben, und ich habe auch bei *D. euphorbiae* meine Aufmerksamkeit diesem Punkte besonders zugewendet, aber in keinem Falle eine Abstossung einzelner Zellen oder größerer Zellkomplexe zu sehen vermocht. Wenn sie doch gelegentlich vorkommen sollte, was ja keineswegs ausgeschlossen ist, so dürfte sie doch immer nur eine verschwindend geringe Anzahl von Zellen betreffen.

Weiter ist dann die Frage zu beantworten, ob eine Zellabstossung und -Erneuerung während der Häutung stattfinde. Ich habe nur das Häutungsstadium untersuchen können, welches zwischen der vorletzten und letzten Larvenperiode liegt, also die der Häutung zur Puppe vorausgehende, im Ganzen drittletzte Häutung des Tieres. Fände hier eine umfangreiche Abstoßung von Epithelzellen in das Darmlumen statt, d. h. eine totale Epithelregeneration, wie sie Möbusz bei der *Anthrenus*- und *Dermestes*-Larve während der Häutung beobachtet hat, so müßte man nach der Häutung, bevor die Nahrungsaufnahme und Kotentleerung wieder begonnen hat, eine größere Menge solcher Zellen im Darmlumen antreffen. Ich fand aber nur sehr wenige freie Zellen, welche dem Darmepithel entstammen mußten, zwischen der Epitheloberfläche und der peritropischen Membran. Schon daß der Mitteldarm während der Häutung nicht entleert wird, deutet darauf hin, daß lebhafte Degenerationsprozesse, wie sie die Häutung zur Puppe begleiten, hier unterbleiben. Wenn es sich erweisen sollte, daß auch während der früheren Häutungen keine umfangreichere Emission degenerierender Zellen statthat, so würden die Zellen der Larve während der ganzen Raupenperiode zum überwiegenden Teil tätig bleiben; und damit wäre zugleich dargetan, daß jede Zelle wiederholt in die Phase der Sekrentleerung eintreten kann, ohne bei einmaliger Tätigkeit zugrunde zu gehen. Ferner beweisen die Därme der Raupen nach langem Fasten, verglichen mit denjenigen, welche nach längerem Hungern Nahrung erhielten, daß alle Zellen wiederholt zur Sekretion schreiten können, ohne zerstört zu werden (gegen Verson). Die reichliche Sekretion, die fast alle Zellen B nach längerer Fastenzeit in Tätigkeit setzte, hindert diese Zellen nicht, während einer zweiten Hungerperiode wiederum ausgiebig und in großem Umfange in Tätigkeit zu treten. Ebenso kann man an den Zellen A beobachten, daß ihr Residualsekret sich immer wieder ergänzt und zum Austritt gelangt oder nach vollständiger Entleerung wieder neu gebildet wird (gegen Frenzel und Verson).

Das Wachstum des Mitteldarms während der Häutung geschieht durch Einschieben neuer Zellen von der Basis her. Diese Ersatzzellen gehen aus den Regenerationszellen hervor, welche zuerst von Basch bei Blatta gefunden und von ihm, wie von Frenzel, Faussek und Visart als Drüsencrypten, seit Oudemans aber von allen neueren Autoren zutreffend als Epithelmutterzellen aufgefaßt worden sind. Da aber während der sich anschließenden Larvenperiode der Darm mit dem ganzen Körper noch sehr beträchtlich an Grösse zunimmt, so scheint mir die Einwanderung von Ersatzzellen während der Häutung zwar besonders lebhaft zu sein, jedoch weniger umfangreich auch während der ganzen folgenden Larvenperiode stattzufinden. Das Gleiche trifft nach Cuénot bei den Orthopteren zu. Teilungen habe ich in Übereinstimmung mit Metalnikoff weder an den Epithelzellen noch an den Regenerationszellen bemerkt; ob sie stattfinden und nur auf die Ersatzzellen beschränkt bleiben oder auch die Epithelzellen betreffen, welche schon sekretorisch tätig waren, würde erst eine spezielle Untersuchung der einzelnen Häutungsphasen zu entscheiden vermögen. Metalnikoff läßt unentschieden, ob man eine amitotische Teilung anzunehmen habe, oder gar keine; im letzteren Falle würden die Regenerationszellen eine allmähliche Verminderung ihrer Anzahl erfahren. Metalnikoff hat ferner einen auffallenden Modus der Regeneration konstatieren zu können geglaubt, darin bestehend, daß in manchen Fällen alle Regenerationszellen eines Haufens an die Oberfläche des Epithels gelangen, um, die alten Epithelzellen ins Darmlumen drängend, sich an deren Stelle zu setzen. Ein ähnliches Verhalten der isoliert liegenden Regenerationszellen konnte ich an meinem Objekt niemals beobachtet.

Daß die Sekretionszellen in dem von Frenzel (und Verson) angenommenen Umfange durch die Sekretion zugrundegehen, kann meine Untersuchung durchaus nicht verifizieren; und die von van Gehuchten an Frenzels Darstellung der Sekretbeschaffenheit und seiner Wirkung sowie der Resorption geübten Kritik kann ich nur beistimmen. — Die zweifellos irrtümlichen Darstellungen des Epithelersatzes von Adlerz und Rouville können hier übergangen werden.

Van Gehuchten hat die Frage erörtert, ob der Stäbchensaum für die sekretorische Funktion der Zellen erforderlich sei oder nicht und sie deshalb gegen Tornier verneinend beantwortet, weil das Rhabdorium, durch die sekretorische Tätigkeit zerstört, während einer Ruhephase nicht neugebildet werden muß. Ich finde dagegen, daß die Neubildung des Stäbchensaumes regelmäßig erfolgt, wenn er, was jedoch nur bei enorm reichlicher Sekretkugelbildung geschieht, zerstört worden ist oder sich wenigstens der Beobachtung entzogen hat. Trotzdem bin ich mit van Gehuchten der Ansicht, daß die Tätigkeit der Zelle, Sekret austreten zu lassen, nicht unbedingt von der Anwesenheit des Stäbchensaumes abhängt; denn weder für die Zellen B (Sphaerocytes), um welche es sich bei van Gehuchten ausschließlich handelt, noch für die Calycocytes läßt sich eine den

Sekretaustritt direkt vermittelnde Tätigkeit der Stäbchen wahrscheinlich machen. Sowohl die Sekretkugeln, als auch das diffuse Sekret schieben bei ihrem Austritt die Stäbchen beiseite, um so in das Darmlumen zu gelangen. Ich wäre noch am meisten geneigt, das Rhabdorium als eine Verkehrung aufzufassen, welche unter allen Umständen einen Weg für das austretende Sekret offen hält, auch dann, wenn der Darminhalt der Epitheloberfläche eng anliegt. Fehlte der Stäbchensaum, so könnte leicht durch die dem Epithel angepreßte peritrophische Membran der Sekretaustritt verhindert werden, während sowohl die Sekretkugeln durch Auseinanderdrängen der Stäbchen Raum gewinnen (Fig. 2d), als auch das diffuse Sekret der Calycocyten, indem es sich zwischen den Lücken der Stäbchen verteilt, immer Gelegenheit hat, die Zelle zu verlassen. Dies wird da ganz besonders deutlich, wo die beiden Wände einer Querfalte derart einander genähert liegen, daß die distalen Enden der Stäbchen einander berühren. Hier tritt das acidophile Sekret trotzdem ungehindert aus und fließt zwischen den Stäbchen, das ganze Rhabdorium durchtränkend, nach allen Seiten auseinander, um an einer freien Stelle in das Darmlumen überzutreten.

Wenn nun diese Erklärung auch für unseren Fall befriedigend erscheint, so ist doch nicht ohne weiteres zu verstehen, warum das Rhabdorium auch bei solchen Tieren entwickelt sei, welche nur flüssige Nahrung aufnehmen (z. B. Nematoden). Diesem Einwurf gegenüber wird man jedoch im Auge behalten müssen, daß die aufgenommene Nahrung eiweißhaltig zu sein pflegt und im Darm gerinnend eine für den Sekretaustritt unter Umständen schon hinderliche Konsistenz annimmt; und wo auch dieser Ausweg versagt, könnte schließlich darauf hingewiesen werden, daß oft Einrichtungen, welche zu einem bestimmten Zwecke erworben wurden, auch dann noch bestehen bleiben und durch Vererbung, jenem biologischen Ausdruck des Trägheitsgesetzes übertragen werden, wenn das Bedürfnis, dem sie entsprechen, nicht mehr vorliegt. Warum in manchen Fällen z. B. nach Metalnikoff bei den Raupen von *Galleria mellonella* der Stäbchensaum ganz fehlt, ist weder von van Gehuchten, noch von meinem Standpunkt aus verständlich.

Wenn van Gehuchten in Übereinstimmung mit Frenzel in dem Stäbchensaum eine Schutzvorrichtung gegen Laesonen von außen sieht, so kann ich dem nicht recht beistimmen. Nach van Gehuchten wird der Stäbchensaum dann überflüssig und kann daher ohne Schaden verschwinden, wenn das Sekret zwischen Darminhalt und Zelloberfläche liegt und diese genügend schützt. Dies ist aber in der Regel der Fall, ohne daß der Stäbchensaum fehlt; und ferner dürfte doch wohl die Epitheloberfläche durch die peritrophische Membran gegen Verletzungen hinlänglich geschützt sein; diese ist nirgends unterbrochen, dünn und nachgiebig und scheidet stets die Nahrung vollkommen ein. Damit soll natürlich nicht bestritten werden, daß dem Rhabdorium auch bei der Resorption eine unterstützende Rolle zufallen kann, wenn tatsächlich, woran kaum zu zweifeln ist, eine

solche im Mitteldarm stattfindet. Wie es das austretende Sekret nach Art eines Schwammes gleichmäßig über die Epitheloberfläche verteilt, könnte es den resorptionsfähigen Nahrungsbestandteilen gegenüber in derselben Weise in Tätigkeit treten und zur schnelleren und sicheren Aufnahme der Nährösung beitragen.

Ich konnte ferner in Übereinstimmung mit van Gehuchten, dem Metalnikoff neuerdings zustimmt, feststellen, daß an den secerierenden Zellen eine präformierte, beständige Öffnung nicht existiert. Bei den Sphärocyten tritt überhaupt eine Öffnung an der Zelle niemals auf; indem die Sekretblase sich abschnürt, schließt sich gleichzeitig die Zelloberfläche wieder, so daß also der Zellinhalt nur mit der Blase, niemals aber mit dem Darmlumen in offene Verbindung tritt. Bei den Calycozyten erscheint die Öffnung erst dann, wenn sie mit Sekret mehr oder minder stark gefüllt sind und wenn die Sekretvakuole mit ihrer distalen Wand zugleich die Zelloberfläche bildet. Diese Vakuolenwand erhält dann einen Porus, wahrscheinlich indem die hier konvergierenden und mit einander verbundenen Gerüstteile derselben sich von einander lösen und auseinanderweichen. Die Sekrentleerung scheint mir nach allem, was ich zu beobachten Gelegenheit hatte, keinen plötzlichen Verlauf zu nehmen und dürfte daher auch nicht allein aus dem im Epithel herrschenden, durch die Sekretmassen verursachten Turgor erkläbar sein, obwohl dessen Mitwirkung nicht ganz geleugnet werden soll. Auch der Umstand, daß oft die Vakuole nach dem Sekretaustritt noch ihre Form beibehält, läßt darauf schließen, daß sie nicht gewaltsam zusammengepreßt wird. Ich glaube daher der aktiven Kontraktion der Vakuolenwand, soweit sie aus Gerüstfäden aufgebaut ist, eine freilich nicht weiter kontrollierbare Wirkung zuschreiben zu müssen; mindestens aber muß diese Vakuolenwand eine dem äußeren Druck standhaltende Festigkeit besitzen, auch ohne diese durch das Sekret zu erhalten, wenn man nicht annehmen will, daß das Sekret z. T. durch Wasser ersetzt wird, wogegen sich schwerwiegende Einwände um so weniger erheben lassen, als vielfach die Zustände der Sekretzellen kaum eine andere Deutung zulassen, als die, daß außer dem acidophilen Sekret noch eine wässrige, jedenfalls aber nicht gerinnbare Flüssigkeit in den Vakuolen enthalten sei. Die gleiche Annahme habe ich für die Sekretkugeln gemacht, welche gar keine oder nur wenige Körnchen enthalten. Der Verschluß der Calycozytenöffnung geschieht dadurch, daß sich die distalen Enden des Linoms wieder miteinander verbinden. Das Residualsekret wird mehr oder minder weit basalwärts gedrängt.

Die Frage, ob das zu entleerende Sekret seine definitive Form schon in der Zelle annehme, ist sowohl für die Sphaerocyten als auch für die Calycozyten bejahend zu beantworten; denn beide Sekretarten behalten außerhalb der Zelle ihre spezifische Färbbarkeit bei und auch die Form ihrer Körnchen ist nach dem Übertritt in das Darmlumen nicht verändert. Ist dem Sekret aber eine ungerinnbare und daher im Präparat körnchenfreie, durch Färbung nicht darstellbare weil durch die Reagenzien extrahierte Flüssigkeit beigemischt, oder

besteht sogar der gesamte Inhalt (Sphaerocyten pr. p.) der Sekretblase nur aus solcher Flüssigkeit, so wird diese erst mit dem Auftreten der an der Zelloberfläche entstehenden Bläschen erkennbar, nicht aber vorher schon in der Zelle. Daß diese Sekretmasse in eine Blasenmembran eingeschlossen liegt, deren Substanz von dem Zellplasma geliefert wird, kann als eine beim Austritt entstehende Veränderung des eigentlichen Sekretes nicht bezeichnet werden. Die nicht immer im Zellsarc auftretenden großen Körner, die ich auch bei *M. castrensis* beobachtet habe, gehen sicher zum Teil unverändert in die Blase über, scheinen aber auch zum Teil schon vor dem Übertritt in kleinere Körnchen zu zerfallen. Hinsichtlich der Entleerung des Sekretes aus der Blase verweise ich auf die bei der Wiedergabe der empirischen Befunde gegebenen Daten.

In den Calycocyten ist die Körnelung des Sekretes vor dem Austritt scheinbar etwas feiner, sodaß ich die Vermutung aussprechen konnte, es finde während der Entleerung möglicherweise eine Verquellung statt; aber bei der sehr geringen Größe der Körnchen läßt sich nicht einmal mit Sicherheit entscheiden, ob sie im Darmlumen wirklich größer sind, als im Vakuolenraum, in welchem sie vielleicht nur darum kleiner erscheinen, weil sie sehr dicht gehäuft und nicht so frei liegen, wie in dem ausgetretenen Sekret. Ob die Körnchen als geformte Elemente in den Sekreten der lebenden Zellen schon vorhanden sind oder erst infolge der Gerinnung bei der Fixierung entstehen, vermochte ich mangels lebenden Materials nicht zu entscheiden. Das Residualsekret besitzt fast regelmäßig eine homogene peripherische Zone, welche sich unter Umständen anders färbt, als die zentrale Körnchenmasse (Giensa-Eosin); aber bei der Entleerung hat die gesamte Sekretmasse wieder übereinstimmendes Aussehen und erst nach Verschluß der Zelloffnung tritt der homogene Sekretmantel wieder auf und dann färben sich zuweilen die Körnchen der zentralen Masse, die in lockerer Lagerung und ziemlicher Größe auftreten, mehr rot (S) oder sogar violett (H).

In der Literatur hat man sich vielfach damit beschäftigt, ob eine Anteilnahme des Kerns an den Sekretionsvorgängen zu konstatieren sei oder nicht. Die Angaben widersprechen einander. Van Gehuchten leugnet für sein Objekt diese Anteilnahme des Kerns und ich kann auf seine Besprechung der hierhergehörigen Angaben verweisen und hinzufügen, daß auch Verson Verschiedenheiten im Verhalten des Kerns während der Sekretion beobachtet hat. Ich glaubte schon bei *M. castrensis* eine Beteiligung des Kerns an den Vorgängen in der Zelle feststellen zu können, welches sich durch die vorliegende Untersuchung bestätigt hat. Indessen erscheint es ganz unmöglich, anzugeben, mit welchem Zustande der Zelle ein bestimmter Kernzustand koinzidiert. Nur soviel ist sicher, daß der Kern sich verändert und daß er in zwei wesentlich verschiedenen Formen auftritt, welche durch Übergänge vermittelt werden. Entweder ist das Chromatin zusammengeballt und liegt in einem hellen, ungefärbten Hof, welcher sich in beträchtlicher Ausdehnung zwischen

Nuclein und Kernmembran einschiebt, oder die gleichmäßig verteilten Chromatochondren füllen den ganzen Kernraum bis zur Membran aus. Diese beiden Kernformen und alle sie verbindenden Übergänge werden sowohl in den Calycozyten als auch in den Sphaerocyten beobachtet. Ich habe trotz vieler Bemühungen und fortgesetzter vergleichender Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit zu ermitteln vermocht, welcher Kernzustand für jede der Sekretionsphasen charakteristisch sei. Nur hatte ich den Eindruck, als ob die ungehöfte Kernform einer neu einsetzenden Sekretbildungsperiode vorausgehend auftrete. Daß aber der Kern durch das Sekret in seiner Lage innerhalb der Zelle bestimmt werde, konnte mit Sicherheit konstatiert werden. Doch zeigen die Calycozyten, daß ihr an der Basis der Vakuole gelegener Kern nicht durchaus an diese gebunden ist, sondern bei der Entleerung des Sekretes meistens nahezu zentral in der Zelle liegen bleibt und der vorrückenden Vakuolenbasis nicht noch weiter oberflächenwärts folgt. Dagegen wird er immer von der sich vergrößernden Sekretvakuole basalwärts gedrängt. Auch in der ganz sekretleeren Zelle behält er stets eine mehr basale Lage und gestattet dadurch die sonst sehr schwierige Unterscheidung dieser Zellen von den Sphaerocyten. Daß auch in den Sphaerocyten eine topographische Beziehung des Kerns zu dem oberflächenwärts von ihm auftretenden Sekret besteht, weist vielleicht darauf hin, daß der Kern irgendeinen Anteil an der Sekretbildung nimmt, über dessen Qualität ich mich jeder Vermutung enthalte. — Daß übrigens, wie es van Gehuchten, Ruß, Voinow und Metalnikoff beobachtet haben, der Kern der Sphaerocyten mit der Sekretkugel in das Darmlumen ausgestoßen werde, habe ich weder bei *M. castrensis* noch bei *D. euphorbiae* gefunden. Immer tritt die ganze, nicht mehr sezernierende Zelle aus dem Epithelverbande aus. Daß aber Teile des Linoms bei lebhafter Sekretblasenbildung in die Blase gelangen können und mit ihr abgeschnürt werden, ist in der Tat der Fall.

Berlin, im März 1909.

Litteraturverzeichnis.

- Adlerz. Om digestionen jemte några dermed sammanhängande fenomen hos insecter och myriopoder. Bih. Svenska Acad. Handl. 16. Bd. Afd. 4. No. 2. 1890.
- Amans. Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'Aeschna grandis. Revue de Sc. natur. Montpellier, 3. sér. T. 1. 1881.
- Balbiani. Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. de Zool. expér. 2. sér. T. 8. 1890.
- Basch. Untersuchungen über das chylopoetische und uropoetische System von Blatta orientalis. Sitzgsb. d. mat. nat. Kl. d. Acad. d. Wiss. Wien. 36. Bd. 1858.
- Bizzozero. Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmcanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. micr. Anat. 44. Bd. 1893.
- Cuénoot. Etudes physiologiques sur les Orthoptères. Arch. de Biol. T. 14. 1896.
- Derselbe. Sur région absorbante dans l'intestin de la Blatte. Critique d'un havail de Metalnikoff. Arch. zool. expér. 3. VI. Notes et revue. 1898.
- Deegener. Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose. II. Teil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 26. Bd. 1908.
- Faussek. Beiträge zur Histologie des Darmcanals der Insecten. Z. f. w. Z. Bd. 45, 1887.
- Frenzel. Über Bau und Thätigkeit des Verdauungscanals der Larve des Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berlin. Entom. Zeitschr. 1882.
- Derselbe. Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration. Arch. micr. Anat. Bd. 26. 1885.
- van Gehuchten. Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la Ptychoptera contaminata. La Cellule T. VI. 1890.
- Laboulène. Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du Buprestis maura. Thomsons Arch. Entom. T. 1. 1857.
- Lambrecht. Der Verdauungsprozeß der stickstoffreichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen, in den dazu geschaffenen Organen derselben. Bienenwirtschaftl. Centralbl. 8. Jahrg. 1872.
- Leydig. Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
- List. Über Becherzellen und Leydig'sche Zellen (Schleimzellen). Arch. micr. Anat. 26. Bd. 1886.

- Lübbens. Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb. Bd. 24. Anat. 1907.
- Mingazzini. Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Larve e Insetti perfetti). Mitteilg. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. IX.
- Möbusz. Über den Darmcanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Naturg. 1897.
- Platneau. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Mém. Acad. roy. d. Belgique 2. sér. T. 41. 1. Part. 1873.
- Derselbe. Note additionnelle au Mémoire sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Bull. Acad. roy. de Belgique. 2. sér. T. 44. 1877.
- Ramdhör. Abhandlungen über die Verdauungswerzeuge der Insekten. Halle 1811.
- van Rees. Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 3. Bd. 1888.
- Rengel. Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62, 1896.
- Derselbe. Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1898.
- de Rouville. Sur la genèse de l'épithelium intestinal. Compt. Rend. Paris. T. 120.
- Rovelli. Alcune ricerche sul tubo digerente degli Atteri, Orthotteri e Pseudoneuroteri. Como, 1884.
- Ruß. Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.) Zool. Jahrb. Abt. Anat. 25. Bd. 1907/8.
- Sadones. L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. XI. 1896.
- Schiemenz. Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
- Schneider. Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anzg. 10. Jahrg. 1887.
- F. E. Schulze. Epithel- und Drüsenzellen. Arch. micr. Anat. 3. Bd. 1867.
- Sitowskij. Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. Acad. sc. Cracovie, 1905.
- Vangeli. Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *Hydrophilus piceus*. Természe trajzi Füzetek. 10. Bd. 1896.
- Verdon. Zur Entwicklung des Verdauungscanal beim Seidenspinner. Zool. Anzg. 21. Bd. 1898.

Derselbe. Zur Entwicklung des Verdauungscanals bei *Bombyx mori*.
Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. Bd. 1905.

Visart. Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Arthropodi. Atti soc. Toscana scient. Natur. Vol. 13. 1894.

Voinow. Sur le tube digestif des Odonates. Bull. Ac. de Roumanie. Bucarest, 1898.

Figurenerklärung.

A = 1. Zellart, Calyccyten (mit basalem, kleinem Kern und acidophilem Sekret in einer intracytären Vakuole).

a = Sekreterfüllte Zellen vor dem Sekretaustritt.

B = 2. Zellart, Sphaerocyten (mit mehr central gelegenem, großem Kern und basophilem Sekret, das mit einer extracytären Kugel oder Blase ins Darmlumen entleert wird).

b = Zelle während des Sekretaustrittes.

bd = oberflächliches Band.

bk = Basalkörnerreihe des Stäbchensaumes (Rhabdoriums).

c = auf b folgende Phase.

d = Übergangsphase von der Sekretion zur Ruhe.

hs = homogene Sekretmasse.

ik = innere Körnerreihe.

k, k1, k2 = Kerne.

Km = Sekretkugelmembran.

Kmr = Rest der Sekretkugelmembran.

ks = körnelige Sekretmasse.

l = Linom (Gerüst).

ok = Körnchenzone der Oberfläche des Zelltypus B (Sphaerocyten).

pm = äußerste Lamelle der peritrophischen Membran.

rg = Regenerations- oder Epithelmutterzellen.

rh = Stäbchensaum (Rhabdorium).

rz = ruhende Zellen.

S = Sekret.

Sk = geformte Sekretkugeln.

Sks = Sekretkugelsekret (der Sphaerocyten).

v = Hohlräume in den Vakuolen der Zellen.

vw = Vakuolenwand.

Zw = Zellwand.

1 und 2 = Doppelblasen (Sk der Sphaerocyten).

- Fig. 1. Darmepithel einer normal ernährten Raupe während der Nahrungsaufnahme. Kombiniertes Bild. $\frac{340}{1}$.
- Fig. 2. Zellen aus dem Darm einer normal ernährten Raupe eine Stunde nach der Nahrungsaufnahme. a—d aus der vorderen, e und f aus der hinteren Mitteldarmhälfte. d $\frac{520}{1}$; die übrigen $\frac{340}{1}$.
- Fig. 3. Zelle des Typus A (Calycocyte) aus dem Darm einer normal ernährten Raupe $1\frac{1}{2}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme. $\frac{340}{1}$.
- Fig. 4a—d. Zellen in verschiedenen Zuständen aus dem Darm einer normal ernährten Raupe nach $3\frac{1}{2}$ stündigem Hungern. $\frac{340}{1}$.
- Fig. 5. Teil der Wand der vorderen Darmhälfte einer Raupe nach 48ständigem Hungern (erste Hungerperiode). $\frac{340}{1}$.
- Fig. 6a. Teil des Epithels aus der vorderen Darmhälfte einer Raupe vor der Verpuppung. Beginn der Bildung des Epithels der Puppe. $\frac{340}{1}$. Färbung nach van Gieson.
- Fig. 6b. Aus der hinteren Darmhälfte desselben Tieres. Färbung: Hämatoxylin-Eosin. $\frac{340}{1}$.
- Fig. 7. Teil der Epithelwand der hinteren Darmhälfte unmittelbar nach der Häutung vor der ersten Nahrungsaufnahme. Färbung nach van Gieson. $\frac{340}{1}$.

Fig. 1. 399

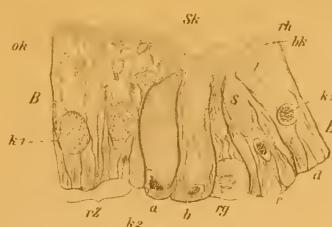


Fig. 5. 399

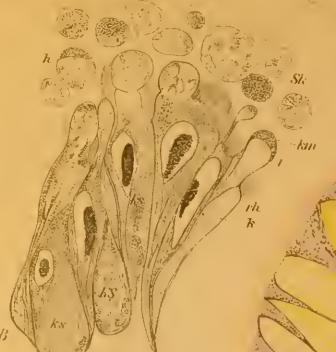


Fig. 2a.



Fig. 2c



Fig. 2d. 399

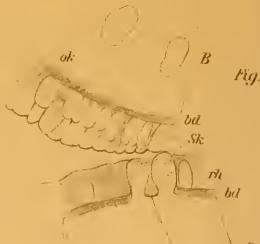


Fig. 2e.

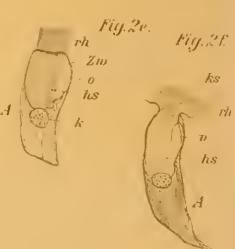


Fig. 2f

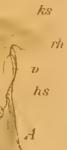


Fig. 4c. 399



Fig. 4b. 399

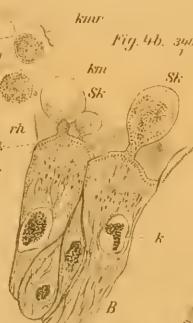


Fig. 4a. 399



Fig. 3. 399

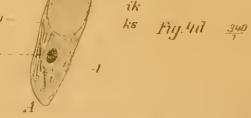


Fig. 6a. 399

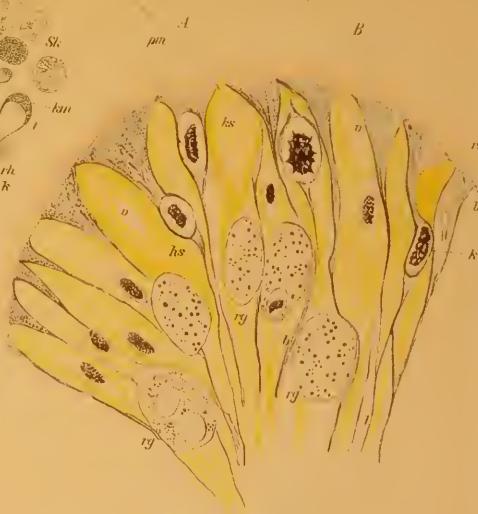


Fig. 6b. 399



Fig. 7. 399



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [75-1](#)

Autor(en)/Author(s): Deegener

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil:
Deilephila euphorbiae L. 71-110](#)